

Table des matières

Résumé court en Français	1
Résumé court en Anglais	2
Résumé long en Français	3
Liste des figures et tableaux	7
Abbreviations.....	9
Chapitre 1- Fondements et caractéristiques de la vision.....	11
<i>Une brève histoire de la vision</i>	<i>11</i>
<i>La perception visuelle chez le primate : de la rétine au cortex visuel</i>	<i>12</i>
1. La machinerie rétinienne	12
2. Le voyage de l'information lumineuse.....	18
3. Premiers pas dans le cortex visuel.....	20
4. D'abord voir, ensuite savoir : où, quoi, comment ?	26
<i>La voie ventrale : une transition vers la perception</i>	<i>29</i>
Chapitre 2 – Traitement des régularités spatiales : perception des propriétés de symétrie 37	
<i>Un monde de régularité</i>	<i>37</i>
<i>Définition et nature de la symétrie.....</i>	<i>38</i>
<i>Études empiriques de la perception de la symétrie : mode d'emploi.....</i>	<i>41</i>
<i>Caractéristiques et propriétés fonctionnelles.....</i>	<i>43</i>
1. Rapide et automatique	43
2. Orientation de l'axe.....	44
3. Invariance de point de vue.....	45
4. Proximité, excentricité et invariance de taille.....	48
5. Symétrie d'axes multiples.....	51
<i>Relation avec les processus cognitifs.....</i>	<i>52</i>
1. Le fond, la forme et l'objet	53
2. Les processus attentionnels	55
<i>Le réseau cortical du traitement de la symétrie</i>	<i>58</i>
1. Temporalité du réseaux corticales : les études EEG	58
2. Architecture du réseaux corticales.....	64
Chapitre 3 – Méthodologie de l'imagerie fonctionnelle chez le primate non-humain	73
<i>Introduction.....</i>	<i>73</i>
<i>De l'animalerie à l'imagerie</i>	<i>73</i>
<i>Bases physiques et physiologiques en IRMf.....</i>	<i>76</i>
1. Imagerie par résonnance magnétique.....	76
2. Nature du signal BOLD.....	79
<i>IRMf chez le primate non-humain</i>	<i>82</i>
1. Introduction	82
2. Modèles anatomiques et fonctionnels	84
<i>Traitement des données en IRMf.....</i>	<i>85</i>
1. Prétraitement des données	85
2. Analyses par GLM.....	87

3. Analyses fréquentielles.....	89
Chapitre 4- Traitement de la symétrie chez le PNH.....	91
<i>Introduction.....</i>	<i>91</i>
<i>Matériel et Méthodes</i>	<i>93</i>
<i>Résultats</i>	<i>102</i>
1. Expérience 1.....	102
2. Expérience 2.....	106
3. Réponses de symétrie au-delà de V4 dans les ROIs basées sur un atlas	111
<i>Discussion</i>	<i>113</i>
<i>Figures Supplémentaires.....</i>	<i>118</i>
Chapitre 5 – Projet d’ouverture : la perception des visages chez le primate non-humain .125	
<i>Introduction générale au traitement des visages.....</i>	<i>125</i>
1. Les multi-facettes du visage.....	126
2. Le réseau neuronal humain du traitement des visages	134
3. Perception et traitement des visages chez le PNH.....	141
<i>Contexte et introduction de l’étude.....</i>	<i>151</i>
<i>Matériel et méthodes.....</i>	<i>153</i>
<i>Résultats préliminaires.....</i>	<i>158</i>
1. Reproduction du paradigme FPS chez l’humain	159
2. Adaptation du paradigme FPS chez le PNH.....	160
<i>Discussion</i>	<i>162</i>
<i>Figure Supplémentaire.....</i>	<i>167</i>
Chapitre 6 – Discussion Générale.....	170
<i>Résumés des résultats.....</i>	<i>170</i>
<i>Limitations et perspectives</i>	<i>172</i>
1. Poursuivre avec la symétrie	172
2. Poursuivre avec les visages.....	176
<i>Pour aller plus loin : un lien entre symétrie et visage ?</i>	<i>178</i>
<i>Retenir l’essentiel</i>	<i>181</i>
Références	182
Annexe.....	227
Article: Symmetry Processing in the Macaque Visual Cortex.....	227

Résumé court en Français

Le traitement des configurations spatiales est un mécanisme qui intervient en permanence au sein du cortex visuel. Dans ce monde emplit de régularités qui est le nôtre, il tient une place prépondérante dans l'analyse des objets de notre environnement en nous permettant d'établir des relations spatiales entre des ensembles d'éléments pour aboutir à une perception globale. Si certaines caractéristiques de ces mécanismes ont été étudiés chez les primate humain et non-humain, les observations issues de ces études ont été majoritairement portées par des approches différentes dont les méthodes non-invasives en neuroimagerie sont privilégiées chez l'humain et les méthodes plus invasives tel que l'électrophysiologie sont favorisées chez le singe. Bien qu'elles soient un support critique dans la compréhension des mécanismes neuronaux, les connaissances issues d'enregistrements unitaires chez le singe ne peuvent être transposées à l'humain qu'une fois l'identification d'homologies et de différences fonctionnelles établie à partir des mêmes approches expérimentales. Pour ce faire, nous proposons dans cette thèse de répondre aux besoins d'études comparatives entre les deux espèces dans le cadre du traitement visuel des configurations spatiales portant sur le traitement de la symétrie et le traitement configural des visages par une approche en IRMf.

Une première étude menée en collaboration avec des chercheurs de l'Université de Stanford nous a permis d'étudier les réponses à des stimuli texturaux englobant des motifs de symétrie chez le macaque. Nous avons pu mettre en évidence (1) un réseau cortical de traitement de la symétrie par rotation similaire entre les primates humains et non-humains, (2) des réponses augmentant de manière paramétrique avec l'ordre de symétrie présenté (n rotations) (3) un réseau similaire de traitement de la symétrie par rotation et par réflexion chez le macaque (4) des réponses plus fortes pour des motifs symétriques à deux axes (horizontale et verticale) plutôt qu'un seul axe (horizontal). Nous avons ainsi observé que les réponses à la symétrie chez le macaque débutaient au-delà de V1, dans un réseau comprenant les aires V2, V3, V3A, V4 semblablement à l'humain mais également des réponses paramétriques à l'ordre de symétrie par rotation dans les aires V3, V4 et PITd tout comme reporté chez les sujets humains. En somme, l'ensemble de ces résultats ont mis en évidence le réseau cortical du traitement de la symétrie jusqu'alors jamais observé chez le macaque, supporté par des aires visuelles homologues à celles de l'humain. Ces résultats ouvrent de nouvelles pistes quant à la compréhension des mécanismes neuronaux unitaires par des approches plus invasives chez le singe, tout particulièrement dans l'aire V3 qui semble jouer un rôle important dans le traitement sophistiqué des paramètres de configurations spatiales.

La seconde étude de ce projet de thèse visait à étudier les mécanismes de reconnaissance de l'identité faciale chez le singe à travers l'orientation configurale des visages porté par l'objectif de réaliser une comparaison inter-espèces du traitement holistique des visages. S'il est largement admis que l'humain est un expert de l'identification des visages dont les mécanismes dépendent de l'orientation dans laquelle ils sont présentés, les résultats sont bien plus contradictoires chez le singe. Pour résoudre ces contradictions, nous avons mis en place un protocole innovant visant à mesurer l'effet d'inversion chez les deux espèces qui ne nécessitait ni entraînement ni tâche comportementale. Cette étude menée en collaboration avec B. Rossion demeure en cours d'acquisition. Néanmoins, les données pourraient fournir des preuves de mécanismes fonctionnels distincts entre celles-ci, appelant à une potentielle réévaluation de l'utilisation du macaque dans l'étude et la compréhension des processus de reconnaissance de l'identité faciale chez l'humain.

Résumé court en Anglais

The processing of spatial configurations is a mechanism that constantly intervenes within the visual cortex. In this world full of regularities that are ours, it holds a prominent place in the analysis of objects in our environment, allowing us to establish spatial relationships between sets of elements to reach a global perception. While characteristics of these mechanisms have been studied in human and non-human primates, the resulting observations depend on different methodologies. In human studies, non-invasive neuroimaging methods are privileged, while more invasive techniques (*i.e* electrophysiology) are favored in monkeys. Despite being critical in understanding neuronal mechanisms, outcomes from unit recordings in monkeys can only be transposed to humans once the identification of functional homologies and differences are established from the same experimental approaches. In this thesis, we propose to meet the needs of comparative studies between the two species within the visual treatment of spatial configurations framework relating to the processing of symmetry and the configural processing of faces by an fMRI approach.

A first study conducted in collaboration with researchers at Stanford University allows us to investigate the responses to textural stimuli encompassing patterns of symmetry in the macaque brain. The study demonstrates (1) a similar cortical rotational symmetry processing network between human and non-human primates (2) responses increasing parametrically with the order of symmetry presented (n rotations) (3) a similar network for processing of rotational and reflection symmetry in the macaque (4) stronger responses for symmetrical patterns with two axes (horizontal and vertical) rather than a single axis (horizontal). We also observe that the responses to symmetry in the macaque begin beyond V1, in a network comprising the areas V2, V3, V3A, V4 similar to humans but also parametric responses to the order of rotation in symmetry in areas V3, V4, and PITd as reported in human subjects. Overall, all of these results highlight the cortical network of symmetry processing never observed in macaques so far, supported by visual areas homologous to those of humans. These results open up new possibilities for the understanding of unitary neuronal mechanisms by more invasive approaches in monkeys, especially in the V3 area which seems to play an important role in the sophisticated processing of spatial configuration parameters.

The second study of this thesis project aims to investigate the mechanisms of facial identity recognition in monkeys through the configural orientation of faces, and carry out an interspecies comparison of holistic facial processing. It is widely accepted that humans are experts at identifying faces whose mechanisms depend on the orientation in which they are presented. However, results are much more contradictory in the monkey. To resolve these contradictions, we implement an innovative protocol to measure the face inversion effect in the two species that require no training or behavioral tasks. This study, conducted in collaboration with B. Rossion, is still in progress. Nonetheless, the future data could provide evidence of distinct functional mechanisms between human and non-human species, calling for a potential reassessment of the use of the macaque in the study and understanding of facial identity recognition processes in humans.

Résumé long en Français

L'avènement de l'imagerie fonctionnelle (IRMf) comme outil d'exploration non-invasif dans le domaine des neurosciences cognitives, a permis la mise en œuvre d'études comparatives entre les primates humains et non-humain, permettant ainsi d'identifier les homologues mais aussi les différences entre les deux espèces. Un nombre important de fonctions sensorielles ont été étudiées au travers de ce prisme et notamment les fonctions visuelles. En effet, le primate non-humain possède, tout comme l'humain, un système visuel très développé qui a historiquement été exploré à partir d'approches invasives en électrophysiologie menées chez l'animal et difficilement applicables chez l'humain. Dans ce contexte, l'IRMf présente l'avantage d'évaluer les similarités des réseaux corticaux fonctionnels entre les deux espèces avant d'envisager la poursuite d'éventuelles études sur les mécanismes neuronaux sous-jacents de manière plus invasive chez le PNH permettant un approfondissement de la compréhension des réponses neuronales unitaires. Faisant le lien entre primate humain et non-humain, cette approche a permis de révéler bon nombre de propriétés visuelles bas et hauts niveaux communes aux deux espèces. Si les mécanismes portés par les aires visuelles primaires et les aires visuelles supérieures ont été très largement décrit au sein de la littérature, les traitements effectués au sein des aires de niveau intermédiaires sont peut-être moins bien compris.

Historiquement, les travaux de l'équipe ECO-3D du laboratoire CerCo (qui est maintenant devenue l'équipe SV3M) ont essentiellement porté sur les traitements visuels au sein de V1 chez le primate non-humain. On retrouve notamment des études portant sur la modulation du traitement stéréoscopique dans V1 ([Trotter et al. 1992](#); [Durand, Celebrini, et Trotter 2007](#)) ainsi que sur l'influence de la direction du regard et l'orientation de la tête sur la réponse de ses neurones ([Trotter et Celebrini 1999](#); [Durand, Trotter, et Celebrini 2010](#)). Récemment, l'équipe s'est tournée vers la compréhension de mécanismes plus hauts niveaux au sein de la voie dorsale dont on peut citer les études portant sur le traitement du flux optique consistant avec la locomotion ([Cottureau et al. 2017](#)) ou le traitement du mouvement 3D chez le macaque rhésus à partir de stimuli basés sur la différences de disparité binoculaires à travers le temps ([Héjja-Brichard 2020b](#)). On citera également des travaux portant sur l'étude de l'organisation visiotopique du cortex pariétal postérieur qui ont mené à la découverte d'un cluster situé dans la partie postérieure du sillon intra pariétale ([Rima et al. 2020](#)) ainsi que sur la connectivité fonctionnelle au sein de l'aire visuelle du sillon cingulaire connue pour sa sensibilité au mouvement de soi dans lequel j'ai participé ([De Castro et al. 2021](#)). Mon projet de thèse s'inscrit

quant à lui dans l'étude du traitement des configurations spatiales chez le primate non-humain dans le cadre d'étude comparative avec l'humain. Dans ce contexte, mes expérimentations ont porté sur l'investigation de ces traitements principalement portés au sein la voie visuelle ventrale à travers deux projets distincts : (1) un projet portant sur le traitement de la symétrie (2) un projet d'ouverture portant sur la reconnaissance de l'identité faciale.

Pour mener à bien la description des études qu'elle englobe, cette thèse s'ouvre en premier lieu sur une brève introduction portant sur le système visuel des primates en partant de la réception des informations lumineuses par la rétine jusqu'à leurs traitements au sein du cortex visuel en passant par la division de celui-ci en différentes aires et voies de traitement. Dans ce premier chapitre, nous approfondirons également la description de la voie visuelle ventrale qui est prépondérante dans ce projet. Nous discuterons ensuite du traitement des configurations spatiales à travers la perception des propriétés de symétrie dans le chapitre 2. Nous commencerons tout d'abord par rappeler la définition et la nature de la symétrie et discuterons de son omniprésence dans notre environnement. Un état de la littérature permettra de poser les bases des nombreuses caractéristiques et propriétés fonctionnelle de la perception de la symétrie révélées chez l'humain. Dans cette continuité, nous discuterons de sa relation avec des processus cognitifs et notamment de son rôle central dans la reconnaissance des objets, des scènes et de la ségrégation figure-fond mais également son lien avec les processus attentionnels. Cela nous amènera progressivement à la description du réseau corticale qui supporte le traitement de la symétrie chez l'humain et des observations limitées chez le modèle macaque. En effet, il n'existe à ce jour qu'une seule étude en IRMf portant sur le traitement de la symétrie chez le PNH dont les conclusions laissent penser que les mécanismes neuronaux seraient moins développés au sein d'un réseau bien plus restreint que celui observé chez l'humain. Ces observations sont surprenantes quand on fait le constat de l'omniprésence des propriétés de symétries dans l'environnement et de leurs perceptions à travers de nombreuses espèces (vertébrés ou invertébrés).

Dans ce contexte, l'objectif de mon projet de thèse a porté sur la réplique chez le PNH d'une étude menée chez l'humain par nos collaborateurs A.M. Norcia et P.J. Kohler dans le cadre du traitement de stimuli texturaux réguliers composés des motifs de symétrie. Pour ce faire, les expérimentations ont été menées sur des macaques rhésus vigiles en IRMf dont la méthodologie nécessaire à cette approche sera décrite successivement au sein du chapitre 3. Il sera composé d'une description du cadre pratique du travail avec l'animal depuis sa sortie de l'animalerie

jusqu'à la phase d'enregistrement en IRMf puis du cadre théorique des bases physiques de l'imagerie par résonnance magnétique. Il présentera également les caractéristiques propres aux enregistrements IRMf chez le PNH ainsi que les méthodes d'analyses des données collectées.

A la suite de cette description méthodologique de l'approche en IRMf chez le PNH, un rapport détaillé des expérimentations menées pour l'étude du traitement de la symétrie chez le singe sera abordé dans le chapitre 4. Nous rappellerons le contexte de cette étude visant la réévaluation du modèle macaque pour la compréhension des mécanismes de traitement de la symétrie chez l'humain. Ainsi, nous avons mesuré les réponses corticales à des stimuli texturaux composés de motifs symétriques et identifié le réseau cortical du traitement de la symétrie chez le singe. Menée en collaboration avec des chercheurs de Stanford, la première série d'expérimentations a permis de mettre en évidence une similarité des réseaux de traitement chez le primate humain et non-humain dans le cadre de la symétrie par rotation. Chez le singe, ce réseau inclut les aires V2, V3, V3A, V4 et des aires plus en aval dans la voie ventrale qui ont pu être révélés par l'utilisation d'un atlas. Tout comme chez l'humain, nous avons observé une augmentation paramétrique des réponses neuronales suite à l'augmentation de l'ordre de symétrie présent dans les stimuli au sein des aires V3, V4 et PITd (potentiel homologue du LOC humain). Pour aller plus loin, j'ai également souhaité observer les réponses de ce réseau à des stimuli texturaux composés cette fois-ci de symétrie par réflexion et constaté que celui-ci était semblablement engagé dans leurs traitements. Les réponses étaient également significativement plus importantes pour des stimuli présentant deux axes de symétrie contre un seul (horizontal) dans les aires V3, V4 et V3A. L'ensemble de ces résultats ont suggéré un traitement homologue de la symétrie entre les deux espèces avec la mise à jour d'un réseau corticale similaire à l'humain jusqu'alors jamais observé chez le singe. Les conclusions issues de ces observations seront développées plus en détail au sein du chapitre.

Dans le chapitre 5, nous discuterons du second projet de cette thèse portant sur la reconnaissance de l'identité faciale que nous considérerons comme un projet d'ouverture puisqu'il demeure en cours de réalisation. Une brève description de la littérature nous permettra de résumer les connaissances très vastes de ce domaine des neurosciences cognitives en abordant tout d'abord les multi-facettes du visage en tant que stimuli.

Il s'agit en effet d'un stimulus particulier que nous observons quotidiennement dans de grandes proportions et qui est au cœur de notre sphère social, se faisant le vecteur principal de l'identité

d'un individu. De fait, il a largement été étudié au sein des neurosciences dont nous décrirons les nombreuses caractéristiques portées par son réseau de traitement chez l'humain et le singe. Ces observations nous amèneront à discuter des débats portant sur les homologues et les différences entre les deux espèces à l'origine des motivations de ce projet. Il existe en effet deux courants de pensées qui s'opposent sur ce point avec d'un côté l'affirmation d'un réseau en tout point homologue entre les deux espèces tant sur les aspects topographiques que fonctionnels et de l'autre les diverses observations suggérant des mécanismes distincts de traitement. Parmi ces points de discordance, on retrouve notamment l'aspect holistique du traitement des visages chez l'humain qui se traduit par une altération de la reconnaissance de l'identité faciale lorsque ceux-ci sont présentés à l'envers, connu sous le nom d'effet d'inversion. Cet effet d'inversion n'a pas été établi de manière aussi stricte chez le singe, traduisant l'absence d'un traitement holistique chez celui-ci. Mené en collaboration avec Bruno Rossion (chercheur au CRAN, Nancy), ce projet visait à comparer les réponses obtenues chez le macaque à celles observées chez l'humain à travers l'utilisation d'un protocole similaire ne nécessitant ni entraînement ni tâche comportementale. Dans ce contexte, ce projet portait un double versant : (1) l'adaptation chez le PNH d'un paradigme de stimulation rapide basé sur l'encodage fréquentiel de stimuli pour la localisation des aires de traitement des visages (2) l'étude de la reconnaissance de l'identité faciale lors de l'altération des configurations spatiales (visage à l'endroit ou à l'envers). A ce jour, nos résultats nous ont permis d'observer une bonne reproduction du paradigme expérimental et quelques données pilotes suggèrent son efficacité pour l'identification des patches corticaux sélectifs aux visages chez le singe.

Enfin, nous concluons cette thèse par une discussion générale des travaux effectués au cours de celle-ci. Nous y résumerons l'ensemble des résultats obtenus et les conclusions qu'ils suggèrent dans un contexte plus global. Nous discuterons et enrichirons également différentes pistes de réflexions évoquées pour pallier aux limites des présentes études comme par exemple des approches comportementales ou d'autres outils expérimentaux ou analytiques. Nous discuterons également d'une ultime comparaison entre les deux projets de cette thèse.

Liste des figures et tableaux

Figure 1 - Représentation schématique des différents éléments de l'œil.....	13
Figure 2 - Cascade de signalisation mise en œuvre lors de la phototransduction.....	15
Figure 3 - Organisation du cortex visuel primaire.....	22
Figure 4 - Distinction des voies visuelles dorsale et ventrale chez le primate humain et non-humain..	28
Figure 5 - Cadre de traitement de la qualité des objets.....	32
Figure 6 - Comparaison des patchs sélectifs aux visages, des places et du corps dans le cortex occipito-temporal postérieur du singe et de l'humain.....	34
Figure 7 - Illustration des différents types de symétrie.....	39
Figure 8 - Exemples typiques de stimuli utilisés dans l'étude de la perception de la symétrie.....	42
Figure 9 - Sensibilité à la symétrie en fonction de l'orientation de l'axe de symétrie.....	45
Figure 10 - Variance et invariance de point de vue des réponses neuronales lié à la symétrie axiale...	47
Figure 11 - La région spatiale d'intégration pour la détection de symétrie.....	49
Figure 12 - Effet de la symétrie multiple sur la perception de motifs symétriques.....	52
Figure 13 - Effet de la symétrie sur la ségrégation fond et forme et sur la formation d'un percept d'objet.....	54
Figure 14 - Interprétations perceptives du modèle de mouvement symétrique.....	55
Figure 15 - Réponse caractéristique de la présentation de stimuli symétriques.....	59
Figure 17 - Interprétations perceptives du modèle de mouvement symétrique.....	65
Figure 18 - Réponses aux quatre groupes de stimuli symétriques texturaux sur neuf ROIs différents définis fonctionnellement.....	67
Figure 19 - Paradigme expérimental utilisé pour explorer le rôle de l'OFA dans la perception de la symétrie.....	70
Figure 20 - Illustration du dispositif d'enregistrement IRMf chez le primate non-humain.....	76
Figure 21 - Représentations schématiques des différentes propriétés magnétiques d'un atome.....	77
Figure 22 - Nature du signal BOLD et paradigme adapté.....	80
Figure 23 - Formule employée dans le GLM.....	88
Figure 24 - Stimuli de symétrie.....	96
Figure 25 - Illustration du paradigme en bloc utilisé dans l'expérience.....	98
Figure 26 - Réponses à la symétrie par rotation.....	104
Figure 27 - Effets de l'ordre de symétrie par rotation sur les réponses BOLD.....	105
Figure 28 - Comparaison entre les réponses à la symétrie par réflexion (toutes conditions) et aux conditions contrôles.....	107
Figure 29 - Effets des différentes conditions de symétrie de réflexion sur les réponses BOLD.....	109
Figure 30 - Réponses aux symétries par rotation (expérience 1) et par réflexion (expérience 2).....	110
Figure 31 - Les réponses à la symétrie au-delà de l'aire V4 basées sur un atlas. (.....)	112

Figure supplémentaire 1 - Vues médiale et ventrale des activations obtenues pour les symétries par rotation (panneau A) et par réflexion (panneau B).....	118
Figure supplémentaire 2 - Cartes de recouvrement entre les résultats de la première (symétrie par rotation) et de la deuxième (symétrie par réflexion) expériences.....	118
Figure supplémentaire 3 - Réponses de symétrie dans les aires satellites des clusters MT (V4t, MT, FST et MSTv) et PIP (CIP1/2 et PIP1/2).....	119
Figure supplémentaire 4 - Effets de la symétrie au sein des aires satellites des clusters MT (V4t, MT, FST et MSTv) et PIP (CIP1/2 et PIP1/2).....	120
Figure supplémentaire 5 - Effets de l'ordre de symétrie par rotation sur les réponses BOLD chez les singes M01 (A) et M02 (B).	121
Figure supplémentaire 6 - Effets des différentes conditions de symétrie par réflexion sur les réponses BOLD chez le singe M01 (A) et M02 (B).....	122
Tableau supplémentaire 1 - Équations linéaires entre la PSC et l'ordre de symétrie par rotation dans les aires visuelles pour lesquels nous avons trouvé un effet linéaire significatif (valeur $p < 0,05$) chez les deux singes.	123
Figure 32 - Exemples de la façon dont l'esprit humain perçoit facilement les visages dans des arrangements aléatoires d'objets.	126
Figure 33 - Modèle Fonctionnel de la reconnaissance des visages.....	130
Figure 34 - Signature du traitement holistique des visages dans différents paradigmes.....	131
Figure 35 - Modèles cognitifs et réseaux corticaux du traitement des visages chez l'humain.	137
Figure 37 - Réponses d'un neurone de l'aire IT répondant plus fortement à la vue de face des visages qu'à tout autre stimulus testé.	143
Figure 38 - Réseau cortical du traitement des visages chez le macaque.....	144
Figure 39 - Paradigme utilisé pour l'étude comportementale de l'identification faciale chez le macaque.....	149
Figure 40 - Exemple de stimuli et leurs contrôles respectifs utilisés au sein de l'étude.	155
Figure 41 - Design expérimentale du projet visage.....	157
Figure 42 - Reproduction du paradigme FPS chez l'humain.	160
Figure 43 - Patchs sélectifs aux visages chez le singe à l'issue d'un paradigme de FPS.	161
Figure 44 - Les activations sélectives aux visages issue la littérature superposées sur une vue latérale et ventrale du cerveau	164
Tableau supplémentaire 2 – Diversités des approches et des faces patchs identifiés chez le PNH dans le cadre de protocole de Face Localizer	168
Figure 45 - Mesure comportementale de la perception de la symétrie chez le PNH.....	174
Figure 46 - Cartes de recouvrement des conditions symétrie et visage.....	180

Abbreviations

AL : *Anterior Lateral* ; le patch latéral antérieur
AF : *Anterior Fundus* ; le patch du fond antérieur
AM : *Anterior Medial* ; le patch médial antérieur
ATL-FA : *Anterior Temporal Lobe Face Area* ; aire selective des visages dans le lobe temporal antérieur
CGL : Corps Genouillé Latérale
DLO : *dorsolateral extrastriate cortex* ; cortex extrastrié dorso-latéral
DP : *Dorsal Prelunate* ; autre nomination de V4
ERP : *Event Related Potentials* ; potentiel évoqué
FFA : *Face Fusiform Area* ; aire sélective aux visages dans le gyrus fusiforme
pFus : *posterior Fusiform* ; gyrus fusiforme postérieur
mFus : *medial Fusiform* ; le gyrus fusiforme moyen
FWHM : *full width at half maximum* ; largeur à mi-hauteur du maximum du pic
GPM cyclique : Guanosine MonoPhosphate cyclique
HRF : *Hemodynamic Response Function* ; fonction de la réponse hémodynamique
IFG-FA : *Inferior Frontal Gyrus Face Area* ; aire selective des visages dans le gyrus frontal
IRMf : Imagerie par Résonnance Magnétique fonctionnelle
IT : *Inferior Temporal cortex* ; cortex temporelle inférieure
LO : *lateral occipital cortex* ; cortex occipital latéral
LOC : *lateral occipital complex* ; complexe occipital latéral
ML : *Middle Lateral* ; le patch latéral moyen
MF : *Middle Fundus* ; le patch du fond moyen
MST : *Medial Superior Temporal area* ; aire temporelle médiale supérieure
MT : *Middle Temporal Area* ; aire temporelle moyenne
OFA : Occipital Face Area ; gyrus occipital inférieur
OTS : *Occipito-Temporal Sulcus* ; Sillon Temporal Occipital
PL : *Posterior Lateral* ; le patch latéral postérieur
PNH : primate non-humain
ROIs : *Regions Of Interest* ; régions d'intérêts
SPN : *Sustained Posterior Negativity* ; négativité postérieure soutenue
STS : Sillon Temporelle Supérieure
aSTS-FA : *anterior part of the Superior Temporal Sulcus Face Area* ; partie antérieure du sillon temporelle supérieur
pSTS-FA : *posterior part of the Superior Temporal Sulcus Face Area* ; partie postérieure du sillon temporelle supérieur
TMS : *transcranial magnetic stimulation* ;
VIP : *ventral intraparietal area* ; aire intra-pariétale ventrale
VOT : *Ventral Occipital Temporal* ; cortex occipital ventral
VOTC : *Ventral Occipital Temporal cortex* ; cortex occipital ventral

Chapitre 1- Fondements et caractéristiques de la vision

« Je suis un système simple avec des particularités complexes »

1Q84, livre 3 – Haruki Murakami

Une brève histoire de la vision

Mettre du sens dans l'inconnue. Ordonner l'ensemble des vaguelettes lumineuses qui viennent percuter encore et encore le fond de nos yeux pour parvenir à structurer le monde qui nous entoure. Interpréter le changement, les directions, les mouvements, les couleurs, les formes pour devenir maître de son environnement. Voilà une manière de définir la vision et ce qu'elle nous apporte. Même si ce phénomène nous semble manifeste et certain, bien des mécanismes sont nécessaires pour le rendre possible. Le cheminement fut long et les théories plus que nombreuses pour parvenir au niveau de compréhension que nous en avons aujourd'hui. Mais il reste encore un long parcours à accomplir pour l'interpréter dans son ensemble. En ce sens, divers domaines des sciences se sont intéressés à la vision et aux perceptions visuelles qui en découlent pour tenter de percer le mystère de ce sens. La première théorie nous vient de la Grèce antique par les travaux d'Euclide (IV^{ème} siècle avant J-C) et de Ptolémée (II^{ème} siècle après J-C) : un cône de rayons visuels serait émis par l'œil et viendrait en quelque sorte « palper » les objets. Nous aurions donc des lignes droites qui émaneraient de l'œil et recouvriraient un objet sous la forme d'un cône dont le sommet serait l'œil et la base serait à la limite des hauteurs regardées. C'est donc autour de cette théorie que s'est construit la base de l'étude de la géométrie de l'optique. La seconde théorie nous vient des travaux des éminents savants arabes Ibn Sahl (seconde moitié sur 5^{ème} siècle) et Ibn al-Haytham (965-1040/41) qui reposent sur la conception décisive de l'œil comme récepteur de l'information lumineuse qui provoque la sensation : c'est à l'intérieur de l'œil que réside la sensation visuelle se faisant le point central de la perception visuelle. Dès lors, l'étude de l'anatomie de l'œil, de sa mécanique et de sa physiologie a mobilisé l'intérêt de nombreux savants du siècle des lumières.

C'est finalement une éclipse solaire partielle qui conduisit Kepler à construire une chambre noire pour faciliter l'observation de ce phénomène et qui lui permit ainsi d'étendre les concepts mathématiques aux mécanismes engagés pour la perception visuelle. Cette chambre noire étant pourvue d'un petit orifice laissant passer la lumière, projetant la lumière en une image inversée. Ainsi, l'œil devint un instrument d'optique dont on a pu établir le fonctionnement. Il représente

le premier niveau de réception et d'extraction des informations lumineuses avant leur cheminement à travers une machinerie cellulaire complexe et élégante pour aboutir aux traitements finaux qui vont engendrer la naissance de la perception visuelle au sein du cortex cérébral. La vision va ainsi se construire selon trois composantes principales : (1) un récepteur (2) un système de transmission (3) un décodeur.

Dans ce chapitre, nous aborderons tout d'abord les mécanismes qui sous-tendent cette perception visuelle d'un point de vue anatomique et fonctionnel soit, la transmission de l'information depuis la rétine, en passant par l'organisation neuronale, jusqu'au traitement de cette information au sein du cortex visuel. Puis, nous discuterons des différentes voies visuelles impliquées dans le raffinement de l'information visuelle au niveau cérébral. Enfin, nous discuterons de notre capacité à détecter diverses formes et objets en abordant leur lien avec les configurations spatiales.

La perception visuelle chez le primate : de la rétine au cortex visuel

1. La machinerie rétinienne

Souvent comparé à une caméra, l'œil est le support de réception des informations lumineuses. Il se compose de différents éléments par lesquels la lumière va devoir pénétrer pour atteindre l'ultime couche de cellules qui forment la rétine (voir Figure 1). On retrouve tout d'abord une membrane transparente, la cornée, en charge de la réfraction de la lumière, et une membrane colorée, l'iris. Ces éléments étant séparés par une première chambre composée d'un fluide appelé humeur aqueuse. Tout comme le ferait une caméra, l'orifice circulaire (pupille) par lequel la lumière va pénétrer peut s'ajuster sous l'action des muscles de l'iris afin de contrôler la quantité d'informations lumineuses entrantes. Puis, entre en jeu la lentille de l'œil, le cristallin, qui va gérer le focus de l'image. À la différence d'une lentille de caméra, le cristallin est une structure flexible qui, sous l'action des muscles ciliaires, va pouvoir se déformer et s'accommoder pour soutenir la réfraction lumineuse. Ainsi, pour observer des objets proches, les muscles ciliaires vont se contracter, ce qui aura pour effet de bomber le cristallin et d'augmenter son pouvoir de réfraction. À l'inverse, ces muscles vont se relaxer pour étirer le cristallin et permettre la vision de loin. Enfin, la lumière va traverser la seconde chambre de l'œil composée d'une sorte de gelée appelée humeur vitrée (qui confère sa consistance et sa forme sphérique à l'œil) avant d'entrer en contact direct avec la rétine (Stone 2012).

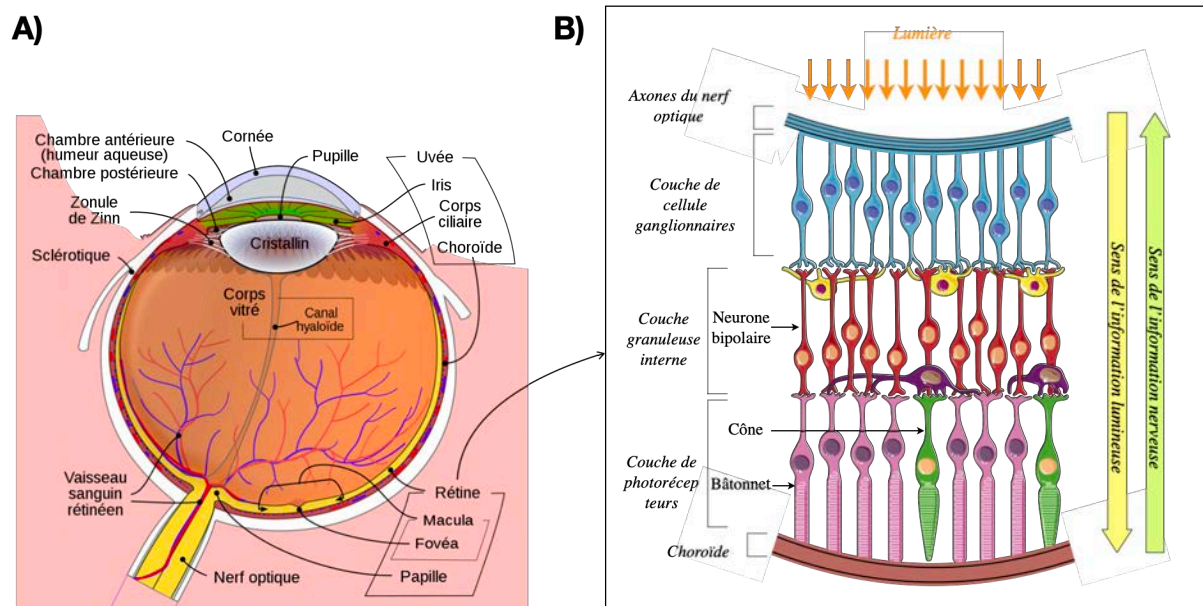


Figure 1 - Représentation schématique des différents éléments de l'œil. (A) L'œil des mammifères est composé de différents éléments qui aident à réfracter la lumière pour qu'elle se concentre sur la rétine. La lumière, sous forme d'onde électromagnétique, traverse d'abord la cornée, chargée d'environ 70 % de la réfraction, traverse l'humeur aqueuse, un liquide aqueux qui apporte des nutriments à la cornée, puis traverse le cristallin, une structure biconvexe qui réfracte davantage la lumière en accommodant, et finalement traverse l'humeur vitrée, sorte de matière gélatineuse qui donne sa forme ronde à l'œil, avant de toucher la rétine et les différentes cellules qui la composent. Les informations les plus détaillées sont projetées sur une partie spécifique de la rétine : la fovéa, où le traitement du signal est plus fin, en raison de la distribution asymétrique des cellules. (B) La lumière (flèches orange au-dessus) traverse les différentes couches de la rétine avant d'atteindre la couche des photorécepteurs (tout en bas). L'information codée par les photorécepteurs est ensuite propagée aux cellules bipolaires et horizontales (la couche granuleuse interne) et ensuite transmise aux cellules ganglionnaires avant de quitter la rétine par les fibres nerveuses optiques constituées des axones des cellules ganglionnaires.

Chargée de réceptionner les informations lumineuses, la rétine est composée de plus d'une soixantaine de types de neurones différents qui vont jouer un rôle spécifique dans le traitement des images perçues. Leur répartition est régulière, de sorte que les cellules couvrent uniformément la surface de la rétine ce qui garantit un échantillonnage uniforme de la scène visuelle par chacun d'entre eux (Cook 1996). Les cellules rétinienne d'un type particulier sont régulièrement espacées par rapport aux autres cellules du même type. En revanche leurs positionnements sont aléatoires par rapport aux cellules d'un autres types (même celles auxquelles elles sont connectées) (Rockhill, Euler, et Masland 2000). Selon R. Masland, l'organisation des neurones de la rétine va se faire selon trois étapes, ou principes, qui sont les suivantes :

- (1) Le signal généré par n'importe quel cône individuel est décomposé selon environ 12 éléments différents, dont chacun est transmis séparément à la rétine interne par un type de cellule bipolaire distinct sur le plan structurel et moléculaire
- (2) Les sorties de ces canaux cellulaires bipolaires sont échantillonnées par différents ensembles de cellules ganglionnaires rétiniennes
- (3) Les réponses partiellement sélectives médiées par les cellules bipolaires sont raffinées par les cellules amacrines - quelques-uns par type de cellules ganglionnaires - pour créer des matrices de sous-types de cellules ganglionnaires spécifiques

Ces principes vont nous servir de base pour décrire en détail les mécanismes rétiniens à l'origine des signaux qui quitteront l'œil pour rejoindre le cortex visuel.

Principe 1 : Décomposition des signaux en provenance des photorécepteurs en 12 flux d'informations parallèles

Bien que de nombreuses couches cellulaires la précèdent (voir Figure 1), c'est au niveau de la rétine que les signaux lumineux vont être transformés par le phénomène de phototransduction en signaux électriques qui pourront alors être transmis et interprétés par le cortex visuel. Cette transformation va être assurée par une mosaïque de photorécepteurs composée de bâtonnets et de cônes possédant chacun une sensibilité qui leur est propre. Les bâtonnets sont majoritaires puisqu'ils représentent 95% des photorécepteurs présents au sein de la rétine et contiennent le même pigment photosensible, la rhodopsine. Leur sensibilité visuelle est élevée mais leur acuité est faible. Ils sont donc dédiés à la vision scotopique de faible luminosité. Malgré leur surreprésentation au sein de la rétine, le circuit rétinien véritablement dédié à la fonction des bâtonnets comprend seulement quatre types de cellules : le bâtonnet lui-même, une cellule bipolaire qui ne reçoit des entrées que des bâtonnets (*cellule bipolaire à bâtonnets*), une cellule amacrine qui module la sortie de la cellule bipolaire et une cellule amacrine qui alimente la sortie du système de bâtonnet dans le circuit qui traite les informations dérivées des cônes. Bien que d'un point de vue fondamental, les cônes vont être structurellement et fonctionnellement équivalents aux bâtonnets, ils sont pourvus d'une sensibilité beaucoup plus faible mais d'une acuité beaucoup plus fine. Ainsi, ils sont sensibles aux lumières vives (lumière du jour) et sont impliqués dans la perception des couleurs. Leurs types fonctionnels sont définis par l'opsine qu'ils expriment puisque chaque cône contient un seul et unique pigment (opsine) parmi plusieurs types possibles qui se caractérisent par une absorption spectrale différente. On distingue alors trois catégories selon qu'ils soient sensibles aux longueurs d'ondes courtes

(~430nm, bleue, **S**), moyenne (~530, vert, **M**) ou élevée (~630nm, rouge, **L**). Pour ce qui est de leurs répartition au sein de la rétine, le pic de densité des cônes est observé au centre de l'œil au niveau de la fovéa (zone de l'œil où l'acuité visuelle est la plus importante) et chute drastiquement dès lors que l'on s'en éloigne alors que la densité des bâtonnets augmente en périphérie de la fovéa pour atteindre un pic de concentration autour du disque optique (zone où le nerf optique quitte l'œil).

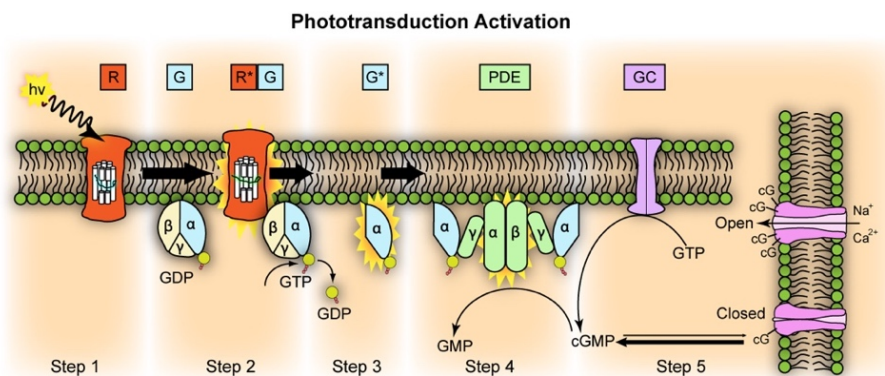


Figure 2 - Cascade de signalisation mise en œuvre lors de la phototransduction. De par le taux élevé de GPM cyclique présent dans la cellule, le photorécepteur se trouve de manière basale dans un état dépolarisé à savoir que les canaux sodiques sont ouverts, laissant entrer le sodium et libérant le potassium. Cet état va permettre la libération de glutamate, un neurotransmetteur responsable de l'hyperpolarisation des cellules bipolaires à centre ON et la dépolarisation des cellules bipolaires à centre OFF. L'arrivée du signal lumineux (photon) va activer la molécule de rhodopsine (R^*) engendrant un changement de conformation de celle-ci (étape 1). Ce changement de conformation va permettre à une protéine G (la transducine) de se fixer sur la molécule de rhodopsine ce qui va également changer sa conformation (étape 2) passant alors de GDP à GTP et libérant ainsi la sous-unité alpha qu'elle possède (étape 3). Cette sous unité alpha va pouvoir se lier avec une enzyme (étape 4) phosphodiesterase (PDE) qui va réduire la GMP cyclique (GMPc) produit par la Guanylate Cyclase (GC) en GMP non cyclique. La diminution du taux GMPc présent dans la cellule va provoquer la fermeture des canaux sodique GMP dépendants et donc l'hyperpolarisation de la cellule. Ainsi, la libération de glutamate va se voir diminuée, ce qui va engendrer la dépolarisation des cellules à centre ON et l'hyperpolarisation des cellules à centre OFF.

La détection de lumière par les photorécepteurs va avoir pour effet d'activer le phénomène de phototransduction, soit la transformation du signal lumineux en signal électrique grâce aux molécules de rhodopsine (bâtonnet) et d'opsine (cône) présentes sur les photorécepteurs. Ce changement de conformation va alors engendrer une cascade de signalisation (pour détail voir Figure 2) ayant pour conséquence l'hyperpolarisation des photorécepteurs qui va se traduire par l'envoi d'un signal électrique membranaire (potentiel membranaire) à la prochaine couche cellulaire composée des cellules bipolaires et horizontales (Figure 1).

Les cellules horizontales (interneurones), positionnées entre les photorécepteurs et les cellules bipolaires, vont avoir un rôle de rétroaction inhibitrice sur les bâtonnets et les cônes et possiblement sur les dendrites des cellules bipolaires (Herrmann et al. 2011). Pour cela, elles vont mesurer le niveau moyen d'éclairement arrivant dans une région de la surface rétinienne et soustraire ensuite une valeur proportionnelle à la sortie des signaux des photorécepteurs. En somme, elles vont inhiber sélectivement l'information transmise aux cellules bipolaires par certains photorécepteurs afin d'optimiser le signal en fonction de l'intensité lumineuse reçue par le photorécepteur. Elles fournissent ainsi un mécanisme de contrôle de gain local à la rétine (Verweij, Hornstein, et Schnapf 2003; Wässle 2004) qui permet de maintenir l'entrée du signal vers les circuits rétiniens internes dans sa plage de fonctionnement. Cela va permettre une amélioration de la perception des bords d'un objet et de ce fait, ce mécanisme intervient dans le phénomène d'organisation « centre-pourtour » (Kuffler 1953).

Les cellules bipolaires vont réceptionner les signaux transmis par les bâtonnets et les cônes qui, en parallèle, auront été partiellement modulés par les cellules horizontales. Sur la base de travaux en électrophysiologie, les cellules bipolaires avaient été divisées selon 4 groupes distincts : ON, OFF, soutenue et transitoire. Néanmoins des recherches récentes ont pu mettre en évidence qu'un plus grand nombre de neurones bipolaires était présent au sein de la rétine, se divisant en douze catégories distinctes dont onze types étaient dédiés aux cônes contre un seul pour les bâtonnets (Wässle 2004). Bien qu'il existe certaines exceptions (ex. les cellules bipolaires à cône bleu) le principe général qui domine l'organisation structurelle et fonctionnelle de la rétine est que chaque cellule bipolaire entre en contact avec toutes les extrémités des cônes qui se trouvent dans l'étendue de son arbre dendritique. D'un point de vue fonctionnel, cette organisation permet à chaque type de cellule bipolaire de transmettre une analyse différente des signaux sortant d'un cône, en ajustant les caractéristiques des synapses cône-cellule bipolaire. Ainsi, les cellules bipolaires peuvent être classées selon différents critères : (1) en fonction de leur réponse aux changements d'intensité lumineuse par rapport à la moyenne (ON et OFF type) (2) en fonction du nombre et du type de cônes auxquels ils se connectent (diffus, nain ou à cône bleu) (3) ou encore en fonction de leur réponses temporelle (transitoire ou soutenue).

In fine, ces signaux vont être pris en charge par les cellules ganglionnaires constituant l'ultime couche de cellules rétiniennes avant l'envoi de ces informations au niveau corticale. Aux vues des différents types de cellules bipolaires existantes, leurs propriétés temporelles sont différentes ce qui implique que les cellules ganglionnaires auront, elles aussi, des propriétés différentes.

Principe 2 : Les signaux provenant des cellulaires bipolaires sont échantillonnés par différents ensembles de cellules ganglionnaires rétinienne

Parfois considéré comme les cellules les plus importantes dans le traitement visuel, les cellules ganglionnaires ne reflètent pas uniquement les informations unitaires issues des photorécepteurs mais transmettent également une multitude de potentiel d'action passant d'un signal analogique à un signal numérique (Stone 2012). Les réponses de ces cellules ganglionnaires sont souvent décrites en termes de champs récepteur, c'est-à-dire la zone du champ visuel qui va générer une réponse de leur part. Ainsi, chaque photorécepteur va encoder une portion spatiale au sein de l'espace visuel qui sera son champ récepteur propre, puis la somme de plusieurs d'entre eux vont former le champ récepteur d'une cellule bipolaire. Enfin plusieurs cellules bipolaires vont composer le champ récepteur d'une cellule ganglionnaire qui sera organisée de manière antagoniste en centre ON / pourtour OFF ou inversement. Toutes les cellules bipolaires et toutes les cellules ganglionnaires sont stratifiées, certaines en couches étroites, certaines en couches plus larges, certaines en plusieurs couches, mais toujours stratifiées. Seuls trois types de cellules ganglionnaires rétinienne ont été caractérisés avec précision et ont été respectivement nommés **cellules naines, parasol et bistratifiées**. Ces différents types de cellules ganglionnaires vont être respectivement à l'origine des voies parvocellulaire, magnocellulaire et koniocellulaire qui sont anatomiquement séparées au sein du corps genouillé latéral (CGL) et dans V1 (aire visuelle primaire). Chacun de ces types cellulaires va avoir un rôle spécifique dans l'échantillonnage des réponses des cellules bipolaires. Les cellules naines vont par exemple être en charge de la vision fine grâce à leur forte résolution spatiale (haute fréquence spatiale), leur petit champ récepteur et leur sensibilité moindre aux basses fréquences temporelles. En lien étroit avec les cônes, elles ont également un rôle critique dans la vision des couleurs. À l'inverse, les cellules parasols vont prendre part à la vision grossière, achromatique et répondant au faible contraste (sensibilité pour les fréquences spatiales faibles et grande sensibilité aux hautes fréquences temporelles).

En résumé, les cellules bipolaires reçoivent des entrées de tous les cônes à leur portée synaptique mais elles se terminent sur des ensembles très restreints de partenaires postsynaptiques. Cette connectivité est à la base de la sélectivité de réponse qui distingue les types fonctionnels de cellules ganglionnaires (Dhande et al. 2015). En effet, si différentes cellules ganglionnaires reçoivent des entrées sélectives de cellules bipolaires répondant différemment, elles seront elles-mêmes imprégnées de différents types de réponses à la lumière.

Principe 3 : La combinaison de l'activité des cellules bipolaires et amacrines permet de créer les divers encodages du monde visuel que la rétine transmet au cerveau

Comme évoquées précédemment, les réponses des cellules bipolaires sont en partie influencées par leurs caractéristiques intrinsèques mais elles sont également influencées par les entrées des cellules amacrines. Ces interneurons inhibiteurs se connectent à la fois aux cellules bipolaires, aux cellules ganglionnaires mais aussi à d'autres cellules amacrines, fournissant ainsi la principale entrée synaptique aux cellules ganglionnaires (Jacoby et al. 1996). Les cellules amacrines représentent les deuxièmes contrôleurs de la réponse des cellules ganglionnaires. Parmi leurs fonctions, les cellules amacrines se retrouvent impliquées dans les calculs permettant la détection du mouvement d'un objet, c'est-à-dire qu'elles vont fournir un signal qui distingue le mouvement réel d'un objet par rapport à l'arrière-plan global de la scène des mouvements propres de l'observateur (Olveczky, Baccus, et Meister 2003). Elles sont aussi en mesure de générer une excitation directe sur les cellules ganglionnaires qui sont sélectives pour la direction du mouvement (Hausselt et al. 2007). De manière générale, les cellules amacrines surveillent les effets de toutes les entrées des cellules bipolaires et enregistrent les signaux qui affectent leurs terminaisons axonales (Awatramani et Slaughter 2000). Ainsi, le signal sortant d'une cellule bipolaire en direction d'une cellule ganglionnaire dépend à la fois des propriétés de réponse intrinsèque de la cellule bipolaire mais aussi des actions des cellules amacrines sur cette même cellule. Pour finir, les axones de toutes les cellules ganglionnaires de la rétine vont se diriger vers le disque optique dans la rétine de chaque œil et former le nerf optique. Il n'y a pas de photorécepteurs au niveau du disque optique, produisant une « tâche aveugle » dans le champ visuel de chaque œil. La grande majorité des cellules ganglionnaires (~90 %) vont alors se projeter vers le corps genouillé latéral (CGL).

2. Le voyage de l'information lumineuse

Le CGL est une petite structure présente dans la partie postérieure du thalamus considérée comme un simple relais des informations rétiniennes. Il se compose de six couches dont chacune va recevoir respectivement les signaux d'entrée provenant de la rétine nasale dans les couches 1, 3 et 5 (numérotées de sa partie ventrale à dorsale) de l'œil controlatéral, et les signaux d'entrée provenant de la rétine temporale de l'œil ipsilatéral dans les couches 2, 4 et 6 (Briggs et Usrey 2011). Chez le primate, les couches 1 et 2 contiennent des neurones magnocellulaires, qui reçoivent principalement des informations des cellules ganglionnaires de type parasol, alors

que les couches 3 à 6 contiennent des neurones parvocellulaires, qui reçoivent des informations des cellules ganglionnaires de type naine. Les neurones koniocellulaires sont intercalés entre ces six couches et reçoivent principalement les informations des cellules ganglionnaires bistratifiées (Hendry et Reid 2000). Ainsi, le modèle de traitement des informations visuelles peut-être simplifié selon 3 voies : magnocellulaire, parvocellulaire et koniocellulaire. En plus de l'organisation visuelle, le CGL est également organisé rétinotopiquement, c'est-à-dire qu'il possède une représentation ordonnée de l'espace visuel contralatéral dans chaque couche. Ainsi la représentation du méridien horizontal divise le CGL en une première moitié supérieure et médiale correspondant au champ visuel inférieur et une seconde moitié inférieure et latérale correspondant au champ visuel supérieur. L'excentricité est représentée en série le long de la dimension postéro-antérieure avec la fovéa représentée au pôle postérieur (Schneider 2004).

Les propriétés fonctionnelles des neurones magnocellulaires et parvocellulaires sont respectivement semblables à celles observées pour les cellules ganglionnaires parasols et naines à savoir que les neurones magnocellulaires répondent mieux aux stimuli à faible contraste et sont sensibles à des fréquences temporelles plus élevées alors que l'inverse est observé pour les neurones parvocellulaires (Derrington et Lennie 1984; Alitto et al. 2011). Les propriétés fonctionnelles des neurones koniocellulaires sont très diversifiées et ont été moins explorées de par la difficulté d'isoler ces neurones. Les champs récepteurs des neurones du CGL sont également très similaires à ceux observés dans les cellules ganglionnaires rétiniennes montrant un antagonisme centre-pourtour (centre ON, pourtour OFF et vice versa) et augmentant en taille avec l'excentricité rétinienne (Xu, Bonds, et Casagrande 2002). Il est également important de noter que le CGL humain joue un rôle dans la perception et la cognition au-delà de celui d'un simple noyau relais et devrait être considéré comme un premier gardien du contrôle attentionnel et de la conscience visuelle (Kastner, Schneider, et Wunderlich 2006). Le CGL reçoit également une rétroaction du cortex visuel primaire (V1) qui augmente de manière multiplicative la réponse des neurones magnocellulaires et parvocellulaires (Przybylszewski et al. 2000) et l'attention peut moduler les réponses dans le CGL humain (O'Connor et al. 2002).

En somme, le CGL reçoit des signaux d'entrées des différentes populations de cellules ganglionnaires rétiniennes ainsi que des entrées descendantes de V1 et pourrait être impliqué dans le contrôle actif des signaux entrant au sein du cortex. Les neurones du CGL sortant vont principalement se projeter au sein de la couche 4 de l'aire V1 qui va se charger de structurer,

organiser et relayer les informations qu'elle reçoit au sein des différentes aires visuelles du cortex permettant d'aboutir à l'émergence des percepts visuels.

3. Premiers pas dans le cortex visuel

La fonction visuelle est sans doute l'une des plus développées chez le primate occupant la majeure partie de l'espace cérébrale puisqu'environ 50 % du cortex chez le macaque et 20-30 % chez l'humain est consacré au traitement visuel ([Van Essen 2002a](#)). Le cortex visuel représente en somme, la centrale de traitement des informations visuelles et se trouve être parcellé en différentes aires visuelles se distinguant selon leur cyto-myeloarchitecture, leurs connectivités, leur topographie visuelle (organisation rétinotopique) et enfin leurs propriétés fonctionnelles ([Felleman et Van Essen 1991](#); [Kaas 1996](#)). Néanmoins, chacun de ces critères sont porteurs de limites importantes et ne s'appliquent pas aussi bien à toutes les régions ou à toutes les espèces. Par exemple, pour certaines aires les propriétés de rétinotopie ne sont pas toujours claires et les subdivisions cyto-architectoniques sont souvent très subtiles. On retrouve également une surabondance des schémas de parcellations fonctionnelles du cortex visuel chez le macaque dont une trentaine voir plus d'aires anatomiquement et/ou fonctionnellement distinctes ont été décrites ([Van Essen 2002a](#); [Van Essen et al. 2019](#)). Un argument convaincant en faveur de l'identification et de la définition d'une aire pourrait impliquer de trouver des caractéristiques spécifiques à l'aire qui soient robustes et consistantes entre plusieurs approches et reproduites au sein de plusieurs laboratoires.

Finalement, la définition des aires visuelles n'est pas aussi simple qu'il n'y paraît, notamment quand il s'agit d'observer ces aires au sein d'un même espèce ([Rosa et Tweedale 2005](#)). En effet, définir les homologues au sein des primates humain et non-humain (PNH) est un enjeu de taille puisqu'il permet d'observer chez le PNH ce qui n'est pas ou difficilement observable chez l'humain, à savoir les mécanismes sous-jacents du traitement visuel par des approches plus invasives comme les enregistrements unitaires. Ces approches ont d'ailleurs contribué à la définition des aires visuelles chez l'humain ([Van Essen et Glasser 2018](#)). En revanche, les études en neuroimagerie présentent de nombreux avantages dont la possibilité d'être applicable à toutes les espèces et de permettre des mesures rapides, globales, reproductibles et multimodales de la structure et de la fonction dans les cerveaux vivants et les tissus post-mortem ([Friedrich et al. 2021](#)). Au sein des primates, les études en IRMf (Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle) donnent accès à l'évaluation d'homologies et de différences dans

les aires visuelles étudiées de diverses sous-espèces en se basant sur l'observation de caractéristiques fonctionnelles et/ou rétinotopiques (l'arrangement des réponses constituant une carte ordonnée de l'espace visuel) similaires (pour détail voir (Orban, Van Essen, et Vanduffel 2004)). Ces équivalences fonctionnelles peuvent dans certains cas compléter les preuves anatomiques existantes mais nécessitent généralement un soutien supplémentaire. On retrouve notamment l'évaluation des homologies par approches surfaciques appliquées dans le cadre d'études comparatives (Van Essen et al. 2001; Van Essen 2002b). Parmi les homologies avérés, les aires visuelles précoces V1, V2 et V3 sont largement admises comme étant conservées entre l'humain et le macaque (Orban, Van Essen, et Vanduffel 2004).

Chez les deux espèces, V1 est en charge de la première étape du traitement cortical des signaux visuels, également appelé cortex strié en raison de la bande proéminente de matière blanche (la ligne de *Gennari*) qui traverse la couche 4. Elle reçoit trois types d'entrées du CGL (parvocellulaire, magnocellulaire et koniocellulaire) qui vont se terminer dans des subdivisions distinctes au sein de sa couche 4 pour chacun des deux yeux : les couches magnocellulaires projettent sur la couche 4C α de V1, les couches parvocellulaires sur la couche 4C β et les couches koniocellulaires sur les *blobs* riches en cytochrome oxydase dans les couches 2 et 3, la couche 1 et la couche 4A. Ainsi, V1 contient une représentation rétinotopique de l'ensemble du champ visuel contralatéral avec un nombre disproportionné de neurones consacrés au traitement des informations fournies par la région fovéale de la rétine (voir Figure 3-A). Cette surreprésentation fovéale appelée magnification corticale indique l'affectation de circuits neuronaux supplémentaires pour le traitement des informations dans la partie centrale du champ visuel et se fait le reflet du grand nombre de cellules ganglionnaires au service des cônes fovéaux (Wässle et al. 1989). Les champs récepteurs dans V1 représentant la fovéa sont assez petits et augmentent avec l'excentricité d'une manière qui est à peu près inversement proportionnelle au grossissement cortical (voir Figure 3-A) (Dow et al. 1981; Van Essen, Newsome, et Maunsell 1984).

Contrairement à ceux des cellules de la rétine, les champs récepteurs de V1 sont plus allongés et leurs propriétés varient en fonction de la complexité du neurone considéré et de la sous-couche au sein de laquelle il se situe. Les travaux de (Hubel et Wiesel 1968) ont permis de distinguer deux types cellulaires au sein de V1 : les cellules simples et les cellules complexes. Les cellules simples se situent principalement dans la couche 4 et se caractérisent par de petits champs récepteurs avec une entrée monoculaire. Ces neurones ont une organisation ON-OFF

qui peut suivre une organisation centre-pourtour ou être plus latéralisée et vont être sélectifs pour une orientation spatiale parfaitement alignée avec leurs champs récepteurs (ex. barre lumineuse présentée dans le champ récepteur selon une orientation précise). Dans les couches 2, 3, 5 et 6, les cellules deviennent plus complexes : leurs champs récepteurs, de taille moyenne, n'ont plus d'organisation ON-OFF aussi claire et elles affichent des réponses binoculaires, ouvrant la voie à l'intégration visuelle stéréoscopique (Cumming et Parker 2000). Ces cellules complexes sont sélectives à l'orientation avec moins de contraintes que les cellules simples, c'est-à-dire que la stimulation peut se produire n'importe où dans le champ récepteur et se déclenchera tant que le stimulus reste aligné avec l'orientation préférée du neurone. En fait, les sorties de plusieurs cellules simples qui partagent la même orientation préférée, mais avec des phases différentes, peuvent être combinées au niveau d'une cellule complexe, qui montre alors une réponse aux orientations du bord invariante en phase.

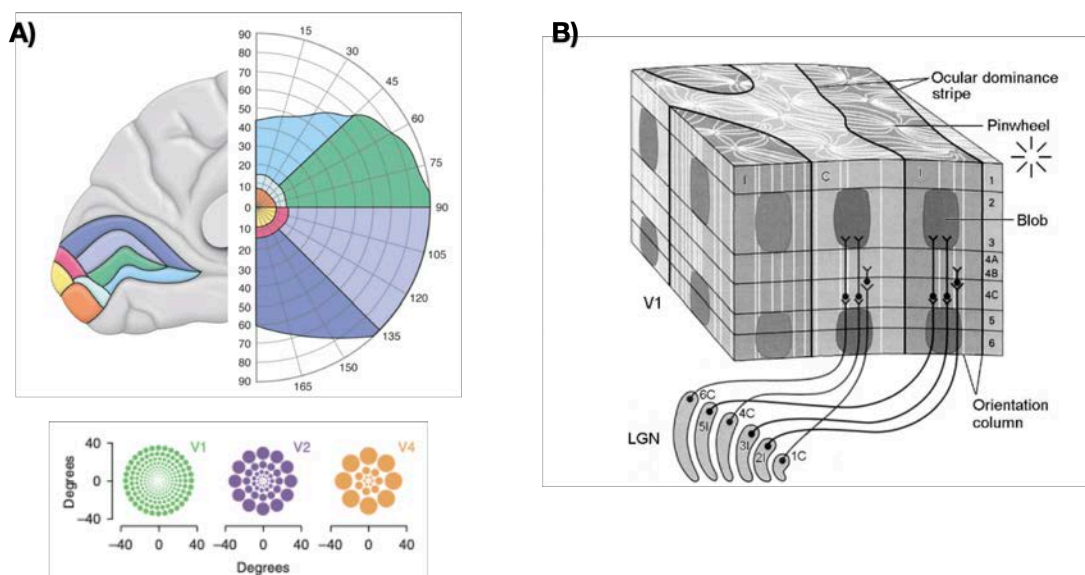


Figure 3 - Organisation du cortex visuel primaire. (A) Propriété rétinotopique de V1. Représentation ordonnée du champ visuel (demi-cercle de droite) au sein du cortex visuel primaire (illustration de gauche). La surface consacrée à la représentation fovéale (jaune et orange) se trouve majorée en comparaison du reste du champ visuel. En dessous est présentée une représentation illustrée des champs récepteurs avec des tailles basées sur des mesures physiologiques dans V1, V2 et V4 (adapté par Freeman et Simoncelli 2011) d'après (Gattass, Gross, et Sandell 1981). La fovéa est au centre de chaque tableau. La taille de chaque cercle est proportionnelle à son excentricité. Pour une excentricité donnée, un paramètre d'échelle plus grand implique des champs récepteurs plus grands. (B) Hyper colonnes de V1. Au sein d'un cube de 1 mm² du cortex, toutes les caractéristiques d'une petite région du champ visuel sont représentées. Des colonnes d'orientation sont disposées successivement et les bandes de dominance oculaire de l'œil ipsilatéral (I) et contralatéral (C) alternent. Les blobs représentent le contraste des couleurs. D'après (Behnke 2003).

Ainsi, un certain nombre de propriétés non développées au cours des étapes visuelles précédentes vont émerger dans le cortex strié comprenant la sélectivité à l'orientation du stimulus, à sa fréquence spatiale ainsi qu'à la disparité binoculaire (horizontale mais aussi verticale). Elles vont représenter la première étape du traitement menant à la perception de la forme et du mouvement. L'organisation de certaines de ces propriétés vont notamment suivre l'organisation anatomique de V1. Par exemple, les informations provenant des deux yeux, sont séparées en couches distinctes dans le CGL et demeurent séparées lors de leurs arrivées dans la couche 4C du cortex strié (Hubel et Wiesel 1977). Ce faisant, les signaux des deux yeux sont traités séparément et les neurones sont regroupés selon leur œil d'origine (groupement appelé colonne de dominance oculaire) et peuvent être visualisés comme des bandes alternées sur toute l'épaisseur du cortex (Figure 3-B). Cette arrangement va conduire à terme à une perception stéréoscopique de la profondeur puisqu'un certain nombre de ces neurones sont sensibles à la disparité rétinienne horizontale (Livingstone et Tsao 1999; Cumming et Parker 1999; 2000). De même que les neurones ayant des préférences oculaires similaires, des neurones ayant des préférences d'orientation similaires se regroupent en colonnes étroites s'étendant perpendiculairement de la surface corticale à la substance blanche (voir Figure 3-B et (Hubel et Wiesel 1977)). Ainsi, les neurones d'une colonne donnée partagent la même sélectivité d'orientation et possèdent des champs récepteurs au sein de la même partie du champ visuel. La périodicité de ces colonnes d'orientation est interrompue par les régions de *blobs* de cytochrome oxydase proéminentes dans les couches 2/3 qui présentent une certaine sélectivité pour la couleur et répondent aux basses fréquences spatiales (Livingstone et Hubel 1984). Ensemble, les colonnes de dominance oculaire, les colonnes d'orientation et les blobs pour une portion donnée du champ visuel forment une unité d'ensemble appelée hyper colonne dont chacune occupe 1 mm² de cortex strié.

Une autre caractéristique émergente dans V1 est la sélectivité pour la direction du mouvement du stimulus. Ces neurones de sélectivité directionnelle ont une implication majeure dans la capacité à percevoir le mouvement de l'objet, dont on peut observer une augmentation du taux de décharge lorsque qu'un stimulus en mouvement (barre orientée selon leurs préférences) se présente dans leur champs récepteur (Hubel et Wiesel 1968). À la base de ces propriétés fonctionnelles se trouve également la sensibilité de V1 au contraste et son rôle comme filtre spatio-temporel. Rappelons-nous que l'une des propriétés fondamentales des cellules ganglionnaires est l'organisation centre-pourtour qui permet de détecter les variations de luminance ou de contraste chromatique dans l'espace. On retrouve une sensibilité accrue au

contraste dans la voie magnocellulaire présentant des réponses fiables à des contrastes aussi faibles que 1% alors que les neurones parvocellulaires vont répondre des contrastes plus élevés. Les couches corticales recevant des entrées des deux voies vont refléter ces propriétés c'est-à-dire que les neurones de la couche 4C α recevant des entrées des neurones magnocellulaires vont montrer une sensibilité aux contrastes plus élevés que les neurones de 4C β .

En résumé, le passage des informations visuelles par l'aire visuelle primaire est une étape clé de la perception visuelle au sein de laquelle V1 va avoir le rôle de filtre spatio-temporelle et va être impliqué dans le traitement des contrastes, des orientations et des directions ainsi que des informations binoculaires. Par la suite, les informations visuelles provenant du cortex strié vont être transmises à d'autres aires visuelles dans le cortex extrastrié composé notamment de V2, V3 et V4. Les signaux sortant de l'aire V1 vont en majorité rejoindre l'aire V2 qui lui est adjacente bien qu'elle renvoie aussi des projections au CGL et au pulvinar (Casagrande et Kaas 1994) et possède des connexions directes avec l'aire MT (*Middle Temporal Area*) (Maunsell et Van Essen 1983; Boyd et Casagrande 1999). V1 maintient également des connexions avec un large éventail d'autres régions corticales et sous-corticales (Kennedy et Bullier 1985).

Un certain nombre de propriétés vont être communes à V1 et V2 comme la sélectivité pour l'orientation et la direction du stimulus ou la sensibilité chromatique (Burkhalter et Van Essen 1986). Mais de nouvelles fonctionnalités vont également émerger au sein de V2. Par exemple, un nombre important de neurones de V2 sont partiellement sélectifs à la disparité binoculaire relative alors que les neurones de V1 traitent uniquement la disparité absolue (Thomas, Cumming, et Parker 2002). Les champs récepteurs des neurones de V2 sont plus grands (voir Figure 3-A et (Gattass, Gross, et Sandell 1981)) et préfèrent des fréquences spatiales plus basses avec une plage de réponse aux fréquences spatiales un peu plus large que celle des neurones de V1 (Levitt, Kiper, et Movshon 1994). Il existe également une plus grande proportion de cellules orientées vers la couleur par rapport à V1, ainsi que des neurones qui présentent une sélectivité à la couleur et à la disparité (Roe et Ts'o 1995). En plus de ces propriétés, il a été rapporté que V2 répondait à des formes complexes suggérant qu'une quantité d'intégration de caractéristiques de stimulus codées dans l'aire V1 est susceptible d'avoir lieu dans les neurones V2 (Hegdé et Van Essen 2000). Il a notamment été démontré que les neurones de V2 possédaient une sélectivité pour le côté d'une figure présentée, c'est-à-dire que les réponses neuronales aux contours étaient sélectives pour le côté de la figure auquel le contour « appartenait » (Zhou, Friedman, et von der Heydt 2000). Cela suggère que la ségrégation entre

figure et arrière-plan (*figure-ground*) est codée dans les signaux de contour (codage de propriété de frontière). De façon intéressante, des auteurs ont pu montrer que l'aire V2 combine deux stratégies de calcul, une qui exploite l'information stéréoscopique binoculaire pour la définition de l'ordre de profondeur local, et une autre qui exploite la configuration globale des contours. Ainsi, V2 représenterait les frontières des figures 2D comme des bords de surfaces, comme si les figures étaient des objets dans l'espace 3D (Qiu et von der Heydt 2005). De plus, V2 s'est avérée être impliquée dans le traitement des structures d'images naturelles et notamment dans les détections des textures, propriétés qui n'a pas été observée dans V1 (Freeman et al. 2013).

En somme, l'ensemble des caractéristiques observées dans V2 suggèrent que les informations fournies par ses neurones peuvent jouer un rôle dans le codage des propriétés de surface, notamment les contours et l'achèvement des lignes, le groupement perceptif, les profondeurs relatives ainsi que dans le traitement des textures et de la segmentation *figure-ground*. V2 renvoie des projections à V1 mais se projette également dans les aires V3, MT et V4, ainsi qu'aux régions du cortex pariétal, y compris les aires MST (*Medial Superior Temporal area*), PO (*parieto-occipital area*) et VIP (*Ventral IntraParietal area*) (Gattass et al. 1997).

Directement accolée à l'aire V2, l'aire visuelle V3 présente une incidence élevée de sélectivité d'orientation (80 %) et une plage de réponse à l'orientation similaire à V2 (Gegenfurtner, Kiper, et Levitt 1997). Ces deux aires V2 et V3, ont été considérées comme des images miroir l'une de l'autre et présentent une taille approximativement égale. Néanmoins, les neurones V3 préfèrent des fréquences spatiales plus basses et temporelles plus élevées et présentent une sensibilité au contraste plus élevée que les neurones V2. Ces propriétés, ainsi que l'incidence relativement élevée de la sélectivité directionnelle (près de 60 % des neurones) et la présence d'une sélectivité pour la disparité binoculaire ont suggéré un rôle dans le traitement des informations de mouvement. L'aire visuelle V3 a été au cœur de nombreux débats concernant son existence et sa subdivision (voir (Lyon et Connolly 2012)) et de ce fait, il existe à ce jour peu de référence aux propriétés fonctionnelles qui lui sont spécifiques.

Finalement, parmi la diversité des schémas de parcellation obtenus à partir des différents critères évoqués précédemment, V1, V2 et V3 ainsi que l'aire MT appartiennent aux consensus d'aires visuelles homologues entre le cortex visuel du macaque et le l'humain (Orban, Van Essen, et Vanduffel 2004; Kolster et al. 2014; Vanduffel, Zhu, et Orban 2014). Il faut néanmoins noter que certaines aires visuelles se sont avérées topographiquement différentes

comme l'aire V4 qui couvre un héli-champs complet confiné à la surface occipitale ventrale chez l'humain alors que chez le singe la représentation des champs est divisée, couvrant les parties des surfaces occipitales dorsale et ventrale (voir [\(Kolster et al. 2014\)](#)). Une image a récemment émergé reliant les cartes du champ visuel extrastrées au sein des deux espèces comme par exemple les aires PITd/PITv (*dorsal and ventral Posterior InferoTemporal areas*) du singe et le pHITd/phPITv (*putative human dorsal and the ventral Posterior InferoTemporal areas*) humain, ainsi que les clusters MT dans les deux espèces. Ces aires présentent en effet des similitudes dans leurs topographies, propriétés de réponse et champs récepteurs de la population de neurones qui ont suggéré une homologie ([\(Kolster, Peeters, et Orban 2010\)](#)). Ces auteurs ont également pu montrer par des critères fonctionnels et des propriétés de champs récepteurs, des correspondances entre V4A (*V4 Accessory*) chez le singe et LO1 (*Lateral Occipital area 1*) chez l'humain ainsi que l'OTd (*dorsal OccipitoTemporal area*) du singe et LO2 (*Lateral Occipital area 2*) humain ([\(Kolster et al. 2014\)](#)).

En sommes, V1, V2 et V3 ne sont que les premières aires sur plus d'une trentaine d'autres qui traitent les informations visuelles au sein du cortex. L'ensemble des aires visuelles sont fortement interconnectées et la plupart de leurs connexions sont bidirectionnelles afin de permettre un traitement progressif de l'information le long de la hiérarchie du système visuel (mécanismes de *feedforward*) mais aussi des boucles de rétroactions provenant d'aires de plus haut niveau (mécanismes de *feedback*). Les aires visuelles après V3 se répartissent le long de deux voies principales : une voie dorsale qui mène au cortex pariétal et qui est notamment impliquée dans la cognition spatiale et le contrôle des actions visuellement guidées et une voie ventrale qui se projette vers le cortex inféro-temporal (IT) et qui traite notamment la reconnaissance des formes et des objets (pour revue ([\(Creem et Proffitt 2001; Rossetti, Pisella, et McIntosh 2017\)](#))).

4. D'abord voir, ensuite savoir : où, quoi, comment ?

Comme l'ont indiqué des travaux pionniers en électrophysiologie (voir [\(Hubel et Wiesel 1968; Felleman et Van Essen 1991\)](#)), le système visuel des primates est régi par un traitement hiérarchique distribué. Ce traitement va, entre-autre, être caractérisé par une augmentation progressive de la complexité des propriétés physiologiques des champs récepteurs dans le cortex mais également par la transformation progressive des signaux lumineux en modalité perceptive pour caractériser le monde qui nous entoure et donner du sens à ce que l'on voit.

Ainsi, détecter, reconnaître et caractériser des objets ou des éléments dans une scène visuelle est l'une des tâches importantes réalisées par le système visuel qui va s'effectuer selon différentes modalités. Comme évoquées précédemment, les informations visuelles délivrées en premier lieu au sein des aires visuelles V1, V2 et V3 vont être transmises à des aires visuelles de plus haut niveau. Historiquement, les informations traitées dans le cortex extrastrié sont ensuite transmises à deux voies distinctes traitant d'un côté les informations portant sur le « quoi » (reconnaissance de l'objet) et le « où » (localisation spatiale). Cette ségrégation a émergé sur des bases anatomiques et s'est vue renforcée par des études lésionnelles et des études de connectivités (Markov et al. 2013; Wang et Kennedy 2016). On observe ainsi un flux se projetant ventralement vers le cortex IT tandis que l'autre se projette dorsalement vers le cortex pariétal postérieur (voir Figure 4).

Cette distinction a été reprise et développée par de nombreuses études depuis des décennies menant à une réactualisation de ce modèle à mesure des découvertes scientifiques. Par exemple, en se basant sur des études de cas cliniques, (Goodale et Milner 1992) ont proposé un modèle de « perception-action » selon une division des voies en « quoi-comment ». Dans leur modèle, la voie ventrale va se voir attribuer le traitement d'informations à des fins de perception visuelle alors que la voie dorsale va se concentrer sur le traitement des informations à des fins d'exécution de mouvement. Ici, la distinction se concentre moins sur les différences dans les informations du stimulus utilisées par les deux systèmes (aspect passif de la vision « quoi-où ») au profit de l'utilisation du stimulus dépendant de la réponse produite par le sujet (« quoi-comment ») (pour revue (Rossetti, Pisella, et McIntosh 2017)). Ces deux modèles ont continué de coexister dans le domaine des neurosciences visuelles. Néanmoins, cette distinction en voie dorsale et ventrale du traitement visuel est remise en question et les preuves expérimentales se sont accumulées au cours des années.

En somme, les arguments s'opposant à ce modèle vont suivre deux lignes directrices portées par les arguments suivants : (1) la voie ventrale n'est pas l'unique responsable de la reconnaissance d'objets bien qu'elle semble jouer un rôle plus important qu'une simple participation à la vision de l'objet (2) le rôle de la voie dorsale ne se limite pas à la vision spatiale mais serait plus général et contribuerait de manière critique aux mécanismes de l'attention visuelle et plus généralement de l'attention spatiale. Il est à noter que les rôles de la voie dorsale dans l'attention spatiale et dans le contrôle sensorimoteur ne sont ni directement expliqués ni indirectement impliqués par le modèle « quoi-où ».

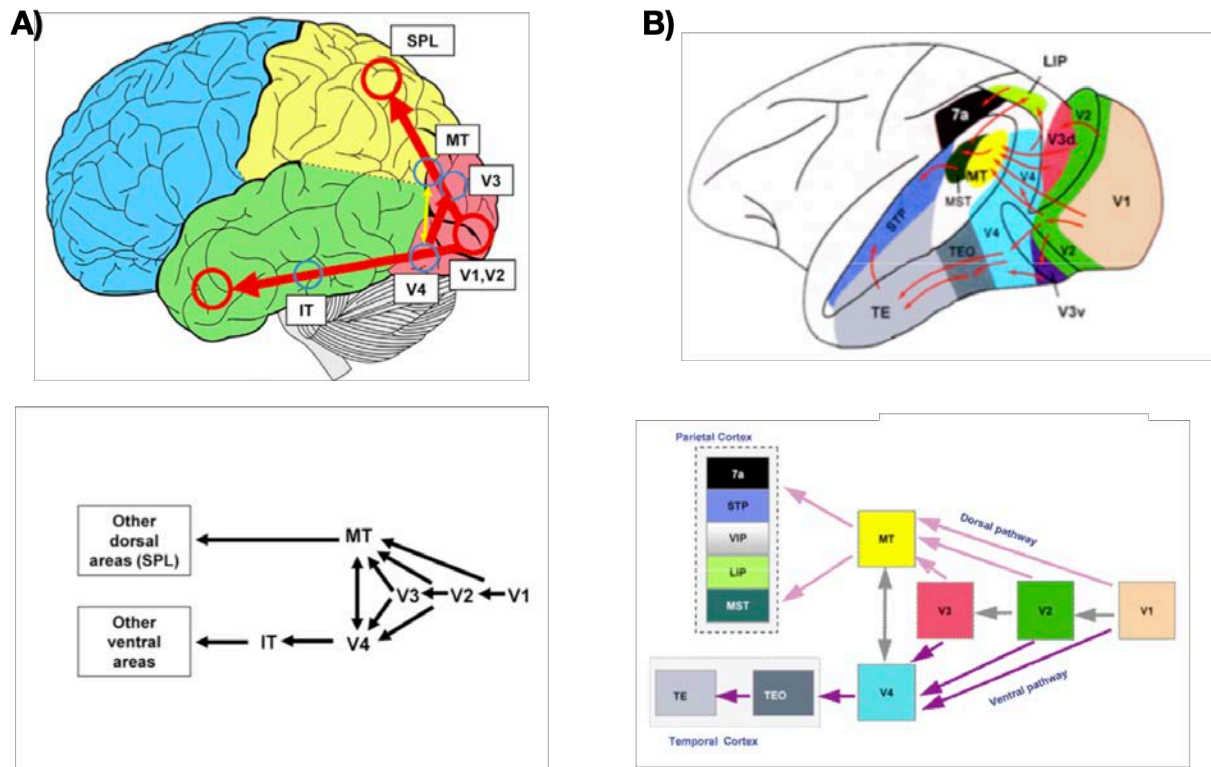


Figure 4 - Distinction des voies visuelles dorsale et ventrale chez le primate humain et non-humain. (A) Illustration du cerveau humain modélisant les voies visuelles. Au-dessous est présenté un diagramme schématisé des deux voies visuelles ventrale et dorsale ainsi que de leurs connexions. D'après (Choi et al. 2020). (B) Illustration du cerveau du singe montrant l'emplacement des aires corticales et leurs principales connexions : les voies visuelles dorsale et ventrale se dirigeant vers les lobes pariétaux et temporaux sont représentées dans un schéma simplifié. Toutes les connexions entre les aires corticales sont largement réciproques. Adapté par (Pasternak, Bisley, et Calkins 2003) d'après (Farah, Humphreys, et Rodman 1999). Abréviations : ANG, gyrus angulaire ; IT, aire temporale inférieure ; MT, aire visuelle temporelle moyenne ; SPL, lobule pariétal supérieur ; LIP, aire latérale intra-pariétale ; VIP, aire ventrale intra-pariétale ; STP, aire poly-sensorielle temporelle supérieure.

Ainsi, la ségrégation entre voie dorsale et voie ventrale n'est sûrement pas aussi absolue qu'évoquée par les modèles du « quoi-où » et du « quoi-comment » dont les mises à jour continue de se poursuivre (pour exemple voir (Sheth et Young 2016; Pitcher et Ungerleider 2021)). Le modèle de perception-action capture en effet certains grands schémas de localisation fonctionnelle mais les spécialisations des deux courants restent relatives et non absolues. N'importe quelle quantité de dimensions spatiales (par exemple, position rétinotopique, mouvement de stimulus) peut contribuer aux représentations de la voie ventrale et certains aspects de la forme de l'objet doivent être capturés dans la voie dorsale pour guider efficacement l'action. Cependant, il n'en demeure pas moins que certains mécanismes restent propre à chacune de ces voies visuelles et l'on admet encore largement que la voie visuelle ventrale sert

de cadre neuronale élargi pour le traitement de la qualité de l'objet ou de son identité (voir [\(Kravitz et al. 2013\)](#)).

Dans le cadre de cette thèse, nous allons porter une attention plus particulière aux processus attribués à la voie visuelle ventrale englobant notamment les mécanismes de perception liés aux objets. Dans la section suivante, nous développerons plus en détails l'organisation de la voie visuelle ventrale et les mécanismes qu'elle met en œuvre pour permettre de percevoir et comprendre le monde qui nous entoure.

La voie ventrale : une transition vers la perception

Pour obtenir une représentation des entités qui composent notre environnement, les signaux vont transiter au sein de la voie ventrale, passant de l'état d'éléments à l'état d'entité complète. C'est ainsi que nous allons être en mesure d'apposer nos connaissances pour établir l'identité des différents objets que nous croisons dans notre quotidien. Dans ce cadre, la voie visuelle ventrale peut être décrite comme un réseau occipito-temporel qui relie le cortex visuel précoce V1 aux structures corticales et sous-corticales spécialisées qui sont impliquées dans la formation de représentations ou d'associations spécifiques d'éléments provenant des informations visuelles stables. En ce sens, elle serait chargée du **traitement de la qualité des objets** en capturant une grande variété d'informations visuelles constantes pouvant être traitées comme base de ces associations ([\(Kravitz et al. 2013\)](#)). Ces informations vont inclure les caractéristiques ou les dimensions perceptives (ex. la forme, la couleur, la taille) d'un objet provenant directement de V1 (ex. luminosité, position rétinotopique) ou formées par la suite d'un assemblage de dimensions de base (ex. forme). Ainsi, tout stimulus peut être représenté comme une coordonnée ou une configuration le long de toutes les dimensions que représente le réseau occipito-temporel. La particularité des mécanismes de représentation au sein de la voie ventrale n'est pas qu'elle soit liée à des objets physiques particuliers mais qu'elle capture une configuration stable d'informations visuelles (ex. texture, scène). Pour cela deux propriétés fonctionnelles vont varier en suivant une progression le long de la voie ventrale : la taille des champs récepteurs et la complexité des stimuli nécessaires pour susciter une réponse (voir Figure 5) ([\(Kobatake et Tanaka 1994; Rust et DiCarlo 2010\)](#)). Ainsi, on retrouve à l'extrémité antérieure de la voie ventrale des neurones répondant à des stimuli complexes au sein de champs récepteurs beaucoup plus grands que ceux de V1 et V2. Ces propriétés s'accordent au traitement progressive de la voie ventrale impliquée dans la reconnaissance d'objets et permettent

d'aboutir à des représentations spécifiques ou des caractéristiques d'objets qui sont abstraites de la structure spatiale des entrées visuelles rétiniennes (DiCarlo et Cox 2007).

Il est considéré que la voie visuelle ventrale émerge au-delà des aires V1 et V2 à partir de V4 et jusqu'au complexe IT. Bien que certaines connexions directes existent entre V2 et V4 (Shipp et Zeki 1985), la dernière porte avant la division des deux flux visuels se situe dans l'aire V3 qui est considérée comme une étape essentielle dans l'analyse de scènes visuelles. Comme évoqué précédemment, les propriétés des neurones de V3 se rapprochent de celles observées dans V2 puisqu'elle présente une incidence élevée de sélectivité à l'orientation (80 %) et une plage de réponse à l'orientation similaire à V2 (Gegenfurtner, Kiper, et Levitt 1997). De façon semblable, il a été montré que V2 et V3 possédaient sensibilité à la structure tridimensionnelle à partir du mouvement (Vanduffel et al. 2002). Néanmoins, il a été noté que V3 avait une sensibilité à des fréquences spatiales plus basses et aux fréquences temporelles et au contraste plus élevée que les neurones V2 et qu'elle possédait une incidence élevée de neurones sélectifs aux directions du mouvement (Gegenfurtner, Kiper, et Levitt 1997). De façon intéressante, une étude a révélé une sélectivité pour les mouvements de second ordre au sein de V3, soit lorsque le contour en mouvement est défini par le contraste, la texture ou une autre qualité qui n'entraîne pas d'augmentation de la luminance ou de l'énergie de mouvement dans le spectre de Fourier du stimulus (Smith et al. 1998). Ainsi, ces propriétés suggèrent un rôle de V3 dans le traitement des informations de mouvements bien que ses connexions anatomiques et les propriétés fonctionnelles de ses neurones soient hétérogènes. En effet, en plus de l'analyse du mouvement et de la profondeur, près de la moitié des neurones de V3 présentent une sélectivité pour la couleur (Burkhalter et Van Essen 1986; Gegenfurtner, Kiper, et Levitt 1997). Il a été mis en évidence qu'une proportion significative de neurones sélectifs à la couleur présentaient aussi une sélectivité à la direction du mouvement. Cette interaction entre la couleur et le mouvement, en plus de l'intégration du mouvement, suggère que l'aire V3 représente une étape importante dans le traitement de l'information visuelle.

Concernant ses connexions, V3 reçoit des signaux entrant depuis la couche 4B de V1 et possède des projections directes dans l'aire MT (Ungerleider et Desimone 1986). V3 projette également des signaux vers un ensemble d'aires visuelles supérieures des voies dorsale (par exemple V3A, DP ou VIP) et ventrale (par exemple V4, VTF ou VOT) (Felleman, Burkhalter, et Van Essen 1997). Ainsi, ces propriétés et les connexions avec les aires MT et V4, considérées comme les composantes clés de niveau intermédiaire de voies corticales dorsale et ventrale, placent V3 à

une étape importante dans l'analyse de la scène visuelle. En résumé, ces observations soutiennent l'idée que cette région peut être l'un des sites d'intégration entre les signaux visuels véhiculés par les deux principaux flux fonctionnels puisqu'elle participe à l'analyse du mouvement et de la profondeur et présente également une sélectivité pour la couleur (Burkhalter et Van Essen 1986; Gegenfurtner, Kiper, et Levitt 1997). Néanmoins, il existe à ce jour peu de références concernant les propriétés fonctionnelles spécifiques de V3.

Finalement, la véritable clé de voute de la voie visuelle ventrale est incarnée par l'aire V4. Après le traitement préliminaire des caractéristiques locales de l'image (orientation, échelle spatiale, etc.), les informations de forme et de couleur passent de V1 à V2 pour finalement rejoindre V4 (Shipp et Zeki 1985). L'aire V4 fait le lien entre l'analyse de forme simple et la perception de scènes complètes puisqu'elle arbitre la transformation entre l'analyse locale de l'image des aires visuelles primaires et les représentations basées sur les objets des étapes ultérieures du traitement. Cette aire visuelle, initialement définie comme l'aire du traitement des couleurs (Zeki 1973; Zeki 1983) possède en réalité diverses propriétés essentielles au traitement la forme et des objets. On retrouve notamment au sein de V4 le traitement de la luminosité et des couleurs, le traitement de la profondeur (Watanabe et al. 2002), des textures (F. Arcizet, Jouffrais, et Girard 2008) mais surtout la discrimination des formes (pour revue (Gustavsen et Gallant 2003)) et notamment à partir des ombres (Fabrice Arcizet, Jouffrais, et Girard 2009). En effet, les neurones de V4 présentent une forte sélectivité pour la courbure des contours (Pasupathy et Connor 1999; 2001) ainsi que pour les réseaux courbes (c'est-à-dire non cartésiens) (Gallant et al. 1996). De fait, elle est considérée comme une aire intermédiaire pour la représentation des entités/éléments, utilisant une stratégie basée sur les parties pour coder la forme de l'objet et desservant la distinction de la figure et de l'arrière-plan (*figure-ground*).

V4 est également une aire de modulation attentionnelle et contextuelle incluant l'attention basée sur les fonctionnalités pour la sélection d'objets et le regroupement dynamique axé sur les fonctionnalités. Cela inclue aussi des changements dynamiques d'orientation et de réglage de la fréquence spatiale ainsi que du balisage dynamique des objets associés aux fonctionnalités (pour revue (Anna W. Roe et al. 2012)). Le déplacement de l'attention d'une partie à une autre serait alors mis en œuvre pour renforcer le réseau du domaine d'appartenance de l'élément et la suppression d'un autre. Ce renforcement d'activité des neurones qui codent une caractéristique attendue permet au système d'améliorer la représentation de l'objet entier (ou les représentations qui lui sont liées) contenant cette caractéristique. Il est important de noter que

l'organisation topographique de V4 semble différer entre les humains et les singes. Néanmoins, malgré la différence d'organisation topographique entre les deux espèces, plusieurs propriétés fonctionnelles communes ont été établies entre V4 chez les macaques et hV4 chez l'humain (Orban, Van Essen, et Vanduffel 2004; Roe et al. 2012).

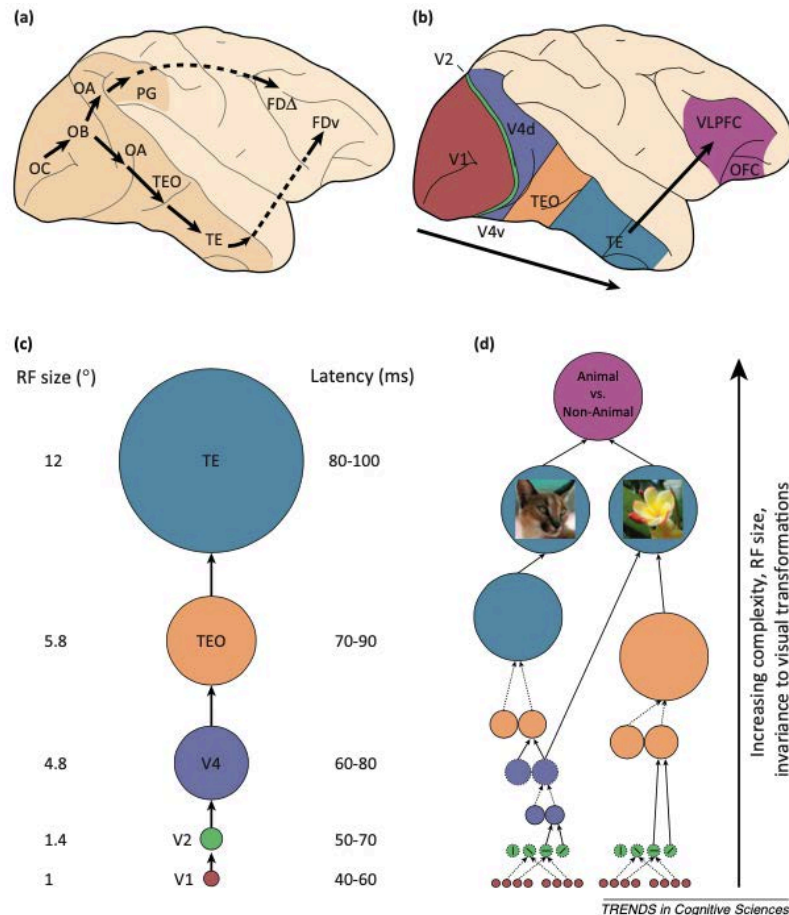


Figure 5 - Cadre de traitement de la qualité des objets. (A) Formulation originale des voies ventrale et dorsale chez le macaque. La voie ventrale a été décrite comme une voie multi-synaptique se projetant du cortex strié (OC) vers l'aire TE (*TEmporal area*) dans le cortex IT, avec une projection supplémentaire de TE vers la région préfrontale ventro-latérale (FDv). (B) Illustration de la compréhension actuelle des composants de la voie ventrale qui se trouvent le long de la surface latérale du cerveau du macaque et de leur projection vers le cortex préfrontal ventro-latéral (VLPFC) et le cortex orbito-frontal (OFC). (C) Schéma du modèle communément admis de flux d'informations en série de l'aire visuelle V1 à travers le cortex infero-temporal antérieur (aIT). La taille de chaque cercle reflète la taille moyenne du champ récepteur (RF) des neurones dans cette région à partir d'enregistrements récents. Les chiffres à droite de chaque région donnent la plage approximative des latences de la première réponse. (D) Schéma d'une version récente du modèle HMAX (pour détail voir (Serre, Oliva, et Poggio 2007)) de reconnaissance d'objets. Le modèle comprend de nombreuses unités, dont chacune additionne (lignes discontinues) ou prend le maximum (lignes continues) sur ses entrées. Les premières unités (rouge/vert) correspondent vaguement à V1 et V2, ont de très petits RF et sont sélectives pour des caractéristiques simples (par exemple, des lignes orientées). Les couches suivantes (violet/V4) regroupent les réponses de ces détecteurs de caractéristiques simples pour prendre en charge des unités avec des RF plus grands et une sélectivité pour des stimuli plus complexes. D'après (Kravitz et al. 2013).

In fine, les informations sur la forme capturées dans V4 vont atteindre le cortex IT chez le singe et le complexe du latérale occipital (*lateral occipital cortex* ; LOC) chez l'humain, où des formes complexes et même des objets entiers vont être codés. Ces aires vont porter les représentations neuronales des objets nécessaires pour d'une part **catégoriser** des objets (ex. un chat, un chien, un cheval) et d'autre part les **identifier** (ex. mon chat Kiko vs ton chat Jay-Z) ainsi que pour évaluer ses caractéristiques (ex. Kiko a faim). On distinguera la capacité de catégorisation qui implique de généraliser sur des objets physiquement différents (ex. un bouledogue français vs un malinois) et l'identification qui va reposer sur la distinction entre des objets très similaires (ex. deux macaques rhésus).

Accomplir ces tâches nécessite également de faire correspondre la représentation visuelle des objets avec des éléments portés par la mémoire. Pour ce faire, les réponses au sein de ces aires vont s'organiser selon un regroupement fonctionnel en module ou *cluster*. En effet, de nombreuses études en IRMf ont permis de révéler des régions spécifiques à une catégorie notamment des régions spécifiques aux visages (pour détail voir chapitre 5 ; (Kanwisher, McDermott, et Chun 1997a; Tsao 2006)), les corps sans leurs visages ou les parties du corps autres que les visages (Popivanov et al. 2012; Downing 2001) et les scènes/bâtiments (Ishai et al. 1999) (voir Figure 6). Il a également pu être mis en évidence que les représentations de forme et de catégorie coexistent indépendamment bien qu'elles soient en même temps étroitement liées tout au long de la hiérarchie visuelle (Bracci et Op de Beeck 2016) et qu'il existait plusieurs échelles d'organisation pour la sélectivité des objets dans le cortex visuel ventral (Brants et al. 2011). Néanmoins, ces observations ne signifient pas que de telles aires traitent exclusivement les classes d'objets respectives (voir les superposition sur la Figure 6), ni que d'autres aires corticales en dehors de ces régions ne soient pas pertinentes pour représenter ces objets (Haxby 2001).

Du point de vue de son organisation générale, il a été proposé que la voie ventrale est organisée selon trois niveaux comprenant le cortex rétinotopique ventral appelé TEO (*Temporal-Occipital area* ; correspondant à V4A et PITd/v), TE (*Temporal area*) et TGv (*area near the Temporal pole*) chez le singe, et leurs homologues dans le cortex humain (respectivement pHIT cluster, le LOC et le pôle temporelle) (Orban, Zhu, et Vanduffel 2014). Ces niveaux ont été respectivement attribués à la représentation visuelle des caractéristiques, des représentations partielles des entités réelles (*Real Worl Entity* ; RWE) formant un objet et plus spéculativement, des représentations réelles complètes d'objets connus. De plus, la partie intermédiaire du TE et

son équivalent humain semblent aussi organisées selon trois sous-flux parallèles liés au traitement de la forme en profondeur, de la forme 2D et des propriétés des matériaux afin de construire des représentations RWE.

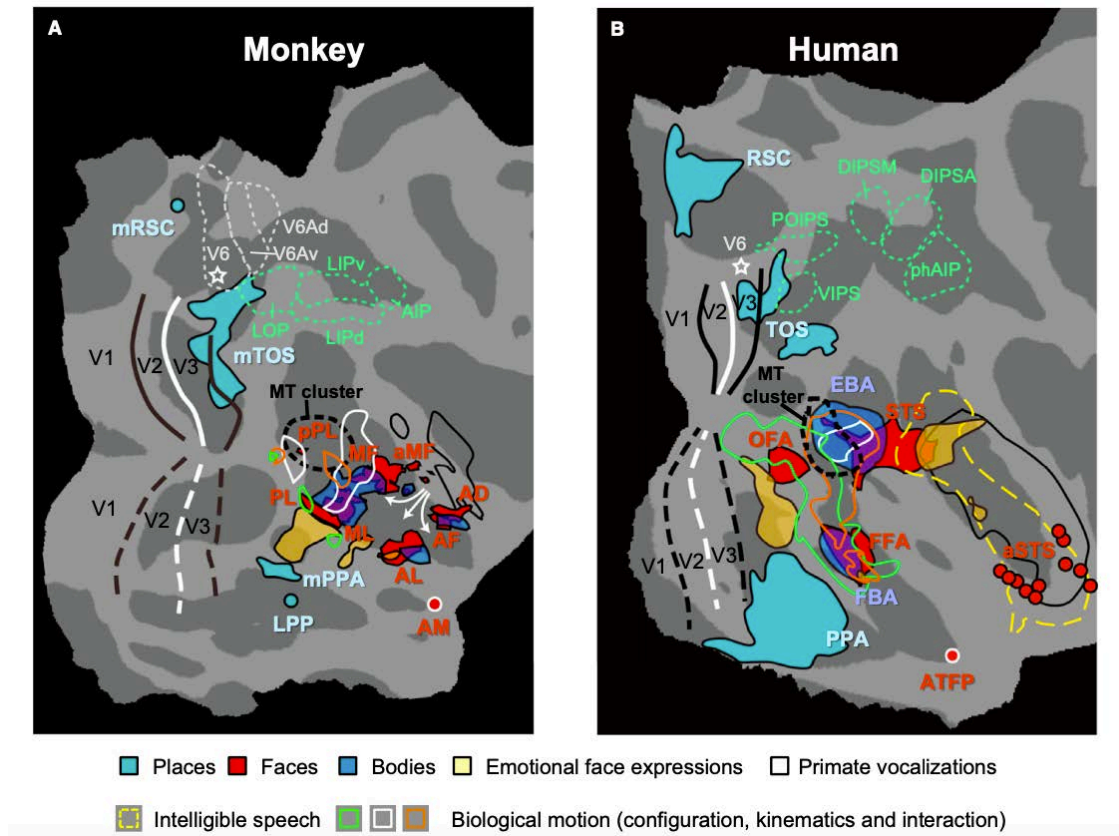


Figure 6 - Comparaison des patchs sélectifs aux visages, des places et du corps dans le cortex occipito-temporal postérieur du singe et de l'humain. (A) Singe : les activations (données réelles combinées à des emplacements approximatifs des maxima locaux) de différentes études sont projetées sur l'hémisphère droit aplati du modèle F99. Y sont représentés les patchs sélectifs faux visages, aux expressions faciales dynamiques, les aires sélectives au corps, les aires sensibles au mouvement biologique ainsi que les régions sensibles aux vocalisations des primates (contours noirs) et l'organisation rétinotopique de certaines de ces aires. Les flèches blanches indiquent les régions du STS du singe qui sont considérablement étendues chez l'humain pour le traitement auditif (y compris la parole). (B) Humain : les activations sont projetées sur l'hémisphère droit aplati de l'atlas moyen. Y sont présentées les aires sélectives au visage et au corps, aux expressions faciales dynamiques, les aires sensibles au mouvement biologique et aux vocalisations des primates (contours noirs) ainsi qu'à la parole intelligible (contours jaunes en pointillés) et l'organisation rétinotopique. Les étoiles blanches sont des représentations fovéales en V6. D'après (Vanduffel, Zhu, et Orban 2014).

En somme, l'ensemble des aires considérées dans la voie visuelle ventrale vont être impliquées dans la formation de représentations ou d'associations spécifiques impliquant des aspects stables de l'information visuelle. Parmi les propriétés visuelles portées par cette voie, je me suis intéressée au traitement des propriétés de symétrie qui se sont avérées être étroitement liées à la distinction *figure-ground* ainsi qu'au traitement de forme, d'objet et dans certain cas de texture. Cette propriété quelque peu intermédiaire, a été largement étudiée depuis de nombreuses années tant d'un point de vue psychophysique que sur le plan du réseau neuronal qui engendre son traitement chez l'humain. Dans le chapitre suivant, nous discuterons donc de l'ensemble des observations obtenues à ce sujet et de leurs limites pour exposer le contexte qui m'a poussée à étudier les mécanismes du traitement de la symétrie chez le primate non-humain (PNH).

Chapitre 2 – Traitement des régularités spatiales : perception des propriétés de symétrie

« La raison qui fait que la symétrie plaît à l'âme, c'est qu'elle épargne de la peine, qu'elle la soulage et qu'elle coupe pour ainsi dire l'ouvrage par la moitié »

Du plaisir de la symétrie, Essai sur le goût – Montesquieu

Un monde de régularité

De nombreux mécanismes sont recrutés simultanément par notre cerveau pour interpréter une scène visuelle comme un tout composé d'éléments répartis spatialement dans notre espace visuel. Percevoir et organiser notre environnement est donc l'un des enjeux majeurs de notre système visuel. Le processus neurocognitif « d'organisation perceptuelle » va nous permettre de combiner et structurer les entrées visuelles ensemble de manière constructive en l'espace d'un battement de cil ([Helm 2014a](#)). Pour cela, les multiples objets présents dans une scène visuelle vont rivaliser afin de mobiliser notre attention qui est supportée par des ressources neuronales et cognitives limitées. Pour que ce traitement s'opère de manière efficace, il est nécessaire que la relation entre les informations physiques du monde extérieur et la perception interne soit guidée par des principes de simplicité. Parmi ces principes généraux définis par les psychologues Gestaltistes, on retrouve notamment la bonne continuité, la proximité, la fermeture, le destin commun, la synchronicité et le principe de groupement qui se trouve être étroitement lié aux régularités spatiales ([Lorenceanu 2003](#)). Ces régularités spatiales vont elles-mêmes être inhérentes aux propriétés de symétrie qui tiennent une place majoritaire dans notre environnement.

En effet, si l'on observe attentivement le monde qui nous entoure, nous pouvons facilement nous rendre compte de son omniprésence. Que l'on se place d'un point de vue matériel (objet, structure, architecture) ou immatériel (les reflets, les plantes, la bilatéralité de notre corps), notre univers tout entier semble reposer sur ce principe de symétrie. Son élégante efficacité s'est imprégnée au cœur des notions d'esthétisme et son empreinte se retrouve dans des œuvres humaines aussi lointaines que le néolithique. Elle est également à la base des principes fondamentaux de la physique des atomes et pourrait être à l'origine du fondement de notre univers ([Halzen et Martin 1984](#)).

De ce fait, la symétrie intervient à différents niveaux et dans de nombreux domaines comme la psychologie, la sociologie, les mathématiques, la physique, l'art, la biologie ou encore l'écologie. La place particulière qu'elle revêt au sein de notre monde a nourri la fascination de nombreux chercheurs qui ont alors essayé de définir les mécanismes neurocognitifs à l'origine de sa perception.

Ainsi, dans ce chapitre, nous discuterons dans un premier temps de la définition et de la nature de la symétrie. Puis, nous aborderons la méthodologie générale employée pour étudier sa perception chez l'humain ainsi que les caractéristiques et propriétés fonctionnelles qui en découlent. Nous parlerons également de son lien particulier avec certains processus cognitifs comme la perception d'objet, la ségrégation figure arrière-plan ou encore les processus attentionnels. Enfin, nous discuterons du réseau cortical qui supporte le traitement de la symétrie chez l'humain du point de vue de sa temporalité et de son architecture. Cette description nous amènera à discuter les observations limitées chez le PNH et le contexte qui m'a amenée à étudier le traitement de la symétrie chez le singe.

Définition et nature de la symétrie

La définition de la symétrie dépend du domaine d'application qui l'emploie. D'un point de vue purement mathématique, le terme symétrie se réfère à une famille d'isométries, c'est-à-dire des opérations d'invariances géométriques dans l'espace euclidien 2D ou 3D qui préservent la structure d'un objet (Treder 2010). On peut alors définir trois types de symétrie : (1) la symétrie par réflexion, aussi appelée symétrie en miroir ou axiale dont la transformation va s'opérer autour d'un ou plusieurs axes de symétrie, (2) la symétrie par rotation ou les motifs vont être pivotés autour d'un point central de rotation, (3) la symétrie par translation également appelée répétition, ou les motifs vont être répétés de manière régulière le long d'un axe (voir Figure 7). Il existe également un quatrième type de symétrie appelé réflexions de glissement qui, comme son nom l'indique, se base sur la translation de motifs issus de symétrie par réflexion. Du fait qu'il soit bien moins étudié, ce type de symétrie ne sera pas développé au cours de ce chapitre et nous nous en tiendrons aux trois types de symétrie évoqués précédemment.

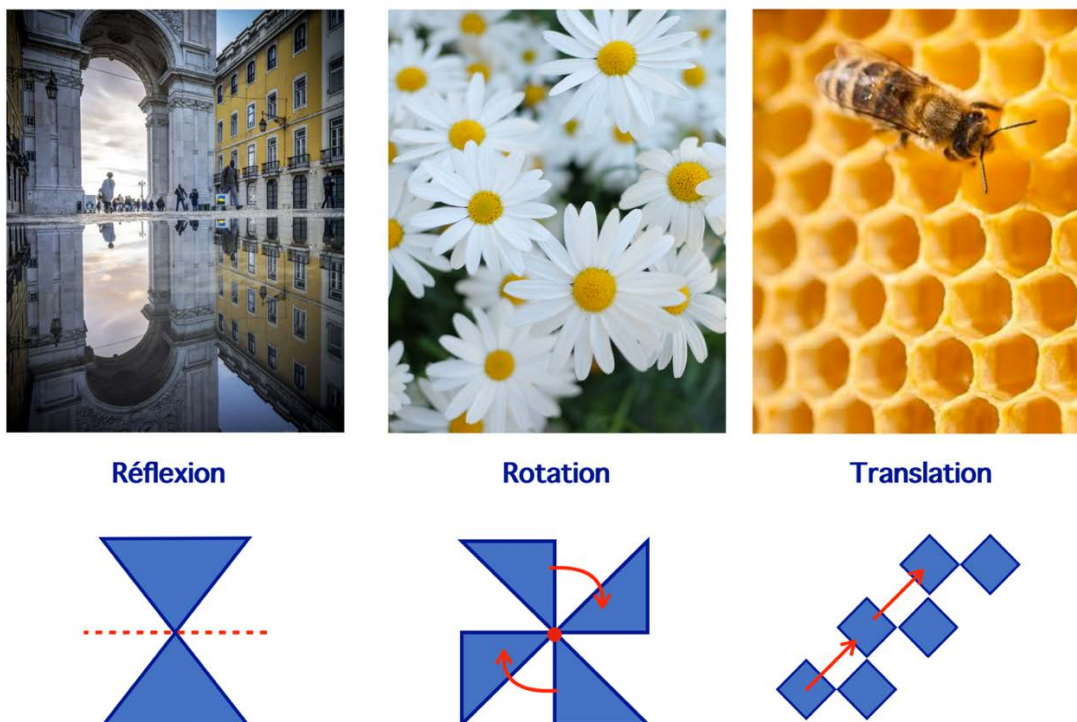


Figure 7 - Illustration des différents types de symétrie. Images (haut) et représentations schématiques (bas) correspondantes aux différents types de symétrie : symétrie par réflexion, dite aussi en miroir ou axiale (gauche), symétrie par rotation (centre), symétrie par translation ou répétition (droite).

Bien que les trois types de symétrie soient présents dans la nature, la symétrie en miroir nous apparaît comme la plus intuitive et la plus évidente. Cela peut tenir du fait que nous sommes nous-mêmes des êtres bilatéraux et que la plupart des objets que nous manipulons sont construits de manière équilibrée autour d'un axe de symétrie. Cet équilibre permet notamment de supporter les lois gravitationnelles qui règnent sur notre planète. La symétrie n'est donc pas uniquement une affaire d'esthétisme et la nature de son existence semble soutenue par de nombreuses théories à la fois physiques et biologiques qui ne s'excluent pas les unes des autres.

Pour le physicien et écrivain Alan Lightman, notre univers symétrique pourrait s'expliquer par le principe d'économie : « Si nous considérons la nature comme une vaste expérience en cours, essayant constamment différentes possibilités de conception, alors les conceptions qui coûtent le moins d'énergie ou qui nécessitent le moins de pièces différentes pour se réunir au bon moment prévaudront, tout comme le principe de la sélection naturelle dit que les organismes les plus aptes à survivre domineront avec le temps. » (Lightman 2014). Ce principe d'économie, aussi appelé principe de parcimonie, de simplicité ou plus communément rasoir d'Occam semble en effet régir la nature profonde de notre univers. Il repose sur le fait que la meilleure

hypothèse pour expliquer des données est celle qui minimise la somme des informations nécessaires pour décrire l'hypothèse mais aussi les informations nécessaires pour décrire les données à l'aide de l'hypothèse (Solomonoff 1964). Ceci est d'autant plus vrai d'un point de vue biologique étant donné que les ressources neuronales sont limitées. Il est donc nécessaire de sélectionner les informations perçues selon leur pertinence comportementale de façon simple et efficace pour rendre le traitement des informations le plus performant possible (Kaiser, Stein, et Peelen 2014; Helm 2014). De par sa saillance et sa simplicité, la symétrie soutient ce principe d'économie et apporte aux ressources neuronales un support efficace pour le traitement et la représentation mentale des informations présentes dans une scène visuelle. Notre sensibilité accrue pour les motifs symétriques résulterait alors de l'évolution de notre système visuel qui aurait sélectionné ces régularités pour leur pertinence environnementale (Tyler 1996). Mais cela n'exclut pas non plus l'hypothèse selon laquelle ces mécanismes de détection préférentielle des symétries seraient apparus car ils répondent au besoin de reconnaître des objets (prédateur, nourriture) indépendamment de leurs positions et de leurs orientations dans notre champ visuel, leur conférant une valeur de survie (Enquist et Arak 1994). La symétrie facilite la segmentation des images qui se présentent à nous (Machilsen, Pauwels, et Wagemans 2009) et de ce fait, la détection et la représentation des éléments qui les composent.

Sur un aspect plus évolutif, la symétrie semble également apporter une valeur qualitative aux signaux perçus. On retrouve notamment son implication dans le choix du partenaire chez l'humain qui va montrer une attirance plus grande pour les visages (Rhodes et al. 1998) et les corps symétriques (Tovée, Tasker, et Benson 2000). Cette prédiction est également valable chez de nombreuses autres espèces comme par exemple les hirondelles dont la sélection du partenaire va s'opérer sur la base du caractère symétrique de ses plumes d'ornement (Møller 1992) mais aussi chez les insectes comme les libellules (Harvey et Walsh 1993). La symétrie apparaît également comme un gage de qualité quant à la sélection de la nourriture. Chez les pollinisateurs, la sélection d'une plante va être guidée par la symétrie présente dans les ornements floraux (Møller et Eriksson 1995) et ces guides floraux vont non seulement orienter le pollinisateur vers la source de récompense mais également mettre en évidence un axe de symétrie à utiliser lors de rencontres ultérieures de fleurs (Plowright et al. 2017).

Le sensibilité à la symétrie se retrouve donc chez de nombreuses et diverses espèces vertébrés et invertébrés comme les capucins, les vervets, les corbeaux (Rensch 1964; 1973), les chimpanzés (Morris 1962) et les orang-outang (Mühlenbeck et al. 2016), les pinsons (Swaddle

et Cuthill 1994), les gorges bleues (Fiske et Amundsen 1997), les abeilles (Giurfa, Eichmann, et Menzel 1996), les pigeons (Delius, Delius, et Lee 2017), les espadons (Tudor et Morris 2009), les poussins (Clara, Regolin, et Vallortigara 2007). Cette sensibilité se retrouve même chez les jeunes enfants dont certains, âgés de seulement quelques mois, sont en mesure de discriminer les différents types de symétrie (Pornstein et Krinsky 1985). Cette large influence de la symétrie chez de nombreux êtres vivants suggère que la sensibilité du système visuel à cette propriété serait un caractère de nature adaptatif favorisé par la sélection naturelle.

Études empiriques de la perception de la symétrie : mode d'emploi

La perception de la symétrie se distingue des autres mécanismes neurocognitifs par son caractère instantané, ne nécessitant pas d'engager la mémoire pour en percevoir la présence. C'est-à-dire que les informations que nous avons pu accumuler à propos d'un objet ne sont pas indispensables pour faire le lien entre les parties symétriques qui le composent (Tyler 1995). Ainsi, l'absence du besoin de familiarité dans ce processus perceptif a permis à de nombreux chercheurs de pouvoir manipuler divers aspects physiques (le type de symétrie, le type de stimulus, l'orientation, le nombre d'axe, le point de vue, etc.) à travers des motifs symétriques le plus souvent artificiels.

Les approches classiques utilisées dans les premières études de la perception de la symétrie sont passées par l'utilisation de stimuli non-familiers, le plus souvent des formes générées de manière aléatoire. Grace aux études de B. Julesz, on vit émerger le nuage de point aléatoire (Figure 8-A et 8-B) qui demeure encore aujourd'hui l'un des stimuli le plus emblématique et le plus plébiscité pour l'étude de la symétrie (Julesz 1966; Bela Julesz 1970). Il permet entre autres, de mettre en évidence le caractère automatique de la perception de la symétrie par des mécanismes pré-attentionnels. On retrouve également les approches pionnières des psychologues Gestaltistes faisant émerger le rôle majeur de la symétrie dans la détection de forme et la ségrégation figure arrière-plan (*figure-ground*) avec des stimuli célèbres comme le triangle de Kanizsa utilisé dans la complétion de figures (Figure 8-F) (pour revue (Lier et Gerbino 2015)). Par la suite, d'autres stimuli alternatifs ont émergé dont on observe notamment les textures aléatoires filtrées (Figure 8-C et 8-E), les textures aléatoires dynamiques et polygones aléatoires et des formes abstraites (Figure 8-D), ainsi que de images plus naturelles telles que des visages et des silhouettes.

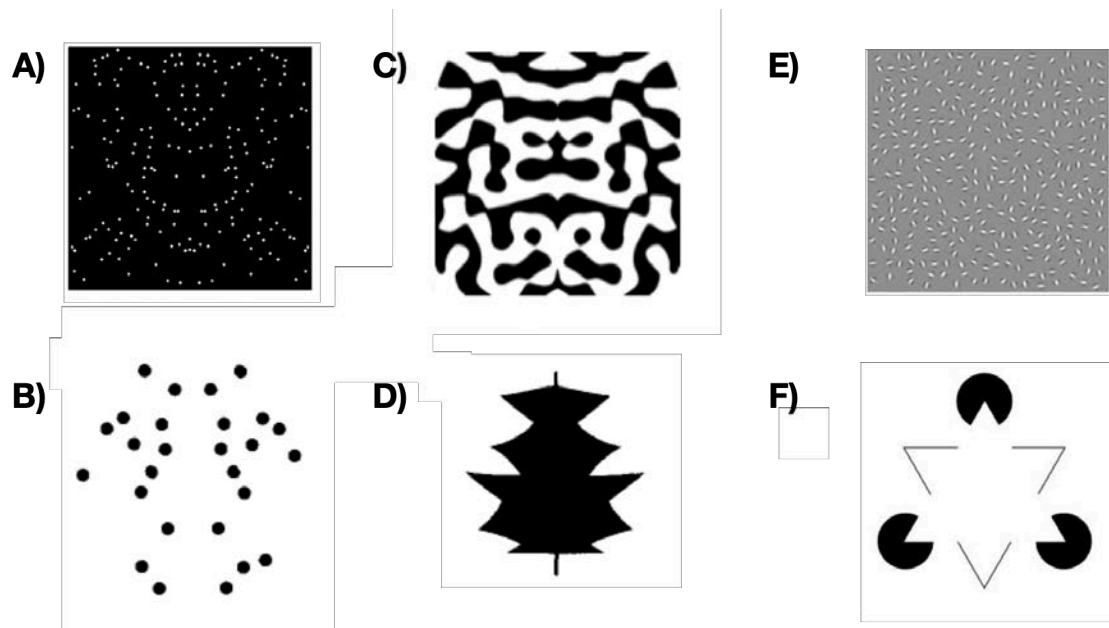


Figure 8 - Exemples typiques de stimuli utilisés dans l'étude de la perception de la symétrie. (A) et (B) Le champ de point aléatoire dont la quantité de points peut varier selon la tâche requise. (C) Motif de goutte aléatoire (*random blob pattern*) formant un stimulus textural. (D) Figure abstraite formant un polygone symétrique. (E) Éléments Gabor sur fond gris utilisé pour la détection de forme. (F) Stimulus bistable employé dans l'étude de la complétion amodale dans le cadre de la reconnaissance d'objet mais qui englobe des motifs de symétrie.

L'idée d'ensemble des paradigmes expérimentaux était de quantifier et de qualifier la perception de la symétrie en forçant les limites de performance du système visuel. Ces paradigmes vont communément englober :

- La définition du temps de réaction en limitant le temps disponible pour traiter la présence de la symétrie
- La détermination de la précision pour laquelle le pourcentage de discrimination correcte est déterminé lors d'une présentation brève
- La caractérisation du seuil de durée où la présentation du stimulus est réduite à la durée minimale pour laquelle la symétrie peut être détectée
- La précision du seuil de contraste où le contraste du stimulus est réduit au minimum pour lequel la symétrie peut être détectée
- La discrimination de l'orientation de l'axe de symétrie
- La discrimination de forme pour laquelle on cherche à déterminer à partir de quelle proportion un motif symétrique est détectable au sein de bruit de position ou inversement à partir de quel moment le bruit de position dégrade le motif symétrique de manière détectable

Cette liste non-exhaustive rassemble une majorité de techniques qui ont permis de mettre en évidence les caractéristiques de la perception de la symétrie ainsi que ses propriétés fonctionnelles. Elles ont également, pour la plupart, été utilisées pour l'identification du réseau corticale qui sous-tend la détection et perception des motifs symétriques.

Caractéristiques et propriétés fonctionnelles

Comme tout mécanisme biologique, la détection de la symétrie va être régit par des propriétés à la fois physiques et fonctionnelles qui seront développées dans cette section.

1. Rapide et automatique

Quelques fractions de seconde suffisent à détecter la symétrie. Ce processus à la fois rapide et robuste se distingue des autres mécanismes cognitifs par le fait qu'il est instantané et ne nécessite pas d'engagement de la mémoire (Tyler 1995). Comme évoqué précédemment, les informations que nous avons pu accumuler à propos d'un objet ne sont pas indispensables pour faire le lien entre les parties symétriques qui le composent ce qui laisse supposer le caractère automatique de la détection de la symétrie. D'autres arguments en faveur de cette hypothèse ont également pu être mis en évidence. Par exemple, la détection de la configuration symétrique globale d'un objet semble précéder l'encodage des éléments structuraux qui le composent. Cela a pu être révélé grâce à l'observation de motifs de balayage oculaire unilatéraux, c'est-à-dire, des fixations concentrées sur un côté de l'axe de symétrie du stimulus à la suite de sa présentation (Locher et Nodine 1973; Stratton 1906). Ce fut également le cas pour la détection locale de la symétrie dont le modèle de saillance basé sur celle-ci semble être un prédicteur puissant des fixations oculaires humaines. La symétrie peut alors être utilisée comme prédicteur de l'ordre de fixation (Kootstra, de Boer, et Schomaker 2011) et ne semble pas être dépendant d'une discrimination active (Makin, Poliakoff, et al. 2020).

Une simple et brève fixation (inférieure ou égale à 100ms) suffit au système visuel pour détecter la présence d'un motif symétrique et le rendre perceptible (Carmody, Nodine, et Locher 1977; Sharman, Gregersen, et Gheorghiu 2018). Cela suggère que la décision concernant le caractère symétrique d'un stimulus est déterminée avant même que les yeux ne scannent en détail sa structure. De plus, la présence de la symétrie peut influencer les performances de détection alors même qu'elle n'est pas requise pour une tâche demandée. Par exemple, si l'on demande à des participants de juger si les contours de deux objets se faisant face sont symétriques ou

non, et que les contours externes étaient également symétriques, alors la détection de la symétrie était facilitée et le niveau de performance se voyait augmenté (Koning et Wagemans 2009). À travers une étude de cas d'un patient souffrant d'une hémiparésie latérale (lésions au niveau de l'hémisphère droit), (Driver, Baylis, et Rafal 1992) ont observé une préservation de la perception de la symétrie chez ce patient bien qu'il n'ait pas fait preuve d'une expérience consciente de celle-ci. Il n'est donc pas nécessaire de déployer une attention particulière pour détecter la présence de motifs symétriques. À ceci s'ajoute les nombreuses études en EEG qui ont pu mettre en évidence la présence d'une composante négative automatique et soutenue, appelée SPN (*Sustained Posterior Negativity*) au sein des potentiels évoqués par la présentation de stimuli symétriques (pour revue (Bertamini et Makin 2014)).

L'ensemble de ces éléments démontre que la perception de la symétrie se fait de manière pré-attentionnelle lors d'une brève présentation, bien que les processus attentionnels puissent moduler la force de sa détection (voir la partie 2 de la section « Relation avec les processus cognitifs »).

2. Orientation de l'axe

Nous parlerons ici d'un type de symétrie particulier : la symétrie en miroir dont l'orientation de l'axe de symétrie est l'un des facteurs majeur influençant sa détectabilité. La plupart des gens s'accordent à dire que la perception de la symétrie en miroir nécessite un moindre effort en comparaison à la symétrie par rotation ou par translation. Néanmoins, l'orientation de l'axe autour duquel va se faire la symétrie va largement moduler le temps nécessaire pour identifier sa présence. Les premiers travaux de (Mach 1890) ont permis de mettre en évidence une préférence notable pour les symétries portées par un axe verticale. Il en découlera par la suite un grand nombre d'études confirmant ce phénomène et qui ont également pu établir un certain gradient de sensibilité à la symétrie selon les différentes orientations possibles de l'axe (Barlow et Reeves 1979; Wagemans, Van Gool, et d'Ydewalle 1992; Wenderoth 1997). En effet, si l'on se place dans le repère des orientations cardinales, la détectabilité de la symétrie va se faire dans l'ordre suivant: d'abord l'axe vertical, suivi de l'axe horizontal, des axes proches de l'axe vertical puis des axes proches de l'axe horizontal et enfin les diagonales (Wenderoth 1994). On retrouve même cette préférence particulière pour l'orientation verticale chez les enfants à peine âgés de 4 mois (Pornstein et Krinsky 1985). Ainsi, le traitement de la symétrie peut être qualifié d'anisotrope par rapport à l'orientation de l'axe de symétrie (Figure 9).

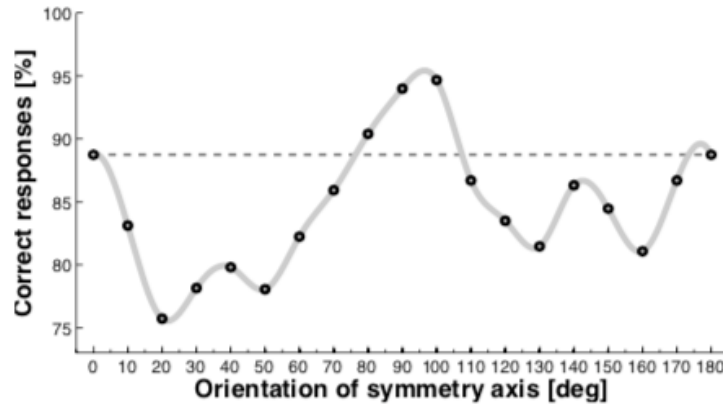


Figure 9 - Sensibilité à la symétrie en fonction de l'orientation de l'axe de symétrie. Les points (cercles noirs) sont tirés des données de l'expérience de (Wenderoth 1994). La ligne horizontale en pointillé indique la sensibilité à la symétrie horizontale. Figure provenant de (Treder 2010).

De façon originale, un groupe de chercheurs s'est intéressé au rôle de la gravité dans la préférence à l'orientation verticale de l'axe de symétrie, en effectuant leur expérience au sein de la station spatiale russe MIR (Gurfinkel et al. 1995). Ils ont pu démontrer qu'au cours de cette exposition prolongée à la microgravité, la préférence des sujets pour l'axe vertical persistait, suggérant de ce fait que l'indice gravitationnel n'est pas nécessaire pour maintenir un cadre de référence vertical.

En résumé, dans le cadre de la symétrie axiale, le système visuel humain possède une préférence pour l'orientation verticale de l'axe mais cela n'est pas forcément déterminée par l'architecture neuronale du système visuel (voir section suivante).

3. Invariance de point de vue

De nombreux travaux ont pu mettre en évidence que notre façon de percevoir des objets se fait de manière invariante, c'est-à-dire, indépendamment des variations d'image comme le changement de point de vue, de taille de projection de l'image dans la rétine ou des variations de luminance ou de couleur (Desimone 1991; Logothetis, Pauls, et Poggio 1995; Rolls 2000; 2012). Cette invariance perceptive est également appelée constance perceptive et appartient aux principes établis par les psychologues gestaltistes (Koffka 2001). Qu'en est-il pour le cas particulier de la symétrie ? La plupart des études sur la symétrie ont été réalisées de sorte que le stimulus soit présenté dans un plan frontaux-parallèle produisant de ce fait une projection rétinienne symétrique, bien qu'au demeurant ce cas de figure est pour le moins rare dans notre vie de tous les jours. Ainsi, des chercheurs ont pu mettre en évidence que la manipulation du point de vue de présentation semblait affecter les performances de détection de la symétrie, soit

quand le stimulus n'est pas orienté orthogonalement à l'observateur. Par la suite, deux hypothèses ont alors été émises pour tenter d'expliquer cette diminution de détection. La première repose sur l'idée que la présentation d'un stimulus en perspective ne lui permet pas d'être projeté équitablement au sein de la rétine dont l'analyse se baserait alors sur une structure dégradée (Vloed, Csathó, et van der Helm 2005). La seconde se base sur le principe que l'image en perspective nécessiterait plus d'effort et de temps pour être normalisée (rotation mentale) et perçue comme de la symétrie (Fisher, Szlyk, et Rock 1995).

Bien que ces deux hypothèses ne reposent pas sur les mêmes fondements, des chercheurs ont pu démontrer que toutes deux étaient correctes mais qu'elles dépendaient du contexte dans laquelle elles étaient employées (Makin, Rampone, et Bertamini 2015). Dans leur étude, des stimuli symétriques ou non-symétriques étaient présentés de manière orthogonal (de face) ou non-orthogonale (incliné) au sujet (voir Figure 10-A). Dans l'un des cas, l'observateur devait discriminer la présence ou non de symétrie et dans le second il devait rapporter la couleur (rose ou rouge) du stimulus présenté. Par des mesures en EEG, ils ont pu mettre en évidence que la composante SPN (la réponse postérieure négative attendue lors de la présentation de stimuli symétriques) était semblable dans les conditions de présentation de face des stimuli dans les deux tâches. En revanche, cette même SPN était diminuée de moitié lorsque les stimuli étaient présentés de façon non-orthogonales lors de la discrimination de couleur alors qu'elle était maintenue dans la tâche de discrimination de régularité (Figure 10-B et 10-C). L'hypothèse de la structure rétinienne sous-tend l'idée que le SPN devrait toujours être réduit lorsque les stimuli sont inclinés. Dans le cas présent, cette hypothèse semble s'appliquer dans le cadre de la discrimination de couleur, soit quand l'attention n'était pas portée sur les propriétés de symétrie, se traduisant par diminution de l'amplitude de 50% lorsque les stimuli étaient inclinés de 50°. D'autre part l'hypothèse de normalisation serait neutre quant au moment où une telle normalisation devrait avoir lieu et donc n'impliquerait pas une telle diminution de la SPN. D'après les observations rapportées par cette étude, l'intervention d'un tel processus apparaîtrait uniquement lorsqu'il est nécessaire, à savoir dans le cadre de la discrimination explicite de la symétrie. Ils ont ainsi pu conclure que la discrimination active de motifs symétriques était portée par des mécanismes de normalisation alors que la projection rétinienne intervenait lorsque l'observateur portait son attention sur la couleur des images.

De façon intéressante, ils ont également pu mettre en évidence la relation entre le degré de régularité de l'image rétinienne et l'amplitude de la SPN dans la tâche de discrimination de

couleur. En effet, les images présentées dans cette expérience avaient des axes de réflexion horizontaux et verticaux et l'inclinaison des stimuli se faisant sur l'axe Y, la symétrie horizontale, présente au sein des stimuli, demeurait intacte alors que la symétrie verticale était impactée de 50% par rapport à sa projection parfaite au sein de la rétine. Ils ont donc reproduit la tâche de discrimination de couleur avec cette-fois si, un seul axe de symétrie verticale. Leur prédiction en faveur d'une réduction de la SPN proche de zéro puisqu'il n'y aurait plus de projection de symétrie rétienne intacte, fut confirmée par leurs résultats. Bien qu'il faille être prudent dans l'interprétation d'une relation linéaire nette étant donné la nature indirecte du signal et le fait que l'effet dépend des groupes d'électrodes utilisés pour l'analyse, la relation entre le degré de régularité de l'image et l'amplitude du SPN dans la tâche de discrimination de couleur ouvre la porte à de nouvelles études sur le sujet.

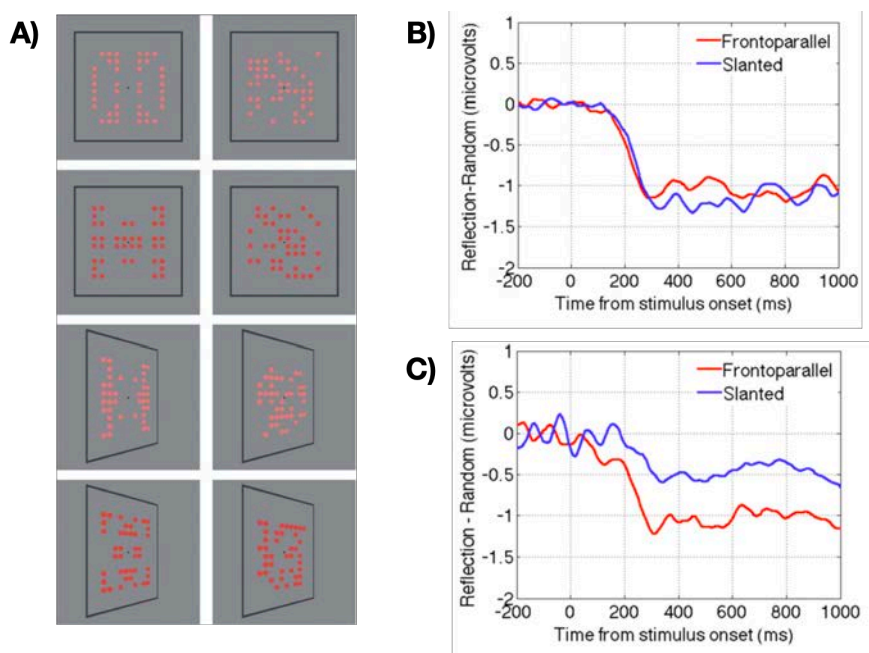


Figure 10 - Variance et invariance de point de vue des réponses neuronales liées à la symétrie axiale. (A) Stimuli symétriques et non-symétriques (aléatoire) en vue frontale et inclinée. (B) Réponse de la SPN indépendante de l'angle de vue présentée sous la forme d'une onde de différence (Réflexion-Aléatoire) lors des présentations orthogonales et non-orthogonales dans la tâche de discrimination de régularité. (C) Réponse dépendante du point de vue dans la tâche de discrimination de couleur avec une diminution de 50% de la SPN lors de la présentation de stimuli inclinés.

En résumé, il existe une réponse neuronale à la symétrie invariante au point de vue lorsque que l'observateur est impliqué dans une tâche active de discrimination des régularités portée par le principe de normalisation. En revanche, lorsque la symétrie est perçue de manière passive dans une tâche où sa discrimination explicite n'est pas requise, la réponse neuronale se fait de manière paramétrique à la structure restante de l'image inclinée au sein de la rétine.

4. Proximité, excentricité et invariance de taille

Notre système visuel est extrêmement performant pour établir des liens entre les éléments locaux qui composent une image ou un objet comme le montre la perception automatique et sans effort de la symétrie par réflexion. Néanmoins, le nombre d'éléments qui composent un motif symétrique joue un rôle sur la détectabilité de celui-ci, avec une saturation du processus de détection lorsque le nombre d'élément est augmenté dans une faible mesure, à savoir au-delà d'une vingtaine (Tapiovaara 1990). De plus, la position de ces éléments au sein de l'image n'aura pas le même poids selon qu'ils soient proches ou éloignés de l'axe de symétrie. Ainsi, la proximité et l'excentricité des éléments de composition d'un motif symétrique autour de l'axe vont jouer un rôle majeur dans la modulation de sa perception.

Dans son étude, Saarinen a étudié les différences entre la vision centrale et excentrique dans la détection de la symétrie par réflexion à l'aide de motifs constitués de petits points. Il a ainsi pu mettre en évidence que les performances de détection de la symétrie diminuaient à mesure que l'excentricité des points autour de l'axe augmentait (Saarinen 1988). Dans son modèle, la taille rétinienne des motifs de points était constante à différentes excentricités mais aussi lorsque la taille des motifs en vision excentrique était mise à l'échelle par le facteur de grossissement cortical dérivé de la fréquence des cellules ganglionnaires (mise à l'échelle M). La réduction de la détectabilité était plus importante et soudaine pour les modèles de taille constante que pour les modèles à l'échelle M, suggérant que l'encodage des informations de position en vision centrale était supérieur à celui de la vision périphérique. De même, si l'on introduit un écart entre les deux moitiés d'une image composant un motif symétrique, le temps de réaction de la détection de la symétrie s'en voit augmenté (Corballis et Roldan 1974). Néanmoins, il est possible de maintenir le même niveau de détectabilité si la mise à l'échelle est correctement réalisée, c'est à dire, si elle tient compte du fait que les champs récepteurs périphériques sont sensibles à des informations à grande échelle contrairement aux champs récepteurs centraux (Tyler 1999). En revanche, les aspects de proximité de l'axe ne semblent pas répondre aux mêmes principes que l'excentricité : s'éloigner n'équivaut pas à se rapprocher.

On peut définir la proximité par le fait que les éléments qui sont plus proches les uns des autres au sein d'un stimulus peuvent être plus aisément appariés (Helm 2014b). Il a d'abord été proposé qu'une zone limitée sous forme de bande verticale autour de l'axe de symétrie permettait une bonne détection avec une taille de la région d'intégration (RI) qui serait restreinte

autour de 1° de largeur (Jenkins 1982). Cette hypothèse fut précisée par la suite par Dakin et Herbert dont les stimuli utilisés dans leur expérience étaient composés d'une région centrale symétrique intégrée au sein de bruit de même fréquence spatiale (Dakin et Herbert 1998). Ils faisaient alors fluctuer la phase pour varier le degré de symétrie afin d'obtenir des seuils psychophysiques de discrimination. De plus, la taille du patch elliptique englobant le motif symétrique était modifiée le long des axes x et y (Figure 11- A) pour trouver l'étendue maximale de la région pour laquelle les informations de symétrie étaient perçues. Ils ont ainsi pu mettre en évidence que la région d'intégration était allongée le long de l'axe de symétrie avec un ratio de 2:1 et que cette taille évoluait inversement avec la fréquence spatiale des stimuli présentés (Figure 11- C). Leurs résultats ont également montré que la taille de la RI semblait s'adapter à la taille des spots de symétrie homogènes de sorte qu'ils englobent un nombre plus ou moins constant de caractéristiques. Cela sous-tend l'idée que la détection de la symétrie appartiendrait à un processus « bas niveau » étroitement lié aux contenus fréquentiels spatiaux du motif symétrique perçu.

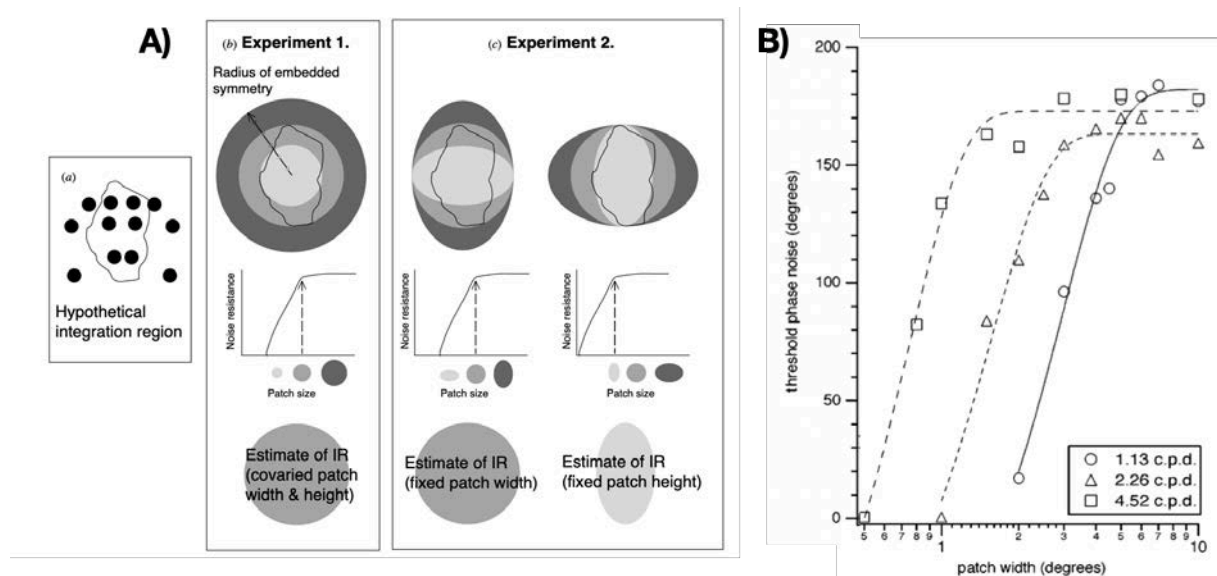


Figure 11 - La région spatiale d'intégration pour la détection de symétrie. (A) (a) Suppositions sur le RI de la détection de symétrie. (b) Estimation de sa dimension la plus longue. Les sujets sont capables de supporter plus de bruit de phase (la partie croissante du graphique) à mesure que la taille du patch symétrique augmente jusqu'à ce que le patch recouvre complètement l'IR. Au-delà de ce point (indiqué par la flèche en pointillés) la capacité des sujets à résister à l'intrusion de bruit reste constante (le plateau indiqué sur le graphique). Le rayon de patch associé au début du plateau est donc une indication de la taille de l'IR. (c) Estimation affinée de l'IR en fixant la largeur ou la hauteur de la région enchâssée et en mesurant la résistance au bruit en fonction de l'autre dimension. (B) Résultats de l'expérience pour des motifs avec des fréquences spatiales de (a) 1,13 c.p.d. (cycle per degrees), (b) 2,26 c.p.d. et (c) 4,52 c.p.d. La taille de patch à laquelle la résistance au bruit est maximisée dépend de la fréquence spatiale du motif. D'après (Dakin et Herbert 1998).

Néanmoins, ce contenu fréquentiel spatial n'est pas le seul à affecter la détection de la symétrie, puisque dans une autre étude, Dakin et Hess ont également mis à jour le rôle de l'orientation spatiale (Dakin et Hess 1997). Ainsi, en utilisant des stimuli filtrés pour des orientations parallèles ou perpendiculaires à l'axe de symétrie, ils ont pu observer que les performances de détection de la symétrie étaient plus élevées lorsque les informations présentées perpendiculairement à l'axe de symétrie étaient préservées que lorsque qu'il s'agissait des informations parallèles. En somme, les informations présentées de manière orthogonales à l'axe de symétrie soutiennent majoritairement la détectabilité de la symétrie. De plus, la RI serait portée par une certaine flexibilité, avec des variations allant de 20 :1 à 2 :1 dans un rapport hauteur/largeur (Rainville et Kingdom 2000).

La question s'est alors posée de savoir si la taille de la RI était déterminée par la fréquence spatiale ou bien par des facteurs covariants comme le nombre et/ou la densité d'éléments présents au sein de l'image. Les données de (Rainville et Kingdom 2002) ont permis de conclure que les RI de la symétrie évoluaient avec la densité d'éléments, à savoir que cette RI couvre environ 18 de ces éléments d'information indépendamment de leurs localisations spatiales. Par conséquent, la détection de la symétrie semble invariante à la taille, intégrant la même quantité d'information à partir d'un stimuli de manière constante. Ces résultats font écho aux études portant sur l'absence d'effet de nombre pour les symétries comportant plus d'une vingtaine d'éléments (Tapiovaara 1990; Dakin et Watt 1994; Wenderoth 1996). En revanche, cet effet de nombre est présent pour les motifs symétriques inférieurs à vingt éléments. La perception de la symétrie n'étant qu'un des mécanismes possible mise en jeu lors du processus d'organisation perceptuelle, il en résulte que sa détection peut être perturbée par des structures parasites et que la mise en place de ces perturbations dépendra de leurs forces face aux autres processus perceptifs. Ainsi, plus les paires d'éléments sont nombreuses, plus la perception de la symétrie sera forte. À l'inverse, dans le cas d'un nombre faible composant un motif symétrique, les structures parasites pourront supplanter le processus de perception de la symétrie en ayant divers effets sur sa détection.

Pour conclure, la proximité des éléments autour de l'axe de symétrie joue un rôle important dans sa détection et doit être prise en compte bien qu'elle ne soit pas le seul élément à moduler sa détectabilité. Le nombre d'éléments symétriques, la fréquence spatiale ainsi que l'orientation font partie intégrante d'un percept de symétrie. De plus, les informations présentes aux extrémités (bordures) d'un motif symétrique semblent également être détectées de manière

efficace et automatique (Barlow et Reeves 1979). Par conséquent, une simple comparaison des densités de points mesurées sur des zones assez grandes placées autour de l'axe de symétrie serait nécessaire pour la détection de la symétrie. Néanmoins, il demeure encore difficile de préciser quelles informations du stimulus dans cette zone d'intégration sont traitées et comment ces ensembles de comparaisons sont réalisés.

5. Symétrie d'axes multiples

L'ajout d'axes de symétrie au sein d'une image va clairement moduler de manière positive la détection de la symétrie (Wagemans et al. 1993). Cette modulation va se traduire par une facilitation de la détection à mesure que le nombre d'axe est augmenté mais va également renforcer certaines hypothèses concernant le traitement des axes de symétrie et de leurs orientations. Comme ont pu le montrer Palmer et Hemenway en utilisant des polygones symétriques composés d'un ou plusieurs axes de symétrie (Figure 12-A), plus le nombre d'axes de symétrie est important, plus le temps nécessaire à sa détection est réduit (Palmer et Hemenway 1978). Par exemple, les figures comportant quatre axes de symétrie étaient plus rapidement perçues que celles en possédant deux qui elles-mêmes étaient traitées plus rapidement que les figures à un seul axe (Figure 12-B). Ils ont alors confronté leurs résultats à l'hypothèse selon laquelle le traitement de la symétrie serait fait de manière séquentielle sur les différentes orientations dans un ordre biaisé évoqué précédemment (Corballis et Roldan 1974). Selon cette hypothèse, cela signifierait qu'une figure comportant deux axes de symétrie (vertical et horizontale) devrait être traitée avec la même rapidité qu'une figure avec axe simple vertical puisque la symétrie verticale est toujours détectée avant que la symétrie horizontale ne soit prise en compte. Mais leurs résultats semblent indiquer que l'ordre de sélection des axes n'est pas fixe mais au contraire variable et qu'il serait attribué à une augmentation probabiliste des chances de trouver un axe de symétrie.

En résumé, la réduction du temps de traitement serait liée au fait qu'en moyenne, la sélection d'un axe de symétrie serait réalisée plus tôt lorsqu'il existe plusieurs axes parmi lesquels choisir. À cela s'ajouterait l'hypothèse que la symétrie multiple ferait naître des relations structurelles supplémentaires qui, de ce fait, augmenteraient la détectabilité de celle-ci (Wagemans, Van Gool, et D'ydewalle 1991; Wagemans et al. 1993). Néanmoins, le nombre d'axe de symétrie ne semble pas être le seul déterminant de cette augmentation de saillance.

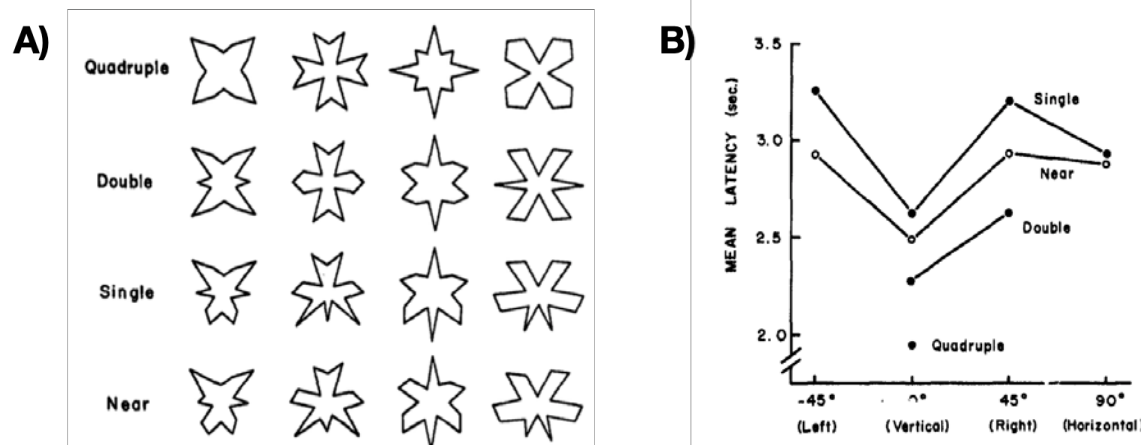


Figure 12 - Effet de la symétrie multiple sur la perception de motifs symétriques. (A) Exemples de stimuli polygonaux orientés selon l'axe vertical présentant des symétries à quatre axes (première ligne), deux axes (seconde ligne) et un seul axe (troisième ligne) ou proche de motif symétrique (dernière ligne). (B) Latences moyennes (sec) des réponses aux conditions de symétrie en fonction de l'orientation (les points noirs sont des réponses positives ; les points blancs sont des réponses négatives). D'après (Palmer et Hemenway 1978)

Puisque les symétries d'axes multiples semblent plus facilement discriminables lorsque les axes sont orthogonaux (Wagemans, Van Gool, et D'ydewalle 1991; Wagemans et al. 1993). Une étude récente a questionné l'idée selon laquelle ces figures composées majoritairement d'axes orthogonaux formeraient une structure supplémentaire sous la forme de ce qu'on appelle des rectangles de corrélation (Treder, Vloed, et Helm 2011). Malheureusement, leurs données n'ont rapporté aucunes preuves de la présence d'un rectangle de corrélation mais en revanche, elles ont montré que l'orientation relative des axes, soit l'angle entre les axes, affecte la détectabilité d'une figure à symétrie multiple.

Relation avec les processus cognitifs

Jusqu'alors, la mise à jour des propriétés fonctionnelles de la détection de la symétrie a suggéré son caractère pré-attentionnel, c'est-à-dire qu'elle serait intégrée dans l'attention et d'autres processus cognitifs supérieurs. Néanmoins, de nombreuses études ont permis d'approfondir le rôle des processus cognitifs supérieurs et révélé qu'ils imprègnent de manière globale tous les niveaux de traitement visuel cortical. Ce faisant, la symétrie n'échappe pas à cette vue générale et se retrouver mêlée à divers processus cognitifs comme la perception des objets mais aussi les mécanismes attentionnels. Ce lien avec les processus cognitifs va être développé au sein de cette section.

1. Le fond, la forme et l'objet

Comptant parmi les études pionnières, les travaux de Mach ont ouvert la voie quant à l'étude du rôle de la symétrie dans la perception visuelle (voir (Mach 1890)). S'en sont suivi les nombreux travaux des psychologues Gestaltistes, identifiant la symétrie comme facteur du groupement perceptuel (Kanizsa 1985; Koffka 2001; Wertheimer 1912). En utilisant des stimuli bistables dans lesquels deux régions alternées pouvait être perçues comme une figure ou un fond, Bahnsen a pu mettre en évidence que les zones de symétrie tendent à être perçues comme une figure et qu'elles prennent part à la ségrégation figure arrière-plan (*figure-ground*) (Bahnsen 1928). D'autres travaux (Driver, Baylis, et Rafal 1992; Marshall et Halligan 1994; Purghé, Stucchi, et Olivero 1999) ont permis de conforter ce rôle de ségrégation en présentant des stimuli avec une ambiguïté de forme et de fond dans lesquels les formes symétriques étaient alors perçues comme des figures et les formes asymétriques comme le fond. Cet effet est illustré en (Figure 13-A et 13-B). Cela tiendrait du fait que la symétrie est une propriété non-accidentelle qu'il serait alors improbable de retrouver dans les espaces de fond (Wagemans 1993; Tyler 1995).

De plus, une étude portant sur l'efficacité du traitement de la symétrie dans l'achèvement des contours a pu démontrer que les formes symétriques étaient détectées plus aisément que les formes asymétriques dans une tâche de discrimination de forme (Machilsen, Pauwels, et Wagemans 2009). Pour cela, les auteurs ont utilisé des stimuli dont la forme était définie par des sous-ensembles d'éléments Gabor positionnés selon le contour d'une forme inconnue (Figure 13- C). Du bruit été généré en variant l'alignement des éléments Gabor, de sorte que la forme devenait de moins en moins détectable à mesure que le bruit augmentait. Leurs résultats ont montré qu'à travers les différents niveaux de bruit, les formes symétriques étaient plus facilement détectables que les formes asymétriques concluant ainsi que la symétrie (miroir verticale) agit comme un signal dans la ségrégation *figure-ground*, soit comme un indice dans le groupement perceptif.

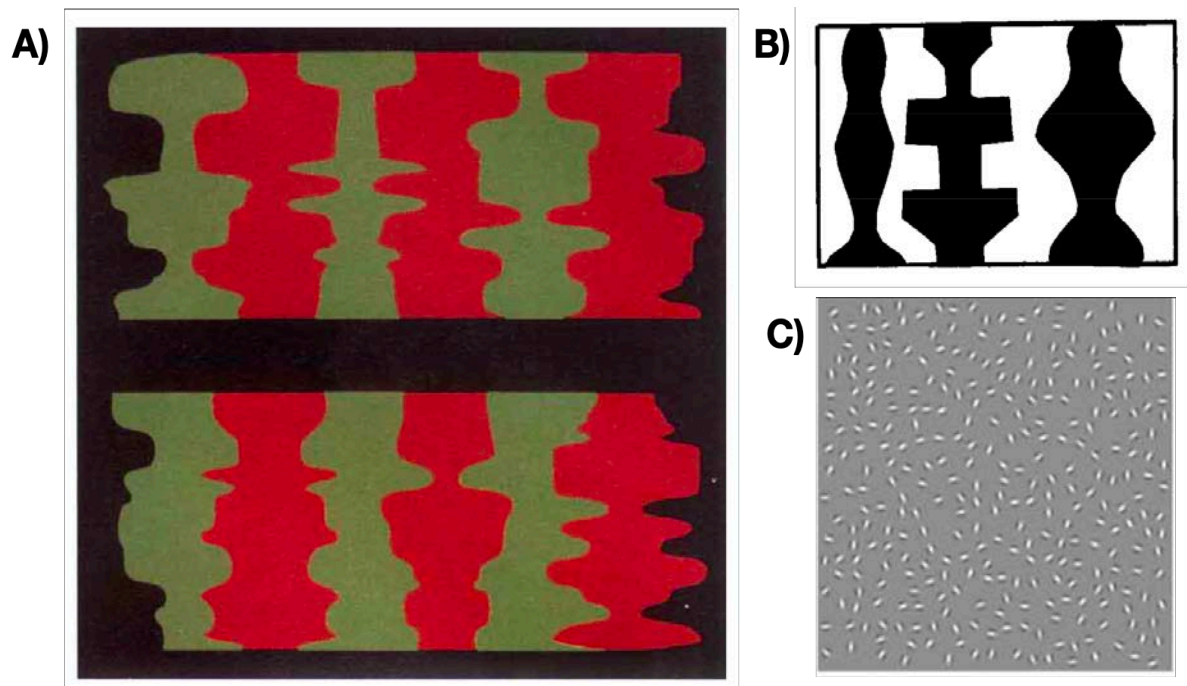


Figure 13 - Effet de la symétrie sur la ségrégation fond et forme et sur la formation d'un percept d'objet. (A)(B) Exemples de stimuli ambigus présentant à la fois des motifs symétriques et non symétriques (provenant de (Driver, Baylis, et Rafal 1992; Marshall et Halligan 1994)). (B) Stimulus contenant une figure formée à partir de l'alignement de patches Gabor (provenant de (Machilsen, Pauwels, et Wagemans 2009)).

Toujours en faveur du rôle de la symétrie dans la formation de la perception d'un objet, l'étude de Treder et Meulenbroek se basant sur le phénomène d'apparition d'une structure à partir du mouvement (*structure-from-motion* ; Figure 14) a permis de démontrer que si les points définissant un volume sont symétriques selon un axe en miroir 2D alors de nouvelles interprétations 3D apparaissent. C'est-à-dire qu'il est possible d'observer deux surfaces disjointes composées d'éléments symétriques qui semblent soit entrer en collision puis se déplacer dans des directions opposées soit se croiser sans contact (Treder et Meulenbroek 2010). Ces résultats suggèrent à la fois l'implication directe de la symétrie dans la perception d'objet mais également l'idée que la symétrie servirait de signal pour la caractérisation d'un objet unique. D'autres arguments viennent s'ajouter à cette hypothèse et montrent que le traitement de la symétrie est affecté par le nombre d'objet et le plan dans lequel ces objets sont présentés. Il a notamment pu être établi dans des figures formées de points que la détection de la symétrie était plus importante lorsque ces points se trouvaient dans le même plan que lorsque qu'ils étaient propagés à travers deux plans de profondeurs différentes (Treder et van der Helm 2007).

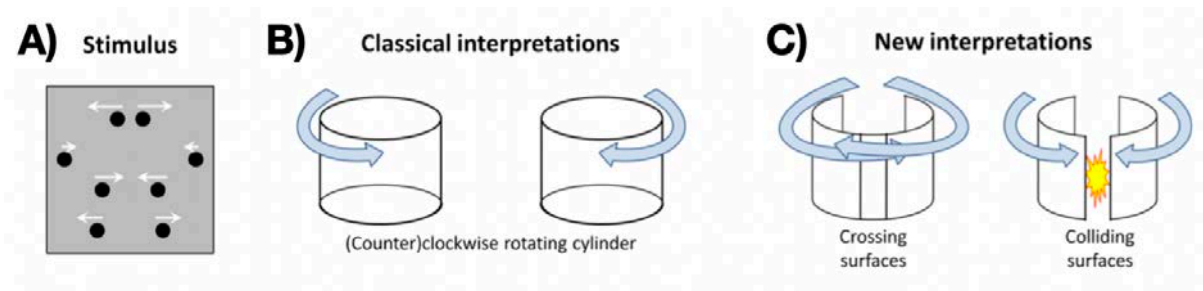


Figure 14 - Interprétations perceptives du modèle de mouvement symétrique. (A) Affichage schématique du stimulus physique, consistant en un motif de points symétrique par rapport un axe verticale. Indiqué par des flèches blanches, les points symétriques se déplacent dans des directions opposées avec la même vitesse de sorte que la symétrie est préservée dans le temps. (B) Interprétations 3D classiques, un cylindre tournant dans le sens horaire ou antihoraire. (C) Nouvelles interprétations 3D, deux (ou plus) surfaces symétriques. Au niveau de l'axe vertical, les éléments symétriques se rencontrent et peuvent être perçus comme se croisant sans contact physique (surfaces de croisement) ou comme entrant en collision puis rebondissant dans la direction opposée (surfaces de collision). D'après (Treder et Meulenbroek 2010).

De la même manière, des contours symétriques sont plus facilement détectés lorsqu'ils appartiennent à un même objet que lorsqu'ils appartiennent à deux objets différents (Corballis et Roldan 1974; Bertamini, Friedenberg, et Kubovy 1997). De façon intéressante, l'effet opposé a été constaté pour les motifs de répétitions (symétrie par translation), à savoir que la détection de la répétition est plus aisée lorsqu'ils forment deux objets plutôt qu'un. La perception de la symétrie est également perturbée lorsque le codage des informations de contour est incompatible, c'est-à-dire lorsque les convexités d'un côté ne correspondent pas aux concavités de l'autre et inversement (Bertamini 2006; Bertamini et Wagemans 2013). En revanche, elle semble favorisée par des objets formés de contours convexes plutôt que concaves (Hulleman et Olivers 2007). Ainsi, la symétrie n'affecte pas seulement la façon dont nous percevons les objets puisque les objets affectent aussi la façon dont nous percevons la symétrie. Il est à noter que si ce lien de facilitation entre perception d'objet et symétrie est avéré pour la symétrie en miroir (réflexion), cela ne semble pas être le cas pour la symétrie par rotation (Bertamini, Friedenberg, et Argyle 2002).

2. Les processus attentionnels

L'attention joue un rôle essentiel à de multiples niveaux et peut notamment moduler les réponses du système visuel (O'Connor et al. 2002; Reynolds et Chelazzi 2004; Rothenstein et Tsotsos 2014). Bien que de nombreuses études ont permis de mettre en évidence le caractère automatique du traitement de la symétrie, nous ne pouvons pas exclure la capacité de l'attention à moduler sa détection. Certaines études ont notamment démontré que le mécanisme de

groupement était bel et bien dépendant de l'attention. Une des hypothèses pourrait être que cette perception automatique de la symétrie se produit uniquement lorsqu'elle est présentée dans une zone visuelle ciblée par l'attention. Pour tester cette hypothèse, un paradigme d'inattention a été proposé dans lequel le stimulus cible (ici symétrique) était incorporé au sein d'une tâche ne requérant pas sa discrimination, c'est-à-dire sans rapport contextuel avec la tâche. Ainsi, il a pu être démontré que la ségrégation de texture ou le groupement de stimuli, selon leur clarté ou leur proximité, étaient dépendants des mécanismes attentionnels (Mack et al. 1992). Néanmoins, de fortes critiques ont été émises concernant ce type de paradigme, argumentant que le concept de cécité par inattention était en réalité confondu avec l'amnésie d'inattention, c'est-à-dire, que la participant doit tout de même avoir une expérience consciente de la figure présentée pour répondre objectivement à la tâche demandée (Pashler 1990; Wenderoth et Welsh 1998). La figure devant ainsi être stockée en mémoire, le défaut de performance pourrait être attribué à une défaillance de la mémoire ou à un manque de conscience dans l'expérience.

D'autres marqueurs psychophysiques ont pu mettre à jour le rôle éventuel de l'attention focalisée. On retrouve notamment l'influence du savoir apporté par présentation de signaux précédant l'interprétation. Des chercheurs ont ainsi pu montrer, dans une tâche de discrimination d'orientation de l'axe de symétrie, que lorsqu'un signal précisait l'orientation de l'axe précédemment à la présentation du stimulus, et si celui-ci était correcte, alors les performances de détection étaient augmentées en comparaison à l'absence de signal (Pashler 1990; Wenderoth et Welsh 1998). Inversement, si le signalement indiquait une mauvaise orientation alors le taux de détection chutait. Les attentes de l'observateur semblent également moduler les performances de discrimination d'orientation lors de la détection d'un axe vertical d'un stimulus symétrique avec un effet trompeur si au cours d'un protocole expérimental, les essais incluaient majoritairement des stimuli à symétrie oblique ou proche de l'oblique (Wenderoth et Welsh 1998a). Ceci traduit donc un déplacement volontaire de l'attention en fonction des attentes de l'observateur. On retrouve également ce contrôle volontaire de percept dans l'étude précédemment évoquée de Treder et Meulenbroek portant sur l'intégration de structure à partir du mouvement et de la symétrie lors de la perception de surface (Matthias S. Treder et Meulenbroek 2010). En effet, l'observateur peut changer volontairement sa perception selon qu'il décide d'observer une structure basée sur le regroupement par mouvement ou par symétrie. Il faut néanmoins préciser que dans le cadre particulier d'un cas clinique (évoqué précédemment page 44), les auteurs rapportent que sans avoir une expérience consciente de la symétrie, le patient semblait tout de même percevoir les éléments symétriques

des stimuli formant une forme. Il reste cependant difficile d'extrapoler des conclusions dans une étude de cas unique et lésionnelle.

Dans la cadre de la neurobiologie fonctionnelle, d'autres chercheurs ont pu rapporter une influence de l'attention sur les mécanismes du traitement de la symétrie. Le caractère automatique de la perception de la symétrie a d'abord été mis à jour grâce à l'observation de la SPN équivalente dans des tâches de discrimination active de régularité versus un paradigme « oddball » (Makin et al. 2013), de discrimination de régularité versus la couleur (Makin, Rampone, et Bertamini 2015) ou encore de discrimination de régularité versus le nombre d'objet (Makin et al. 2014). Bien que la signature neuronale du traitement de la symétrie fût maintenue malgré le fait que les participants portaient leur attention sur d'autres aspects du stimulus que sa régularité, cela n'exclut pas pour autant que l'amplitude de la SPN puisse être modulée dans une certaine mesure par l'attention. Par exemple, dans une tâche où l'observateur devait porter son attention sur des mots qui étaient apposés par-dessus des stimuli symétriques, l'amplitude de la SPN était réduite par ce changement attentionnel (Rampone, Makin, et Bertamini 2014). Dans une étude récente, des chercheurs ont pu démontrer que la formation de la perception de motifs symétriques était indépendante de la tâche bien qu'elle puisse être améliorée par une discrimination de régularité active (Makin, Rampone, et al. 2020). En effet, à travers cinq paradigmes différents relevant tous d'exigences perceptives et cognitives différentes (discrimination de régularité, discrimination de couleur, congruence son et couleur, relation direction et couleur, discrimination de répartition des éléments), les auteurs ont pu observer la présence de la SPN dans chacune des tâches réalisées. Néanmoins, elle était sélectivement augmentée pendant des tâches impliquant la discrimination active des régularités présentes au sein des stimuli. De manière équivalente, les réponses du réseaux cortical du traitement de la symétrie enregistrées en IRMf sont présentes avec et sans contrôle de l'attention (Sasaki et al. 2005), bien que l'attention semble accroître les réponses de celui-ci (Keefe et al. 2018).

Il est donc difficile de conclure de manière rigoureuse sur l'impact des processus d'attention dans le traitement de la symétrie bien qu'ils ne puissent en être entièrement exclus. La perception de la symétrie demeure un processus automatique qui, dans une certaine mesure, peut être modulée par des mécanismes neurocognitifs comme l'attention. Cette thématique reste toutefois à approfondir afin de déterminer plus précisément les facteurs d'influence.

Le réseau cortical du traitement de la symétrie

Au-delà des nombreuses propriétés mises en évidence par des mesures comportementales (voir les sections précédentes), il est nécessaire de caractériser les mécanismes cérébraux impliqués pour bien comprendre le traitement de la symétrie. Pour cela, les chercheurs ont utilisé des mesures en EEG et en neuroimagerie (IRMf) afin de mettre en évidence les propriétés temporelles et spatiales des réponses neuronales à des stimuli symétriques. Ces méthodes ont permis de confirmer certains des résultats comportementaux évoqués précédemment mais aussi d'offrir une meilleure compréhension de la base neuronale qui sous-tend le traitement de la symétrie. Cette vaste investigation du réseau cortical sera abordée au sein de cette section au cours de laquelle nous discuterons tout d'abord des études en EEG (partie 1), puis des expériences en IRMf (partie 2).

1. Temporalité du réseaux corticales : les études EEG

Les réponses neuronales liées au traitement de la symétrie peuvent être mesurées en EEG par le biais des potentiels évoqués (*Event Related Potentials ; ERP*). En effet, en comparaison des réponses évoqués par une image ne possédant pas de symétrie, la présentation d'une image symétrique va générer une réponse particulière. Dans une première étude, (Norcia et al. 2002) ont observé une différence d'ERP notable au niveau du pôle occipitale dont l'amplitude était plus négative quand l'observateur se trouvait confronté à des figures symétriques. Leurs résultats montrent que cette réponse démarre après les composantes P1 et N1, soit environ 220ms après la présentation du stimulus et que cette réponse était soutenue pendant une certaine période (Figure 15-A). Peu de temps après, cette observation fut confirmée par une seconde étude (Jacobsen et Höfel 2003) et l'on qualifia cette réponse de négativité postérieure soutenue (SPN). Par la suite, bon nombre de recherches ont également observé cette SPN dans le cadre de la perception de la symétrie et ont alors utilisé cette signature neuronale pour définir différentes propriétés liées au traitement de la symétrie (pour revue (Bertamini et Makin 2014; Bertamini et al. 2018)). Bien que la latence de la SPN varie d'une étude à une autre (variations liées au paradigme et stimuli utilisés ainsi qu'aux différents filtres passe-bande de l'EEG et aux fenêtres d'analyses choisies), elle débute classiquement autour de 250ms pour atteindre son amplitude maximale vers 300 ms. Il a même pu être démontré que la persistance de la SPN pouvait s'étendre jusqu'à environ 1sec après la présentation du stimulus alors même que celui-ci n'était plus présent dans le champs visuel de l'observateur et cela, indépendamment du paradigme utilisé (Bertamini, Rampone, Oulton, et al. 2019a).

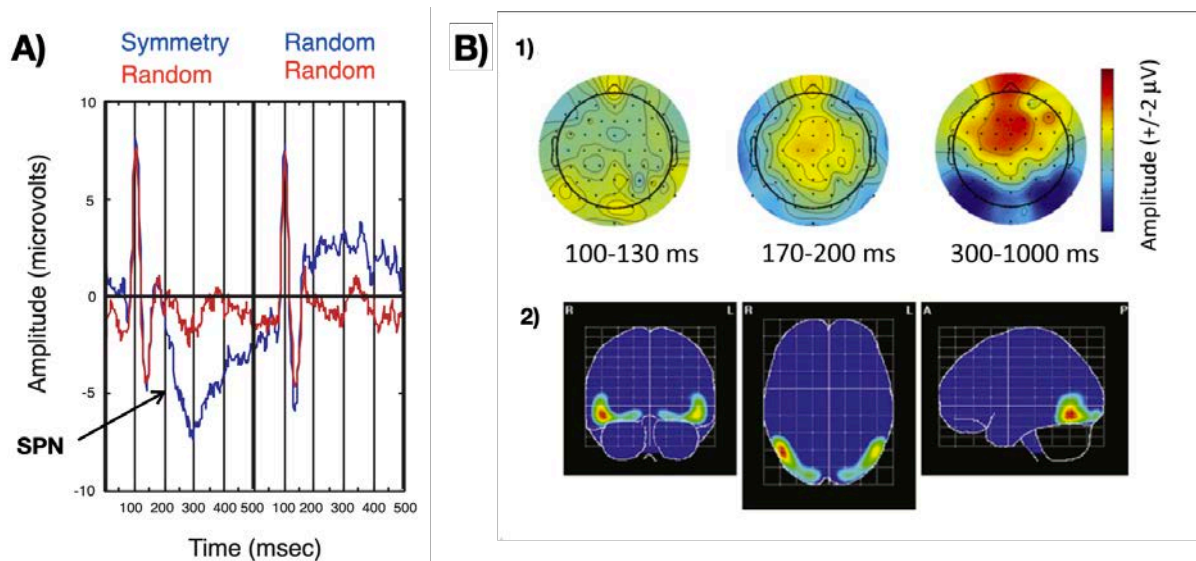


Figure 15 - Réponse caractéristique de la présentation de stimuli symétriques. (A) Réponses moyennes observées au niveau cortex occipital (électrode Oz) chez un participant. Les lignes rouge et bleu indiquent respectivement la réponse aux mises à jour d'images aléatoires/aléatoires et la réponse aux séquences symétriques/aléatoires. Après 200 ms de la transition des motifs aléatoires aux motifs symétriques, la réponse est plus négative par rapport à celle mesurée après la transition entre les motifs aléatoires. D'après (Norcia et al. 2002) (B)(1) Cartes des différences topographiques de l'expérience. Les données montrent l'amplitude dans la condition de réflexion moins l'amplitude dans la condition aléatoire à travers la fenêtre temporelle indiquée en dessous. (2) Analyse de localisation de source effectuée à partir de l'approche LORETA. Les données du graphique de différence de la moyenne générale de droite en B-1 ont été utilisées et l'emplacement estimé des générateurs est indiqué à partir de trois sections. Figures provenant de (Makin et al. 2012).

Il a même pu être démontré que la persistance de la SPN pouvait s'étendre jusqu'à environ 1 sec après la présentation du stimulus alors même que celui-ci n'était plus présent dans le champs visuel de l'observateur et cela, indépendamment du paradigme utilisé (Bertamini, Rampone, Oulton, et al. 2019b). Ainsi, la nature soutenue de la SPN ne serait pas uniquement due à la durée de présentation du stimulus mais bien à la dynamique interne du réseau de traitement de la symétrie. Grace à l'analyse de localisation des sources ERP (Figure 15-B1) et en utilisant une tomographie électromagnétique à basse résolution, Makin et ses collègues ont pu montrer que la modulation de la SPN était en grande partie attribuable à une activité latéralisée dans le cortex visuel extrastrié (Figure 15-B2) (Makin et al. 2012). En combinant les données provenant d'approches en IRMf et en EEG à haute densité, Kohler et al., ont pu confirmer que la SPN était générée par les zones visuelles extrastriées et notamment que les réponses de V3 et V4 conduisaient à des réponses dans le cortex occipital latéral (*Lateral Occipital Complex* ; LOC) (Kohler et al. 2016).

Par la suite, les caractéristiques fonctionnelles de ce réseau ont largement été étudiées et ont servi de support pour l'étude de diverses propriétés liées au traitement de la symétrie. Parmi ces propriétés, on retrouve en premier lieu la mise en avant du caractère automatique et pré-attentionnel du traitement de la symétrie. En effet, il n'est pas nécessaire que la symétrie soit discriminée de manière active pour générer cette signature neuronale caractéristique. Comme évoqué précédemment, que ce soit dans des tâches de discrimination de couleur, discrimination du nombre d'objet, ou dans un paradigme « oddball » l'observation de la SPN était équivalente (Makin et al. 2013; Bertamini et Makin 2014; Makin, Rampone, et Bertamini 2015). Une étude récente a également confirmé ce résultat dans un projet comparant la modulation de la SPN à travers cinq tâches distinctes (discrimination de régularité, discrimination de couleur, congruence son et couleur, relation direction et couleur, discrimination de répartition des éléments), démontrant que la formation du percept de symétrie était indépendante de la tâche et de ce fait, simultanée à la présentation de motifs symétriques (Makin, Rampone, et al. 2020). Les auteurs ont néanmoins remarqué que la discrimination explicite de la symétrie pouvait renforcer la SPN, ce qui a également été observé par des études en neuroimagerie (Sasaki et al. 2005; Keefe et al. 2018).

En plus d'avoir servi de support pour l'étude du caractère automatique du traitement de la symétrie, le possible lien avec les processus attentionnels et l'invariance de point de vue (voir sections précédentes), la SPN a également contribué dans l'étude du rapport à l'objet. Certains chercheurs se sont alors interrogés sur le caractère spécifique de la SPN dans le processus de traitement de la symétrie en cherchant à déterminer s'il était possible d'enregistrer une réponse comparable à n'importe quel stimulus avec une structure reconnaissable. Ils ont pu remarquer que la SPN possédait une ressemblance particulière avec une composante tardive liée aux objets qui, tout comme la SPN, se trouvait au niveau des électrodes postérieures et commençait environ 230ms après le début du stimulus et dotée d'une certaine persistance (Gruber 2004). Ils conclurent que des processus de regroupement perceptuel, qui ne sont pas exclusifs à la perception de la symétrie, pourraient contribuer à la modulation de la SPN. Mais la SPN ne peut pas être seulement un exemple de la composante tardive plus générale puisqu'elle est présente lorsque des stimuli formés de contours fermés possédant un axe de réflexion sont comparés à des contours fermés qui n'ont pas d'axe de réflexion (Makin et al. 2014). Il faudra donc attendre que d'autres études se poursuivent pour éclaircir le lien entre ce qui est propre au traitement de la symétrie et ce qui est propre à la reconnaissance des objets.

D'autres propriétés ont pu être révélées comme facteurs d'influence de cette réponse neuronale. Tout d'abord, l'extraction de la symétrie d'une image ne reflète pas le même signal selon le type de symétrie présenté (Makin et al. 2013). Comme vous pouvez le voir (Figure 16) la SPN est présente pour tous les types de régularité mais l'onde de la SPN produite par réflexion est significativement plus négative que celle produite par rotation ou la translation. Cette propriété fut aussi observée dans une autre étude, avec une majoration de la SPN pour la symétrie en miroir (réflexion) par rapport à la translation (Makin et al. 2014). La proportion de symétrie présente dans les stimuli modulent également les réponses SPN. En effet, dans une tâche de discrimination active de régularité, le pourcentage de symétrie (pSymm) au sein du stimuli (Figure 16-E) va être un facteur limitant pour l'apparition de la SPN montrant une absence de réponse pour les stimuli contenant seulement 20% de symétrie et une augmentation qui semble linéaire à partir de 40% jusqu'à 100% (Figure 16-F et 16-G). Faisant écho à une précédente étude en neuroimagerie (Sasaki et al. 2005), les auteurs ont pu conclure que la SPN était générée à un stade intermédiaire du traitement visuel (probablement dans le LOC) où la qualité de la perception est représentée (Palumbo, Bertamini, et Makin 2015).

Le nombre d'axe de symétrie semble également prendre part à la modulation de la réponses neuronale du traitement de la symétrie (Oka et al. 2007). Pour observer ce phénomène, les auteurs ont eu recours à la technique du marquage fréquentiel (*steady-state visual evoked potential* ; SSVEP) qui se base sur le principe que dans chaque essai, une séquence de modèles de stimuli change rapidement et de ce fait les stimuli présentés de façon périodique entraînent une réponse neuronale périodique. Ainsi, lorsque la séquence de stimuli implique une alternance entre symétrie et motifs aléatoires, la réponse neuronale à la symétrie peut être isolée à la fréquence de présentation des stimuli et ses harmoniques (pour revue (Norcia et al. 2015)). Les stimuli symétriques produisaient alors une oscillation entraînée à la fréquence de présentation (2 Hz) dans les électrodes occipitales mais l'harmonique impaire (1Hz) était également sensible à la symétrie. Leurs résultats ont montré que cette réponse était proportionnelle au nombre d'axes de symétrie (réflexion) présent dans les stimuli. Elle est également automatique et soutenue bien que sa relation avec la SPN n'ait pas encore été clarifiée.

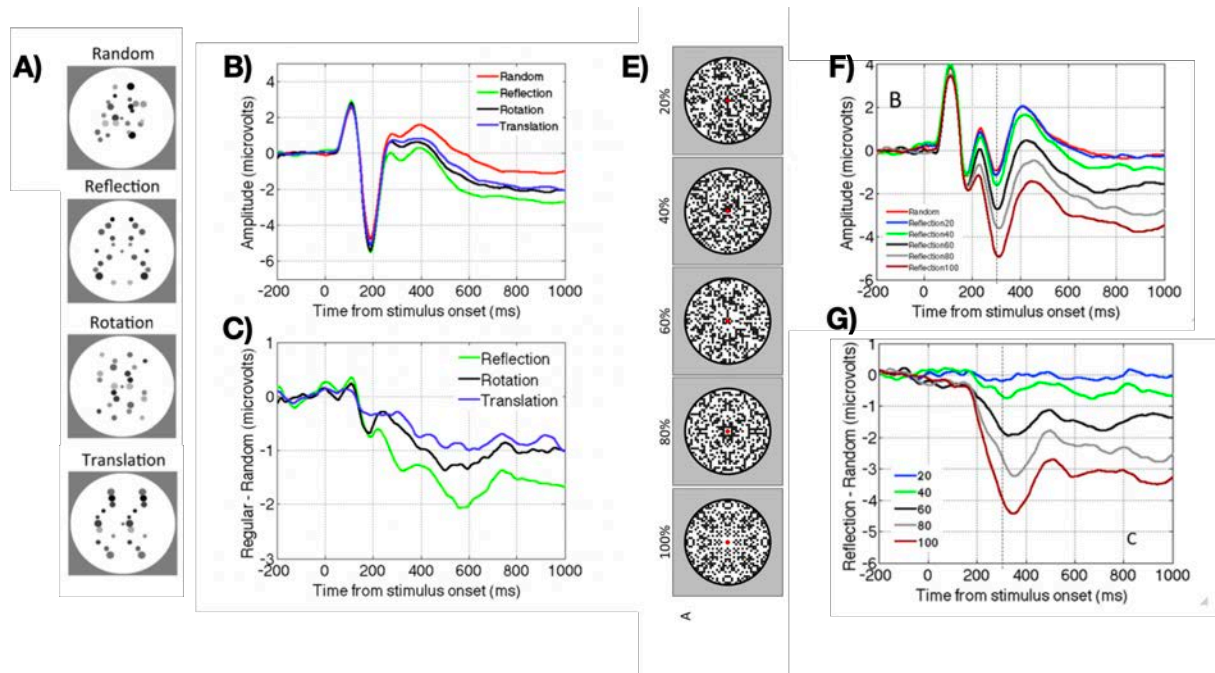


Figure 16 - Réponse caractéristique de la présentation de stimuli symétriques. (A) Réponses moyennes observées au niveau cortex occipital (électrode Oz) chez un participant. Les lignes rouges et bleues indiquent respectivement la réponse aux mises à jour d'images aléatoires/aléatoires et la réponse aux séquences symétriques/aléatoires. Après 200 ms de la transition des motifs aléatoires aux motifs symétriques, la réponse est plus négative par rapport à celle mesurée après la transition entre les motifs aléatoires. D'après (Norcia et al. 2002). (B)(1) Cartes des différences topographiques de l'expérience. Les données montrent l'amplitude dans la condition de réflexion moins l'amplitude dans la condition aléatoire à travers la fenêtre temporelle indiquée en dessous. (2) Analyse de localisation de source effectuée à partir de l'approche LORETA. Les données du graphique de différence de la moyenne générale de droite en B-1 ont été utilisées et l'emplacement estimé des générateurs est indiqué à partir de trois sections. Figures provenant de (Makin et al. 2012).

Selon le même type de protocole, Kohler et al. ont pu mettre en évidence un lien entre nombre de rotations symétriques au sein de stimuli et les réponses neuronales (Kohler et al. 2016). Pour cela, ils ont utilisé des stimuli texturaux de quatre groupes qui se différenciaient par le nombre d'ordre de rotations symétriques qu'ils contenaient (n rotations). Ils ont pu mesurer les réponses neuronales par IRMf et EEG à haute densité. Leurs résultats ont permis d'observer des réponses paramétriques à l'ordre de symétrie présent au sein des stimuli à partir de l'aire visuelle V3 ainsi que dans la voie visuelle ventrale, incluant les aires V4, VO1 et LOC. De plus, la localisation des sources EEG a suggéré que les réponses en V3 et V4 (environ 75 ms) conduisaient à des réponses dans le LOC (environ 110 ms). Dans une seconde étude, ils ont tenté d'établir la dynamique des décisions perceptives sur la symétrie dans le cortex visuel en déterminant laquelle de ces aires étaient directement impliquée dans ce processus (Kohler, Cottureau, et Norcia 2018). Leurs résultats ont montré que VO1 contenait une forte composante liée à la décision, suggérant que cette zone joue un rôle crucial dans les décisions perceptives de la symétrie.

Bien que l'ensemble de ces études ait mis en avant la contribution des mécanismes visuels moyen et haut niveau, avec une implication des aires visuelles extrastriées excluant les aires visuelles primaires V1 et V2, peu d'études se sont intéressées au rôle des propriétés bas niveau des stimuli tel que le contraste ou la luminance. Pourtant, ils jouent tous deux un rôle important dans la perception de la symétrie d'un point de vue comportementale. En effet, Martinovic et al., ont pu observer un biais important vers la symétrie pour des stimuli à l'isoluminance, un effet opposé pour des stimuli achromatiques et sans biais pour des stimuli équilibrés en couleur et luminance (Martinovic et al. 2018). Néanmoins, si le contraste était réglé à des niveaux élevés et supérieurs au seuil de détection, aucune interaction entre les différents types de contrastes et la perception de la symétrie n'était observable, montrant que les signaux isoluminants et les signaux de luminance contribuaient de manière comparable à l'amplitude de la SPN. Ainsi, le réseau extrastrié engagé lors de la perception de la symétrie n'est pas dépendant des entrées visuelles de bas niveau une fois les contrastes réglés à des seuils élevés (comme lors des conditions d'observations quotidiennes) contextualisant le manque de contribution de V1 et V2 signalé dans les autres études.

Le point commun de tous ces travaux est l'utilisation de stimuli symétriques abstraits formés pour la plupart de motif en point ou de forme. Une étude récente s'est intéressée à la réponse du réseau extrastrié de la symétrie en utilisant des stimuli plus naturels comme des fleurs ou des paysages. Ils ont par ailleurs été les premiers à établir une comparaison directe entre les SPN générées par la symétrie dans des domaines abstraits et non abstraits. Leurs résultats ont montré que la SPN était présente avec une amplitude comparable pour les formes symétriques, les fleurs et les paysages et ceci indépendamment de la tâche (discrimination de régularité ou de couleur) dans laquelle les participant étaient engagés (Makin, Rampone, et al. 2020). De manière intéressante, les auteurs ont également testé la préférence pour la symétrie au sein de stimuli naturels et abstraits (formes abstraites, fleurs, paysages et visages) et ont pu constater que cette préférence était marquée pour les formes et les visages mais absente pour les fleurs et négative pour les paysages (Bertamini, Rampone, Makin, et al. 2019b). Cela suggère que la symétrie dans l'image n'est pas un facteur suffisant en soi pour susciter une préférence notamment dans le contexte d'un environnement naturel, s'agissant plutôt d'une propriété intra-objet.

Dans un effort de partage, à l'heure de la science pour tous, des chercheurs ont mis en relation leurs nombreuses données pour former un catalogue regroupant pas moins de 6674 participants dans diverses tâches au sein desquels la SPN a été enregistrée (Makin et al. 2021). Ce catalogue leur a permis, entre autre, de constater qu'environ 30 % de la variance de l'amplitude du SPN peut être expliquée par deux prédicteurs : (1) un modèle abstrait de la qualité perceptive (2) la pertinence de la tâche de la régularité. De plus, bien qu'ils aient pu constater que la SPN était plus forte dans l'hémisphère droit, les lois de l'organisation perceptive (qui déterminent l'amplitude du SPN) semblent s'appliquer de manière équivalente dans les deux hémisphères. Ce « catalogue SPN complet » est accessible au public sur Open Science Framework (<https://osf.io/2sncj>) et devrait permettre de nombreuses autres découvertes concernant la modulation de la SPN.

Comme vous pouvez le constater, les études portant sur la signature neuronale du traitement de la symétrie sont nombreuses et ont offert des conclusions diverses et variées sur de nombreux paramètres modulant l'amplitude de cette réponse. De façon générale, les régularités visuelles abstraites et non-abstraites génèrent un ERP caractéristique appelé SPN sans nécessité de discrimination active au sein du cortex visuel extrastrié. Pour affiner ces observations, les chercheurs se sont alors intéressés aux supports neuronaux du traitement de la symétrie en mettant à jour l'architecture du réseau fonctionnel qui le porte.

2. Architecture du réseaux corticales

Pour comprendre les mécanismes neuronaux qui sous-tendent le traitement de la symétrie, de nombreux chercheurs ont souhaité mettre à jour le réseau cortical qui soutient sa perception via des études en neuroimagerie fonctionnelle (IRMf). Parmi les premières études, on retrouve les travaux de Tyler et Sasaki, qui ont offert un aperçu approfondi de la base neuronale de la détection visuelle de la symétrie en miroir (Tyler et al. 2005; Sasaki et al. 2005). En utilisant des stimuli formés de nuage de points, ils ont pu montrer que l'encodage de la symétrie s'opérait principalement dans les régions visuelles extrastriées comprenant les aires visuelles V3, V4, V7 et le complexe LO (Figure 17- A). En revanche, les aires visuelles primaires ne semblaient pas impliquées dans ce mécanisme, ce qui suggère que les réponses spécifiques à la symétrie seraient générées par des neurones avec des champs récepteurs plus grands qui sont construits par des schémas d'activation répartis à travers la mosaïque de neurones des aires visuelles primaires (Tyler et al. 2005). Ces activations sont apparues comme indépendantes des

mécanismes attentionnelles (Tyler et al. 2005; Sasaki et al. 2005) bien que l'attention semble accroître l'amplitude de l'activité du réseau (Keefe et al. 2018).

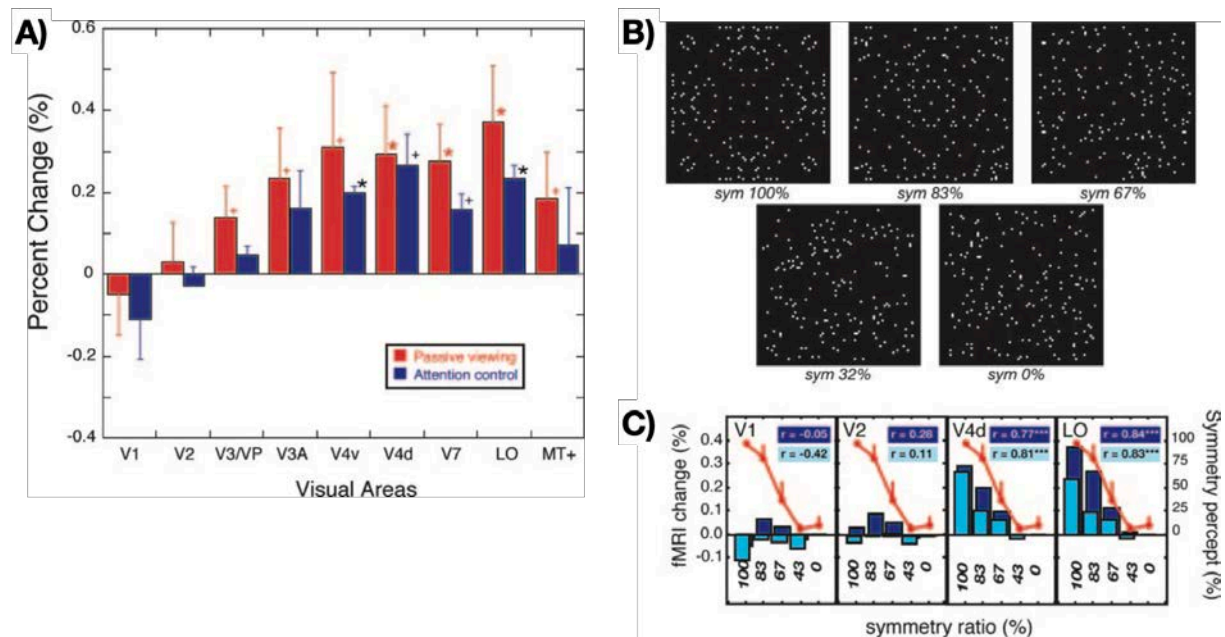


Figure 17 - Interprétations perceptives du modèle de mouvement symétrique. (A) Différence de réponses produites entre des stimuli symétriques et aléatoires mesurés dans des zones corticales visuelles spécifiques, avec (bleu) et sans contrôle d'attention (rouge). Les astérisques indiquent les zones visuelles qui ont été activées significativement plus (test t) par les stimuli symétriques par rapport aux modèles aléatoires : +, $P < 0,05$; *, $P < 0,01$. (B) Exemples de stimuli avec différents niveaux de bruit allant de 100% de symétrie à aléatoire. (C) Corrélation entre les signaux d'IRMf dans les expériences de visualisation passive (barres bleues) et de contrôle de l'attention (barres cyan) dans des zones visuelles représentatives, V1, V2, V4d et LO (les résultats de toutes les zones visuelles testées sont illustrés à la Fig. 5). La ligne de base (zéro) dans les graphiques à barres correspond au signal IRMF moyen produit par des nuages de points aléatoires. L'axe des x représente le rapport de symétrie. Le graphique rouge montre la fonction psychométrique du percept de symétrie. Le seuil psychophysique pour la détection de la symétrie était ~ 50 %. Les astérisques (bleu pour la visualisation passive principale, cyan pour les contrôles d'attention) indiquent un niveau de signification statistique : +, $P < 0,05$; *, $P < 0,01$; **, $P < 0,001$; ***, $P < 0,0001$. Les valeurs présentées pour les activations IRMF et les seuils psychophysiques correspondent à des moyennes sur l'ensemble des participants ($n = 9$). D'après (Sasaki et al. 2005).

De façon intéressante, les réponses du réseau semblent également traduire, par l'amplitude qu'elles présentent, une préférence pour l'orientation verticale de l'axe de symétrie (versus l'horizontale). Le nombre d'axe de symétrie module également la force de réponse du réseau montrant des résultats topographiquement similaires produits par des symétrie quadruple, double ou simple bien que les réponses soient majorées par le nombre d'axes présents (Sasaki et al. 2005). Les auteurs ont aussi cherché à établir le lien entre saillance et amplitude de l'activation. Pour cela, des variations de la saillance perceptive de la symétrie étaient réalisées en jouant sur le pourcentage de cohérence de point au sein des stimuli (Figure 17-B) avec ou

sans tâche attentionnelle, au cours d'enregistrement en IRMf. En parallèle, des mesures psychophysiques étaient réalisées en se basant sur le même type de stimuli. Les auteurs ont ainsi pu calculer la corrélation entre les données obtenues psychophysiques et celles acquises en IRMf, leur permettant de quantifier les aires visuelles corticales les plus susceptibles de médier le traitement perceptif de la symétrie. Leurs résultats ont mis en évidence les aires visuelles qui possédaient les réponses à la symétrie les plus fortes (soit V3A, V4d/v, V7 et LO) montraient également la corrélation la plus élevée pour les variations de détectabilité de la symétrie, toujours indépendamment de l'attention (Figure 17-C). Ces résultats ont été confirmés par l'étude de Keefe qui a retrouvé les mêmes propriétés de réponses aux nombres d'axes, à l'orientation et à la cohérence de points au sein d'un réseau comparable (Keefe et al. 2018). Les réponses spécifiques à la symétrie émergeaient en premier lieu au sein de V3 et se poursuivaient dans toutes les aires déjà connues avec, dans leur cas, la réponse la plus forte qui se trouvait dans l'aire ventrale occipitale VO1. Dans cette étude, ils ont aussi pu montrer que lors d'une tâche active de discrimination de régularité, les stimuli symétriques présentés de façon incliné et fronto-parallèlement à l'observateur produisaient une activité similaire au sein du réseaux mais que cette activité était réduite pour les versions inclinées des stimuli lorsque la discrimination de la symétrie était non pertinente pour la tâche. Ces résultats semblent cohérents avec les précédentes données obtenues en psychophysiques et EEG.

Il est à noter que, bien que l'ensemble de ces études portent sur la symétrie en miroir, le même réseau cortical semble soutenir les réponses pour la symétrie par rotation (Kohler et al. 2016). Dans cette étude, les auteurs ont présenté des stimuli texturaux composés de motifs symétriques formés selon des rotations autour d'un point. Ces rotations étaient effectuées selon différents ordres autour d'un point central de rotation (n rotations), leur permettant de distinguer quatre catégories selon l'ordre qui les composaient : soit une symétrie d'ordre 2 (pour un motif pivoté deux fois autour d'un même point central de rotation), d'ordre 3 (pour un motif pivoté trois fois autour d'un même point central de rotation), d'ordre 4 ou d'ordre 6. Leurs résultats ont révélés des réponses fortes et cohérentes à la symétrie par rotation au sein de quatre ROIs définies fonctionnellement : V3, V4, VO1 et LOC (Figure 18). Ils ont également constaté que l'aire V3 présentait des réponses paramétriques à l'ordre de symétrie présent au sein des stimuli tout comme les aires V4, VO1 et le LOC de la voie visuelle ventrale. C'est-à-dire que l'amplitude des réponses au sein de ces aires augmentait à mesure que l'ordre de symétrie augmentait au sein des stimuli. Semblablement aux précédentes études évoquées, ils n'ont pas observé des réponses spécifiques à la symétrie dans les aires visuelles primaires V1 et V2.

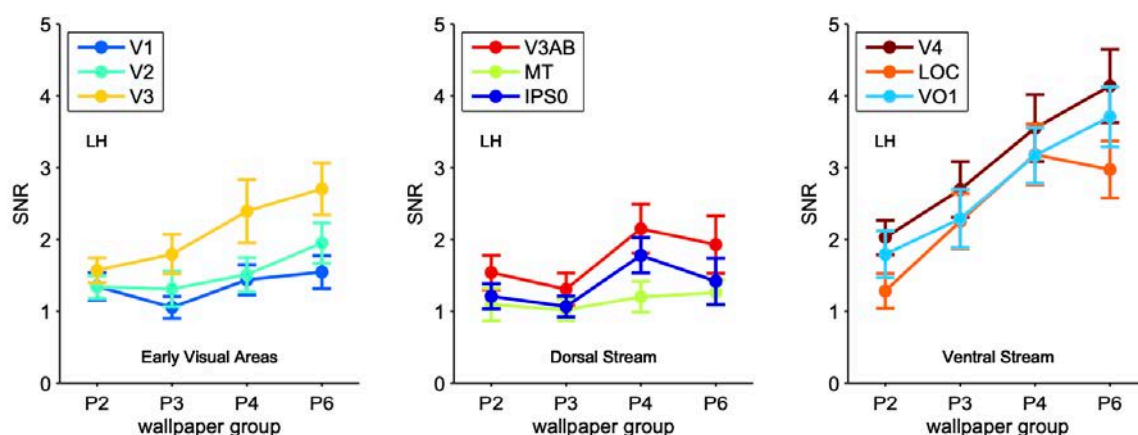


Figure 18 - Réponses aux quatre groupes de stimuli symétriques texturaux sur neuf ROIs différents définis fonctionnellement. L'axe des y indique le rapport signal à bruit (SNR) calculé à la fréquence du stimulus et l'axe des x indique les quatre groupes de stimuli (P2 ordre 2 ; P3 ordre 3 ; P4 ordre 4 ; P6 ordre 6). À des fins de visualisation, les ROIs sont divisées selon trois groupes suivants : zones visuelles précoces (côté gauche), zones de flux dorsal (milieu) et zones de flux ventral (côté droit). Les barres d'erreur indiquent le SEM. Ici, seuls les résultats de l'hémisphère gauche sont présentés mais les mêmes résultats ont été obtenus pour l'hémisphère droit (voir [Kohler et al. 2016](#))).

Ainsi, les aires corticales du traitement de la symétrie sont distinctement identifiées au sein des aires visuelles de haut-niveau excluant sans ambages le cortex visuel primaire de ce mécanisme. Cela paraît cohérent avec l'idée que la symétrie est d'abord une propriété globale du stimulus qui nécessite donc d'être intégrée sur de plus grandes portions de champs visuel, chose qui ne peut être réalisée au sein des aires visuelles primaires tel que V1 mais qui pourrait l'être au sein d'aires visuelles possédant de plus grands champs récepteurs tel que le LOC. Néanmoins, certaines études psychophysiques ont rapporté que des mécanismes de filtrages bas niveau (tel que l'orientation spatiale) jouent un rôle critique dans la détection de la symétrie. Ces dits mécanismes ayant lieu au sein des aires visuelles primaires, il est étonnant de prime abord qu'elles ne tiennent pas un rôle dans les processus de traitement de la symétrie. Mais si l'on suppose que les filtres spatiaux qui sont appliqués dans la détection de symétrie pourraient en fait appartenir à des mécanismes de filtrage généralisables à de nombreux processus au cours de l'organisation perceptive, alors ces deux observations sont conciliables ([Treder 2010](#)).

Une étude récente a notamment suggéré que les représentations neuronales de la symétrie changeraient progressivement tout au long de la voie visuelle ventrale ([Van Meel et al. 2019](#)). En utilisant des analyses multivariées au sein de ROIs (*Multi-Voxel Pattern Analysis* ; MVPA) et des analyses de connectivité fonctionnelle, ces chercheurs ont montré que des représentations partielles très similaires étaient obtenues au sein des aires V1 et V2 pour des stimuli symétriques

(axe vertical) et leurs contrôles. Puis, ces représentations évoluaient le long de la voie ventrale, avec des représentations de plus en plus différentes dans V3 et V4 jusqu'à une représentation holistique (globale) des stimuli symétriques par rapport aux stimuli asymétriques dans le LOC. De plus, la progression de ces représentations s'accompagnait d'une augmentation de communication entre les aires rétino-topiques gauche et droite se traduisant par une connectivité fonctionnelle inter-hémisphérique plus élevée lors de la perception de la symétrie dans les zones V2 et V4. Ces résultats font écho aux travaux de *Kubilius et al.*, qui ont pu mettre en évidence la façon générale dont les informations locales (portées par les aires V1, V2 et V3) étaient intégrées dans des ensembles plus vastes dans diverses régions corticales et notamment le LOC ([Kubilius et al. 2015](#)).

Bien que l'ensemble de ces études ait pu mettre en évidence des activations liées à la symétrie au sein des aires visuelles extrastriées, l'implication directe de ces aires dans la perception de la symétrie reste encore à démontrer. Des chercheurs se sont donc intéressés à l'implication causale de certaines aires visuelles impliquées dans les mécanismes perceptifs de la symétrie en utilisant des techniques de stimulation cérébrale non invasives telles que la stimulation magnétique transcrânienne (*transcranial magnetic stimulation* ; TMS). Cette technique permet d'interférer de façon temporaire avec l'activité sous-jacente d'une région ciblée, offrant ainsi la possibilité d'évaluer si cette région est directement impliquée dans le processus cognitif étudié (pour revue ([Chail et al. 2018](#))). Si la région cible tient une place critique dans une tâche donnée alors lorsque la stimulation cérébrale va être appliquée sur cette cible, cela va engendrer des modifications comportementales se traduisant par une diminution des performances attendues.

Dans une première étude, les auteurs ont utilisé cette technique de TMS dans un paradigme d'adaptation au cours duquel des stimuli cibles ou adaptatifs formés de nuages de points (symétrique ou non) étaient présentés dans une tâche de discrimination de régularité ([Cattaneo et al. 2011](#)). L'idée étant que si une zone cérébrale choisie était affectée par le phénomène d'adaptation alors l'application de la TMS sur celle-ci annihilerait l'impact comportemental de cette adaptation. Leurs résultats ont montré que lorsque la TMS était délivrée sur le cortex extrastrié dorso-latéral (*Dorso-Lateral extrastriate cortex* ; DLO) gauche et droit alors l'effet d'adaptation dans la détection de la symétrie verticale et horizontale était réduit ce qui n'était pas le cas lorsque qu'elle était appliquée sur V1 et V2. Ainsi, ils ont pu conclure que les DLO gauche et droit étaient causalement impliqués dans la détection de symétrie verticale et horizontale. Ils contiennent donc les représentations neuronales adaptées à la symétrie miroir

contrairement aux aires visuelles primaires V1 et V2. Ces observations ont pu être affinées par la suite, dans une autre étude dans laquelle les chercheurs avaient utilisé de la TMS guidée par IRMf leur permettant d'augmenter la résolution spatiale de la stimulation (Bona et al. 2014). En effet, cette procédure leur a permis de positionner la bobine avec précision au-dessus du pic d'activation individuel de chacun des participants acquis par IRMf lors d'une tâche de détection de symétrie. Cette même tâche fut utilisée dans la cadre du protocole impliquant la TMS qui était alors appliquée lors de l'apparition des stimuli formés de nuages de points symétriques (axe verticale) ou aléatoires. Leurs résultats ont montré que l'application de la TMS sur les cortex occipitaux latéraux (*lateral occipital cortex* ; LO) droit et gauche altérait la discrimination de la symétrie et que cette perturbation était plus importante lorsque la TMS était délivrée sur le LO droite que LO gauche, ce qui suggère une spécialisation de l'hémisphère droit dans ce processus.

Des travaux récents ont cherché à déterminer si l'implication du réseau cortical du traitement de la symétrie était la même pour différentes orientations de symétrie en confrontant les symétries verticales et horizontales (Cattaneo, Bona, et Silvanto 2017). En utilisant la TMS guidée par IRMf, ils ont pu délivrer des stimulations sur le LO et l'aire occipitale des visages (*Occipital Face Area* ; OFA) de l'hémisphère droit des participants au cours d'une tâche de détection de symétrie (nuages de points). Ils ont alors observé une altération des performances de détection pour les symétries horizontales et verticales lorsque la TMS était appliquée au LO droite mais que cette altération avait uniquement lieu pour les symétries verticales lorsque l'OFA était stimulée. On peut ainsi conclure que les fondements corticaux de l'encodage de la symétrie verticale et horizontale reposent sur des réseaux de neurones partiellement différents. Cela pourrait éventuellement refléter les différents rôles fonctionnels de la symétrie verticale et horizontale dans les processus de bas et de hauts niveaux de la perception visuelle.

Leurs observations ne sont pas sans rappeler le lien étroit entre perception de la symétrie et perception des visages. En effet, il a été démontré à partir de mesures comportementales, que nous possédons une préférence pour des visages ou des corps symétriques (Rhodes et al. 1998) (Tovée, Tasker, et Benson 2000). Des chercheurs ont donc cherché à établir le rôle de l'OFA dans la perception de la symétrie (Bona, Cattaneo, et Silvanto 2015) en utilisant la technique de TMS guidée par IRMf. Ils ont alors pu stimuler de façon précise les régions LO et OFA de l'hémisphère droit de participants lors de deux tâches distinctes qui impliquaient soit une

discrimination de régularité au sein d'un nuage de point, soit une évaluation du degré de symétrie au sein d'images de visages (Figure 19).

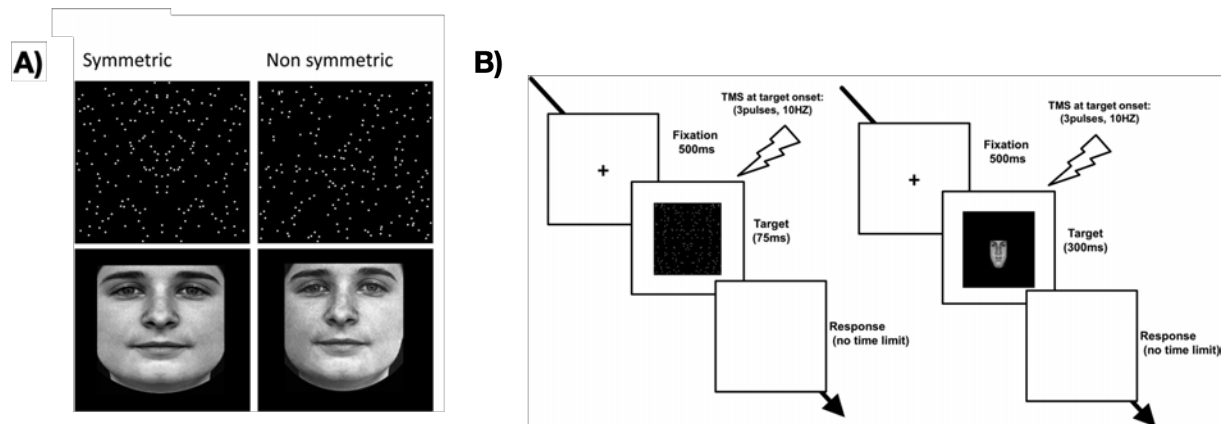


Figure 19 - Paradigme expérimental utilisé pour explorer le rôle de l'OFA dans la perception de la symétrie. (A) Exemples de stimuli basés sur des nuages de points symétriques (symétrie verticale, en haut à gauche) ou non (en haut à droite) ainsi que sur des visages symétriques (symétrie verticale, en bas à gauche) ou non (en bas, à droite). (B) Dans l'expérience de gauche chaque essai commençait avec la présentation d'une croix de fixation noire pendant 500 ms, suivie de la cible présentée pendant 75 ms. Les participants devaient indiquer si le stimulus était symétrique ou asymétrique. Dans l'expérience de droite le stimulus consistait en un visage et les participants devaient indiquer si le visage était soit parfaitement symétrique, soit légèrement asymétrique. D'après (Bona, Cattaneo, et Silvanto 2015)

Leurs résultats ont traduit une altération des performances de discrimination de motifs symétriques lorsque la TMS était appliquée sur les régions LO et OFA. De plus, l'application de la TMS altérait les capacités à discriminer le degré de symétrie faciale uniquement lorsqu'elle ciblait l'OFA, démontrant que l'encodage de la symétrie dans les visages repose exclusivement sur celle-ci. En conclusion, ces résultats suggèrent que l'aire OFA est causalement impliquée dans la perception de la symétrie à la fois abstraite (c'est-à-dire, basée sur des nuages points) et naturelle (dans les visages) alors que le rôle de la région LO est limité à la première. De manière intéressante, ces résultats suggèrent que les deux mécanismes de codage, bien que fonctionnellement distincts, pourraient partager une base commune, reposant sur les traitements effectués au sein de la région OFA puisque celle-ci semble prendre part dans la détection des deux types de symétrie.

En résumé, l'ensemble de ces études ont permis de préciser le réseau cérébral du traitement de la symétrie porté par les aires V3, V4, VO1 et le LOC. Les informations extraites des images vont progresser au sein de ce réseau pour permettre une perception holistique des motifs symétriques. Certaines aires comme l'OFA vont également jouer un rôle particulier en se faisant le support du traitement de motifs symétriques abstraits mais aussi naturellement présent

sur les visages. Néanmoins, l'IRMf et l'EEG restent des mesures macroscopiques de l'activité cérébrale et ne donnent pas d'informations sur les mécanismes impliqués au niveau cellulaire. Chez l'humain, les enregistrements unitaires sont rares et limités à des cadres bien spécifiques (par exemple dans le cadre clinique des patients épileptiques implantés ([Engel et al. 2005](#))). Afin de mieux comprendre le traitement de la symétrie à l'échelle microscopique, il est donc nécessaire de passer par l'intermédiaire d'un modèle animal, comme par exemple le primate non-humain et notamment le macaque rhésus, dont le système visuel est très proche de celui de l'humain. Avant d'effectuer ces mesures, il reste néanmoins indispensable de s'assurer que les réseaux impliqués dans le traitement de la symétrie chez le singe sont similaires à ceux identifiés chez l'humain. Ce point est l'objectif de la première étude que j'ai menée durant ma thèse de doctorat et sera développé dans le chapitre 4. Pour cela, j'ai réalisé des mesures basées sur une approche en IRMf dont nous discuterons tout d'abord de la méthodologie inhérente aux enregistrements chez le PNH dans le chapitre suivant.

Chapitre 3 – Méthodologie de l'imagerie fonctionnelle chez le primate non-humain

« Une image vaut milles mots »

Confuscius

Introduction

Dans ce chapitre, nous aborderons à la fois les bonnes pratiques d'expérimentation lors de l'utilisation des primates non-humains ainsi que la méthodologie impliquée dans l'imagerie fonctionnelle. Pour cela, nous parlerons dans un premier temps de la mise en œuvre des sorties et des entraînements d'animaux hors de l'animalerie ainsi que des méthodes d'habituation et de restriction employées pour la réalisation de protocole chez l'animal vigile. Puis, nous parcourrons les différentes propriétés engagées dans l'approche en Imagerie Par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf) qui vont englober les bases physiques et physiologiques de l'IRMf, l'enjeux majeur des études comparatives ainsi que la méthodologie de l'IRMf chez le PNH incluant les étapes de prétraitement des données et l'analyse des données selon différentes approches.

Bien que ce chapitre tant à développer uniquement les méthodes d'IRMf chez l'animal vigile, d'autres approches telles que l'étude de la connectivité fonctionnelle peuvent être utilisées chez le singe. Cette méthode a notamment servi de support dans un projet (non abordé dans ce manuscrit) portant sur connectivité fonctionnelle au sein de l'aire visuelle du sillon cingulaire chez le PNH pour lequel j'ai participé (voir (De Castro et al. 2021a)).

De l'animalerie à l'imagerie

En France, environ 0,1% des animaux utilisés à des fins de recherche sont des primates non-humains (sources sur le site <https://www.recherche-animale.org>). De par leurs proximités phylogénétiques et leurs similitudes anatomiques et physiologiques, les macaques représentent un modèle d'intérêt pour l'étude des mécanismes neurobiologiques chez l'humain (Passingham 2009). Ils représentent notamment un atout particulier dans le domaine de la perception visuelle dont de nombreuses études ont pu mettre en évidence des homologies dans les mécanismes impliqués dans le traitement des propriétés visuelles. L'ascension de l'imagerie fonctionnelle chez les PNH a facilité la comparaison de la neurobiologie des fonctions cognitives chez l'humain et le singe macaque, qui reste à ce jour le modèle animal le plus étudié pour les fonctions cérébrales supérieures (Orban, Van Essen, et Vanduffel 2004). Pour ce faire, il est

nécessaire de mettre en œuvre des procédures de sortie et d'entraînement des animaux. L'un des prérequis essentiel est également la pose d'un implant de fixation apposé sur le crâne de l'animal afin de maintenir sa tête fixe lors des enregistrements. La pose de l'implant est réalisée dès lors que l'animal atteint un âge suffisant pour considérer la fermeture complète des sutures osseuses du crâne (environ 5ans). Ces chirurgies sont réalisées au sein du laboratoire (pour détail ([Cottureau et al. 2017](#))) et une vérification de la zone d'implantation se fait de manière quotidienne afin de prévenir les risques d'infection. La sortie des animaux en chaise primate pourra se faire selon deux méthodes : (1) l'animal sort de lui-même sur la base du volontariat (2) l'animal va être guidé à l'aide d'une cane qui lui aura préalablement été présentée de nombreuses fois afin de ne pas générer de stress lors de la contention. Le choix de la méthode va dépendre de l'animal dont il ne faut pas négliger le caractère individuel propre à sa personnalité. Avec la collaboration de l'équipe de zootechnie, nous avons par ailleurs démarré la mise en place d'entraînements basés sur le « *clicker training* » chez deux nouveaux singes. Ces entraînements sont encore en cours mais nous espérons à terme favoriser les sorties volontaires des animaux et réduire toutes formes de tensions liées à la sortie en chaise primate.

Une fois l'animal installé dans la chaise, une pesée est réalisée ce qui permet un suivi quotidien du poids de l'animal. Ce suivi est essentiel puisque nous travaillons dans le cadre de contrôle hydrique, c'est-à-dire que l'animal n'a pas accès à l'eau avant les expériences. Une limite de 5% de perte de poids totale maximum est mise en place afin de prévenir tout risque potentiel pour sa santé. Le cas échéant, un arrêt des expérimentations est imposé jusqu'à la reprise complète de poids de l'animal. Ces contrôles hydriques sont pratiqués de sorte à ce que l'eau serve de récompense à l'animal. Il existe des alternatives à l'eau (jus de fruit, smoothie, compote diluée) comme éléments de récompense (voir ([Prescott et al. 2010](#))). Néanmoins, les éléments épais tel que la compote engendrent des artéfacts liés à la mastication lors des enregistrements IRMf et les jus ne semblent pas apporter de plus value à la motivation de nos animaux alors qu'ils peuvent engendrer un apport de sucre excessif non bénéfique pour leurs santés sur le long terme. C'est pourquoi le choix du contrôle hydrique est maintenu.

Ce contrôle va tout d'abord être mis en place plusieurs jours avant les expérimentations afin de diminuer progressivement la quantité d'eau de l'animal et limiter sa frustration. Le jour J, l'animal ne recevra de l'eau qu'au moment de son travail en poste selon la proportion souhaitée par celui-ci. C'est-à-dire que l'animal est maintenu en poste aussi longtemps qu'il continuera de boire, atteignant ainsi la quantité qu'il lui sied. Pour recevoir cette eau, l'animal va être

entraîné progressivement à fixer une croix au centre d'un écran positionné face à lui (voir Figure 20). Tant qu'il maintient sa fixation visuelle, il reçoit de l'eau dont le débit sera modulé en fonction de ses capacités mais dès lors qu'il rompt la fixation, la récompense est stoppée. Ce débit va donc être volontairement élevé pour les premiers entraînements et sera diminué de manière progressive afin d'augmenter la capacité de l'animal à maintenir sa fixation sur des périodes plus longues. Une quantité minimale d'eau doit être délivrée à l'animal quotidiennement. Si cette quantité n'est pas atteinte en poste d'entraînement, l'animal sera complété en eau à son retour dans l'animalerie. Des récompenses alimentaires lui sont également délivrées afin de gratifier son travail et de maintenir un rapport positif avec les expérimentateurs. L'entraînement des animaux à la fixation oculaire est réalisé dans un poste dédié préalablement aux enregistrements IRM. Dans ce poste, ils sont habitués au bruit de l'IRM qui est ajouté au sein des expériences mais aussi à la contention du plot de tête de manière progressive ainsi qu'à la fixation de celui-ci sur la chaise. Concernant la fixation oculaire, un système d'eye-tracker permet de mesurer en continue la position de l'œil de l'animal sur l'écran au sein d'une région d'intérêt définie par l'expérimentateur et de calculer ainsi un taux de fixation pour chacune des séries qu'il effectue. Ce taux de fixation est un critère important puisque nous imposons un minimum de 85% de fixation lors des enregistrements en IRMf pour valider l'analyse d'un enregistrement. Dans le cas contraire, la série est exclue de l'analyse. Puisque nous mesurons des réponses à des stimuli visuels dans des aires organisées rétinotopiquement, il est essentiel de contrôler finement la fixation visuelle. Autrement, les stimuli pourraient partiellement ou complètement être présentés en dehors des champs récepteurs des neurones des aires visuelles pertinentes à leurs traitements.

Lorsque la phase d'entraînement des animaux est achevée, c'est-à-dire qu'ils atteignent des taux de fixation suffisants, nous passons aux enregistrements en IRMf. Les conditions d'enregistrement ne diffèrent pas de celles du poste d'entraînement à quelques détails près. L'animal, placé en chaise va se voir apposé une antenne (bobines dédiées à l'animal) accolée à son crâne avant de fixer l'ensemble par le biais de l'implant de tête (plot de fixation). Un système d'eye-tracker conçu spécialement pour notre dispositif va être fixé sur la chaise. Il se compose d'une vitre transparente laissant passer l'ensemble du spectre visible mais qui réfléchit les ondes infra-rouges envoyées par une caméra positionnée au-dessus de celle-ci. Cela permet de mesurer les propriétés de la pupille de l'animal à partir du signal réfléchi et d'estimer sa fixation oculaire. L'animal est placé dans le tube de l'IRM et le système de récompense va être relié à l'extérieur de la salle afin de délivrer l'eau lors des enregistrements (voir Figure 20). La

durée des sessions varie en fonction de la volonté de l'animal. Des paramètres précis d'enregistrement sont appliqués pour chaque session et seront développés dans une prochaine section (voir page 84).

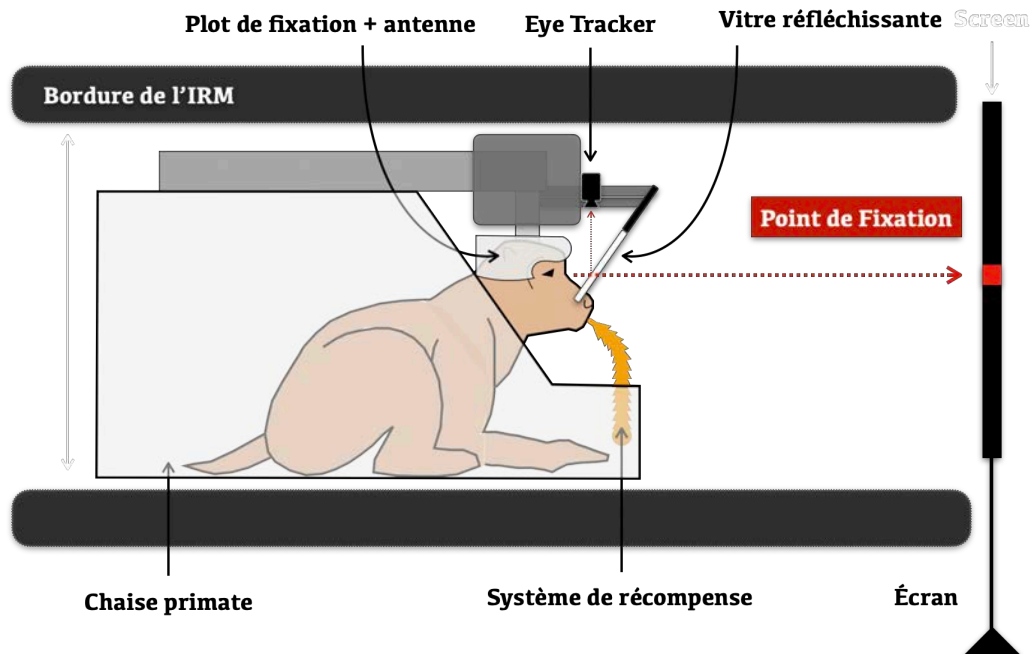


Figure 20 - Illustration du dispositif d'enregistrement IRMf chez le primate non-humain. L'animal est placé en contention dans une chaise en position de sphinx. Une antenne dédiée et un système d'eye-tracker sont positionnés et l'ensemble est fixé sur les éléments de la chaise. Le système de récompense va permettre de délivrer de l'eau tout au long de l'expérience. Un écran projetant les stimuli visuels est positionné face à l'animal, à la distance souhaitée, sur lequel une croix de fixation est placée au centre. Le système d'eye-tracker va mesurer la direction du regard de l'animal et permettre l'ajustement de la récompense en fonction de ses performances.

Bases physiques et physiologiques en IRMf

1. Imagerie par résonance magnétique

L'imagerie par résonance magnétique (IRM) repose sur les propriétés magnétiques de particules chargées positivement présentes dans le noyau d'un atome appelées protons (Hendee et Morgan 1984). En effet, lorsqu'ils sont exposés à un champ magnétique externe, certains protons s'alignent spontanément avec la direction du champ de manière rotative, créant de ce fait, un minuscule champ magnétique à leur surface. Le noyau soumis à un champ magnétique B_0 peut-être représenté par un vecteur de moment magnétique μ avec une direction et une intensité (Figure 21-A). Ce moment magnétique tourne autour d'un axe dirigé (mouvement de précession) suivant la direction du champs appliqué B_0 . La somme des champs magnétiques résultante créé par tous les spins appelée *vecteur de magnétisation* $M = \sum \mu_i$ (considéré comme

nulle) s'aligne de manière non cohérente soit avec la direction du champ, soit avec la direction opposée : on parle d'aimantation macroscopique.

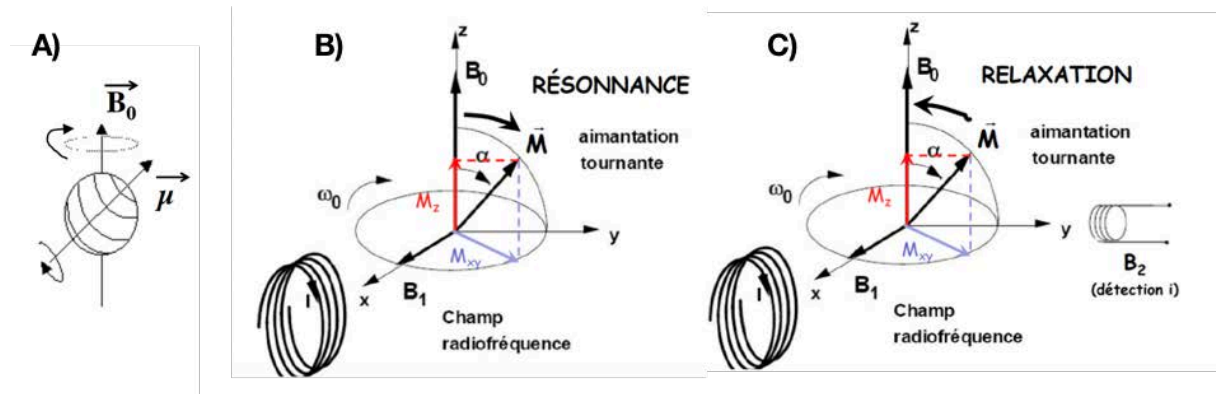


Figure 21 - Représentations schématiques des différentes propriétés magnétiques d'un atome. (A) Mouvement de précession du moment magnétique μ de *spin* autour de l'axe de B_0 agissant comme une toupie autour d'un axe vertical. **(B)** Phénomène de résonance des atomes au cours duquel les moments magnétiques subissent l'action de la résultante $B_0 + B_1$ qui a pour effet de déplacer M dans le plan de B_1 (bascule à 90°). **(C)** Phénomène de relaxation au cours duquel l'arrêt du champ B_2 va plonger le système dans un état de déséquilibre. L'aimantation M va alors retrouver sa position initiale tout en émettant des ondes électromagnétiques qui traduisent le signal IRM.

En plus du champ magnétique statique B_0 , il faut ajouter un champ B_1 perpendiculaire à B_0 , composé d'impulsions de radiofréquence (RF) à travers des bobines électromagnétiques tournant à une fréquence spécifique (fréquence de Larmor) pour générer un phénomène de résonance magnétique (Figure 21-B). C'est-à-dire que certains atomes, comme les atomes d'hydrogène ($1H$) vont absorber ces impulsions RF via leurs protons, modifiant leur phase de spin (excitation). Le vecteur de magnétisation M , alors précession autour de l'axe Oz , va tendre à basculer dans le plan xOy . Lors de l'arrêt des impulsions RF, le système qui se trouve dans un état excité va retourner à son état fondamental d'équilibre. Pour cela les protons des atomes d'hydrogène vont libérer l'énergie accumulée sous forme d'ondes radio à la même fréquence de Larmor et revenir à l'alignement initial créé par le champ magnétique B_0 . Ce phénomène de désexcitation, ou déphasage, est appelé relaxation (Figure 21-C). Le signal RF émis pourra alors être détecté par des bobines réceptrices et enregistré sous la forme d'un courant changeant qui constitue le signal de résonance magnétique (Slichter 1978).

Les modifications de ce signal de relaxation vont être définis selon deux composantes appelées relaxation longitudinale (spin-milieu) ou transversale (spin-spin). Chacune de ces composantes vont être distinguées selon une constante de temps T_1 et T_2 qui seront caractéristiques pour chaque tissu et serviront de source de contraste. La constante T_1 va donner les temps de

repousse de M , c'est à dire le temps nécessaire au système pour revenir à son état initial donné par la relaxation longitudinale (retour de M le long de l'axe Oz). La constante T_2 va quant à elle donner le temps de décroissance de M (déphasage d'origine tissulaire) donné par la relaxation transversale qui représente la perte de cohérence de phase des spins (la manière dont M revient le long de l'axe z). Cette perte de cohérence provient des interactions entre dipôle magnétique de spin voisin entraînant une fluctuation dans les fréquences de résonances des spins individuels. À cela viennent s'ajouter des inhomogénéités locales dans le champ magnétique qui vont jouer un rôle dans la décroissance de l'aimantation transversale. Cet effet additif également appelé susceptibilité magnétique est décrit par la constante de temps T_2^* . C'est-à-dire que si l'on admet T_2 comme le temps caractéristique du déphasage d'origine tissulaire, il existe également un temps T_2' équivalent d'origine instrumentale qu'il faudra prendre en compte pour obtenir le temps effectif de déphasage T_2^* selon la formule suivante :

$$\frac{1}{T_2^*} = \frac{1}{T_2} + \frac{1}{T_2'}$$

Il existe une méthode pour éliminer temporairement le déphasage d'origine instrumental et retrouver le déphasage d'origine tissulaire pour le rendre mesurable appelée écho-spin ([Chavhan et al. 2009](#)). Puisque l'instrumentation n'étant pas parfaite, un point du volume intérieur peut être soumis à un champ B_0 un peu plus élevé que sa valeur nominale et les protons qui s'y trouvent tourneront systématiquement plus vite que leurs voisins. Ainsi, lors de la bascule à 90° , les protons qui tournent plus vite vont prendre une certaine « avance » sur ceux qui tournent plus lentement. À un moment choisi, on envoie une impulsion 180° qui a pour effet de faire pivoter tous les moments magnétiques d'un demi-tour autour d'un axe du plan (xOy). Ainsi, si l'on se place selon l'axe z , les protons plus rapides vont finir par rattraper ceux qui sont plus lents et de ce fait, ils vont à nouveau se retrouver en phase avec eux. Durant cet instant précis, les déphasages systémiques ont été artificiellement gommés. Au cours des acquisitions, le signal de résonance magnétique (RM) brut est codé dans un espace k qui contient des informations de fréquence spatiale pour tous les emplacements de l'objet imagé. En parallèle, l'intervalle entre une impulsion RF et l'acquisition de données dans l'espace k sera noté comme le temps d'écho (TE). Pour reconstruire des images cérébrales, une transformée de Fourier inverse est appliquée sur l'espace k . Dans une séquence d'imagerie écho-spin, une ligne de données d'imagerie (une ligne dans l'espace k) est acquise au cours d'un TR. Bien que cette technique offre une haute résolution spatiale, l'acquisition d'une image nécessite plusieurs répétitions de la même séquence d'impulsions pour obtenir une image tridimensionnelle du

cerveau entier, ce qui la rend assez lente. L'imagerie écho-planaire (EPI) est une approche complémentaire permettant de former une image complète à partir d'un seul échantillon de données, ce qui rend son efficacité particulièrement intéressante puisque moins sensible aux artefacts de mouvement bien que cela se fasse au détriment d'une haute résolution spatiale (Gatehouse et Bydder 2003). Cette approche est basée sur des séquences d'écho de gradient (*Gradient Echo* ; GE) et se trouve sensible au contraste pondéré en T2*. Le principe étant qu'après l'envoi d'une seule impulsion RF, un gradient spatial de déphasage est appliqué permettant l'acquisition continue du signal sous la forme d'un train d'échos de gradient qui modifiera très rapidement la phase de spin. Chaque oscillation va alors correspondre à une ligne de données d'imagerie et s'accompagner d'un gradient de fréquence rapidement alterné qui va remplir l'espace k en zigzag, nécessitant le réalignement des images une fois l'acquisition effectuée (Slichter 1996). Néanmoins, cette approche reste très sensible aux inhomogénéités de champ qui peuvent entraîner une perte de signal ou des distorsions d'image (Weiskopf et al. 2006). Ainsi, des étapes prétraitement spécifiques sont nécessaires.

En résumé, une séquence IRM va se composer d'une succession d'impulsions envoyées par les différentes bobines selon un ordre et un intervalle précis qui vont permettre l'acquisition des différents contrastes amenant notamment à la capture du signal BOLD.

2. Nature du signal BOLD

L'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) est une classe de méthodes d'imagerie qui s'appuie sur les changements locaux du métabolisme cérébrale (Pike 2012). En effet, le fonctionnement normal du cerveau humain repose sur des ajustements continus de l'hémodynamique globale pour répondre à des besoins énergétiques locaux. Ces changements métaboliques se font alors le reflet des changements d'états cognitifs induits dans l'engagement d'une tâche. Depuis sa création il y a maintenant près de 30 ans, l'IRMf a pris une place majeure au sein des neurosciences cognitives en raison de son caractère non invasif, de son excellent contraste des tissus (haute résolution spatiale) mou et de ses multiples lectures. Sa large disponibilité (de par sa présence pour les aspects cliniques) ainsi que son coût relativement faible ont également joué sur sa popularité.

Dans les années 1890, certains chercheurs ont évoqué l'existence possible d'un lien spatiale entre activité neuronale et perfusion cérébrale (Roy et Sherrington 1890). Ils suggèrent alors que des modifications de l'activité neuronale vont engendrer une petite augmentation locale du

métabolisme cérébrale et de la consommation d'oxygène qui va se succéder par une augmentation très rapide de la perfusion cérébrale locale. Ce phénomène va être responsable d'une élévation de l'apport en oxyhémoglobine qui dépasse la consommation d'oxygène. En conséquence, on observe une hyper oxygénation sanguine dans le lit capillaire de la zone concernée. L'IRMf va exploiter ce couplage neuro-vasculaire pour cartographier les régions du cerveau en s'appuyant sur les propriétés magnétiques de la désoxyhémoglobine endogène dont la concentration va être localement modulée au cours de l'activité neuronale. Compte tenu de leurs propriétés magnétiques, les molécules de désoxyhémoglobine modifient le spin des noyaux d'hydrogène proches qui sont présents dans les molécules d'eau en diffusion, entraînant ainsi une intensité réduite du signal RM. Lorsque la désoxyhémoglobine est remplacée par l'oxyhémoglobine, cela se traduit par une augmentation locale du signal RM (Figure 22-A). Ce sont ces différences de signal basées sur l'effet dépendant du niveau d'oxygénation du sang (*Blood Oxygen Level Dependent* ; BOLD) que l'on va pouvoir détecter en IRMf. Pour capturer ces différences, la plupart des protocoles intègrent une alternance entre période de repos et période d'activation : on parle de paradigme en bloc (Figure 22-B). Cette période de repos va servir de référence de l'activité basale en intégrant des fluctuations liées au bruit instrumental et aux bruits physiologiques (respiration, pulsations, mouvement, activité cérébrale basale). Il est alors possible d'observer l'augmentation progressive du signal localisé dans la zone stimulée par rapport à cette ligne de base préétablie, ce que l'on qualifie de contraste.

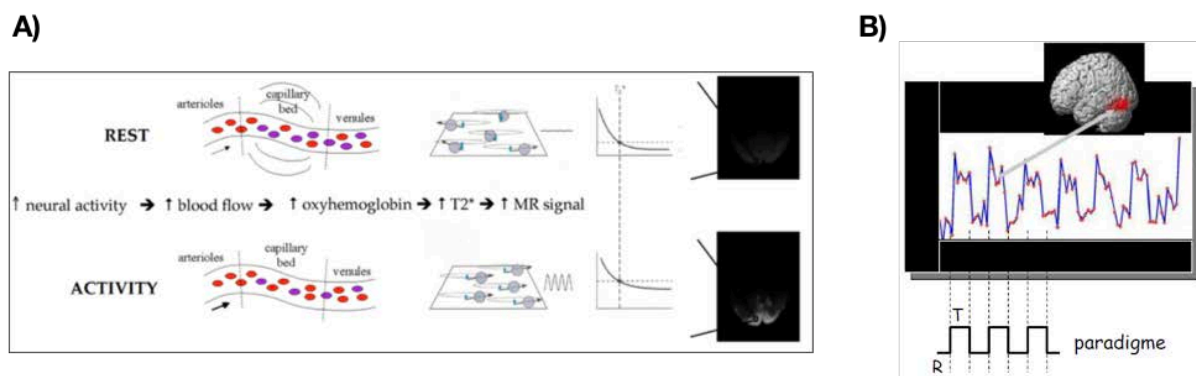


Figure 22 - Nature du signal BOLD et paradigme adapté. (A) L'augmentation de l'activité neuronale va générer une augmentation du flux sanguin chargé en oxyhémoglobine. Cette augmentation va alors générer une augmentation du signal T2* et de ce fait, une augmentation du signal IRM enregistré. (B) Paradigme expérimental en bloc dans lequel s'effectue une alternance de période de stimulation (T) et de période de repos (R) permettant la capture de l'activité basale en intégrant des fluctuations liées au bruit instrumental et aux bruits physiologiques.

Un certain nombre de techniques et de paramètres d'imagerie différents peuvent être utilisés en IRMf et vont dépendre des exigences spécifiques à chaque expérience. Malgré ses nombreux atouts, l'IRMf ne s'exempte pas de certaines limites. Comme évoqué précédemment, sa forte résolution spatiale rend cette approche sensible à de nombreux artefacts (Diedrichsen et Shadmehr 2005). L'analyse de données étant basée sur des images acquises de manière séquentielle, ces acquisitions incluent également des artefacts liés à des mouvements volontaires ou involontaires du sujet. Selon le moment où ces mouvements interviennent, on va distinguer ceux qui surviennent au cours de l'acquisition d'une image et qui vont générer une augmentation de « bruit » dans le signal, de ceux qui apparaissent entre deux acquisitions d'image et qui vont engendrer un décalage des images. Les acquisitions en IRMf intègrent également du « bruit » physiologique tout au long des enregistrements qui va se traduire par des fluctuations spontanées du signal liées aux mouvements respiratoires ainsi qu'aux variations du flux sanguin et de liquide céphalorachidien. L'ensemble de ces artefacts peut néanmoins être corrigé, dans une certaine mesure, lors du prétraitement des images qui sera évoqué dans une section suivante (voir page 85). Il existe d'autres difficultés inhérentes à la physiologie humaine tel que l'effet des vaisseaux macroscopiques ou l'effet d'entrée de coupe qui engendrent certaines limitations dans l'approche en IRMf. La technique d'IRM à grande vitesse (l'imagerie écho-planaire ; EPI) demeure actuellement la méthode d'acquisition idéale pour l'étude de la neuro-cognition car elle permet d'enregistrer une image à très forte résolution spatiale avec une résolution temporelle correcte (1.5s à quelques secondes pour l'acquisition d'un volume entier).

Les enregistrements IRMf sont utiles pour évaluer les changements dans l'activité globale de régions spécifiques du cerveau, non seulement chez les adultes, mais aussi chez les enfants et nourrissons en développement (Graham et al. 2015; Ellis et al. 2020) ou encore chez les personnes âgées saines ou souffrant de certaines pathologies (Johnson et al. 2000; Guidotti Breting, Tuminello, et Duke Han 2011; Chen 2019). Cette approche a permis d'améliorer notre compréhension des liens qui existent entre activité cérébrale et comportement. Son perfectionnement permet désormais de la coupler avec d'autres approches (TMS-IRMf) (Ruff, Driver, et Bestmann 2009) ou de combiner les données acquises avec diverses techniques d'acquisition afin d'étudier la fonction cérébrale sous différents angles (EEG-IRMf ; MEG-IRMf) (Bin He et Zhongming Liu 2008). Cela a permis d'inclure une large palette de domaines scientifiques comme les sciences sociales en plus des fondamentaux, intéressés par la neurophysiologie, la biologie cellulaire et la génétique des signaux d'imagerie (Raichle 2009).

Mais cette approche n'est pas réservée à l'humain exclusivement puisque la découverte du contraste BOLD a notamment été révélé chez le rongeurs (S. Ogawa et al. 1990a; Seiji Ogawa et Lee 1990b). De nos jours, le large éventail d'animaux de laboratoire disponibles pour la recherche offre des opportunités uniques d'étudier les tendances évolutives des réseaux neuronaux. On retrouve notamment l'utilisation du modèle rongeur dans près de 55% des études en IRMf employant le modèle animal, ainsi que les PNH pour 23% des cas et les mammifères domestiques représentant 9 % (Mandino et al. 2020). De plus, l'IRMf offre d'excellentes opportunités de comparer l'évolution anatomique et fonctionnelle d'une variété de systèmes cognitifs au sein d'espèces partageant un ancêtre commun (Van Essen, Donahue, et Glasser 2018). On a vu ainsi émerger un nombre grandissant d'études comparatives entre le primate humain et non-humain (pour revue (Orban, Van Essen, et Vanduffel 2004; Friedrich et al. 2021)). À bien des égards, les PNH et tout particulièrement les macaques nous sont proches et constituent un modèle de choix pour l'étude et la compréhension des mécanismes neuronaux humain. L'approche en IRMf a permis de mettre en avant un certain nombre d'homologies anatomiques et fonctionnelles entre nos deux espèces, notamment dans le domaine de la vision (Van Essen et al. 2001). Elle constitue de nos jours une étape clé dans la validation de modèle PNH pour l'étude de mécanismes neuronaux humain spécifiques et la poursuite de leurs compréhensions à travers des approches plus invasives (enregistrements unitaires) chez ce modèle.

IRMf chez le primate non-humain

1. Introduction

Comme évoqué précédemment, l'un des intérêts majeurs de l'IRMf chez le PNH est de pouvoir réaliser des études comparatives avec l'humain et, de ce fait, d'établir des homologies mais aussi des différences entre les deux espèces. Ceci permettant à la fois l'étude des aspects évolutifs des cortex cérébraux mais également, dans le cas d'homologies avérées, l'étude plus approfondie des mécanismes neuronaux sous-jacent par des enregistrements au niveau unitaire chez le PNH. Le choix du macaque s'est en effet imposé depuis de nombreuses décennies de par ses similarités importantes notamment dans le domaine de la perception visuel. Si jusqu'alors les approches invasives ont fait du macaque le primate non-humain le plus étudié dont le cerveau s'est vu largement cartographié, le cortex visuel humain demeurerait encore inconnu tant d'un point de vue anatomique que fonctionnelle. L'émergence de la

neuroimagerie, en particulier fonctionnelle, a depuis rendu accessible l'étude du cortex visuel humain. Cependant, cette approche ne reflète qu'indirectement l'activité neuronale et a une résolution spatio-temporelle limitée. La question de savoir comment les signaux IRM reflètent les sélectivités neuronales au sein de la population échantillonnée reste ouverte. L'IRMf chez le singe en particulier chez l'animal vigilant, devrait accélérer les progrès sur ce point puisque ce modèle permet de comparer des signaux d'IRMf et des propriétés unicellulaires de neurones telle que la sélectivité ou l'adaptation chez un même individu. De plus, la neuroanatomie fonctionnelle basée sur l'IRMf (localisation des propriétés fonctionnelles dans le cerveau) est directement comparable chez l'humain et le singe.

Néanmoins, mener à bien une étude comparative en utilisant des protocoles d'IRMf similaires n'est pas si simple. Bien que les cerveaux des macaques et des humains soient très proches, les cerveaux des macaques sont beaucoup plus petits, ce qui rend plus difficile l'obtention d'une bonne résolution spatiale avec un rapport signal à bruit (*signal noise ratio* ; SNR) correct. C'est pourquoi, différentes stratégies ont été développées afin d'augmenter la sensibilité fonctionnelle. Parmi ces stratégies, on retrouve l'utilisation de scanners à haut champs développés spécifiquement pour les macaques (Logothetis et al., 1999), la conception de bobines dédiées aux macaques ou encore, l'utilisation d'un agent de contraste à base de fer appelé MION (monocristallin de nanoparticule d'oxyde de fer) (Vanduffel et al., 2002). Bien que cette dernière approche soit des plus répandues et qu'elle possède de nombreux atouts (améliore le SNR, utilité pour les IRM à bas champs), elle inclut également de nombreux inconvénients (injection intraveineuse délicate, accumulation de fer dans l'organisme, temps de demi-vie difficilement contrôlable, correspondance entre BOLD et MION). En outre, compte tenu de la conception particulière de bobines dédiées à l'animal (RapidBiomed®) que notre équipe a développée (Cottureau et al. 2017), l'injection de MION n'est plus nécessaire à l'acquisition d'enregistrement IRMf pour nos études. Cependant, bien que ce système présente des avantages conséquents sur la facilitation des études en IRMf chez le macaque, il englobe tout de même un bruit inhérent aux données auxquelles il est essentiel d'appliquer un certain nombre de traitement et de modélisation qui seront développées au cours de ce chapitre (voir page 85).

2. Modèles anatomiques et fonctionnels

Dans le cadre des sessions en l'IRMf chez l'animal vigile, nos enregistrements sont effectués à l'aide d'un scanner IRM clinique à 3 Teslas (Philips Achieva). Nous disposons également d'une bobine multi-élément à 8 canaux, personnalisés, dédié à l'animal (RapidBiomed®). Ce système a été spécialement conçu pour s'adapter à la forme de la tête du macaque tout en préservant son champ de vision. Il est formé d'une bobine faisant le tour de l'implant de tête et de 7 autres qui se répartissent le long de la circonférence de la tête du singe. Les bobines et l'électronique ont été fixées dans un boîtier en polymère durable compatible IRM, avec une ouverture sur le dessus pour permettre d'ajuster le positionnement du système sur le crâne de l'animal en tenant compte de l'implant de tête.

Pour chacun des animaux utilisés dans ce projet, des modèles structurels et fonctionnels individuels ont été préalablement estimés à partir d'une session d'enregistrement particulière acquise sous une légère anesthésie (Zoletil 100 : 10 mg/kg et Domitor : 0,04 mg/kg). Pendant la session, les animaux étaient placés dans la position similaire où ils seraient pendant les sessions d'enregistrement fonctionnel, à savoir, en position de sphinx et la tête fixée à la chaise primate. Les constantes des animaux ont pu être contrôlées et suivies pendant toute la durée de la session (environ 1 h) grâce à un oxymètre IRM compatible. Au cours de ces sessions, des enregistrements de quatre volumes anatomiques pondérés en T1 à haute résolution (MPRAGE ; temps de répétition, TR = 10,3 ms ; temps d'écho, TE = 4,6 ms, angle de bascule = 8° ; FOV : 155x155 mm ; taille de la matrice : 312x192 mm ; voxel taille = 0,5 x 0,5 x 0,5 mm ; 192 coupes sagittales acquises dans un ordre entrelacé) ainsi que 300 volumes fonctionnels (EPI en écho de gradient ; TR = 2 000 ms, TE = 30 ms, angle de bascule = 75°, facteur SENSE = 1,6 ; FOV : 100x100 mm ; taille de la matrice : 68x64 mm ; taille du voxel = 1,25 × 1,25 × 1,5 mm, 32 coupes axiales acquises dans un ordre entrelacé avec une épaisseur de 1,5 mm et sans intervalle) ont été réalisés.

Pour construire ces modèles, les images ont tout d'abord été réalignées sur le premier volume acquis afin de prendre en compte les mouvements entre les acquisitions. Ensuite, ces images réalignées ont été réorientées vers l'espace 112-RM pour permettre un co-enregistrement approprié avec ce modèle. L'image moyenne obtenue à l'étape précédente a pu être segmentée pour générer des fichiers contenant uniquement de la matière grise, de la matière blanche ou du liquide céphalo-rachidien. Cette étape de segmentation est essentielle pour une bonne

reconstruction de surface. L'image est ensuite ré-échantillonnée en voxels de taille 1x1x1mm et recadrée. Puis, une vérification de cette image est réalisée à l'aide du logiciel MRIcron afin de pouvoir modifier manuellement les erreurs éventuelles de la segmentation automatique. Enfin, cette image est normalisée et ré-échantillonnée en voxels (0,5x0,5x0,5 mm) pour créer un masque d'image T1. La même procédure a été appliquée pour créer un modèle EPI.

À partir des modèles T1, il est possible de reconstruire des surfaces corticales individuelles qui permettent la visualisation des données dans de multiples configurations et offrent un accès aux coordonnées basées sur la surface qui sont avantageuses par rapport aux coordonnées stéréotaxiques conventionnelles car elles respectent la topologie de la surface corticale (Drury et al. 1996; Sereno et al. 1996). Parmi ces avantages, on retrouve (1) la visualisation de la surface corticale dans de multiples configurations, y compris des cartes lissées et aplaties, (2) l'affichage d'un nombre quelconque de schémas de partitionnement et de quantités illimitées de données complexes dans un format pratique et accessible électroniquement, (3) la représentation de différents types d'incertitude spatiale associés à des données expérimentales réelles, (4) la compensation la variabilité individuelle et, (5) la possibilité d'émettre des comparaisons interspécifiques objectives de l'organisation corticale (Van Essen et al. 1998; Van Essen et al. 2001; Van Essen 2002). De manière générale, cette approche permet des analyses plus fines des points communs ainsi que des différences individuelles dans l'organisation fonctionnelle du cortex cérébral des primates. Cette reconstruction surfacique est basée sur l'algorithme SureFit (*Surface Reconstruction by Filtering and Intensity Transformations*) fourni dans le logiciel CARET et permet de générer rapidement des reconstructions de surface précises du cortex cérébral à partir de données d'IRM structurelles (Drury, Van Essen, et Anderson 2000). Ces surfaces peuvent alors servir à la visualisation des données préalablement analysées dans le volume mais permettent également d'analyser plus directement les données brutes dans la surface.

Traitement des données en IRMf

1. Prétraitement des données

Le prétraitement consiste en une série de transformations de données (conditionnement des données) dont l'objectif est de réduire les sources de bruit afin d'accroître la sensibilité de l'analyse, soit le rapport signal à bruit (*signal noise ratio* ; SRN), et d'assurer la validité du

modèle statistique. Chez le PNH, ce prétraitement est d'autant plus important dans le cadre d'acquisition chez l'animal vigile puisque ses mouvements vont survenir de manière brusque. De par l'utilisation du contrôle hydrique, la délivrance de la récompense va également être source d'artefacts liés à la consommation d'eau (mouvement de la mâchoire). Cela va nécessairement générer des artefacts et dégrader de façon plus ou moins importante la qualité des images enregistrées. Ceci étant d'autant plus vrai dans le contexte où nous utilisons de l'imagerie à haut champs (3T). Il est donc essentiel d'appliquer un certain nombre d'étapes de traitement aux données brutes afin d'améliorer la qualité du signal enregistré. Chez le PNH, le prétraitement des données va se composer des étapes suivantes :

- **Réalignement et correction de la synchronisation des coupes** (*slice timing correction*) : pour prendre en compte l'ordre d'acquisition des tranches, car cela se fait souvent de manière entrelacée
- **Co-enregistrement avec le modèle EPI** : pour aligner toutes les images sur le modèle EPI du sujet
- **Normalisation avec les T1 et lissage spatial** : Pour réaligner les images fonctionnelles sur un scan anatomique. Un lissage peut alors être appliqué à l'aide d'un noyau gaussien spatial (ici avec une FWHM de 2 mm³) afin d'augmenter le SNR

Néanmoins, étant donné la nature des mouvements spécifiques au cadre des enregistrements chez l'animal vigile (mouvement de mâchoire et mouvement brusque du corps) la transformation rigide habituelle effectuée sur les données humaines ne peut pas être appliquée. Pour éliminer le bruit, une solution est alors d'effectuer une analyse en composantes principales (ACP) sur des voxels non cérébraux (comme les muscles ou les yeux) qui reflètent principalement les artefacts causés par le mouvement des animaux. Les signaux en provenance de ceux-ci devraient en effet être indépendants du design expérimental. Pour chaque enregistrement, il suffit alors d'utiliser les composantes principales nécessaires pour expliquer 80 % de la variance de ces voxels comme des régresseurs de non-intérêt dans le modèle statistique (pour détail voir [\(Vanduffel et Farivar 2014\)](#)). Néanmoins, l'entraînement quotidien des animaux reste une condition préalable à une acquisition correcte de l'IRMf puisque les stratégies de correction du mouvement échoueront si l'animal effectue trop de mouvement au cours des enregistrements.

Il est également important de prendre en compte l'optimisation de la fonction de réponse hémodynamique individuelle (*Hemodynamic Response Function* ; HRF) afin d'augmenter le

SNR et de minimiser les erreurs résiduelles. L'idée générale étant d'intégrer le retard de la réponse BOLD en le convoluant au design expérimental pour estimer dans quelle mesure la variance dans le temps d'un voxel est expliquée par les prédictions du modèle. Cette HRF individuelle a pu être préalablement calculé au sein de notre équipe grâce à de précédents collaborateurs (pour détails voir (Héjja-Brichard 2020a)). Les paramètres estimés sont présentés dans le tableau suivant (voir le Tableau 1 ci-dessous).

<i>Subject</i>	α_1	α_2	β_1	β_2	c
<i>M01</i>	2.8572	29.9973	0.9267	2.6957	10.0000
<i>M02</i>	4.7199	24.8772	1.2660	1.3247	6.3917

Tableau 1 - Valeurs des paramètres de la HRF pour chaque individu. La HRF a été dérivée en réponse à un stimulus de 2s, qui correspond au taux d'échantillonnage IRMf utilisé dans notre configuration expérimentale. Le HRF a été paramétrée comme la différence entre deux fonctions gamma. Dans ses paramètres, α_1 représente le délai de réponse par rapport au début, α_2 le délai de sous-dépassement, β_1 la dispersion de réponse, β_2 la dispersion de sous-dépassement, et c le rapport de réponse à sous-dépassement.

2. Analyses par GLM

Dans un protocole d'IRMf, l'idée générale est d'évaluer la correspondance entre les changements du signal BOLD et le design expérimental. C'est-à-dire que l'on va chercher à déterminer si les variations d'intensité d'un voxel à travers des séries temporelles sont corrélées avec le design expérimental convolué avec la HRF. Cela permettant alors d'estimer l'effet des conditions présentées sur la réponse hémodynamique.

Pour cela, nous effectuons des analyses statistiques pour chaque voxel séparément de manière indépendante, qui sont calculées en ajustant un modèle linéaire général (*general linear model* ; GLM) au signal BOLD. Ce type d'analyse appliquée aux données d'IRMf est connue sous le nom d'analyse univariée (*voxel-wise*) et consiste à tester statistiquement la contribution relative de chaque régresseurs (valeurs β) aux données observées au sein d'un voxel donné. Dans ce modèle, des régresseurs principaux sont définis pour représenter les différentes conditions expérimentales, le plus souvent la condition stimuli, la condition contrôle et la ligne de base (période de repos). L'objectif de ce type d'analyse étant de déterminer si les variations d'intensité d'un voxel à travers des séries temporelles sont corrélées avec le design expérimental

convolué avec le HRF. C'est-à-dire que l'on va chercher à faire correspondre les changements du signal BOLD avec le design expérimental afin d'estimer l'effet des conditions sur la réponse hémodynamique. Pour cela, nous utilisons une formule de régression basée sur des prédictions liées au design de l'expérience. Cette formule (voir Figure 23) va se composer de différents éléments pour lequel y représente les données acquises dans la série temporelle d'un voxel, x_i représente les différents régresseurs, soit les prédictions, β_i la contribution (pondération) de ces régresseurs aux données y , et ε le bruit résiduel, c'est-à-dire l'erreur dans la mesure.

$$y = X \times \beta + \varepsilon$$

Signal IRM
Design Matrice
Paramètres de régressions
Bruit résiduel

$$\beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_n x_n$$

Figure 23 - Formule employée dans le GLM. Les données (y) sont égales à la somme des différents régresseurs (X ; soit ce que l'on peut expliquer dans les données grâce au design de l'expérience) multipliés par les prédictions (β ; soit les poids accordés à ses régresseurs pour expliquer les données) auxquels on rajoute le bruit résiduel (ε ; soit ce que l'on ne peut expliquer avec les design expérimentale).

Résoudre le GLM revient à trouver les meilleurs paramètres β qui maximisent la variance expliquée tout en minimisant l'erreur résiduelle ε bien que le bruit inhérent à l'acquisition des données ne soit pas si simple à exclure. La signification statistique de la solution GLM peut ensuite être évaluée avec une distribution statistique F ou un test t qui se traduira par une carte paramétrique statistique (Friston et al. 1998). Ces analyses sont effectuées sur les données EPI prétraitées dont les poids des bêtas et les scores t associés peuvent ensuite être projetés sur les volumes individuel des animaux. Il est également possible de les projeter sur les surfaces corticales individuelles ou sur la surface corticale du Template F99 (Van Essen et al. 2001) pour réaliser d'autres types de comparaisons tel que le chevauchement des données individuelles ou des analyses ROIs (*Region Of Interests*) basées sur des atlas. Cette approche par GLM a permis l'analyse des données acquises pour le projet portant sur la perception de la symétrie. Dans ce projet, les données brutes ont été projetées sur les surfaces individuelles et l'analyse par GLM réalisée directement au sein de celles-ci. Les analyses statistiques résultantes seront décrites dans le chapitre suivant (voir Chapitre 4). Néanmoins, il est important de noter que cette méthode n'est pas l'unique façon de procéder à l'analyse des données puisque le design expérimental va moduler le choix de l'approche employée. En effet, comme vous

pourrez le constatez dans le cadre de mon second projet portant sur la perception des visages, le paradigme d'encodage en fréquence favorise l'utilisation d'une analyse fréquentielle dans le domaine de Fourier.

3. Analyses fréquentielles

Dans le cadre de mon second projet de thèse, j'ai cherché à évaluer l'efficacité d'un paradigme particulier de stimulation périodique rapide (*Fast Periodic Stimulation* ; FPS) en IRMf chez le primate non-humain (voir Chapitre 5). Ce type d'approche fréquemment utilisé en EEG a récemment été adapté dans une étude l'IRMf chez l'humain afin de définir des régions cérébrales sélectives pour les visages avec des images naturelles (Gao, Gentile, et Rossion 2018). Nous avons donc collaboré avec cette équipe afin de reproduire cette approche chez le singe et de mener à bien une étude comparative chez le primate humain et non-humain portant sur le traitement des visages et la reconnaissance de l'identité faciale. Cette approche par périodicité du contraste de catégories cibles repose sur l'idée fondamentale que les fréquences d'entrée du stimulus déterminent de manière stricte les fréquences des réponses qui lui sont associées. Ceci permet de récupérer les réponses à plusieurs stimuli présentés simultanément via une analyse spectrale si chacun a une fréquence de stimulation distincte (pour revue (Norcia et al. 2015)).

Ainsi, pour chacune des séries d'enregistrement, nous avons pu définir l'amplitude des réponses sélectives à la catégorie de stimuli cibles. Pour cela nous avons suivi la même procédure que nos collaborateurs (pour détail (Gao, Gentile, et Rossion 2018)) que nous avons appliqué à nos données prétraitées selon les paramètres décrits précédemment (voir aussi dans le Chapitre 5). Nous avons effectué une transformée de Fourier rapide (*Fast Fourier Transformation* ; FFT) pour obtenir le spectre d'amplitude de la série temporelle puis nous avons converti l'amplitude de la fréquence de stimulation des visages (0,111 Hz) en un z-score (McCarthy et al. 1994 ; Puce et al 1995) pour lequel nous avons intégré la moyenne et l'écart type de l'amplitude aux fréquences voisines. Par définition, un z-score donne le niveau basal de signal corrigé par rapport au niveau de bruit mesuré comme l'écart type du bruit, et est donc considéré comme une mesure du SNR de l'activité neuronale sélective aux stimuli cibles. Cela nous a permis d'évaluer l'amplitude de la réponse BOLD à la fréquence de présentation des stimuli cibles (le signal) par rapport au bruit (SNR). Cette procédure est appliquée à chaque voxel indépendamment.

Chapitre 4- Traitement de la symétrie chez le PNH

« *L'esprit n'accueille une idée qu'en lui donnant un corps ; de là les comparaisons.* »

Journal 1997-1892 – **Jules Renards**

Introduction

Comme évoqué précédemment, les trois formes fondamentales de symétrie dans le plan (réflexion, rotation, translation) et leurs combinaisons sont très répandues au sein des scènes naturelles. Cela pourrait avoir exercé une pression évolutive sur les systèmes visuels de plusieurs espèces pour faciliter leur traitement sensoriel de la symétrie et de sa perception. De nombreux animaux, tels que les oiseaux (Delius et Nowak 1982), les poissons (Merry et Morris 2001) ou encore les insectes (Giurfa, Eichmann, et Menzel 1996) sont en effet capables de détecter la symétrie, notamment comme marqueur de qualité phénotypique et/ou génotypique lors du choix d'un partenaire (Møller 1992) ou de la qualité alimentaire (Møller et Eriksson 1995). Comme nous l'avons vu au cours du chapitre 2, la perception de la symétrie dans les plans 2D a été largement documentée chez l'humain par les psychologues gestaltistes (pour revue (Wagemans 1997; Bertamini et al. 2018)) dont les observations ont suggéré que la symétrie contribue aux représentations invariantes des objets (Li et al. 2013), à l'encodage de la régularité et de la structure des scènes visuelles (Liu et al. 2010; Kohler et al. 2016; Kohler et Clarke 2021). La symétrie pourrait également sous-tendre certains aspects de nos jugements esthétiques (Jacobsen et Höfel 2003) comme le démontre son omniprésence dans l'architecture, l'art, l'artisanat dont son apparition se retrace jusqu'au néolithique.

Les mécanismes neuronaux sous-jacents au traitement de la symétrie ont été plus largement étudiés chez l'humain à l'aide de données d'imagerie par IRMf et des potentiels évoqués en EEG (*Event Related Potential* ; ERP). L'accent a été principalement mis sur la symétrie par réflexion dans le plan fronto-parallèle (Sasaki et al. 2005; Van Meel et al. 2019) bien que certaines études aient également exploré la symétrie par rotation et par translation (Makin et al. 2013) ou encore la symétrie par réflexion dans des plans inclinés (Bertamini et Makin 2014; Keefe et al. 2018). Les études IRMf et EEG récentes menées par notre groupe de collaborateur (Kohler et al. 2016; Kohler, Cottureau, et Norcia 2018; Kohler et Clarke 2021) ont utilisé une classe de textures régulières connues sous le nom de groupes de papier peint (*wallpaper*). Dans ces stimuli particuliers, les trois formes fondamentales de symétrie (réflexion, rotation, translation) sont

combinées et répétées de façon à remplir le plan (Fedorov 1891). Ces travaux ont permis de démontrer que le cortex visuel humain porte des représentations très détaillées des différents types de symétrie et de leurs combinaisons. Les symétries présentant une forme de redondance au sein de l'image, les réponses observées pour les groupes de *wallpaper* peuvent refléter une extension du principe de codage efficace (*efficient coding*) des symétries dans les images (Kohler et al. 2016; Kohler et Clarke 2021). Comme nous avons pu le voir précédemment (voir chapitre 2), des mesures en IRMf ont permis de déterminer la localisation de ces opérations dans le cerveau. Ainsi, des réponses sélectives à la symétrie ont été observées dans des aires visuelles extrastriées telles que V3 et V4 ainsi que dans les régions de niveau supérieur des voies dorsale (par exemple, dans l'aire V3A) et ventrale (par exemple, au sein des aires VO1, VO2 ou LOC) (Sasaki et al. 2005; Kohler et al. 2016; Keefe et al. 2018; Van Meel et al. 2019). Bien que ces études aient fourni des informations importantes sur la localisation des représentations des différentes formes de symétrie au sein de la hiérarchie corticale, elles ne sont pas en mesure de qualifier les mécanismes cellulaires sous-jacents impliqués dans le traitement de la symétrie. Dans ce contexte, le macaque pourrait constituer un modèle animal prometteur car il perçoit la symétrie dans les visages d'individus conspécifiques (Waite et Little 2006) et il est établi que l'organisation fonctionnelle de son système visuel est sensiblement similaire à celle de l'humain (Felleman et Van Essen 1991; Orban, Van Essen, et Vanduffel 2004). Pour évaluer les bénéfices que pourrait apporter l'utilisation du modèle macaque pour le traitement de la symétrie chez l'humain, il est important de déterminer d'abord si les aires corticales avec des réponses significatives à la symétrie sont analogues chez ces deux espèces de primates.

À ce jour, une seule étude a exploré le traitement de la symétrie chez l'humain et le singe en utilisant une approche comparative. Dans cette étude, des individus des deux espèces ont été exposés à des motifs de nuages de points aléatoires avec (ou sans) symétrie de réflexion (Sasaki et al. 2005) et les autres formes de symétrie n'ont pas été explorées. L'utilisation de mesures utilisant des conditions expérimentales standards à 3 Teslas ne leur ont pas permis de mettre en évidence des réponses significatives à la symétrie de réflexion chez le macaque. Ce n'est que dans le cadre de l'utilisation d'un agent de contraste ou encore de l'utilisation de mesures en IRMf à haut champ (7 Teslas) que les auteurs ont pu détecter des activations liées à la symétrie chez cette espèce. Ces activations n'ont été observées qu'au sein des aires V4d et V3A, suggérant un réseau cortical beaucoup plus restreint que celui observé chez l'humain en utilisant le même protocole expérimental. Le fait que la symétrie n'ait évoqué que de faibles réponses

corticales chez le macaque a peut-être découragé de nouvelles explorations sur ce modèle, notamment en électrophysiologie. À notre connaissance, il n'y a eu aucune nouvelle étude IRMf sur le traitement de la symétrie dans le cerveau des primates non humains depuis cette unique publication. Ainsi, dans ce projet, j'ai cherché à réexaminer les réponses à la symétrie chez le macaque dans une perspective plus large à partir de deux expériences en IRMf. Pour la première, j'ai travaillé en collaboration avec A.M Norcia et P.J. Kohler afin de reproduire le même protocole expérimentale que celui de leur précédente étude chez l'humain (Kohler et al. 2016) permettant ainsi de faciliter les comparaisons entre les deux espèces de primates. Pour cela, j'ai utilisé différents types de stimuli provenant de groupes de *wallpaper* (Liu et al. 2010) pour déterminer si la quantité de symétrie dans une texture donnée modulait les activations corticales, comme observé chez l'humain (Sasaki et al. 2005; Kohler et al. 2016). Cette expérience incluait des stimuli de symétrie par rotation dont la proportion de symétrie (n ordre de symétrie) était augmentée au sein de différents groupes de stimuli. Puis, pour aller plus loin, j'ai mené une seconde expérience permettant de caractériser les réponses à la symétrie par réflexion afin de comparer les réseaux impliqués dans le traitement de ces différents types de symétrie. Ainsi, l'objectif de ce projet peut s'inscrire dans une vue plus large mettant en œuvre la caractérisation des aires corticales qui traitent différentes formes de symétrie chez le macaque. Des sessions IRMf ont permis d'enregistrer les activations liées aux symétries par rotation (expérience 1) et par réflexion (expérience 2) dans un design en blocs chez deux animaux vigiles (M01 et M02) impliqués dans une tâche de fixation passive. Les résultats obtenus ont mis en évidence un réseau de traitement de la symétrie beaucoup plus vaste que précédemment évoqué (Sasaki et al. 2005) qui semble étroitement lié au réseau établi chez l'humain (Kohler et al. 2016). Ce réseau est comparable au sein des deux études, ce qui suggère qu'il sous-tend un traitement général de la symétrie qu'elle soit basée sur la rotation ou sur la réflexion. Cette étude appelle donc à une réévaluation de la pertinence du modèle macaque pour le traitement de la symétrie chez l'humain et ouvre la porte à une caractérisation des mécanismes neuronaux sous-jacents au niveau unicellulaire, notamment dans l'aire V3.

Matériel et Méthodes

Sujets. Deux macaques rhésus femelles M01 et M02 (âge : 17–18 ans ; poids : 5,30–5,80 kg) ont participé à cette étude. Ce projet a été approuvé par le Ministère de la Recherche (MP/03/34/10/09) et un comité d'éthique local (code CNREEA : C2EA – 14). L'hébergement et tous les protocoles expérimentaux tels que la chirurgie, l'entraînement des animaux et les

enregistrements IRMf (pour détails voir le chapitre 3 ou (Cottureau et al. 2017)) ont été réalisés dans le respect de la législation de l'Union européenne (2010/63/UE) et des directives du ministère de l'agriculture français (décret 2013-118). Comme requis et recommandé pour le bien-être des primates, les deux animaux ont été hébergés ensemble dans un groupe social de 4 individus dans un enclos spacieux et enrichi. Ils ont ainsi pu développer des comportements spécifiques à l'espèce tels que la recherche de nourriture et l'épouillage des congénères.

Stimuli visuels contenant des symétries par rotation ou par réflexion. Les stimuli utilisés ont été définis à partir de travaux mathématiques antérieurs sur la symétrie basée sur des motifs de papier peint (*wallpaper*) (Fedorov 1891; Liu et al. 2010). Ces *wallpaper* sont constitués de motifs 2D répétitifs qui remplissent le plan. Il existe 17 motifs de *wallpaper* uniques, qui couvrent tous les groupes de symétrie planaire. Chaque groupe est construit à partir d'un « réseau d'unité » qui est utilisé pour remplir le plan sans espace. La « région fondamentale » est la plus petite région de répétition dans les motifs de *wallpaper*. Au sein du réseau unitaire, de multiples transformations rigides sont appliquées à la région fondamentale, ce qui donne lieu à des symétries au sein des groupes de *wallpaper*. Chaque groupe de *wallpaper* contient une combinaison distincte des quatre symétries fondamentales : translations, rotations, réflexions et réflexions de glissement (voir (Kohler et al. 2016) pour plus de détails). Dans cette étude, les motifs de *wallpaper* ont été créés au sein d'images carrées remplies de 7x7 unités de 1,7°x1,7°. Ces images carrées ont ensuite été recadrées par une ouverture circulaire (11,9° de diamètre). Afin de caractériser les réponses corticales à différents types de symétrie chez le macaque, nous avons utilisé ici des stimuli avec des symétries de rotation (expérience 1) ou de réflexion (expérience 2). Les stimuli de symétrie par rotation étaient identiques à ceux utilisés dans la précédente étude IRMf chez l'humain de (Kohler et al. 2016) et appartenaient à quatre groupes de *wallpaper* différents : P2, P3, P4 et P6. Les quatre groupes contenaient de la symétrie par translation et par rotation, mais différaient par le nombre maximum de rotations qui laissaient les stimuli inchangés. En effet, la symétrie par rotation autour d'un point peut être définie en fonction de son ordre n , où une rotation d'un angle de $360/n$ ne modifie pas les stimuli. Les stimuli des groupes P2, P3, P4 et P6 sont donc respectivement invariants à une rotation de 180°, 120°, 90° et 60°. Les stimuli ont été générés à partir d'une texture formée de bruit dans laquelle une « région fondamentale » a d'abord été définie puis répétée et tournée autour de plusieurs points, selon l'ordre de rotation du groupe auquel ils appartiennent (voir Figure 24-A et Figure 24-B). Les stimuli de symétrie par réflexion ont été générés en utilisant la même procédure mais appartiennent à deux groupes de *wallpaper* distincts, PM et PMM. Les deux contiennent

une symétrie par réflexion et par translation mais, alors que PM n'a des axes de symétrie par réflexion que dans une direction, PMM contient des axes dans deux directions orthogonales. Des versions de PM qui avaient des axes de réflexion verticaux ou horizontaux ont été générées et respectivement labélisées PM_v (vertical) et PM_h (horizontal). Le groupe PMM avait des axes de réflexion dans le sens vertical et horizontal (voir Figure 24-C). Pour chaque exemplaire de stimulus au sein de chaque groupe de *wallpaper* (P2, P3, P4, P6, PM_h, PM_v et PMM), un stimulus contrôle était défini en appliquant la transformée de Fourier 2D, en brouillant les phases des coefficients de Fourier à chaque fréquence et en calculant la transformée de Fourier inverse (voir Figures 24-B et 24-C). Cette opération laisse le spectre d'amplitude inchangé et préserve donc les propriétés locales du stimulus (luminance, orientation, fréquence spatiale etc.). Il perturbe néanmoins le contenu de la symétrie et les contrôles dérivent ainsi toujours vers le groupe de *wallpaper* le plus simple, P1, qui ne contient que la symétrie de translation mais pas de symétrie de rotation ou de réflexion.

Acquisition IRM et modèles de référence. Les enregistrements ont été effectués à l'aide d'un scanner MR clinique à 3 Teslas (Philips Achieva) et d'une bobine multi-éléments à 8 canaux personnalisée (RapidBiomed) spécialement conçue pour s'adapter à la forme de la tête du macaque tout en préservant son champ de vision. Des modèles structurels et fonctionnels individuels ont été estimés pour nos deux animaux à partir de sessions d'enregistrement acquises sous une légère anesthésie (Zoletil 100 : 10 mg/kg et Domitor : 0,04 mg/kg) contrôlées avec un oxymètre compatible MR. Ces enregistrements consistaient en quatre volumes anatomiques pondérés en T1 à haute résolution (MPRAGE ; temps de répétition, TR = 10,3 ms ; temps d'écho, TE = 4,6 ms, angle de bascule = 8° ; FOV : 155x155 mm ; taille de la matrice : 312x192 mm ; voxel taille = 0,5 x 0,5 x 0,5 mm ; 192 coupes sagittales acquises dans un ordre entrelacé) et 300 volumes fonctionnels (EPI gradient-écho ; TR = 2 000 ms, TE = 30 ms, angle de bascule = 75°, facteur SENSE = 1,6 ; FOV : 100x100 mm ; taille de la matrice : 68x64 mm ; taille du voxel = 1,25 × 1,25 × 1,5 mm, 32 coupes axiales acquises dans un ordre entrelacé avec une épaisseur de coupe de 1,5 mm et sans intervalle). Des modèles individuels anatomiques et fonctionnels ont été dérivés à partir de ces volumes à l'aide d'une procédure décrite en détail dans le chapitre 3 et (Cottureau et al. 2017).

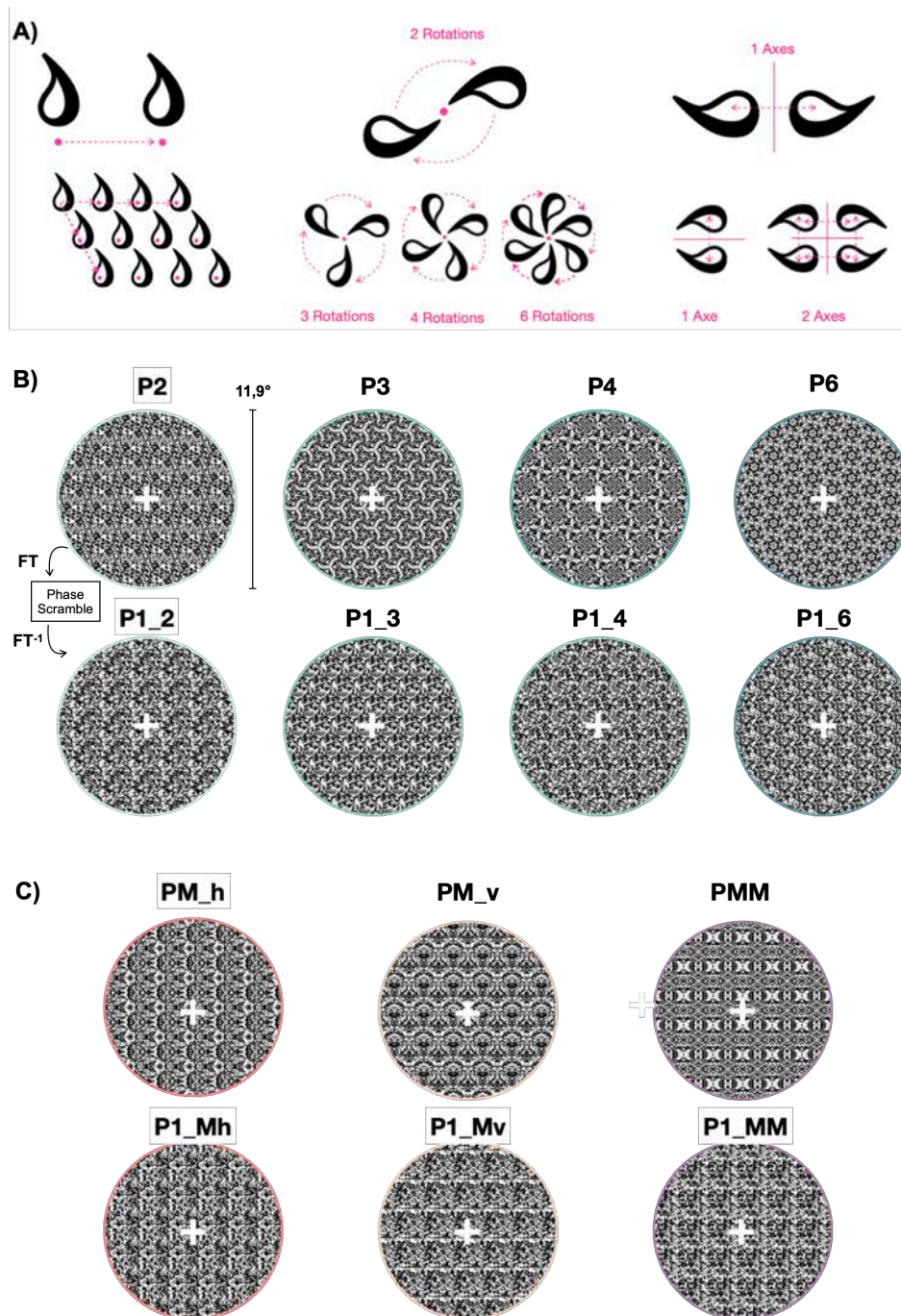


Figure 24 - Stimuli de symétrie. **A)** Illustrations des différentes formes de symétrie intégrées dans les stimuli : translations (à gauche), rotations d'ordre différent (au milieu) et réflexions autour d'un (vertical ou horizontal) ou de deux (deux) axes (à droite). **B)** Exemples de stimuli incluant des symétries par rotation (expérience 1) d'ordres 2 (P2), 3 (P3), 4 (P4) et 6 (P6). Pour chacun de ces exemples, une condition contrôle (P1) a été définie en mélangeant les phases du stimulus dans le domaine de Fourier. Chaque stimulus et son contrôle ont le même spectre de puissance et partagent donc les mêmes propriétés de bas niveau. Ils contiennent tous deux de la symétrie par translation mais la symétrie par rotation n'est pas présente dans les conditions contrôles. La croix blanche représente la croix de fixation. **C)** Exemples de stimuli incluant des symétries par réflexion (expérience 2) et leurs contrôles respectifs. Les symétries par réflexion étaient basées sur des axes horizontaux (PM_h), des axes verticaux (PM_v) ou une combinaison des deux (PMM). Ici aussi, chaque stimulus et son contrôle partagent les mêmes propriétés de bas niveau et contiennent une symétrie de translation mais la symétrie par réflexion est absente dans le contrôle.

Enregistrements fonctionnels. Les sessions d'enregistrements IRMf ont été effectuées de manière quotidienne sur des animaux vigiles et ont duré environ une heure (soit environ 10 séries). Les animaux avaient la tête fixée, assis en position de sphinx dans leur chaise primate, face à un écran LCD (champ de vision : $11,9^\circ \times 11,9^\circ$, résolution : 900 par 900 pixels) à une distance de 1,25 m. Ils ont été impliqués dans une tâche de fixation passive tandis que la position d'un de leurs yeux était surveillée avec un eye-tracker vidéo infrarouge à 500 Hz (Cambridge Research) placé sur la chaise primate. Ils ont été récompensés par de l'eau lors d'une fixation correcte (c'est-à-dire lorsque leur regard se trouvait dans un cercle de 1° de rayon autour du point de fixation central).

Pour chaque condition de symétrie (P2, P3, P4 et P6 dans l'expérience 1 et PM_h, PM_v et PMM dans l'expérience 2), les principaux stimuli et leurs contrôles respectifs ont été présentés à l'aide d'un paradigme en bloc (voir Figure 25). Chaque série était composée de 234s (117 TRs) divisée en trois cycles identiques de 72s (36 TRs) plus une ligne de base supplémentaire de 18s (9 TRs) pendant laquelle seul le point de fixation était présent. Chaque cycle commençait avec une ligne de base de 18 s (9 TR) au cours de laquelle seul un écran gris était présenté dont la luminance était égale à la luminance moyenne dans les stimuli de symétrie et dans leurs contrôles.

Dans la moitié des séries, cette ligne de base était suivie d'un bloc de 18s avec des stimuli symétriques, puis d'une autre ligne de base de 18s et enfin d'un bloc de 18s avec des stimuli contrôles. Au cours d'un bloc de 18 s, un nouveau stimulus apparaissait toutes les 500 ms menant à la présentation de 36 stimuli différents au total. Dans l'autre moitié des séries, la séquence a été inversée et la première ligne de base des cycles était alors suivie d'un bloc de stimuli contrôles. Les deux types de paradigme ont été alternés au cours des sessions d'enregistrement. Les 36 stimuli contrôles dans les blocs de contrôle correspondaient aux 36 stimuli du bloc symétrique du même cycle. L'ensemble des expériences (c'est-à-dire l'affichage visuel, la surveillance oculaire et la récompense) a été contrôlé à l'aide du logiciel EventIDE (Okazolab). Les données des deux expériences ont été recueillies séparément.

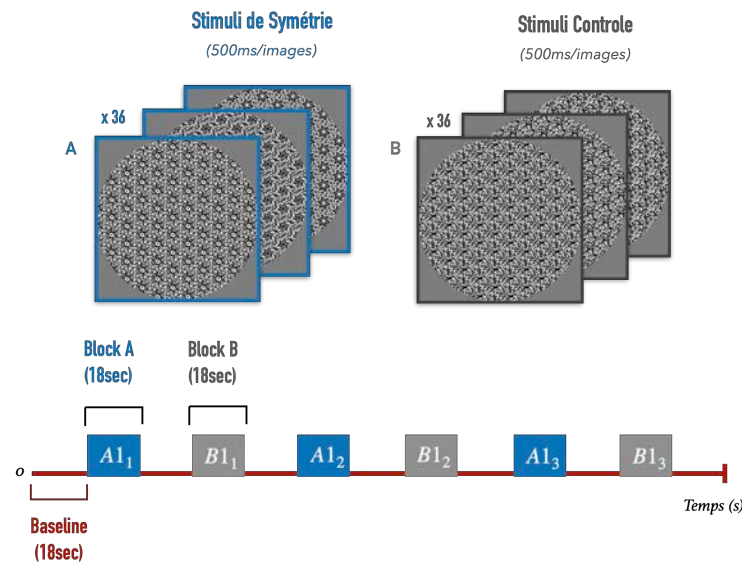


Figure 25 - Illustration du paradigme en bloc utilisé dans l'expérience. Une série d'enregistrement était composée de blocs de présentation de stimuli (18sec) séparé par une ligne de base (18sec) sans présentation de stimuli. Chacun des blocs comprenaient 36 images différentes de stimuli alternées toutes les 500ms. Lors des blocs contrôles (ex. bloc B1) étaient présentés les stimuli contrôles respectifs des stimuli des blocs de stimuli de symétrie (ex. bloc A1). En tout, 3 cycles alternant ligne de base, bloc A, ligne de base, bloc B étaient présentés lors d'une série se finissant sur une dernière ligne de base. Différentes images composaient chacun des différents blocs de stimuli symétrique et réciproquement dans les blocs de stimuli contrôle. Des séries commençant par un bloc A ou un bloc B ont été réalisées et alternées au cours des sessions d'enregistrement.

Traitement des données

Modèles individuels de référence. Les données recueillies au cours des séances sous anesthésie (voir la section *acquisition IRM et modèle individuel* du chapitre 3) ont été utilisées pour estimer les modèles fonctionnels et anatomiques individuels. Le modèle anatomique a été obtenu en réalignant et en faisant la moyenne des 4 volumes pondérés en T1 (MPRAGE). Il a ensuite été aligné sur l'espace MNI du modèle 112RM-SL (voir (McLaren et al. 2009; 2010)). Les reconstructions de la surface corticale ont été réalisées à l'aide du logiciel CARET (Van Essen et al. 2001). Le modèle fonctionnel a été obtenu en réalignant et en faisant la moyenne des 300 volumes fonctionnels (GE-EPI). Il a été aligné avec le modèle anatomique et les paramètres de normalisation spatiale (affine et non rigide) entre les modèles fonctionnels et anatomiques ont été déterminés sur la base des cartes de matière grise des deux modèles. Pour les analyses de groupe, la même opération a été effectuée pour enregistrer chaque modèle anatomique individuel dans le modèle F99 disponible dans le logiciel CARET (Van Essen 2002).

Prétraitement des Données Fonctionnelles. Afin de minimiser l'influence des mouvements oculaires sur les résultats, seules les séquences avec un taux de fixation élevé ($> 85\%$) ont été prises en compte dans les analyses. Pour les deux animaux (M01 et M02), nous avons respectivement collecté 16 et 25 de ces séries pour chaque groupe de symétrie de rotation (soit P2, P3, P4 et P6) dans la première expérience. Nous avons également collecté 18 (M01) et 16 (M02) de ces analyses pour chaque groupe de symétrie de réflexion (PM_h, PM_v et PMM) dans la deuxième expérience. Pour chaque expérience, les différentes conditions de symétrie ont été alternées entre chaque série d'enregistrement. Les quatre premiers volumes de chaque série ont été supprimés pour prendre en compte la période de stabilisation du signal. Les 113 volumes restants ont ensuite été réalignés et corrigés pour la synchronisation des coupes avant d'être co-enregistrés dans le modèle fonctionnel d'abord et puis dans le modèle anatomique. Les images ont ensuite été lissées à l'aide d'un noyau gaussien spatial avec une FWHM (*full width at half maximum*) de 2 mm^3 .

Modèle linéaire général (GLM). Les statistiques au niveau des voxels ont été calculées en ajustant un modèle linéaire généralisé (GLM) au signal BOLD. Le modèle contenait 3 régresseurs principaux, représentant les 3 conditions expérimentales : symétrie (rotation pour l'expérience 1 et réflexion pour l'expérience 2), contrôle et ligne de base. Ces régresseurs ont été convolués avec la fonction de réponse hémodynamique (HRF) estimée de chacun des deux singes (voir le chapitre 3 ou pour plus de détails ([Héjja-Brichard 2020a](#))). Afin d'éliminer le bruit dans les enregistrements, une analyse en composantes principales a été effectuée sur des voxels situés à l'extérieur du cerveau ([Vanduffel et Farivar 2014](#)). Les décours temporels dans ces voxels reflètent principalement les artefacts causés par le mouvement des animaux et devraient alors être indépendants du design expérimental. Pour chaque série, le nombre de composantes principales qui étaient nécessaires pour expliquer 80% de la variance dans ces voxels a été estimé et les vecteurs principaux correspondants ont été utilisés comme régresseurs de non-intérêt dans le modèle. Les poids bêta obtenus à partir du GLM ont ensuite été utilisés pour effectuer des analyses univariées (*t-scores*) dans le cerveau entier. Ces analyses ont été effectuées sur les données EPI prétraitées et les poids bêta et les t-scores associés ont ensuite été projetés sur les volumes à haute résolution de nos deux animaux. Ils ont également été projetés sur les surfaces corticales individuelles (voir Figures 26-A, 27-A, 28-A et 29-A) et sur la surface corticale du modèle F99 (voir Figures 26-C ; 28-C et figure supplémentaire 2) à l'aide du logiciel Caret ([Van Essen et al. 2001](#)). Tous les prétraitements et analyses GLM ont été exécutés à l'aide des logiciels Matlab et SPM12.

Analyses dans les régions d'intérêt définis par rétinotopie. Pour les deux animaux, une analyse de population de champ récepteur (pRF) a été utilisée pour définir les aires visuelles V1, V2, V3, V3A et V4 sur les surfaces corticales individuelles à partir des données recueillies lors d'une expérience rétinotopique indépendante à large champ (voir (Héjja-Brichard 2020a; Rima et al. 2020)). Les mêmes données ont été utilisées pour définir les clusters MT et PIP et leurs sous-régions satellites (V4t, MT, MSTv et FST pour le cluster MT et CIP1, CIP2, PIP1 et PIP2 pour le cluster PIP). Parce que le champ de vision utilisé pour l'expérience de symétrie ($11,9^\circ \times 11,9^\circ$) était beaucoup plus petit que lors de notre procédure de cartographie rétinotopique, nous avons restreint ces aires et les clusters en ne conservant que les nœuds corticaux avec des réponses visuelles significatives pendant l'expérience de symétrie (c'est-à-dire des nœuds avec des t-scores > 3 pour le contraste entre la vision et la ligne de base). Cette opération de seuillage évite d'inclure dans les analyses des nœuds dont les champs récepteurs sont en dehors de l'aire stimulée. Pour chacune des deux expériences, ce seuillage a été réalisé à partir des données de l'autre expérience, ce qui signifie que la restriction des ROI a été faite indépendamment des données à analyser et a ainsi permis d'éviter le phénomène du *doupe dipping* (voir (Kriegeskorte et al. 2009)).

Pour chacune de ces ROIs et clusters rétinotopiques, les valeurs bêta moyennes ont été calculées pour chaque série expérimentale et chaque animal (les données des deux hémisphères ont été combinées). Ces valeurs moyennes ont été utilisées pour effectuer des analyses statistiques au niveau des ROIs, c'est à dire que pour chaque expérience, les t-scores ont été estimés entre les bêtas obtenus dans toutes les conditions de symétrie (P2, P3, P4 et P6 pour l'expérience 1, PM_h, PM_v et PMM pour expérience 2) et les bêtas obtenus dans les conditions de contrôle associées. Les figures correspondantes (Figure 26-B et figure 28-B), montrent les données en moyenne sur les deux singes. Les t-scores dans les sous-parties des ROIs correspondant aux hémisphères gauche et droit de M01 et M02 sont également affichées afin de démontrer leur très bonne correspondance et d'illustrer la robustesse et la reproductibilité des données. La significativité de cette correspondance a été statistiquement contrôlée entre les hémisphères et les animaux à l'aide d'analyses de corrélation effectuées dans toutes les aires visuelles. Ce test a également été effectué entre les t-scores mesurés dans les deux expériences.

Comparaisons entre les réponses à différentes conditions de symétrie. Chez l'humain, certaines aires visuelles ont présentés des réponses à la symétrie par rotation proportionnelles à l'ordre de symétrie (Kohler et al. 2016). Pour évaluer si de telles propriétés existent également chez le macaque, les pourcentages de changement de signal (*Pourcentage of Signal Change* ; PSC) ont été calculés pour toutes les ROIs entre chaque condition de symétrie par rotation (P2, P3, P4 et P6) et leurs contrôles respectifs (voir figure 27-B). Par la suite, des régressions linéaires entre ces PSC et l'ordre de symétrie ont été effectuées pour chaque singe en utilisant le package `lm1` dans R (RCore Team 2014). Les réponses de symétrie par rotation significativement proportionnelles à l'ordre de symétrie ont été considérées uniquement lorsque qu'une relation linéaire significative (valeur $p < 0,05$) a été observée pour les deux animaux. Ce critère de conservation a été choisi afin d'éviter les faux positifs.

Les PSC ont également été utilisées pour comparer les réponses aux différentes conditions de symétrie par réflexion (expérience 2). Ces comparaisons ont été effectuées à l'aide d'analyses de permutation non paramétriques bilatérales. Ici aussi, il a été considéré que les réponses dans une ROI étaient significativement plus fortes pour une condition que pour une autre lorsque des différences statistiques significatives (valeur $p < 0,05$) étaient trouvées chez les deux animaux. Les mêmes analyses de permutations ont été effectuées pour comparer les activations obtenues dans les deux expériences (symétrie par rotation et par réflexion). Cependant, étant donné que les deux ensembles de données ont été collectés séparément, nous avons pris en compte leur éventuelle différence de variabilité en effectuant les permutations sur les données normalisées obtenues en divisant chaque PSC par son écart type entre les séries et pour chaque condition.

Analyses par ROI définies à partir d'un atlas probabiliste. Afin de caractériser les activations au-delà de l'aire rétinotopique V4, j'ai utilisé les cartes probabilistes de l'aire V4A, de l'aire occipitotemporale dorsale (OTd) et des aires inférotemporales postérieures ventrale et dorsale (PITv et PITd) provenant de (Janssens et al. 2014) et utilisable depuis le logiciel CARET. Pour chacune de ces aires, j'ai sélectionné les nœuds du modèle F99 avec un score de probabilité supérieur à 0,8 et projeté les cartes binaires associées sur les reconstructions gonflées des hémisphères corticaux gauche et droit des deux animaux (M01 et M02) (voir Figure 31).

Résultats

L'objectif de ce projet était de caractériser les aires corticales qui traitent différentes formes de symétrie chez le macaque. Des sessions IRMf ont permis d'enregistrer les activations aux symétries par rotation (expérience 1) et par réflexion (expérience 2) chez deux animaux vigiles (M01 et M02) impliqués dans une tâche de fixation passive. Les contrastes IRMf étaient basés sur des stimuli contrôles définis à partir d'un brouillage de phase dans le domaine de Fourier (Figure 24-B et Figure 24-C). Cette opération modifie les propriétés de symétrie sans affecter le spectre d'amplitude : chaque stimulus et son contrôle partagent les mêmes propriétés de bas niveau et contiennent une symétrie de translation mais il n'y a pas de symétrie par rotation ou par réflexion dans le contrôle (voir la section « Matériel et méthodes »). Un paradigme en bloc a été utilisé au cours duquel des périodes de stimulation visuelle (avec des stimuli symétriques ou leurs contrôles à phase brouillée) étaient alternées avec des périodes de fixation sur un écran gris. Au sein de cette section seront décrits les résultats obtenus pour les deux expériences.

1. Expérience 1

Réponses à la symétrie par rotation. Dans cette expérience, le design expérimental utilisé était similaire à celui utilisé dans une précédente étude IRMf chez l'humain (Kohler et al. 2016), permettant ainsi une comparaison directe des réseaux corticaux traitant la symétrie par rotation chez les deux espèces de primates. J'ai tout d'abord examiné les réponses BOLD évoquées par les stimuli de symétrie par rotation (tous les ordres réunis) et par leurs contrôles brouillés respectifs. La figure 26-A présente les cartes paramétriques statistiques correspondantes (t-scores) projetées sur les vues dorsale et latérale des reconstructions gonflées des hémisphères corticaux gauche et droit des deux singes (M01 et M02). Les projections sur les vues ventrale et médiale, pour lesquelles il n'a pas été observé d'activations significatives, sont fournies dans la figure supplémentaire 1-A. Des couleurs chaudes (orange à jaune) indiquent une activation BOLD significativement plus forte pour la symétrie (t-score > 3, valeur $p < 0,001$ non corrigée). Des niveaux d'activation très similaires ont été observés dans les cortex visuels de nos deux animaux (voir les recouvrements d'activation sur le modèle de macaque F99 sur la Figure 26-C). Un ensemble d'aires rétino-topiques a été tracé indépendamment pour chaque singe et superposé sur la carte d'activation. Cette parcellisation rétino-topique révèle une sensibilité à la symétrie par rotation dans les aires visuelles V2, V3, V4 et V3A. Ce résultat a été confirmé à partir d'analyses par ROIs effectuées dans toutes les aires rétino-topiques, y compris celles des clusters temporal moyen (MT) et intra-pariétal postérieur (PIP) (voir Figure 26-B ; les valeurs

dans les aires satellites des clusters de MT et de PIP sont fournies dans la Figure supplémentaire 3-A). Les valeurs de t-score dans V2, V3, V4 et V3A étaient systématiquement supérieures à trois pour les deux animaux et dans les deux hémisphères. Les analyses de corrélation ont confirmé que ces t-scores étaient très similaires entre les hémisphères ($R = 0,82$, valeur $p < 0,0001$) et les animaux ($R = 0,69$, valeur $p = 0,008$). Au-delà des aires rétiniotopiques, des réponses plus fortes à la symétrie ont également été observées dans le gyrus inféro-temporal, antérieur à V4 (indiqué par les cercles cyans).

Effets de l'ordre de symétrie par rotation. Chez l'humain, certaines aires visuelles ont présenté des réponses BOLD proportionnelles à l'ordre de symétrie de rotation (Kohler et al. 2016). Afin d'évaluer si un tel effet existe également chez le macaque, les cartes statistiques du cerveau entier correspondant à la différence de signal BOLD entre les quatre groupes de *wallpaper* (P2, P3, P4 et P6) et leurs contrôles respectifs ont été examinées. Comme vous pourrez le constater, les activations montrent une tendance claire à augmenter avec l'ordre de symétrie dans les hémisphères gauche et droit des deux singes (voir Figure 27-A). Par la suite, les PSC pour l'ensemble des ROIs définies par rétiniotopie (y compris les clusters MT et PIP) ont été calculés et leurs valeurs sont présentées sur la figure 27-B. Les valeurs dans les aires satellites des clusters de MT et PIP sont également fournies sur la Figure supplémentaire 4-A et les données individuelles pour M01 et M02 sont présentées sur la Figure supplémentaire 5.

J'ai également effectué des régressions linéaires entre ces PSC et les ordres de symétrie, indépendamment pour chaque animal et pour chaque ROI (moyenné sur les hémisphères). Les résultats obtenus montrent des relations linéaires significatives chez les deux singes pour les aires V3 (t-score = 3,181, valeur $p = 0,0022$ pour M01 et t-score = 2,53, valeur $p = 0,0130$ pour M02) et V4 (t-score = 4,073, p-valeur = 0,0001 pour M01 et t-score = 3,030, valeur $p = 0,0031$ pour M02). Les équations correspondantes et les variances expliquées par ces modèles linéaires sont fournies dans le tableau supplémentaire 1. Il a été vérifié que ces effets paramétriques étaient bien liés à une augmentation des réponses aux différentes conditions de symétrie et non à des variations dans les réponses à leurs conditions contrôles. Il a également été observé des relations linéaires significatives dans V2 pour M02 et dans V3A pour M01.

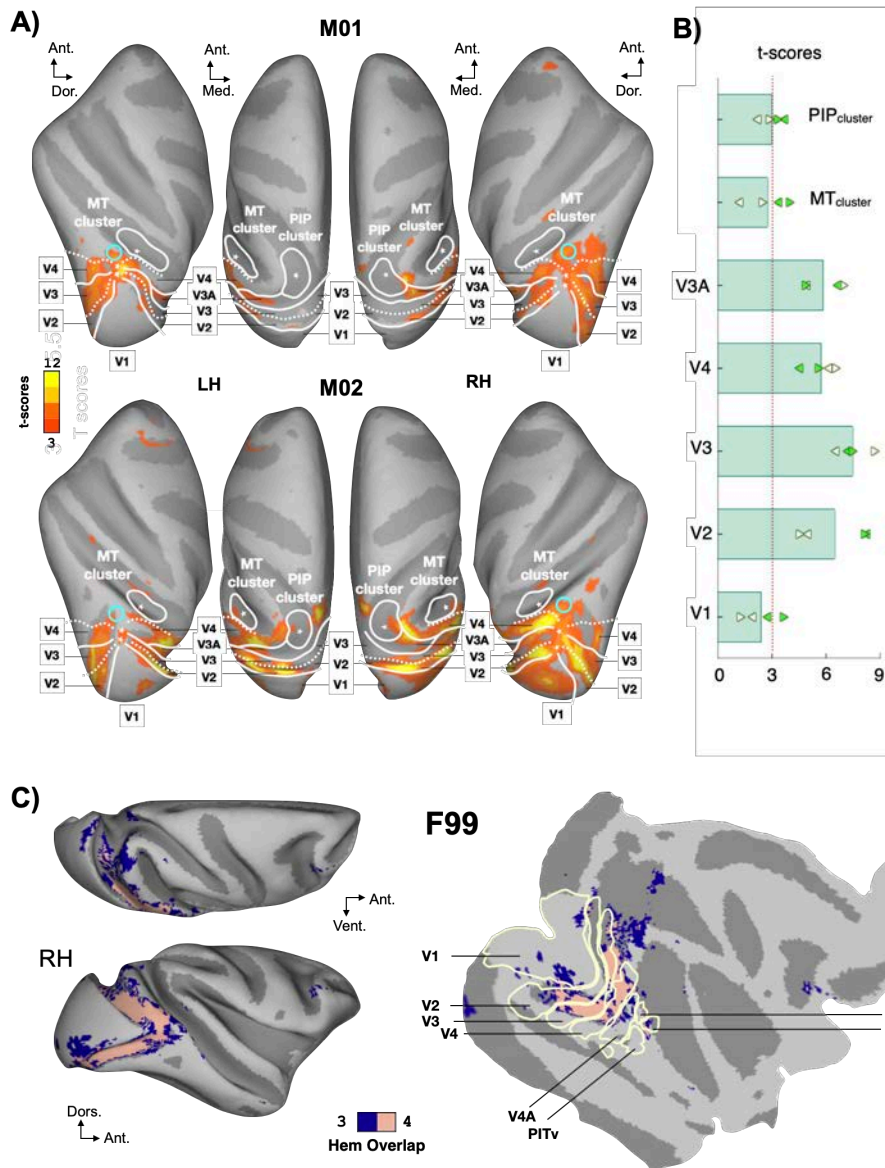


Figure 26 - Réponses à la symétrie par rotation. (A) Cartes statistiques univariées du cerveau entier. Les activations qui étaient plus fortes pour la symétrie ont été projetées sur les surfaces corticales individuelles (vues dorsale et latérale) de M01 (supérieur) et M02 (inférieur). Les données ont été seuillées à une valeur $p < 10^{-3}$ (non corrigée). Les limites entre les aires visuelles ont été tracées à partir des données obtenues lors d'un protocole de cartographie rétinotopique indépendant ont été matérialisées par des traits blancs pleins (représentation d'un méridien vertical du champ visuel) et pointillés (représentation d'un méridien horizontal). Les clusters MT et PIP sont fournis par des contours blancs pleins. Les confluences fovéales sont marquées par des étoiles. Les cercles cyan montrent des activations au-delà des aires rétinotopiques. Ant.: antérieur, Dor.: dorsal, Méd.: médial. LH: hémisphère gauche, RH: hémisphère droit. (B) Statistiques basées sur la symétrie par rotation. Les t-scores pour la symétrie par rapport aux conditions contrôles dans les aires V1, V2, V3, V4 et V3A et dans les clusters MT et PIP sont présentés sous formes de graphique en barre. Ces valeurs ont été moyennées entre les deux singes (barres vertes). Les flèches gauche et droite précisent les t-scores dans les hémisphères gauche et droit pour M01 (flèches blanches) et M02 (flèches vertes). La ligne pointillée rouge correspond au seuil (t-score = 3) utilisé dans le panel A. (C) Cartes de recouvrement obtenues pour le contraste entre les conditions de symétrie par rotation et leurs contrôles obtenues chez les deux animaux. Les données ont été projetées sur l'hémisphère droit du modèle F99. Les frontières des ROIs (en jaune clair) ont été définies à partir des cartes de probabilité décrites par (Kolster et al. 2014). Ces cartes fournissent des nœuds corticaux où des effets significatifs (valeur $p < 10^{-3}$, non corrigé) ont été obtenus dans 3 hémisphères (bleu foncé) ou 4 (saumon).

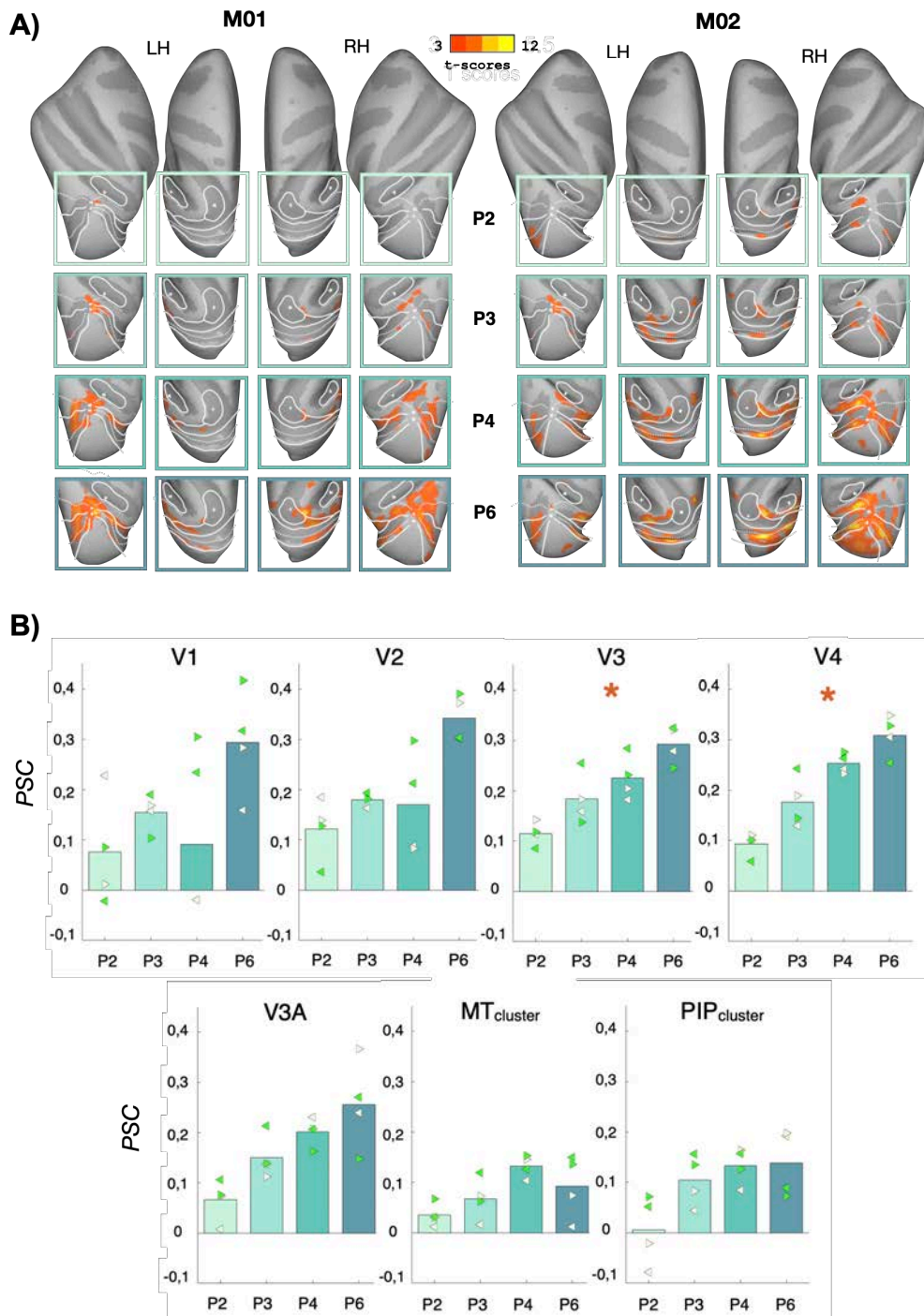


Figure 27 - Effets de l'ordre de symétrie par rotation sur les réponses BOLD. (A) Cartes statistiques univariées du cerveau entier. Les activations les plus fortes pour chaque ordre de symétrie (P2, P3, P4 et P6) par rapport à leurs conditions contrôles sont indiquées dans les différentes cases pour M01 (colonnes de gauche) et M02 (colonnes de droite). Les données ont été seuillées à une valeur $p < 10^{-3}$ (non corrigée). Voir la figure 26-A pour plus de détails. (B) Pourcentages de changements de signal (PSC) entre les réponses aux conditions de symétrie de rotation (P2, P3, P4 et P6) et celles à leurs contrôles respectifs. Les données sont présentées dans les aires rétinitopiques (V1, V2, V3, V3A et V4) et dans les clusters MT et PIP. Les flèches gauche et droite précisent les valeurs obtenues dans les hémisphères gauche et droit pour M01 (flèches blanches) et M02 (flèches vertes). Les aires marquées d'une étoile (« * ») sont celles pour lesquelles nous avons trouvé une relation linéaire significative entre les PSC et l'ordre de symétrie chez les deux animaux.

2. Expérience 2

Réponses à la symétrie par réflexion. Cette seconde expérience a permis de caractériser les réponses IRMf aux images contenant différents axes et à la quantité des axes de symétrie par réflexion. Les stimuli appartenaient à des groupes de *wallpaper* qui comprenaient de la symétrie par réflexion selon des axes orientés horizontalement (PM_h), des axes orientés verticalement (PM_v) ou les deux (PMM) (voir Figure 24-C). Les différences de signal BOLD entre les réponses évoquées par les stimuli de symétrie (toutes les conditions regroupées) et leurs contrôles P1 ont d'abord été examinées. La figure 28-A présente les cartes paramétriques statistiques correspondantes (*t-scores*) projetées sur les vues dorsale et latérale pour M01 et M02 (les projections sur les vues ventrale et médiale sont fournies dans la figure supplémentaire 1-B). Les schémas de réponse sont très similaires entre les deux animaux (voir la carte de chevauchement sur la Figure 28-C) et correspondent également très étroitement à ceux observés pour la symétrie par rotation (voir la Figure supplémentaire 2 représentant les recouvrements entre les deux types de symétrie).

Comme ce fut le cas pour la symétrie par rotation, les aires montrant les réponses les plus fortes sont V2, V3, V4 et V3A avec des t-scores supérieurs à 3 dans les deux hémisphères des deux singes (voir les statistiques basées par ROIs dans la Figure 28-B ; les t-scores dans les clusters MT et PIP sont fournies dans la Figure 3-B supplémentaire). Les analyses de corrélation ont confirmé que les t-scores étaient très similaires entre les hémisphères ($R = 0,647$, valeur $p < 0,0001$) et les animaux ($R = 0,872$, valeur $p = 0,0001$). Elles ont également démontré une très bonne correspondance avec les t-scores obtenus dans la première expérience ($R = 0,9204$, valeur $p < 0,0001$). Au-delà des aires rétinotopiques, des réponses plus fortes à la symétrie par réflexion ont également été observées dans le gyrus inféro-temporal, antérieur à l'aire V4 (voir les cercles en cyan).

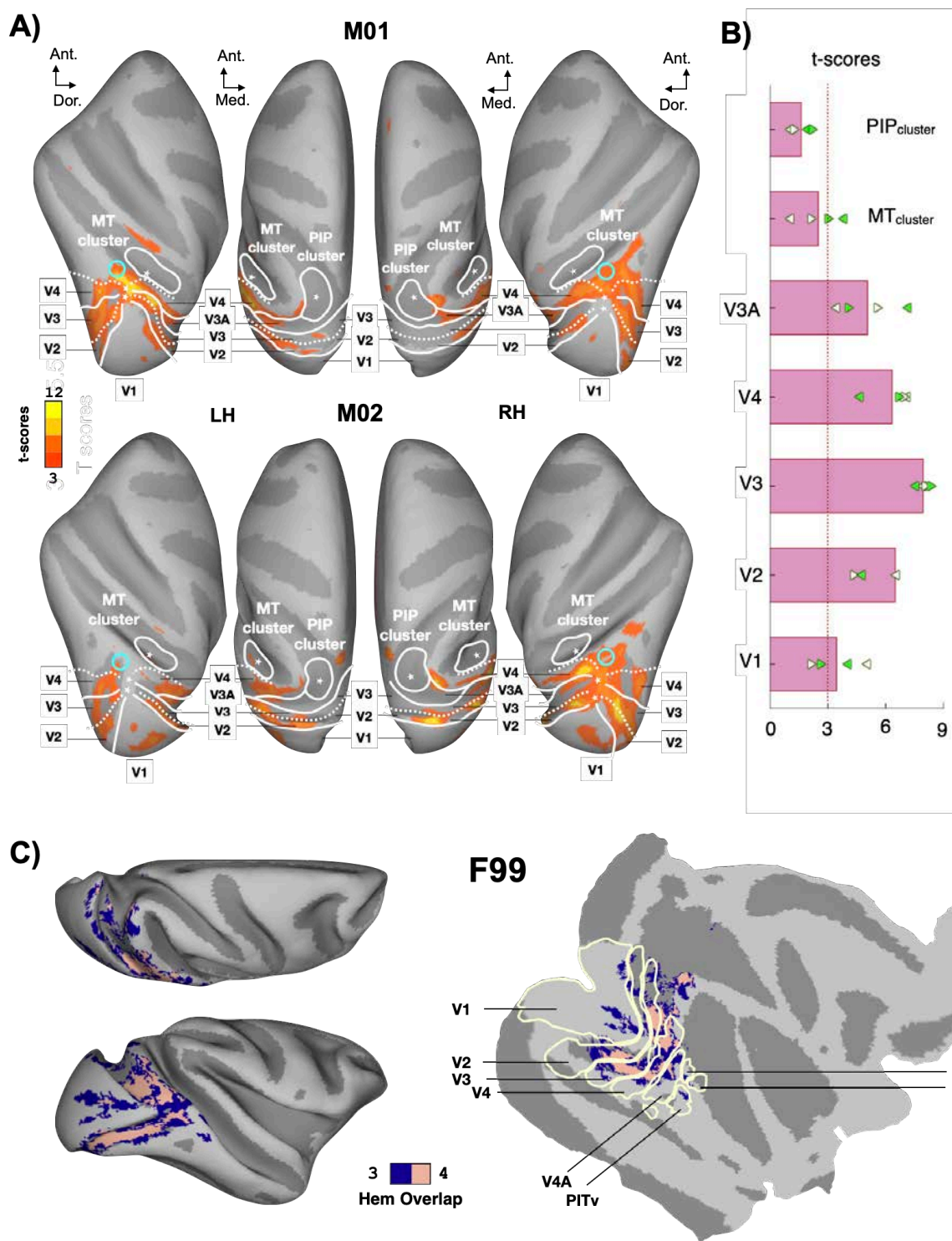


Figure 28 - Comparaison entre les réponses à la symétrie par réflexion (toutes conditions) et aux conditions contrôles. (A) Cartes statistiques univariées du cerveau entier. Voir la figure 26-A pour plus de détails. (B) Statistiques basées sur les ROIS. Voir la figure 26-B pour plus de détails. (C) Cartes de recouvrement obtenues pour le contraste entre les conditions de symétrie par réflexion et leurs contrôles obtenues chez les deux animaux. Voir la figure 26-C pour plus de détails.

Effets des axes de symétrie. Dans la première expérience, il a été constaté que certaines aires visuelles présentaient des réponses BOLD proportionnelles à l'ordre de symétrie par rotation. Les réponses pourraient donc être plus prononcées pour la symétrie par réflexion dans les conditions présentant plus d'axes de symétrie, soit la condition PMM. Afin de tester cette hypothèse, j'ai examiné les cartes statistiques correspondant à la différence de signal BOLD entre chaque condition de symétrie par réflexion (PM_h, PM_v et PMM) et leurs contrôles respectifs (voir Figure 29-A). Nous pouvons remarquer que les réponses sont généralement plus prononcées pour la condition PMM. Les PSC correspondants dans les ROIS rétinotopiques et dans les clusters MT et PIP sont fournies dans la Figure 29-B (les valeurs des aires au sein des clusters MT et PIP sont fournies dans la Figure supplémentaire 4-B ; les données individuelles pour M01 et M02 sont présentées dans la Figure supplémentaire 6). Des tests de permutation non paramétriques ont démontré que les stimuli contenant à la fois des symétries horizontales et verticales (PMM) suscitent des réponses significativement plus fortes que ceux présentant uniquement des symétries horizontales (PM_h) dans les aires V3 (valeur $p = 0,0021$ pour M01 et valeur $p = 0,0038$ pour M02), V4 (valeur $p = 0,0036$ pour M01 et valeur $p = 0,0023$ pour M02) et V3A (valeur $p = 0,0036$ pour M01 et valeur $p < 0,0001$ pour M02) chez les deux animaux. Il a également été constaté que les stimuli PMM évoquaient des réponses significativement plus fortes que les stimuli contenant des symétries verticales (PM_v) dans les aires V3A pour M02 et dans V3 et V4 pour M01.

J'ai également comparé les activations obtenues dans nos deux expériences (symétrie par rotation et par réflexion). Cela a été effectué à partir des PSC normalisées pour prendre en compte l'éventuelle différence de variabilité entre les deux jeux de données (voir la section matériels et méthodes pour plus de détail). La Figure 30 montre ces données triées par ordre croissant au sein de chacune des aires visuelles. On peut observer que les réponses aux stimuli contenant moins de symétrie (conditions P2, PM_h et PM_v) sont généralement plus faibles que celles aux stimuli contenant plus de symétrie (conditions PMM et P6) dans les aires sélectives à la symétrie (soit V2, V3, V4 et V3A). Des analyses statistiques ont démontré que les réponses aux conditions PMM étaient significativement plus élevées que celles pour la condition P2 pour les deux animaux dans les aires V3 (valeur $p = 0,0159$ dans M01 et valeur $p = 0,0246$ dans M02), V4 (valeur $p = 0,0167$ dans M01 et valeur $p = 0,0196$ dans M02) et V3A (valeur $p = 0,0153$ dans M01 et valeur $p = 0,0182$ dans M02).

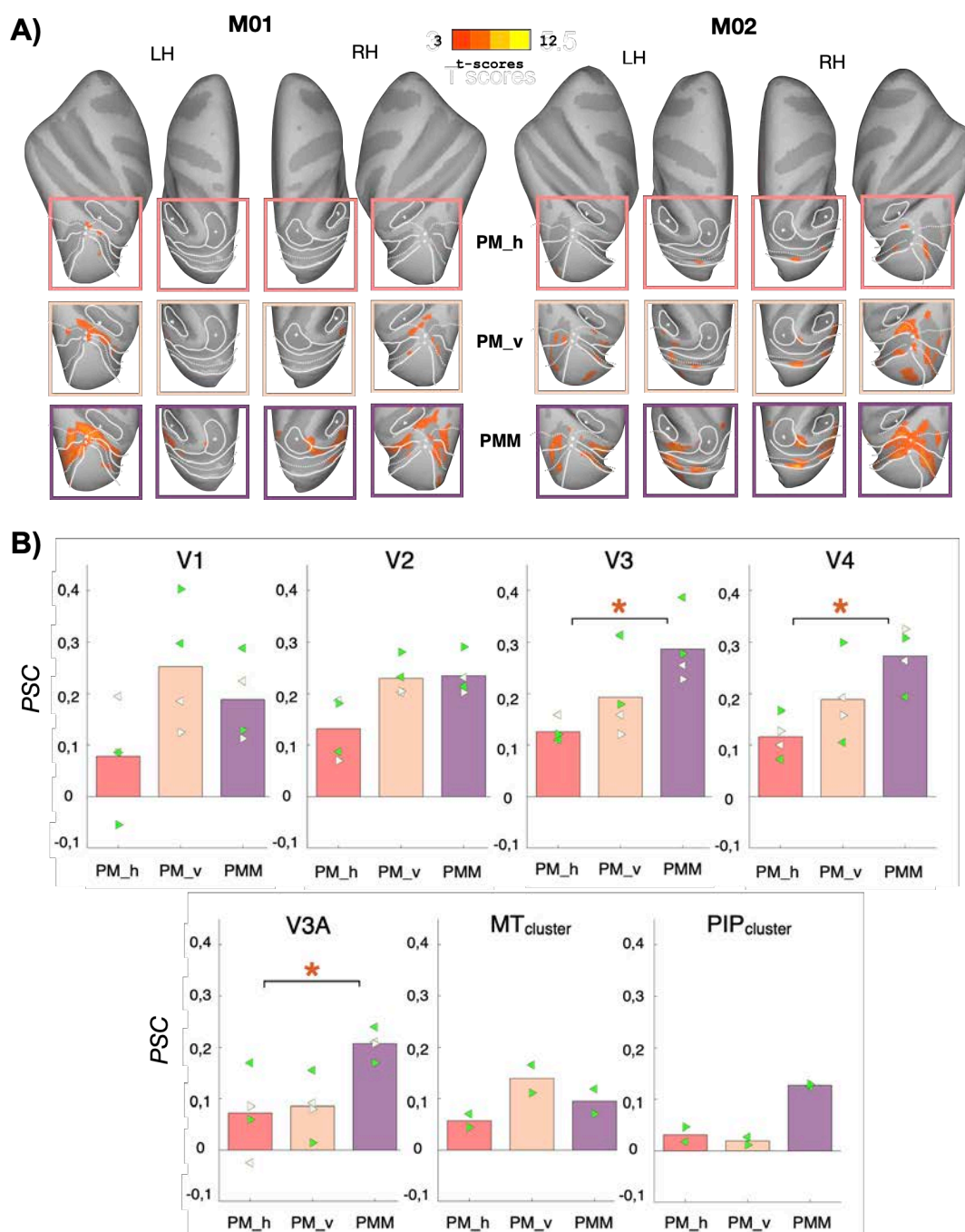


Figure 29 - Effets des différentes conditions de symétrie de réflexion sur les réponses BOLD. (A) Cartes statistiques univariées du cerveau entier. Les réponses les plus fortes pour chaque ordre de symétrie (PM_h, PM_v et PMM) par rapport à leurs conditions de contrôle sont présentées dans les différentes cases pour M01 (colonnes de gauche) et M02 (colonnes de droite). Voir la figure 26-A pour plus de détails. **(B)** Pourcentages de changements de signal (PSC) obtenus pour chacune des conditions de symétrie de réflexion (PM_h, PM_v et PMM) par rapport à leurs contrôles respectifs. Voir la figure 27-B pour plus de détails. Les étoiles indiquent les ROIs pour lesquels les tests de permutation non paramétriques ont révélé que la condition PMM a suscité des réponses significativement plus fortes que la condition PM_h chez les deux animaux.

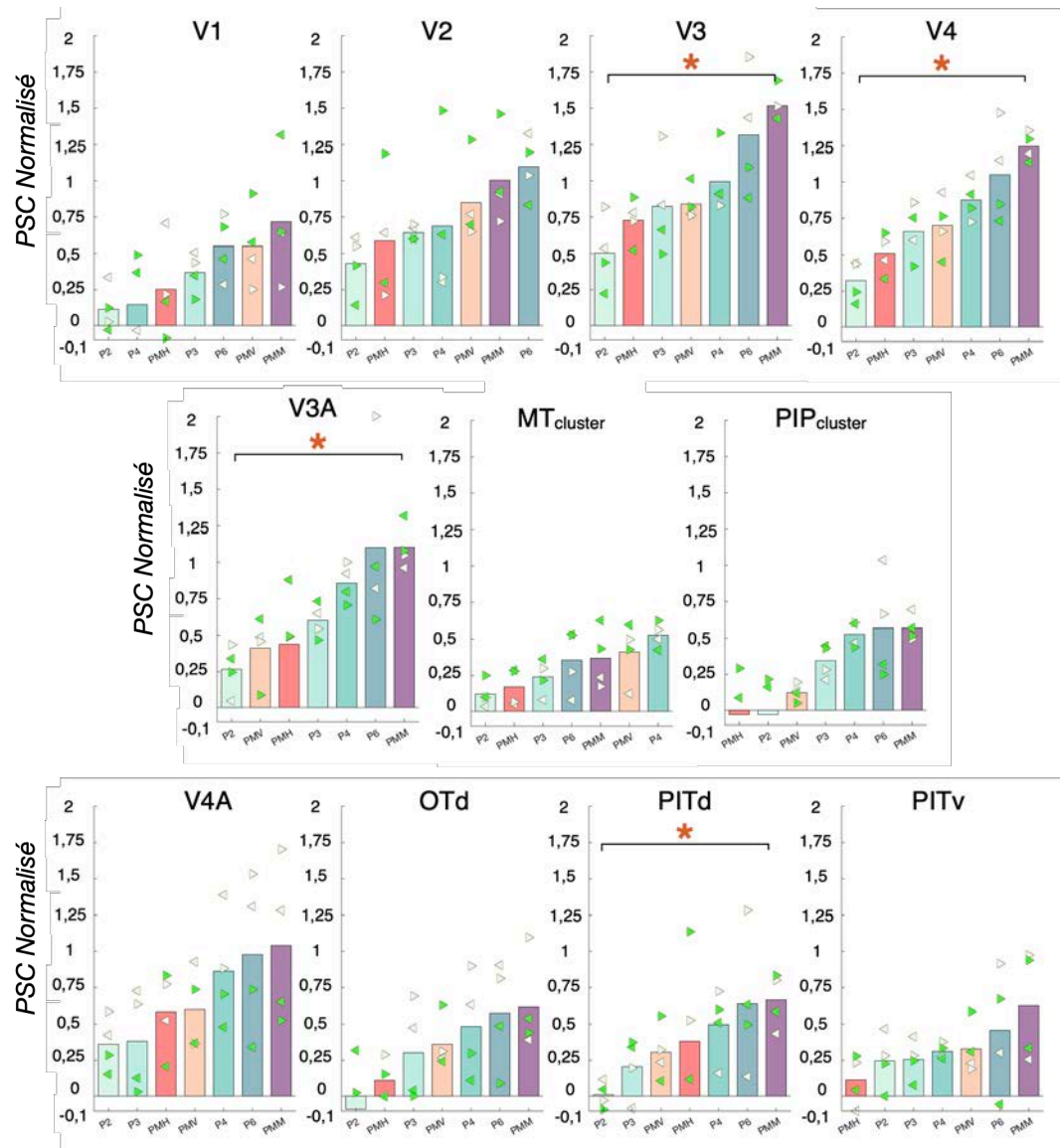


Figure 30 - Réponses aux symétries par rotation (expérience 1) et par réflexion (expérience 2).

Des PSC normalisées ont été utilisées afin de prendre en compte la variabilité possible entre les deux jeux de données. Pour chaque aire visuelle, ces PSC normalisées ont été triées par ordre croissant. Ici sont reportées les réponses dans les aires rétiniotopiques (V1, V2, V3, V4 et V3A), dans les clusters MT et PIP et dans les aires V4A, OTd, PITv et PITd définies à partir de l'atlas probabiliste de (Janssens et al. 2014). Les étoiles indiquent les aires pour lesquelles les tests de permutation non paramétriques ont révélé que la condition PMM a suscité des réponses significativement plus fortes que P2 chez les deux animaux.

Enfin, pour contrôler si toutes les réponses à la symétrie et les effets statistiques rapportés ci-dessus étaient différents entre la vision centrale (c'est-à-dire près de la croix de fixation) et la vision périphérique, nous avons subdivisé chacune des ROIs en n'incluant que les nœuds corticaux dont l'excentricité préférée (estimée à partir de nos données rétiniotopiques) était inférieure à 2,5° ou comprise entre 2,5° et 5,95° (c'est-à-dire, le rayon de nos stimuli).

L'ensemble des analyses a été à nouveau exécuté et nos résultats restaient inchangés dans les deux cas. Ainsi, les réponses à la symétrie sont indépendantes de l'excentricité dans cette étude.

3. Réponses de symétrie au-delà de V4 dans les ROIs basées sur un atlas

Pour les symétries par rotation et par réflexion, des réponses significatives ont été observées au-delà de l'aire V4, dans le gyrus inféro-temporel (voir les cercles cyan sur les Figures 26-A et 28-A). Pour caractériser ces réponses, j'ai effectué des analyses par ROIs au sein des aires V4A, OTd, PITv et PITd que j'ai pu définir à partir de l'atlas probabiliste de Janssens et Vanduffel (voir la section matériaux et méthodes et (Janssens et al. 2014)). La définition de ces ROIs sur les reconstructions gonflées des hémisphères corticaux gauche et droit de nos deux singes est montrée dans la Figure 31-A (vues latérales). Les t-scores pour les deux types de symétrie sont donnés sur la Figure 31-B. Les t-scores dans l'aire V4 définie à partir du même atlas sont également fournis pour comparaison avec les valeurs de l'aire V4 définie à partir des données de rétino-topie. Comme pour les ROI définis rétino-topiquement (voir Figures 26-B et 28-B), il existe une très bonne correspondance entre les valeurs statistiques obtenues pour la symétrie par rotation et par réflexion (voir Figure 31-B). Au-delà de V4, l'aire suscitant les réponses les plus importantes est V4A avec des t-scores supérieurs à 3 pour les deux expériences. Par comparaison, les réponses à la symétrie dans les aires OTd, PITv et PITd ne sont que modérées (t-scores autour de 3). Néanmoins, comme pour les aires V3 et V4 (voir Figure 27-B), nous observons une relation linéaire significative entre PSC et ordre de symétrie par rotation dans PITd pour les deux animaux (t-score = 2,17, p-value = 0,033 pour M01 et t-score = 2,82, p-value = 0,005 pour M02, voir Figure 31-C et le tableau supplémentaire 1 pour l'équation associée et la variance expliquée). Des relations linéaires significatives ont également été observées dans l'aire OTd pour M01. Aucune différence significative entre les réponses aux différentes conditions de symétrie par réflexion dans la même aire pour les deux singes (Figure 31-D) n'a été observée, même si les tests de permutation ont montré que les réponses à PMM étaient plus fortes que celles à PM_h dans l'aire V4A et PITv pour M01 et PITd pour M02. Dans la figure 30 nous montrons les PSC normalisées (voir matériels et méthodes) obtenues pour les deux expériences, triées par ordre croissant pour les aires V4A, OTd, PITd et PITv. Les analyses statistiques ont démontré que, comme dans les aires V3, V4 et V3A, les activations dans PITd pour la condition PMM étaient significativement plus élevées que celles pour les conditions P2 chez les deux animaux (valeur p = 0,0115 en M01 et valeur p = 0,0043 en M02).

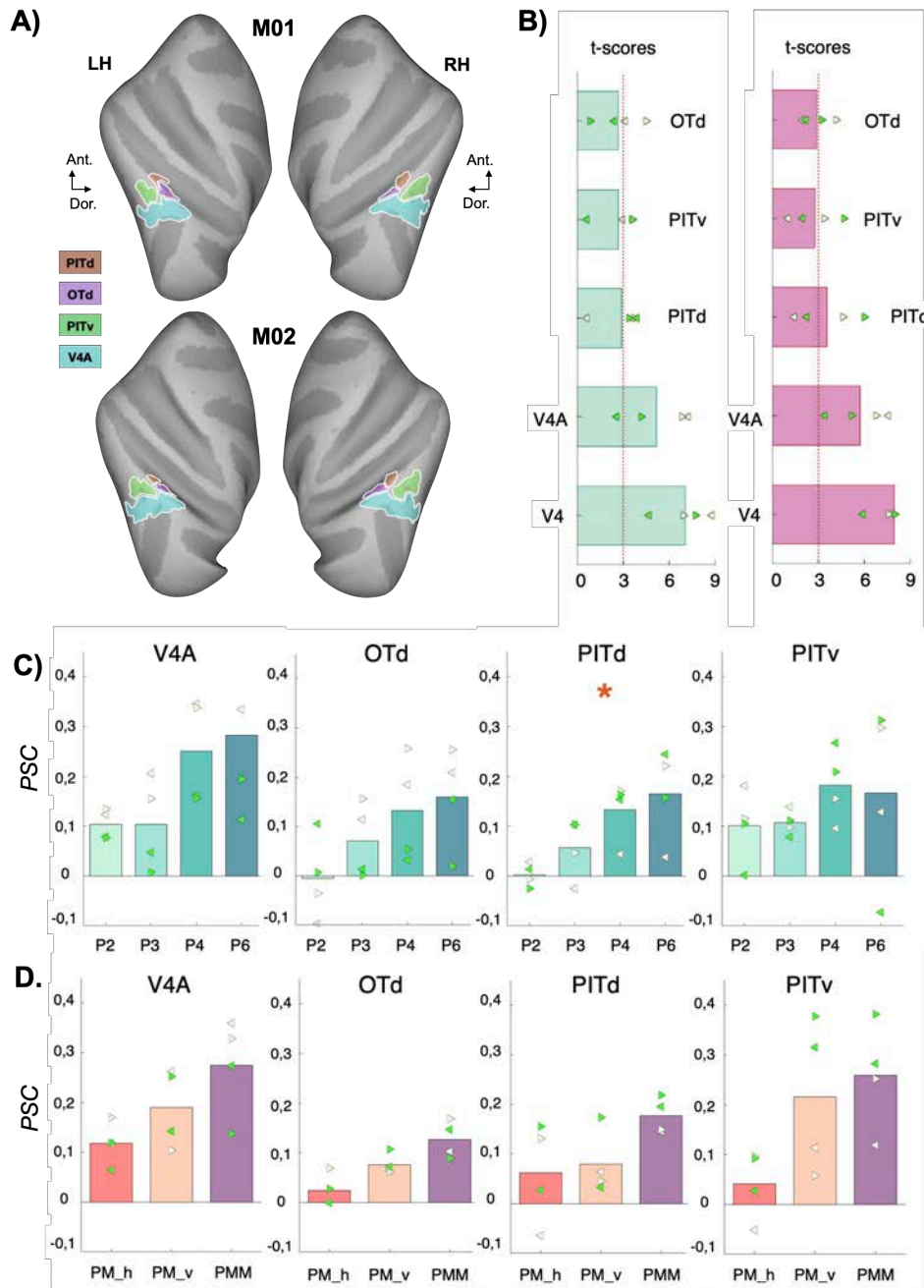


Figure 31 - Les réponses à la symétrie au-delà de l'aire V4 basées sur un atlas. (A) Les aires V4A, OTd, PITv et PITd définies à partir de l'atlas probabiliste de Janssens et Vanduffel, montrées sur des vues latérales de reconstructions gonflées des hémisphères corticaux gauche et droit des deux singes (M01 et M02). (B) T-scores pour la symétrie par rapport aux conditions de contrôle dans ces aires. Les valeurs des symétries par rotation (expérience 1) et par réflexion (expérience 2) sont respectivement affichées à gauche et à droite. Les valeurs ont été moyennées entre les deux singes. Les flèches gauche et droite précisent les t-scores dans les hémisphères gauche et droit pour M01 (flèches blanches) et M02 (flèches vertes). (C) Pourcentages de changements de signal (PSC) entre les réponses aux conditions de symétrie de rotation (P2, P3, P4 et P6) et celles à leurs contrôles respectifs. Les flèches gauche et droite fournissent des valeurs dans les hémisphères gauche et droit pour M01 (flèches blanches) et M02 (flèches vertes). Les aires marquées d'une étoile (« * ») sont celles pour lesquelles une relation linéaire significative entre les PSC et l'ordre de symétrie chez les deux animaux a été trouvée. (D) PSC obtenus pour chacune des conditions de symétrie par réflexion (PM_h, PM_v et PMM) par rapport à leurs contrôles respectifs.

Discussion

Cette étude sensorielle a permis de caractériser les aires cérébrales impliquées dans le traitement de la symétrie chez le macaque et de déterminer des équivalences potentielles de ce réseau avec l'ensemble des aires observées chez l'humain. Dans un premier temps, la reproduction d'un protocole expérimentale utilisant des stimuli symétriques par rotation chez l'humain (Kohler et al. 2016) a permis la comparaison directe entre les deux espèces de primates. Dans un second temps, une deuxième expérience présentant cette fois-ci des stimuli symétriques par réflexion a permis d'évaluer les potentielles similarités de réseau supportant les différents types de symétries. Au sein des aires définies sur la base d'une précédente expérience de cartographie rétinotopique indépendante, j'ai pu mettre en évidence que les aires V2, V3, V4 et V3A avaient des réponses significativement sélectives à la symétrie (voir Figures 26 et 28). D'autres réponses sélectives ont également été observées au-delà de l'aire V4, dans une aire identifiée à l'aide d'un atlas (Janssens et al. 2014) correspondant à V4A (voir Figure 31). De façon intéressante, un traitement corticale similaire semble s'opérer pour les deux types de symétrie, comme le suggère l'observation des réseaux de traitement de la symétrie par rotation et de la symétrie par réflexion. D'une part, il a été observé que la symétrie par rotation évoquait des réponses paramétriques à l'ordre de symétrie (n rotations) dans les aires V3, V4 et PITd semblables aux observations faites chez l'humain (Kohler et al. 2016). D'autre part, nous observons aussi des réponses plus élevées pour la symétrie par réflexion autour de deux axes plutôt qu'un (horizontal) au sein des aires V3, V4 et V3A. Il a également été mis en évidence des activations plus élevées pour la symétrie par réflexion autour de deux axes (PMM) que pour la symétrie de rotation d'ordre 2 (P2) dans les aires V3, V4, V3A et PITd. L'ensemble de ces résultats suggère un certain nombre d'implications qui seront discutées ci-dessous.

Rappelons qu'à ce jour, une seule autre étude d'IRMf a exploré les réponses à la symétrie chez les macaques en utilisant des motifs de symétrie de réflexion définis par des nuages de points aléatoires (Sasaki et al. 2005). Les auteurs ont observé des activations significatives restreintes aux aires V4d et V3A au sein d'un réseau beaucoup moins étendu en comparaison de celui observé chez l'humain à partir du même protocole expérimental. D'après ces observations, ils ont conclu que le traitement de la symétrie est généralement plus faible chez les singes que chez les humains. Comme évoqué précédemment, bien que des réponses sélectives à la symétrie ont été observées dans les aires V4 et V3A, le réseau mis à jour dans notre étude semble beaucoup plus vaste et rejoint le réseau cortical observé chez l'humain dans les mêmes conditions

expérimentales (Kohler et al. 2016). Mes résultats tendent vers une interprétation différente de celle de Sasaki et al., en suggérant que le traitement de la symétrie pourrait être similaire entre les deux espèces de primates, du moins lorsque la symétrie est intégrée dans des textures régulières comme celles utilisées ici. Cette caractéristique texturale des stimuli utilisés est une différence notable avec les stimuli employés dans l'autre étude. En effet, l'observation d'activations plus étendues est peu susceptible d'être attribuée à une amélioration de la sensibilité du signal puisque j'ai utilisé des mesures BOLD standards à 3 Teslas alors que (Sasaki et al. 2005) ont utilisé des agents de contraste ou une IRMf à haut champ (7 Teslas). Ces résultats sont alors plus probablement dû à l'utilisation de textures dans lesquelles des motifs symétriques étaient répétés dans de petits réseaux unitaires par rapport à l'utilisation de motif en points aléatoires pour une symétrie par réflexion globale autour des méridiens verticaux et/ou horizontaux dans l'étude de Sasaki et al. Aux vues du types de stimuli employés dans leur étude, une hypothèse pourrait suggérer que la perception de la symétrie sur des plus large champs nécessiterait un traitement plus complexe. Cela suppose notamment de faire correspondre les informations visuelles perçues de chaque côté de l'axe de symétrie au sein de champs visuels plus grand et nécessiterait un potentiel dialogue entre les deux hémisphères. Ce traitement impliquerait des ressources neuronales plus importantes qui ne serait pas exploitables chez le PNH contrairement à l'humain.

De façon intéressante, les réponses BOLD observées pour les motifs de rotation et de symétrie par réflexion étaient cohérentes dans l'aire V2 (t-scores > 3) mais marginales au sein de V1. L'absence de réponse sélective pour la symétrie au sein de V1 a également été observée par nos collaborateur (Kohler et al. 2016) et de façon plus générale dans différentes études chez l'humain (Sasaki et al. 2005; Keefe et al. 2018; Van Meel et al. 2019). En revanche, il n'a pas été observé de modulation paramétrique significative des réponses dans V2 avec l'ordre de symétrie de rotation (expérience 1, Figure 27-B) ni de réponses plus fortes pour la symétrie de réflexion autour de deux axes plutôt qu'un (expérience 2, Figure 29-B). Ceci suggère que chez le macaque, l'aire V2 est sensible à la symétrie par rotation et par réflexion mais que ces réponses sont moins sophistiquées que dans d'autres aires de niveau supérieur. La sensibilité accrue à la structure de l'image dans V2 s'accorde avec une précédente étude qui a mis en évidence que les réponses unicellulaires de V2, mais pas de V1, étaient sensibles aux stimuli synthétiques reproduisant les dépendances statistiques d'ordre supérieur trouvées dans les textures naturelles (Freeman et al. 2013). Chez l'humain, V2 ne s'est généralement pas révélé sensible à la symétrie, bien que l'étude de (Van Meel et al. 2019) a rapporté une élévation de

connectivité inter-hémisphérique dans cette aire lors de la perception de la symétrie. Ceci suggère une légère distinction dans le traitement de la symétrie entre les deux espèces dont le réseau débiterait à partir de l'aire V2 chez le macaque.

Dans la présente étude, les réponses à la symétrie par rotation et par réflexion se sont révélées fortes au sein de V3 conformément aux réponses observées chez l'humain pour la symétrie par rotation (Kohler et al. 2016) et par réflexion (Sasaki et al. 2005; Keefe et al. 2018; Van Meel et al. 2019). De façon similaire, V3 s'est avérée être la première aire de la hiérarchie du système visuel chez le macaque présentant des réponses paramétriques à la symétrie par rotation (Figure 27-B) comme précédemment observés chez l'humain par nos collaborateurs à partir du même protocole expérimentale (Kohler et al. 2016). Dans la deuxième expérience, nous avons également observé que les réponses de V3 étaient significativement plus élevées pour la symétrie par réflexion autour de deux axes (PMM) plutôt qu'un. De plus, les réponses V3 se sont révélées significativement plus élevées pour la symétrie par réflexion autour de deux axes (PMM) que pour la symétrie de rotation d'ordre 2 (P2 ; voir Figure 30). Ces résultats sont intéressants étant donné que le groupe de symétrie P2 est un sous-groupe du groupe PMM (voir (Kohler et Clarke 2021)). En somme, ces résultats suggèrent que chez le macaque, V3 est sensible à la quantité de symétrie (rotation et/ou réflexion). V3 reçoit des entrées visuelles depuis V1 et V2 qui se projette notamment dans V4 (Felleman, Burkhalter, et Van Essen 1997; Gegenfurtner, Kiper, et Levitt 1997). Ces observations mettent à jour l'un des rares marqueurs fonctionnelles propre de V3 le distinguant de l'aire V2. En utilisant une approche de reconstruction de source EEG chez l'humain avec les mêmes stimuli, l'étude de (Kohler et al. 2016) a également suggéré qu'étant donné les latences des réponses à la symétrie dans V3, les activations dans cette aire sont peu susceptibles de refléter des signaux rétroactifs provenant des aires corticales supérieures en aval de la voie visuelle. Ainsi, V3 pourrait constituer une étape importante pour l'intégration anticipée de la symétrie et plus généralement des formes et des textures chez les humains et les macaques (Felleman, Burkhalter, et Van Essen 1997). Comme évoqué précédemment, V3 est souvent omise dans les modèles actuels de traitement visuel le long de la voie ventrale (Riesenhuber et Poggio 2000; DiCarlo et Cox 2007). Les résultats présentés dans ce projet suggèrent qu'elle joue un rôle important dans le traitement sophistiqué des formes généralement attribué au flux ventral et appelle à son incorporation dans ce domaine au sein de futurs modèles.

Les réponses à la symétrie étaient également fortes dans l'aire visuelle V4 qui partage des propriétés déjà observées dans V3. Ce n'est pas surprenant puisque que chez le macaque, V4 est connue pour traiter les formes (pour revue (Gustavsen et Gallant 2003)) et les textures (Okazawa, Tajima, et Komatsu 2015; Arcizet, Jouffrais, et Girard 2008) (voir chapitre 1 pour plus de détail). Comme évoqué précédemment, de nombreuses similarités fonctionnelles ont été observées dans l'aire V4 entre l'humain et le singe (Roe et al. 2012). Ainsi, les résultats obtenus dans la présente étude s'accordent avec les activations IRMf observées au sein de V4 chez l'humain pour la symétrie par rotation et par réflexion (Sasaki et al. 2005; Kohler et al. 2016; Keefe et al. 2018; Van Meel et al. 2019). En somme, chez les deux espèces, V3 et V4 pourraient réaliser un traitement intermédiaire des motifs symétriques avant des traitements plus sophistiqués en aval dans les aires de la voie ventrale. En effet, des études chez l'humain ont systématiquement signalé que les aires VO1 (et VO2) et les régions sélectives aux objets comme le complexe occipital latéral (LOC) jouent un rôle important dans la perception de la symétrie (Bona et al. 2014; Kohler, Cottureau, et Norcia 2018). Les analyses dans les régions définies à partir de cartes probabilistes (Figure 31) ont mis en évidence que l'aire V4A avait des réponses significatives à la fois à la rotation et à la symétrie par réflexion (t -scores > 3). Cette aire a notamment été récemment proposée comme un homologue potentiel du VO1 humain (Arcaro et Livingstone 2017). De plus, l'aire PITd, potentiel homologue humain du LOC fortement activé par les formes (voir (Kolster et al. 2014)), a présenté des réponses paramétriques à la symétrie par rotation mais aussi des réponses plus élevées pour la symétrie par réflexion autour de deux axes (PMM) que pour la symétrie par rotation d'ordre 2 (P2).

De façon similaire aux observations faites chez l'humain dans le cadre de la symétrie par réflexion, nous observons ici des activations spécifiques et significatives pour la symétrie au sein de l'aire dorsale V3A chez le singe (Sasaki et al. 2005; Keefe et al. 2018; Van Meel et al. 2019). Les réponses pour la symétrie par réflexion étaient significativement plus élevées pour la symétrie par réflexion autour de deux axes (PMM) plutôt qu'un (horizontal) et également en comparaison avec celles pour la symétrie par rotation d'ordre 2 (P2). Conformément aux résultats obtenus par nos collaborateurs chez l'humain (Kohler et al. 2016), V3A ne présentait pas de réponses paramétriques à l'ordre de symétrie par rotation. Ce résultat suggère une distinction intéressante entre les voies ventrale et dorsale, seule la première ayant des réponses paramétriques à l'ordre de la symétrie par rotation.

De façon générale, il est considéré que la symétrie contribue aux représentations invariantes des objets (Li et al. 2013) et à l'encodage de la régularité et de la structure dans les scènes visuelles (Liu et al. 2010; Kohler et al. 2016; Kohler et Clarke 2021). De ce fait, l'observation de réponses paramétriques à la symétrie par rotation et par réflexion au sein du système visuel des deux espèces suggère que les représentations de la symétrie sont beaucoup plus riches et plus sophistiquées qu'on semblait le croire auparavant. Chez l'humain, des résultats récents ont par ailleurs suggéré que ce niveau élevé d'encodage s'étend en fait à presque toutes les combinaisons de symétries dans le plan 2D, et qu'il peut être observable tant par imagerie cérébrale que par des mesures psychophysiques (Kohler et Clarke 2021). Cette découverte d'une représentation détaillée partagée chez l'humain et le singe au sein d'aires visuelles correspondantes est d'une importance critique car elle élimine la possibilité que les réponses soient en partie causées par les préférences esthétiques humaines. Au lieu de cela, elle suggère un mécanisme sensoriel général qui pourrait être partagé entre les deux espèces de primates. Les résultats ouvrent la porte à d'autres recherches sur le rôle de la symétrie dans la perception des motifs et des textures au cours de la vision quotidienne.

L'ensemble de ses résultats ont apportés de nombreuses conclusions qui laissent supposer un certain nombre de perspectives envisageables. Comme nous le développerons dans le dernier chapitre de cette thèse, ces observations méritent d'être renforcées notamment en établissant le lien entre les données sensorielles collectées et des données comportementales. D'autres pistes peuvent également être explorées à la fois d'un point de vue analytique (explorations des données acquises) mais aussi en explorant d'autres approches techniques ou d'autres modèles animaux.

Figures Supplémentaires

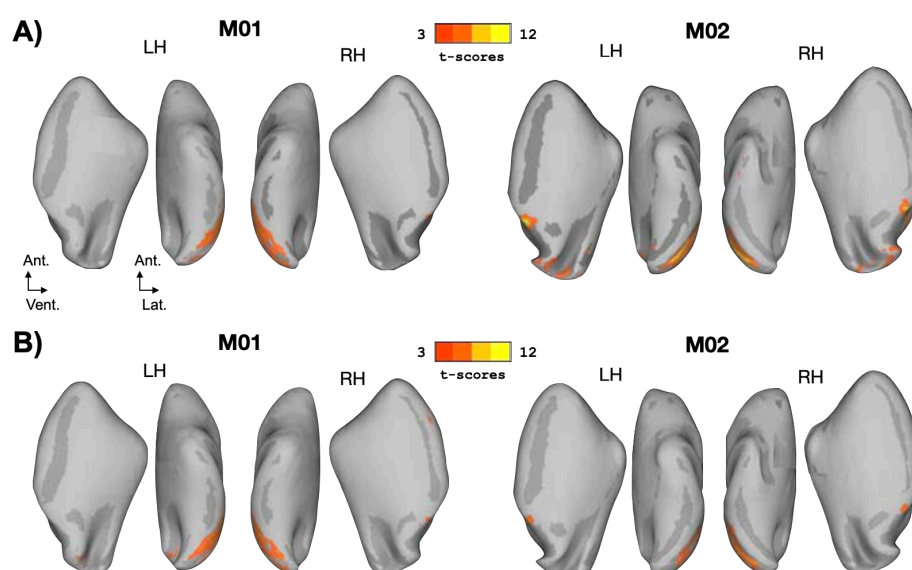


Figure supplémentaire 1 - Vues médiale et ventrale des activations obtenues pour les symétries par rotation (panneau A) et par réflexion (panneau B). Les données ont été seuillées à une valeur $p < 10^{-3}$ (non corrigée). Ant. : antérieur. Vent. : ventral. Lat. : latéral. LH : hémisphère gauche. RH : hémisphère droit. Voir les figures 2-A et 4-A pour plus de détails.

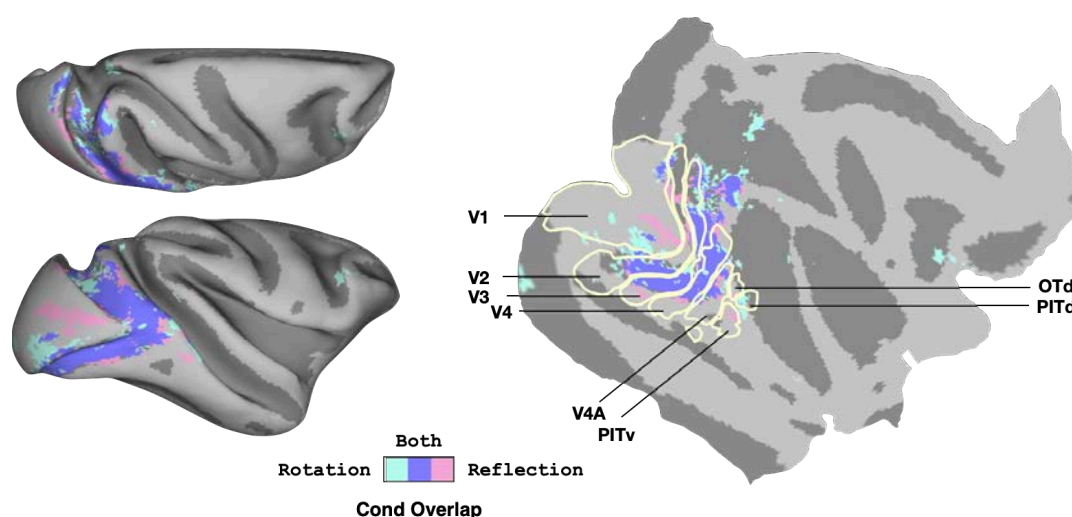


Figure supplémentaire 2 - Cartes de recouvrement entre les résultats de la première (symétrie par rotation) et de la deuxième (symétrie par réflexion) expériences. Les données ont été projetées sur l'hémisphère droit du modèle F99. Les frontières des ROIs (en jaune clair) ont été définies à partir des cartes de probabilité décrites dans (Janssens et al. 2014). Les nœuds où des effets significatifs ont été trouvés dans au moins 3 hémisphères pour la première, la deuxième et les deux expériences sont respectivement indiqués en cyan, rose et violet.

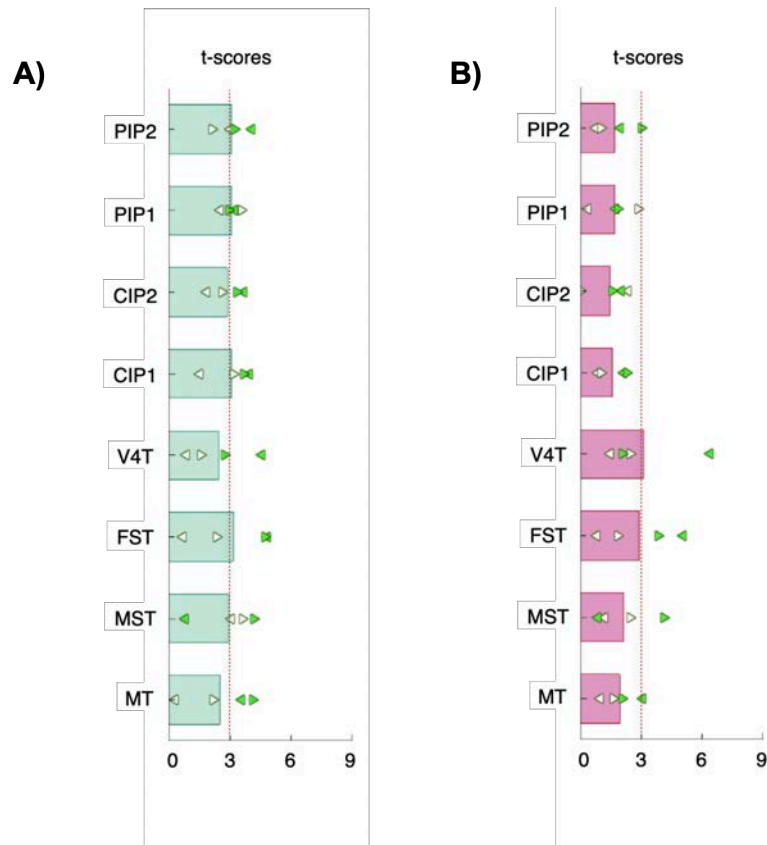


Figure supplémentaire 3 - Réponses de symétrie dans les aires satellites des clusters MT (V4t, MT, FST et MSTv) et PIP (CIP1/2 et PIP1/2). (A) T-scores pour la symétrie de rotation par rapport aux conditions contrôles (expérience 1). Voir la figure 2-B pour plus de détails. (B) T-scores pour la symétrie par réflexion par rapport aux conditions de contrôle (expérience 2). Voir la figure 26-B pour plus de détails

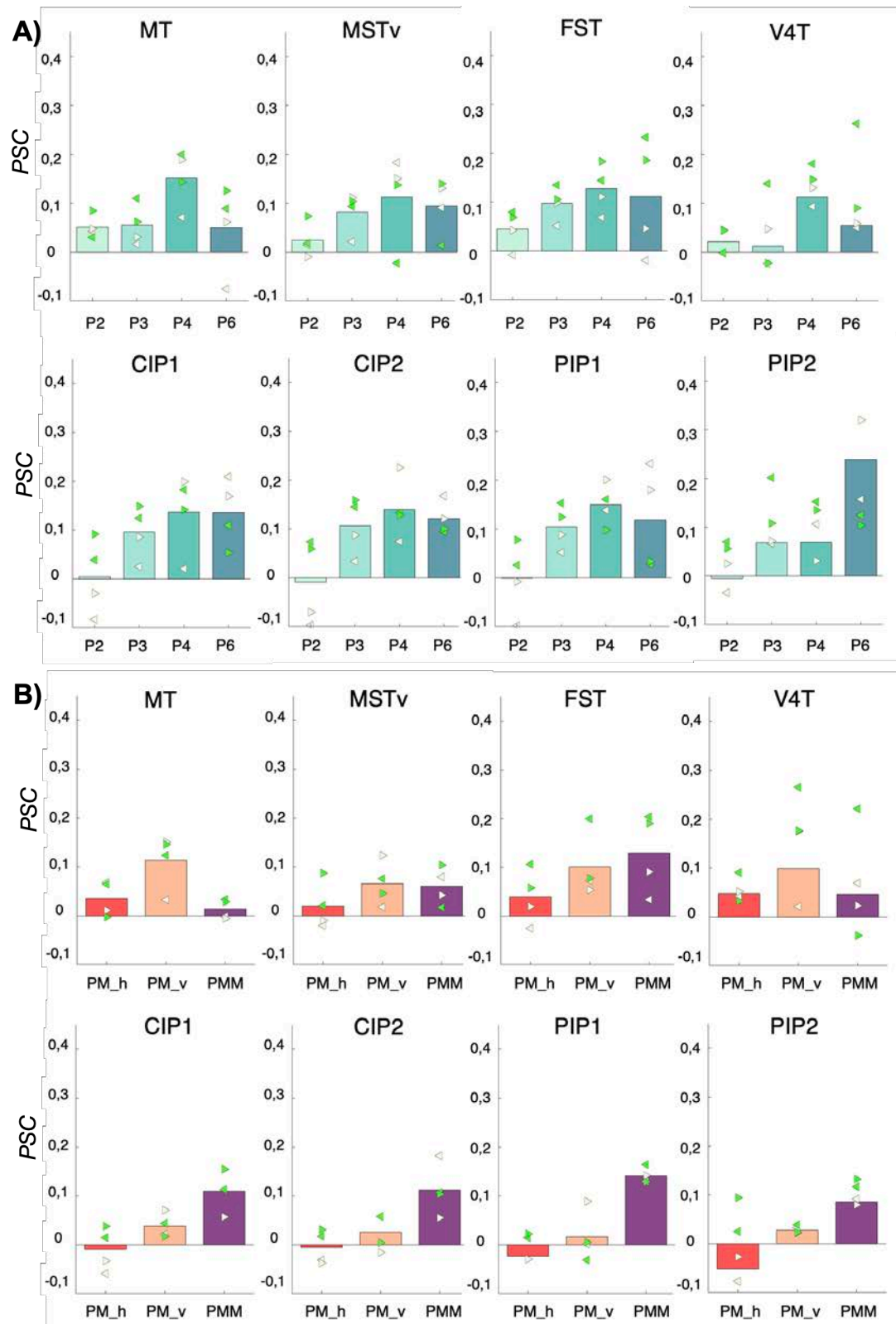


Figure supplémentaire 4 - Effets de la symétrie au sein des aires satellites des clusters MT (V4t, MT, FST et MSTv) et PIP (CIP1/2 et PIP1/2). (A) Pourcentages de changements de signal (PSC) obtenus pour chacune des conditions de symétrie par rotation (P2, P3, P4 et P6) par rapport à leurs contrôles respectifs. Voir la figure 27-B pour plus de détails. (B) Pourcentages de changements de signal (PSC) obtenus pour chacune des conditions de symétrie de réflexion (PM_v, PM_h et PMM) par rapport à leurs contrôles respectifs. Voir la figure 29-B pour plus de détails.

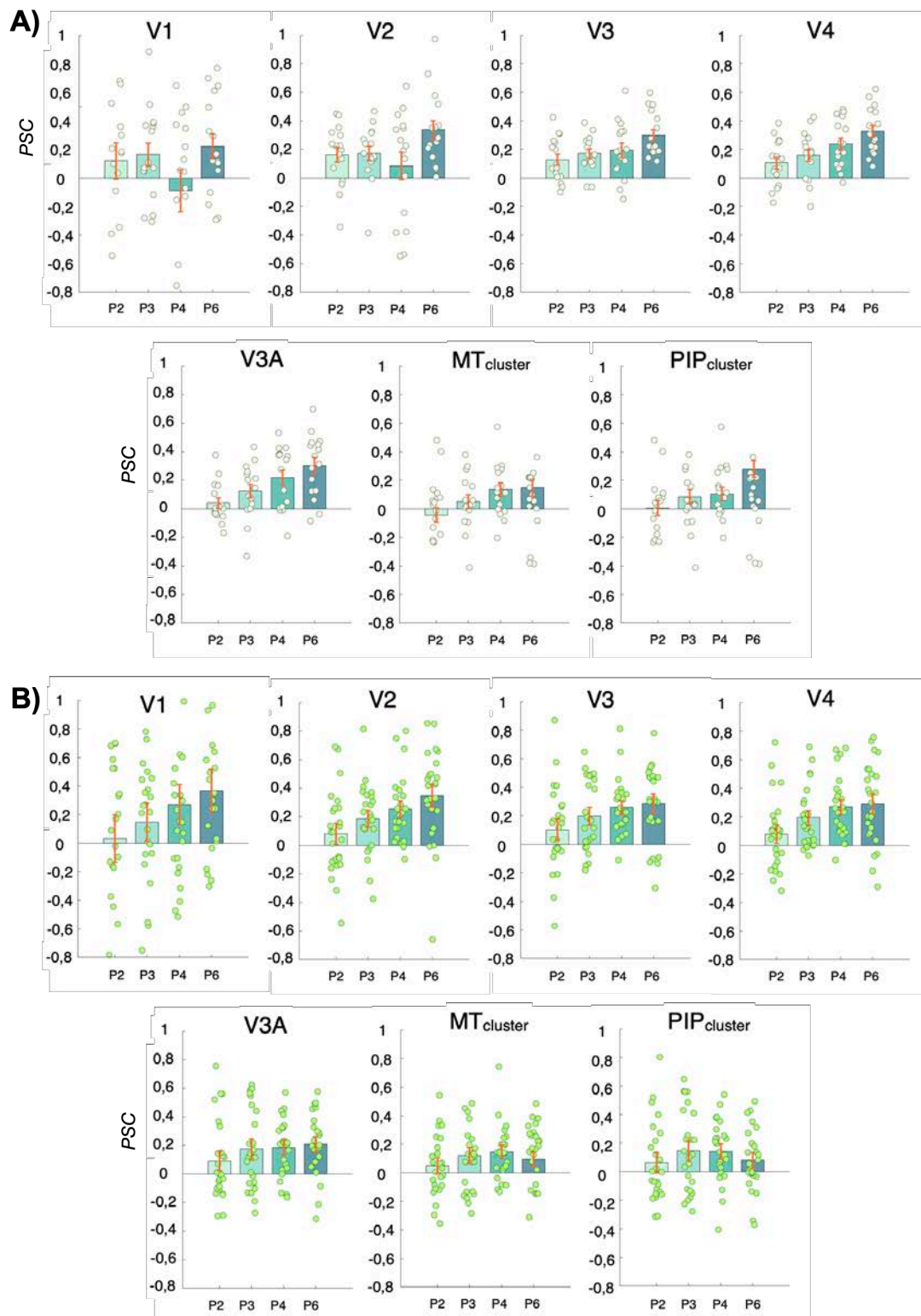


Figure suppl mentaire 5 - Effets de l'ordre de sym trie par rotation sur les r ponses BOLD chez les singes M01 (A) et M02 (B). Pourcentages de changements de signal (PSC) entre les r ponses aux conditions de sym trie par rotation (P2, P3, P4 et P6) et celles   leurs contr les respectifs. Les donn es sont pr sent es dans les aires r tinotopiques (V1, V2, V3, V3A et V4) et dans les clusters MT et PIP. Chaque point de donn es circulaire correspond au PSC mesur  dans une s rie. Pour chaque ordre de sym trie par rotation, la barre rouge donne les erreurs standard de la moyenne entre les analyses (s.e.m., $n = 16$ pour M01 et $n = 25$ pour M02).

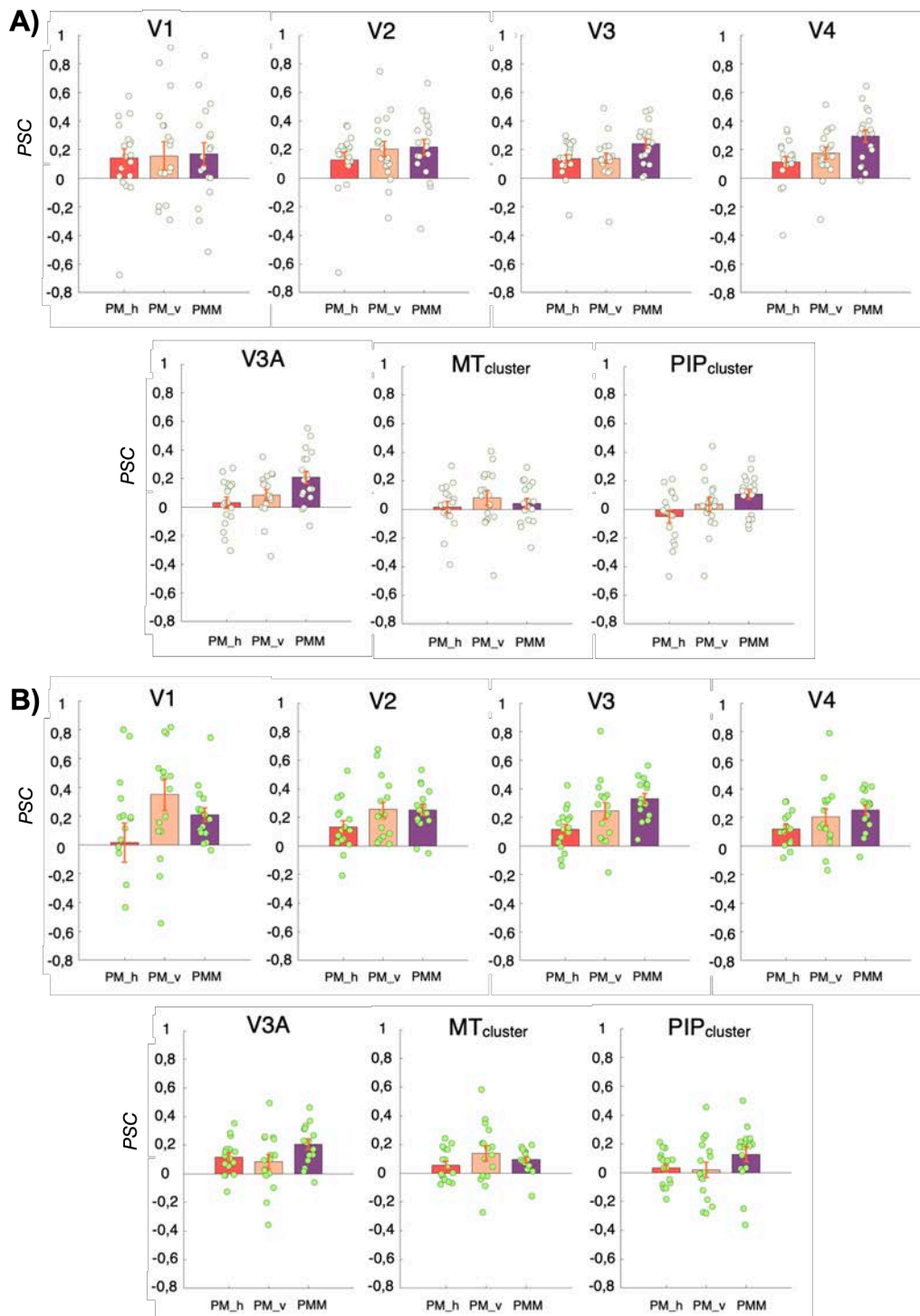


Figure suppl mentaire 6 - Effets des diff rentes conditions de sym trie par r flexion sur les r ponses BOLD chez le singe M01 (A) et M02 (B). Pourcentages de changements de signal (PSC) obtenus pour chacune des conditions de sym trie par r flexion (PM_h, PM_v et PMM) par rapport   leurs contr les respectifs. Les donn es sont pr sent es dans les aires r tinotopiques (V1, V2, V3, V3A et V4) et dans les clusters MT et PIP. Chaque point de donn es circulaire correspond   la PSC mesur e dans une s rie. Pour chaque condition, la barre rouge donne les erreurs standard de la moyenne entre les analyses (s.e.m., $n = 18$ pour M01 et $n = 16$ pour M02).

ROI	Sujet	Équation	Variance expliquée (%)
V3	M01	$PSC = 0,042x + 0,039$	0,970
	M02	$PSC = 0,043x + 0,047$	0,835
V4	M01	$PSC = 0,055x - 0,002$	0,938
	M02	$PSC = 0,049x + 0,021$	0,754
PITd	M01	$PSC = 0,033x - 0,059$	0,727
	M02	$PSC = 0,048x - 0,067$	0,787

Tableau supplémentaire 1 - Équations linéaires entre la PSC et l'ordre de symétrie par rotation dans les aires visuelles pour lesquels nous avons trouvé un effet linéaire significatif (valeur $p < 0,05$) chez les deux singes. Aucun des coefficients associés n'avait d'intervalle de confiance incluant 0. Nous fournissons également les variances de PSC moyen expliquées par les modèles (colonne de droite).

Chapitre 5 – Projet d’ouverture : la perception des visages chez le primate non-humain

« *Nous finissons toujours par avoir le visage de nos vérités.* »

Le mythe de Sisyphe – **Albert Camus**

Introduction générale au traitement des visages

Ce projet, s’inscrit dans le cadre du traitement des configurations spatiales qui sont inhérentes au traitement des visages. Bien qu’il ne soit pas au cœur de ce chapitre, nous remarquerons tout de même un lien étroit entre symétrie et visage, celle-ci étant une propriété géométrique essentielle aux visages agissant à la fois comme un marqueur qualitatif lors la sélection d’un partenaire mais aussi comme un repère efficace pour la perception de l’orientation du visage (pour revue ([Ramírez 2018](#))).

Au cours des dernières décennies, la perception des visages s’est fermement établie comme un domaine majeur de la recherche en vision, entraînant des avancées significatives dans notre compréhension aux niveaux conceptuel, informatique, neuropsychologique, neuroscientifique, développemental et comportemental. Les diverses observations apportées par cette large variété de sous-domaines ont mené à une vaste étendue de connaissances sur le traitement des visages qu’il est difficile de retranscrire dans sa globalité. Dans cette optique, nous nous en tiendrons ici à un résumé succinct des connaissances établies dans ce domaine. Nous aborderons tout d’abord les propriétés générales des visages en tant que stimuli visuels particuliers et omniprésents de l’environnement humain dont sommes reconnus comme expert de leurs traitements. Puis, nous parlerons du réseau neuronal dédié au traitement des visages chez l’humain et plus particulièrement de son identification par IRMf. Par la suite, nous discuterons des connaissances actuelles du traitement des visages chez le modèle macaque et des débats portant sur les homologues et les différences corticales ainsi que comportementales qui ont pu être établies. Enfin, nous aborderons le contexte dans lequel s’inscrit cette étude et les réponses qu’il tend à apporter grâce à l’utilisation d’une nouvelle approche en IRMf.

1. Les multi-facettes du visage

Les visages sont des stimuli visuels fréquents et familiers au sein de notre environnement. Ils représentent généralement le premier type d'information visuelle disponible pour l'identification des individus qui nous entoure et demeure visible en permanence à travers presque tous les types d'interaction. Nous comptons sur le visage pour reconnaître l'infinité d'individus que nous rencontrons au cours de notre vie, se faisant l'élément fondamental de notre perception sociale (Adams et al. 2010). Son importance émerge très rapidement dans la vie humaine puisque quelques minutes seulement après la naissance, un nourrisson sera plus attentif aux stimuli de type visage par rapport à des stimuli non faciaux (Johnson et al. 1991). Il n'en demeure pas moins que les visages sont des stimuli complexes, se présentant dans une gamme remarquable de variations de forme et de taille, composés de multiples éléments comme les yeux, le nez, la bouche, etc. (Sheehan et Nachman 2014). Notre sensibilité aux visages a suscité un grand intérêt au sein de la communauté scientifique dans de vastes domaines de recherche impliquant diverses approches et techniques qui ont conduit à des progrès rapides dans notre compréhension de la façon dont nous percevons et traitons ces stimuli particuliers. Mais cet attrait pour les visages n'est pas exclusif aux domaines scientifiques puisque que nous y sommes massivement exposés au travers des médias (télévision, cinéma, magazines) et du monde des arts. Notre sensibilité aux visages nous a également rendu sensible aux motifs qui leur sont proches (phénomène de paréidolie ; pour revue voir (Palmer et Clifford 2020)) que l'on peut observer dans notre environnement à travers des objets du quotidien ou encore lorsque nous levons la tête vers les nuages (voir Figure 32).



Figure 32 - Exemples de la façon dont l'esprit humain perçoit facilement les visages dans des arrangements aléatoires d'objets.

Chez l'humain, les visages comptent parmi les stimuli visuels les plus importants notamment dans le contexte social (Adams et al. 2010; Haxby et Ida Gobbini 2007; Zhu, Kou, et Bi 2019). Dans notre quotidien, nous observons les visages d'autrui de manière compulsive dans le but

de récolter un maximum d'information sur les processus de pensée interne (l'état émotionnel) des individus qui nous entourent et de prédire leurs comportements. En effet, les visages sont le reflet d'une palette d'informations particulières se faisant le vecteur d'une large gamme de composants (Leopold et Rhodes 2010).

Parmi eux, on va retrouver en premier lieu l'*identité* qui sera portée par les mécanismes de reconnaissance de l'identité faciale soit, lorsqu'un individu en identifie un autre en fonction de ses caractéristiques faciales individuelles propres et distinctes. Cette capacité peut être considérée comme le pinacle de la performance visuelle humaine. En effet, la configuration de base de tous les visages reste la même : deux yeux au-dessus d'un nez et d'une bouche (appelée aussi configuration de premier ordre). Cette configuration de premier ordre va nous permettre de détecter la présence d'un visage mais ne sera pas suffisante à son identification. Pour cela, la reconnaissance de l'identité va se baser sur la perception d'aspects de la structure faciale qui sont invariants à travers les changements d'expression et d'autres mouvements des yeux ou de la bouche. Il nous faut alors discerner des écarts subtils (appelée configurations de second ordre) par rapport à cette configuration globale pour réussir cette identification (Piepers et Robbins 2012). La reconnaissance de l'identité faciale est un mécanisme très efficace, impliquant une intégration parallèle d'informations sur l'ensemble du visage (Farah et al. 1998; Cabeza et Kato 2000).

Ce mécanisme se fait de manière précise, rapide et quasi automatique (Ramon, Caharel, et Rossion 2011; Barragan-Jason et al. 2013; Yan, Young, et Andrews 2017). Il est également résistant à des conditions de présentation dégradées nous permettant par exemple dans une certaine mesure de reconnaître un visage flou (Bachmann 1991; Burton et al. 1999; Bhatia et al. 1995). Néanmoins, d'autres conditions semblent perturber nos facultés de reconnaissance, en témoignent les difficultés que nous expérimentons face à l'occlusion partielle des visages que nous croisons depuis la généralisation du port du masque (Freud et al. 2020; Carragher et Hancock 2020). L'humain possède néanmoins une grande capacité de mémorisation des visages dans une proportion quasi illimitée à court et long terme (Bahrick, Bahrick, et Wittlinger 1975). L'ensemble de ces facultés font de nous des experts de la reconnaissance de l'identité faciale (Young et Burton 2018) qui semble reposer sur des aires spécialisées au sein de notre cerveau que nous aborderont dans la prochaine section (voir page 134).

Les visages se font aussi le miroir des *émotions* et de l'*attention* portées par un individu. En effet, la communication des émotions humaines passe par des mises en forme stéréotypées des éléments du visage. La sophistication de la musculature faciale contribue à un large répertoire d'expressions comme l'affichage des dents, le froncement des sourcils et la fermeture des yeux, qui pour certaines sont uniquement humaines et d'autres non (Darwin 1872). De manière réciproque, l'apparition d'une expression émotionnelle peut influencer directement l'état émotionnel propre d'un observateur (Song, Wei, et Ke 2019). Notamment l'apparence des yeux qui est un élément particulièrement saillant et constitue un signal émotionnel important en renseignant de surcroît l'état attentionnel d'un individu (niveau d'engagement, intentions ou centre d'intérêt). En outre, la direction de l'attention peut être traduite soit par la position de la tête, soit par l'orientation du visage, mais repose également sur la position du regard. Cet aspect de la perception du visage est particulièrement bien développé chez l'humain du fait que la sclérotique de l'œil est plus visible que chez les autres primates (Kobayashi et Kohshima 1997). Le regard est également une composante essentielle mis en jeu lors d'interactions sociales qui permet de traduire les comportements anormaux de certaines pathologies neuropsychologiques comme l'autisme dans laquelle les patients évitent généralement de regarder d'autres individus dans les yeux (Grice et al. 2005; Gillespie-Lynch et al. 2013). Émotions, regard et attention transmettent des informations qui changent rapidement et qui sont capturées à travers les mécanismes de perception des visages (Schmidtman et al. 2020).

Enfin, les visages jouent un rôle important dans l'*attirance* sexuelle humaine qui semble être liée à la perception globale moyenne de ceux-ci, à leurs symétries et au dimorphisme sexuel à savoir, masculinité des visages masculins et féminité des visages féminins (Peters, Rhodes, et Simmons 2007). Il apparaît notamment que la symétrie faciale joue un rôle dans le choix du partenaire qui est soutenue par une sensibilité aux asymétries et aux symétries incluses dans les visages (Rhodes et al. 1998; 2005). En outre, les visages symétriques génèrent une attirance plus importante (Little et Jones 2003) et sont interprétés comme un gage de qualité du partenaire traduisant santé et intellect (Rhodes et al. 2001; Zebrowitz et Rhodes 2004). De par son possible rôle comme signal de la qualité du partenaire, la préférence des caractères symétriques et dimorphiques des visages pourrait avoir été sexuellement sélectionnée au cours de l'évolution (Rhodes 2006). Il apparaît également que les variations subtiles de la coloration du visage affectent le niveau de santé perçue chez un individu et jouent de ce fait un rôle dans l'attractivité (Stephen et al. 2009).

En résumé les visages véhiculent une grande variété d'attributs comme l'identité, les émotions, l'attractivité, l'état mental et l'attention mais également d'autres composants comme les traits de personnalité, le sexe et l'âge d'un individu. Notre système de perception des visages doit alors être en mesure de capturer à la fois les aspects invariants d'un visage propre à son identité et les aspects changeants qui facilitent la communication sociale. De ce fait, la représentation de l'identité doit être relativement indépendante de la représentation des aspects changeants d'un visage pour ne pas, par exemple, faussement interpréter un mouvement lié à la parole comme un changement d'identité. Pour cela, un certain nombre de stratégies cognitives vont devoir s'accorder pour soutenir la finesse de ces analyses. Un modèle cognitif a notamment suggéré qu'il existait une distinction entre les processus impliqués dans la reconnaissance de l'identité et ceux impliqués dans la reconnaissance de l'expression et des mouvements de la bouche liés à la parole (voir Figure 33 pour plus de détail ; (Bruce et Young 1986)). Cette distinction a pu être renforcée par un certain nombre d'études comportementales qui ont montré que la reconnaissance de l'identité et de l'expression semble se dérouler de manière assez indépendante. Sur la base de ce modèle, la reconnaissance de l'identité faciale serait portée par une unité de traitement d'un code structural permettant de discerner un individu d'un autre. Des hypothèses plus récentes ont permis d'éclaircir le rôle de ce code structural dans la reconnaissance des visages.

Ainsi, une vaste littérature de recherche portant sur le traitement du visage a suggéré qu'un visage ne serait pas perçu comme un ensemble de caractéristiques discrètes (par exemple, les yeux, le nez et la bouche) mais comme un ensemble d'éléments formant un « tout » (Piepers et Robbins 2012). Le visage entier émerge de ses parties individuelles traduisant la somme d'une multitude de petits détails visualisés dans une succession si rapide que nous semblons tous les percevoir d'un seul coup d'œil (Galton 1879). Cette caractéristique clé de la reconnaissance du visage humain appelée perception **holistique** distingue la reconnaissance faciale par rapport à la nature basée sur les parties du traitement des objets (pour revue (Tanaka et Farah 1993; Tanaka et Simonyi 2016)). Des études comportementales composées de nombreux et divers paradigmes expérimentaux ont été utilisées pour fournir des preuves de ce traitement holistique.

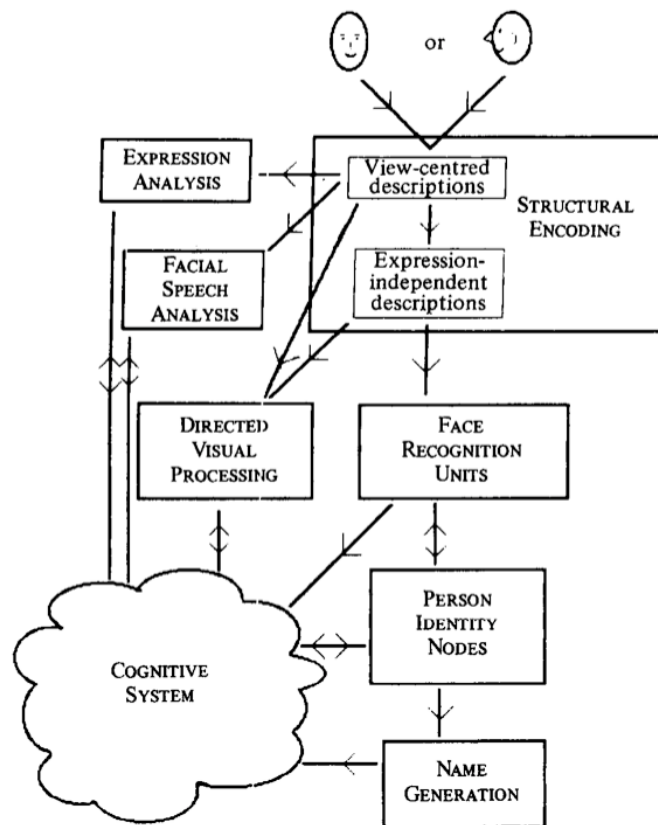


Figure 33 - Modèle Fonctionnel de la reconnaissance des visages. Dans ce modèle, les processus de codage structurel fournissent des descriptions adaptées à l'analyse de la parole faciale, à l'analyse de l'expression et aux unités de reconnaissance faciale. La reconnaissance des visages familiers implique une correspondance entre les produits du codage structurel et les codes structurels précédemment stockés décrivant l'apparence des visages familiers, conservés dans des unités de reconnaissance faciale. Les codes sémantiques spécifiques à l'identité sont ensuite accessibles à partir des nœuds d'identité de personne, et par la suite les codes de nom sont récupérés. Il est également proposé que le système cognitif joue un rôle actif pour décider si la correspondance initiale est suffisamment proche pour indiquer une véritable reconnaissance ou simplement une « ressemblance » ; plusieurs facteurs sont considérés comme influençant ces décisions. D'après (Bruce et Young 1986).

Parmi les plus emblématiques, on retrouve « **l'effet d'inversion** » qui s'est imposé comme une preuve robuste que nous percevons les informations du visage beaucoup moins précisément pour des visages inversés que des visages à l'endroit (voir Figure 34). Ainsi, l'étude originale de (Yin 1969) a permis de mettre en évidence que la reconnaissance des visages était altérée de manière disproportionnée lorsque les images étaient présentées à l'envers par rapport à la reconnaissance d'autres objets inversés. L'inversion va augmenter le temps nécessaire pour discriminer deux visages mais également le temps nécessaire pour détecter un visage entier. D'un point de vue psychophysique, l'effet d'inversion du visage est un phénomène frappant car les visages droits et inversés sont équivalents dans leurs propriétés visuelles de bas niveau (par exemple, la luminance, la fréquence spatiale, le contraste) (Willenbockel et al. 2010). En effet,

l'inversion perturbe le traitement des relations spatiales entre les éléments d'un visage, tout en préservant largement l'analyse des éléments locaux. Néanmoins, ce paradigme d'inversion est limité dans le sens où la perturbation des processus holistiques est inférée par l'inversion mais les processus holistiques ne sont pas directement manipulés.

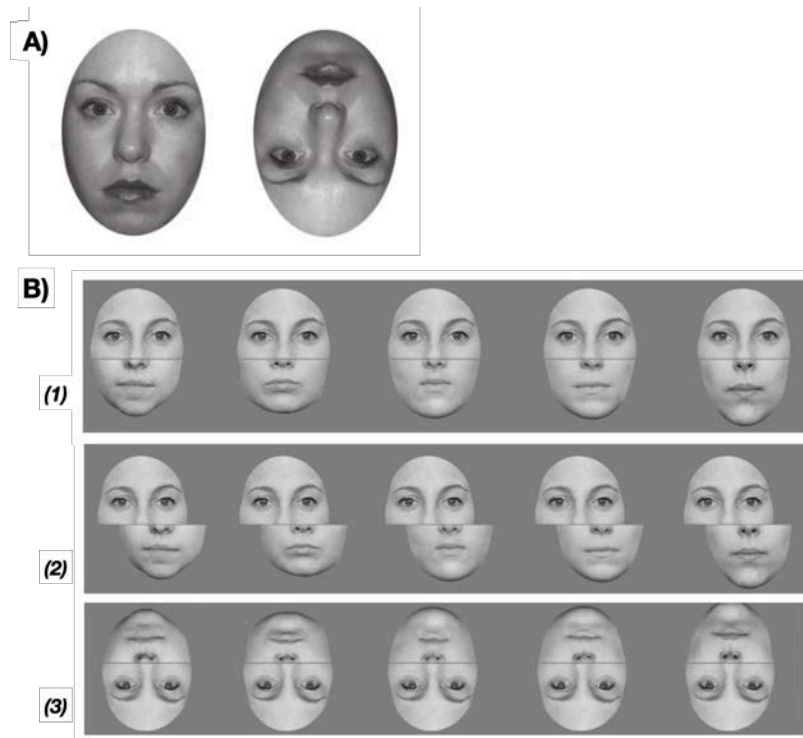


Figure 34 - Signature du traitement holistique des visages dans différents paradigmes. (A) Effet d'inversion. L'image de gauche se retrouve inversée à droite dont il sera alors plus difficile de juger de sa similarité. D'après (Hoehl et Peykarjou 2012). (B) (1) L'illusion du visage composite. Les 5 moitiés supérieures (au-dessus de la ligne fine) sont physiquement identiques. Pourtant, lorsqu'elles sont alignées avec des moitiés inférieures distinctes (toutes d'identités de visage différentes, d'expression neutre, prises dans les mêmes conditions d'éclairage), elles sont perçues comme étant différentes. (2) La désillusion du visage composite. Les 5 moitiés supérieures (au-dessus de la ligne fine) sont physiquement identiques. Si les moitiés inférieures diffèrent mais sont spatialement désalignées avec les moitiés supérieures, on n'a aucune difficulté à percevoir les moitiés de face supérieures comme étant identiques. (3) La désillusion face composite inversée. C'est la même figure que la figure 1, mais les faces ont été inversées verticalement. Les 5 moitiés du haut du visage (ici en bas de l'image, en dessous de la ligne fine) sont physiquement identiques et ne sont plus perçues comme étant différentes. D'après (Rossion 2013).

D'autres preuves ont permis de mettre en évidence que nous utilisons une stratégie holistique lors du traitement de l'identité des visages dont on retrouve **l'effet composite** et **l'effet partie-tout** (*whole-part*). Dans le premier cas, les sujets doivent décider si les moitiés supérieures de visages sont identiques (Goffaux et Rossion 2006; McKone 2008). Comme vous le constaterez en observant la Figure 34-B (1), il est bien plus difficile de déterminer si les parties supérieures



des visages présentés sont identiques lorsque qu'elles sont associées à des moitiés inférieures différentes. En revanche, si les moitiés sont spatialement désalignées des moitiés supérieures, alors nous n'éprouvons plus de difficulté à percevoir les moitiés supérieures des visages comme étant identiques (Figure 34-B (2)). Cela nous indique que la perception de l'identité des traits dans une moitié d'un visage est modifiée par un contexte de visage entier (pour revue (Rossion 2013)). À l'inverse, lorsque ces mêmes visages recomposés (parties supérieures identiques, parties inférieures différentes) sont présentés de façon inversée, il nous est plus facile de caractériser la similarité des parties hautes du visage (voir Figure 34-B (3)). Cette fois-ci, les images étant présentées à l'envers, il apparaît que nous n'utilisons plus de stratégie holistique pour le traitement des visages mais bien un traitement analytique basé sur les parties (*part-based*) qui nous permet de distinguer chacun des éléments composant les visages bien que la perception du visage individuel dans son ensemble soit altérée par l'inversion. L'effet partie-tout va quant à lui traduire la difficulté des individus à reconnaître des visages familiers à partir de traits isolés. En résumé, l'effet composite et l'effet partie-tout suggèrent que les caractéristiques vues dans un contexte de visage entier sont représentées dans un ensemble plutôt que d'être intégrées et traitées indépendamment les unes des autres. Les résultats démontrent l'importance des informations de configuration dans la perception du visage et qu'elles ne sont correctement perçues que dans les visages droits (Young, Hellawell, et Hay 1987). Ces observations sont également relayées par des études unitaires de neurophysiologie (Tsao 2006; Freiwald, Tsao, et Livingstone 2009) et de neuroimagerie (Goffaux et al. 2009; Gao, Gentile, et Rossion 2018).

Comment ces processus neurocognitifs vont-ils émerger au sein du cortex ? Par quels mécanismes le traitement et la reconnaissance des visages vont-ils se mettre en place chez l'humain ? À ce jour, la trajectoire développementale de la perception du visage demeure partiellement comprise. Les nouveau-nés présentent une sensibilité pour les formes ressemblant à des visages (pour une revue voir (Simion et Giorgio 2015)). Ils développent également une préférence pour le visage de leur mère quelques jours après la naissance (Pascalis et al. 1995) et seraient capables de discriminer ou d'imiter certaines expressions faciales simples dans les heures qui suivent la naissance (Meltzoff et Moore 1983). Les mécanismes impliqués dans le traitement des visages seraient programmés au cours de la première année de vie de par l'exposition répétée aux visages et les capacités de reconnaissance faciale se verraient, quant à elles, augmentées au cours de l'enfance et de l'adolescence. Néanmoins, la base de cette

amélioration reste controversée et deux courants de pensées s'opposent. Certaines études affirment que la sensibilité à la configuration de second ordre s'améliore tout au long de l'enfance (Mondloch et al. 2003) et d'autres l'attribuent au développement des compétences générales du domaine de l'attention et des fonctions exécutives (Crookes et McKone 2009; McKone, Crookes, et Kanwisher 2009).

En outre, notre capacité à identifier des visages est inextricablement liée à l'expérience que nous acquérons au fur et à mesure des nombreuses expositions qui vont façonner notre expertise. On peut définir la collection de visages rencontrés par un individu au quotidien comme un **régime de visage** (*Face Diet*) dont la richesse va modeler le type spécifique d'expertise que l'on possède pour ce stimulus particulier (Rhodes et al. 2003). En effet, il a pu être démontré qu'un régime pauvre en visage comme ceux que l'on observe dans certaines régions dépeuplées peut engendrer une réduction des capacités d'identification faciale (Balas et Saville 2017). La faible motivation sociale rencontrée dans les troubles du spectre autistique qui limite les rencontres avec des visages va aussi mener à des capacités de reconnaissance faciale amoindries (Oruc, Shafai, et Iarocci 2018). Enfin, il a également été observé une réduction marquée dans la capacité à discriminer et à se souvenir des visages des ethnies qui sont peu présentes dans le régime de visage par rapport aux visages des ethnies couramment rencontrées (Meissner et Brigham 2001). En ce sens, on observe aussi un certain effet du degré de familiarité des visages rencontrés qui semble améliorer la reconnaissance faciale dans une certaine mesure (pour revue (Johnston et Edmonds 2009))

En somme, la reconnaissance de l'identité faciale chez l'humain est un mécanisme complexe aux multiples facettes qui dépend à la fois de composantes physiques, sociales et de l'expérience propre à chaque individu. Les systèmes neuronaux qui interviennent dans ce mécanisme sont au cœur de nombreuses études et débats dans l'objectif de comprendre dans quelles mesures les différents aspects cognitifs de la reconnaissance du visage sont médiés par des représentations neuronales distinctes. Nous développerons une partie de ces observations au cours de la prochaine section.

2. Le réseau neuronal humain du traitement des visages

De nombreuses études comportementales ont suggéré l'existence de mécanismes spécifiques au domaine du traitement des visages (pour revue (Kanwisher 2000)). Par exemple, comme évoqué précédemment, l'effet d'inversion va perturber la reconnaissance faciale dans une plus grande proportion que la reconnaissance des objets. Un autre exemple en est que la discrimination des différentes parties d'un visage est plus précise lorsque le visage entier est présenté du fait de la stratégie holistique employée, alors que cet avantage n'est pas retrouvé pour les parties d'une maison ou d'un visage brouillé ou inversé (Tanaka et Farah 1993). L'existence de ce traitement holistique spécifique au traitement des visages a donc évoqué l'implication de mécanismes spéciaux qui ne seraient pas impliqués dans la reconnaissance d'objets. La preuve la plus solide de l'existence de ces mécanismes a été apportée par les études neuropsychologiques menées chez des patients atteints de lésions cérébrales localisées. Ceux-ci présentaient une capacité altérée à reconnaître des visages familiers bien qu'ils soient en mesure de reconnaître d'autres objets. On parle alors de prosopagnosie (Hecaen et Angelergues 1962; Ellis et Florence 1990). Ce syndrome a été associé à des lésions du cortex occipito-temporal ventral (*ventro-occipito-temporal cortex* ; VOTC) qui sont généralement bilatérales bien que certains cas documentés aient été rapportés à la suite de lésions unilatérales droites. D'autres preuves d'un système neuronal spécialisé dans le traitement des visages sont venues compléter ces observations par le biais des enregistrements unitaires chez le PNH qui ont permis d'identifier des neurones dans le sillon temporal supérieur et le cortex temporal inférieur (*Infero-Temporal cortex* ; IT) qui répondaient sélectivement aux visages (Perrett et al. 1984; Robert Desimone 1991; C. G. Gross 1992). Ceux-ci ont laissé supposer l'existence de groupes de neurones similaires sélectifs aux visages dans des régions homologues au cerveau humain bien que leurs emplacements n'étaient pas clairement établis.

Il aura fallu attendre l'émergence de la neuroimagerie pour identifier ces régions sensibles aux visages dans le cortex cérébral humain et pour mettre à jour le réseau cortical qui supporte le traitement et la reconnaissance des visages. Tout d'abord mise en évidence par la tomographie par émission de positons (Sergent et Signoret 1992) puis par l'électroencéphalographie intracrânienne (Allison, Ginter, et al. 1994; Allison, McCarthy, et al. 1994; Puce, Allison, et McCarthy 1999), les régions sélectives aux visages (présentant des réponses neuronales plus élevées aux visages par rapport à d'autres stimuli) ont été identifiées et caractérisées à partir de mesures en IRMf. Avec le développement des approches en IRMf, les régions cérébrales qui participent aux traitements des visages ont pu être étudiées de manière non invasive dans le

cerveau humain intact avec une plus grande précision anatomique que les observations issues de patients présentant des lésions cérébrales. Sur la base des caractéristiques fonctionnelles observées, les chercheurs ont pu identifier une constellation de régions sélectives aux visages.

Pour cela, la définition des aires visuelles dédiées au traitement des visages c'est tout d'abord appuyée sur une méthode de localisateur fonctionnel (*Face Localizer*) dans lequel des visages et des objets (non faciaux) étaient présentés (Kanwisher, McDermott, et Chun 1997a). Les groupes de voxels qui montraient une réponse significativement plus élevée aux visages qu'aux objets ont alors pu être définis comme des aires sélectives aux visages. Par ce procédé, les auteurs ont pu révéler un groupe de voxels sélectifs du visage dans le gyrus fusiforme, qu'ils ont appelé « aire FF » (*Fusiform Face*), désormais labélisé **FFA** (*Face Fusiform Area*). Peu après, deux autres aires furent découvertes : l'**OFA** (*Occipital Face Area*) dans le gyrus occipital inférieur (Gauthier et al. 2000) et la **pSTS-FA** (*posterior part of the Superior Temporal Sulcus Face Area*) dans la partie postérieure du sillon temporal supérieur (Kanwisher et al. 1997b; Hoffman et Haxby 2000) (Figure 35-B). Ces trois aires portent des distinctions fonctionnelles quant au traitement des différentes parties du visage :

- La **FFA** semble davantage impliquée dans la représentation de l'identité et des aspects invariants du visage (Kanwisher, McDermott, et Chun 1997a) bien qu'il faille noter que de récents travaux suggèrent qu'elle puisse être impliquée dans le traitement des expressions faciales (pour une revue (Bernstein et Yovel 2015)).
- La **pSTS-FA** semble davantage impliquée dans la représentation des aspects changeants des visages, notamment les changements d'expressions faciales et de direction du regard (Engell et Haxby 2007).
- Aux vues de son emplacement anatomique de la région dans l'**OFA** fut pressentie pour fournir des informations à la fois aux régions fusiformes latérales et temporales supérieures. Elle est associée à la « perception précoce des traits du visage » se basant sur les parties du visage telles que les yeux, le nez et la bouche.

Ces distinctions fonctionnelles traduisent un réseau construit de façon modulaire et distribué dont les différentes aires ne fonctionneraient pas de manière isolée mais seraient en fait interconnectées via des connexions longue distance sélectives (Moeller, Freiwald, et Tsao 2008; Gschwind et al. 2012; Finzi et al. 2021). Ainsi, il a été proposé que le système de traitement du visage comprend un système central, composé de l'OFA, la FFA et la pSTS-FA, qui effectue l'analyse visuelle des visages et fournirait des signaux d'entrées à un système étendu de régions

temporales et préfrontales impliquées dans le traitement émotionnel et sémantique associé à la reconnaissance de la personne (pour modèle voir Figure 35-A ; (Haxby, Hoffman, et Gobbini 2000; Atkinson et Adolphs 2011)). Ce faisant, le traitement des informations faciales est intégré non seulement de manière locale mais aussi sur de plus grandes distances séparant les aires sélectives de visage. Dans ce modèle, les mécanismes de traitement des visages se dérouleraient hiérarchiquement le long de l'axe neuroanatomique postérieur-antérieur. C'est-à-dire que les informations faciales vont progresser des aires précoces de perception d'un visage jusqu'aux aires tardives spécifiques à son identification (Freiwald et Tsao 2010).

Depuis la proposition de ce modèle, d'autres aires sélectives aux visages ont été observées dans des parties plus antérieures du cerveau (Figure 35-B) se trouvant respectivement dans le lobe temporal antérieur (**ATL-FA**) (Rajimehr, Young, et Tootell 2009), le sillon temporal supérieur antérieur (**aSTS-FA**) (Pitcher et al. 2011) et le gyrus frontal (**IFG-FA**) (Chan et Downing 2011; Axelrod et Yovel 2013). Ainsi, l'**ATL-FA** serait une aire dédiée au traitement spécifique de l'identité ainsi que des aspects sémantiques qui lui sont liées de manière indépendante au point de vue. L'**a-STS-FA** seraient quant à elle en charge du traitement de la direction du regard mais est également pressentie pour supporter des représentations multimodales d'un individu comme sa voix. Enfin, L'**IFG-FA** a montré des réponses plus élevées aux yeux présentés seuls et des réponses plus faibles aux visages sans yeux qu'aux visages avec des yeux. Elle pourrait donc être associée au traitement de l'information du regard et éventuellement aux mouvements oculaires, étant donné sa proximité avec les champs oculaires frontaux. De plus, il a récemment été mis en évidence que la FFA ne formait pas une aire unique mais serait en réalité subdivisée en deux régions distinctes : une région se trouvant dans le gyrus fusiforme postérieur (pFus) et l'autre dans le gyrus fusiforme moyen (mFus), toutes deux séparées par une aire sélective aux corps. À ce jour, leurs distinctions fonctionnelles n'ont pas encore été étayée de façon claire.

L'ensemble de ces découvertes ont mené à une refonte du modèle (Duchaine et Yovel 2015) précédemment proposé comme base neurocognitif (Haxby, Hoffman, et Gobbini 2000) du traitement des visages (voir Figures 35-A et 35-C). En outre, la disposition spatiale des aires de traitement des visages, la synchronisation relative des activations et les caractéristiques fonctionnelles ont permis de mettre en évidence deux principes d'organisation au sein de ce réseau (W. A. Freiwald et Tsao 2010). On différencie alors une voie dorsale et une voie ventrale dont les rôles vont être distincts.

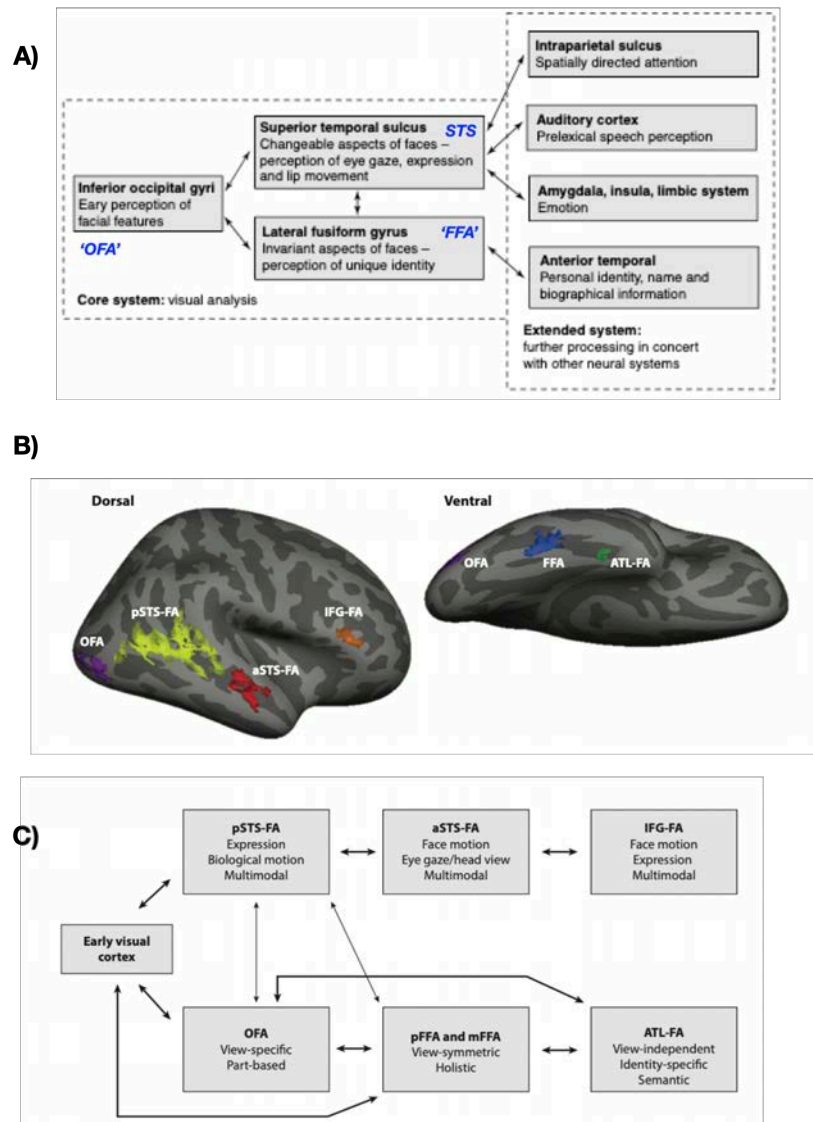


Figure 35 - Modèles cognitifs et réseaux corticaux du traitement des visages chez l'humain. (A) Modèle du système neuronal humain distribué pour la perception du visage (Haxby, Hoffman, et Gobbini 2000). Dans ce modèle, le gyrus occipital inférieur correspond à l'aire du visage occipital (OFA), le gyrus fusiforme latéral à l'aire du visage fusiforme (FFA) et le sillon temporal supérieur à l'aire du sillon temporal supérieur postérieur (pSTS-FA). Le modèle est divisé en un système central, composé de trois régions du cortex visuel extrastrié occipito-temporal (*ventral occipital temporal cortex* ; VOTC) et un système étendu, composé de régions qui font également partie des systèmes neuronaux pour d'autres fonctions cognitives. Les aspects changeants et invariants de la configuration faciale visuelle ont des représentations distinctes dans le système central. Les interactions entre ces représentations dans le système central et les régions du système étendu interviennent dans le traitement du focus spatial de l'attention d'autrui, des mouvements de la bouche liés à la parole, de l'expression faciale et de l'identité. **(B)** Aires sélectives au visage chez l'humain. Les six aires sélectives au visage sont montrées dans deux vues de l'hémisphère droit de surfaces gonflées. On retrouve les aires sélectives au visage en voie dorsale comprenant la pSTS-FA, l'aSTS-FA et l'IFG-FA ainsi que les zones sélectives au visage en voie ventrale comprenant l'OFA, la FFA et l'ATL-FA. **(C)** Modèle revisité tenant compte des rôles et des connexions entre les aires sélectives au visage. La voie de traitement du visage ventral comprend l'OFA, la FFA et l'ATL-FA, tandis que la voie de traitement du visage dorsal comprend la pSTS-FA, la aSTS-FA) et l'IFG-FA. D'après (Duchaine et Yovel 2015)

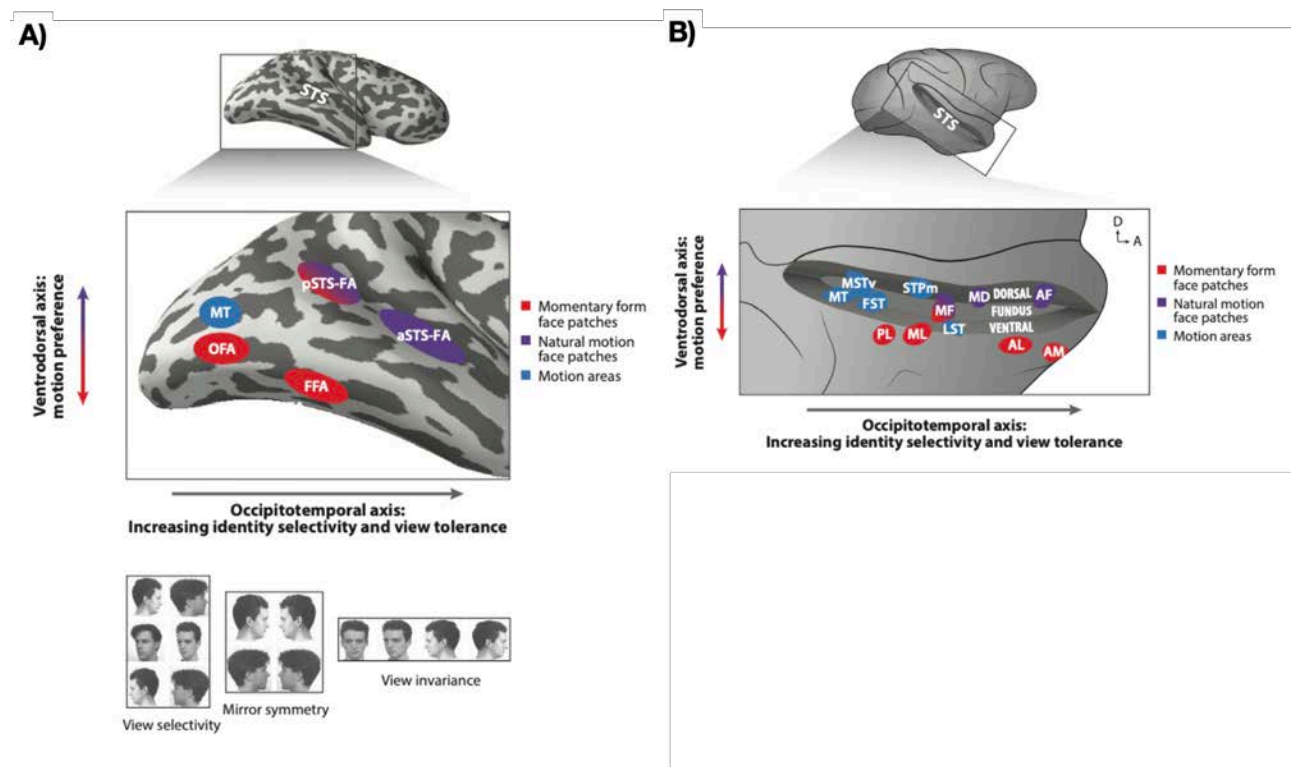
Les aires du flux ventral composées de l'OFA, la FFA et l'ATL-FA vont traiter les informations de forme, fournissant les éléments mettant à jour les caractéristiques invariantes du visage telles que l'identité, le sexe et l'âge (pour revue ([Grill-Spector et al. 2017](#))). En se basant sur le précédant modèle proposé par Haxby et al., l'OFA serait considérée comme le point d'entrée du réseau de reconnaissance faciale principalement impliqué dans l'analyse visuelle des caractéristiques faciales individuelles. La FFA et l'ATL-FA seraient quant à elles en charge de la construction des représentations holistiques (configurales) plus complexes et idéales pour le codage sélectif de l'identité faciale. De plus, le traitement des visages au sein de l'OFA est apparu comme dépendant du point de vue tandis que les représentations faciales calculées par la FFA répondent à des vues symétriques (en miroir) d'un même visage pour attendre une indépendance complète au point de vue dans l'ATL-FA (pour revue ([Ramírez 2018](#))). Cela semble se produire grâce à une extraction et un codage des éléments faciaux invariants qui permettent la reconnaissance de l'identité indépendamment des changements de l'orientation de la tête ou d'expression du visage ([Duchaine et Yovel 2015](#); [Freiwald, Duchaine, et Yovel 2016](#)). En outre, l'invariance de point de vue au sein de l'ATL-FA suggère que cette aire pourrait porter les unités de reconnaissance faciale utilisées pour reconnaître les visages familiers. Il a notamment été mis en évidence que les propriétés de réponse comprises dans la FFA et tout particulièrement dans l'ATL-FA, sont modulées par une expérience antérieure avec un visage se traduisant par des activations plus fortes pour les visages familiers par rapport aux visages inconnus ([Collins et Olson 2014](#); [Weibert et Andrews 2015](#)). Ainsi, les représentations visuelles des visages deviennent de plus en plus complexes, indépendantes du point de vue, et sensibles à l'identité à mesure que les informations progressent le long de l'axe postérieur-antérieur (voir Figure 35-C). En somme, dans ce modèle hiérarchisé du flux ventrale, l'OFA et la FFA seraient principalement impliquées dans la mise en œuvre d'opérations perceptives tandis que ATL-FA pourrait contenir des représentations de mémoire visuelle de visages familiers et relier les souvenirs avec des informations multimodales caractéristiques d'un individu.

Néanmoins, cette vue hiérarchique selon laquelle la sélectivité au visage prendrait naissance dans l'OFA pour se poursuivre au sein de la FFA et de l'ATL-FA reste incertaine et s'est vue contredite par de récentes observations. Par exemple, la première réponse sélective au visage peut apparaître dans la FFA plutôt que dans l'OFA lors de l'utilisation d'une séquence de stimulation dynamique lente en IRMf ([Jiang et al. 2011](#)). D'autres affirmations convergent en ce sens (voir ([Duchaine et Yovel 2015](#); [Rossion 2015](#))), suggérant que l'entrée visuelle pourrait être initialement classée comme un visage dans la FFA et que cette représentation initiale assez

grossière, serait suffisante pour une détection précise du stimulus en tant que visage générique (voir aussi (Goffaux et al. 2011)). De plus, il est apparu que les représentations invariantes de l'identité faciale contenues au sein de l'ATL-FA semblent persister malgré la perte de la FFA et de l'OFA droites, bien que ces représentations ne soient pas suffisantes pour une reconnaissance faciale normale (Yang, Susilo, et Duchaine 2016). Ainsi, une vue hiérarchique inversée a été proposée (voir (Rossion 2015)) au sein de laquelle les aires visuelles de niveau postérieur telle que l'OFA peuvent être sollicitées après la FFA. De ce fait, les neurones de l'OFA possèdent des champs récepteurs plus petits qui pourraient servir à affiner et soutenir une analyse fine des visages. La connectivité dynamique réentrante entre ces deux aires prendrait alors en charge l'extraction complète des représentations faciales individuelles.

Orthogonalement à ce flux ventral, le **flux dorsal** est composé de la pSTS-FA, l'aSTS-FA et l'IFG-FA qui montrent une réponse beaucoup plus forte aux visages dynamiques qu'aux visages statiques (Figure 36-A). Dans une étude menée en IRMf chez l'humain, les chercheurs ont mesuré les réponses des régions sélectives aux visages lors de présentation de visages dynamiques et statiques (Pitcher et al. 2011). Ils ont ainsi pu mettre en évidence que le STS postérieur droit (pSTS) avait des réponses trois fois plus élevées pour des visages dynamiques comparé à des visages statiques, et que l'aSTS ne répondait qu'aux visages dynamiques. Cette caractéristique correspond bien à leurs rôles évoqués précédemment dans la représentation des aspects changeants des visages, notamment les changements d'expressions faciales et de direction du regard. La pSTS-FA semble en effet recevoir des informations sur le mouvement et la forme à partir des aires visuelles primaires (Dalrymple et al. 2011; Steeves et al. 2006). Néanmoins, des investigations plus poussées seront nécessaires pour obtenir une meilleure compréhension des possibles connexions entre le pSTS-FA et l'aire MT (siège de traitement du mouvement), l'aSTS-FA et l'IFG-FA, tout comme un examen plus détaillé des rôles fonctionnels que jouent ces aires dans le traitement du visage. De plus, il est important de noter que ces caractéristiques de traitement dynamique de la voie dorsale ne l'excluent pas de répondre aux informations identitaires véhiculées par les visages dynamiques (O'Toole, Roark, et Abdi 2002). De façon intéressante, ces propriétés dynamiques du traitement des visages dans les voies dorsales ont également pu être observées chez le PNH (voir Figure 36-B) permettant d'envisager un approfondissement de la compréhension de ces mécanismes au niveau unitaire sur la base des homologies établies.

Ces observations ont donc mis en avant le traitement de différents types d'informations faciales au sein des deux flux parallèles (ventral et dorsal) (Pitcher, Duchaine, et Walsh 2014). Néanmoins, une telle dichotomie entre les traitements ventraux et dorsaux n'est sans doute pas aussi fonctionnellement stricte si l'on tient compte de la connectivité complexe entre les aires du traitement des visages (Moeller, Freiwald, et Tsao 2008; Gschwind et al. 2012; Finzi et al. 2021) et de ce fait, de la possibilité que les informations traitées au sein de ces différents axes soient informatives pour les calculs de l'une et de l'autre.



De manière générale, l'IRMf a permis de mettre en évidence un réseau spécifique aux traitements des visages chez l'humain et de caractériser les réponses des différentes aires qui le composent. Néanmoins, bien qu'elle offre l'avantage d'une mesure non-invasive des mécanismes cérébraux sous-jacents chez des individus sains, cette approche reste une mesure indirecte de l'activité cérébrale. Ces limitations du point de vue temporel ne permettent pas de définir avec autant de précision que souhaitée les mécanismes et stratégies neuronales mis en place lors du traitement des visages. Ainsi, comme dans de nombreux domaines des neurosciences de la vision, le choix du modèle PNH s'est imposé pour mettre en œuvre des investigations plus poussées passant par des enregistrements invasifs en électrophysiologie.

À ce jour, une vaste littérature existe sur les mécanismes du traitement des visages chez le PNH dont certaines études sont à l'origine de la découverte du réseau spécifique aux visages chez l'humain. Il n'en demeure pas moins de nombreux débats concernant le bien fondé des parallèles établis entre le traitement des visages chez l'humain et le PNH. Nous aborderons donc les connaissances et les limites apportées par le modèle du macaque dans la compréhension des mécanismes du traitement des visages chez l'humain dans la prochaine section. Au sein de cette section, nous tenterons d'éclaircir les débats et enjeux actuels pesant sur le modèle du PNH dans ce domaine.

3. Perception et traitement des visages chez le PNH

Comme évoqué au cours des précédents chapitres, les PNH ont été largement utilisés pour l'étude des mécanismes neuronaux de la cognition depuis plus de 80 ans ([Jacobsen, Elder, et Haslerud 1936](#)) avec pour objectif un approfondissement de notre compréhension du cerveau humain ([Passingham 2009](#)). En outre, le macaque rhésus a servi de modèle phare dans l'étude du traitement des visages humain, notamment pour comprendre les bases neuronales des mécanismes de la reconnaissance de l'identité faciale. Il est important de noter que d'autres modèles PNH ont récemment émergé dans le cadre de l'étude du réseau de traitement des visages comme le marmouset qui semble présenter certaines similitudes (voir ([Weiner et Grill-Spector 2015](#))). Bien qu'elles ne soient pas développées au cours de cette section, ces observations apportent un nouvel angle d'approche quant à la visée évolutive du traitement des visages au sein des primates.

Tout comme l'humain, le macaque perçoit et utilise les visages à des fins sociales, telles que la reconnaissance, la communication ou encore la sélection de partenaires. La reconnaissance des visages de leurs congénères semble en effet être une cible centrale dans leur organisation sociale hiérarchisée par dominance (Lisa A. Parr et al. 2000). Du point de vue développementale, on observe également une préférence innée des singes à regarder des visages par rapport à d'autres objets. En effet, dans une étude où des macaques ont été élevés dans un environnement dépourvu d'exposition aux visages (le visage des soignants se voyait occulté) mais néanmoins enrichi en objet, ceux-ci présentaient une préférence à observer des visages, à la fois de congénère et d'humain, par rapport à d'autres objets visuels non faciaux (Kuwahata et al. 2004; Sugita 2008). Il apparaît que la région des yeux attire tout particulièrement l'attention des PNH qui peut leur permettre de déduire la direction du regard d'un autre congénère vers un objet ou un individu d'intérêt (Emery et al. 1997).

Historiquement, la découverte de cellules qui répondent sélectivement à divers objets complexes (les mains, les visages ou encore les arbres) a été effectuée par Gross et ses collègues à partir d'enregistrements unitaires effectués sur les berges supérieure et inférieure du STS (Gross, Rocha-Miranda, et Bender 1972). Cette découverte, qui fut d'abord accueillie avec scepticisme par la communauté des neurosciences, a depuis été soutenue par de nombreuses autres études qui sont venues compléter ces observations (pour revue et histoire (Gross 2008)). De fait, la plupart des informations que nous possédons à ce jour sur la spécialisation neuronale des visages chez les PNH proviennent des enregistrements unitaires chez les macaques. Ces études ont permis de révéler un noyau de circuits de traitement des visages au sein de la berge inférieure et du fond du STS, et aussi au sein du cortex temporal inférieur (IT), dans l'aire corticale TE (pour exemple, voir Figure 37) (Desimone et al. 1984; Robert Desimone 1991; Tanaka et al. 1991). D'autres aires semblent également présenter des réponses sélectives aux visages dont notamment l'aire poly-sensorielle du STS (Bruce, Desimone, et Gross 1981), le cortex orbito-frontal (Rolls et al. 2006) et les aires corticales préfrontales ventro-latérales (Wilson, Scallidhe, et Goldman-Rakic 1993).

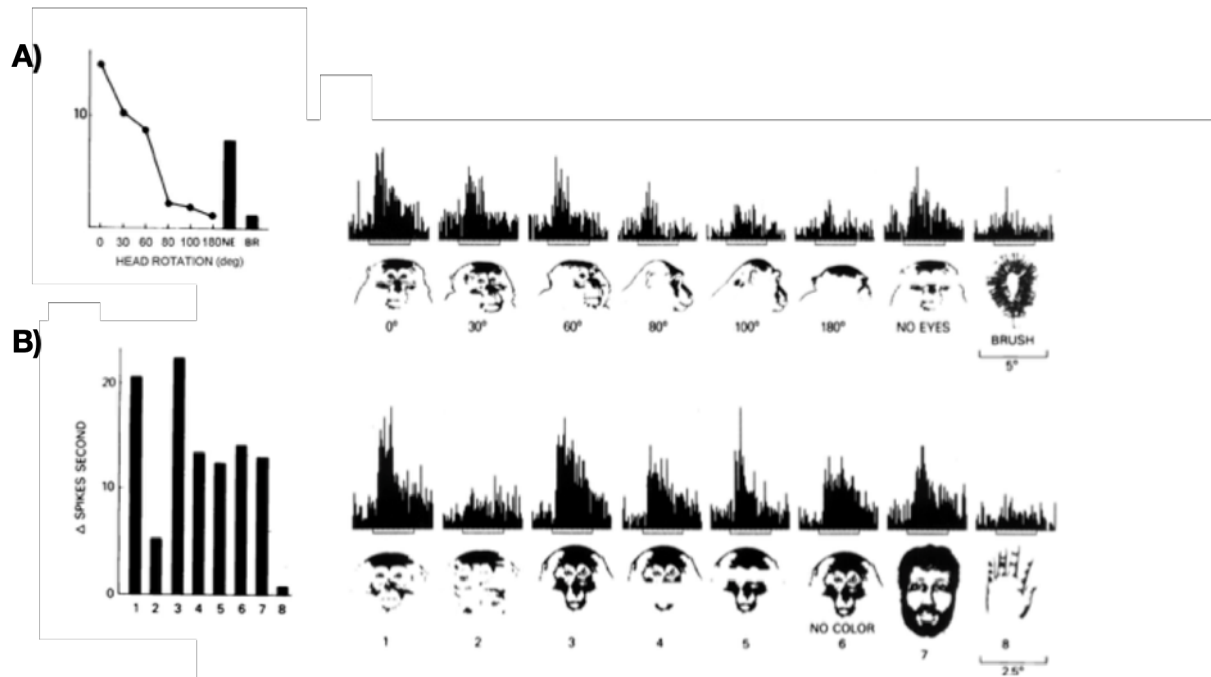


Figure 37 - Réponses d'un neurone de l'aire IT répondant plus fortement à la vue de face des visages qu'à tout autre stimulus testé. Les stimuli étaient des lames colorées et entrelacées projetées au niveau de la fovéa pendant 2,5 s, comme indiqué par les lignes horizontales sous chaque histogramme. **(A)** Réponses à un visage de singe à différents degrés de rotation et à une brosse **(B)** Comparaison des réponses aux visages, aux visages avec des composants supprimés et à une main. Les graphiques linéaires et à barres (à gauche) indiquent le taux de réponse pendant les présentations de stimulus moins le taux de la période précédente. D'après (R Desimone et al. 1984).

Depuis, des nombreuses études en neuroimagerie ont soutenu et étendu ces résultats initiaux en révélant le réseau cortical sélectif aux visages chez le PNH. Parmi les études emblématiques, on retrouve les travaux de D. Tsao et collègues qui ont mis en évidence plusieurs régions du cortex temporelle inférieure (IT) montrant des réponses sélectives aux visages par rapport aux objets (Tsao et al. 2003). Par la suite, ce même groupe de recherche a pu identifier six régions (« patches ») sélectives aux visages au sein des deux hémisphère : le patch latéral postérieur (PL), le patch latéral moyen (patch ML), le patch du fond moyen (MF), le patch latéral antérieur (AL), le patch du fond antérieur (AF) et le patch du milieu antérieur (AM) (Tsao, Moeller, et Freiwald 2008). S'ajoute également les découvertes récentes de plusieurs patches supplémentaires montrant une activation plus élevée aux visages qu'aux objets observés dans le lobe temporal, dans la rive supérieure du STS (patch dorsal moyen MD et patch dorsal antérieur AD), le cortex périrhinal (PR) et le pôle temporal (Figure 38-A) (Fisher et Freiwald 2015; Landi et Freiwald 2017).

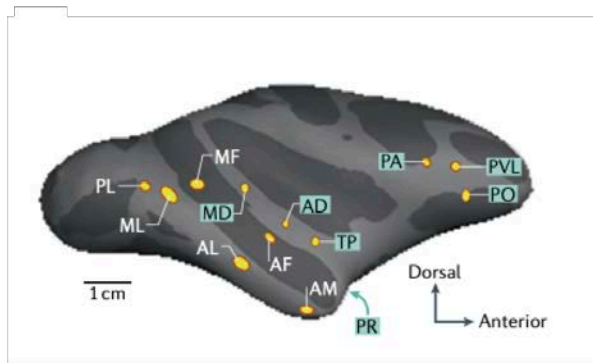
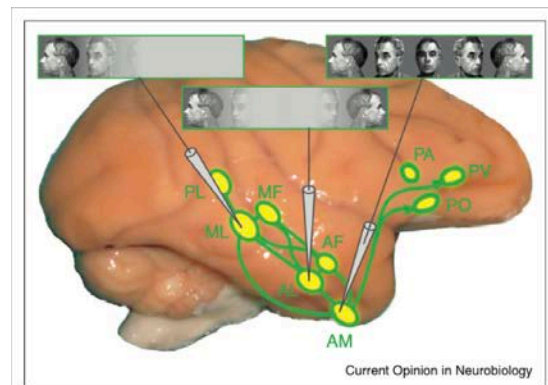
A)**B)**

Figure 38 - Réseau cortical du traitement des visages chez le macaque. (A) Réseaux de *face patches* représentés sur un hémisphère droit gonflé d'un cerveau de macaque. Les six patchs faciaux canoniques dans le cortex IT sont étiquetés en blanc et les *face patches* supplémentaires sont étiquetés en bleu. AD, dorsale antérieure ; AL, latéral antérieur ; AF, fond antérieur ; MD, dorsale moyen ; ML, latéral moyen ; MF, fond moyen ; PA, préfrontal pré-arqué ; PL, latéral postérieur ; PO, préfrontal orbitaire ; PR, périrhinal ; PVL, préfrontal ventro-latéral ; TP, pôle temporel. D'après (Hesse et Tsao 2020) (B) Vue latérale du cerveau de macaque où sont représentés les six patchs faciaux temporaux et les autres trois préfrontales (emplacements approximatifs) ainsi que les connexions connues. La spécialisation fonctionnelle des patchs faciaux est indiquée par des électrodes d'enregistrement schématisées et un réglage de l'échantillon sur l'orientation de la tête dans les patchs faciaux du milieu (panneau supérieur gauche), le patch facial AL (au milieu) et le patch facial AM (en haut à droite). Les réponses des neurones de ML sont réglées sur une orientation de la tête, les cellules de AL sur plusieurs orientations de tête généralement symétriques en miroir, et les cellules de AM sont presque invariantes par rapport à l'orientation de la tête. D'après (Brecht et Freiwald 2012).

Depuis, un certain nombre d'études ont permis d'observer ces *face patches* chez le PNH en employant différentes méthodes de *Face Localizer* en IRMf (pour résumé voir Tableau Supplémentaire 2). Dans l'ensemble, ces études utilisent toutes un paradigme en bloc avec ou non l'utilisation d'agents de contraste, des scanners de puissances différentes et des espèces ou sous-espèces distinctes. Néanmoins, ces résultats rendent compte d'une certaine variabilité interindividuelle et soulignent l'idée que cette variabilité caractéristique des patchs faciaux est réelle et non due au bruit. Certains patchs ne sont pas retrouvés au sein de toutes les études (ex. le patch AM est parfois absent ; voir (Pinsk et al. 2005; Livingstone et al. 2017)) ou encore, l'ensemble des patchs n'est pas observé chez tous les animaux au sein d'une même étude (voir (Janssens et al. 2014)). En outre, l'acquisition de ce réseau semble dépendante de l'expérience comme le révèle une étude récente d'IRMf dans laquelle l'absence de ces *face patch* est observée chez des singes privés d'exposition à des visages dès leurs plus jeunes âges (Arcaro et al. 2017).

Cela étant, la découverte de ce réseau chez le PNH a naturellement soulevé la question de savoir comment les *face patch* du macaque se rapportent à ceux des humains et, plus généralement, s'il existe une organisation fonctionnelle commune pour le traitement des visages chez les primates (Tsao, Moeller, et Freiwald 2008). L'organisation spatiale des systèmes de traitement des visages macaques et humains présentent tout d'abord une similitude frappante soulignée par la disposition des aires le long de l'axe occipito-temporal. Il est intéressant de noter que la disposition spatiale de ces aires dans le lobe temporal suit une organisation fonctionnellement semblable à l'humain le long d'un axe occipito-temporal (postérieur-anérieur) et d'un axe ventro-dorsal (voir Figures 36-A et Figure 38-A). En effet, une compartimentation fonctionnelle et une généralisation de points de vue au sein du système de traitement des visages du macaque a pu être observée : les neurones dans ML et MF semblent spécifiques au point de vue tandis que les neurones de l'AL répondent à des vues symétriques traduisant une invariance partielle du point de vue pour aboutir à une invariance complète au sein des neurones de l'AM (Freiwald et Tsao 2010). Ainsi, les spécialisations fonctionnelles le long du flux ventral des zones du visage suivent une progression similaire à celle de l'humain, suggérant une organisation hiérarchique. C'est à dire que dans la direction occipitotemporale, la sélectivité du visage augmente, la dépendance à la position diminue, une confusion symétrique en miroir des vues de profil facial apparaît et la sélectivité de l'identité faciale se renforce. De plus, comme évoqué précédemment chez l'humain, les propriétés dynamiques du traitement des visages dans la voie dorsale ont aussi été observées chez le PNH (voir Figure 38-B), renforçant cette homologie de système à deux voies (Freiwald et Tsao 2010; Taubert et al. 2020). Les similitudes entre les systèmes s'étendent au-delà du lobe temporal. En effet, des neurones et des aires sélectives aux visages ont été trouvées chez le macaque dans trois parties principales du cortex préfrontal (*prefrontal cortex* ; PFC) (Rolls et al. 2006; Tsao et al. 2008) dont la présence a également été retrouvée dans le PFC humain (Axelrod et Yovel 2013; Chan et Downing 2011). Ainsi, les systèmes de traitement du visage humain et macaque, selon au moins deux séries de critères, la localisation anatomique et la spécialisation fonctionnelle, semblent être homologues.

Néanmoins, ces homologies doivent être prises avec précaution. Par exemple, une différence frappante subsiste quant à l'emplacement des patches le long de l'axe dorso-ventral dans le lobe temporal. Alors que les *face patches* des macaques sont principalement situés à l'intérieur ou à proximité du STS, toutes les régions sélectives du visage humain, à l'exception du STS-FA,

sont situées plus ventralement, sur la surface ventrale du lobe temporal latéralement ou à l'intérieur du sillon collatéral. Chez le singe, même la région des visages la plus antérieure (AM) qui se trouve à l'extérieur du STS est située sur la surface latérale du lobe temporal antérieur. Néanmoins, cette différence n'implique pas nécessairement qu'il n'y ait pas de d'homologies entre les deux réseaux. Il existe en effet des différences majeures entre les cerveaux des deux espèces de primates, notamment du point de vue des gyrifications (voir (Zilles, Palomero-Gallagher, et Amunts 2013)). Chez l'humain, deux sillons définissent les frontières du gyrus fusiforme (structure essentielle à l'individualisation), c'est-à-dire que la surface occipito-temporale ventrale est divisée par le sillon collatéral plus médialement et le sillon occipito-temporal plus latéralement. En revanche, les singes ne possèdent qu'un seul sillon ventral principal, labélisé OTS, et se retrouvent dépourvu de gyrus fusiforme parmi d'autres différences neuro-anatomiques substantielles avec le cortex ventro-occipito-temporale (*ventral occipital temporal cortex* ; VOTC) humain. Une affirmation d'homologie entre ces aires impliquerait donc un changement majeur de l'emplacement des *face patches* au cours de l'évolution des primates après la scission des primates catarrhins en hominoïdes et en singes de l'Ancien Monde. En outre, établir des homologies neuroanatomiques entre deux espèces qui partageaient un ancêtre commun il y a 25 millions d'années et qui diffèrent considérablement par la taille du cerveau et la gyrification demeure extrêmement délicat (Kumar et Hedges 1998; Zilles, Palomero-Gallagher, et Amunts 2013).

D'autres chercheurs se sont alors interrogés sur la validité des homologies établies entre les réseaux faciaux de l'humain et du singe (Rossion et Taubert 2019). Ils ont notamment déclaré que les arguments avancés en faveur de cette homologie entre le système « ventral » du STS sélectif aux visages dans le cerveau du singe et le réseau cortical humain au sein du VOTC ne sont pas convaincants pour les raisons suivantes :

- Bien que le nombre de régions postérieures sélectives aux visages identifiées par IRMf serait le même d'une espèce à l'autre, soit six dans chaque hémisphère, et que ces régions seraient organisées selon la même hiérarchie de traitement (Tsao, Moeller, et Freiwald 2008), les chiffres ne s'additionnent pas si simplement. En effet, la région PL correspondrait alors à une région sélective du visage dans le gyrus occipital inférieur humain (l'OFA) plutôt qu'au STS postérieur humain, qui n'aurait donc pas d'aire correspondante dans le cerveau du singe.

- Par rapport au seul cluster ML dans le STS qui appartient réellement au système « ventral » du singe, le gyrus fusiforme humain contient plusieurs sous-régions, par exemple la FFA1 et FFA2.
- L'affirmation d'une homologie une à une des aires reposerait plus vraisemblablement sur une surestimation systématique du nombre de régions indépendantes sélectives aux visages dans le cerveau du singe, qui varie plutôt entre deux et six (voir Tableau supplémentaire 2). Mais aussi d'une sous-estimation du nombre de ces régions dans le cerveau humain en raison d'importants artefacts de susceptibilité magnétique (Rossion, Jacques, et Jonas 2018).
- Des connexions anatomiques détaillées entre les voies dorsale et ventrale ont été déterminées par des traceurs rétrogrades injectés et par micro-stimulations électriques combinées à une IRMf simultanée montrant que les régions du réseau sont fortement et spécifiquement connectées les unes aux autres, s'opposant à une dissociation dorso-ventrale (Moeller, Freiwald, et Tsao 2008; Grimaldi, Saleem, et Tsao 2016).
- ML et MF sont souvent considérés comme formant un seul cluster aussi bien en IRMf que dans les études de physiologie du singe (Nasr et al. 2011; Rajimehr, Young, et Tootell 2009; Rajimehr et al. 2014). Par exemple, des études mesurant les propriétés de réponses unitaires de neurones confondent les réponses dans le ML et le MF avec toute dissociation fonctionnelle ventro-dorsale du STS dans le cerveau de singe (Chang et Tsao 2017).

S'ajoute à ces arguments l'absence de latéralisation du réseau des visages chez le singe qui est une caractéristique importante du réseau de l'identification chez l'humain dont l'endommagement ou l'inactivation transitoire de la VOTC droite entraîne des altérations sélectives de la reconnaissance faciale individuelle. Pour étayer cette observation, il est apparu que le retrait de l'ensemble du STS chez le macaque (incluant la berge inférieure) altère le codage de la direction du regard mais n'a que peu d'effets sur la capacité apprise des animaux à discriminer des images de visages individuels (Heywood et Cowey 1992). Cela suggère que les singes ne présentent pas une condition similaire à la prosopagnosie humaine.

Ces affirmations s'opposant à une homologie stricte des réseaux corticaux du traitement des visages chez le primate humain et non-humain sont également accompagnées d'un certain nombres d'études comportementales contradictoires concernant la capacité de discrimination de l'identité faciale chez le macaque (pour revue voir (Parr 2011; Rossion et Taubert 2019)).

En effet, bien que la préférence innée des macaques à regarder un visage plutôt qu'un objet traduit leur capacité à discriminer les visages d'autres objets visuels à partir des informations de premier ordre (Kuwahata et al. 2004; Sugita 2008), leurs aptitudes à discriminer un individu d'un autre sur la base des éléments de second ordre reste confuse. Rappelons qu'il s'agit là de la disposition spatiale relative des traits du visage les uns par rapport aux autres qui est unique pour chaque visage et fournirait donc les informations nécessaires à l'identification d'un individu. Ce traitement des informations de second ordre traduit la spécificité des stratégies cognitives utilisées chez l'humain qui vont être réalisées via un traitement holistique des visages. Comme évoqué précédemment, les tâches utilisées pour démontrer le traitement holistique montrent généralement qu'il est plus difficile d'identifier les caractéristiques faciales individuelles lorsqu'elles sont présentées de manière isolées que lorsqu'elles sont intégrées dans un visage entier (effet tout-partie), dans un visage inversé (effet d'inversion) ou encore si elles sont présentées au sein d'un visage recomposé (effet composite). C'est cette stratégie de traitement holistique du visage dans son ensemble qui confère à l'humain la capacité d'extraire des informations sur les parties qui le composent pour définir son identité. En ce sens, de nombreuses études comportementales ont cherché à tester ces effets chez le macaque.

Les résultats des études sur le PNH, en particulier sur les macaques, ont été largement incohérents. Certaines ont soutenu la preuve d'un effet d'inversion pour les visages tandis que d'autres ne l'ont pas fait (voir tableau 1 dans (Parr 2011)). Une méta-analyse récente a abordé ces incohérences en regroupant les données de nombreuses études et en estimant l'ampleur de l'effet d'inversion chez les PNH (Griffin 2020). Cette étude rapporte que le coût d'inversion différentiel pour les visages par rapport aux objets (non faciaux) était faible et statistiquement non distinguable au sein des différents groupes de primates non-humains. En outre, l'effet d'inversion chez les singes rhésus ne semble pas être spécifique aux visages et ne devrait donc pas être utilisé comme marqueur d'un traitement facial spécialisé chez cette espèce (Parr, Winslow, et Hopkins 1999). Il apparaît également que lorsqu'il est nécessaire d'individualiser les visages des congénères, par exemple en faisant correspondre deux photographies différentes du même congénère, les singes montrent une capacité de discrimination faible basée sur un entraînement répété pouvant nécessiter des centaines d'essais (voir Figure 39) (Parr, Heintz, et Pradhan 2008). L'incapacité à trouver des preuves fiables d'un effet d'inversion suggère que les PNH n'auraient pas la même sensibilité aux visages droits que les humains. De plus, bien que les macaques perçoivent la différence entre les visages droits et inversés, et qu'ils soient généralement exposés à beaucoup plus de visages droits que renversés, ils ne semblent pas

présenter davantage pour l'individualisation de visages d'individus conspécifiques que ce soit dans des orientations verticales ou des orientations inversées. Cette observation représente une différence notoire avec les performances humaines en termes de spécialisations cognitives censées régir la reconnaissance de l'identité faciale (Rossion 2008).

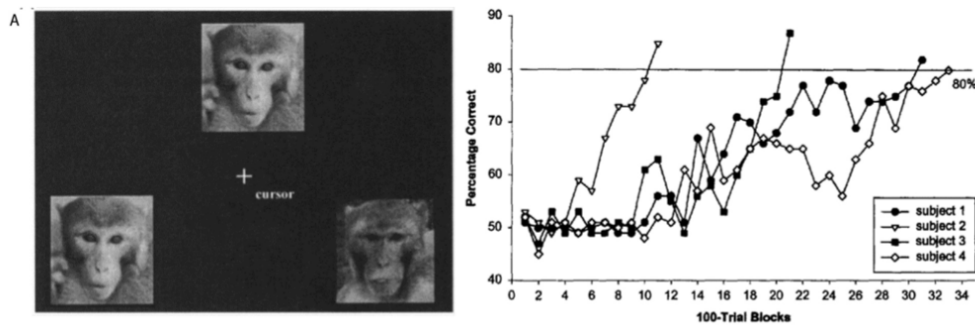


Figure 39 - Paradigme utilisé pour l'étude comportementale de l'identification faciale chez le macaque. A gauche, exemple d'une tâche séquentielle de match-to-sample utilisée dans les études de Parr et ses collègues (Parr et al. 2000; Parr, Heintz, et Pradhan 2008) dans laquelle un visage cible est présenté en haut et disparaît lorsque le singe presse un curseur piloté par un joystick. Une fois le visage cible atteint, il est effacé du moniteur et les deux stimuli de comparaison apparaissent dans la partie inférieure de l'écran. Dans certaines versions de la tâche, le visage cible reste à l'écran. Les deux images à faire correspondre sont strictement identiques. A droite, Performances comportementales mesurées chez 4 macaques testés pour cette tâche lors de blocs de 100 essais et montrant qu'ils ont besoin d'un nombre compris entre 1100 et 3300 d'essais pour atteindre le critère de performance souhaité (> 80% de réponses correctes). L'introduction d'un nouvel ensemble d'images après avoir atteint le critère entraîne une baisse significative des performances, même si la tâche nécessite toujours une simple comparaison d'images.

Un certain nombre d'études ont également cherché à capturer l'effet composite chez le singe bien qu'elles n'aient pas pu distinguer cet effet de manière claire. Certaines de ces études ne suggèrent notamment que de faibles effets chez le singe et des différences interindividuelles plus importantes que chez l'humain pourraient traduire des différences dans la structuration sociale et les spécialisations cognitives (Taubert, Qureshi, et Parr 2012; Taubert et Parr 2009). De façon intéressante, des chercheurs ont utilisé l'illusion de Thatcher chez le PNH (Weldon et al. 2013). Cette approche permet de démontrer l'importance de l'orientation lors du traitement des informations de configuration dans les visages chez l'humain (Thompson 1980; Psalta et al. 2014). C'est-à-dire que si les yeux et la bouche d'un visage sont tournés de 180 degrés dans un visage droit, l'image nous apparaît « grotesque » par rapport à sa version originale non modifiée. En revanche, lorsque l'ensemble de l'image est inversé de 180 degrés, les changements de configuration ne sont pas détectés et l'anomalie frappante se voit largement réduite. Ce mécanisme traduit l'importance d'orientations conformes aux attentes pour le

traitement de l'inter-connectivité entre les traits du visage et donc la discrimination entre les individus. Bien que cet effet est observé de façon clair chez l'humain, les auteurs n'ont pas observé cet effet chez le singe suggérant des différences notables quant à l'importance des informations de configuration dans le traitement du visage chez celui-ci (Weldon et al. 2013). Il est néanmoins important de noter que d'autres études semblent avoir relevé un tel effet (voir (Dahl et al. 2010)), ce qui démontre encore une absence de concordance entre les résultats observés chez le macaque. Parmi les autres différences soulignées par les études comportementales dans le traitement des visages, les singes, à la différence des humains (Bruce 1986a), ne semblent pas présenter d'effet de familiarité c'est-à-dire qu'ils n'ont aucun avantage pour faire correspondre des images d'individus familiers par rapport à des individus inconnus (Micheletta et al. 2015). En résumé, d'un point de vue comportemental, il n'existe pas de preuves empiriques que les PNH (et en particulier les macaques) s'appuient sur les mêmes processus cognitifs que l'humain pour le traitement de l'identité faciale, en est tenue pour preuve l'absence d'effet d'inversion, d'effet composite, d'effet Thatcher ou encore d'effet de familiarité. Sur la base d'un traitement visuel uni-modale, les singes semblent différer qualitativement et quantitativement des humains dans leur capacité de reconnaissance faciale et ne présentent pas le même niveau d'expertise.

Néanmoins, certains arguments peuvent expliquer la difficulté à mesurer la reconnaissance de l'identité faciale chez le macaque. Tout d'abord, bien que tout comme l'humain ils soient organisés dans une société, ils s'établissent dans des groupes sociaux de moindre taille ce qui est d'autant plus vrai pour les animaux élevés et hébergés en captivité qui sont utilisés pour évaluer ces mécanismes. Ils sont par ailleurs organisés selon une hiérarchie au sein de groupes sociaux stables et apparentés contrairement à la dynamique sociétale de l'humain qui va constamment évoluer au cours du temps. Ensuite, bien que de nombreuses études aient échoué à montrer une stratégie holistique du traitement des visages chez le macaque, une majorité des études chez les chimpanzés soutiennent des mécanismes de traitement du visage homologues à l'humain (pour revue (Parr 2011)). Une conclusion possible serait que les macaques rhésus traiteraient les visages comme une catégorie unique de stimuli visuels en employant une combinaison de stratégies de traitement à la fois configurale et holistique mais que ce traitement n'a pas évolué de façon aussi robuste pour représenter l'identité individuelle que les chimpanzés et les humains. De plus, il est apparu que chez les macaques, la majorité des fixations oculaires, lors de la présentation d'un visage vont se porter au niveau des yeux (Gothard, Erickson, et

[Amaral 2004](#)). La saillance de cet attribut du visage est plus marquée chez le singe ce qui a du sens d'un point de vue écologique puisqu'ils s'appuieraient alors sur les visages pour extraire la direction du regard et l'orientation de la tête ainsi que les changements dans les expressions faciales. En outre, il ne faut pas négliger la difficulté de la mise en place des études chez le macaque en l'absence d'instruction verbale qui peut expliquer la nécessité d'un apprentissage long mais qui pourrait engendrer de ce fait, des biais dans certains résultats. Enfin, même si les macaques rhésus n'ont pas les mêmes mécanismes cognitifs pour extraire l'identité de la structure faciale que les humains, cela n'implique pas que les visages ne sont pas pour eux des stimuli visuels importants.

Contexte et introduction de l'étude

Le macaque est-il capable de reconnaître les visages sur la base des mêmes mécanismes que ceux observés chez l'humain ? Aux vues des points évoqués précédemment, déterminer les homologues et les différences entre les deux espèces de primate est un enjeu majeur des neurosciences cognitives actuelles. Il est essentiel de comparer les réponses des réseaux chez l'humaine et le singe afin d'évaluer si l'emploi du modèle macaque pour l'étude des mécanismes de la reconnaissance de l'identité faciale chez l'humain est pertinent. À ce jour, les homologues fonctionnelles entre les régions corticales du macaque et de l'humain n'ont pas toutes été testées de manière concomitante au sein d'une même étude comparative en IRMf. Dans ce contexte, ce projet répond à l'objectif de comparaisons directes des systèmes neuronaux en charge de la reconnaissance de l'identité faciale chez le primate humain et non-humain dans le cadre d'une étude comparative IRMf. Pour répondre à cet objectif, plusieurs expérimentations ont été mises en place en collaboration avec l'équipe de Bruno Rossion (CRAN, Nancy). Tout d'abord, j'ai pu adapter un paradigme de stimulation périodique rapide (*Fast Periodic Stimulation* ; FPS) basé sur l'encodage en fréquence précédemment utilisé par nos collaborateurs ([Rossion et al. 2015](#); [Gao, Gentile, et Rossion 2018](#)) chez l'humain, en IRMf chez le singe. Il présente l'avantage de ne pas nécessiter d'instruction verbale ou de tâche comportementale pour sa réalisation, un atout majeur pour l'étude chez le PNH. Ce paradigme permet de présenter successivement des stimuli cibles à une fréquence d'intérêt et par la suite d'analyser les différentes activations cérébrales à cette fréquence en découpant le signal grâce à une analyse dans le domaine de Fourier (voir Figure 41-A). Dans ce projet, une série d'images présentant des objets était présentée à 6Hz. Au sein de cette série, nous avons intercalé 7 images de visages toutes les 9 secondes (c'est-à-dire à 0.111Hz). Ces visages étaient présentés entre

deux images d'objets successives. Étant donné que ces visages apparaissent à une fréquence fixe au cours d'une série, l'amplitude des réponses neuronales différentielles peut être mesurée sans avoir à prendre en compte la réponse impulsionnelle de l'animal, c'est-à-dire comme l'amplitude de Fourier de la fréquence des *burst*. Cela m'a permis d'extraire l'activité cérébrale liée à l'apparition des visages à cette fréquence d'intérêt au cours des enregistrements en IRMf. En somme, cette étape permet de localiser les aires cérébrales (*face localizer*) impliquées dans le traitement des visages (*face patches*) chez nos animaux. J'ai également évalué les réponses neuronales dans des séries présentant la même version de ces stimuli dans une version brouillée en phase de Fourier (*phase-scramble*) de chaque image en mélangeant la phase des images originales. Ainsi, ces images contenaient de façon globale les mêmes informations visuelles de bas niveau (contraste, luminance) que les images originales, mais sans aucune structure reconnaissable (pour exemple voir Figure 40). Cela m'a permis d'évaluer la sensibilité des réponses aux visages aux indices visuels de bas niveau (c'est-à-dire le spectre d'amplitude). Dans ce projet, des visages humains ainsi que des visages de singes ont été utilisés dans des séries différentes pour évaluer l'apport de la présentation d'individus conspécifiques ou hétérospécifique sur les réponses de ce réseau.

Par la suite, j'ai souhaité mettre en œuvre une expérience permettant d'identifier les stratégies cognitives mises en œuvre dans le traitement de l'identité faciale chez le PNH (*Face Identity Recognition* ; FIR). Pour cela, je me suis basée sur le même paradigme d'encodage en fréquence en alternant cette fois-ci, des cycles d'images d'un même individu (modulé en taille) avec l'apparition de *burst* comportant des visages de différents individus (Gao, Vuong, et Rossion 2019). Ce protocole se base sur l'idée que l'identification répétée d'un même individu va engendrer une diminution de la réponse neuronale par le phénomène d'adaptation. Dès lors, l'apparition de nouveaux visages différents de celui de l'individu cible va générer un changement du profil d'activité au sein du réseau reflétant le traitement lié à la reconnaissance de l'identité faciale des nouveaux individus (voir Figure 41). Enfin, la même expérience peut alors être reproduite en positionnant les visages à l'envers (tête en bas) afin d'observer l'impact de l'effet d'inversion sur les réponses de ce réseau et traduire la stratégie de traitement utilisée (holistique ou non). Chez l'humain, nous savons que le traitement configural du visage est fortement perturbé lorsque le stimulus est présenté à l'envers, démontrant ainsi que l'orientation et les relations spatiales, notamment verticales, des éléments du visage sont critiques dans la reconnaissance de ces derniers (Goffaux et Rossion 2007). Les performances de FIR du macaque ne devraient alors pas être impactées lors de la présentation des visages à l'envers si,

contrairement à l'humain, celui-ci utilise les propriétés locales plutôt qu'un traitement holistique. L'ensemble de ces expériences permettra de déterminer de potentielles spécialisations neuronales nécessaires à la reconnaissance et à l'identification des visages, apparues au cours de l'évolution chez les primates.

À ce jour, je n'ai pu réaliser que la première partie de ce projet portant sur l'adaptation et l'utilisation du paradigme de FSP en IRMf chez le singe pour définir les régions corticales sélectives aux visages chez celui-ci. En effet, la pandémie liée au COVID 2019 a notablement affecté l'avancée du projet dont les enregistrements sont encore en cours d'acquisition. De plus, dans le cadre de ce projet, j'ai mené à bien l'entraînement et les enregistrements chez un nouvel animal qui n'avait jusqu'alors jamais réalisé d'enregistrement en IRMf. De fait, ceci a requi de long mois de mise en œuvre pour aboutir à l'inclusion de ce singe dans le projet. Ainsi, le détail de la première partie de ce projet vous seront décrit ci-dessous. Des résultats obtenus chez un sujet humain ont permis de montrer la bonne reproduction du paradigme au sein de notre laboratoire. Quant aux résultats préliminaires obtenus chez deux animaux, ils semblent indiquer l'efficacité de cette procédure dans l'identification des *face patches* bien qu'il faille noter des différences interindividuelles sur le nombre patches identifiés entre les deux animaux. Nous discuterons par la suite des perspectives envisageables dans le cadre de cette étude.

Matériel et méthodes

Sujets.

- **Animaux.** Deux macaques rhésus femelles M01 et M02 (âge : 12-18 ans ; poids : 5,30-6,15 kg) ont participé à cette étude. Ce projet a reçu l'autorisation du Ministère de la Recherche (MP/03/04/10/09) et a été approuvé par un comité d'éthique local (code CNREEA : C2EA - 14). L'hébergement des animaux, la manipulation et tous les protocoles expérimentaux tels que la chirurgie, l'entraînement des animaux et les enregistrements IRMf ont été réalisés dans le respect de la législation de l'Union européenne (2010/63/UE) et des directives du ministère français de l'Agriculture (décret 2013-118). Comme requis et recommandé pour le bien-être des primates, chacun des deux animaux était hébergé dans un groupe social d'individus dans un enclos spacieux et enrichi lui permettant de développer des comportements spécifiques à l'espèce tel que la recherche de nourriture et l'épouillage des congénères.

- **Humain.** Un volontaire sain a été inclus dans cette étude. Après avoir été correctement informé du déroulement de celle-ci, le sujet a donné son consentement libre et éclairé par écrit. L'ensemble des expériences ont été approuvées par le CNRS et a reçu l'accord du comité éthique Sud-Ouest et Outre-Mer IV (CPP Localizer, enregistré à l'ANSM sous le numéro : 2015-A01801-48). Le volontaire n'a pas rapporté d'antécédents de lésion cérébrale ou de troubles neurologiques ou médicaux et avait une vision corrigée à la normale. Le protocole comprenant le sujet humain a été réalisé au CerCo afin de reproduire les résultats obtenus par notre collaborateur Bruno Rossion et non dans le but de réaliser une étude complète chez l'humain.

Stimulation visuelle. Les stimuli utilisés ont été composés d'images en couleur de visages humains, de visages de singes et d'objets (non faciaux) de diverses catégories (scènes, maisons, voitures, animaux, etc.) (pour exemple voir Figure 40). Le jeu de stimuli comprenait des images naturelles de 100 visages humains différents et non célèbres ainsi que 195 images d'objets provenant de l'ensemble de données créé par Rossion et ses collègues du *Face Categorization Lab* de l'Université de Louvain en Belgique (Gao, Gentile, et Rossion 2018). Le jeu d'images de visage de singes se composait quant à lui de 89 photographies naturelles de macaques rhésus collectées sur Internet. De ce fait, les individus présentés n'étaient pas familiers de nos macaques. Chaque image de visage ne contenait qu'un seul visage et chaque image d'objet sans visage ne contenait qu'un objet principal. L'ensemble des images englobait un large éventail de variations de taille, de conditions d'éclairage, de couleur, de composition et d'arrière-plan. Pour minimiser la contribution des indices visuels de bas niveau aux réponses sélectives aux catégories, la luminance et le contraste ont été égalisés entre tous les stimuli (avec une valeur d'intensité moyenne de 115,0 et une valeur de contraste moyenne de 0,56) et les stimuli ont tous été redimensionnés à 256 x 256 pixels. De plus, une version brouillée en phase de Fourier (*phase scramble*) de chaque image a également été créée en randomisant la phase des images originales, comme utilisé dans les études EEG précédentes (Rossion et al. 2015). Ces images brouillées conservaient les mêmes informations visuelles de bas niveau que les originaux, mais les informations structurales n'étaient alors plus reconnaissables.

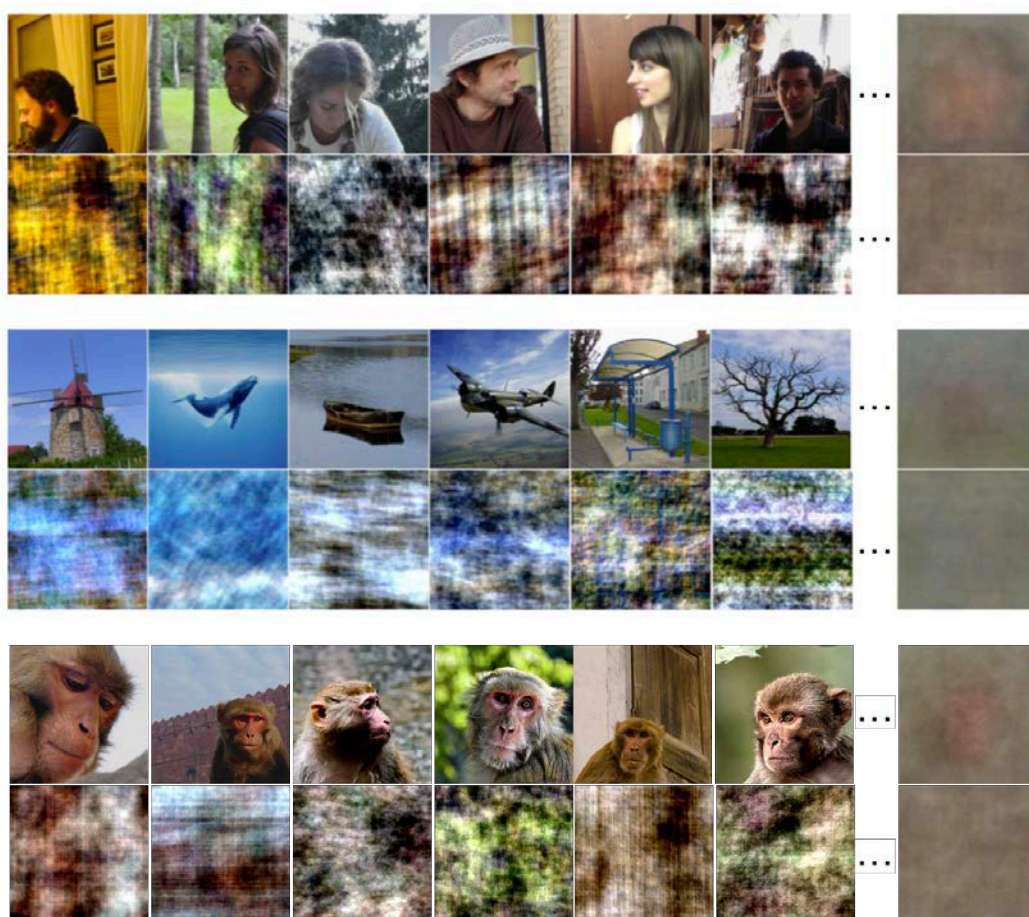


Figure 40 - Exemple de stimuli et leurs contrôles respectifs utilisés au sein de l'étude. Les visages (humain et de singe) et les objets contiennent un large éventail de variations dans la composition, la couleur et l'éclairage. Une telle variabilité réduit la contribution d'indices visuels spécifiques de bas niveau à la catégorisation perceptive tout en préservant le caractère naturel des images (Rossion et al. 2015). Aucune égalisation de spectre d'amplitude n'a été réalisée sur ces images. Des versions brouillées en phase de Fourier des images (sous chaque image de visage et d'objet) ont également été créées. La colonne la plus à droite contient des images moyennées en pixels de tous les visages, de tous les objets et de toutes les images brouillées en phase dans chaque catégorie. Aucune structure reconnaissable n'est visible dans les images moyennes ainsi que dans les images brouillées.

Enregistrements IRM

Les enregistrements ont été effectués sur un scanner MR clinique de 3 Teslas (Philips Achieva) à l'aide d'une bobine multi-éléments à 8 canaux personnalisée (RapidBiomed) spécialement conçue pour s'adapter au crâne de nos animaux tout en préservant leur champ de vision.

Modèles individuels de référence.

Se référer à la partie 2 de la section *IRMf chez le primate non-humain* du chapitre 3 pour une description détaillée de l'acquisition des modèles anatomiques et fonctionnels individuels.

Enregistrements fonctionnels. Les sessions d'enregistrements fonctionnels ont été effectuées quotidiennement sur des macaques vigiles et ont duré environ 1 heure (10-14 séries). Les animaux avaient la tête fixée et étaient assis en position de sphinx dans une chaise de primate compatible IRM, face à un écran à une distance d'observation de 55 cm. Des stimuli visuels ont été projetés sur cet écran à l'aide d'un projecteur de 1024 x 768 pixels et avec une fréquence de rafraîchissement de 60 Hz. Ils se composaient d'images carrées (voir Figure 40) de 14,6 x 14,6° d'angle visuel. Les animaux ont été impliqués dans une tâche de fixation passive tandis que la position d'un œil a été surveillée à l'aide d'un système d'eye-tracker par vidéo infrarouge (Cambridge Research). Ils ont été récompensés avec de l'eau via un système de récompense lorsque la fixation était correcte (c'est-à-dire lorsque leur regard a été maintenu dans une fenêtre de fixation centrale de 2x2°). Les images ont été affichées sur l'écran à une fréquence de base de 6 Hz (c'est-à-dire 6 images/sec), en utilisant un paradigme IRMf de stimulation périodique rapide (FPS).

Pour localiser les régions cérébrales sélectives pour le visage, nous avons utilisé une séquence de stimulation du localisateur de visage, comme décrit dans (Gao, Gentile, et Rossion 2018). Chaque série étaient composées de 243 secondes (162 TR) divisées en 27 cycles de stimulation (voir Figure 41-A). Toutes les 9 secondes, un *burst* de sept images de la catégorie cible (visages humains ou visages de singe) apparaissaient pendant 2,167 secondes (c'est-à-dire à 0,11 Hz) au sein d'un flux rapide de sept images des catégories non-cibles (objets non faciaux). Les périodes de *burst* se produisant à une fréquence fixe, la réponse neuronale liée à la catégorie cible peut être mesurée avec une analyse de Fourier (pour revue (Norcia et al. 2002)). De manière critique, les *burst* de visages n'apparaissent que tous les deux stimuli, c'est-à-dire en alternance avec un objet sélectionné au hasard (voir Figure 41-A). De cette façon, l'adaptation spécifique à la catégorie (visage) était réduite pendant le *burst*. Ainsi, de multiples contrastes sont mesurés au sein d'un *burst* et la séparation temporelle entre deux visages étant supérieure à 300 ms, elle laisse suffisamment de temps pour l'apparition de la majeure partie d'une réponse neuronale sélective de visage (Retter et Rossion 2016). L'expérience comprenait également des séries de conditions de contrôle avec des versions brouillées en phase d'images de visage et de non-visage afin de contrôler davantage les effets de faible niveau dans les résultats (voir la section « Stimulation visuelle » ci-dessus). L'ensemble de l'expérience (c'est-à-dire l'affichage visuel, la surveillance des yeux et la récompense de l'eau) a été surveillée à l'aide du logiciel EventIDE (Okazolab). Les images fonctionnelles ont été collectées avec une séquence d'imagerie EPI pondérée en T2* avec acquisition de coupes entrelacées (TR = 1 500 ms, TE = 30 ms, angle de

bascule = 75°, facteur SENSE = 1,6 ; FOV : 100 x 100 mm ; taille de la matrice : 68 x 64 mm ; taille des voxels = 1,25 × 1,25 × 1,5 mm).

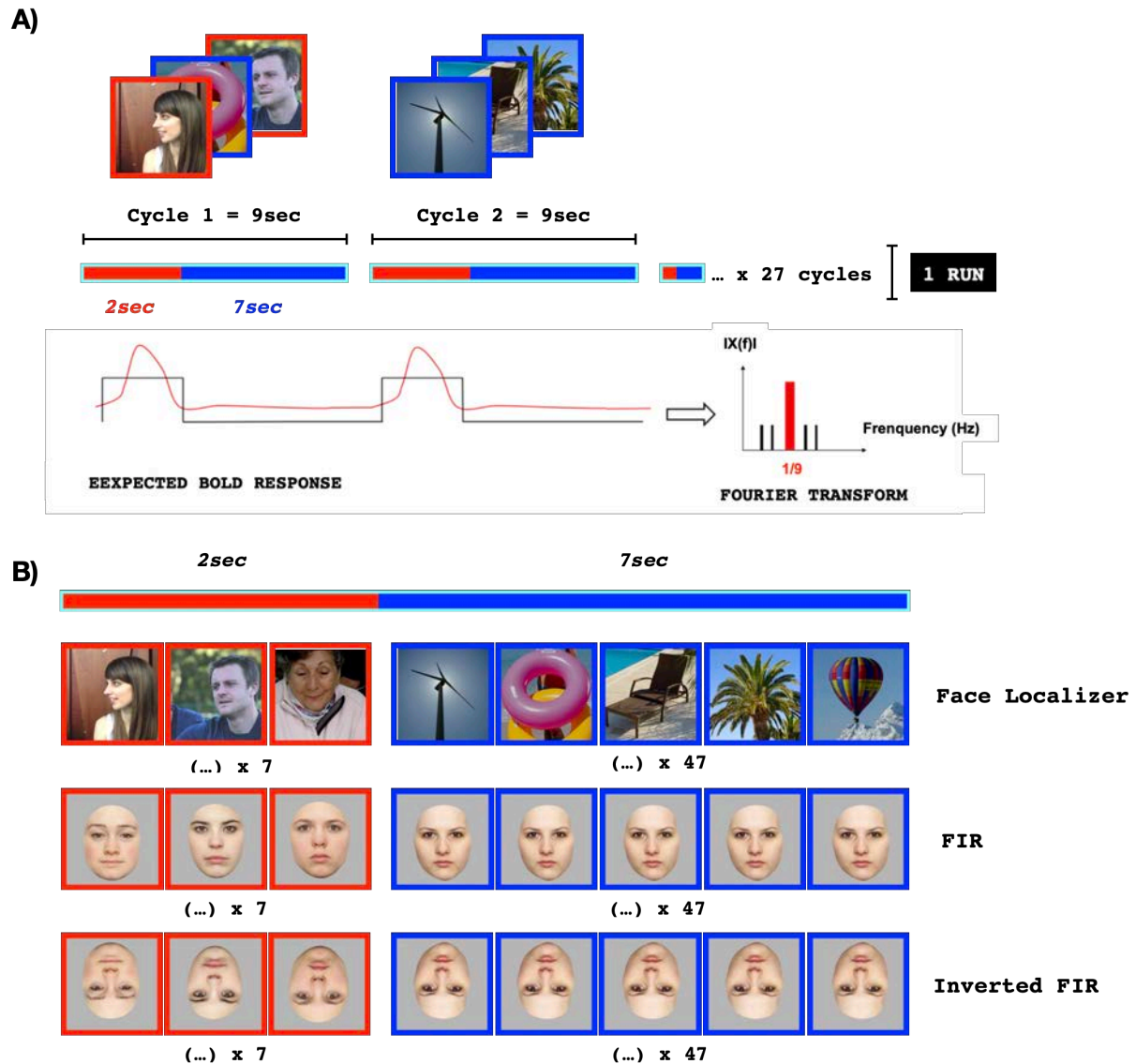


Figure 41 - Design expérimentale du projet visage. (A) Description schématique d'une série (« run ») présentée au cours des enregistrements en IRMf. Au sein de cycles de 9sec, des bursts de visages (alternés avec des objets) apparaissent pendant 2sec (en rouge) suivis d'un cycle de 7sec composé uniquement d'objets (en bleu). Ces cycles sont répétés 27 fois au cours d'une série. Une illustration de la réponse BOLD attendue est présentée au-dessous, soit une augmentation de celle-ci au cours des bursts de visages, ainsi qu'une illustration de l'analyse de cette réponse par une transformée de Fourier. (B) Illustration de la composition des différentes expériences réalisées (ou en cours de réalisation) au sein du projet soit un paradigme de Face Localizer en haut (ici humain mais également utilisé avec des visages de singe), un paradigme de reconnaissance de l'identité faciale (*Facial Identity Recognition* ; FIR) au milieu et son inversion juste en dessous.

Traitement des données

Les modèles anatomiques et fonctionnels ont été acquis selon la même procédure qu'évoquées précédemment (voir chapitre 3). Le prétraitement des données fonctionnelles obtenues au cours de l'expérimentation n'est guère différent de celui évoqué précédemment (voir chapitre 3) à ceci près qu'aucune correction de synchronisation des coupes (*slice timing correction*) n'a pas été appliquée dans le cas présent. Les données ont été acquises à l'aide de la technique de multi-bande (avec un TR plus bas de 1.5s) qui ne nécessite pas cette étape.

Amplitude des réponses sélectives de visage. Les séries d'IRMf de la même condition ont d'abord été moyennées ensemble. Les six premiers volumes de chacun de ces passages moyens ont été supprimés afin de prendre en compte le temps de stabilisation du signal. Nous avons ensuite suivi la même procédure que celle décrite dans (Gao, Gentile, et Rossion 2018). Une transformée de Fourier (FFT) a été réalisée sur les 156 volumes restants des données prétraitées avec des performances de fixation supérieures à 85 % et le spectre d'amplitude a été directement dérivé des coefficients de Fourier obtenus. Puis, nous avons calculé le rapport signal sur bruit (*Signal Noise Ratio* ; SNR) en convertissant l'amplitude de la fréquence de stimulation aux visages en un Z-score comme dans les études précédentes de (McCarthy et al. 1994; Puce et al. 1995) en utilisant la moyenne et l'écart type de l'amplitude aux fréquences voisines, soit :

$$Z\text{-score} = (A_S - \mu_N) / \sigma_N$$

A_S : l'amplitude à la fréquence de stimulation

μ_N : la moyenne des 20 fréquences voisines à celle de stimulation

σ_N : l'écart type de l'amplitude de ces 20 fréquences voisines

Cette procédure est appliquée à chaque voxel indépendamment.

Résultats préliminaires

Comme il a été précisé précédemment, ce projet s'est vu largement ralenti par la pandémie mondiale liée au virus COVID-19. L'objectif de ce projet était de déterminer s'il existait des différences substantielles dans le codage de l'identité faciale entre les primates humain et non-humain. À ce jour, seul des résultats préliminaires sont susceptibles d'être présentés dans cette section et traiterons de l'adaptation d'un paradigme d'encodage fréquentiel comme *Face Localizer* chez le singe. Préalablement, un sujet humain a été inclus dans le projet pour vérifier la bonne marche du protocole expérimental et de son adaptation au sein de notre laboratoire. Les résultats obtenus seront décrits dans cette section. Puis, des sessions IRMf ont permis

d'enregistrer les activations à la présentation de visage humain et de visage de singe chez deux animaux vigiles (M01 et M02) impliqués dans une tâche de fixation passive. Un paradigme de stimulation périodique rapide (FPS) basé sur l'encodage en fréquence a été utilisé au cours duquel des stimuli composés de visages (humain ou singe) ont été présentés à une fréquence d'intérêt précise au sein d'un jeu d'images d'objets. Pour minimiser la contribution des indices visuels de bas niveau aux réponses sélectives dans les catégories (visage et objet), la luminance et le contraste ont été égalisés entre tous les stimuli (avec une valeur d'intensité moyenne de 115,0 et une valeur de contraste moyenne de 0,56) et les stimuli ont tous été redimensionnés. Une version brouillée en phase de Fourier (*phase scramble*) de chaque image conservant les mêmes informations visuelles de bas niveau ont également été présentés dans des séries différentes. Cela a permis d'évaluer la contribution des informations structurales dans les réponses aux images non brouillées par opposition aux images brouillées.

1. Reproduction du paradigme FPS chez l'humain

Dans les études réalisées par nos collaborateurs, le paradigme FPS a montré son efficacité dans la localisation des Faces Patches chez l'humain (Gao, Gentile, et Rossion 2018). Afin de s'assurer de la bonne reproduction de leur protocole, nous avons réalisé des enregistrements en fMRI chez un sujet humain. Les résultats ont été collectés au cours de 6 séries lors de présentation de visage humain. À partir des z-scores calculés pour la condition « visage » pour les données collectées dans le paradigme *Face Localizer*, seuillées à 3 et projetées sur la T1 de l'individu, les patches sélectifs aux visages ont été retrouvés dans les deux hémisphères du sujet H01 (Figure 42). Il s'agit principalement de trois régions corticales comprenant la FFA au niveau du gyrus fusiforme latéral, la OFA au niveau du gyrus occipital et la partie postérieure du STS. Le z-score maximum (SNR), égal à 15.32, a été observé au niveau de la FFA de l'hémisphère droit (40, -36, -4 en coordonnées MNI). De manière semblable à nos collaborateurs, les *face patches* observés chez l'humain ont été retrouvés. De plus, le sujet humain inclus dans la présente étude a également participé au protocole de FIR et de FIR inversé. Dans le cadre du FIR, le z-score maximum retrouvé au sein de la FFA était de l'ordre de 7 lorsque les visages étaient présentés à l'endroit et de l'ordre de 5 lorsqu'ils étaient affichés à l'envers, traduisant une diminution de la réponse neurale liée à l'effet d'inversion. De façon qualitative, ces résultats traduisent la distinction des mécanismes neuronaux impliqués dans la reconnaissance de l'identité faciale avec une altération du traitement holistique lorsque les visages sont inversés, révélée par la diminution de l'amplitude des réponses corticales.

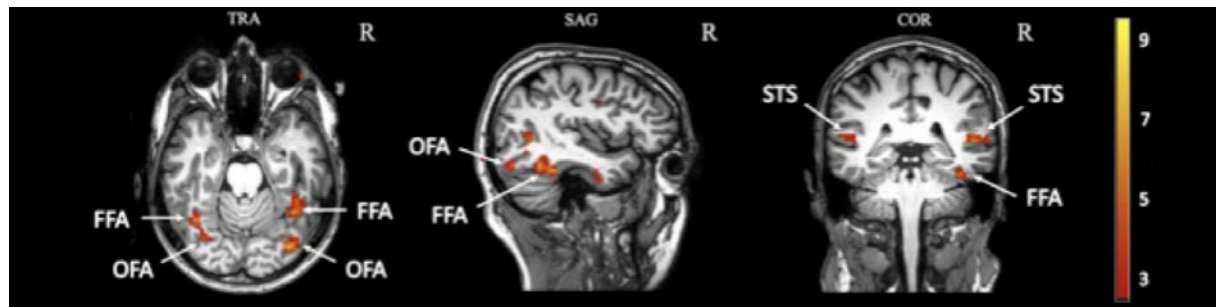


Figure 42 - Reproduction du paradigme FPS chez l'humain. Les images montrent l'ensemble des *face patches* observés chez un sujet humain au sein de notre laboratoire après reproduction du même paradigme expérimentale. Les coupes transversales, sagittales et coronales sont présentées ici. Les visages activent préférentiellement le gyrus occipital (OFA), le gyrus fusiforme (FFA) et la partie postérieure du STS, avec une prédominance au niveau de l'hémisphère droit. Les couleurs chaudes (de rouge à jaune) traduisent l'échelle de z-score calculé à partir des données recueillies. Ces données ont été obtenues à partir d'une unique session d'enregistrement en IRMf dans la cadre de l'utilisation du protocole de *Face Localizer* avec des visages humains.

2. Adaptation du paradigme FPS chez le PNH

Chez l'humain, le paradigme FSP a permis d'identifier des patches sélectifs aux visages lors de la présentation de visages humains. La reproduction de ce paradigme chez l'animal a permis de révéler un certain nombre de ces *face patches*. Ces résultats ont été obtenus à partir des données recueillies dans le cadre du paradigme FSP avec des visages humains (20 séries pour les deux animaux) et des visages de singes (20 séries pour les deux animaux) qui ont été moyennées ensemble. Les calculs des z-scores à l'issue de ce moyennage ont été réalisés dans le volume individuel de chaque animal puis ont été projetés dans les surfaces individuelles respectives. Cela nous a permis de mettre en évidence respectivement 5 et 7 patches sélectifs aux visages (Figure 43-A). Les patches MF, ML ont été retrouvés de façon robuste chez les deux animaux. Chez l'individu M01, les patches PL, AL, AF, PVL et PO ont été retrouvés sur les deux hémisphères. Chez M02, PL a été retrouvé au sein de l'hémisphère gauche et AL et PVL dans l'hémisphère droit. Pour chacun des patches identifiés, nous présentons les spectres d'amplitude de Fourier dans les conditions de présentations de visages ou de leurs contrôles respectifs (visage brouillé) (Figure 43-B). L'augmentation de l'activité neuronale lors de la présentation de visages est observée à la fréquence de présentation (1/9 Hz) et pour certains patches à la seconde harmonique (2/9 Hz). À l'inverse, les conditions contrôles ne présentent pas de pics d'augmentation dans les réponses. Ces observations révèlent que la perception des visages au sein des séries d'enregistrements n'est pas basée sur les propriétés bas niveau (contraste, luminance etc..) des stimuli présentés.

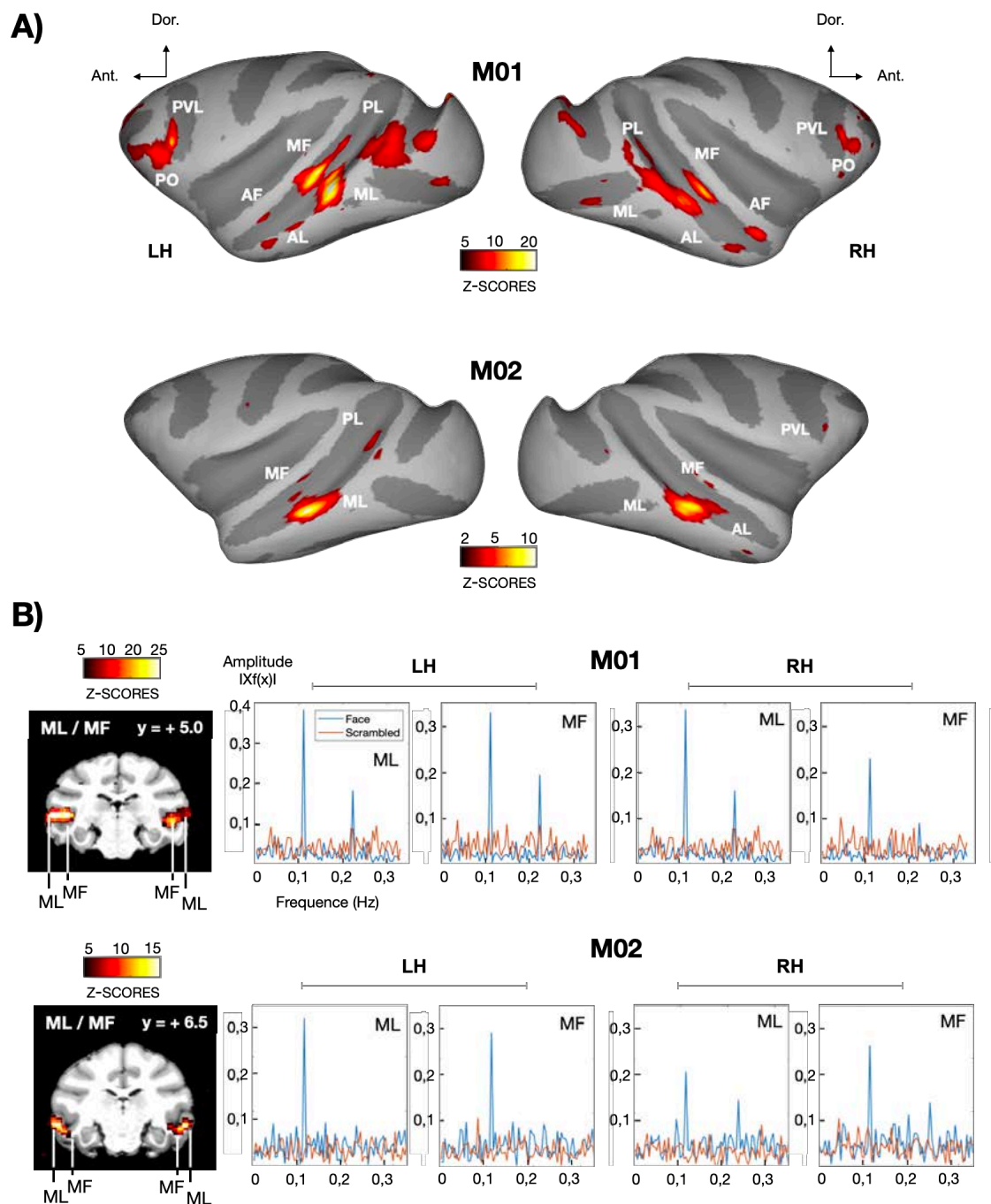


Figure 43 - Patches sélectifs aux visages chez le singe à l'issu d'un paradigme de FSP. (A) Les données issues du volume de chacun des individus ont été projetés sur les surfaces individuelles respectives. Seules les vues latérales sont présentées ici puisque nous n'avons pas observé d'activations dans d'autres zones. Les patches PL, ML, MF, AL, AF, PVL et PO sont observés sur les deux hémisphères de M01. Pour M02, seuls les patches ML et MF sont retrouvés de façon bilatérale. On observe également le patch ML sur l'hémisphère gauche et PVL et AL sur l'hémisphère droit. Les couleurs chaudes (de rouge à jaune) traduisent l'échelle de z-score calculé à partir des données recueillies. **(B)** Des vues coronales provenant respectivement des volumes individuels de chacun des animaux sont présentées à gauche montrant les patches ML et MF des deux animaux. Les spectres d'amplitudes de Fourier issus des patches ML et MF retrouvés de façon bilatérale chez les deux individus sont présentés ici pour chacun des hémisphères et pour les deux conditions (visages en bleu et visages brouillés en rouge). Les pics reflètent l'amplitude des réponses lors de la présentation de visage à la fréquence d'intérêt (1/9Hz) et de leurs harmoniques (2/9Hz). Ces pics ne sont pas observés lors de la présentation de visages brouillés.

Discussion

L'objectif de ce projet était de déterminer s'il existait des différences substantielles dans le codage de l'identité faciale entre les primates humains et non-humains et ainsi de vérifier l'intérêt et la validité du modèle macaque pour caractériser la reconnaissance de l'identité faciale humaine. La réévaluation de ce modèle est d'une importance cruciale puisque le macaque est largement considéré dans la communauté neuroscientifique comme le meilleur modèle animal disponible non seulement de la reconnaissance visuelle humaine, mais des fonctions cérébrales sensorielles, cognitives et motrices en général (Passingham 2009). Nous souhaitons donc identifier le réseau cortical des régions sélectives aux visages chez le singe (pour exemple (Tsao et al. 2008; Tsao, Moeller, et Freiwald 2008)) et caractériser les réponses propres à la reconnaissance de l'identité faciale au sein de ces régions. Pour cela, un paradigme impliquant la manipulation de l'orientation des visages (à l'endroit ou à l'envers) devait être utilisé afin de mesurer si l'orientation de la présentation des visages pouvait affecter les réponses neuronales chez le PNH. Cet effet d'inversion est observé de façon très contradictoire dans la littérature suggérant que la stratégie de traitement holistique des visages serait propre à l'humain (voir (Rossion et Taubert 2019; Griffin 2020)).

À ce jour, seuls les résultats traitant de l'adaptation d'un paradigme de stimulation périodique rapide de stimuli basé sur l'encodage fréquentiel ont été collectés. Chez l'humain, nous avons pu établir une bonne reproduction du paradigme qui a permis de révéler trois patchs sélectifs aux visages de façon bilatérale incluant la FFA, l'OFA et la partie postérieure du STS. Chez le singe, les données recueillies sur deux animaux ont permis d'identifier un certain nombre de patchs sélectifs aux visages suggérant que ce paradigme est également efficace chez le PNH. Cela nous a permis de mettre en évidence respectivement 5 et 7 patchs sélectifs aux visages (Figure 43-A) dont les patchs MF, ML qui ont été retrouvés de façon robuste chez les deux animaux. Chez M01, cette approche a permis d'identifier les patchs ML, MF, AL, AF, PL, PVL, PO sur les deux hémisphères. Pour M02, seuls les patchs ML et MF sont présents sur les deux hémisphères et l'on a observé les patchs PVL et AL sur l'hémisphère droit et PL sur le gauche.

L'observation de cette variabilité interindividuelle dans la cadre de l'identification des *face patches* est souvent reportée dans les études chez le PNH. Par exemple, dans l'étude de (Janssens et al. 2014), les patchs PL, ML, MF ont été identifiés chez l'ensemble des 3 animaux testés

alors que les autres patches sont retrouvés de manière hétérogène (AD 5/6 hémisphères ; AF 3/6 ; PL et ML 4/6 ; PO 3/6 ; PA 4/6). Plusieurs études ont également rapporté ne pas avoir trouvé de patches AM (Pinsk et al. 2009; Livingstone et al. 2017). Les études fondamentales de Tsao et al., ont également rendu compte d'une grande variabilité dans la localisation et le nombre de patches sélectifs aux visages, à la fois chez le singe et chez l'humain (Tsao et al. 2008; Tsao, Moeller, et Freiwald 2008). Cette importante variabilité est documentée dans l'étude de (Ku et al. 2011) dont la Figure 44 ci-dessous résume l'accord global des *face patches* entre les études et illustre la variabilité interindividuelle (voir également le tableau supplémentaire 2). Cette variabilité n'est pas surprenante dans le cadre de fonctions cognitives haut niveau comme la reconnaissance de l'identité faciale. Par exemple, grâce à des données issues du consortium *PRIMatE Data Exchange* (Milham et al. 2018), des chercheurs ont récemment mis en évidence que tout comme chez l'humain, les aires d'association hétéro-modales chez le PNH étaient caractérisées par des niveaux relativement plus élevés de variations interindividuelles dans les modèles de connectivité fonctionnelle (Xu et al. 2019). À l'inverse, les régions d'ordre inférieur, comprenant les aires sensorielles et motrices primaires, étaient caractérisées par des niveaux de variations plus faibles.

Pour revenir sur nos hypothèses de travaux, il est important de poursuivre ce projet afin de déterminer si le modèle macaque est un modèle valable pour l'étude de la reconnaissance de l'identité faciale de l'humain. Comme nous l'avons vu précédemment, les preuves empiriques d'un effet d'inversion chez le singe d'un point de vue comportementale sont largement hétérogènes (Parr 2011; Griffin 2020). En revanche, ces résultats sont bien plus évidents chez l'humain, faisant de l'effet d'inversion un marqueur du traitement holistique des visages et une particularité de la reconnaissance de l'identité faciale (pour revue (Tanaka et Farah 1993; Tanaka et Simonyi 2016)). Ces observations démontrent ainsi que l'orientation et les relations spatiales, notamment verticales, des éléments du visage sont critiques dans la reconnaissance de ces derniers (Goffaux et Rossion 2007). Pour mieux définir la validité du modèle macaque, ce projet visait à mener une comparaison directe des capacités de reconnaissance faciale des humains et des singes avec des stimuli et des conditions de stimulation comparables sans tâche et sans nécessité d'entraînement traduisant une reconnaissance spontanée des visages présentés.

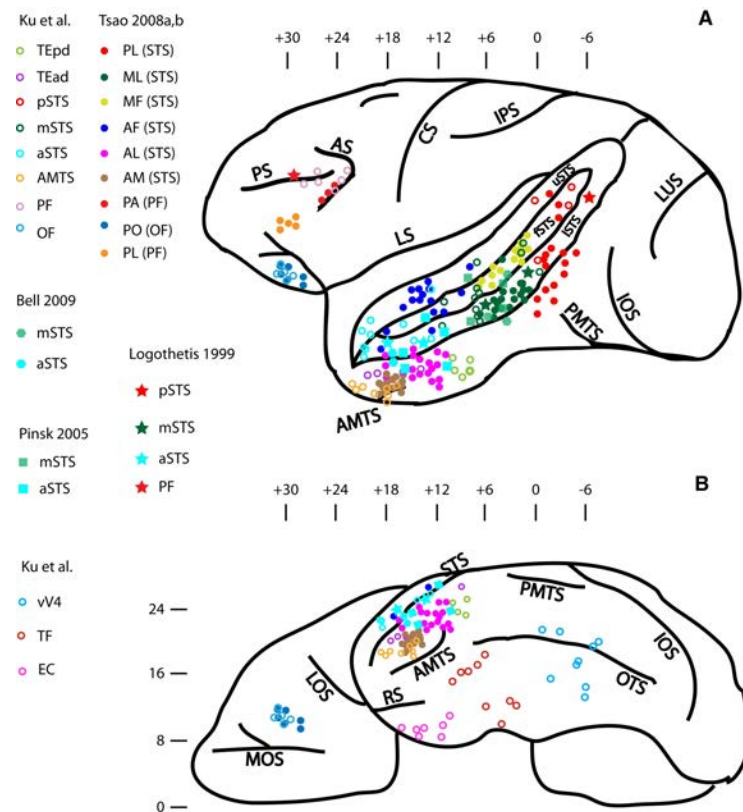


Figure 44 - Les activations sélectives aux visages issues de la littérature superposées sur une vue latérale et ventrale du cerveau. (A) Vue latérale du cerveau. Les emplacements des patches sélectifs du visage trouvés dans la littérature (Logothetis et al. 1999; M. A. Pinsk et al. 2005; Tsao, Moeller, et Freiwald 2008; Tsao et al. 2008; Bell et al. 2009; Ku et al. 2011) sont marqués par les symboles fermés et les emplacements trouvés dans l'étude actuelle sont indiqués par les cercles ouverts. Pour les zones activées décrites par (Tsao et al. 2008; Tsao, Moeller, et Freiwald 2008), les conventions de dénomination utilisées par les auteurs ont été retenues avec les localisations entre parenthèses. Les emplacements ont été estimés sur la base des positions AP lorsqu'elles sont données ; sinon, les positions ont été estimées en comparant les coupes coronales à l'atlas de (Saleem et Logothetis 2006). Dans les cas où l'activation s'étendait sur plusieurs tranches, la position moyenne était prise. Les emplacements sont indiqués après normalisation sur le modèle de macaque (McLaren et al. 2009). Il est à noter que toutes les études ne font pas de distinction entre les patches situés sur la berge et dans le fond du STS. **(B)** Vue ventrale de l'activation sélective du visage dans cette étude (cercles ouverts) et la littérature (symboles fermés). Les coordonnées de l'activation ventrale sont données dans le tableau S2. Abréviations : LOS : sillon orbitaire latéral ; MOS : sillon orbitaire médial ; OTS : sillon occipitotemporal ; PMTS : sillon temporal moyen postérieur ; RS : sillon rhinal. D'après (Ku et al. 2011).

L'observation de réponses différentes à l'orientation du visage chez l'humain et le singe pourrait avoir des conséquences majeures dans le domaine de la reconnaissance des visages. Si nous ne trouvions pas d'effet d'inversion chez le singe, cela révélerait une différence de traitement de l'identité faciale entre les deux espèces. Un certain nombre d'arguments relevant à la fois d'observations comportementales et topographiques soutiennent déjà l'idée de différences entre ceux-ci, tout particulièrement au sein de la voie « ventrale » portant le traitement des aspects invariants du visage (Rossion et Taubert 2019). S'il est largement admis

que nous sommes des experts de la reconnaissance des visages puisque nous sommes en autre en mesure d'identifier une grande quantité de visages d'individus de notre propre espèce, ce ne semble pas être le cas du macaque qui ne présente pas d'expertise pour l'identification d'individus conspécifiques (Parr, Heintz, et Pradhan 2008). D'un point de vue anatomique, il est important de noter qu'il existe des différences majeures de gyrification entre le cerveau des macaques et celui des humains (Zilles, Palomero-Gallagher, et Amunts 2013). Chez l'humain, la reconnaissance de l'identité faciale est rapide, automatique, efficace et portée au sein d'un réseau cortical ventrale latéralisé dans l'hémisphère droit dans le VOTC. Cette surface est divisée par deux sillons majeurs, le sillon collatéral et le sillon occipito-temporal, qui définissent les frontières du gyrus fusiforme, soit la structure la plus importante pour la reconnaissance de l'identité faciale. Chez le macaque, seul un seul sillon ventral principal est présent, appelé OTS (*Occipito-Temporal Sulcus*). Ce faisant, ils sont dépourvus d'un gyrus fusiforme parmi d'autres différences neuroanatomiques substantielles avec le VOTC humain.

Les réponses sélectives aux visages chez l'humain sont divisées selon un réseau dorsal et ventral qui vont se situer respectivement le long du STS et du VOTC. Chez le singe, l'ensemble du réseau est compris au sein du STS où des neurones sélectifs aux visages ont été systématiquement enregistrés. Si l'on prend l'aire MT comme point d'ancrage, on peut remarquer que les *face patches* chez le singe au sein du STS sont situés ventralement par rapport à celle-ci contrairement à son homologue humain pour lequel les patches au sein du STS sont situés plus dorsalement à MT. Cette différence de localisation corticale par rapport à l'aire MT peut être une conséquence de l'expansion spatiale du lobe temporal chez l'humain (Orban, Van Essen, et Vanduffel 2004) et de l'augmentation de la gyrification de son cortex cérébral (Zilles, Palomero-Gallagher, et Amunts 2013). L'ensemble de ces différences anatomiques ainsi que l'absence de preuves empiriques de la reconnaissance de l'identité faciale chez le macaque, suggère la possibilité qu'un tel système ventral de reconnaissance serait apparu au cours de l'évolution des primates avec un développement plus large et plus spécifique chez l'humain (Weiner et Grill-Spector 2015). Cette apparition a supposément émergé de manière progressive au sein des primates, comme semblent l'indiquer certaines études révélant chez le chimpanzé les mêmes effets d'inversion que chez l'humain et une spécialisation de la reconnaissance de l'identité faciale à travers des visages appartenant à son domaine d'expertise (conspécifiques ou humain) (pour revue voir (Parr et al. 2000;Parr 2011)).

Les observations issues de ce projet pourraient renforcer cette conviction évolutive du traitement de la reconnaissance de l'identité faciale et résoudre l'hypothèse selon laquelle des approches de traitement différentes sont opérées entre le macaque et l'humain. Le cas échéant, les connaissances inférées chez l'humain à partir des enregistrements unitaires chez le singe devront être reconsidérées.

Enfin, même s'il s'avérait que les macaques rhésus ne présentaient pas les mêmes mécanismes cognitifs pour extraire l'identité d'un visage cela ne signifie pas pour autant que les visages ne soient pas des stimuli visuels importants chez ceux-ci. Le traitement des aspects variants du visage semble conservé chez l'espèce montrant une sensibilité importante aux changements dans les expressions de leurs congénères (Goossens et al. 2008; Parr et Heintz 2009). On observe notamment une modulation des activations suscitées par différentes expressions de singe (Hadj-Bouziane et al. 2008; Liu et al. 2015). On sait également que chez le PNH, comme chez l'humain, la morphologie faciale est associée à l'affirmation de soi, à l'agressivité et sert aux mesures du statut de dominance (Altschul et al. 2019). De plus, certains des patchs sélectifs aux visages dans le cortex orbito-frontal se sont également révélés être le support la représentation des catégories sociales (Barat, Wirth, et Duhamel 2018). L'ensemble de ces observations traduit bien le rôle crucial des visages au sein des PNH comme un marqueur social essentiel. Enfin, si l'on suppose que les mécanismes de reconnaissance de l'identité faciale sont différents chez l'humain et le macaque, il semble en revanche que sur des bases multimodales les deux espèces de rejoignent. En effet, il est apparu que les macaque possèdent une représentation cognitive intermodale des individus où la reconnaissance de l'identité serait réalisée par correspondances entre visage et voix associées à la fois pour des congénères et des humains connus (Sliwa et al. 2011).

Le présent projet ne remet donc pas en cause l'existence d'un système sensoriel spécialisé dans le traitement des visages pour soutenir les besoins de l'espèce notamment pour mettre en œuvre l'identification rapide d'un congénère et de son statut social. Mais il supporte l'idée que ces mécanismes ne nécessiteraient sans doute pas les mêmes traitements que chez l'humain, notamment qu'ils ne se baseraient pas sur un traitement holistique de la configuration spatiale des visages.

Figure Supplémentaire

Auteurs	Espèces	N	Méthode	Type	MRI	Design	État	Stimuli	Face Patch (FP)
(Arcaro et al. 2020)	MM	7	IRMf	MION	3T	BLOC	V	Visages de singes, scènes (<i>scènes de laboratoire, corps de singes et objets</i>)	AL, AF, ML, MF, PL
(Taubert et al. 2020)	MM	4	IRMf	MION	4.7 T	BLOC	V	Visages de singes et humains, objets, scènes, brouillage de phase	AL, AF, ML, MF, PL
(Taubert et al. 2018)	MM	2	IRMf	MION	-	BLOC	V	Visages humains, corps, fruits, objets, mains	-
(Arcaro et al. 2017)	MM	4	IRMf	MION	-	BLOC	V	Visages de singes, mains humaines et objets	AL, AF, ML, MF
(Livingstone et al. 2017)	MM	4	IRMf	MION	3T	BLOC	V	Visages de singes, visages brouillés et objets	AL, AF, ML, MF
(Fisher et Freiwald 2015)	MM	4	IRMf	MION	3T	BLOC	V	Visages de singes, corps de singes, objets (<i>objet artificiel, fruits et légumes</i>)	AL, AF, ML, MF, PL
(Hung et al. 2015)	C.J	4	IRMf	BOLD	7T	BLOC	V	Visages de singes, corps de singes, objets, brouillage de phase, brouillage spatial	O, PD, PV, MD, MV, AD
(Taubert et al. 2015)	MM	2	IRMf	MION	-	BLOC	V	Visages humains, corps, fruits, objets et mains	AL, ML, MF, PL
(Janssens et al. 2014)	MM	4	IRMf	Sirenem	3T	BLOC	V	Visages de singes, des corps, des objets, des mammifères, des oiseaux et des fruits	ML, MF, PL
(Issa et DiCarlo 2012)	MM	2	IRMf	MION	3T	BLOC	V	Visages de singes et d'humains, corps de singes, objets, scènes, brouillage de phase	PL, AM, AL, ML, MF
(Ku et al. 2011)	MM	2	IRMf	BOLD	7T	BLOC	V	Visages de singes, fruits, maison, fractal	TEpd, TEas, pSTS, aSTS, mSTS, AMTS, PF, OF, vV4, TE, EC
(Bell et al. 2009)	MM	4	IRMf	MION	3T	BLOC	V	Visages de singes, parties du corps de singe, objets et lieux	mSTS, aSTS
(Mark A. Pinsk et al. 2009)	MF	3	IRMf	BOLD	3T	BLOC	V	Visages de singes, parties du corps de singe, nourriture, scènes de laboratoire et objets	AF, ML, ML
(Rajimehr, Young, et Tootell 2009)	MM	2	IRMf	MION	3T	BLOC	V	Visages humains, objets	ML, MF, AL, AF, PO
(D. Y. Tsao, Moeller, et Freiwald 2008)	MM	10	IRMf	Sirenem	3T	BLOC	V	Visages humains, visages de singe, mains humaines, gadgets, fruits et légumes, corps, images brouillées	AL, AF, ML, MF, AM, PL
(Doris Y. Tsao et al. 2008)	MM	4	IRMf	Sirenem	3T	BLOC	V	Visages humains, visages de singe, mains humaines, gadgets, fruits et légumes, corps, images brouillées	PA, PO, PVL

Auteurs	Espèces	N	Méthode	Type	MRI	Design	État	Stimuli	Face Patch (FP)
(Hadj-Bouziane et al. 2008)	M.M	2	IRMf	MION	3T	BLOC	V	Visages de singes (<i>neure, expressif</i>), parties du corps de singes, objets, lieux et visages brouillés	Le long du cortex IT comprenant le STS et le gyrus IT, ainsi que dans le lunaire et le sillon occipital inférieur
(Moeller, Freiwald, et Tsao 2008)	M.M	4	IRMf	Sirenem	3T	BLOC	V	Visages humains, visages de singe, mains humaines, gadgets, fruits et légumes, corps, images brouillées	AL, AF, ML, MF, PL, AM
(D. Y. Tsao 2006)	M.M	2	IRMf	MION	3T	BLOC	V	Visages, corps, fruits, gadgets technologiques, mains, images brouillées	PL, Middle Face patch, AL
(M. A. Pinsk et al. 2005)	M.F	3	IRMf	BOLD	3T	BLOC	V	Visages de singes, parties du corps de singe, objets	mSTS, aSTS
(Doris Y Tsao et al. 2003)	M.M	3	IRMf	MION	3T	BLOC	V	Visages humain, corps, mains, fruits, objets technologiques et objets technologiques brouillés en grille	Trois patches spécifiques au visage situés dans le fond et la rive inférieure du STS en TE caudale, 2 patches dans AMS
(Logothetis et al. 1999)	M.M	2	IRMf	BOLD	4,7T	BLOC	A	Visages de singes, visages brouillés	pSTS, mSTS, aSTS, PF

Tableau supplémentaire 2 – Diversités des approches et des faces patches identifiés chez le PNH dans le cadre de protocole de Face Localizer. Le tableau résume les espèces (MM : Macaca Mulatta ; M.F : Macace Fascicularis ; C.J : Callithrix Jacchus) utilisées ainsi que l’effectif (N) d’animaux, le type de méthodes appliqué (avec agent de contrats MION, Siremen ou signal BOLD), la puissance du scanner (T : Tesla), l’état des animaux (V : Vigile ; A : Anesthésié), le design et *les face patches* identifiés. Seuls les patches obtenus chez l’ensemble des animaux impliqués dans une étude sont reportés ici.

Chapitre 6 – Discussion Générale

« Une conclusion, c'est quand vous en avez assez de penser »

Herbert Albert Fisher

Résumés des résultats

Au cours de cette thèse, je me suis intéressée au traitement des configurations spatiales dans le cortex visuel chez le primate non-humain. Plus particulièrement, j'ai étudié le traitement de la symétrie chez le macaque à partir de textures à motifs réguliers. J'ai également initié un projet visant à mieux comprendre le traitement lié à la reconnaissance de l'identité faciale lors de la manipulation de l'orientation de visage (à l'endroit à l'envers) chez le singe.

Dans la première étude, j'ai cherché à identifier le réseau cortical supportant le traitement de la symétrie chez le macaque. Tout d'abord, j'ai reproduit un protocole qui avait été utilisé par mes collaborateurs, me permettant d'effectuer des comparaisons avec les résultats qu'ils avaient observés chez l'humain dans le cadre de réponse à la symétrie par rotation. Puis, j'ai poursuivi l'investigation des réponses de ce réseau à travers un autre type de symétrie composé de réflexion (symétrie en miroir). L'ensemble des stimuli était défini par des textures construites à partir de motifs symétriques définis sur la base de rotation ou de réflexion. Chacun de ces types de symétrie était composé de sous-groupes reflétant soit une augmentation de l'ordre de symétrie (n rotations) soit une orientation ou du nombre d'axe de réflexion différent (horizontal, vertical ou les deux). Dans un design en bloc, les réponses à ces stimuli ont été contrastées à celles de leurs contrôles respectifs et les résultats obtenus m'ont permis de mettre en évidence : (1) un réseau cortical de traitement de la symétrie par rotation similaire entre les primates humains et non-humains (2) des réponses augmentant de manière paramétrique avec l'ordre de symétrie présenté (n rotations) (3) un réseau similaire de traitement de la symétrie par rotation et par réflexion chez le macaque (4) des réponses plus fortes pour des motifs symétriques à deux axes (horizontale et verticale) plutôt qu'un seul axe (horizontal). En effet, en utilisant des analyses par ROIs définies lors d'un précédent protocole de rétinotopie, nous avons observé que les réponses à la symétrie par rotation chez le macaque débutaient au-delà de V1, dans un réseau comprenant les aires V2, V3, V3A, V4 semblablement à l'humain. Des analyses basées sur un atlas ont également mis à jour des réponses plus en aval au sein de la voie ventrale incluant V4A. Des réponses paramétriques à l'ordre de symétrie ont été observées dans les aires

V3, V4 et PITd (proposées comme potentiel homologue du LOC humain) tout comme reportées chez les sujets humains. Les résultats obtenus pour la symétrie par réflexion ont révélé un réseau de traitement similaire incluant les mêmes aires visuelles, comme souligné par les cartes de recouvrement. De façon intéressante, les réponses à la symétrie par réflexion composée de deux axes (horizontal et vertical) se sont avérées plus fortes dans les aires V3, V3A et V4 par rapport à un axe horizontal simple. La comparaison des réponses à la symétrie pour l'ensemble des conditions a également mis à jour des réponses plus importantes pour la symétrie à deux axes de réflexion plutôt qu'une simple rotation (ordre 2) dans les aires V3, V3A, V4 et PITd. En somme, l'ensemble de ces résultats ont mis en évidence le réseau cortical du traitement de la symétrie jusqu'alors jamais observé chez le macaque, supporté par des aires visuelles homologues à celles de l'humain.

La seconde étude que j'ai menée au cours de cette thèse visait à évaluer les réponses neuronales du traitement de la reconnaissance de l'identité faciale lors de la manipulation de l'orientation de présentation de visages. Le but principal était de comparer les mécanismes liés à cette fonction cognitive chez le primate humain et non-humain à travers un protocole commun ne nécessitant ni entraînement ni tâche comportementale afin de mettre à jour d'éventuelles différences. Le double versant de ce projet portait d'une part sur l'adaptation d'un paradigme de stimulations rapides construit sur la base d'encodage fréquentiel chez le singe afin d'identifier les patchs sélectifs aux visages et de l'autre l'observation des réponses d'identification de visage dans un protocole mesurant l'effet d'inversion au sein de ces patchs. À ce jour, seule la première partie du projet a pu être finalisée. Les résultats obtenus ont montré que l'approche de présentation rapide de stimuli permettait l'identification du réseau de traitement des visages chez les singes. Dans ce protocole de *Face Localizer*, des images composées de visages (humain ou singe selon les séries) ont été présentées au sein de séries d'images d'objets à une fréquence de présentation précise (1/9Hz). L'analyse de l'amplitude des réponses mesurées dans le domaine de Fourier a permis de révéler un certain nombre de *face patches*. Ainsi, nous avons pu observer 5 patchs sélectifs aux visages chez les deux animaux et deux autres qui n'ont été observés que pour un seul d'entre eux. Chez le premier, cette approche a permis d'identifier les patchs ML, MF, AL, AF, PL, PVL, PO sur les deux hémisphères. Pour le second, les patchs ML et MF ont été retrouvés de façon bilatérale et l'on a aussi observé les patchs PVL et AL sur l'hémisphère droit et PL sur le gauche. La poursuite de ce projet devrait à terme mener à l'évaluation des réponses liées aux traitements de la

reconnaissance de l'identité faciale lors de la manipulation de l'orientation des visages au sein des patches caractérisés chez les deux individus.

Limitations et perspectives

Comme il a été évoqué au cours des précédents chapitres, ces deux projets sont porteurs de limites et suggèrent l'approfondissement de diverses pistes d'études pour compléter l'ensemble de ces observations. En effet, les mesures en IRMf se veulent être le reflet indirect des réponses neuronales et présentent également une moins bonne résolution temporelle que certaines autres approches. Ainsi, ces pistes seront décrites distinctement pour ce qui est du traitement de la symétrie ou des visages chez le macaque.

1. Poursuivre avec la symétrie

Dans le cadre de cette étude comparative, certaines pistes n'ont pas encore été explorées. Par exemple, on notera que ce projet s'est concentré sur les réponses sensorielles du cerveau et n'a pas exploré la perception à proprement parlé. À ce jour, aucune étude n'a rapporté de preuves empiriques de la perception de la symétrie chez le macaque. Ces approches pourraient être utiles à l'avenir afin de déterminer comment les réponses corticales rapportées ici peuvent être liées à la perception de la symétrie. Nous pourrions par exemple envisager l'utilisation de paradigme de *matching-to-sample* (voir Figure 45-A) dans lequel l'observateur se voit présenter un premier stimulus « échantillon » (*sample*) suivi par la suite de deux stimuli, dont l'un « correspondant » (*match*) au stimulus échantillon. L'observateur doit alors reconnaître le stimulus échantillon au sein de la paire de stimuli qui lui est présentée. Dans cette tâche, nous pourrions présenter dans un premier temps un stimulus A (symétrique ou son contrôle) durant une certaine durée sur un écran face à l'animal. Puis, ce stimulus disparaîtrait pour laisser place à une paire de stimuli composée du stimulus A préalablement présenté et de son homologue respectif B (symétrique ou son contrôle). L'animal devrait engager une réponse, soit par une saccade oculaire soit par une réponse manuelle sur le stimulus A et serait récompensé si sa réponse correspond bien au premier stimulus présenté. Les stimuli symétriques et contrôles en tant qu'échantillon seraient alternés au sein des différentes séries ainsi que la position du stimulus correspondant (droite ou gauche). Cette tâche traduit une mesure directe de la discrimination des stimuli présentés et donc de la reconnaissance de la symétrie présente dans un stimulus par opposition à son contrôle.

Nous pourrions également envisager l'utilisation de tâches de *free-viewing* permettant d'observer le comportement oculaire des animaux lorsqu'ils sont confrontés à un stimulus symétrique et son contrôle via un dispositif d'eye-tracking. En effet, les mouvements oculaires et les fixations peuvent fournir des informations qualitatives et quantitatives sur les processus cognitifs sans nécessité de consignes verbales (pour revue (Hopper et al. 2021)). Au niveau le plus fondamental, le suivi des mouvements oculaires des primates révèle ce qui capte et retient leur attention, puisque les mouvements oculaires et les schémas de fixation sont des marqueurs d'une attention manifeste (Smith, Rorden, et Jackson 2004). Dans ce contexte, nous pourrions opter pour un paradigme de *visualisation libre*, dans lequel les stimuli symétriques et leurs contrôles seraient présentés pendant une durée prédéterminée et la durée de l'attention du sujet à leur égard serait mesurée. Une attention accrue à un stimulus spécifique serait considérée comme une préférence pour ce stimulus. Il serait alors intéressant d'observer cette préférence au sein de la même catégorie de stimuli (symétrique ou contrôle) à travers différentes séries qui traduirait une distinction entre les deux catégories présentées. Nous pourrions aussi mettre en œuvre une tâche de temps de recherche, dans laquelle les animaux seraient d'abord habitués à une seule image sur une période de temps prédéterminée, puis cette même image serait présentée avec une nouvelle image. L'attention relative du sujet pour le nouveau stimulus et le stimulus connu serait enregistrée (voir Figure 45-B). Dans cette tâche de temps de recherche, une préférence visuelle pour une nouvelle image par rapport à une image familière indiquerait la reconnaissance de l'image familière. Ici, l'image familière pourrait contenir de la symétrie et serait présentée par la suite avec son stimulus contrôle respectif ou inversement. L'important est de montrer qu'il y a bien eu une distinction d'une catégorie par rapport à l'autre, ce qui révélerait la perception des motifs englobés au sein des stimuli. Ces mesures en *free-viewing* restent néanmoins des observations indirectes de la perception en comparaison au protocole précédemment évoqué mais présente l'avantage de ne pas nécessiter d'apprentissage complexe impliquant une réponse de l'animal.

Aux vues de la richesse des modèles animaux employée dans le domaine des neurosciences cognitives et notamment de la diversité présente sur Toulouse même, nous pourrions également effectuer des études comportementales de la perception de la symétrie chez d'autres espèces. Par exemple nous pourrions réaliser le même protocole de *matching-to-sample* évoqué ci-dessus chez le marmouset qui est également présent sur le site du CerCo. Ces marmousets ont par ailleurs déjà été entraînés dans des tâches similaires en utilisant des tablettes numériques comme support de présentation et comme outil de mesure de leurs réponses (voir (De Castro et

Girard 2021b)). S'il est mis en évidence que le marmouset distingue également la symétrie et les différentes configurations spatiales qui composent les stimuli (n rotations ou n axes ou les orientations différentes) cela pourrait traduire un mécanisme de traitement de la symétrie commun au sein des primates.

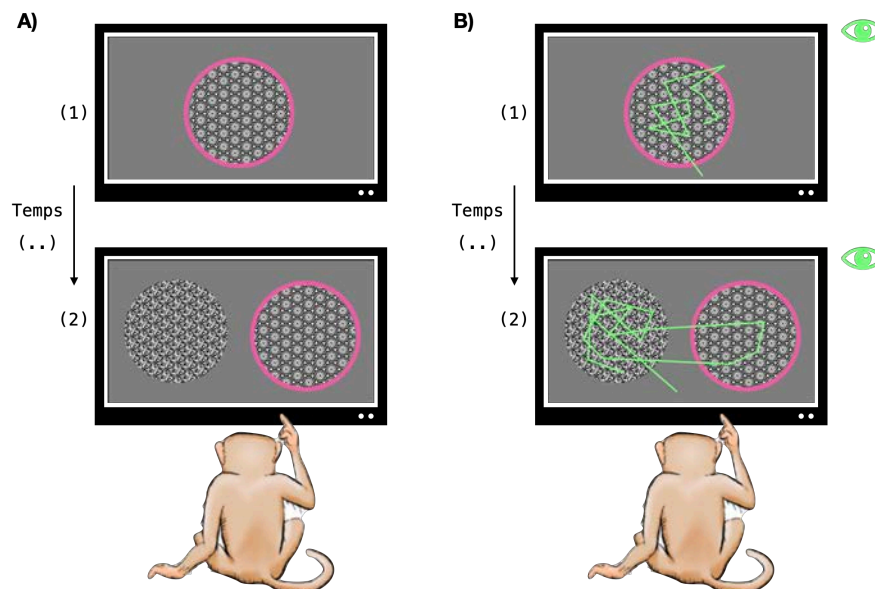


Figure 45 - Mesure comportementale de la perception de la symétrie chez le PNH. A) Illustration d'un paradigme de *matching-to-sample*. Dans cet exemple, un stimulus symétrique (ici indiqué par une bordure rose) est présenté comme stimulus « échantillon » pendant une période de temps déterminée. Puis le stimulus disparaît et laisse apparaître une paire de stimuli composée du même stimulus correspondant (bordure rose ; à droite) et de son stimulus contrôle respectif. L'animal doit effectuer un choix grâce auquel il sera recomposé si sa réponse se porte sur le stimulus correspondant au stimulus échantillon présenté préalablement. Des séries consécutives pourraient être réalisées en alternant stimulus symétrique ou stimulus contrôle comme élément « échantillon » et en alternant la position (droite ou gauche) de l'élément correspondant pour ne pas biaiser la direction de la réponse. B) Illustration d'un paradigme en *free-viewing*. Dans cet exemple, un stimulus symétrique (bordure rose) est présenté comme stimulus « familier » pendant une période d'habituation déterminée (phase d'habituation). Puis le stimulus disparaît et laisse apparaître une paire de stimuli (phase de déshabituatation) composée du même stimulus familier (bordure rose ; à droite) et d'un nouveau stimulus (son contrôle respectif). L'enregistrement des mouvements oculaires serait réalisé tout à long de la présentation des stimuli (phase d'habituation et de déshabituatation) à l'aide d'un système d'eye-tracker permettant de mesurer le comportement oculaire sur la durée du protocole. Ces mesures seraient analysées par la suite pour traduire une éventuelle reconnaissance des stimuli familiers présentés. Comme pour l'expérience précédente, les stimuli symétriques et contrôles seraient alternés entre chaque série et les positions des stimuli familiers et nouveaux seraient également alternées.

Nous pourrions aussi suggérer des études comportementales chez l'abeille dont nous savons déjà qu'elles sont en mesure de détecter la présence de symétrie (Giurfa, Eichmann, et Menzel 1996) notamment lorsqu'elle contribue aux motifs de fleurs et que ces propriétés de symétrie

jouent un rôle dans la sélection de leur nourriture ([Møller et Eriksson 1995](#); [Plowright et al. 2017](#)). Nous pourrions alors tester leurs sensibilités aux stimuli texturaux construits sur des motifs de symétrie utilisés dans cette étude. Il serait intéressant d'observer chez ce modèle une capacité à distinguer les motifs symétriques de leurs contrôles respectifs mais également la discrimination des différents groupes de symétrie (n rotations ou n axes ou orientations différentes des réflexions) les uns des autres. Cela permettrait de révéler la capacité des abeilles à capturer les configurations spatiales englobées au sein des stimuli de symétrie. Le cas échéant, cela pourrait suggérer que des mécanismes relativement bas niveaux seraient nécessaires à l'extraction des motifs de symétrie dans des textures et que ces mécanismes de traitement seraient communs à d'autres espèces que les primates.

D'un point de vue purement analytique, il serait possible d'envisager le traitement des données recueillies au cours de ce projet avec une approche différente comme l'analyse à partir de modèles multivariés (MVPA). En effet, bien que l'utilisation d'un GLM permette de révéler les aires cérébrales liées aux tâches en recherchant des corrélations linéaires entre l'évolution temporelle de l'IRMf et un modèle de référence, cette approche possède certaines limites. L'une de ces limitations réside dans l'hypothèse que la covariance entre les voxels voisins n'est pas informative sur la fonction cognitive examinée. L'approche par MVPA représente une technique prometteuse qui permet d'exploiter les informations contenues dans les modèles distribués d'activité neuronale afin de déduire le rôle fonctionnel des aires et des réseaux corticaux (pour revue ([Mahmoudi et al. 2012](#))). Elle implique la recherche de modèles spatiaux d'activité hautement reproductibles qui se différencient selon les conditions expérimentales. De fait, l'approche MVPA est considérée comme un problème de classification supervisée où un classificateur tente de capturer les relations entre les modèles spatiaux de l'activité IRMf et les conditions expérimentales ([Davatzikos et al. 2005](#)). Ainsi, de futures analyses multivariées pourraient être effectuées sur les données déjà acquises chez les deux espèces et permettraient potentiellement d'approfondir notre compréhension du traitement de la symétrie par le cerveau.

Enfin, puisque les résultats de ce projet suggèrent que les réseaux corticaux qui traitent la symétrie par rotation et par réflexion chez l'humain et le macaque sont sensiblement similaires, ils appellent à une exploration plus approfondie de leurs homologues fonctionnelles. Ainsi, de futures études pourraient chercher à caractériser les mécanismes neuronaux sous-jacents au niveau cellulaire chez le macaque, notamment dans l'aire V3, où une dépendance paramétrique

à l'ordre de symétrie a été observée. En ce sens, un projet est actuellement en développement pour mener à bien ces mesures unitaires chez le PNH au cours de mon futur post-doctorat.

2. Poursuivre avec les visages

Le projet que j'ai entamé durant la deuxième partie de ma thèse sur la reconnaissance de l'identité faciale nécessite encore de nombreuses étapes avant d'être finalisé. A ce jour, nous poursuivons l'analyse des données obtenues à partir du *Face Localizer* dans l'objectif d'établir des comparaisons entre la perception de visages humains ou de singes. Cette analyse devrait permettre de déterminer si une spécialisation du réseau de traitement des visages existe chez le PNH, notamment dans le cas d'individus conspécifiques. Cela pourrait éventuellement corroborer les observations faites d'un point de vue comportemental chez le macaque qui suggèrent l'absence de spécialisation quant à la reconnaissance de l'identité de ses congénères (Parr, Heintz, et Pradhan 2008), une différence notable avec l'humain qui se veut un expert en la matière (Dufour et al. 2004). Nous souhaitons également affiner les analyses en réalisant le calcul des z-scores directement dans les surfaces individuelles des animaux engagés dans ce protocole mais aussi étudier l'amplitude des réponses en fonction du nombre de séries d'enregistrement. Pour cela, nous allons définir des ROIs à partir de chacun de patchs sélectifs aux visages identifiés en se basant sur la coordonnée au sein d'un patch où l'amplitude maximale a été retrouvée et en prenant en compte son voisinage de premier ordre et/ou de second ordre. Cela permettrait de mettre à jour la force de ce paradigme qui pourrait nécessiter une moindre quantité d'enregistrement IRMf que les paradigmes en blocs. Ainsi, l'efficacité de celui-ci pourrait présenter des avantages majeurs pour la communauté des utilisateurs de PNH en réduisant à la fois le coût et la durée nécessaire pour mener à terme une expérimentation mais aussi un bénéfice pour les animaux en réduisant leur durée d'implication au sein des projets.

Sur des aspects expérimentaux, de nombreux paramètres impliqués dans la reconnaissance de l'identité faciale pourraient être explorés en se basant sur ce paradigme de FSP. Pour l'instant, nous sommes en train de poursuivre ce projet à travers les protocoles de FIR et de FIR inversé afin (1) d'observer les réponses reconnaissance de l'identité faciale chez le PNH lors de la présentation de visages humains ou de singes (2) d'établir l'effet de la manipulation de l'orientation de ces visages (à l'endroit ou à l'envers) sur les mécanismes engagés dans la reconnaissance de l'identité faciale pour la présentation de visages des deux espèces. Je

souhaite préciser qu'à ce jour, des premiers enregistrements ont été réalisés sur la base des stimuli de visages humains présentés précédemment (voir Figure 41 ; visage rogné sur fond gris) mais ces enregistrements ne sont pas exploitables puisque l'animal engagé dans cette tâche n'a pas dépassé le seuil de fixation nécessaire à l'exploitation des données (seuil tablé à 85% de fixation). Il nous est apparu que ce type de stimuli peut sembler peu naturel pour l'animal, ce qui pourrait rendre la fixation plus difficile. En ce sens, nous avons collecté de nouvelles images de visages humains neutres à partir de photos de célébrités d'autres pays (méconnu du public français) présentant cette fois-ci un fond naturel. Cette nouvelle banque d'images pourra alors être utilisée dans le même type de protocole à la fois chez le primate humain et non-humain. Nous avons également obtenu par nos collaborateurs des photos de visages de singes neutres présentant aussi un fond naturel pour diverses orientations du visage d'un même individu. Ainsi, que ce soit pour les images de visages humains ou de singes, nous sommes en mesure de présenter plusieurs images du visage d'un même individu selon différentes orientations. Finalement, nous avons redéfini ce projet à travers 3 nouveaux protocoles expérimentaux :

- (1) Un protocole de FIR et de FIR inversés avec les nouvelles images
- (2) Un protocole de FIR et de FIR inversés avec les nouvelles images modulées en taille et en luminosité afin de réduire l'influence des propriétés bas niveaux.
- (3) Différentes orientations du même visage présentées successivement dans des cycles au sein desquels des *burst* de nouveaux visages d'individus différents seraient présentés.

Dans le cadre d'études comparatives, les protocoles 1 et 2 permettraient de tester l'hypothèse selon laquelle il existerait des différences substantielles dans le codage de l'identité faciale entre les deux espèces, fonction soutenue chez l'humain par un réseau ventrale sélectif aux visages et latéralisé dans l'hémisphère droit. L'absence d'effet d'inversion chez le macaque viendrait soutenir cette hypothèse et révéler des différences dans le traitement de la voie ventrale chez celui-ci. Ces protocoles permettraient également de traduire l'absence de spécialisation dans les mécanismes de reconnaissance de l'identité faciale d'individus conspécifiques chez le macaque. Quant au protocole 3, il permettrait de tester l'hypothèse selon laquelle les similitudes neuro-fonctionnelles entre les humains et les macaques seraient plus fréquentes au niveau de fonction clé pour les deux espèces à savoir les aspects dynamiques de la reconnaissance faciale. En particulier l'orientation de la tête et du regard qui est soutenue par un réseau dorsal sélectif aux visages dans le STS.

Il est aussi possible d'envisager que l'ensemble de ces projets soient réalisés à la fois chez l'humain et le singe dans le cadre d'une approche par EEG. En effet, l'approche en EEG a récemment été adaptée chez le PNH et constitue une méthode effective et non-invasive pour la mesure des réponses corticales chez celui-ci ([Sandhaeger et al. 2019](#); [Nakamura et al. 2020](#)). De plus, le protocole FSP basé sur l'encodage en fréquence est très avantageux pour comparer les mesures chez les deux espèces car il traduit la sensibilité des réponses objectivement identifiées (c'est-à-dire à la fréquence de stimulation prédéfinie et de ses harmoniques) et quantifiées dans le spectre EEG. Comme observé par notre collaborateur, chez l'humain les réponses liées à la reconnaissance de l'identité faciale sont systématiquement déclenchées sur les régions occipito-temporales ([Rossion et al. 2015](#) ; [Rossion, Retter, et Liu-Shuang 2020](#)). Nous devrions donc nous attendre à ce que les régions sélectives aux visages au sein du cortex IT du cerveau de singe génèrent des réponses claires à sa surface dans le contexte de présentation à l'endroit de ceux-ci. Ici, les réponses EEG encodées en fréquences ne seraient pas utilisées pour extraire des informations sur l'évolution temporelle des processus de reconnaissance faciale mais pour fournir une évaluation quantitative et qualitative de cette fonction cognitive comme alternative aux études comportementales. Néanmoins, les informations de localisation ainsi que les informations dans le domaine temporel des réponses EEG pourraient également être extraites de ces données et comparées entre les espèces (pour exemple de comparaison inter-espèces en EEG voir ([Gil-da-Costa et al. 2013](#))).

Pour aller plus loin : un lien entre symétrie et visage ?

Diverses observations ont suggéré un rôle de la symétrie dans le traitement des visages. En effet, la symétrie est une propriété inhérente aux visages ce qui suggère que les mécanismes liés aux traitements des visages peuvent l'utiliser comme principe d'organisation. Ainsi, des chercheurs ont étudié le rôle du réseau de traitement du visage dans le traitement de la symétrie en appliquant une TMS guidée par IRMf sur l'OFA de sujet humains ([Bona, Cattaneo, et Silvanto 2015](#)). Leurs résultats ont mis en évidence que l'application de la TMS sur les aires OFA (connu pour son rôle dans l'identification des visages) et LOC (connu pour son rôle dans la perception des objets) de l'hémisphère droit altérerait la détection de la symétrie dans des nuages de points (détection de symétrie de bas niveau), alors que seule la stimulation du LOC droit a altéré la détection de forme basée sur l'intégration des contours. De plus, seule l'OFA de l'hémisphère droit jouait un rôle causal dans la détection de la symétrie au sein des visages

dont la discrimination de la symétrie parfaite par rapport à des visages normaux dépendait de celle-ci. Ces résultats rejoignent les observations de (Chen, Kao, et Tyler 2007) qui ont montré que l'OFA présentait des activations à la fois lors de la présentation de visages mais aussi pour des images qui n'étaient pas des visages reconnaissables mais qui contenaient de la symétrie. Ainsi, le rôle de l'OFA dans la détection de la symétrie peut être interprétée en pensant la symétrie comme une propriété au service des mécanismes perceptifs à différents niveaux, selon le type de stimulus. C'est-à-dire que soit la symétrie sert de caractéristique bas niveau qui est extraite par des mécanismes génériques au sein de l'OFA et du LOC comme une propriété d'images simples et indépendante de l'identité du stimulus soit elle agit comme une caractéristique plus haut niveau lorsqu'elle est associée aux visages en exploitant des mécanismes perceptifs d'ordre supérieur (Rhodes et al. 2005) recrutant spécifiquement l'OFA. Des considérations fonctionnelles suggèrent en effet l'implication des mécanismes spécialisés de niveau supérieur dans le second cas puisque les informations sur la symétrie faciale sont utilisées dans au moins deux domaines biologiques importants : le choix du partenaire (Little et Jones 2003) et la « lecture de l'état mentale » (Wilson et al. 2000).

Dans cette optique, nous pourrions penser que les observations issues des deux projets de cette thèse puissent se rejoindre au niveau de certaines aires, tout particulièrement PITd qui était proposée comme une aire homologue potentielle de l'OFA (Janssens et al. 2014) et/ou du LOC. En ce sens, j'ai comparé les résultats obtenus dans le protocole de symétrie (tout type confondu) et les résultats issus du Face Localizer (visages humains et de singes confondus) chez un animal qui a participé aux deux expériences. Pour ce faire, j'ai réalisé une carte de chevauchement des t-scores et des z-score que j'ai projeté sur la surface du F99 (voir Figure 46). Contrairement à nos attentes, il est apparu que très peu d'aires sont communément recrutées (en violet sur la carte) pour ces deux types de traitements corticaux. En revanche, on remarquera que les activations propres à la perception de la symétrie appartiennent à un ensemble d'aires de traitement bas à moyen niveau alors que la perception des visages recrute des aires beaucoup plus haut niveau. Il est important de noter que ces observations sont réalisées sur une base qualitative puisque les analyses mises en œuvre dans les deux projets ne sont pas les mêmes et que les mesures de l'activation ne sont pas traduites par les mêmes composantes (t-score vs z-score). Ainsi, ces résultats ne sont pas à prendre comme une affirmation absolue de traitements distinctifs mais comme une suggestion de distinction entre des mécanismes moyen niveau (perception de la symétrie) et de haut niveau (perception des visages) chez le PNH.

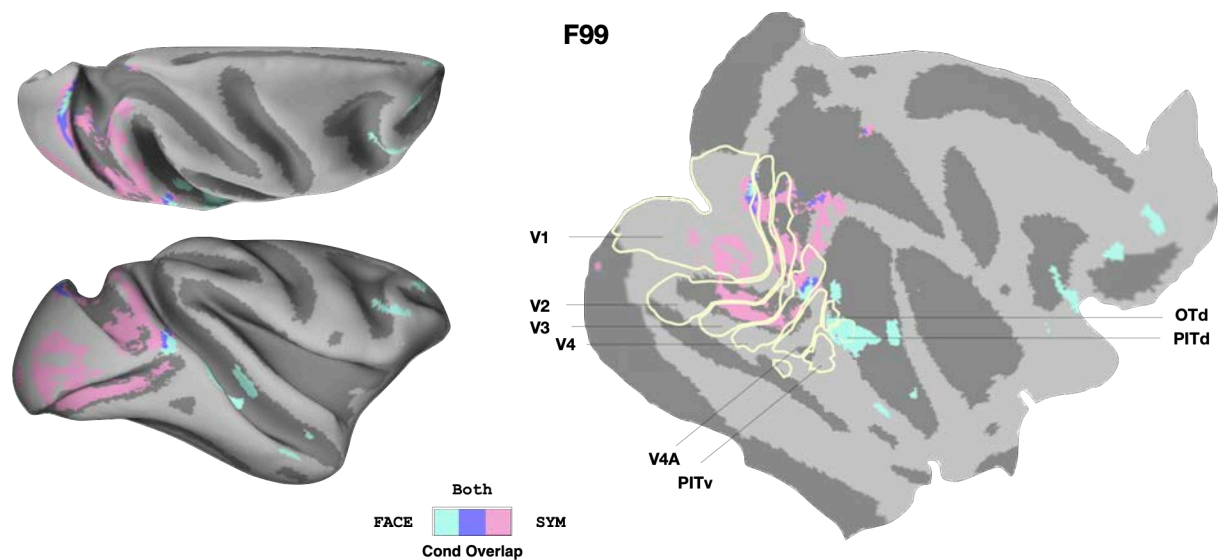
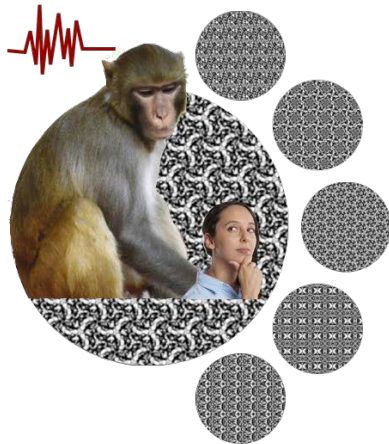


Figure 46 - Cartes de recouvrement des conditions symétrie et visage. Les données obtenues au sein des deux projets ont été projetées sur l'hémisphère droit du modèle F99. Les frontières des ROIs (en jaune clair) ont été définies à partir des cartes de probabilité décrites par (Kolster et al. 2014). Les nœuds où des effets significatifs ont été trouvés dans toutes les conditions symétrie confondue et dans toutes les conditions visages confondues pour les deux hémisphères chez M01 ainsi qu'entre les deux expériences sont respectivement indiqués en rose, cyan et violet.

Le traitement de la symétrie chez le macaque



Est porté par un réseau similaire pour la symétrie par rotation et par réflexion incluant :

V2, V3, V3A, V4, V4A

Ce réseau est fortement semblable à celui de l'humain

Comme chez l'humain, les réponses augmentent de manière paramétrique avec l'ordre de symétrie présenté (n rotation)

Des réponses plus fortes pour des motifs symétriques à deux axes plutôt qu'un seul axe (horizontal) sont observées chez le PNH

La reconnaissance de l'identité faciale chez le singe



Ne semble pas supporter la même stratégie de traitement que chez l'humain (holistique) notamment en voie ventrale

La réévaluation du modèle macaque est essentielles pour pouvoir inferer les mesures unitaires aux observations chez l'humain

Une comparaison directe des réseaux est nécessaire à travers un paradigme similaire n'impliquant ni tâche ni entraînement

Le paradigme de présentation rapide de stimuli basé sur l'encodage fréquentiel pourrait servir de support efficace

Références

- Adams, Reginald B., Robert G. Franklin, Anthony J. Nelson, et Michael T. Stevenson. 2010. « Compound Social Cues in Human Face Processing ». In *The Science of Social Vision*, édité par Reginald B. Adams, Nalini Ambady, Ken Nakayama, et Shinsuke Shimojo, 90-107. Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195333176.003.0006>.
- Alitto, H. J., B. D. Moore, D. L. Rathbun, et W. Martin Usrey. 2011. « A Comparison of Visual Responses in the Lateral Geniculate Nucleus of Alert and Anaesthetized Macaque Monkeys ». *The Journal of Physiology* 589 (1): 87-99.
<https://doi.org/10.1113/jphysiol.2010.190538>.
- Allison, Truett, Heidi Ginter, Gregory McCarthy, Anna C Nobre, AINA Puce, MARIE Luby, et DENNIS D Spencer. 1994. « Face recognition in human extrastriate cortex ». *Journal of neurophysiology* 71 (2): 821-25.
- Allison, Truett, Gregory McCarthy, Anna Nobre, Aina Puce, et Aysenil Belger. 1994. « Human extrastriate visual cortex and the perception of faces, words, numbers, and colors ». *Cerebral cortex* 4 (5): 544-54.
- Altschul, D. M., L. M. Robinson, K. Coleman, J. P. Capitanio, et V. a. D. Wilson. 2019. « An Exploration of the Relationships Among Facial Dimensions, Age, Sex, Dominance Status, and Personality in Rhesus Macaques (Macaca Mulatta) ». *International Journal of Primatology* 40 (4-5): 532-52. <https://doi.org/10.1007/s10764-019-00104-y>.
- Arcaro, Michael J., et Margaret S. Livingstone. 2017. « Retinotopic Organization of Scene Areas in Macaque Inferior Temporal Cortex ». *Journal of Neuroscience* 37 (31): 7373-89. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0569-17.2017>.
- Arcaro, Michael J, Peter F Schade, Justin L Vincent, Carlos R Ponce, et Margaret S Livingstone. 2017. « Seeing Faces Is Necessary for Face-Domain Formation ». *Nature Neuroscience* 20 (10): 1404-12. <https://doi.org/10.1038/nn.4635>.
- Arcaro, Michael J., Theodora Mautz, Vladimir K. Berezovskii, et Margaret S. Livingstone. 2020. « Anatomical Correlates of Face Patches in Macaque Inferotemporal Cortex ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117 (51): 32667-78. <https://doi.org/10.1073/pnas.2018780117>.
- Arcizet, F., C. Jouffrais, et P. Girard. 2008. « Natural Textures Classification in Area V4 of the Macaque Monkey ». *Experimental Brain Research* 189 (1): 109-20.
<https://doi.org/10.1007/s00221-008-1406-9>.

- Arcizet, Fabrice, Christophe Jouffrais, et Pascal Girard. 2009. « Coding of Shape from Shading in Area V4 of the Macaque Monkey ». *BMC Neuroscience* 10 (1): 140. <https://doi.org/10.1186/1471-2202-10-140>.
- Atkinson, Anthony P., et Ralph Adolphs. 2011. « The Neuropsychology of Face Perception: Beyond Simple Dissociations and Functional Selectivity ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1571): 1726-38. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0349>.
- Awatramani, Gautam B., et Malcolm M. Slaughter. 2000. « Origin of Transient and Sustained Responses in Ganglion Cells of the Retina ». *The Journal of Neuroscience* 20 (18): 7087-95. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.20-18-07087.2000>.
- Axelrod, Vadim, et Galit Yovel. 2013. « The Challenge of Localizing the Anterior Temporal Face Area: A Possible Solution ». *NeuroImage* 81 (novembre): 371-80. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.05.015>.
- Bachmann, Talis. 1991. « Identification of spatially quantised tachistoscopic images of faces: How many pixels does it take to carry identity? ». *European Journal of Cognitive Psychology* 3 (1): 87-103. <https://doi.org/10.1080/09541449108406221>.
- Bahnsen, Paul. 1928. *Ein Untersuchung über Symmetrie und Asymmetrie bei visuellen Wahrnehmungen*. Lippert.
- Bahrick, H. P., P. O. Bahrick, et R. P. Wittlinger. 1975. « Fifty Years of Memory for Names and Faces: A Cross-Sectional Approach. ». *Journal of Experimental Psychology: General* 104 (1): 54-75. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.104.1.54>.
- Balas, Benjamin, et Alyson Saville. 2017. « Hometown size affects the processing of naturalistic face variability ». *Vision research* 141: 228-36.
- Barat, Elodie, Sylvia Wirth, et Jean-René Duhamel. 2018. « Face Cells in Orbitofrontal Cortex Represent Social Categories ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115 (47): E11158-67. <https://doi.org/10.1073/pnas.1806165115>.
- Barlow, H.B., et B.C. Reeves. 1979. « The Versatility and Absolute Efficiency of Detecting Mirror Symmetry in Random Dot Displays ». *Vision Research* 19 (7): 783-93. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(79\)90154-8](https://doi.org/10.1016/0042-6989(79)90154-8).
- Barragan-Jason, Gladys, Gabriel Besson, Mathieu Ceccaldi, et Emmanuel J. Barbeau. 2013. « Fast and Famous: Looking for the Fastest Speed at Which a Face Can Be Recognized ». *Frontiers in Psychology* 4: 100. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00100>.

- Behnke, Sven. 2003. « Neurobiological Background ». In *Hierarchical Neural Networks for Image Interpretation*, par Sven Behnke, 2766:17-33. Lecture Notes in Computer Science. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-45169-3_2.
- Bell, Andrew H., Fadila Hadj-Bouziane, Jennifer B. Frihauf, Roger B. H. Tootell, et Leslie G. Ungerleider. 2009. « Object Representations in the Temporal Cortex of Monkeys and Humans as Revealed by Functional Magnetic Resonance Imaging ». *Journal of Neurophysiology* 101 (2): 688-700. <https://doi.org/10.1152/jn.90657.2008>.
- Bernstein, Michal, et Galit Yovel. 2015. « Two neural pathways of face processing: A critical evaluation of current models ». *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 55: 536-46.
- Bertamini, Marco, Jay D. Friedenberg, et Michael Kubovy. 1997. « Detection of Symmetry and Perceptual Organization: The Way a Lock-and-Key Process Works ». *Acta Psychologica* 95 (2): 119-40. [https://doi.org/10.1016/S0001-6918\(96\)00038-8](https://doi.org/10.1016/S0001-6918(96)00038-8).
- Bertamini, Marco, Jay Friedenberg, et Laurence Argyle. 2002. « No Within-Object Advantage for Detection of Rotation ». *Acta Psychologica* 111 (1): 59-81. [https://doi.org/10.1016/S0001-6918\(02\)00043-4](https://doi.org/10.1016/S0001-6918(02)00043-4).
- Bertamini, Marco. 2006. « Who Owns the Contour of a Visual Hole? » *Perception* 35 (7): 883-94. <https://doi.org/10.1068/p5496>.
- Bertamini, Marco, et Johan Wagemans. 2013. « Processing Convexity and Concavity along a 2-D Contour: Figure–Ground, Structural Shape, and Attention ». *Psychonomic Bulletin & Review* 20 (2): 191-207. <https://doi.org/10.3758/s13423-012-0347-2>.
- Bertamini, Marco, et Alexis Makin. 2014. « Brain Activity in Response to Visual Symmetry ». *Symmetry* 6 (4): 975-96. <https://doi.org/10.3390/sym6040975>.
- Bertamini, Marco, Giulia Rampone, Jennifer Oulton, Semir Tatlidil, et Alexis D. J. Makin. 2019a. « Sustained Response to Symmetry in Extrastriate Areas after Stimulus Offset: An EEG Study ». *Scientific Reports* 9 (1): 4401. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40580-z>.
- Bertamini, Marco, Giulia Rampone, Alexis D.J. Makin, et Andrew Jessop. 2019b. « Symmetry Preference in Shapes, Faces, Flowers and Landscapes ». *PeerJ* 7 (juin): e7078. <https://doi.org/10.7717/peerj.7078>.

- Bertamini, Marco, Juha Silvanto, Anthony M. Norcia, Alexis D.J. Makin, et Johan Wagemans. 2018. « The Neural Basis of Visual Symmetry and Its Role in Mid- and High-Level Visual Processing: Neural Basis of Visual Symmetry ». *Annals of the New York Academy of Sciences* 1426 (1): 111-26. <https://doi.org/10.1111/nyas.13667>.
- Bhatia, Sanjiv K., Vasudevan Lakshminarayanan, Ashok Samal, et Grant V. Welland. 1995. « Human Face Perception in Degraded Images ». *Journal of Visual Communication and Image Representation* 6 (3): 280-95. <https://doi.org/10.1006/jvci.1995.1024>.
- Bin He et Zhongming Liu. 2008. « Multimodal Functional Neuroimaging: Integrating Functional MRI and EEG/MEG ». *IEEE Reviews in Biomedical Engineering* 1: 23-40. <https://doi.org/10.1109/RBME.2008.2008233>.
- Bona, Silvia, Andrew Herbert, Carlo Toneatto, Juha Silvanto, et Zaira Cattaneo. 2014. « The Causal Role of the Lateral Occipital Complex in Visual Mirror Symmetry Detection and Grouping: An fMRI-Guided TMS Study ». *Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior* 51 (février): 46-55. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2013.11.004>.
- Bona, Silvia, Zaira Cattaneo, et Juha Silvanto. 2015. « The Causal Role of the Occipital Face Area (OFA) and Lateral Occipital (LO) Cortex in Symmetry Perception ». *The Journal of Neuroscience* 35 (2): 731-38. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3733-14.2015>.
- Boyd, J. D., et V. A. Casagrande. 1999. « Relationships between Cytochrome Oxidase (CO) Blobs in Primate Primary Visual Cortex (V1) and the Distribution of Neurons Projecting to the Middle Temporal Area (MT) ». *The Journal of Comparative Neurology* 409 (4): 573-91. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1096-9861\(19990712\)409:4<573::aid-cne5>3.0.co;2-r](https://doi.org/10.1002/(sici)1096-9861(19990712)409:4<573::aid-cne5>3.0.co;2-r).
- Bracci, Stefania, et Hans Op de Beeck. 2016. « Dissociations and Associations between Shape and Category Representations in the Two Visual Pathways ». *The Journal of Neuroscience* 36 (2): 432-44. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2314-15.2016>.
- Brants, Marijke, Annelies Baeck, Johan Wagemans, et Hans P. Op de Beeck. 2011. « Multiple Scales of Organization for Object Selectivity in Ventral Visual Cortex ». *NeuroImage* 56 (3): 1372-81. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.02.079>.
- Brecht, Michael, et Winrich A. Freiwald. 2012. « The Many Facets of Facial Interactions in Mammals ». *Current Opinion in Neurobiology* 22 (2): 259-66. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2011.12.003>.

- Briggs, F., et W. M. Usrey. 2011. « Corticogeniculate Feedback and Visual Processing in the Primate ». *The Journal of Physiology* 589 (1): 33-40.
<https://doi.org/10.1113/jphysiol.2010.193599>.
- Bruce, C., R. Desimone, et C. G. Gross. 1981. « Visual Properties of Neurons in a Polysensory Area in Superior Temporal Sulcus of the Macaque ». *Journal of Neurophysiology* 46 (2): 369-84. <https://doi.org/10.1152/jn.1981.46.2.369>.
- Bruce, Vicki. 1986a. « Influences of Familiarity on the Processing of Faces ». *Perception* 15 (4): 387-97. <https://doi.org/10.1068/p150387>.
- Bruce, Vicki, et Andy Young. 1986b. « Understanding Face Recognition ». *British Journal of Psychology* 77 (3): 305-27. <https://doi.org/10.1111/j.2044-8295.1986.tb02199.x>.
- Burkhalter, A., et D. C. Van Essen. 1986. « Processing of Color, Form and Disparity Information in Visual Areas VP and V2 of Ventral Extrastriate Cortex in the Macaque Monkey ». *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 6 (8): 2327-51.
- Burton, A Mike, Stephen Wilson, Michelle Cowan, et Vicki Bruce. 1999. « Face recognition in poor-quality video: Evidence from security surveillance ». *Psychological Science* 10 (3): 243-48.
- Cabeza, Roberto, et Takashi Kato. 2000. « Features Are Also Important: Contributions of Featural and Configural Processing to Face Recognition ». *Psychological Science* 11 (5): 429-33.
- Carmody, Dennis P., Calvin F. Nodine, et Paul J. Locher. 1977. « Global Detection of Symmetry ». *Perceptual and Motor Skills* 45 (3_suppl): 1267-73.
<https://doi.org/10.2466/pms.1977.45.3f.1267>.
- Carragher, Daniel J., et Peter J. B. Hancock. 2020. « Surgical Face Masks Impair Human Face Matching Performance for Familiar and Unfamiliar Faces ». *Cognitive Research: Principles and Implications* 5 (1): 59. <https://doi.org/10.1186/s41235-020-00258-x>.
- Casagrande, Vivien A., et Jon H. Kaas. 1994. « The Afferent, Intrinsic, and Efferent Connections of Primary Visual Cortex in Primates ». In *Primary Visual Cortex in Primates*, édité par Alan Peters et Kathleen S. Rockland, 10:201-59. Cerebral Cortex. Boston, MA: Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9628-5_5.
- Cattaneo, Zaira, Giulia Mattavelli, Costanza Papagno, Andrew Herbert, et Juha Silvanto. 2011. « The Role of the Human Extrastriate Visual Cortex in Mirror Symmetry Discrimination: A TMS-Adaptation Study ». *Brain and Cognition* 77 (1): 120-27.
<https://doi.org/10.1016/j.bandc.2011.04.007>.

- Cattaneo, Zaira, Silvia Bona, et Juha Silvanto. 2017. « Not All Visual Symmetry Is Equal: Partially Distinct Neural Bases for Vertical and Horizontal Symmetry ». *Neuropsychologia* 104 (septembre): 126-32. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.08.002>.
- Chail, Amit, Rajiv Kumar Saini, Ps Bhat, Kalpana Srivastava, et Vinay Chauhan. 2018. « Transcranial Magnetic Stimulation: A Review of Its Evolution and Current Applications ». *Industrial Psychiatry Journal* 27 (2): 172. https://doi.org/10.4103/ipj.ipj_88_18.
- Chan, Annie W.-Y., et Paul E. Downing. 2011. « Faces and Eyes in Human Lateral Prefrontal Cortex ». *Frontiers in Human Neuroscience* 5. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2011.00051>.
- Chang, Le, et Doris Y. Tsao. 2017. « The Code for Facial Identity in the Primate Brain ». *Cell* 169 (6): 1013-1028.e14. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.05.011>.
- Chen, C.-C., K.-L. C. Kao, et C. W. Tyler. 2007. « Face Configuration Processing in the Human Brain: The Role of Symmetry ». *Cerebral Cortex* 17 (6): 1423-32. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhl054>.
- Chen, J. Jean. 2019. « Functional MRI of Brain Physiology in Aging and Neurodegenerative Diseases ». *NeuroImage* 187 (février): 209-25. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.05.050>.
- Choi, Sang-Han, Gangwon Jeong, Young-Bo Kim, et Zang-Hee Cho. 2020. « Proposal for Human Visual Pathway in the Extrastriate Cortex by Fiber Tracking Method Using Diffusion-Weighted MRI ». *NeuroImage* 220 (octobre): 117145. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.117145>.
- Clara, Elena, Lucia Regolin, et Giorgio Vallortigara. 2007. « Preference for Symmetry Is Experience Dependent in Newborn Chicks (Gallus Gallus). » *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 33 (1): 12-20. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.33.1.12>.
- Collins, Jessica A., et Ingrid R. Olson. 2014. « Beyond the FFA: The Role of the Ventral Anterior Temporal Lobes in Face Processing ». *Neuropsychologia* 61 (août): 65-79. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.06.005>.
- Cook, J. E. 1996. « Spatial Properties of Retinal Mosaics: An Empirical Evaluation of Some Existing Measures ». *Visual Neuroscience* 13 (1): 15-30. <https://doi.org/10.1017/S0952523800007094>.

- Corballis, Michael C., et Carlos E. Roldan. 1974. « On the Perception of Symmetrical and Repeated Patterns ». *Perception & Psychophysics* 16 (1): 136-42.
<https://doi.org/10.3758/BF03203266>.
- Cottureau, Benoit R., Andrew T. Smith, Samy Rima, Denis Fize, Yseult Héjja-Brichard, Luc Renaud, Camille Lejards, Nathalie Vayssière, Yves Trotter, et Jean-Baptiste Durand. 2017. « Processing of Egomotion-Consistent Optic Flow in the Rhesus Macaque Cortex ». *Cerebral Cortex (New York, NY)* 27 (1): 330-43.
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhw412>.
- Creem, S. H., et D. R. Proffitt. 2001. « Defining the Cortical Visual Systems: “What”, “Where”, and “How” ». *Acta Psychologica* 107 (1-3): 43-68.
[https://doi.org/10.1016/s0001-6918\(01\)00021-x](https://doi.org/10.1016/s0001-6918(01)00021-x).
- Crookes, Kate, et Elinor McKone. 2009. « Early maturity of face recognition: No childhood development of holistic processing, novel face encoding, or face-space ». *Cognition* 111 (2): 219-47.
- Cumming, B. G., et A. J. Parker. 1999. « Binocular Neurons in V1 of Awake Monkeys Are Selective for Absolute, Not Relative, Disparity ». *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 19 (13): 5602-18.
- Cumming, B. G., et A. J. Parker. 2000. « Local Disparity Not Perceived Depth Is Signaled by Binocular Neurons in Cortical Area V1 of the Macaque ». *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 20 (12): 4758-67.
- Dahl, Christoph D., Nikos K. Logothetis, Heinrich H. Bühlhoff, et Christian Wallraven. 2010. « The Thatcher Illusion in Humans and Monkeys ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277 (1696): 2973-81. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0438>.
- Dakin, S.C., et R.J. Watt. 1994. « Detection of bilateral symmetry using spatial filters ». *Spatial Vision* 8 (4): 393-413. <https://doi.org/10.1163/156856894X00071>.
- Dakin, Steven C., et Robert F. Hess. 1997. « The Spatial Mechanisms Mediating Symmetry Perception ». *Vision Research* 37 (20): 2915-30. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(97\)00031-X](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(97)00031-X).
- Dakin, S.C., et A.M. Herbert. 1998. « The Spatial Region of Integration for Visual Symmetry Detection ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 265 (1397): 659-64. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0344>.

- Dalrymple, Kirsten A., Ipek Oruç, Brad Duchaine, Raika Pancaroglu, Christopher J. Fox, Giuseppe Iaria, Todd C. Handy, et Jason J.S. Barton. 2011. « The Anatomic Basis of the Right Face-Selective N170 IN Acquired Prosopagnosia: A Combined ERP/fMRI Study ». *Neuropsychologia* 49 (9): 2553-63.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.05.003>.
- Darwin, Charles. 1872. *The expression of the emotions in man and animals by Charles Darwin*. John Murray.
- Davatzikos, C., K. Ruparel, Y. Fan, D. G. Shen, M. Acharyya, J. W. Loughhead, R. C. Gur, et D. D. Langleben. 2005. « Classifying Spatial Patterns of Brain Activity with Machine Learning Methods: Application to Lie Detection ». *NeuroImage* 28 (3): 663-68.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.08.009>.
- De Castro, V, A T Smith, A L Beer, C Leguen, N Vayssière, Y Héjja-Brichard, P Audurier, B R Cottureau, et J B Durand. 2021a. « Connectivity of the Cingulate Sulcus Visual Area (CSv) in Macaque Monkeys ». *Cerebral Cortex* 31 (2): 1347-64.
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhaa301>.
- De Castro, Vanessa, et Pascal Girard. 2021b. « Location and Temporal Memory of Objects Declines in Aged Marmosets (Callithrix Jacchus) ». *Scientific Reports* 11 (1): 9138.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-88357-7>.
- Delius, Juan D., et Brigitte Nowak. 1982. « Visual Symmetry Recognition by Pigeons ». *Psychological Research* 44 (3): 199-212. <https://doi.org/10.1007/BF00308420>.
- Delius, Juan D., Julia A. M. Delius, et Jennifer M. Lee. 2017. « Symmetry Recognition by Pigeons: Generalized or Not? » Édité par Lesley Joy Rogers. *PLOS ONE* 12 (11): e0187541. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187541>.
- Delmaire, C., A. Krainik, V. Lethuc, N. Reyns, H. Duffau, L. Capelle, et S. Lehericy. 2007. « IRM fonctionnelle cérébrale : bases physiologiques, techniques et applications cliniques ». *Journal de Radiologie* 88 (3): 497-509. [https://doi.org/10.1016/S0221-0363\(07\)89849-0](https://doi.org/10.1016/S0221-0363(07)89849-0).
- Derrington, A M, et P Lennie. 1984. « Spatial and Temporal Contrast Sensitivities of Neurones in Lateral Geniculate Nucleus of Macaque. » *The Journal of Physiology* 357 (1): 219-40. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1984.sp015498>.
- Desimone, R, Td Albright, Cg Gross, et C Bruce. 1984. « Stimulus-Selective Properties of Inferior Temporal Neurons in the Macaque ». *The Journal of Neuroscience* 4 (8): 2051-62. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.04-08-02051.1984>.

- Desimone, Robert. 1991. « Face-Selective Cells in the Temporal Cortex of Monkeys ». *Journal of Cognitive Neuroscience* 3 (1): 1-8. <https://doi.org/10.1162/jocn.1991.3.1.1>.
- Dhande, Onkar S., Benjamin K. Stafford, Jung-Hwan A. Lim, et Andrew D. Huberman. 2015. « Contributions of Retinal Ganglion Cells to Subcortical Visual Processing and Behaviors ». *Annual Review of Vision Science* 1 (1): 291-328. <https://doi.org/10.1146/annurev-vision-082114-035502>.
- DiCarlo, James J., et David D. Cox. 2007. « Untangling Invariant Object Recognition ». *Trends in Cognitive Sciences* 11 (8): 333-41. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.06.010>.
- Diedrichsen, Jörn, et Reza Shadmehr. 2005. « Detecting and Adjusting for Artifacts in FMRI Time Series Data ». *NeuroImage* 27 (3): 624-34. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.04.039>.
- Dow, B.M., A.Z. Snyder, R.G. Vautin, et R. Bauer. 1981. « Magnification Factor and Receptive Field Size in Foveal Striate Cortex of the Monkey ». *Experimental Brain Research* 44 (2). <https://doi.org/10.1007/BF00237343>.
- Downing, P. E. 2001. « A Cortical Area Selective for Visual Processing of the Human Body ». *Science* 293 (5539): 2470-73. <https://doi.org/10.1126/science.1063414>.
- Driver, Jon, Gordon C. Baylis, et Robert D. Rafal. 1992. « Preserved Figure-Ground Segregation and Symmetry Perception in Visual Neglect ». *Nature* 360 (6399): 73-75. <https://doi.org/10.1038/360073a0>.
- Drury, Heather A., David C. Van Essen, Charles H. Anderson, Chris W. Lee, Thomas A. Coogan, et James W. Lewis. 1996. « Computerized Mappings of the Cerebral Cortex: A Multiresolution Flattening Method and a Surface-Based Coordinate System ». *Journal of Cognitive Neuroscience* 8 (1): 1-28. <https://doi.org/10.1162/jocn.1996.8.1.1>.
- Drury, Heather A., David C. Van Essen, et Charles H. Anderson. 2000. « Surefit: Software for Segmenting the Cerebral Cortex and Generating Surface Reconstructions ». *NeuroImage* 11 (5): S914. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(00\)91842-1](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(00)91842-1).
- Duchaine, Brad, et Galit Yovel. 2015. « A Revised Neural Framework for Face Processing ». *Annual Review of Vision Science* 1 (1): 393-416. <https://doi.org/10.1146/annurev-vision-082114-035518>.
- Dufour, Valérie, Michael Coleman, Ruth Campbell, Odile Petit, et Olivier Pascalis. 2004. « On the species-specificity of face recognition in human adults ». *Cahiers de Psychologie Cognitive-Current Psychology of Cognition*.

- Durand, J.-B., S. Celebrini, et Y. Trotter. 2007. « Neural Bases of Stereopsis across Visual Field of the Alert Macaque Monkey ». *Cerebral Cortex* 17 (6): 1260-73.
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhl050>.
- Durand, Jean-Baptiste, Yves Trotter, et Simona Celebrini. 2010. « Privileged Processing of the Straight-Ahead Direction in Primate Area V1 ». *Neuron* 66 (1): 126-37.
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.03.014>.
- Ellis, Hadyn D., et Melanie Florence. 1990. « Bodamer's (1947) Paper on Prosopagnosia ». *Cognitive Neuropsychology* 7 (2): 81-105.
<https://doi.org/10.1080/02643299008253437>.
- Ellis, C. T., L. J. Skalaban, T. S. Yates, V. R. Bejjanki, N. I. Córdova, et N. B. Turk-Browne. 2020. « Re-Imagining fMRI for Awake Behaving Infants ». *Nature Communications* 11 (1): 4523. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18286-y>.
- Emery, Nathan J., Erika N. Lorincz, David I. Perrett, Michael W. Oram, et Christopher I. Baker. 1997. « Gaze Following and Joint Attention in Rhesus Monkeys (Macaca Mulatta). » *Journal of Comparative Psychology* 111 (3): 286-93.
<https://doi.org/10.1037/0735-7036.111.3.286>.
- Engel, Andreas K., Christian K. E. Moll, Itzhak Fried, et George A. Ojemann. 2005. « Invasive Recordings from the Human Brain: Clinical Insights and Beyond ». *Nature Reviews Neuroscience* 6 (1): 35-47. <https://doi.org/10.1038/nrn1585>.
- Engell, Andrew D, et James V Haxby. 2007. « Facial expression and gaze-direction in human superior temporal sulcus ». *Neuropsychologia* 45 (14): 3234-41.
- Enquist, Magnus, et Anthony Arak. 1994. « Symmetry, Beauty and Evolution ». *Nature* 372 (6502): 169-72. <https://doi.org/10.1038/372169a0>.
- Farah, Martha, GW Humphreys, et HR Rodman. 1999. « Object and face recognition ». *Fundamental neuroscience, ed. MJ Zigmond, FE Bloom, SC Landis, JL Roberts & LR Squire. Academic Press.[aFVDV]*.
- Fedorov, E.S. 1891. « The Symmetry of Regular Systems of Figures (in Russian). » *Proceedings of the Imperial St.Petersburg Mineralogical Society*, 1891, 28 édition.
- Felleman, D. J., et D. C. Van Essen. 1991. « Distributed Hierarchical Processing in the Primate Cerebral Cortex ». *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)* 1 (1): 1-47.
<https://doi.org/10.1093/cercor/1.1.1>.

- Felleman, D. J., A. Burkhalter, et D. C. Van Essen. 1997. « Cortical Connections of Areas V3 and VP of Macaque Monkey Extrastriate Visual Cortex ». *The Journal of Comparative Neurology* 379 (1): 21-47. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1096-9861\(19970303\)379:1<21::aid-cne3>3.0.co;2-k](https://doi.org/10.1002/(sici)1096-9861(19970303)379:1<21::aid-cne3>3.0.co;2-k).
- Finzi, Dawn, Jesse Gomez, Marisa Nordt, Alex A. Rezai, Sonia Poltoratski, et Kalanit Grill-Spector. 2021. « Differential Spatial Computations in Ventral and Lateral Face-Selective Regions Are Scaffolded by Structural Connections ». *Nature Communications* 12 (1): 2278. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22524-2>.
- Fisher, Celia B., Janet P. Szlyk, et Irvin Rock. 1995. « Level of processing in the perception of symmetrical forms viewed from different angles ». *Spatial Vision* 9 (1): 139-50. <https://doi.org/10.1163/156856895X00151>.
- Fisher, Clark, et Winrich A. Freiwald. 2015. « Contrasting Specializations for Facial Motion within the Macaque Face-Processing System ». *Current Biology* 25 (2): 261-66. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.11.038>.
- Fiske, Peder, et Trond Amundsen. 1997. « Female Bluethroats Prefer Males with Symmetric Colour Bands ». *Animal Behaviour* 54 (1): 81-87. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0436>.
- Freeman, Jeremy, et Eero P. Simoncelli. 2011. « Metamers of the Ventral Stream ». *Nature Neuroscience* 14 (9): 1195-1201. <https://doi.org/10.1038/nn.2889>.
- Freeman, Jeremy, Corey M. Ziemba, David J. Heeger, Eero P. Simoncelli, et J. Anthony Movshon. 2013. « A Functional and Perceptual Signature of the Second Visual Area in Primates ». *Nature Neuroscience* 16 (7): 974-81. <https://doi.org/10.1038/nn.3402>.
- Freiwald, Winrich A., Doris Y. Tsao, et Margaret S. Livingstone. 2009. « A Face Feature Space in the Macaque Temporal Lobe ». *Nature Neuroscience* 12 (9): 1187-96. <https://doi.org/10.1038/nn.2363>.
- Freiwald, W. A., et D. Y. Tsao. 2010. « Functional Compartmentalization and Viewpoint Generalization Within the Macaque Face-Processing System ». *Science* 330 (6005): 845-51. <https://doi.org/10.1126/science.1194908>.
- Freiwald, Winrich, Bradley Duchaine, et Galit Yovel. 2016. « Face Processing Systems: From Neurons to Real-World Social Perception ». *Annual Review of Neuroscience* 39 (1): 325-46. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-070815-013934>.

- Freud, Erez, Andreja Stajduhar, R. Shayna Rosenbaum, Galia Avidan, et Tzvi Ganel. 2020. « The COVID-19 Pandemic Masks the Way People Perceive Faces ». *Scientific Reports* 10 (1): 22344. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-78986-9>.
- Friedrich, Patrick, Stephanie J. Forkel, Céline Amiez, Joshua H. Balsters, Olivier Coulon, Lingzhong Fan, Alexandros Goulas, et al. 2021. « Imaging Evolution of the Primate Brain: The next Frontier? » *NeuroImage* 228 (mars): 117685. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.117685>.
- Friston, K.J., P. Fletcher, O. Josephs, A. Holmes, M.D. Rugg, et R. Turner. 1998. « Event-Related FMRI: Characterizing Differential Responses ». *NeuroImage* 7 (1): 30-40. <https://doi.org/10.1006/nimg.1997.0306>.
- Gallant, J. L., C. E. Connor, S. Rakshit, J. W. Lewis, et D. C. Van Essen. 1996. « Neural Responses to Polar, Hyperbolic, and Cartesian Gratings in Area V4 of the Macaque Monkey ». *Journal of Neurophysiology* 76 (4): 2718-39. <https://doi.org/10.1152/jn.1996.76.4.2718>.
- Galton, Francis. 1879. « Composite portraits, made by combining those of many different persons into a single resultant figure. » *The Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland* 8: 132-44.
- Gao, Xiaoqing, Francesco Gentile, et Bruno Rossion. 2018. « Fast Periodic Stimulation (FPS): A Highly Effective Approach in FMRI Brain Mapping ». *Brain Structure and Function* 223 (5): 2433-54. <https://doi.org/10.1007/s00429-018-1630-4>.
- Gao, Xiaoqing, Quoc C. Vuong, et Bruno Rossion. 2019. « The Cortical Face Network of the Prosopagnosic Patient PS with Fast Periodic Stimulation in FMRI ». *Cortex* 119 (octobre): 528-42. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.11.008>.
- Gatehouse, P.D., et G.M. Bydder. 2003. « Magnetic Resonance Imaging of Short T2 Components in Tissue ». *Clinical Radiology* 58 (1): 1-19. <https://doi.org/10.1053/crad.2003.1157>.
- Gattass, R., C. G. Gross, et J. H. Sandell. 1981. « Visual Topography of V2 in the Macaque ». *The Journal of Comparative Neurology* 201 (4): 519-39. <https://doi.org/10.1002/cne.902010405>.
- Gattass, R., A. P. Sousa, M. Mishkin, et L. G. Ungerleider. 1997. « Cortical Projections of Area V2 in the Macaque ». *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)* 7 (2): 110-29. <https://doi.org/10.1093/cercor/7.2.110>.

- Gauthier, Isabel, Michael J Tarr, Jill Moylan, Pawel Skudlarski, John C Gore, et Adam W Anderson. 2000. « The fusiform “face area” is part of a network that processes faces at the individual level ». *Journal of cognitive neuroscience* 12 (3): 495-504.
- Gegenfurtner, K. R., D. C. Kiper, et J. B. Levitt. 1997. « Functional Properties of Neurons in Macaque Area V3 ». *Journal of Neurophysiology* 77 (4): 1906-23.
<https://doi.org/10.1152/jn.1997.77.4.1906>.
- Gil-da-Costa, R., G. R. Stoner, R. Fung, et T. D. Albright. 2013. « Nonhuman Primate Model of Schizophrenia Using a Noninvasive EEG Method ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (38): 15425-30. <https://doi.org/10.1073/pnas.1312264110>.
- Gillespie-Lynch, K., R. Elias, P. Escudero, T. Hutman, et S. P. Johnson. 2013. « Atypical Gaze Following in Autism: A Comparison of Three Potential Mechanisms ». *Journal of Autism and Developmental Disorders* 43 (12): 2779-92.
<https://doi.org/10.1007/s10803-013-1818-7>.
- Giurfa, M., B. Eichmann, et R. Menzel. 1996. « Symmetry Perception in an Insect ». *Nature* 382 (6590): 458-61. <https://doi.org/10.1038/382458a0>.
- Giurfa, Martin, Amots Dafni, et Paul R. Neal. 1999. « Floral Symmetry and Its Role in Plant-Pollinator Systems ». *International Journal of Plant Sciences* 160 (S6): S41-50.
<https://doi.org/10.1086/314214>.
- Goffaux, Valérie, et Bruno Rossion. 2006. « Faces are "spatial"--holistic face perception is supported by low spatial frequencies. » *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 32 (4): 1023.
- Goffaux, Valérie, et Bruno Rossion. 2007. « Face Inversion Disproportionately Impairs the Perception of Vertical but Not Horizontal Relations between Features. » *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 33 (4): 995-1002.
<https://doi.org/10.1037/0096-1523.33.4.995>.
- Goffaux, Valerie, Bruno Rossion, Bettina Sorger, Christine Schiltz, et Rainer Goebel. 2009. « Face Inversion Disrupts the Perception of Vertical Relations between Features in the Right Human Occipito-Temporal Cortex ». *Journal of Neuropsychology* 3 (1): 45-67.
<https://doi.org/10.1348/174866408X292670>.
- Goffaux, Valerie, Judith Peters, Julie Haubrechts, Christine Schiltz, Bernadette Jansma, et Rainer Goebel. 2011. « From Coarse to Fine? Spatial and Temporal Dynamics of Cortical Face Processing ». *Cerebral Cortex* 21 (2): 467-76.
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhq112>.

- Goldman-Rakic, P. S., et P. Rakic. 1991. « Preface: Cerebral Cortex Has Come of Age ». *Cerebral Cortex* 1 (1): 1-1. <https://doi.org/10.1093/cercor/1.1.1-a>.
- Goodale, M. A., et A. D. Milner. 1992. « Separate Visual Pathways for Perception and Action ». *Trends in Neurosciences* 15 (1): 20-25. [https://doi.org/10.1016/0166-2236\(92\)90344-8](https://doi.org/10.1016/0166-2236(92)90344-8).
- Goossens, Brigitte M.A., Marusha Dekleva, Simon M. Reader, Elisabeth H.M. Sterck, et Johan J. Bolhuis. 2008. « Gaze Following in Monkeys Is Modulated by Observed Facial Expressions ». *Animal Behaviour* 75 (5): 1673-81. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.10.020>.
- Gothard, Katalin M., Cynthia A. Erickson, et David G. Amaral. 2004. « How do rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) scan faces in a visual paired comparison task? » *Animal Cognition* 7 (1): 25-36. <https://doi.org/10.1007/s10071-003-0179-6>.
- Graham, Alice M., Jennifer H. Pfeifer, Philip A. Fisher, Weili Lin, Wei Gao, et Damien A. Fair. 2015. « The Potential of Infant FMRI Research and the Study of Early Life Stress as a Promising Exemplar ». *Developmental Cognitive Neuroscience* 12 (avril): 12-39. <https://doi.org/10.1016/j.dcn.2014.09.005>.
- Grice, Sarah J, Hanife Halit, Teresa Farroni, Simon Baron-Cohen, Patrick Bolton, et Mark H Johnson. 2005. « Neural correlates of eye-gaze detection in young children with autism ». *Cortex* 41 (3): 342-53.
- Griffin, Jason W. 2020. « Quantifying the Face Inversion Effect in Nonhuman Primates: A Phylogenetic Meta-Analysis ». *Animal Cognition* 23 (2): 237-49. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01340-8>.
- Grill-Spector, Kalanit, Kevin S. Weiner, Kendrick Kay, et Jesse Gomez. 2017. « The Functional Neuroanatomy of Human Face Perception ». *Annual Review of Vision Science* 3 (1): 167-96. <https://doi.org/10.1146/annurev-vision-102016-061214>.
- Grimaldi, Piercesare, Kadharbatcha S. Saleem, et Doris Tsao. 2016. « Anatomical Connections of the Functionally Defined “Face Patches” in the Macaque Monkey ». *Neuron* 90 (6): 1325-42. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2016.05.009>.
- Gross, C G, C E Rocha-Miranda, et D B Bender. 1972. « Visual Properties of Neurons in Inferotemporal Cortex of the Macaque. » *Journal of Neurophysiology* 35 (1): 96-111. <https://doi.org/10.1152/jn.1972.35.1.96>.

- Gross, Charles G. « Representation of Visual Stimuli in Inferior Temporal Cortex ». 1992. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 335 (1273): 3-10. <https://doi.org/10.1098/rstb.1992.0001>.
- Gross, Charles G. 2008. « Single Neuron Studies of Inferior Temporal Cortex ». *Neuropsychologia* 46 (3): 841-52. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.11.009>.
- Gruber, T. 2004. « Oscillatory Brain Activity Dissociates between Associative Stimulus Content in a Repetition Priming Task in the Human EEG ». *Cerebral Cortex* 15 (1): 109-16. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhh113>.
- Gschwind, M., G. Pourtois, S. Schwartz, D. Van De Ville, et P. Vuilleumier. 2012. « White-Matter Connectivity between Face-Responsive Regions in the Human Brain ». *Cerebral Cortex* 22 (7): 1564-76. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhr226>.
- Guidotti Breting, Leslie M., Elizabeth R. Tuminello, et S. Duke Han. 2011. « Functional Neuroimaging Studies in Normal Aging ». In *Behavioral Neurobiology of Aging*, édité par Marie-Christine Pardon et Mark W. Bondi, 10:91-111. Current Topics in Behavioral Neurosciences. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/7854_2011_139.
- Gurfinkel, V., M. Lipshits, J. McIntyre, et G. Leone. 1995. « Independence of bilateral symmetry detection from a gravitational reference frame ». *Spatial Vision* 9 (1): 127-37. <https://doi.org/10.1163/156856895X00142>.
- Gustavsen, Kate, et Jack L. Gallant. 2003. « Shape Perception: Complex Contour Representation in Visual Area V4 ». *Current Biology* 13 (6): R234-35. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(03\)00159-3](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(03)00159-3).
- Hadj-Bouziane, F., A. H. Bell, T. A. Knusten, L. G. Ungerleider, et R. B. H. Tootell. 2008. « Perception of Emotional Expressions Is Independent of Face Selectivity in Monkey Inferior Temporal Cortex ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (14): 5591-96. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800489105>.
- Halzen, F., et Alan D. Martin. 1984. *Quarks and leptons: an introductory course in modern particle physics*. New York: Wiley.
- Harvey, Ian F., et Kitt J. Walsh. 1993. « Fluctuating Asymmetry and Lifetime Mating Success Are Correlated in Males of the Damselfly *Coenagrion Puella* (Odonata: Coenagrionidae) ». *Ecological Entomology* 18 (3): 198-202. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1993.tb01090.x>.

- Hausselt, Susanne E, Thomas Euler, Peter B Detwiler, et Winfried Denk. 2007. « A Dendrite-Autonomous Mechanism for Direction Selectivity in Retinal Starburst Amacrine Cells ». Édité par Markus Meister. *PLoS Biology* 5 (7): e185.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050185>.
- Haxby, James V., Elizabeth A. Hoffman, et M. Ida Gobbini. 2000. « The Distributed Human Neural System for Face Perception ». *Trends in Cognitive Sciences* 4 (6): 223-33.
[https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01482-0](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01482-0).
- Haxby, James V., et M. Ida Gobbini. 2007. « The perception of emotion and social cues in faces ». *The Perception of Emotion and Social Cues in Faces* 45 (1): 1.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.11.001>.
- Hecaen, H., et R. Angelergues. 1962. « Agnosia for Faces (Prosopagnosia) ». *Archives of Neurology* 7 (2): 92-100. <https://doi.org/10.1001/archneur.1962.04210020014002>.
- Hegd , J., et D. C. Van Essen. 2000. « Selectivity for Complex Shapes in Primate Visual Area V2 ». *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 20 (5): RC61.
- H jja-Brichard, Yseult. 2020a. « Spatial and temporal integration of binocular disparity in the primate brain. »
- H jja-Brichard, Yseult, Samy Rima, Emilie Rapha, Jean-Baptiste Durand, et Benoit R. Cottureau. 2020b. « Stereomotion Processing in the Nonhuman Primate Brain ». *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)* 30 (8): 4528-43.
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhaa055>.
- Helm, Peter A. van der. 2014a. *Simplicity in Perceptual Organization*. Édité par Johan Wagemans. Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199686858.013.052>.
- Helm, Peter A. van der. 2014b. *Simplicity in vision: a multidisciplinary account of perceptual organization*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hendee, W. R., et C. J. Morgan. 1984. « Magnetic Resonance Imaging. Part I--Physical Principles ». *The Western Journal of Medicine* 141 (4): 491-500.
- Hendry, Stewart H. C., et R. Clay Reid. 2000. « The Koniocellular Pathway in Primate Vision ». *Annual Review of Neuroscience* 23 (1): 127-53.
<https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.23.1.127>.
- Herrmann, Rolf, Stephanie J. Heflin, Timothy Hammond, Bowa Lee, Jing Wang, Raul R. Gainetdinov, Marc G. Caron, et al. 2011. « Rod Vision Is Controlled by Dopamine-

- Dependent Sensitization of Rod Bipolar Cells by GABA ». *Neuron* 72 (1): 101-10.
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.07.030>.
- Hesse, Janis K., et Doris Y. Tsao. 2020. « The Macaque Face Patch System: A Turtle's Underbelly for the Brain ». *Nature Reviews. Neuroscience* 21 (12): 695-716.
<https://doi.org/10.1038/s41583-020-00393-w>.
- Heywood C.A. et Cowey Alan. « The Role of the 'Face-Cell' Area in the Discrimination and Recognition of Faces by Monkeys ». 1992. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 335 (1273): 31-38.
<https://doi.org/10.1098/rstb.1992.0004>.
- Hoehl, Stefanie, et Stefanie Peykarjou. 2012. « The Early Development of Face Processing — What Makes Faces Special? » *Neuroscience Bulletin* 28 (6): 765-88.
<https://doi.org/10.1007/s12264-012-1280-0>.
- Hoffman, Elizabeth A, et James V Haxby. 2000. « Distinct representations of eye gaze and identity in the distributed human neural system for face perception ». *Nature neuroscience* 3 (1): 80-84.
- Hopper, Lydia M., Roberto A. Gulli, Lauren H. Howard, Fumihiro Kano, Christopher Krupenye, Amy M. Ryan, et Annika Paukner. 2021. « The Application of Noninvasive, Restraint-Free Eye-Tracking Methods for Use with Nonhuman Primates ». *Behavior Research Methods* 53 (3): 1003-30.
<https://doi.org/10.3758/s13428-020-01465-6>.
- Hubel, D. H., et T. N. Wiesel. 1968. « Receptive Fields and Functional Architecture of Monkey Striate Cortex ». *The Journal of Physiology* 195 (1): 215-43.
<https://doi.org/10.1113/jphysiol.1968.sp008455>.
- Hubel, D. H., et M. S. Livingstone. 1987. « Segregation of Form, Color, and Stereopsis in Primate Area 18 ». *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 7 (11): 3378-3415.
- Hulleman, Johan, et Christian N. L. Olivers. 2007. « Concavities Count for Less in Symmetry Perception ». *Psychonomic Bulletin & Review* 14 (6): 1212-17.
<https://doi.org/10.3758/BF03193115>.
- Hung, Chia-Chun, Cecil C. Yen, Jennifer L. Ciuchta, Daniel Papoti, Nicholas A. Bock, David A. Leopold, et Afonso C. Silva. 2015. « Functional Mapping of Face-Selective Regions in the Extrastriate Visual Cortex of the Marmoset ». *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 35 (3): 1160-72.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2659-14.2015>.

- Ishai, A., L. G. Ungerleider, A. Martin, J. L. Schouten, et J. V. Haxby. 1999. « Distributed Representation of Objects in the Human Ventral Visual Pathway ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96 (16): 9379-84.
<https://doi.org/10.1073/pnas.96.16.9379>.
- Issa, E. B., et J. J. DiCarlo. 2012. « Precedence of the Eye Region in Neural Processing of Faces ». *Journal of Neuroscience* 32 (47): 16666-82.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2391-12.2012>.
- Jacobsen, Carlyle Ferdinand, James Harlan Elder, et George Martin Haslerud. 1936. « Studies of cerebral function in primates ».
- Jacobsen, Thomas, et Lea Höfel. 2003. « Descriptive and Evaluative Judgment Processes: Behavioral and Electrophysiological Indices of Processing Symmetry and Aesthetics ». *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience* 3 (4): 289-99.
<https://doi.org/10.3758/CABN.3.4.289>.
- Jacoby, Roy, Donna Stafford, Nobuo Kouyama, et David Marshak. 1996. « Synaptic Inputs to ON Parasol Ganglion Cells in the Primate Retina ». *The Journal of Neuroscience* 16 (24): 8041-56. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.16-24-08041.1996>.
- Janssens, Thomas, Qi Zhu, Ivo D. Popivanov, et Wim Vanduffel. 2014. « Probabilistic and Single-Subject Retinotopic Maps Reveal the Topographic Organization of Face Patches in the Macaque Cortex ». *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 34 (31): 10156-67.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2914-13.2013>.
- Jenkins, Bill. 1982. « Redundancy in the Perception of Bilateral Symmetry in Dot Textures ». *Perception & Psychophysics* 32 (2): 171-77. <https://doi.org/10.3758/BF03204276>.
- Jiang, Fang, Laurence Dricot, Jochen Weber, Giulia Righi, Michael J. Tarr, Rainer Goebel, et Bruno Rossion. 2011. « Face Categorization in Visual Scenes May Start in a Higher Order Area of the Right Fusiform Gyrus: Evidence from Dynamic Visual Stimulation in Neuroimaging ». *Journal of Neurophysiology* 106 (5): 2720-36.
<https://doi.org/10.1152/jn.00672.2010>.
- Johnson, Mark H., Suzanne Dziurawiec, Hadyn Ellis, et John Morton. 1991. « Newborns' Preferential Tracking of Face-like Stimuli and Its Subsequent Decline ». *Cognition* 40 (1-2): 1-19. [https://doi.org/10.1016/0010-0277\(91\)90045-6](https://doi.org/10.1016/0010-0277(91)90045-6).

- Johnson, Sterling C., Andrew J. Saykin, Leslie C. Baxter, Laura A. Flashman, Robert B. Santulli, Thomas W. McAllister, et Alexander C. Mamourian. 2000. « The Relationship between fMRI Activation and Cerebral Atrophy: Comparison of Normal Aging and Alzheimer Disease ». *NeuroImage* 11 (3): 179-87.
<https://doi.org/10.1006/nimg.1999.0530>.
- Johnston, Robert A., et Andrew J. Edmonds. 2009. « Familiar and Unfamiliar Face Recognition: A Review ». *Memory* 17 (5): 577-96.
<https://doi.org/10.1080/09658210902976969>.
- Julesz, B. 1966. « Binocular Disappearance of Monocular Symmetry ». *Science (New York, N.Y.)* 153 (3736): 657-58. <https://doi.org/10.1126/science.153.3736.657>.
- Julesz, Bela.. 1970. *Foundations of cyclopean perception*. 1st MIT Press ed. Cambridge, Mass: MIT Press.
- Kaas, Jon H. 1996. « Chapter 15 Theories of Visual Cortex Organization in Primates: Areas of the Third Level ». In *Progress in Brain Research*, 112:213-21. Elsevier.
[https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(08\)63331-2](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(08)63331-2).
- Kaiser, D., T. Stein, et M. V. Peelen. 2014. « Object Grouping Based on Real-World Regularities Facilitates Perception by Reducing Competitive Interactions in Visual Cortex ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (30): 11217-22.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1400559111>.
- Kanizsa, G. 1985. « Seeing and Thinking ». *Acta Psychologica* 59 (1): 23-33.
[https://doi.org/10.1016/0001-6918\(85\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0001-6918(85)90040-X).
- Kanwisher, Nancy, Josh McDermott, et Marvin M. Chun. 1997a. « The Fusiform Face Area: A Module in Human Extrastriate Cortex Specialized for Face Perception ». *The Journal of Neuroscience* 17 (11): 4302-11. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.17-11-04302.1997>.
- Kanwisher, Nancy, Roger P Woods, Marco Iacoboni, et John C Mazziotta. 1997b. « A locus in human extrastriate cortex for visual shape analysis ». *Journal of Cognitive Neuroscience* 9 (1): 133-42.
- Kanwisher, Nancy. 2000. « Domain Specificity in Face Perception ». *Nature Neuroscience* 3 (8): 759-63. <https://doi.org/10.1038/77664>.
- Kastner, S., et M. A. Pinsk. 2004. « Visual Attention as a Multilevel Selection Process ». *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience* 4 (4): 483-500.
<https://doi.org/10.3758/CABN.4.4.483>.

- Keefe, Bruce D., André D. Gouws, Aislin A. Sheldon, Richard J. W. Vernon, Samuel J. D. Lawrence, Declan J. McKeefry, Alex R. Wade, et Antony B. Morland. 2018. « Emergence of Symmetry Selectivity in the Visual Areas of the Human Brain: FMRI Responses to Symmetry Presented in Both Frontoparallel and Slanted Planes ». *Human Brain Mapping* 39 (10): 3813-26. <https://doi.org/10.1002/hbm.24211>.
- Kennedy, H., et J. Bullier. 1985. « A Double-Labeling Investigation of the Afferent Connectivity to Cortical Areas V1 and V2 of the Macaque Monkey ». *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 5 (10): 2815-30.
- Kobatake, E., et K. Tanaka. 1994. « Neuronal Selectivities to Complex Object Features in the Ventral Visual Pathway of the Macaque Cerebral Cortex ». *Journal of Neurophysiology* 71 (3): 856-67. <https://doi.org/10.1152/jn.1994.71.3.856>.
- Kobayashi, H., et S. Kohshima. 1997. « Unique Morphology of the Human Eye ». *Nature* 387 (6635): 767-68. <https://doi.org/10.1038/42842>.
- Koffka, Kurt. 2001. *Principles of Gestalt Psychology*. Repr. The International Library of Psychology. London: Routledge.
- Kohler, Peter J., Alasdair Clarke, Alexandra Yakovleva, Yanxi Liu, et Anthony M. Norcia. 2016. « Representation of Maximally Regular Textures in Human Visual Cortex ». *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 36 (3): 714-29. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2962-15.2016>.
- Kohler, Peter J., Benoit R. Cottureau, et Anthony M. Norcia. 2018. « Dynamics of Perceptual Decisions about Symmetry in Visual Cortex ». *NeuroImage* 167 (février): 316-30. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.11.051>.
- Kohler, Peter J., et Alasdair D. F. Clarke. 2021. « The Human Visual System Preserves the Hierarchy of Two-Dimensional Pattern Regularity ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288 (1955): 20211142. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1142>.
- Kolster, Hauke, Ronald Peeters, et Guy A. Orban. 2010. « The Retinotopic Organization of the Human Middle Temporal Area MT/V5 and Its Cortical Neighbors ». *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 30 (29): 9801-20. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2069-10.2010>.
- Kolster, Hauke, Thomas Janssens, Guy A. Orban, et Wim Vanduffel. 2014. « The Retinotopic Organization of Macaque Occipitotemporal Cortex Anterior to V4 and Caudoventral to the Middle Temporal (MT) Cluster ». *The Journal of Neuroscience* 34 (31): 10168-91. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3288-13.2014>.

- Konen, Christina S., et Sabine Kastner. 2008. « Two Hierarchically Organized Neural Systems for Object Information in Human Visual Cortex ». *Nature Neuroscience* 11 (2): 224-31. <https://doi.org/10.1038/nn2036>.
- Koning, Arno, et Johan Wagemans. 2009. « Detection of Symmetry and Repetition in One and Two Objects: Structures Versus Strategies ». *Experimental Psychology* 56 (1): 5-17. <https://doi.org/10.1027/1618-3169.56.1.5>.
- Kootstra, Gert, Bart de Boer, et Lambert R. B. Schomaker. 2011. « Predicting Eye Fixations on Complex Visual Stimuli Using Local Symmetry ». *Cognitive Computation* 3 (1): 223-40. <https://doi.org/10.1007/s12559-010-9089-5>.
- Kravitz, Dwight J., Kadharbatcha S. Saleem, Chris I. Baker, Leslie G. Ungerleider, et Mortimer Mishkin. 2013. « The Ventral Visual Pathway: An Expanded Neural Framework for the Processing of Object Quality ». *Trends in Cognitive Sciences* 17 (1): 26-49. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.10.011>.
- Kriegeskorte, Nikolaus, W Kyle Simmons, Patrick S F Bellgowan, et Chris I Baker. 2009. « Circular Analysis in Systems Neuroscience: The Dangers of Double Dipping ». *Nature Neuroscience* 12 (5): 535-40. <https://doi.org/10.1038/nn.2303>.
- Ku, Shih-Pi, Andreas S. Tolias, Nikos K. Logothetis, et Jozien Goense. 2011. « FMRI of the Face-Processing Network in the Ventral Temporal Lobe of Awake and Anesthetized Macaques ». *Neuron* 70 (2): 352-62. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.02.048>.
- Kubilius, Jonas, Annelies Baeck, Johan Wagemans, et Hans P. Op de Beeck. 2015. « Brain-Decoding FMRI Reveals How Wholes Relate to the Sum of Parts ». *Cortex* 72 (novembre): 5-14. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2015.01.020>.
- Kuffler, Stephen W. 1953. « DISCHARGE PATTERNS AND FUNCTIONAL ORGANIZATION OF MAMMALIAN RETINA ». *Journal of Neurophysiology* 16 (1): 37-68. <https://doi.org/10.1152/jn.1953.16.1.37>.
- Kumar, Sudhir, et S Blair Hedges. 1998. « A molecular timescale for vertebrate evolution ». *Nature* 392 (6679): 917-20.
- Kuwahata, H, I Adachi, K Fujita, M Tomonaga, et T Matsuzawa. 2004. « Development of Schematic Face Preference in Macaque Monkeys ». *Behavioural Processes* 66 (1): 17-21. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2003.11.002>.
- Lahti, Katariina M, Craig F Ferris, Fuhai Li, Christopher H Sotak, et Jean A King. 1998. « Imaging Brain Activity in Conscious Animals Using Functional MRI ». *Journal of Neuroscience Methods* 82 (1): 75-83. [https://doi.org/10.1016/S0165-0270\(98\)00037-5](https://doi.org/10.1016/S0165-0270(98)00037-5).

- Landi, Sofia M., et Winrich A. Freiwald. 2017. « Two Areas for Familiar Face Recognition in the Primate Brain ». *Science* 357 (6351): 591-95.
<https://doi.org/10.1126/science.aan1139>.
- Leopold, David A., et Gillian Rhodes. 2010. « A Comparative View of Face Perception. » *Journal of Comparative Psychology* 124 (3): 233-51.
<https://doi.org/10.1037/a0019460>.
- Levitt, J. B., D. C. Kiper, et J. A. Movshon. 1994. « Receptive Fields and Functional Architecture of Macaque V2 ». *Journal of Neurophysiology* 71 (6): 2517-42.
<https://doi.org/10.1152/jn.1994.71.6.2517>.
- Li, Yunfeng, Tadamasawa Sawada, Yun Shi, Robert M. Steinman, et Zygmunt Pizlo. 2013. « Symmetry Is the sine qua non of Shape ». In *Shape Perception in Human and Computer Vision*, édité par Sven J. Dickinson et Zygmunt Pizlo, 21-40. London: Springer London. https://doi.org/10.1007/978-1-4471-5195-1_2.
- Lier, Rob van, et Walter Gerbino. 2015. *Perceptual completions*. Édité par Johan Wagemans. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199686858.013.040>.
- Lightman, Alan P. 2013. *The Accidental Universe: The World You Thought You Knew*. 1. American ed. New York, NY: Pantheon Books.
- Little, Anthony C, et Benedict C Jones. 2003. « Evidence against perceptual bias views for symmetry preferences in human faces ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270 (1526): 1759-63.
- Liu, Yanxi. 2008. « Computational Symmetry in Computer Vision and Computer Graphics ». *Foundations and Trends® in Computer Graphics and Vision* 5 (1-2): 1-195.
<https://doi.org/10.1561/06000000008>.
- Liu, Yanxi, Hagit Hel-Or, Craig S. Kaplan, et Luc Van Gool. 2010. « Human Visual Perception of Two-Dimensional Symmetry ». Preprint. PsyArXiv.
<https://doi.org/10.31234/osf.io/x7uvf>.
- Liu, Ning, Fadila Hadj-Bouziane, Katherine B. Jones, Janita N. Turchi, Bruno B. Averbeck, et Leslie G. Ungerleider. 2015. « Oxytocin Modulates fMRI Responses to Facial Expression in Macaques ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (24): E3123-30. <https://doi.org/10.1073/pnas.1508097112>.
- Livingstone, M. S., et D. H. Hubel. 1984. « Anatomy and Physiology of a Color System in the Primate Visual Cortex ». *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 4 (1): 309-56.

- Livingstone, M. S., et D. Y. Tsao. 1999. « Receptive Fields of Disparity-Selective Neurons in Macaque Striate Cortex ». *Nature Neuroscience* 2 (9): 825-32.
<https://doi.org/10.1038/12199>.
- Livingstone, Margaret S., Justin L. Vincent, Michael J. Arcaro, Krishna Srihasam, Peter F. Schade, et Tristram Savage. 2017. « Development of the Macaque Face-Patch System ». *Nature Communications* 8 (1): 14897.
<https://doi.org/10.1038/ncomms14897>.
- Locher, Paul J., et Calvin F. Nodine. 1973. « Influence of Stimulus Symmetry on Visual Scanning Patterns ». *Perception & Psychophysics* 13 (3): 408-12.
<https://doi.org/10.3758/BF03205794>.
- Logothetis, Nikos K., Jon Pauls, et Tomaso Poggio. 1995. « Shape Representation in the Inferior Temporal Cortex of Monkeys ». *Current Biology* 5 (5): 552-63.
[https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(95\)00108-4](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(95)00108-4).
- Logothetis, Nikos K., Heinz Guggenberger, Sharon Peled, et Jon Pauls. 1999. « Functional Imaging of the Monkey Brain ». *Nature Neuroscience* 2 (6): 555-62.
<https://doi.org/10.1038/9210>.
- Lorenceanu, Jean. 2003. « Geometry and the Visual Brain ». *Journal of Physiology-Paris* 97 (2-3): 99-103. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2003.09.012>.
- Lyon, David C., et Jason D. Connolly. 2012. « The Case for Primate V3 ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1729): 625-33.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2048>.
- Mach, Ernst. 1890. « THE ANALYSIS OF THE SENSATIONS. ANTIMETAPHYSICAL ». *The Monist* 1 (1): 48-68.
- Machilsen, Bart, Maarten Pauwels, et Johan Wagemans. 2009. « The Role of Vertical Mirror Symmetry in Visual Shape Detection ». *Journal of Vision* 9 (12): 11.1-11.
<https://doi.org/10.1167/9.12.11>.
- Mack, Arien, Benyu Tang, Regina Tuma, Steven Kahn, et Irvin Rock. 1992. « Perceptual Organization and Attention ». *Cognitive Psychology* 24 (4): 475-501.
[https://doi.org/10.1016/0010-0285\(92\)90016-U](https://doi.org/10.1016/0010-0285(92)90016-U).
- Mahmoudi, Abdelhak, Sylvain Takerkart, Fakhita Regragui, Driss Boussaoud, et Andrea Brovelli. 2012. « Multivoxel Pattern Analysis for FMRI Data: A Review ». *Computational and Mathematical Methods in Medicine* 2012: 961257.
<https://doi.org/10.1155/2012/961257>.

- Makin, Alexis D.J., Moon M Wilton, Anna Pecchinenda, et Marco Bertamini. 2012. « Symmetry Perception and Affective Responses: A Combined EEG/EMG Study ». *Neuropsychologia* 50 (14): 3250-61. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.10.003>.
- Makin, Alexis, Anna Pecchinenda, et Marco Bertamini. 2012. « Grouping by Closure Influences Subjective Regularity and Implicit Preference ». *I-Perception* 3 (8): 519-27. <https://doi.org/10.1068/i0538>.
- Makin, Alexis D. J., Giulia Rampone, Anna Pecchinenda, et Marco Bertamini. 2013. « Electrophysiological Responses to Visuospatial Regularity: Electrophysiological Responses to Visuospatial Regularity ». *Psychophysiology*, septembre, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1111/psyp.12082>.
- Makin, A. D. J., G. Rampone, A. Wright, J. Martinovic, et M. Bertamini. 2014. « Visual Symmetry in Objects and Gaps ». *Journal of Vision* 14 (3): 12-12. <https://doi.org/10.1167/14.3.12>.
- Makin, Alexis D. J., Giulia Rampone, et Marco Bertamini. 2015. « Conditions for View Invariance in the Neural Response to Visual Symmetry: View Invariance and Symmetry ERPs ». *Psychophysiology* 52 (4): 532-43. <https://doi.org/10.1111/psyp.12365>.
- Makin, Alexis D. J., Ellen Poliakoff, Giulia Rampone, et Marco Bertamini. 2020. « Spontaneous Ocular Scanning of Visual Symmetry Is Similar During Classification and Evaluation Tasks ». *I-Perception* 11 (5): 204166952094635. <https://doi.org/10.1177/2041669520946356>.
- Makin, Alexis D. J., Giulia Rampone, Elena Karakashevska, et Marco Bertamini. 2020. « The Extrastriate Symmetry Response Can Be Elicited by Flowers and Landscapes as Well as Abstract Shapes ». *Journal of Vision* 20 (5): 11. <https://doi.org/10.1167/jov.20.5.11>.
- Makin, Alexis D. J., Giulia Rampone, Amie Morris, et Marco Bertamini. 2020. « The Formation of Symmetrical Gestalts Is Task-Independent, but Can Be Enhanced by Active Regularity Discrimination ». *Journal of Cognitive Neuroscience* 32 (2): 353-66. https://doi.org/10.1162/jocn_a_01485.
- Makin, Alexis David James, John Tyson-Carr, Giulia Rampone, Yiovanna Derpsch, Damien Wright, et Marco Bertamini. 2021. « Scientific lessons from a catalogue of 6674 brain recordings ». Preprint. PsyArXiv. <https://doi.org/10.31234/osf.io/byc69>.

- Mandino, Francesca, Domenic H. Cerri, Clement M. Garin, Milou Straathof, Geralda A. F. van Tilborg, M. Mallar Chakravarty, Marc Dhenain, et al. 2020. « Animal Functional Magnetic Resonance Imaging: Trends and Path Toward Standardization ». *Frontiers in Neuroinformatics* 13 (janvier): 78. <https://doi.org/10.3389/fninf.2019.00078>.
- Markov, Nikola T., Mária Ercsey-Ravasz, David C. Van Essen, Kenneth Knoblauch, Zoltán Toroczkai, et Henry Kennedy. 2013. « Cortical High-Density Counterstream Architectures ». *Science (New York, N.Y.)* 342 (6158): 1238406. <https://doi.org/10.1126/science.1238406>.
- Marshall, John C., et Peter W. Halligan. 1994. « The Yin and the Yang of Visuo-Spatial Neglect: A Case Study ». *Neuropsychologia* 32 (9): 1037-57. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(94\)90151-1](https://doi.org/10.1016/0028-3932(94)90151-1).
- Martinovic, Jasna, Ben J. Jennings, Alexis D. J. Makin, Marco Bertamini, et Ilinca Angelescu. 2018. « Symmetry Perception for Patterns Defined by Color and Luminance ». *Journal of Vision* 18 (8): 4. <https://doi.org/10.1167/18.8.4>.
- Masland, R. 2001. « Neuronal diversity in the retina ». *Current Opinion in Neurobiology* 11 (4): 431-36. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(00\)00230-0](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(00)00230-0).
- Maunsell, J. H., et D. C. Van Essen. 1983a. « 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 (5): 1127-47. <https://doi.org/10.1152/jn.1983.49.5.1127>.
- McCarthy, G., A. M. Blamire, A. Puce, A. C. Nobre, G. Bloch, F. Hyder, P. Goldman-Rakic, et R. G. Shulman. 1994. « Functional Magnetic Resonance Imaging of Human Prefrontal Cortex Activation during a Spatial Working Memory Task. » *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91 (18): 8690-94. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.18.8690>.
- McKone, Elinor. 2008. « Configural processing and face viewpoint. » *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 34 (2): 310.
- McKone, Elinor, Kate Crookes, et Nancy Kanwisher. 2009. « The cognitive and neural development of face recognition in humans. »
- McLaren, Donald G., Kristopher J. Kosmatka, Terrance R. Oakes, Christopher D. Kroenke, Steven G. Kohama, John A. Matochik, Don K. Ingram, et Sterling C. Johnson. 2009. « A Population-Average MRI-Based Atlas Collection of the Rhesus Macaque ». *NeuroImage* 45 (1): 52-59. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.10.058>.

- McLaren, Donald G., Kristopher J. Kosmatka, Erik K. Kastman, Barbara B. Bendlin, et Sterling C. Johnson. 2010. « Rhesus Macaque Brain Morphometry: A Methodological Comparison of Voxel-Wise Approaches ». *Methods (San Diego, Calif.)* 50 (3): 157-65. <https://doi.org/10.1016/j.ymeth.2009.10.003>.
- Meissner, Christian A, et John C Brigham. 2001. « Thirty years of investigating the own-race bias in memory for faces: A meta-analytic review. » *Psychology, Public Policy, and Law* 7 (1): 3.
- Meltzoff, Andrew N, et M Keith Moore. 1983. « Newborn infants imitate adult facial gestures ». *Child development*, 702-9.
- Merry, J., et M. R. Morris. 2001. « Preference for symmetry in swordtail fish ». *Animal Behaviour*. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1589>.
- Micheletta, Jérôme, Jamie Whitehouse, Lisa A. Parr, Paul Marshman, Antje Engelhardt, et Bridget M. Waller. 2015. « Familiar and Unfamiliar Face Recognition in Crested Macaques (Macaca Nigra) ». *Royal Society Open Science* 2 (5): 150109. <https://doi.org/10.1098/rsos.150109>.
- Milham, Michael P., Lei Ai, Bonhwang Koo, Ting Xu, Céline Amiez, Fabien Balezeau, Mark G. Baxter, et al. 2018. « An Open Resource for Non-Human Primate Imaging ». *Neuron* 100 (1): 61-74.e2. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2018.08.039>.
- Moeller, Sebastian, Winrich A. Freiwald, et Doris Y. Tsao. 2008. « Patches with Links: A Unified System for Processing Faces in the Macaque Temporal Lobe ». *Science (New York, N.Y.)* 320 (5881): 1355-59. <https://doi.org/10.1126/science.1157436>.
- Møller, Anders Pape. 1992. « Female swallow preference for symmetrical mal sexual ornaments ». *Letters to Nature*, 1992.
- Møller, Anders Pape, et Mats Eriksson. 1995. « Pollinator Preference for Symmetrical Flowers and Sexual Selection in Plants ». *Oikos* 73 (1): 15-22. <https://doi.org/10.2307/3545720>.
- Mondloch, Catherine J, Sybil Geldart, Daphne Maurer, et Richard Le Grand. 2003. « Developmental changes in face processing skills ». *Journal of experimental child psychology* 86 (1): 67-84.
- Morris, Desmond. 1962. *The biology of art: A study of the picture-making behaviour of the great apes and its relationship to human art*. Taylor & Francis.

- Mühlenbeck, Cordelia, Katja Liebal, Carla Pritsch, et Thomas Jacobsen. 2016. « Differences in the Visual Perception of Symmetric Patterns in Orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*) and Two Human Cultural Groups: A Comparative Eye-Tracking Study ». *Frontiers in Psychology* 7 (mars). <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.00408>.
- Nakamura, Tomoya, Trong Ha Dinh, Makoto Asai, Hiroshi Nishimaru, Jumpei Matsumoto, Yusaku Takamura, Etsuro Hori, et al. 2020. « Non-Invasive Electroencephalographical (EEG) Recording System in Awake Monkeys ». *Heliyon* 6 (5): e04043. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e04043>.
- Nasr, S., N. Liu, K. J. Devaney, X. Yue, R. Rajimehr, L. G. Ungerleider, et R. B. H. Tootell. 2011. « Scene-Selective Cortical Regions in Human and Nonhuman Primates ». *Journal of Neuroscience* 31 (39): 13771-85. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2792-11.2011>.
- Norcia, A. M., T. R. Candy, M. W. Pettet, V. Y. Vildavski, et C. W. Tyler. 2002. « Temporal Dynamics of the Human Response to Symmetry ». *Journal of Vision* 2 (2): 1-1. <https://doi.org/10.1167/2.2.1>.
- Norcia, Anthony M., L. Gregory Appelbaum, Justin M. Ales, Benoit R. Cottureau, et Bruno Rossion. 2015. « The Steady-State Visual Evoked Potential in Vision Research: A Review ». *Journal of Vision* 15 (6): 4. <https://doi.org/10.1167/15.6.4>.
- Nucci, Massimo, et Johan Wagemans. 2007. « Goodness of Regularity in Dot Patterns: Global Symmetry, Local Symmetry, and Their Interactions ». *Perception* 36 (9): 1305-19. <https://doi.org/10.1068/p5794>.
- Ogawa, S., T. M. Lee, A. R. Kay, et D. W. Tank. 1990a. « Brain Magnetic Resonance Imaging with Contrast Dependent on Blood Oxygenation. » *Proceedings of the National Academy of Sciences* 87 (24): 9868-72. <https://doi.org/10.1073/pnas.87.24.9868>.
- Ogawa, Seiji, et Tso-Ming Lee. 1990b. « Magnetic Resonance Imaging of Blood Vessels at High Fields: In Vivo and In Vitro Measurements and Image Simulation ». *Magnetic Resonance in Medicine* 16 (1): 9-18. <https://doi.org/10.1002/mrm.1910160103>.
- Oka, Sadanori, Jonathan D. Victor, Mary M. Conte, et Toshio Yanagida. 2007. « VEPs Elicited by Local Correlations and Global Symmetry: Characteristics and Interactions ». *Vision Research* 47 (16): 2212-22. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2007.03.020>.
- Okazawa, Gouki, Satoshi Tajima, et Hidehiko Komatsu. 2015. « Image Statistics Underlying Natural Texture Selectivity of Neurons in Macaque V4 ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (4): E351-60. <https://doi.org/10.1073/pnas.1415146112>.

- Olveczky, Bence P., Stephen A. Baccus, et Markus Meister. 2003. « Segregation of Object and Background Motion in the Retina ». *Nature* 423 (6938): 401-8.
<https://doi.org/10.1038/nature01652>.
- Orban, Guy A., David Van Essen, et Wim Vanduffel. 2004. « Comparative Mapping of Higher Visual Areas in Monkeys and Humans ». *Trends in Cognitive Sciences* 8 (7): 315-24. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.05.009>.
- Orban, Guy A., Qi Zhu, et Wim Vanduffel. 2014. « The transition in the ventral stream from feature to real-world entity representations ». *Frontiers in Psychology* 5 (juillet).
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00695>.
- Oruc, Ipek, Fakhri Shafai, et Grace Iarocci. 2018. « Link between facial identity and expression abilities suggestive of origins of face impairments in autism: Support for the social-motivation hypothesis ». *Psychological science* 29 (11): 1859-67.
- O'Toole, Alice J., Dana A. Roark, et Hervé Abdi. 2002. « Recognizing Moving Faces: A Psychological and Neural Synthesis ». *Trends in Cognitive Sciences* 6 (6): 261-66.
[https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(02\)01908-3](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(02)01908-3).
- Palmer, Stephen E., et Kathleen Hemenway. 1978. « Orientation and Symmetry: Effects of Multiple, Rotational, and near Symmetries. » *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 4 (4): 691-702. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.4.4.691>.
- Palmer, Colin J., et Colin W. G. Clifford. 2020. « Face Pareidolia Recruits Mechanisms for Detecting Human Social Attention ». *Psychological Science* 31 (8): 1001-12.
<https://doi.org/10.1177/0956797620924814>.
- Palumbo, Letizia, Marco Bertamini, et Alexis Makin. 2015. « Scaling of the Extrastriate Neural Response to Symmetry ». *Vision Research* 117 (décembre): 1-8.
<https://doi.org/10.1016/j.visres.2015.10.002>.
- Parr, L. A., J. T. Winslow, et W. D. Hopkins. 1999. « Is the inversion effect in rhesus monkeys face-specific? » *Animal Cognition* 2 (3): 123-29.
<https://doi.org/10.1007/s100710050032>.
- Parr, Lisa A., James T. Winslow, William D. Hopkins, et Frans B. M. de Waal. 2000. « Recognizing Facial Cues: Individual Discrimination by Chimpanzees (Pan Troglodytes) and Rhesus Monkeys (Macaca Mulatta). » *Journal of Comparative Psychology* 114 (1): 47-60. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.114.1.47>.
- Parr, Lisa A., Matthew Heintz, et Gauri Pradhan. 2008. « Rhesus Monkeys (Macaca Mulatta) Lack Expertise in Face Processing. » *Journal of Comparative Psychology* 122 (4): 390-402. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.122.4.390>.

- Parr, Lisa A., et Matthew Heintz. 2009. « Facial Expression Recognition in Rhesus Monkeys, Macaca Mulatta ». *Animal Behaviour* 77 (6): 1507-13.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.02.024>.
- Parr, Lisa A. 2011. « The Evolution of Face Processing in Primates ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1571): 1764-77.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0358>.
- Pascalis, Olivier, Scania de Schonen, John Morton, Christine Deruelle, et Marie Fabre-Grenet. 1995. « Mother's face recognition by neonates: A replication and an extension ». *Infant behavior and development* 18 (1): 79-85.
- Pashler, Harold. 1990. « Coordinate Frame for Symmetry Detection and Object Recognition. » *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 16 (1): 150-63. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.16.1.150>.
- Passingham, Richard. 2009. « How Good Is the Macaque Monkey Model of the Human Brain? » *Current Opinion in Neurobiology* 19 (1): 6-11.
<https://doi.org/10.1016/j.conb.2009.01.002>.
- Pasternak, Tatiana, James W. Bisley, et David Calkins. 2003. « Visual Processing in the Primate Brain ». In *Handbook of Psychology*, édité par Irving B. Weiner, wei0306. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc.
<https://doi.org/10.1002/0471264385.wei0306>.
- Pasupathy, A., et C. E. Connor. 1999. « Responses to Contour Features in Macaque Area V4 ». *Journal of Neurophysiology* 82 (5): 2490-2502.
<https://doi.org/10.1152/jn.1999.82.5.2490>.
- Pasupathy, A., et C. E. Connor. 2001. « Shape Representation in Area V4: Position-Specific Tuning for Boundary Conformation ». *Journal of Neurophysiology* 86 (5): 2505-19.
<https://doi.org/10.1152/jn.2001.86.5.2505>.
- Peirce, Jonathan W. 2015. « Understanding Mid-Level Representations in Visual Processing ». *Journal of Vision* 15 (7): 5. <https://doi.org/10.1167/15.7.5>.
- Perrett, D. I., P. A. Smith, D. D. Potter, A. J. Mistlin, A. S. Head, A. D. Milner, et M. A. Jeeves. 1984. « Neurones Responsive to Faces in the Temporal Cortex: Studies of Functional Organization, Sensitivity to Identity and Relation to Perception ». *Human Neurobiology* 3 (4): 197-208.
- Peters, Marianne, Gillian Rhodes, et Leigh W. Simmons. 2007. « Contributions of the Face and Body to Overall Attractiveness ». *Animal Behaviour* 73 (6): 937-42.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.07.012>.

- Piepers, Daniel W., et Rachel A. Robbins. 2012. « A Review and Clarification of the Terms “holistic,” “configural,” and “relational” in the Face Perception Literature ». *Frontiers in Psychology* 3. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00559>.
- Pike, G. Bruce. 2012. « Quantitative Functional MRI: Concepts, Issues and Future Challenges ». *NeuroImage* 62 (2): 1234-40. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.10.046>.
- Pinsk, M. A., K. DeSimone, T. Moore, C. G. Gross, et S. Kastner. 2005. « Representations of Faces and Body Parts in Macaque Temporal Cortex: A Functional MRI Study ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102 (19): 6996-7001. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502605102>.
- Pinsk, Mark A., Michael Arcaro, Kevin S. Weiner, Jan F. Kalkus, Souheil J. Inati, Charles G. Gross, et Sabine Kastner. 2009. « Neural Representations of Faces and Body Parts in Macaque and Human Cortex: A Comparative fMRI Study ». *Journal of Neurophysiology* 101 (5): 2581-2600. <https://doi.org/10.1152/jn.91198.2008>.
- Pisella, L., V. André, E. Gavault, A. Le Flem, E. Luc-Pupat, C. Glissoux, A. Barrière, P. Vindras, Y. Rossetti, et S. Gonzalez-Monge. 2013. « A Test Revealing the Slow Acquisition and the Dorsal Stream Substrate of Visuo-Spatial Perception ». *Neuropsychologia* 51 (1): 106-13. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.11.015>.
- Pitcher, David, Daniel D. Dilks, Rebecca R. Saxe, Christina Triantafyllou, et Nancy Kanwisher. 2011. « Differential Selectivity for Dynamic versus Static Information in Face-Selective Cortical Regions ». *NeuroImage* 56 (4): 2356-63. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.03.067>.
- Pitcher, David, Bradley Duchaine, et Vincent Walsh. 2014. « Combined TMS and fMRI Reveal Dissociable Cortical Pathways for Dynamic and Static Face Perception ». *Current Biology* 24 (17): 2066-70. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.07.060>.
- Pitcher, David, et Leslie G. Ungerleider. 2021. « Evidence for a Third Visual Pathway Specialized for Social Perception ». *Trends in Cognitive Sciences* 25 (2): 100-110. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.11.006>.
- Plowright, Catherine M. S., Jeremy J. M. Bridger, Vicki Xu, Racheal A. Herlehy, et Charles A. Collin. 2017. « Floral Guidance of Learning a Preference for Symmetry by Bumblebees ». *Animal Cognition* 20 (6): 1115-27. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1128-0>.
- Poggio, G. E. 1995. « Mechanisms of Stereopsis in Monkey Visual Cortex ». *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)* 5 (3): 193-204. <https://doi.org/10.1093/cercor/5.3.193>.

- Popivanov, Ivo D., Jan Jastorff, Wim Vanduffel, et Rufin Vogels. 2012. « Stimulus Representations in Body-Selective Regions of the Macaque Cortex Assessed with Event-Related fMRI ». *NeuroImage* 63 (2): 723-41. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.07.013>.
- Pornstein, Marc H, et Sharon J Krinsky. 1985. « Perception of Symmetry in Infancy: The Salience of Vertical Symmetry and the Perception of Pattern Wholes ». *Journal of Experimental Child Psychology* 39 (1): 1-19. [https://doi.org/10.1016/0022-0965\(85\)90026-8](https://doi.org/10.1016/0022-0965(85)90026-8).
- Pramod, R. T., et S. P. Arun. 2018. « Symmetric Objects Become Special in Perception Because of Generic Computations in Neurons ». *Psychological Science* 29 (1): 95-109. <https://doi.org/10.1177/0956797617729808>.
- Prescott, Mark J., Verity J. Brown, Paul A. Flecknell, David Gaffan, Kate Garrod, Roger N. Lemon, Andrew J. Parker, et al. 2010. « Refinement of the Use of Food and Fluid Control as Motivational Tools for Macaques Used in Behavioural Neuroscience Research: Report of a Working Group of the NC3Rs ». *Journal of Neuroscience Methods* 193 (2): 167-88. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2010.09.003>.
- Przybylszewski, Andrzej W., James P. Gaska, Warren Foote, et Daniel A. Pollen. 2000. « Striate Cortex Increases Contrast Gain of Macaque LGN Neurons ». *Visual Neuroscience* 17 (4): 485-94. <https://doi.org/10.1017/S0952523800174012>.
- Psalta, L., A. W. Young, P. Thompson, et T. J. Andrews. 2014. « Orientation-Sensitivity to Facial Features Explains the Thatcher Illusion ». *Journal of Vision* 14 (12): 9-9. <https://doi.org/10.1167/14.12.9>.
- Puce, A., T. Allison, J. C. Gore, et G. McCarthy. 1995. « Face-Sensitive Regions in Human Extrastriate Cortex Studied by Functional MRI ». *Journal of Neurophysiology* 74 (3): 1192-99. <https://doi.org/10.1152/jn.1995.74.3.1192>.
- Puce, Aina, Truett Allison, et Gregory McCarthy. 1999. « Electrophysiological studies of human face perception. III: Effects of top-down processing on face-specific potentials ». *Cerebral cortex* 9 (5): 445-58.
- Purghé, Franco, Natale Stucchi, et Alessandra Olivero. 1999. *La percezione visiva*. UTET università.
- Qiu, Fangtu T., et Rüdiger von der Heydt. 2005. « Figure and Ground in the Visual Cortex: V2 Combines Stereoscopic Cues with Gestalt Rules ». *Neuron* 47 (1): 155-66. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2005.05.028>.

- Raichle, Marcus E. 2009. « A Brief History of Human Brain Mapping ». *Trends in Neurosciences* 32 (2): 118-26. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2008.11.001>.
- Rainville, Stéphane J.M., et Frederick A.A. Kingdom. 2000. « The Functional Role of Oriented Spatial Filters in the Perception of Mirror Symmetry — Psychophysics and Modeling ». *Vision Research* 40 (19): 2621-44. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(00\)00110-3](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(00)00110-3).
- Rainville, Stéphane J.M., et Frederick A.A. Kingdom. 2002. « Scale Invariance Is Driven by Stimulus Density ». *Vision Research* 42 (3): 351-67. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(01\)00290-5](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00290-5).
- Rajimehr, Reza, Jeremy C. Young, et Roger B. H. Tootell. 2009. « An Anterior Temporal Face Patch in Human Cortex, Predicted by Macaque Maps ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (6): 1995-2000. <https://doi.org/10.1073/pnas.0807304106>.
- Rajimehr, Reza, Natalia Y. Bilenko, Wim Vanduffel, et Roger B. H. Tootell. 2014. « Retinotopy versus Face Selectivity in Macaque Visual Cortex ». *Journal of Cognitive Neuroscience* 26 (12): 2691-2700. https://doi.org/10.1162/jocn_a.00672.
- Ramírez, Fernando M. 2018. « Orientation Encoding and Viewpoint Invariance in Face Recognition: Inferring Neural Properties from Large-Scale Signals ». *The Neuroscientist* 24 (6): 582-608. <https://doi.org/10.1177/1073858418769554>.
- Ramon, Meike, Stephanie Caharel, et Bruno Rossion. 2011. « The Speed of Recognition of Personally Familiar Faces ». *Perception* 40 (4): 437-49. <https://doi.org/10.1068/p6794>.
- Rampone, Giulia, Alexis D.J. Makin, et Marco Bertamini. 2014. « Electrophysiological Analysis of the Affective Congruence between Pattern Regularity and Word Valence ». *Neuropsychologia* 58 (mai): 107-17. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.04.005>.
- RCore Team. 2014. « R : A Language and Environment for Statistical Computing ». *R Foundation for Statistical Computing*, 2014. <http://www.R-project.org/>.
- Rensch, Bernhard. 1964. « Memory and concepts of higher animals. » *Proc. Zool. Soc. Calcutta*, 1964, 6 édition.
- Rensch, Bernhard. 1973. *Gedächtnis, Begriffsbildung und Planhandlungen bei Tieren*. Berlin, Hamburg: Parey.

- Retter, Talia L., et Bruno Rossion. 2016. « Uncovering the Neural Magnitude and Spatio-Temporal Dynamics of Natural Image Categorization in a Fast Visual Stream ». *Neuropsychologia* 91 (octobre): 9-28.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.07.028>.
- Rhodes, Gillian, Fiona Proffitt, Jonathon M. Grady, et Alex Sumich. 1998. « Facial Symmetry and the Perception of Beauty ». *Psychonomic Bulletin & Review* 5 (4): 659-69.
<https://doi.org/10.3758/BF03208842>.
- Rhodes, Gillian, Leslie A Zebrowitz, Alison Clark, S Michael Kalick, Amy Hightower, et Ryan McKay. 2001. « Do facial averageness and symmetry signal health? » *Evolution and Human Behavior* 22 (1): 31-46.
- Rhodes, Gillian I, Linda Jeffery, Tamara L Watson, Colin W Clifford, et Ken Nakayama. 2003. « Face attractiveness aftereffects: fitting the mind to the world ». *Journal of Vision* 3 (9): 298-298.
- Reynolds, John H., et Leonardo Chelazzi. 2004. « ATTENTIONAL MODULATION OF VISUAL PROCESSING ». *Annual Review of Neuroscience* 27 (1): 611-47.
<https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.26.041002.131039>.
- Rhodes, Gillian, Marianne Peters, Kieran Lee, M Concetta Morrone, et David Burr. 2005. « Higher-level mechanisms detect facial symmetry ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272 (1570): 1379-84.
- Rhodes, Gillian. 2006. « The evolutionary psychology of facial beauty ». *Annu. Rev. Psychol.* 57: 199-226.
- Riesenhuber, Maximilian, et Tomaso Poggio. 2000. « Models of Object Recognition ». *Nature Neuroscience* 3 (11): 1199-1204. <https://doi.org/10.1038/81479>.
- Rima, Samy, Benoit R. Cottureau, Yseut Héjja-Brichard, Yves Trotter, et Jean-Baptiste Durand. 2020. « Wide-Field Retinotopy Reveals a New Visuotopic Cluster in Macaque Posterior Parietal Cortex ». *Brain Structure & Function* 225 (8): 2447-61.
<https://doi.org/10.1007/s00429-020-02134-2>.
- Rockhill, R. L., T. Euler, et R. H. Masland. 2000. « Spatial Order within but Not between Types of Retinal Neurons ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97 (5): 2303-7. <https://doi.org/10.1073/pnas.030413497>.
- Roe, A. W., et D. Y. Ts'o. 1995. « Visual Topography in Primate V2: Multiple Representation across Functional Stripes ». *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 15 (5 Pt 2): 3689-3715.

- Roe, Anna W., Leonardo Chelazzi, Charles E. Connor, Bevil R. Conway, Ichiro Fujita, Jack L. Gallant, Haidong Lu, et Wim Vanduffel. 2012. « Toward a Unified Theory of Visual Area V4 ». *Neuron* 74 (1): 12-29.
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.03.011>.
- Rolls, Edmund T. 2000. « Functions of the Primate Temporal Lobe Cortical Visual Areas in Invariant Visual Object and Face Recognition ». *Neuron* 27 (2): 205-18.
[https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(00\)00030-1](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(00)00030-1).
- Rolls, Edmund T, Hugo D Critchley, Andrew S Browning, et Kazuo Inoue. 2006. « Face-selective and auditory neurons in the primate orbitofrontal cortex ». *Experimental brain research* 170 (1): 74-87.
- Rolls, Edmund T. 2012. « Invariant Visual Object and Face Recognition: Neural and Computational Bases, and a Model, VisNet ». *Frontiers in Computational Neuroscience* 6. <https://doi.org/10.3389/fncom.2012.00035>.
- Rosa, Marcello G.P, et Rowan Tweeddale. 2005. « Brain Maps, Great and Small: Lessons from Comparative Studies of Primate Visual Cortical Organization ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360 (1456): 665-91.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1626>.
- Rossetti, Yves, Laure Pisella, et Robert D. McIntosh. 2017. « Rise and Fall of the Two Visual Systems Theory ». *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine* 60 (3): 130-40.
<https://doi.org/10.1016/j.rehab.2017.02.002>.
- Rossion, Bruno. 2008. « Picture-Plane Inversion Leads to Qualitative Changes of Face Perception ». *Acta Psychologica* 128 (2): 274-89.
<https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2008.02.003>.
- Rossion, Bruno. 2013. « The Composite Face Illusion: A Whole Window into Our Understanding of Holistic Face Perception ». *Visual Cognition* 21 (2): 139-253.
<https://doi.org/10.1080/13506285.2013.772929>.
- Rossion, B. 2015. « Face Perception ». In *Brain Mapping*, 515-22. Elsevier.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-397025-1.00037-3>.
- Rossion, B., K. Torfs, C. Jacques, et J. Liu-Shuang. 2015. « Fast Periodic Presentation of Natural Images Reveals a Robust Face-Selective Electrophysiological Response in the Human Brain ». *Journal of Vision* 15 (1): 18-18. <https://doi.org/10.1167/15.1.18>.
- Rossion, Bruno, Corentin Jacques, et Jacques Jonas. 2018. « Mapping Face Categorization in the Human Ventral Occipitotemporal Cortex with Direct Neural Intracranial Recordings: Intracranial Mapping of Face Categorization ». *Annals of the New York Academy of Sciences* 1426 (1): 5-24. <https://doi.org/10.1111/nyas.13596>.

- Rossion, Bruno, et Jessica Taubert. 2019. « What Can We Learn about Human Individual Face Recognition from Experimental Studies in Monkeys? » *Vision Research* 157 (avril): 142-58. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2018.03.012>.
- Rossion, Bruno, Talia L. Retter, et Joan Liu-Shuang. 2020. « Understanding Human Individuation of Unfamiliar Faces with Oddball Fast Periodic Visual Stimulation and Electroencephalography ». *European Journal of Neuroscience* 52 (10): 4283-4344. <https://doi.org/10.1111/ejn.14865>.
- Rothenstein, Albert L., et John K. Tsotsos. 2014. « Attentional Modulation and Selection – An Integrated Approach ». Édité par Suliann Ben Hamed. *PLoS ONE* 9 (6): e99681. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099681>.
- Ruff, Christian C., Jon Driver, et Sven Bestmann. 2009. « Combining TMS and fMRI: From ‘Virtual Lesions’ to Functional-Network Accounts of Cognition ». *Cortex* 45 (9): 1043-49. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2008.10.012>.
- Rust, N. C., et J. J. DiCarlo. 2010. « Selectivity and Tolerance (“Invariance”) Both Increase as Visual Information Propagates from Cortical Area V4 to IT ». *Journal of Neuroscience* 30 (39): 12978-95. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0179-10.2010>.
- Saarinen, Jukka. 1988. « Detection of Mirror Symmetry in Random Dot Patterns at Different Eccentricities ». *Vision Research* 28 (6): 755-59. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(88\)90054-5](https://doi.org/10.1016/0042-6989(88)90054-5).
- Saleem, Kadharbatcha S, et Nikos K Logothetis. 2006. *A Combined MRI and Histology Atlas of the Rhesus Monkey Brain*. Burlington: Elsevier. http://www.123library.org/book_details/?id=44647.
- Sandhaeger, Florian, Constantin von Nicolai, Earl K Miller, et Markus Siegel. 2019. « Monkey EEG Links Neuronal Color and Motion Information across Species and Scales ». *ELife* 8 (juillet): e45645. <https://doi.org/10.7554/eLife.45645>.
- Sasaki, Yuka, Wim Vanduffel, Tamara Knutsen, Christopher Tyler, et Roger Tootell. 2005. « Symmetry Activates Extrastriate Visual Cortex in Human and Nonhuman Primates ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (8): 3159-63. <https://doi.org/10.1073/pnas.0500319102>.
- Schmidtman, Gunnar, Andrew J. Logan, Claus-Christian Carbon, Joshua T. Loong, et Ian Gold. 2020. « In the Blink of an Eye: Reading Mental States From Briefly Presented Eye Regions ». *I-Perception* 11 (5): 2041669520961116. <https://doi.org/10.1177/2041669520961116>.

- Schneider, K. A. 2004. « Retinotopic Organization and Functional Subdivisions of the Human Lateral Geniculate Nucleus: A High-Resolution Functional Magnetic Resonance Imaging Study ». *Journal of Neuroscience* 24 (41): 8975-85.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2413-04.2004>.
- Sereno, MI, AM Dale, A Liu, et RBH Tootell. 1996. « A surface-based coordinate system for a canonical cortex ». *NeuroImage* 3 (1): S252-S252.
- Sergent, Justine, et Jean-Louis Signoret. 1992. « Functional and anatomical decomposition of face processing: evidence from prosopagnosia and PET study of normal subjects ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 335 (1273): 55-62.
- Serre, Thomas, Aude Oliva, et Tomaso Poggio. 2007. « A Feedforward Architecture Accounts for Rapid Categorization ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104 (15): 6424-29.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0700622104>.
- Sharman, Rebecca J., Sebastian Gregersen, et Elena Gheorghiu. 2018. « Temporal Dynamics of Mirror-Symmetry Perception ». *Journal of Vision* 18 (5): 10.
<https://doi.org/10.1167/18.5.10>.
- Sheehan, Michael J., et Michael W. Nachman. 2014. « Morphological and Population Genomic Evidence That Human Faces Have Evolved to Signal Individual Identity ». *Nature Communications* 5 (1): 4800. <https://doi.org/10.1038/ncomms5800>.
- Sheth, Bhavin R., et Ryan Young. 2016. « Two Visual Pathways in Primates Based on Sampling of Space: Exploitation and Exploration of Visual Information ». *Frontiers in Integrative Neuroscience* 10 (novembre). <https://doi.org/10.3389/fnint.2016.00037>.
- Shipp, S., et S. Zeki. 1985. « Segregation of Pathways Leading from Area V2 to Areas V4 and V5 of Macaque Monkey Visual Cortex ». *Nature* 315 (6017): 322-25.
<https://doi.org/10.1038/315322a0>.
- Simion, Francesca, et Elisa Di Giorgio. 2015. « Face perception and processing in early infancy: inborn predispositions and developmental changes ». *Frontiers in Psychology* 6 (juillet). <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00969>.
- Slichter, Charles P. 1978. *Principles of Magnetic Resonance*. Vol. 1. Springer Series in Solid-State Sciences. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
<https://doi.org/10.1007/978-3-662-12784-1>.

- Sliwa, J., J.-R. Duhamel, O. Pascalis, et S. Wirth. 2011. « Spontaneous Voice-Face Identity Matching by Rhesus Monkeys for Familiar Conspecifics and Humans ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (4): 1735-40. <https://doi.org/10.1073/pnas.1008169108>.
- Smith, Andrew T., Mark W. Greenlee, Krish D. Singh, Falk M. Kraemer, et Jürgen Hennig. 1998. « The Processing of First- and Second-Order Motion in Human Visual Cortex Assessed by Functional Magnetic Resonance Imaging (fMRI) ». *The Journal of Neuroscience* 18 (10): 3816-30. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.18-10-03816.1998>.
- Smith, Daniel T, Chris Rorden, et Stephen R Jackson. 2004. « Exogenous Orienting of Attention Depends upon the Ability to Execute Eye Movements ». *Current Biology* 14 (9): 792-95. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.04.035>.
- Solomon, Samuel G., et Peter Lennie. 2007. « The Machinery of Colour Vision ». *Nature Reviews Neuroscience* 8 (4): 276-86. <https://doi.org/10.1038/nrn2094>.
- Solomonoff, R.J. 1964. « A Formal Theory of Inductive Inference. Part I ». *Information and Control* 7 (1): 1-22. [https://doi.org/10.1016/S0019-9958\(64\)90223-2](https://doi.org/10.1016/S0019-9958(64)90223-2).
- Song, Juan, Yanqiu Wei, et Han Ke. 2019. « The Effect of Emotional Information from Eyes on Empathy for Pain: A Subliminal ERP Study ». *PloS One* 14 (12): e0226211. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226211>.
- Steeves, Jennifer K. E., Jody C. Culham, Bradley C. Duchaine, Cristiana Cavina Pratesi, Kenneth F. Valyear, Igor Schindler, G. Keith Humphrey, A. David Milner, et Melvyn A. Goodale. 2006. « The Fusiform Face Area Is Not Sufficient for Face Recognition: Evidence from a Patient with Dense Prosopagnosia and No Occipital Face Area ». *Neuropsychologia* 44 (4): 594-609. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2005.06.013>.
- Stephen, Ian D, Vinet Coetzee, Miriam Law Smith, et David I Perrett. 2009. « Skin blood perfusion and oxygenation colour affect perceived human health ». *PloS one* 4 (4): e5083.
- Stone, James V. 2012. *Vision and brain: how we perceive the world*. Cambridge, Mass: MIT Press.
- Stratton, G. M. 1906. « Symmetry, Linear Illusions, and the Movements of the Eye. » *Psychological Review* 13 (2): 82-96. <https://doi.org/10.1037/h0072441>.

- Sugita, Y. 2008. « Face Perception in Monkeys Reared with No Exposure to Faces ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (1): 394-98. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706079105>.
- Swaddle, John P, et Innes C Cuthill. 1994. « Female Zebra Finches Prefer Males with Symmetric Chest Plumage ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 258 (1353): 267-71. <https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0172>.
- Tanaka, K., H. Saito, Y. Fukada, et M. Moriya. 1991. « Coding Visual Images of Objects in the Inferotemporal Cortex of the Macaque Monkey ». *Journal of Neurophysiology* 66 (1): 170-89. <https://doi.org/10.1152/jn.1991.66.1.170>.
- Tanaka, James W., et Martha J. Farah. 1993. « Parts and Wholes in Face Recognition ». *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A* 46 (2): 225-45. <https://doi.org/10.1080/14640749308401045>.
- Tanaka, James W, et Iris Gordon. 2011. « Features, configuration, and holistic face processing ». *The Oxford handbook of face perception*, 177-94.
- Tanaka, James W., et Diana Simonyi. 2016. « The “Parts and Wholes” of Face Recognition: A Review of the Literature ». *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 69 (10): 1876-89. <https://doi.org/10.1080/17470218.2016.1146780>.
- Tapiovaara, Markku. 1990. « Ideal Observer and Absolute Efficiency of Detecting Mirror Symmetry in Random Images ». *Journal of the Optical Society of America A* 7 (12): 2245. <https://doi.org/10.1364/JOSAA.7.002245>.
- Taubert, Jessica, et Lisa A. Parr. 2009. « Visual Expertise Does Not Predict the Composite Effect across Species: A Comparison between Spider (*Ateles Geoffroyi*) and Rhesus (*Macaca Mulatta*) Monkeys ». *Brain and Cognition* 71 (3): 187-95. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2009.09.002>.
- Taubert, Jessica, Annum A. Qureshi, et Lisa A. Parr. 2012. « The Composite Face Effect in Chimpanzees (*Pan Troglodytes*) and Rhesus Monkeys (*Macaca Mulatta*). » *Journal of Comparative Psychology* 126 (4): 339-46. <https://doi.org/10.1037/a0027287>.
- Taubert, Jessica, Goedeke Van Belle, Wim Vanduffel, Bruno Rossion, et Rufin Vogels. 2015. « The Effect of Face Inversion for Neurons inside and Outside fMRI-Defined Face-Selective Cortical Regions ». *Journal of Neurophysiology* 113 (5): 1644-55. <https://doi.org/10.1152/jn.00700.2014>.

- Taubert, Jessica, Shruti Japee, Aidan P. Murphy, Clarissa T. Tardiff, Elissa A. Koele, Susheel Kumar, David A. Leopold, et Leslie G. Ungerleider. 2020. « Parallel Processing of Facial Expression and Head Orientation in the Macaque Brain ». *The Journal of Neuroscience* 40 (42): 8119-31. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0524-20.2020>.
- Thomas, O. M., B. G. Cumming, et A. J. Parker. 2002. « A Specialization for Relative Disparity in V2 ». *Nature Neuroscience* 5 (5): 472-78. <https://doi.org/10.1038/nn837>.
- Thompson, Peter. 1980. « Margaret Thatcher: A New Illusion ». *Perception* 9 (4): 483-84. <https://doi.org/10.1068/p090483>.
- Tovée, null, null Tasker, et null Benson. 2000. « Is Symmetry a Visual Cue to Attractiveness in the Human Female Body? » *Evolution and Human Behavior: Official Journal of the Human Behavior and Evolution Society* 21 (3): 191-200. [https://doi.org/10.1016/s1090-5138\(00\)00040-4](https://doi.org/10.1016/s1090-5138(00)00040-4).
- Treder, Matthias S., et Peter A. van der Helm. 2007. « Symmetry versus Repetition in Cyclopean Vision: A Microgenetic Analysis ». *Vision Research* 47 (23): 2956-67. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2007.07.018>.
- Treder, Matthias S., et Ruud G. J. Meulenbroek. 2010. « Integration of structure-from-motion and symmetry during surface perception ». *Journal of Vision* 10 (4): 1-17. <https://doi.org/10.1167/10.4.5>.
- Treder, Matthias Sebastian. 2010. « Behind the Looking-Glass: A Review on Human Symmetry Perception ». *Symmetry* 2 (3): 1510-43. <https://doi.org/10.3390/sym2031510>.
- Treder, Matthias Sebastian, Gert van der Vloed, et Peter A. van der Helm. 2011. « Interactions between Constituent Single Symmetries in Multiple Symmetry ». *Attention, Perception, & Psychophysics* 73 (5): 1487-1502. <https://doi.org/10.3758/s13414-011-0115-9>.
- Trotter, Yves, et Simona Celebrini. 1999. « Gaze Direction Controls Response Gain in Primary Visual-Cortex Neurons ». *Nature* 398 (6724): 239-42. <https://doi.org/10.1038/18444>.
- Trotter, Yves, Simona Celebrini, Brigitte Stricanne, Simon Thorpe, et Michel Imbert. 1992. « Modulation of Neural Stereoscopic Processing in Primate Area V1 by the Viewing Distance ». *Science* 257 (5074): 1279-81. <https://doi.org/10.1126/science.1519066>.
- Tsao, Doris Y, Winrich A Freiwald, Tamara A Knutsen, Joseph B Mandeville, et Roger B H Tootell. 2003. « Faces and Objects in Macaque Cerebral Cortex ». *Nature Neuroscience* 6 (9): 989-95. <https://doi.org/10.1038/nn1111>.

- Tsao, D. Y. 2006. « A Cortical Region Consisting Entirely of Face-Selective Cells ». *Science* 311 (5761): 670-74. <https://doi.org/10.1126/science.1119983>.
- Tsao, D. Y., S. Moeller, et W. A. Freiwald. 2008. « Comparing Face Patch Systems in Macaques and Humans ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (49): 19514-19. <https://doi.org/10.1073/pnas.0809662105>.
- Tsao, Doris Y., Nicole Schweers, Sebastian Moeller, et Winrich A. Freiwald. 2008. « Patches of Face-Selective Cortex in the Macaque Frontal Lobe ». *Nature Neuroscience* 11 (8): 877-79. <https://doi.org/10.1038/nn.2158>.
- Tudor, M. Scarlett, et Molly R. Morris. 2009. « Experience Plays a Role in Female Preference for Symmetry in the Swordtail Fish *Xiphophorus Malinche* ». *Ethology* 115 (9): 812-22. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01676.x>.
- Tyler, Christopher W. 1995. « Empirical aspects of symmetry perception ». *Spatial Vision* 9 (1): 1-7. <https://doi.org/10.1163/156856895X00089>.
- Tyler, Christopher W. 1996. *Human symmetry perception and its computational analysis*. Utrecht: VSP.
- Tyler, Christopher W. 1999. « Human Symmetry Detection Exhibits Reverse Eccentricity Scaling ». *Visual Neuroscience* 16 (5): 919-22. <https://doi.org/10.1017/S0952523899165118>.
- Tyler, Christopher W., Heidi A. Baseler, Leonid L. Kontsevich, Lora T. Likova, Alex R. Wade, et Brian A. Wandell. 2005. « Predominantly Extra-Retinotopic Cortical Response to Pattern Symmetry ». *NeuroImage* 24 (2): 306-14. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.09.018>.
- Ungerleider, Leslie G., et Robert Desimone. 1986. « Cortical Connections of Visual Area MT in the Macaque ». *The Journal of Comparative Neurology* 248 (2): 190-222. <https://doi.org/10.1002/cne.902480204>.
- Van Essen, David C., William T. Newsome, et John H.R. Maunsell. 1984. « The Visual Field Representation in Striate Cortex of the Macaque Monkey: Asymmetries, Anisotropies, and Individual Variability ». *Vision Research* 24 (5): 429-48. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(84\)90041-5](https://doi.org/10.1016/0042-6989(84)90041-5).
- Van Essen, D. C., H. A. Drury, S. Joshi, et M. I. Miller. 1998. « Functional and Structural Mapping of Human Cerebral Cortex: Solutions Are in the Surfaces ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95 (3): 788-95. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.3.788>.

- Van Essen, David C, James W Lewis, Heather A Drury, Nouchine Hadjikhani, Roger B. H Tootell, Muge Bakircioglu, et Michael I Miller. 2001. « Mapping Visual Cortex in Monkeys and Humans Using Surface-Based Atlases ». *Vision Research* 41 (10): 1359-78. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(01\)00045-1](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00045-1).
- Van Essen. 2002a. « Organization of Visual Areas in Macaque and Human Cerebral Cortex », 2002. <https://www.cns.nyu.edu/csh/csh04/Articles/Vanessen-03.pdf>.
- Van Essen, David C. 2002b. « Surface-Based Atlases of Cerebellar Cortex in the Human, Macaque, and Mouse ». *Annals of the New York Academy of Sciences* 978 (décembre): 468-79. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2002.tb07588.x>.
- Van Essen, David C., Chad J. Donahue, Timothy S. Coalson, Henry Kennedy, Takuya Hayashi, et Matthew F. Glasser. 2019. « Cerebral Cortical Folding, Parcellation, and Connectivity in Humans, Nonhuman Primates, and Mice ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116 (52): 26173-80. <https://doi.org/10.1073/pnas.1902299116>.
- Van Meel, Chayenne, Annelies Baeck, Céline R. Gillebert, Johan Wagemans, et Hans P. Op de Beeck. 2019. « The Representation of Symmetry in Multi-Voxel Response Patterns and Functional Connectivity throughout the Ventral Visual Stream ». *NeuroImage* 191 (mai): 216-24. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.02.030>.
- Vanduffel, W., D. Fize, H. Peuskens, K. Denys, S. Sunaert, J. T. Todd, et G. A. Orban. 2002. « Extracting 3D from Motion: Differences in Human and Monkey Intraparietal Cortex ». *Science* 298 (5592): 413-15. <https://doi.org/10.1126/science.1073574>.
- Vanduffel, Wim, et Reza Farivar. 2014. « Functional MRI of Awake Behaving Macaques Using Standard Equipment ». In *Advanced Brain Neuroimaging Topics in Health and Disease - Methods and Applications*, édité par T. Dorina Papageorgiou, George I. Christopoulos, et Stelios M. Smirnakis. InTech. <https://doi.org/10.5772/58281>.
- Vanduffel, Wim, Qi Zhu, et Guy A. Orban. 2014. « Monkey Cortex through FMRI Glasses ». *Neuron* 83 (3): 533-50. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.07.015>.
- Verweij, Jan, Eric P. Hornstein, et Julie L. Schnapf. 2003. « Surround Antagonism in Macaque Cone Photoreceptors ». *The Journal of Neuroscience* 23 (32): 10249-57. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.23-32-10249.2003>.
- Vloed, Gert van der, Árpád Csathó, et Peter A. van der Helm. 2005. « Symmetry and Repetition in Perspective ». *Acta Psychologica* 120 (1): 74-92. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2005.03.006>.

- Wagemans, Johan, Luc Van Gool, et Gery D'Ydewalle. 1991. « Detection of Symmetry in Tachistoscopically Presented Dot Patterns: Effects of Multiple Axes and Skewing ». *Perception & Psychophysics* 50 (5): 413-27. <https://doi.org/10.3758/BF03205058>.
- Wagemans, Johan, Luc Van Gool, et G  ry d'Ydewalle. 1992. « Orientational Effects and Component Processes in Symmetry Detection ». *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A* 44 (3): 475-508. <https://doi.org/10.1080/14640749208401295>.
- Wagemans, Johan. 1993. « Skewed Symmetry: A Nonaccidental Property Used to Perceive Visual Forms. » *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 19 (2): 364-80. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.19.2.364>.
- Wagemans, Johan, Luc Van Gool, Val  re Swinnen, et Johan Van Horebeek. 1993. « Higher-Order Structure in Regularity Detection ». *Vision Research* 33 (8): 1067-88. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(93\)90241-N](https://doi.org/10.1016/0042-6989(93)90241-N).
- Wagemans, J. 1997. « Characteristics and Models of Human Symmetry Detection ». *Trends in Cognitive Sciences* 1 (9): 346-52. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(97\)01105-4](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(97)01105-4).
- Waite, Corri, et Anthony C. Little. 2006. « Preferences for Symmetry in Conspecific Facial Shape Among Macaca Mulatta ». *International Journal of Primatology* 27 (1): 133-45. <https://doi.org/10.1007/s10764-005-9015-y>.
- Wang, Xiao-Jing, et Henry Kennedy. 2016. « Brain Structure and Dynamics across Scales: In Search of Rules ». *Current Opinion in Neurobiology* 37 (avril): 92-98. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2015.12.010>.
- W  ssle, Heinz, Ulrike Gr  nert, J  rgen R  hrenbeck, et Brian B. Boycott. 1989. « Cortical Magnification Factor and the Ganglion Cell Density of the Primate Retina ». *Nature* 341 (6243): 643-46. <https://doi.org/10.1038/341643a0>.
- W  ssle, Heinz. 2004. « Parallel Processing in the Mammalian Retina ». *Nature Reviews Neuroscience* 5 (10): 747-57. <https://doi.org/10.1038/nrn1497>.
- Watanabe, Masayuki, Hiroki Tanaka, Takanori Uka, et Ichiro Fujita. 2002. « Disparity-Selective Neurons in Area V4 of Macaque Monkeys ». *Journal of Neurophysiology* 87 (4): 1960-73. <https://doi.org/10.1152/jn.00780.2000>.
- Weibert, Katja, et Timothy J. Andrews. 2015. « Activity in the Right Fusiform Face Area Predicts the Behavioural Advantage for the Perception of Familiar Faces ». *Neuropsychologia* 75 (ao  t): 588-96. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.07.015>.

- Weiner, Kevin S., et Kalanit Grill-Spector. 2015. « The Evolution of Face Processing Networks ». *Trends in Cognitive Sciences* 19 (5): 240-41. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2015.03.010>.
- Weldon, Kimberly B., Jessica Taubert, Carolynn L. Smith, et Lisa A. Parr. 2013. « How the Thatcher Illusion Reveals Evolutionary Differences in the Face Processing of Primates ». *Animal Cognition* 16 (5): 691-700. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0604-4>.
- Wenderoth, Peter. 1994. « The Saliency of Vertical Symmetry ». *Perception* 23 (2): 221-36. <https://doi.org/10.1068/p230221>.
- Wenderoth, Peter. 1996. « The Effects of Dot Pattern Parameters and Constraints on the Relative Saliency of Vertical Bilateral Symmetry ». *Vision Research* 36 (15): 2311-20. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(95\)00252-9](https://doi.org/10.1016/0042-6989(95)00252-9).
- Wenderoth, Peter. 1997. « The Effects on Bilateral-Symmetry Detection of Multiple Symmetry, near Symmetry, and Axis Orientation ». *Perception* 26 (7): 891-904. <https://doi.org/10.1068/p260891>.
- Wenderoth, Peter, et Sebastian Welsh. 1998. « Effects of Pattern Orientation and Number of Symmetry Axes on the Detection of Mirror Symmetry in Dot and Solid Patterns ». *Perception* 27 (8): 965-76. <https://doi.org/10.1068/p270965>.
- Wertheimer, Max. 1912. « Experimentelle studien uber das sehen von bewegung ». *Zeitschrift fur psychologie* 61.
- Willenbockel, Verena, Daniel Fiset, Alan Chauvin, Caroline Blais, Martin Arguin, James W Tanaka, Daniel N Bub, et Frédéric Gosselin. 2010. « Does face inversion change spatial frequency tuning? » *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 36 (1): 122.
- Wilson, F. A., S. P. Scalaidhe, et P. S. Goldman-Rakic. 1993. « Dissociation of Object and Spatial Processing Domains in Primate Prefrontal Cortex ». *Science (New York, N.Y.)* 260 (5116): 1955-58. <https://doi.org/10.1126/science.8316836>.
- Wilson, Hugh R, Frances Wilkinson, Li-Ming Lin, et Maja Castillo. 2000. « Perception of Head Orientation ». *Vision Research* 40 (5): 459-72. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(99\)00195-9](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(99)00195-9).
- Xu, Xiangmin, A.B. Bonds, et Vivien A. Casagrande. 2002. « Modeling Receptive-Field Structure of Koniocellular, Magnocellular, and Parvocellular LGN Cells in the Owl Monkey (*Aotus Trivigatus*) ». *Visual Neuroscience* 19 (6): 703-11. <https://doi.org/10.1017/S0952523802196027>.

- Xu, Ting, Darrick Sturgeon, Julian S. B. Ramirez, Seán Froudish-Walsh, Daniel S. Margulies, Charles E. Schroeder, Damien A. Fair, et Michael P. Milham. 2019. « Interindividual Variability of Functional Connectivity in Awake and Anesthetized Rhesus Macaque Monkeys ». *Biological Psychiatry. Cognitive Neuroscience and Neuroimaging* 4 (6): 543-53. <https://doi.org/10.1016/j.bpsc.2019.02.005>.
- Yang, Hua, Tirta Susilo, et Bradley Duchaine. 2016. « The Anterior Temporal Face Area Contains Invariant Representations of Face Identity That Can Persist Despite the Loss of Right FFA and OFA ». *Cerebral Cortex* 26 (3): 1096-1107. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhu289>.
- Yin, Robert K. 1969. « Looking at upside-down faces. » *Journal of experimental psychology* 81 (1): 141.
- Young, Andrew W., et A. Mike Burton. 2018. « Are We Face Experts? » *Trends in Cognitive Sciences* 22 (2): 100-110. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2017.11.007>.
- Young, Andrew W, Deborah Hellawell, et Dennis C Hay. 1987. « Configurational Information in Face Perception ». *Perception* 16 (6): 747-59. <https://doi.org/10.1068/p160747>.
- Zebrowitz, Leslie A, et Gillian Rhodes. 2004. « Sensitivity to “bad genes” and the anomalous face overgeneralization effect: Cue validity, cue utilization, and accuracy in judging intelligence and health ». *Journal of nonverbal behavior* 28 (3): 167-85.
- Zeki, S. M. 1973. « Colour Coding in Rhesus Monkey Prestriate Cortex ». *Brain Research* 53 (2): 422-27. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(73\)90227-8](https://doi.org/10.1016/0006-8993(73)90227-8).
- Zeki, S. 1983. « The Distribution of Wavelength and Orientation Selective Cells in Different Areas of Monkey Visual Cortex ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 217 (1209): 449-70. <https://doi.org/10.1098/rspb.1983.0020>.
- Zhou, H., H. S. Friedman, et R. von der Heydt. 2000. « Coding of Border Ownership in Monkey Visual Cortex ». *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 20 (17): 6594-6611.
- Zhu, Qian, Hui Kou, et Tai-Yong Bi. 2019. « [Processing mechanism of social cues in faces] ». *Sheng Li Xue Bao: [Acta Physiologica Sinica]* 71 (1): 73-85.
- Zilles, Karl, Nicola Palomero-Gallagher, et Katrin Amunts. 2013. « Development of Cortical Folding during Evolution and Ontogeny ». *Trends in Neurosciences* 36 (5): 275-84. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2013.01.006>.

Annexe

Article: Symmetry Processing in the Macaque Visual Cortex

<https://academic.oup.com/cercor/advance-article/doi/10.1093/cercor/bhab358/6382420?login=true>

ORIGINAL ARTICLE

Symmetry Processing in the Macaque Visual Cortex

Pauline Audurier^{1,2}, Yseult Héjja-Brichard^{1,2}, Vanessa De Castro^{1,2}, Peter J. Kohler^{3,4}, Anthony M. Norcia^{5,6}, Jean-Baptiste Durand^{1,2} and Benoit R. Cottureau^{1,2}

¹Centre de Recherche Cerveau et Cognition, Université de Toulouse, 31052 Toulouse, France, ²Centre National de la Recherche Scientifique, 31055 Toulouse, France, ³Department of Psychology, York University, Toronto, ON M3J 1P3, Canada, ⁴Centre for Vision Research, York University, Toronto, ON, M3J 1P3, Canada, ⁵Department of Psychology, Stanford University, Stanford, CA 94305, USA and ⁶Wu Tsai Neurosciences Institute, Stanford University, Stanford, CA 94305, USA

Address correspondence to Pauline Audurier. Email: pauline.audurier@cnrs.fr and Benoit R. Cottureau. Email: benoit.cottureau@cnrs.fr

Abstract

Symmetry is a highly salient feature of the natural world that is perceived by many species. In humans, the cerebral areas processing symmetry are now well identified from neuroimaging measurements. Macaque could constitute a good animal model to explore the underlying neural mechanisms, but a previous comparative study concluded that functional magnetic resonance imaging responses to mirror symmetry in this species were weaker than those observed in humans. Here, we re-examined symmetry processing in macaques from a broader perspective, using both rotation and reflection symmetry embedded in regular textures. Highly consistent responses to symmetry were found in a large network of areas (notably in areas V3 and V4), in line with what was reported in humans under identical experimental conditions. Our results suggest that the cortical networks that process symmetry in humans and macaques are potentially more similar than previously reported and point toward macaque as a relevant model for understanding symmetry processing.

Key words: fMRI, macaque, nonhuman primate, symmetry, texture

Introduction

As written by the physicist and essayist Alan Lightman: “The deep question is: Why does nature embody so much symmetry? We do not know the full answer to this question” (Lightman 2013). The 4 fundamental forms of symmetry in the plane (reflection, rotation, translation, and glide reflection) and their combinations are prevalent in natural scenes, which may have put evolutionary pressure on the visual systems of multiple species to facilitate their sensory processing of symmetry and its perception. Many animals, such as birds (Delius and Nowak 1982), fishes (Merry and Morris 2001), or even insects (Giurfa et al. 1996), are indeed able to detect symmetry, notably as a marker of phenotypic and/or genotypic quality in potential

partners (Møller 1992). In humans, perception of symmetry in the 2D planes has been well documented by psychologists (see Wagemans 1997; Bertamini et al. 2018 for a review), and it has been suggested that symmetry contributes to viewpoint invariant representation of objects (Li et al. 2013) and to the encoding of regularity and structure in visual scenes (Liu et al. 2010; Kohler et al. 2016; Kohler and Clarke 2021). It could also underlie some aspects of our aesthetic judgments (Jacobsen and Höfel 2003) as demonstrated by its omnipresence in art, craft, and architecture.

The neural mechanisms underlying symmetry processing have been most extensively studied in humans using functional magnetic resonance imaging (fMRI) data and event-related potentials, with the focus being predominantly on reflection symmetry in the fronto-parallel plane (Sasaki et al. 2005; Van

Meel et al. 2019), although some studies also explored rotation and translation symmetry (Makin et al. 2013) or reflection symmetry in slanted planes (Makin et al. 2014; Keefe et al. 2018). Recent fMRI and electroencephalography (EEG) studies from our group (Kohler et al. 2016; Kohler and Clarke 2021) have used a class of regular textures known as wallpaper groups in which the 4 fundamental forms of symmetry (reflection, rotation, translation, and glide reflection) are combined and repeated to tile the plane (Fedorov 1891). This work demonstrates that human visual cortex carries highly detailed representations of the different symmetry types and their combinations. Because symmetries are a form of image redundancy, responses to wallpaper groups may reflect an extension of the principle of efficient coding to symmetries in images (Kohler et al. 2016; Kohler and Clarke 2021). Functional MRI measurements have made it possible to determine where in the brain these operations take place. Symmetry selective responses were observed in extrastriate visual areas like V3 and V4 as well as higher-level regions in both the dorsal (e.g., area V3A) and ventral (e.g., areas VO1, VO2, or LO) pathways (Sasaki et al. 2005; Kohler et al. 2016; Keefe et al. 2018; Van Meel et al. 2019). While these studies have provided important information regarding how and where different forms of symmetry are represented in the cortical hierarchy, they cannot address questions of the underlying cellular mechanisms involved in symmetry processing. In this context, macaques could constitute a promising animal model because they perceive symmetry (Waitt and Little 2006), and it is established that the functional organization of their visual system is substantially similar to that of humans (Felleman and Van Essen 1991; Orban et al. 2004). To assess the utility of a macaque model for symmetry processing in humans, it is important to first determine whether the cortical areas with significant responses to symmetry are analogous in these 2 primate species.

So far, only one study has explored symmetry processing in humans and monkeys using a comparative approach. In this study, individuals of both species were exposed to random dot patterns with (or without) reflection symmetry (Sasaki et al. 2005). Other forms of symmetry were not considered. Extensive measurements using standard experimental conditions at 3 Teslas failed to reveal significant responses to reflection symmetry in macaque. Only by using contrast agents or high-field fMRI at 7 Teslas could the authors detect symmetry-related activations in this species. These activations were only observed within areas V4d and V3A, suggesting a much more restricted cortical network than the one observed in humans using the same protocol. The fact that symmetry was found to evoke weak cortical responses in macaque possibly discouraged further explorations (notably in electrophysiology) in that model. To our knowledge, there has been no study on symmetry processing in the non-human primate brain since this single publication, more than 15 years ago.

Here, we re-examined the fMRI responses to symmetry in macaque from a broader perspective. We used different types of wallpaper groups (Liu et al. 2010) to determine whether the amount of symmetry in a given texture modulates cortical activations, as observed in humans (Sasaki et al. 2005; Kohler et al. 2016). To facilitate the comparison between the 2 primate species, we reproduce the experimental protocol of the study by Kohler et al. (2016). Our results clearly establish that macaque brains process symmetry using a much broader cortical network than previously documented and that the areas involved are closely related to those observed in humans. Thus, the present study calls for a re-examination of the relevance of the macaque

model for symmetry processing in humans, and it opens the door to a characterization of the underlying neural mechanisms at the single-cell level, notably in area V3.

Materials and Methods

Subjects

Two female rhesus macaques M01 and M02 (age: 17–18 years; weight: 5.30–5.80 kg) were involved in this study. This project was approved by the French Ministry of Research (MP/03/34/10/09) and a local ethics committee (CNREEA code: C2EA – 14). The housing and all the experimental protocols such as surgery, behavioral training, and fMRI recordings (see details Cottureau et al. 2017) were conducted with respect of the European Union legislation (2010/63/UE) and of the French Ministry of Agriculture guidelines (décret 2013–118). As required and recommended for primate welfare, the 2 animals were housed together in a social group of 4 individuals into a spacious and enriched enclosure and could thereby develop species-specific behavior such as foraging and congeners delousing.

Visual Stimuli with Rotation or Reflection Symmetry

Our stimuli were defined from previous mathematical works on symmetry based on wallpaper patterns (Fedorov 1891; Liu et al. 2010). Wallpaper patterns are repetitive 2D patterns that tile the plane. There are 17 unique wallpaper patterns, which cover all planar symmetry groups. Each group is built from a “unit lattice” that is used for tiling the plane without gaps. The “fundamental region” is the smallest repeating region in the wallpaper patterns. Within the unit lattice, multiple rigid transformations are applied to the fundamental region, which give rise to symmetries within the wallpaper group. Each wallpaper group contains a distinct combination of 4 fundamental symmetries: translations, rotations, reflections, and glide reflections (see Kohler et al. 2016 for more details). In our experiments, wallpaper patterns were formed by square images of 7 by 7 unit lattices of 1.7° by 1.7° . These square images were subsequently cropped by a circular aperture (11.9° of diameter). In order to characterize the cortical responses to different types of symmetry in macaque, we used here stimuli with either rotation (experiment 1) or reflection (experiment 2) symmetries. The rotation symmetry stimuli were identical to those used in a previous human fMRI study (Kohler et al. 2016) and belonged to 4 different wallpaper groups: P2, P3, P4, and P6. All 4 groups contained translation and rotation symmetry but differed in the maximum number of rotations that left the stimuli unchanged. Indeed, rotation symmetry around a point can be defined in terms of its order n , where a rotation by an angle of $360/n$ does not modify the stimuli. Stimuli from P2, P3, P4, and P6 groups are therefore, respectively, invariant to rotation of 180, 120, 90, and 60° . Stimuli were generated from a noise texture in which a “fundamental region” was first defined and then repeated and rotated around several points, according to the group's order of rotation that they belong to (see Fig. 1A). The reflection symmetry stimuli were generated using the same procedure but belong to 2 distinct wallpaper groups, PM and PMM. Both contain reflection and translation symmetry, but while PM has reflection symmetry axes only in 1 direction, PMM contains axes in 2 orthogonal directions. We generated versions of PM that had either horizontal or vertical axes of reflection and labeled them PM_v (vertical) and PM_h (horizontal). PMM had reflection axes in both the vertical and horizontal directions

(see Fig. 1C). For each stimulus exemplar within each wallpaper group (P2, P3, P4, P6, PM_h, PM_v, and PMM), we defined a control by applying a 2D Fourier transform, scrambling the phases of the Fourier coefficients at each frequency, and computing the inverse Fourier transform (see Fig. 1B). This operation leaves the amplitude spectrum unchanged and therefore preserves the stimulus local properties (luminance, orientation, spatial frequency, etc). It nonetheless disrupts the symmetry content and controls thereby always degenerate to the simplest wallpaper group, P1, which only contains translation symmetry but no rotation or reflection symmetry.

MRI Recordings

Recordings were performed using a 3 Tesla clinical MR scanner (Philips Achieva) and a dedicated custom 8-channel phased array coil (RapidBiomed) specially designed to fit with the macaque head shape while preserving their field of view.

Recordings for Individual Templates

Individual structural and functional templates were estimated for our 2 animals from recording sessions acquired under a slight anesthesia (Zoletil 100:10 mg/kg and Domitor: 0.04 mg/kg) controlled with an MR compatible oximeter. These recordings consisted in 4 T1-weighted anatomical volumes at high resolution (magnetization prepared rapid gradient echo [MPRAGE]; repetition time, TR=10.3 ms; echo time, TE=4.6 ms, flip angle=8°; FOV: 155 × 155 mm; matrix size: 312 × 192 mm; voxel size=0.5 × 0.5 × 0.5 mm; 192 sagittal slices acquired in an interleaved order) and 300 functional volumes (gradient-echo EPI; TR=2000 ms, TE=30 ms, flip angle=75°, SENSE factor=1.6; FOV: 100 × 100 mm; matrix size: 68 × 64 mm; voxel size=1.25 × 1.25 × 1.5 mm, 32 axial slices acquired in an interleaved order with a thickness of 1.5 mm and no gap). Anatomical and functional individual templates were derived from those volumes using a procedure that is described in detail in Cottureau et al. (2017).

Functional Recordings

fMRI recordings were conducted on awake behaving animals on a daily basis and lasted about an hour (~10 runs). The animals were head-fixed, seated in a sphinx position within their primate chair, facing an LCD screen (field of view: 11.9° × 11.9°, resolution: 900 by 900 pixels) at a viewing distance of 1.25 m. They were involved in a passive fixation task while the position of one eye was monitored with an infrared video-based eye-tracker at 500 Hz (Cambridge Research) placed on top of the primate chair. They were water-rewarded during correct fixation (i.e., when their gaze was within a circle of 1° radius around the central fixation point).

For each symmetry condition (P2, P3, P4, and P6 in experiment 1 and PM_h, PM_v, and PMM in experiment 2), the main stimuli and their corresponding controls were presented using a block design. Each run consisted of 234 s (117 TRs) divided into 3 identical cycles of 72 s (36 TRs) plus an additional baseline of 18 s (9 TRs) during which only the fixation point was present. Each cycle started with a baseline of 18 s (9 TRs) during which only a gray screen was presented (its luminance was equal to the average luminance in the symmetry stimuli and in their controls). In half of the runs, it was followed by a block of 18 s with symmetric stimuli, then by another 18 s of baseline and

finally by a block of 18 s with control stimuli. During a 18-s block, a new stimulus appeared every 500 ms, and therefore, there were 36 different stimuli in total. In the other half of the runs, the sequence was reversed and the first baseline of the cycles was followed by a block of control stimuli. Both types of runs were intermixed. The 36 control stimuli in the control blocks corresponded to the 36 stimuli in the symmetric block of the same cycle. The whole experiment (i.e., visual display, eye monitoring, and water reward) was controlled using the EventIDE software (Okazolab). Data from the 2 experiments were collected separately.

Data Processing

Individual Templates of Reference

Data collected during the anesthetized sessions (see above) were used to estimate individual functional and anatomical templates. The anatomical template was obtained by realigning and averaging the 4 T1-weighted (MPRAGE) volumes. It was then aligned to the Montreal Neurological Institute space of the 112RM-SL template (see McLaren et al. 2009, 2010). Cortical surface reconstructions were performed using the CARET software (Van Essen et al. 2001). The functional template was obtained by realigning and averaging the 300 functional (GE-EPI) volumes. It was aligned with the anatomical template. Spatial normalization parameters (affine and non-rigid) between the functional and anatomical templates were determined from the gray matter maps of both templates. For group analyses, the same operation was performed to register each individual anatomical template to the F99 template available in the CARET software (Van Essen 2002).

Preprocessing of the Functional Data

To minimize the influence of eye movements on our results, only runs with high fixation rate (>85%) were considered for further analyses. For our 2 monkeys (M01 and M02), we respectively collected 16 and 25 of such runs for each rotation symmetry groups (i.e., P2, P3, P4 and P6) in the first experiment. We also collected 18 (M01) and 16 (M02) of such runs for each reflection symmetry group (PM_h, PM_v, and PMM) in the second experiment. For each experiment, the different symmetry conditions were interleaved between runs. The 4 first volumes of each run were removed to account for signal stabilization. The remaining 113 volumes were then realigned and corrected for slice timing before being co-registered to the functional template first and finally to the anatomical template. Images were then smoothed using a spatial Gaussian kernel with a full-width at half-maximum of 2 mm³.

General Linear Model

Voxel-wise statistics were computed by fitting a general linear model (GLM) to the blood oxygen level-dependent signal. The model contained 3 main regressors, representing the 3 experimental conditions: symmetry (rotation for experiment 1 and reflection for experiment 2), control, and blank periods. These regressors were convolved with the hemodynamic response function estimated from each of the 2 monkeys (see details in Héjja-Brichard et al. 2020). To eliminate noise in our recordings, we performed a principal component analysis on voxels located outside the brain (see Vanduffel and Farivar 2014). Time-courses in those voxels mostly reflect artifacts caused by movement of

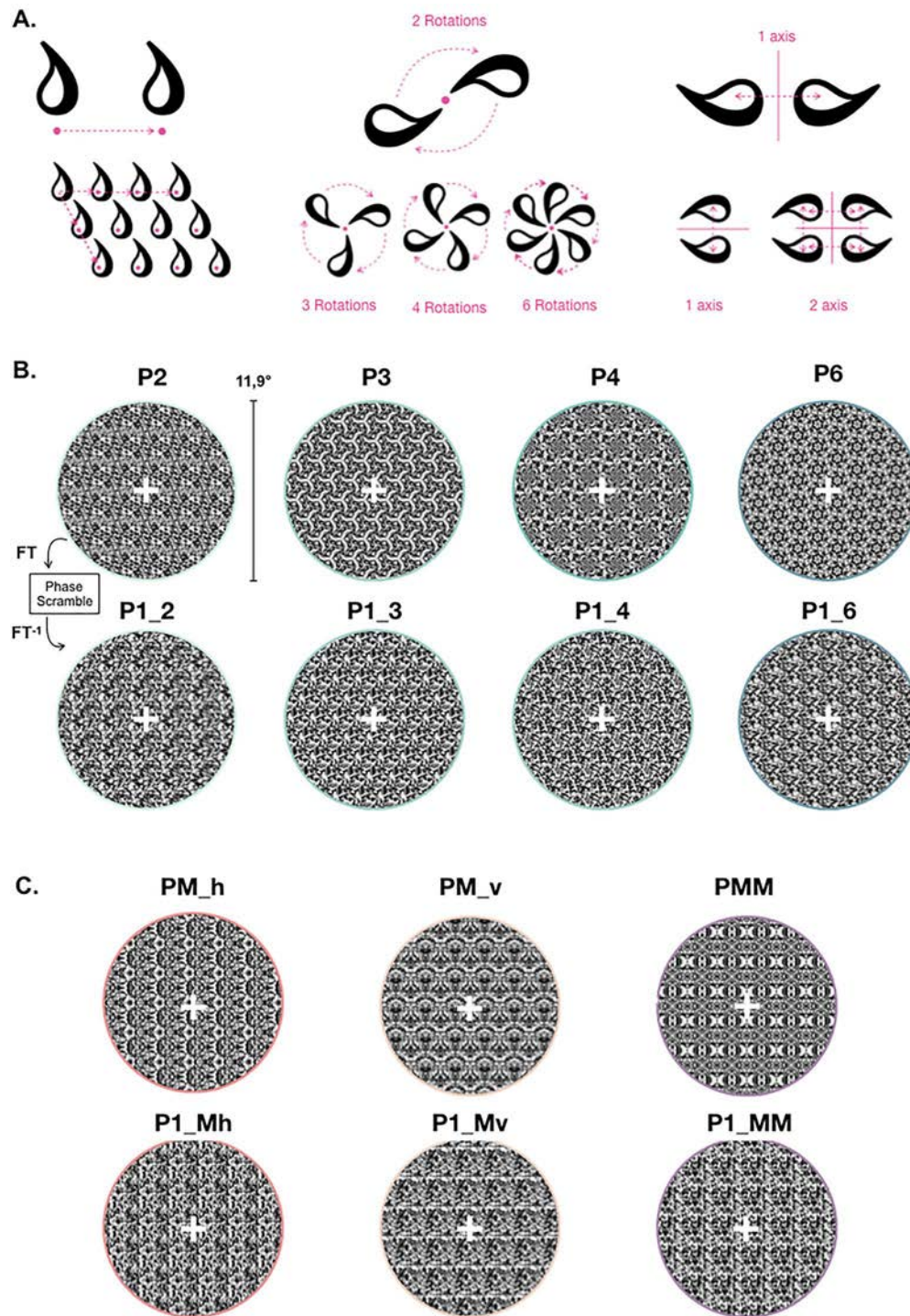


Figure 1. Visual stimuli. (A) Illustrations of the different forms of symmetry embedded in the stimuli: translations (left), rotations of different order (middle), and reflections around 1 (vertical or horizontal) or 2 (both) axes (right). (B) Exemplar images with rotation symmetry (experiment 1) of orders 2 (P2), 3 (P3), 4 (P4), and 6 (P6). For each of these examples, a control condition (P1) was defined by scrambling the phases of the stimulus in the Fourier domain. Each stimulus and its control have the same power spectrum and therefore share the same low-level properties. They both contain translation symmetry but rotation symmetry is no longer present in the control. The white cross represents the fixation target. (C) Exemplar images with reflection symmetry (experiment 2) and their respective controls. Reflection symmetries were based on horizontal axes (PM_h), vertical axes (PM_v), or a combination of both (PMM). Here as well, each stimulus and its control share the same low-level properties and contain translation symmetry, but reflection symmetry is absent in the control.

the animals and should be independent of our experimental design. For each run, we determined the number of principal components that were necessary to explain 80% of the variance in these voxels and used the corresponding principal vectors as regressors of noninterest in our model. The beta weights obtained from the GLM were subsequently used to perform univariate analyses (t-scores) at the whole-brain level. These analyses were performed on the preprocessed EPI data and both the beta weights and the associated t-scores were then projected onto the high-resolution volumes of our 2 animals. They were also projected on the individual cortical surfaces (see Figs 2A, 3A, 4A, and 5A) and on the cortical surface of the F99 template (see Supplementary Fig. 2) using the Caret software (Van Essen et al. 2001). All the preprocessing and GLM analyses were executed using the Matlab and SPM12 softwares.

Analysis in retinotopically defined region-of-interest (ROIs)

For our 2 animals, we used a population receptive field analysis to define visual areas V1, V2, V3, V3A, and V4 on the individual cortical surfaces from the data collected during an independent wide-field retinotopic experiment (see Héjja-Brichard et al. 2020; Rima et al. 2020). The same data were used to define the MT and PIP clusters and their satellite subregions (V4t, MT, MSTv, and FST for the MT cluster and CIP1, CIP2, PIP1, and PIP2 for the PIP cluster). Because the field of view used for the symmetry experiment ($11.9^\circ \times 11.9^\circ$, see above) was much smaller than during our retinotopic mapping procedure, we restricted these areas and clusters by keeping only the cortical nodes with significant visual responses during the symmetry experiment (i.e., nodes with t-scores >3 for the contrast between vision and baseline). This operation prevents from including nodes whose receptive fields are outside the stimulated area in the analyses. For each of our 2 experiments, this was done using the data from the other experiment, which means that the restriction of the ROIs was done independently from the data to be analyzed.

Within each of these restricted retinotopic ROIs and clusters, we computed the average beta values for each experimental run and each monkey (data from both hemispheres were combined). These average values were used to perform ROI-level statistical analyses: For each experiment, we estimated the t-scores between the betas obtained in all the symmetry conditions (P2, P3, P4, and P6 for experiment 1, PM_h, PM_v, and PMM for experiment 2) and those obtained in the associated control conditions. Note that in the corresponding figures (Figs 2B and 4B), we show these data averaged across the 2 monkeys. We also provide t-scores in the subparts of the ROIs corresponding to the left and right hemispheres of M01 and M02 to demonstrate their very good correspondence and hence illustrate the robustness and reproducibility of our data. The significance of this correspondence was statistically controlled between hemispheres and animals using correlation analyses performed across all the visual areas. We also performed this test between the t-scores measured in the 2 experiments.

Comparisons between Responses to Different Symmetry Conditions

In humans, some visual areas have rotation symmetry responses that are proportional to the symmetry order (Kohler et al. 2016). To test whether such properties also exist in macaque, we computed for all our ROIs the percentages of signal change

(PSCs) between each rotation symmetry condition (P2, P3, P4, and P6) and their respective controls (see Fig. 3B). We subsequently performed linear regressions between these PSCs and symmetry order for each monkey using the *lm1* package in R (R Core Team 2014). We considered that a ROI had rotation symmetry responses significantly proportional to the symmetry order only when we found a significant (P-value <0.05) linear relationship for both monkeys. We chose this conservative criterion to avoid false positives. PSCs were also used to compare the responses to the different reflection symmetry conditions (experiment 2). These comparisons were performed using 2-tailed nonparametric permutation analyses. Here as well, we considered that responses in an ROI were significantly stronger for one condition than for another when significant statistical differences (P-value <0.05) were found in both the 2 monkeys.

The same permutation analyses were performed to compare the activations obtained in the 2 experiments (rotation and reflection symmetry). However, because the 2 datasets were collected separately, we took into account their possible difference in variability by performing the permutations on normalized data obtained by dividing each PSC by its standard deviation across runs for each condition.

Analyses in ROIs Defined from a Probabilistic Atlas

In order to characterize activations beyond retinotopic area V4, we used the probabilistic maps of area V4A, dorsal occipitotemporal area (OTd), and ventral and dorsal posterior inferotemporal areas (PITv and PITd) provided by Janssens and Vanduffel (see Janssens et al. 2014) in the CARET software. For each of these areas, we selected the nodes of the F99 template with a probability score above 0.8 and projected the associated binary maps on the inflated reconstructions of the left and right cortical hemispheres of our 2 monkeys (M01 and M02).

Results

The aim of this study was to characterize the cortical areas that process different forms of symmetry in macaque. We recorded fMRI activations to rotation (experiment 1) and reflection (experiment 2) symmetries in 2 awake behaving animals (M01 and M02) involved in a passive fixation task. Our fMRI contrasts were based on control stimuli defined from a phase scrambling in the Fourier domain (Fig. 1B, see also Kohler et al. 2016). This operation modifies the symmetry properties without affecting the amplitude spectrum: Each stimulus and its control share the same low-level properties and contain translation symmetry, but there is no rotation or reflection symmetry in the control (see the Materials and Methods section). We used a blocked design during which periods of visual stimulation (with either symmetric stimuli or their phase-scrambled controls) were interleaved with periods of fixation on a gray screen.

Experiment 1: Responses to Rotation Symmetry

The experimental design was similar to that used in a previous human fMRI study (Kohler et al. 2016), allowing a direct comparison of the cortical networks processing rotation symmetry in the 2 primate species. We first examined the differences in BOLD responses evoked by the rotation symmetry stimuli (all orders pooled together) and by their respective phase-scrambled controls (see Fig. 1B). Figure 2A presents the corresponding statistical parametric maps (t-scores) projected on dorsal and lateral

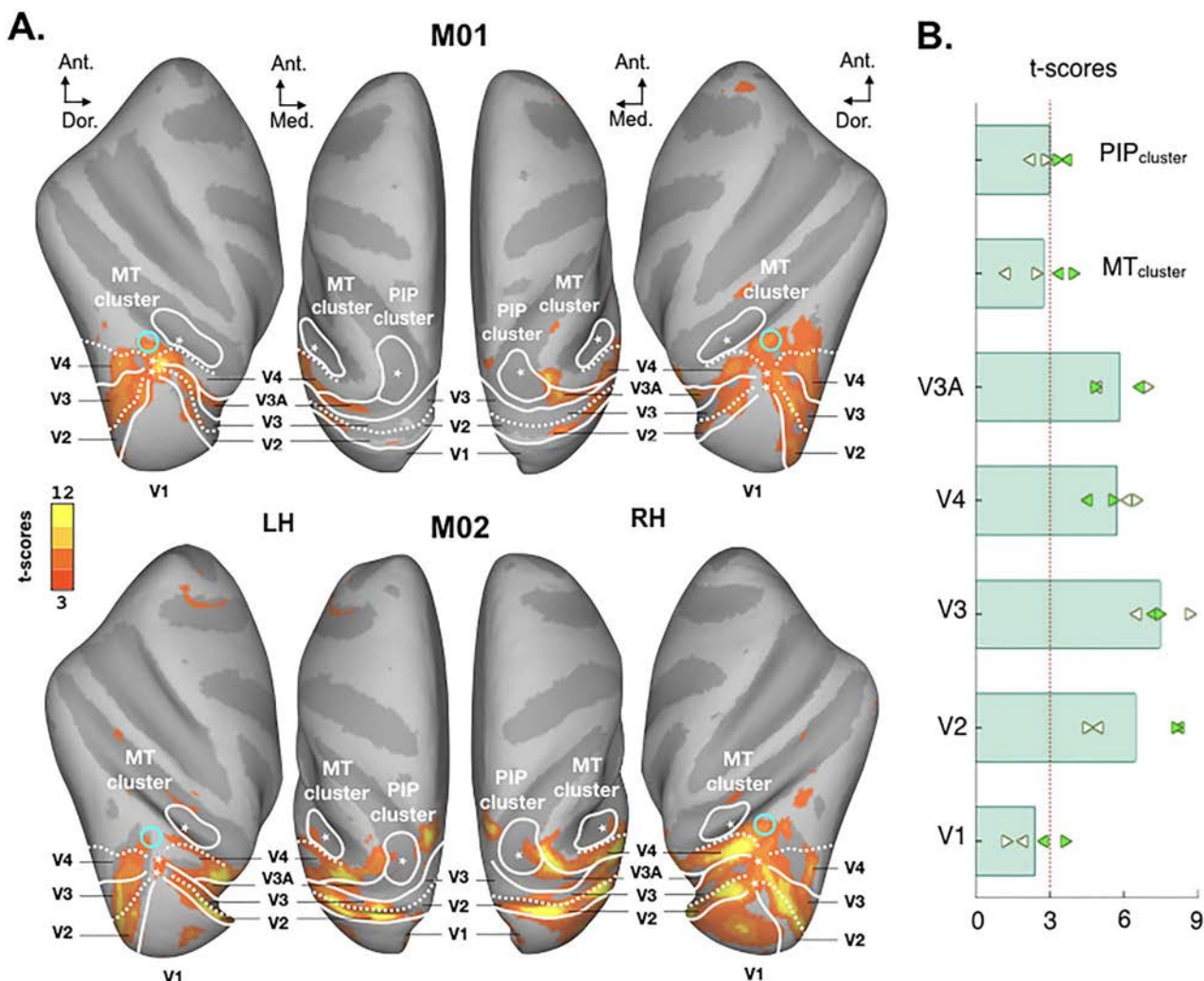


Figure 2. Comparison between BOLD responses to the rotation symmetry (all orders) and to the control conditions. (A) Whole-brain univariate statistical maps. Activations that were stronger for symmetry were projected on the individual cortical surface (dorsal and lateral views) of M01 (upper panel) and M02 (lower panel). Data were thresholded at P -value $< 10^{-3}$ (uncorrected). Limits between visual areas (V1, V2, V3, V4, and V3A) obtained from an independent retinotopic mapping protocol are marked by solid (representation of a vertical meridian of the visual field) and dotted (representation of a horizontal meridian) white lines. The MT and PIP clusters (also defined from the retinotopic mapping protocol) are provided by solid white contours. Foveal confluences are marked by stars. Cyan circles show activations beyond retinotopic areas. Ant., anterior; Dor., dorsal; Med., medial; MT, middle temporal; PIP, posterior intra-parietal, LH, left hemisphere; RH, right hemisphere. (B) ROI-based statistics. T-scores for the symmetry versus control conditions within areas V1, V2, V3, V4, and V3A and within the MT and PIP clusters. These values were averaged across the 2 monkeys and are given by the green bars. Left and right arrows provide t-scores in the left and right hemispheres for M01 (white arrows) and M02 (green arrows). The red dotted line corresponds to the threshold (t-score = 3) used in (A).

views of inflated reconstructions of the left and right cortical hemispheres of our 2 monkeys (M01 and M02). Projections on ventral and medial views, for which we did not observe significant activations, are provided in [Supplementary Figure 1A](#). Hot colors (orange to yellow) indicate significantly stronger BOLD activation for symmetry (t-score > 3 , P -value < 0.001 uncorrected). Very similar activation patterns were observed in the visual cortices of our 2 animals (activation overlaps on the F99 macaque template are provided in [Supplementary Fig. 2A](#)). A set of retinotopic areas was independently delineated for each monkey (see [Héjja-Brichard et al. 2020](#); [Rima et al. 2020](#)) and overlaid on the activation map. This retinotopic parcellation reveals sensitivity to rotation symmetry in visual areas V2, V3, V4, and V3A. This result was confirmed by ROI-based analyses in all the retinotopically defined areas, including those of the middle temporal (MT) and posterior intra-parietal (PIP) clusters

(see [Fig. 2B](#), values in the satellite areas of the MT and PIP clusters are provided in [Supplementary Fig. 3A](#)). T-score values in V2, V3, V4, and V3A were consistently greater than 3 for both animals and in both hemispheres. Correlation analyses (see the Materials and Methods section) confirmed that these t-scores were very similar between hemispheres ($R = 0.82$, P -value < 0.0001) and animals ($R = 0.69$, P -value = 0.008). Beyond retinotopic areas, stronger responses to symmetry were also observed within the inferotemporal gyrus, anterior to area V4 (see the cyan circles), as described in detail below.

Effects of Rotation Symmetry Order

In humans, some visual areas exhibit BOLD responses proportional to the rotation symmetry order ([Kohler et al. 2016](#)). In order to test whether such an effect also exists in macaque, we first

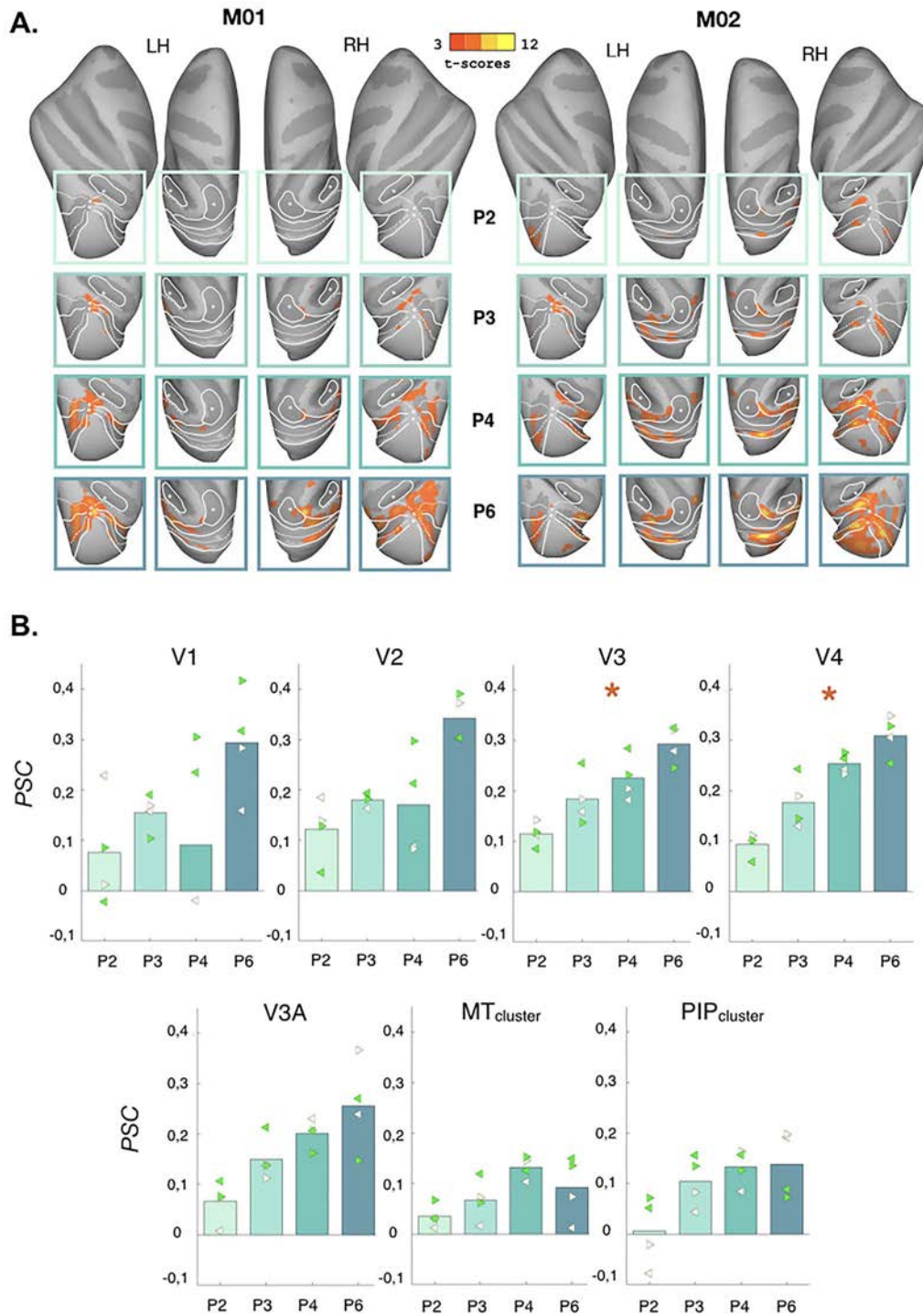


Figure 3. Effects of rotation symmetry order on BOLD responses. (A) Whole brain univariate statistical maps. Activations that were stronger for each symmetry order (P2, P3, P4, and P6) with respect to their control conditions are shown in the different boxes for M01 (leftward columns) and M02 (rightward columns). Data were thresholded at P -value $< 10^{-3}$ (uncorrected). See Figure 2A for more details. (B) PSCs between the responses to the rotation symmetry conditions (P2, P3, P4, and P6) and those to their respective controls. Data are shown in retinotopic areas (V1, V2, V3, V3A, and V4) and in the MT and PIP clusters. Left and right arrows provide values in the left and right hemispheres for M01 (white arrows) and M02 (green arrows). Areas marked with a star (*) are those for which we found a significant linear relationship between PSCs and symmetry order in both the 2 animals.

examined the whole brain statistical maps corresponding to the difference in BOLD signal between the 4 wallpaper groups (P2, P3, P4, and P6) and their respective controls (see Fig. 3A). There is a clear tendency for activations to increase with symmetry order in the left and right hemispheres of both monkeys. Next, we computed the corresponding PSC for all retinotopic ROIs (including the MT and PIP clusters). These values are shown in Figure 3B (values in the areas constituting the MT and PIP clusters are provided in Supplementary Fig. 4A, individual data for M01 and M02 are shown in Supplementary Fig. 5).

We also performed linear regressions between these PSCs and the symmetry orders, independently for each animal and for each ROI (averaged across hemispheres). We found significant linear relationships in both monkeys for areas V3 (t -score = 3.181, P -value = 0.0022 in M01 and t -score = 2.53, P -value = 0.0130 in M02) and V4 (t -score = 4.073, P -value = 0.0001 in M01 and t -score = 3.030, P -value = 0.0031 in M02). The corresponding equations and the variances explained by these linear models are provided in Supplementary Table 1. Importantly, we verified that these parametric effects were driven by an increase in the responses to the different symmetry conditions and not caused by variations in the responses to their control conditions. Finally, we also found significant linear relationships in V2 for M02 and in V3A for M01.

Experiment 2: Responses to Reflection Symmetry

Next, we characterized fMRI responses to images containing different axes and amounts of reflection symmetry. Stimuli were wallpaper groups that included reflection symmetry with horizontally oriented axes (PM_h), vertically oriented axes (PM_v), or both (PMM) (see Fig. 1B). We first examined BOLD signal differences between the responses evoked by the symmetry stimuli (all conditions pooled together) and their P1 controls. Figure 4A presents the corresponding statistical parametric maps (t -scores) projected on dorsal and lateral views for M01 and M02 (projections on ventral and medial views are provided in Supplementary Fig. 1B). Response patterns are very similar between the 2 animals (see the overlapping map in Supplementary Fig. 2B) and also match very closely those observed for rotation symmetry (overlaps between the 2 types of symmetry are provided in Supplementary Fig. 2C).

As was the case for rotation, the most responsive areas are V2, V3, V4 and V3A with t -scores greater than 3 in the 2 hemispheres of the 2 monkeys (see the ROI-based statistics in Fig. 4B, t -scores in the satellite areas of the MT and PIP clusters are provided in Supplementary Fig. 3B). Correlation analyses confirmed that t -scores were very similar between hemispheres (R = 0.647, P -value < 0.0001) and animals (R = 0.872, P -value = 0.0001). They also demonstrated a very good correspondence with the t -scores obtained in the first experiment (R = 0.9204, P -value < 0.0001). Beyond retinotopic areas, stronger responses to reflection symmetry were also observed within the inferotemporal gyrus, anterior to area V4 (see the cyan circles).

Effects of the Axes of Symmetry

In the first experiment, we found that some visual areas exhibit BOLD responses proportional to the rotation symmetry order. For reflection symmetry, responses could therefore be more pronounced for conditions with more symmetry axes (i.e.,

in the PMM condition). In order to test this hypothesis, we examined the statistical maps corresponding to the difference in BOLD signal between each reflection symmetry condition (PM_h, PM_v, and PMM) and their respective controls (see Fig. 5A, only dorsal and lateral views are shown here, ventral and medial views are provided in Supplementary Fig. 1B). Responses are generally more pronounced for the PMM condition. The corresponding PSCs in the retinotopic ROIs and in the MT and PIP clusters are provided in Figure 5B (values within the areas of the MT and PIP clusters are provided in Supplementary Fig. 4B, individual data for M01 and M02 are shown in Supplementary Fig. 6).

Nonparametric permutation tests demonstrated that stimuli containing both horizontal and vertical symmetries (PMM) elicited significantly stronger responses than those with only horizontal symmetries (PM_h) for both monkeys in areas V3 (P -value = 0.0021 in M01 and P -value = 0.0038 in M02), V4 (P -value = 0.0036 in M01 and P -value = 0.0023 in M02), and V3A (P -value = 0.0036 in M01 and P -value < 0.0001 in M02). We also found that PMM stimuli evoked significantly stronger responses than stimuli containing vertical symmetries (PM_v) in areas V3A for M02 and in V3 and V4 for M01.

We also compared the activations obtained in our 2 experiments (rotation and reflection symmetry). This was done on normalized PSCs to take into account the possible difference of variability between the 2 datasets (see the materials and methods section). Supplementary Figure 7A shows these data sorted in ascending order for each visual area. Responses to stimuli containing less symmetry (conditions P2, PM_h, and PM_v) are generally weaker than those to stimuli containing more symmetry (conditions PMM and P6) in symmetry selective areas (i.e., in V2, V3, V4, and V3A). Statistical analyses demonstrated that responses to the PMM conditions were significantly higher than those to the P2 condition for both animals in areas V3 (P -value = 0.0159 in M01 and P -value = 0.0246 in M02), V4 (P -value = 0.0167 in M01 and P -value = 0.0196 in M02), and V3A (P -value = 0.0153 in M01 and P -value = 0.0182 in M02).

Finally, to control whether all the symmetry responses and statistical effects reported above were different between central (i.e., near the fixation cross) and peripheral vision, we subdivided each of our visual ROIs by only including cortical nodes whose preferred eccentricity (estimated from our retinotopic data) were below 2.5° or between 2.5° and 5.95° (i.e., the radius of our stimuli). We reran all the analyses and found that our results remained unchanged in both cases. We conclude that symmetry responses are independent of eccentricity in our study.

Symmetry Responses beyond V4 in Atlas-Based ROIs

For both rotation and reflection symmetries, significant responses were observed beyond V4, within the inferotemporal gyrus (see the cyan circles in Figs 2A and 4A). To further characterize these responses, we performed ROI-based analyses in the V4A area, in the OTd, and in the ventral and dorsal posterior inferotemporal areas (PITv and PITd) defined from the probabilistic atlas of Janssens and Vanduffel (see the Materials and Methods section and Janssens et al. 2014). The definition of these ROIs on the inflated reconstructions of the left and right cortical hemispheres of our 2 monkeys are shown in Figure 6A (lateral views). T -scores for the 2 types of symmetry are given in Figure 6B (t -scores in area V4 defined from the same atlas are also provided for comparison with values in retinotopically

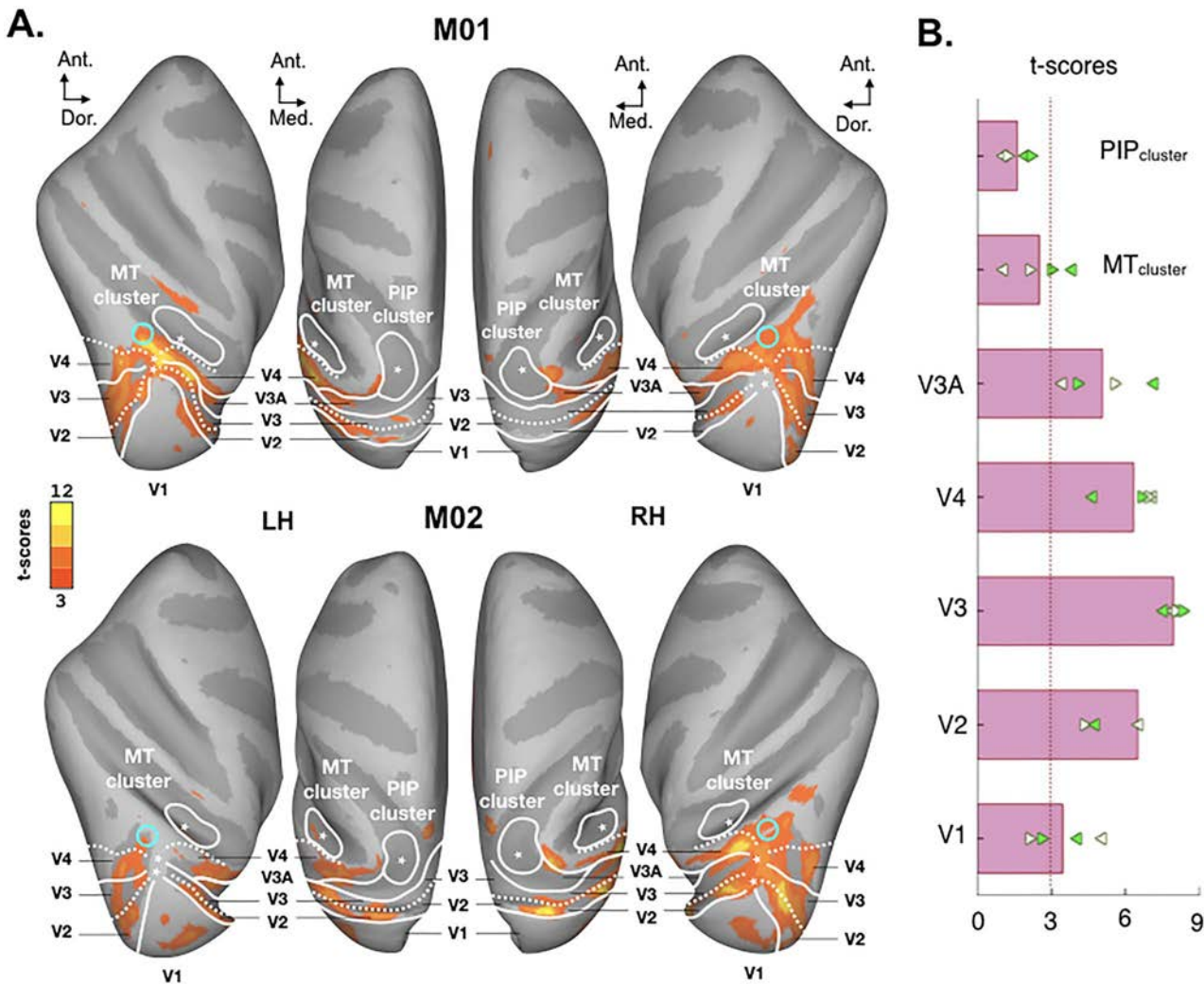


Figure 4. Comparison between responses to reflection symmetry (all conditions) and to the control conditions. (A) Whole brain univariate statistical maps. See Figure 2A for more details. (B) ROI-based statistics. See Figure 2B for more details.

defined V4). As for the retinotopically defined ROIs (see Figs 2B and 4B), there is a very good correspondence between the statistical values obtained for rotation and reflection symmetry. Beyond V4, the most responsive area is V4A with t-scores greater than 3 for both experiments. By comparison, symmetry responses in areas OTd, PITv, and PITd are only moderate (t-scores around 3). However, as for areas V3 and V4 (see Fig. 3B), we found a significant linear relationship between PSC and rotation symmetry order for area PITd for both animals (t-score = 2.17, P-value = 0.033 in M01 and t-score = 2.82, P-value = 0.005 in M02, see Fig. 6C and Supplementary Table 1 for the associated equation and variance explained). Significant linear relationships were also found in area OTd for M01. We did not find significant difference between responses to the different reflection symmetry conditions in the same area for both monkeys (Fig. 6D), even though permutation tests showed that responses to PMM were stronger than those to PM_h in area V4A and PITv for M01 and PITd for M02. We showed in Supplementary Figure 7B the normalized PSCs (see the Materials and Methods) obtained for the 2 experiments, sorted in ascending order for areas V4A, OTd, PITd, and PITv.

Statistical analyses demonstrated that, as in areas V3, V4, and V3A (see above), activations in PITd for the PMM condition were significantly higher than those for the P2 conditions in both animals (P-value = 0.0115 in M01 and P-value = 0.0043 in M02).

Discussion

The goal of this sensory study was to characterize the areas in macaque cortex that process symmetry and to determine whether these areas have potential counterparts among the set of areas observed in humans (Sasaki et al. 2005; Kohler et al. 2016; Keefe et al. 2018; Van Meel et al. 2019). We recorded fMRI activations to rotation (experiment 1) and reflection (experiment 2) symmetries in 2 awake behaving animals involved in a passive fixation task. Our experimental protocol was directly derived from a recent human study (Kohler et al. 2016) to permit a direct comparison between the 2 primate species. Among the areas defined based on an independent retinotopic mapping experiment, we found that V2, V3, V4, and V3A had significant symmetry selective responses (see Figs 2 and 4). We also found

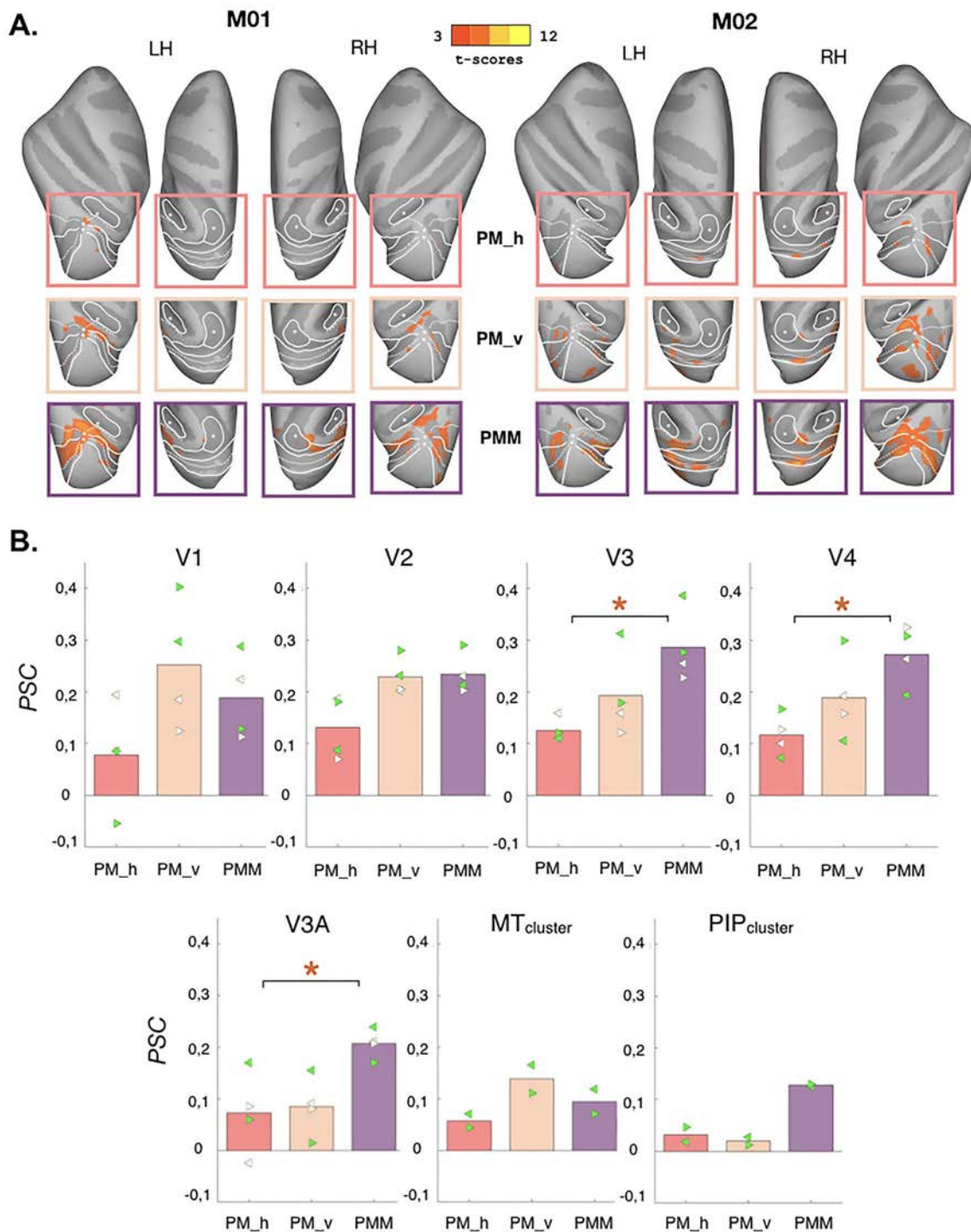


Figure 5. Effects of the different reflection symmetry conditions on BOLD responses. (A) Whole brain univariate statistical maps. Responses that were stronger for each symmetry order (PM_h, PM_v, and PMM) with respect to their control conditions are shown in the different boxes for M01 (leftward columns) and M02 (rightward columns). See Figures 2A and 3A for more details. (B) PSCs obtained for each of the reflection symmetry conditions (PM_h, PM_v, and PMM) versus their respective controls. See Figure 3B for more details. Stars indicate ROIs for which the nonparametric permutation tests found that PMM elicited significantly stronger responses than PM_h in both of the 2 animals.

symmetry-related activations beyond V4 in a location corresponding to V4A as identified using a probabilistic atlas (see Fig. 6). Interestingly, response levels to rotation and reflection symmetry in all these areas were highly correlated, which suggests similar cortical processing for these 2 types of symmetry

in macaques. We observed parametric responses to rotation symmetry in areas V3, V4, and PITd and higher responses for reflection symmetry around 2 axes rather than one in V3, V4, and V3A. We also found higher activations for reflection symmetry around 2 axes than for rotation symmetry of order 2 in

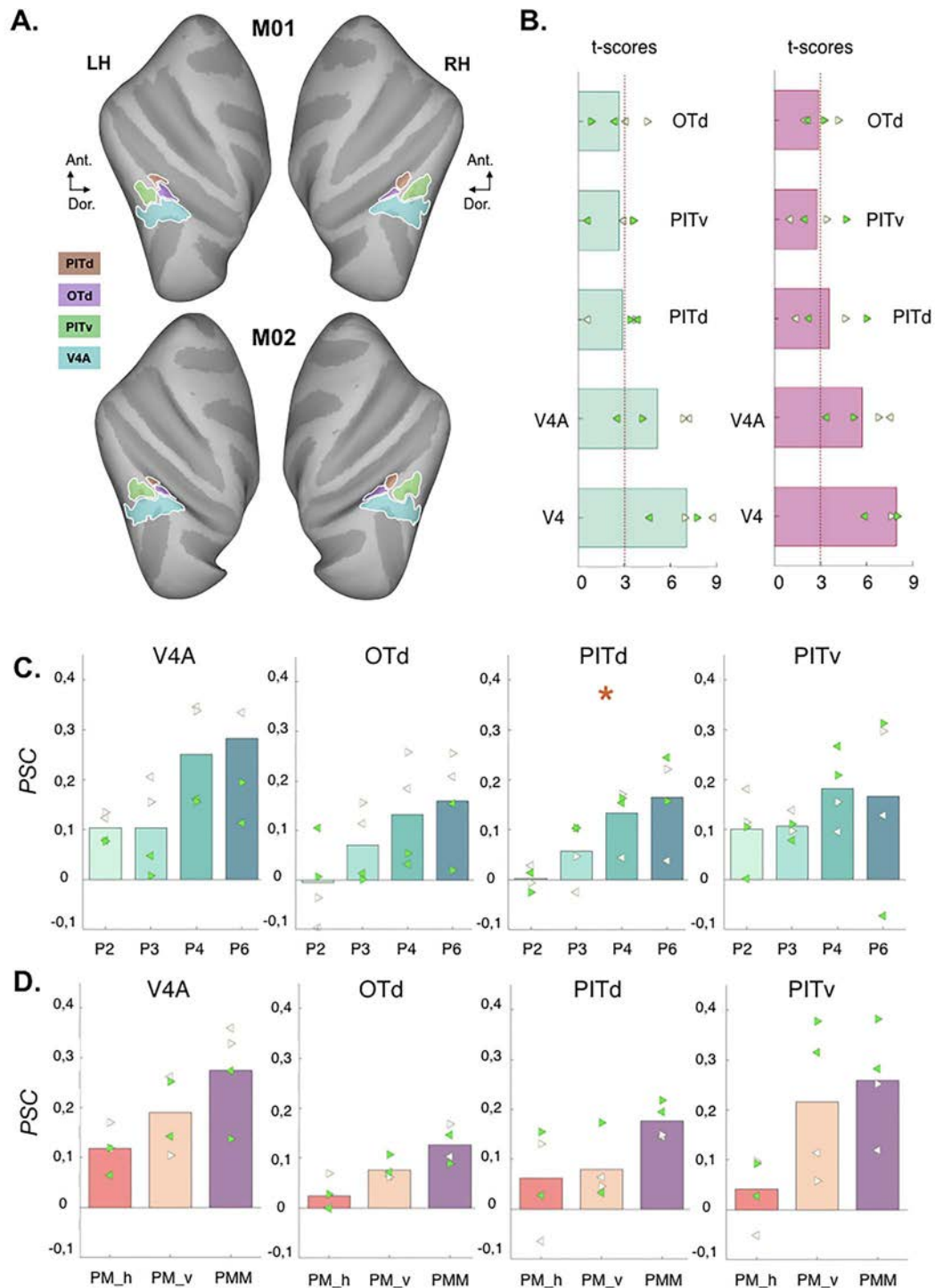


Figure 6. (A) Areas V4A, OTd, PITv, and PITd defined from the probabilistic atlas of Janssens and Vanduffel and shown on lateral views of inflated reconstructions of the left and right cortical hemispheres of our 2 monkeys (M01 and M02). (B) T-scores for the symmetry versus control conditions within these areas. Values for rotation (experiment 1) and reflection (experiment 2) symmetries are respectively shown on the left and on the right. Values were averaged across the 2 monkeys. Left and right arrows provide t-scores in the left and right hemispheres for M01 (white arrows) and M02 (green arrows). (C) PSCs between the responses to the rotation symmetry conditions (P2, P3, P4, and P6) and those to their respective controls. Left and right arrows provide values in the left and right hemisphere for M01 (white arrows) and M02 (green arrows). Areas marked with a star ("*") are those for which we found a significant linear relationship between PSCs and symmetry order in both the 2 animals. (D) PSCs obtained for each of the reflection symmetry conditions (PM_h, PM_v, and PMM) versus their respective controls. See (C) for more details.

areas V3, V4, V3A, and PITd. We further discuss the implications of these results below.

Only one previous fMRI study explored symmetry responses in macaques using reflection symmetry patterns defined by random dots (Sasaki et al. 2005). The authors found significant activations in a cortical network which was restricted to areas V4d and V3A and much less extended than the one observed in humans using the same stimuli. They concluded that symmetry processing is generally weaker in monkeys than in humans. If our results are compatible with this previous study because we also found significant symmetry responses in macaque areas V4 and V3A, they reveal a much larger cortical network. As we will discuss below, this network overlaps well with what has been observed in humans under the same experimental conditions (see Kohler et al. 2016). Our study therefore points toward a different interpretation and suggests that symmetry processing might be similar between the 2 primate species, at least when symmetry is embedded in regular textures like the ones used here. Importantly, the more extended activations we observed are unlikely to reflect an improvement in signal sensitivity because we used standard BOLD measurements at 3 Teslas whereas Sasaki et al. (2005) used contrast agents or high-field fMRI (7 Teslas). They are more likely a result of the fact that we used textures in which symmetric patterns were repeated within small unit lattices whereas Sasaki et al. (2005) used random dots with overall reflection symmetry around the vertical and/or horizontal meridians.

In our data, BOLD responses to rotation and reflection symmetry patterns were consistent in area V2 (t -scores >3), whereas they were marginal in V1. However, we did not observe significant parametric modulation of V2 responses with rotation symmetry order (experiment 1, Fig. 3B) nor stronger responses for reflection symmetry around 2 axes rather than one (experiment 2, Fig. 5B). These results suggest that macaque V2 is responsive to rotation and reflection symmetry but that these responses are less sophisticated than in other areas (see below). The increased sensitivity to image structure in V2 is consistent with a previous study, which found that single-cell responses in V2, but not in V1, were sensitive to synthetic stimuli replicating the higher-order statistical dependencies found in natural texture images (Freeman et al. 2013). In humans, V2 has generally not been found to be responsive to symmetry, although Van Meel et al. (2019) reported a higher interhemispheric connectivity in this area during symmetry perception.

Responses to rotation and reflection symmetry were strong in V3. This is in line with previous findings in humans for rotation (Kohler et al. 2016) and for reflection (Sasaki et al. 2005; Keefe et al. 2018; Van Meel et al. 2019) symmetry. In our data, V3 was the earliest area in the macaque visual processing stream with parametric responses to rotation symmetry (Fig. 3B). Using the same protocol as was used in our first experiment, Kohler et al. (2016) also found strong parametric responses to rotation symmetry in human V3, but not V2. In our second experiment, we found that V3 responses were significantly higher for reflection symmetry around 2 axes (i.e., in the PMM condition) rather than one (Fig. 5B). Finally, we also found that V3 responses were significantly higher for reflection symmetry around 2 axes (i.e., in the PMM condition of experiment 2) than for rotation symmetry of order 2 (i.e., in the P2 condition of experiment 1, see Supplementary Fig. 7A). This is interesting given that the P2 symmetry group is a subgroup of the PMM group (see Kohler and Clarke 2021). Altogether, these results suggest that macaque V3 is sensitive to the amount of (rotation and/or reflection)

symmetry present in the stimuli. V3 receives inputs from V1 and V2 and projects notably to V4 (Felleman et al. 1997; Gegenfurtner et al. 1997). Using the same stimuli as in the present study, an EEG source localization approach in humans (Kohler et al. 2016) has suggested that given the latencies of symmetry responses in V3, activations in this area are unlikely to reflect feedback from higher cortical areas downstream the visual pathway. In both humans and macaques, V3 could therefore constitute an important step for the feedforward integration of symmetry and more generally of forms and textures (see Felleman et al. 1997 for a characterization of V3 responses to higher-order forms). Area V3 is often omitted in the current models of visual processing along the ventral stream (see Riesenhuber and Poggio 2000 or DiCarlo and Cox 2007). Our results suggest that it plays an important role in sophisticated form processing typically ascribed to the ventral stream and calls for its incorporation in future models.

Symmetry responses were also strong in area V4 and they share the properties already observed in V3. This is not surprising given that macaque V4 is known to process forms (Desimone and Schein 1987) and textures (Okazawa et al. 2015). Many commonalities exist between human and monkey V4 (Roe et al. 2012), and accordingly, our results are in agreement with the fMRI activations observed in humans for rotation (Kohler et al. 2016) and reflection (Sasaki et al. 2005; Keefe et al. 2018; Van Meel et al. 2019) symmetry in this area. In both species, V3 and V4 could realize an intermediate processing of symmetric patterns before more sophisticated treatments in downstream areas of the ventral pathway. Indeed, human studies consistently reported that areas VO1 (and VO2) and object selective regions like the lateral occipital complex (LOC) play an important role in symmetry perception (Bona et al. 2014; Kohler et al. 2018). In macaque, our analyses in regions V4A and PITd defined from probabilistic maps (Fig. 6) showed that area V4A (a potential homologous of human VO1, see Arcaro and Livingstone 2017) had significant responses to both rotation and reflection symmetry (t -scores >3). PITd, which is strongly activated by shapes and forms (Kolster et al. 2014), as human LOC, had parametric responses to rotation symmetry. It also had higher responses for reflection symmetry around 2 axes (i.e., in the PMM condition of experiment 2) than for rotation symmetry of order 2 (i.e., in the P2 condition of experiment 1).

In the dorsal pathway, we found significant symmetry activations in macaque V3A, in agreement with all the previous studies which explored reflection symmetry in its human counterpart (Sasaki et al. 2005; Keefe et al. 2018; Van Meel et al. 2019). Reflection responses in this area were significantly higher for reflection symmetry around 2 axes (i.e., in the PMM condition) rather than one. V3A responses to reflection symmetry around 2 axes were also significantly higher than those to rotation symmetry of order 2. We did not observe parametric responses to rotation symmetry order, which is also in line with the human results of Kohler et al. (2016). This result suggests an interesting distinction between the ventral and dorsal pathways with only the former having parametric responses to rotation symmetry.

Like its human counterpart (Kohler et al. 2016) and previous monkey experiments (Sasaki et al. 2005), this study focused on sensory brain responses and did not explore perception. Behavioral approaches might be useful in the future to determine how the cortical responses reported here can be related to symmetry perception. Symmetry is usually believed to contribute to viewpoint invariant representations of objects (Li et al. 2013) and to

the encoding of regularity and structure in visual scenes (Liu et al. 2010; Kohler et al. 2016; Kohler and Clarke 2021). The fact that the human and macaque visual systems carry parametric responses to rotation and reflection symmetry suggests that representations of symmetry are much richer and more detailed than previously believed. In humans, recent results suggest that this high level of encoding actually extends to nearly every combination of symmetries in the 2D plane and can be read out using both brain imaging and psychophysical measures (Kohler and Clarke 2021). Our finding that macaques share these detailed representations and that corresponding visual areas are involved in monkeys and humans is critically important because it eliminates the possibility that the responses are partly driven by human aesthetic preferences. Instead, it suggests a general sensory mechanism that could be shared across the 2 primate species. The findings open the door to further research into the role of symmetry in pattern and texture perception during everyday vision.

In conclusion, our results suggest that the cortical networks that process rotation and reflection symmetry in humans and macaques are rather similar. They call for a deeper exploration of their functional homologies in future studies and open the door to a characterization of the underlying neural mechanisms at the cellular level, notably in area V3, where a parametric dependency on symmetry order was observed.

Supplementary Material

Supplementary material can be found at *Cerebral Cortex* online.

Funding

This research was supported by a grant from the 'Agence Nationale de la Recherche' (ANR-16-CE37-0002-01, ANR JCJC 3D3M) awarded to Benoit R. Cottureau. It was also supported in part by the Vision Science to Applications (VISTA) program funded by the Canada First Research Excellence Fund (CFREF, 2016-2023) and by a Discovery Grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada awarded to Peter J. Kohler.

Notes

We thank the Inserm/UPS UMR1214 Technical Platform for the MRI acquisitions. We also thank the Animalliance staff for their help with monkey welfare. P.J.K. acknowledges funding support from the Vision Science to Applications (VISTA) program funded by the Canada First Research Excellence Fund (CFREF, 2016-2023) and from the National Sciences and Engineering Research Council of Canada. *Conflict of Interest:* The authors declare no conflicts of interest.

References

- Arcaro MJ, Livingstone MS. 2017. Retinotopic organization of scene areas in macaque inferior temporal cortex. *J Neurosci.* 37(31):7373-7389. [10.1523/JNEUROSCI.0569-17.2017](https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0569-17.2017).
- Bertamini M, Silvano J, Norcia AM, Makin ADJ, Wagemans J. 2018. The neural basis of visual symmetry and its role in mid- and high-level visual processing: neural basis of visual symmetry. *Ann N Y Acad Sci.* 1426(1):111-126. [10.1111/nyas.13667](https://doi.org/10.1111/nyas.13667).
- Bona S, Herbert A, Toneatto C, Silvano J, Cattaneo Z. 2014. The causal role of the lateral occipital complex in visual mirror symmetry detection and grouping: an fMRI-guided TMS study. *Cortex.* 51:46-55. [10.1016/j.cortex.2013.11.004](https://doi.org/10.1016/j.cortex.2013.11.004).
- Cottureau BR, Smith AT, Rima S, Fize D, Héjja-Brichard Y, Renaud L, Lejards C, Vayssière N, Trotter Y, Durand J-B. 2017. Processing of egomotion-consistent optic flow in the rhesus macaque cortex. *Cereb Cortex.* 27(1):330-343. [10.1093/cercor/bhw412](https://doi.org/10.1093/cercor/bhw412).
- Delius JD, Nowak B. 1982. Visual symmetry recognition by pigeons. *Psychol Res.* 44(3):199-212. [10.1007/BF00308420](https://doi.org/10.1007/BF00308420).
- Desimone R, Schein SJ. 1987. Visual properties of neurons in area V4 of the macaque: sensitivity to stimulus form. *J Neurophysiol.* 57(3):835-868. [10.1152/jn.1987.57.3.835](https://doi.org/10.1152/jn.1987.57.3.835).
- DiCarlo JJ, Cox DD. 2007. Untangling invariant object recognition. *Trends Cogn Sci.* 11(8):333-341. [10.1016/j.tics.2007.06.010](https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.06.010).
- Fedorov ES. 1891. The symmetry of regular systems of figures (in Russian). *Proceedings of the Imperial St. Petersburg Mineralogical Society.* 28:1-146.
- Felleman DJ, Burkhalter A, Van Essen DC. 1997. Cortical connections of areas V3 and VP of macaque monkey extrastriate visual cortex. *J Comp Neurol.* 379(1):21-47. [10.1002/\(sici\)1096-9861\(19970303\)379:1<21::aid-cne3>3.0.co;2-k](https://doi.org/10.1002/(sici)1096-9861(19970303)379:1<21::aid-cne3>3.0.co;2-k).
- Felleman DJ, Van Essen DC. 1991. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex.* 1(1):1-47. [10.1093/cercor/1.1.1](https://doi.org/10.1093/cercor/1.1.1).
- Freeman J, Ziemba CM, Heeger DJ, Simoncelli EP, Movshon JA. 2013. A functional and perceptual signature of the second visual area in primates. *Nat Neurosci.* 16(7):974-981. [10.1038/nn.3402](https://doi.org/10.1038/nn.3402).
- Gegenfurtner KR, Kiper DC, Levitt JB. 1997. Functional properties of neurons in macaque area V3. *J Neurophysiol.* 77(4):1906-1923. [10.1152/jn.1997.77.4.1906](https://doi.org/10.1152/jn.1997.77.4.1906).
- Giurfa M, Eichmann B, Menzel R. 1996. Symmetry perception in an insect. *Nature.* 382(6590):458-461. [10.1038/382458a0](https://doi.org/10.1038/382458a0).
- Héjja-Brichard Y, Rima S, Rapha E, Durand J-B, Cottureau BR. 2020. Stereomotion processing in the nonhuman primate brain. *Cereb Cortex.* 30(8):4528-4543. [10.1093/cercor/bhaa055](https://doi.org/10.1093/cercor/bhaa055).
- Jacobsen T, Höfel L. 2003. Descriptive and evaluative judgment processes: behavioral and electrophysiological indices of processing symmetry and aesthetics. *Cogn Affect Behav Neurosci.* 3(4):289-299. [10.3758/CABN.3.4.289](https://doi.org/10.3758/CABN.3.4.289).
- Janssens T, Zhu Q, Popivanov ID, Vanduffel W. 2014. Probabilistic and single-subject retinotopic maps reveal the topographic organization of face patches in the macaque cortex. *J Neurosci.* 34(31):10156-10167. [10.1523/JNEUROSCI.2914-13.2013](https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2914-13.2013).
- Keefe BD, Gouws AD, Sheldon AA, Vernon RJW, Lawrence SJD, McKeefry DJ, Wade AR, Morland AB. 2018. Emergence of symmetry selectivity in the visual areas of the human brain: fMRI responses to symmetry presented in both frontoparallel and slanted planes. *Hum Brain Mapp.* 39(10):3813-3826. [10.1002/hbm.24211](https://doi.org/10.1002/hbm.24211).
- Kohler PJ, Clarke A, Yakovleva A, Liu Y, Norcia AM. 2016. Representation of maximally regular textures in human visual cortex. *J Neurosci.* 36(3):714-729. [10.1523/JNEUROSCI.2962-15.2016](https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2962-15.2016).
- Kohler PJ, Clarke ADF. 2021. The human visual system preserves the hierarchy of two-dimensional pattern regularity. *Proc R Soc B.* 288(1955):20211142. [10.1098/rspb.2021.1142](https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1142).
- Kohler PJ, Cottureau BR, Norcia AM. 2018. Dynamics of perceptual decisions about symmetry in visual cortex. *Neuroimage.* 167:316-330. [10.1016/j.neuroimage.2017.11.051](https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.11.051).
- Kolster H, Janssens T, Orban GA, Vanduffel W. 2014. The retinotopic organization of macaque occipitotemporal cortex

- anterior to V4 and caudoventral to the middle temporal (MT) cluster. *J Neurosci.* 34(31):10168–10191. [10.1523/JNEUROSCI.3288-13.2014](https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3288-13.2014).
- Li Y, Sawada T, Shi Y, Steinman RM, Pizlo Z. 2013. Symmetry is the sine qua non of shape. In: Dickinson SJ, Pizlo Z, editors. *Shape perception in human and computer vision*. London: Springer London, pp. 21–40 (last accessed 1 September 2021).
- Lightman AP. 2013. *The accidental universe: the world you thought you knew*. 1. American ed. New York: Pantheon Books.
- Liu Y, Hel-Or HS, Kaplan C, Van Gool L. 2010. Human visual perception of two-dimensional symmetry. *PsyArXiv* (last accessed 1 March 2021). <https://osf.io/x7uvf>.
- Makin AD, Rampone G, Pecchinenda A, Bertamini M. 2013. Electrophysiological responses to visuospatial regularity. *Psychophysiology*. 50(10):1045–1055. [10.1111/psyp.12082](https://doi.org/10.1111/psyp.12082).
- Makin ADJ, Rampone G, Wright A, Martinovic J, Bertamini M. 2014. Visual symmetry in objects and gaps. *J Vis.* 14(3):12–12. [10.1167/14.3.12](https://doi.org/10.1167/14.3.12).
- McLaren DG, Kosmatka KJ, Kastman EK, Bendlin BB, Johnson SC. 2010. Rhesus macaque brain morphometry: a methodological comparison of voxel-wise approaches. *Methods*. 50(3):157–165. [10.1016/j.ymeth.2009.10.003](https://doi.org/10.1016/j.ymeth.2009.10.003).
- McLaren DG, Kosmatka KJ, Oakes TR, Kroenke CD, Kohama SG, Matochik JA, Ingram DK, Johnson SC. 2009. A population-average MRI-based atlas collection of the rhesus macaque. *Neuroimage*. 45(1):52–59. [10.1016/j.neuroimage.2008.10.058](https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.10.058).
- Merry J, Morris MR. 2001. Preference for symmetry in swordtail fish. *Anim Behav.* 61(2):477–479. [10.1006/anbe.2000.1589](https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1589).
- Møller AP. 1992. Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments. *Nature*. 357(6375):238–240. [10.1038/357238a0](https://doi.org/10.1038/357238a0).
- Okazawa G, Tajima S, Komatsu H. 2015. Image statistics underlying natural texture selectivity of neurons in macaque V4. *PNAS*. 112(4):E351–E360. [10.1073/pnas.1415146112](https://doi.org/10.1073/pnas.1415146112).
- Orban GA, Van Essen D, Vanduffel W. 2004. Comparative mapping of higher visual areas in monkeys and humans. *Trends Cogn Sci.* 8(7):315–324. [10.1016/j.tics.2004.05.009](https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.05.009).
- R Core Team. 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>.
- Riesenhuber M, Poggio T. 2000. Models of object recognition. *Nat Neurosci.* 3(S11):1199–1204. [10.1038/81479](https://doi.org/10.1038/81479).
- Rima S, Cottureau BR, Héjja-Brichard Y, Trotter Y, Durand J-B. 2020. Wide-field retinotopy reveals a new visuotopic cluster in macaque posterior parietal cortex. *Brain Struct Funct.* 225(8):2447–2461. [10.1007/s00429-020-02134-2](https://doi.org/10.1007/s00429-020-02134-2).
- Roe AW, Chelazzi L, Connor CE, Conway BR, Fujita I, Gallant JL, Lu H, Vanduffel W. 2012. Toward a unified theory of visual area V4. *Neuron*. 74(1):12–29. [10.1016/j.neuron.2012.03.011](https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.03.011).
- Sasaki Y, Vanduffel W, Knutsen T, Tyler C, Tootell R. 2005. Symmetry activates extrastriate visual cortex in human and non-human primates. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 102(8):3159–3163. [10.1073/pnas.0500319102](https://doi.org/10.1073/pnas.0500319102).
- Van Essen DC, Lewis JW, Drury HA, Hadjikhani N, Tootell RBH, Bakircioglu M, Miller MI. 2001. Mapping visual cortex in monkeys and humans using surface-based atlases. *Vision Res.* 41(10-11):1359–1378. [10.1016/S0042-6989\(01\)00045-1](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00045-1).
- Van Essen DC. 2002. Surface-based atlases of cerebellar cortex in the human, macaque, and mouse. *Ann N Y Acad Sci.* 978:468–479. [10.1111/j.1749-6632.2002.tb07588.x](https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2002.tb07588.x).
- Van Meel C, Baeck A, Gillebert CR, Wagemans J, Op de Beeck HP. 2019. The representation of symmetry in multi-voxel response patterns and functional connectivity throughout the ventral visual stream. *Neuroimage*. 191:216–224. [10.1016/j.neuroimage.2019.02.030](https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.02.030).
- Vanduffel W, Farivar R. 2014. Functional MRI of awake behaving macaques using standard equipment. In: Papageorgiou TD, Christopoulos GI, Smirnakis SM, editors. *Advanced brain neuroimaging topics in health and disease-methods and applications*. InTech. <http://www.intechopen.com/books/advanced-brain-neuroimaging-topics-in-health-and-disease-methods-and-applications/functional-mri-of-awake-behaving-macaques-using-standard-equipment> (last accessed 2 March 2021).
- Wagemans J. 1997. Characteristics and models of human symmetry detection. *Trends Cogn Sci.* 1(9):346–352. [10.1016/S1364-6613\(97\)01105-4](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(97)01105-4).
- Waitt C, Little AC. 2006. Preferences for symmetry in conspecific facial shape among *Macaca mulatta*. *Int J Primatol.* 27(1):133–145. [10.1007/s10764-005-9015-y](https://doi.org/10.1007/s10764-005-9015-y).