



# Aix-Marseille Université

Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé

UFR Sciences et Technologies

Laboratoire de Neurosciences Cognitives (CNRS UMR 7291)

---

## THESE

Pour obtenir le grade de Docteur d'Aix-Marseille Université

Discipline : **Neurosciences**

# Dominance oculaire : implications neurophysiologiques et conséquences au niveau de la visuo-motricité

Présentée par

**Romain CHAUMILLON**

Soutenue publiquement le 25 Juin 2015

Sous la direction des Docteurs Alain GUILLAUME et Jean BLOUIN

## Composition du jury

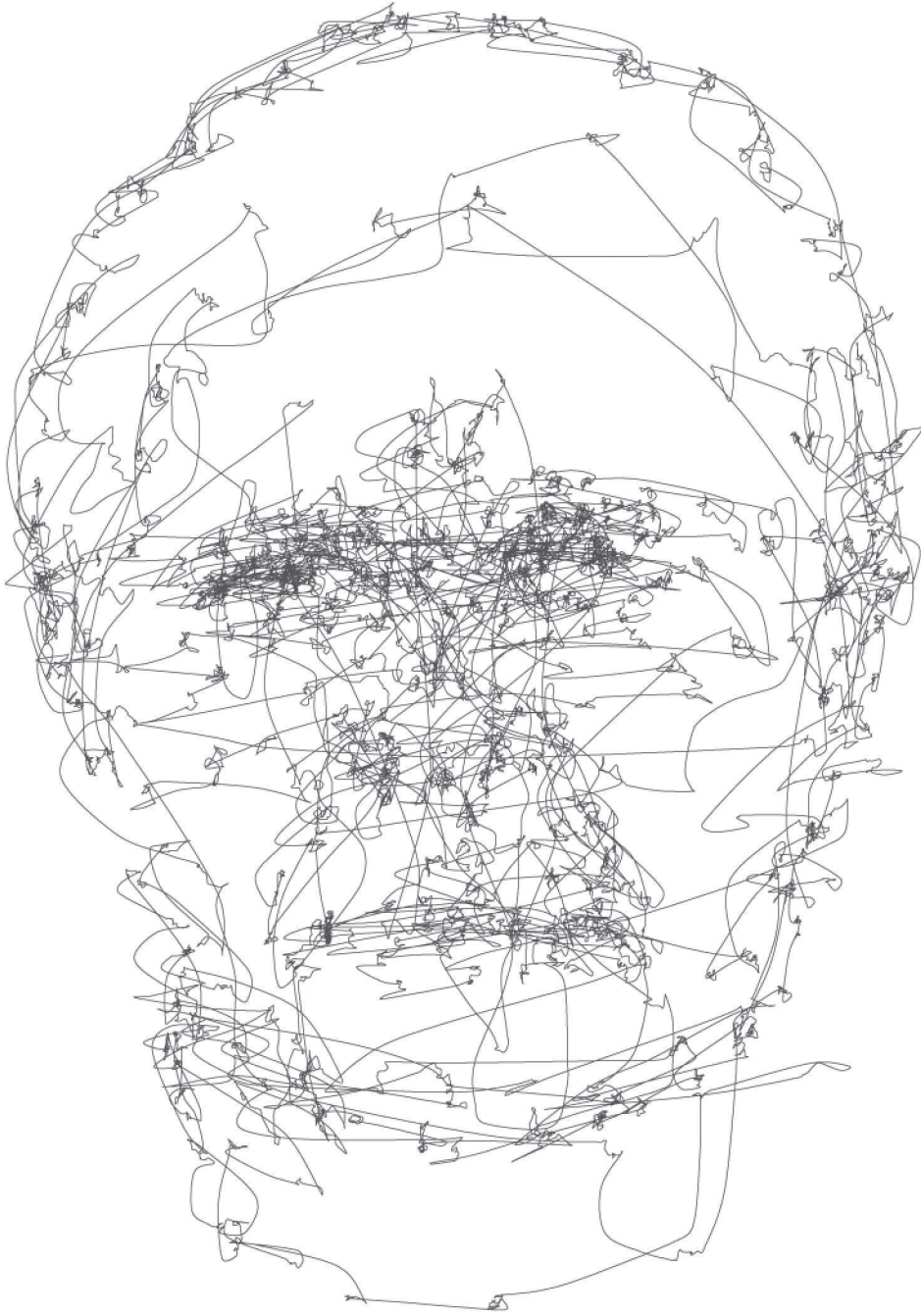
---

Christian MARENDAZ	PU	Université de Grenoble	Rapporteur
Laurent PETIT	CR	Université de Bordeaux	Rapporteur
Dorine VERGILINO-PEREZ	PU	Université Paris Descartes	Examineur
Eric CASTET	DR	Aix-Marseille Université	Examineur
Jean BLOUIN	DR	Aix-Marseille Université	Co-Directeur
Alain GUILLAUME	MCU-HDR	Aix-Marseille Université	Directeur



*« Ocular dominance does not have a long research history, but this brevity is not indicative of its perceptual importance. »*

Porac & Coren | The dominant eye, 1976



Autoportrait réalisé par Michel Paysant en utilisant les mouvements oculaires comme

« moyen de dessiner par la pensée ». Source :

<http://lunettesrouges.blog.lemonde.fr/2010/01/20/le-dessin-mental/>



## Résumé

Les informations visuelles sont prépondérantes pour guider le comportement moteur. Notre connaissance des systèmes visuel et visuo-moteur, tant sur les plans neuro-anatomique, neurophysiologique que comportemental, est déjà très avancée. Toutefois, le phénomène de dominance oculaire (DO), représentant une latéralisation du système visuel, reste mal compris et finalement peu étudié. Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes particulièrement intéressés à la DO de visée (« *sighting dominance* ») qui définit l'œil dominant (OD) comme étant celui que nous choisissons inconsciemment lorsque nous avons à réaliser des tâches monoculaires. Récemment, une organisation neurophysiologique sous-tendant la DO a été proposée : l'OD et son hémisphère ipsilatéral, via l'hémirétine temporale de l'OD, pourraient entretenir une relation privilégiée. L'objectif de nos travaux de thèse était de tester les conséquences comportementales et neurophysiologiques que pourrait avoir cette organisation de la DO sur l'intégration des informations visuelles et particulièrement lorsque celles-ci sont utilisées pour la motricité.

En sélectionnant les participants sur la base de leur DO, et en faisant varier l'hémichamp visuel stimulé, nous montrons que lors de tâches de temps de réaction manuels simples (**Article I**) comme lors de mouvements de pointages manuels plus complexes (**données supplémentaires I**), les cibles présentées dans l'hémichamp visuel contralatéral à l'OD (*i.e.* qui stimulent l'hémirétine temporale de l'OD) bénéficient d'un avantage temporel. Par ailleurs, lors de mouvements oculaires saccadiques verticaux, la présentation d'un distracteur dans l'hémichamp visuel contralatéral à l'OD induit une déviation plus importante de la trajectoire de la saccade que lorsque celui-ci est présenté dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'OD (**Article II**). L'influence de la DO sur les transformations visuo-motrices impliquées dans les mouvements manuels s'étend donc également à la production des mouvements oculaires, et laisse supposer une influence de la DO sur l'ensemble de la visuo-motricité. Dans l'objectif de mieux circonscrire les mécanismes qui pourraient sous-tendre cette influence de la DO, nous avons utilisé la technique de l'électroencéphalographie (EEG) et nous sommes focalisés sur un processus central des transformations visuo-motrices : la communication interhémisphérique. Les résultats de cette expérimentation démontrent que le temps de transfert interhémisphérique de l'information visuelle est strictement dépendant de l'OD (**Article III**).

Nous montrons également que l'influence de la DO opère au niveau des processus attentionnels. En effet, nous observons une modulation de la DO sur la quantité de pseudo-négligence dans une tâche de bissection de lignes (**données supplémentaires III**). Enfin, une partie de nos travaux, visant à évaluer une méthode de quantification de la DO, est directement applicable au domaine de la clinique neuro-ophtalmologique (**Article IV** et **données supplémentaires II**). Les protocoles préopératoires actuels nécessitent en effet la mise en place d'une telle quantification qui constituera une aide précieuse à la décision prise par le praticien dans le cadre de certaines techniques chirurgicales (*e.g.* technique chirurgicale de la monovision).

En conclusion, nos travaux démontrent que la DO exerce une large influence sur différentes étapes des transformations visuo-motrices et agit en interaction avec d'autres latéralisations du système nerveux telles que la latéralisation manuelle et la latéralisation des réseaux attentionnels. Nous apportons également des éléments favorisant une nature fonctionnelle de la DO plutôt qu'une nature anatomo-structurale fixe. A notre avis, la DO constitue un aspect important de la latéralisation du cerveau humain qui a été relativement négligé jusqu'à présent.

# Abstract

Processing of visual information from the environment is preponderant for the successful performance of many motor behaviors. Although there exists a vast amount of literature devoted to the understanding of the neurophysiology, the neuroanatomy and behavioral aspects of the visual and visuo-motor systems, one important issue that is not well understood, and poorly studied, is the role of eye dominance (ED). ED corresponds to a lateralization of the visual system. In the framework of our thesis, we were particularly interested in examining the sighting eye dominance which defines the dominant eye (DE) as the one we unconsciously choose when performing monocular tasks. Recently, a neurophysiological basis for ED was proposed which stated that the DE and its ipsilateral hemisphere (connected via the temporal hemiretina) may have a special relationship. The purpose of our thesis was to test the behavioral and neurophysiological consequences of this relationship by examining the influence of ED on the integration of visual information and more specifically when they are used during movement.

By selecting participants according to their dominant eye, and varying the side of the stimulated visual hemifield, we show that during simple manual reaction time tasks (**Article I**), and more complex manual reaching movements (**supplementary data I**), the targets presented in the contralateral hemifield with respect to the DE (*i.e.* which stimulate the temporal hemiretina of the DE) receive a temporal advantage. Furthermore, during vertical saccadic eye movements, the presentation of a distractor in the contralateral hemifield causes a larger deviation of the saccade trajectory compared to the presentation of a distractor in the ipsilateral hemifield (**Article II**). Thus, these results indicate that the influence of the ED on the visuo-motor transformations involved in manual movements extends to the production of eye movements. To gain further insight into the mechanisms which could underpin the influence of ED, we used the electroencephalography (EEG) to measure cortical responses during a fundamental process of the human visuo-motor transformations: the interhemispheric communication. The results of this study revealed that the interhemispheric transfer time of visual information strictly depends on the ED (**Article III**).

We also demonstrate that the influence of ED acts at the level of attentional processes as we observe a modulation of the ED on the amount of pseudoneglect in a line bisection task (**supplementary data III**). Finally, a part of our work, aiming at evaluate a quantification method of the ED, is directly transferable to the field of clinical neuro-ophthalmology (**Article IV** and **supplementary data II**). The current preoperative protocols would benefit from such a quantification measure and this will be valuable to the practitioner for certain surgical techniques (*e.g.* monovision technique).

In sum, our work demonstrates that eye dominance has a widespread influence into different levels of visuo-motor transformations and interacts with other lateralizations of the central nervous system such as the manual lateralization and the lateralization of attentional networks. We also bring elements promoting a functional nature of the ED rather than a fixed anatomo-structural nature. In our view, ED is an important aspect of the human brain lateralization which has been overlooked up to now.

# Remerciements



Les travaux contenus dans cette thèse ont pu être entrepris grâce à deux années de financement allouées par la Fondation de France (bourse de Neuro-Ophtalmologie Berthe Fouassier) et 6 mois attribués par la Société Française d'Ophtalmologie. Au nom de tous les protagonistes de cette thèse, je tiens à exprimer toute notre reconnaissance à l'égard de l'intérêt et du soutien portés à nos travaux par ces deux institutions.

---

Avant les remerciements, des excuses. Toi, personne lamentablement oubliée, il te faut absolument savoir que les remerciements, aussi sincères qu'ils soient, sont généralement écrits une fois la thèse finalisée ou entre deux paragraphes pour se changer les idées. Donc si tu ne trouves pas ton nom et que tu considères cela comme étant scandaleux, révoltant ou même ignominieux, mille fois pardon cela n'est doté d'aucune intentionnalité.

Je tiens, en premier lieu, à remercier le Professeur *Christian Marendaz* et le Docteur *Laurent Petit* pour avoir accepté d'évaluer mon travail et contribué à son aboutissement. Merci également à la Professeure *Dorine Vergilino-Perez* et au Docteur *Eric Castet* pour leur participation à ce jury de thèse. C'est un honneur pour moi d'avoir l'opportunité de connaître votre avis sur nos travaux.

Si certaines personnes considèrent le doctorat comme étant un parcours du combattant, semé d'embûches, le mien a été largement facilité par mes directeurs de recherche, *Alain Guillaume* et *Jean Blouin*. Avant d'évoquer les connaissances scientifiques incommensurables qu'ils ont su m'apporter, j'évoquerai ce qui, pour moi, constitue un des facteurs déterminants au bon déroulement d'une thèse : la relation humaine. Pour la sympathie, le soutien et la compréhension qu'ils ont su manifester à mon égard, je tiens

à très sincèrement les remercier. Bien entendu le relationnel ne suffit pas à la rédaction d'un manuscrit scientifique alors que demander de plus lorsque vos directeurs de recherche vous apportent des discussions scientifiques fructueuses, des conseils avisés et des interprétations éclairées. Ce cadre de travail fut optimal et m'a fait grandir aussi bien scientifiquement que humainement parlant.

J'associe, bien entendu, à cette très bonne ambiance générale tous les membres de mon laboratoire d'accueil, le **Laboratoire de Neurosciences Cognitives** et les remercie de m'avoir offert un lieu de travail idéal où sympathie, bonne humeur et compétences scientifiques rendent le quotidien très agréable.

Dans un domaine où rien ne se construit seul, je tiens également à profondément remercier les personnes avec qui j'ai eu la chance de collaborer. Je remercie donc tout d'abord les Professeures *Dorine Vergilino-Perez* et *Karine Doré-Mazars* ainsi que tout le **Laboratoire Vision Action Cognition** de l'Université Paris-Descartes pour m'avoir accueilli avec une extrême gentillesse durant un mois. Je remercie également le Dr *Selene Schintu*, ainsi que tous les membres de l'équipe **ImpAct du Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon**. J'espère que l'aboutissement de ce travail sera refléter la richesse de ces fructueuses collaborations qui m'ont enchanté et m'ont permis d'assimiler tout un panel de nouvelles connaissances.

Dans un cursus Universitaire, il y'a aussi des rencontres qui comptent et ce manuscrit de thèse est pour moi l'occasion de remercier chaleureusement *Cyril Berton* et *James Marécot* qui, depuis ma première année au sein de la **Faculté des Sciences du Sport de Poitiers**, ont su m'aiguiller dans mes choix tout en renforçant ma curiosité et ma passion.

J'en profite également pour exprimer des remerciements remplis d'amitié et de souvenirs à mes amis **Pictaviens, Baillargeois, Quincéens, Agenais** et **expatriés**, ainsi qu'à la tripotée d'adorables minots que vous avez engendrée en mon absence. Le manuscrit que vous avez entre les mains peut être tenu pour responsable des appels en

absence, réponses tardives et autres événements manqués. Pour autant, soyez persuadés que sans votre amitié et les soupapes de décompression offertes à chacune de nos retrouvailles, le chemin aurait été invraisemblablement plus difficile. Pour cela un grand merci.

Merci aux relecteurs de ce manuscrit, qui ont su traquer les coquilles (ne vous inquiétez pas il en reste forcément) malgré la charge attentionnelle demandée par cette tâche ingrate.

Un grand penseur, dont je ne citerai pas le nom pour ne pas mettre à mal sa réputation d'érudit, a dit un jour : « *pendant la thèse on habite plus vraiment chez soi* » ! Nous sommes d'accord ce n'est pas du Baudelaire mais ça a le mérite d'être limpide. Pour cela j'adresse un merci particulier à mes deux « colocataires » de bureau de longue durée. Merci *Anahhid* de m'avoir donné la chance inouïe de connaître les joies de la micropesanteur dans un A300 et de m'avoir tant appris sur la sagesse et le recul qu'il convient d'adopter au cours d'un débat... Merci *Nico* pour ta sympathie, ta décontraction mais aussi pour le musicien fou qui sommeille en toi et ne se révèle qu'à la lumière des soirées à BeauFLand.

Merci à mes amis Marseillais d'avoir été là tout simplement. A *Chabeaut* pour m'avoir fait découvrir les merveilles Marseillaises, A *Kévin* pour m'avoir appris que l'asthme n'est pas une fatalité et pour l'organisation du tournoi de foot du labo qui restera certainement un de tes plus beaux coups. A *Fanny* et *Samira* qui auront été présentes tout au long de ma thèse et auront su, par leur bonne humeur, me sortir de la morosité du doctorant. A *Sylvain* pour ces débats sans fin, tous ces liens utiles qui fleurissaient ma boîte mail, et pour m'avoir appris que les statistiques ne se résument pas à un simple outil de torture. A *Gérôme* pour ton passage éclair mais si amical et joyeux. Profites-en, je ne le dirai qu'une seule fois mais « Go Raptors ».

A *Alaïs*, *Aurélié F.*, *Céline*, *Christophe R.*, *Diane*, *Emilie*, *Fabien*, *Fleur*, *Jean-Batou*, *Julien*, *Loïc*, *Marie*, *Nico C.*, *Olivia*, *Sandie* et *Svetlana*, mes compères du Lavazza pour toutes ces discussions à refaire le monde autour d'*Antho* notre serveur préféré.

A *Aurélie P., Catarina, Christophe, Claire, Guillaume, Maria, Marianne, Marie* et *Svetlana* (tu vois que tu n'es pas raisonnable tu fais les deux bars toi!), mes compères du CDM pour ces franches rigolades, ces brunchs du dimanche et autres sorties culturelles. Je suis « *vexation* » et « *déception* » à l'idée de devoir vous quitter.

A ceux des autres sorties en tous genres : *Anaïs, Dash, Geoffrey, Laura, Laure, Mariel, Mathieu, Nico R.* et *Yann*.

Enfin, le plus important, profiter de cette occasion pour remercier ma **Famille**. Pas seulement pour le soutien que vous avez su m'apporter durant ces années de thèse mais pour toute la curiosité, le courage et l'abnégation que vous avez su me transmettre pour réaliser les choses et aller jusqu'au bout. Vous avez toujours cherché à comprendre mes choix (pas toujours évidents à suivre), sans jamais les juger, et pour cela, comme pour tant de choses, je vous dois beaucoup.

A ma « *ptite* » *sœur* et *Charles* pour m'avoir apporté l'incroyable bonheur d'être tonton d'une magnifique pitchounette.

A *Célia* pour ce qu'on a vécu et tout ce qui nous reste à vivre...

Je finirai par une pensée émue à celui qui, je pense et je l'espère, serait tellement fier de voir son petit-fils faire partie de ce milieu de la recherche universitaire qu'il a côtoyé et tant respecté tout au long de sa vie.

# Table des matières

Liste des abréviations	xvii
Introduction générale	1
<b><u>Partie A : Cadre théorique</u></b>	<b>7</b>
<b><u>Chapitre I/</u> Système visuel : architecture et organisation neurophysiologique</b>	<b>7</b>
I.1/ La rétine	7
I.2/ La voie rétino-géniculo-striée	13
I.2.1/ <i>Le corps géniculé latéral</i>	13
I.2.2/ <i>Le cortex visuel primaire</i>	16
I.2.3/ <i>Les aires extra-striées</i>	20
I.2.4/ <i>Projections rétroactives et connexions cortico-corticales : nuances sur la vision sérielle et hiérarchique</i>	24
I.3/ La voie rétino-tectale	25
<b><u>Chapitre II/</u> Les transformations visuo-motrices</b>	<b>27</b>
II.1/ Généralités et similitudes des transformations visuo-motrices	28
II.2/ Spécificités du système manuo-moteur	35
II.2.1/ <i>L'aire motrice primaire</i>	35
II.2.2/ <i>Le Paradigme de Poffenberger</i>	36
II.2.3/ <i>Résultats classiquement obtenus</i>	37
II.3/ Spécificités du système visuo-moteur	38
II.3.1/ <i>Saccades : appareil musculaire et générateurs du tronc cérébral</i>	39
II.3.2/ <i>Le colliculus supérieur comme structure centrale de l'oculomotricité</i>	42
II.3.3/ <i>La déviation saccadique</i>	46
II.3.4/ <i>Contrôle saccadique et processus attentionnels</i>	55

II.4/ Le transfert interhémisphérique	57
II.4.1/ <i>Le corps calleux : une structure centrée et centrale</i>	59
II.4.2/ <i>Paradigmes expérimentaux et asymétrie observée</i>	61
II.4.3/ <i>Bases neurophysiologiques et implications fonctionnelles</i>	76
<u>Chapitre III/ La dominance oculaire : une latéralisation à</u> considérer	86
III.1/ Différents types de dominance oculaire	87
III.2/ Un peu d'histoire	90
III.3/ Différences structurelles et anatomiques	93
III.4/ Substrats neurophysiologiques	95
III.5/ Implications au niveau de la visuo-motricité	101
III.6/ Dominance oculaire et processus attentionnels	104
<u>Chapitre IV/ Problématiques et objectifs relatifs aux travaux</u> de cette thèse	110
IV.1/ Problématiques	110
IV.1.1/ <i>Dominance oculaire et motricité manuelle</i>	110
IV.1.2/ <i>Dominance oculaire et motricité oculaire</i>	111
IV.1.3/ <i>Dominance oculaire et transfert interhémisphérique</i>	112
IV.1.4/ <i>Quantification de la dominance oculaire</i>	113
IV.1.5/ <i>Dominance oculaire et processus attentionnels</i>	114
IV.2/ Non prise en compte de la dominance oculaire et variabilité observée : une question transversale ?	114
<u>Chapitre V/ Aspects méthodologiques</u>	116
V.1/ L'analyse des mouvements oculaires	116
V.2/ L'électroencéphalographie	120
V.2.1/ <i>Principe général</i>	120
V.2.1.1/ La nature du signal	120
V.2.1.2/ Enregistrement et étapes de pré-traitement	124



V.2.1.3/ Les potentiels évoqués visuels	127
V.2.1.4/ EEG et mesure du temps de transfert interhémisphérique	130
V.2.2/ <i>Vers une meilleure résolution spatiale</i>	134
V.2.2.1/ Le Laplacien de surface	134
V.2.2.2/ La localisation de source	138
V.3./ Statistiques modernes robustes	141
V.3.1/ <i>Le Bootstrap</i>	141
V.3.2/ <i>Les simulations Monte-Carlo</i>	145
V.3.3/ <i>Les corrections pour comparaisons multiples</i>	149
V.3.4/ <i>Le d de Cohen robuste</i>	150

## **Partie B : Contributions expérimentales** 152

<u>Chapitre I</u> / Influence de la dominance oculaire sur les transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité de la main	154
---	-----

**Article I** : Chaumillon R., Blouin J. & Guillaume A. (2014). Eye dominance influences triggering action : the Poffenberger paradigm revisited. *Cortex*. 154

**Données supplémentaires I** : Influence de la dominance oculaire dans une tâche de pointage manuel en direction de cibles latéralisées. 175

<u>Chapitre II</u> / Influence de la dominance oculaire sur les transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité de l'œil	182
--	-----

**Article II** : Chaumillon R., Alahyane N., Senot P., Vergne J., Lemoine C., Doré-Mazars K., Blouin J., Vergilino-Perez D. & Guillaume A. (*en préparation*). Distractor modulation of saccadic curvature and latency vary according to the eye dominance. 182

<u>Chapitre III/</u> Dominance oculaire et transfert interhémisphérique : une étude en électroencéphalographie	210
<b>Article III</b> : Chaumillon R., Blouin J. & Guillaume A. (soumis à <i>Cerebral Cortex</i> ). Interhemispheric transfer time asymmetry of visual information depends on eye dominance : an electrophysiological study.	210
<u>Chapitre IV/</u> Quantification de la dominance oculaire et implications pour la clinique en Neuro-Ophtalmologie	254
<b>Données supplémentaires II</b> : L'analyse de la latence des saccades comme catégorisation efficace de la dominance oculaire.	254
<b>Article IV</b> : Chaumillon R., Alahyane N., Senot P., Vergne J., Lemoine C., Doré-Mazars K., Blouin J., Vergilino-Perez D. & Guillaume A. (2015). Quantification of ocular dominance for better management of eye diseases. <i>Journal Français d'Ophtalmologie</i>	260
<u>Chapitre V/</u> Dominance oculaire et mécanismes de l'attention visuo-spatiale	274
<b>Données supplémentaires III</b> : Modulation de la quantité de pseudo-négligence par la dominance oculaire.	274
<b><u>Partie C</u> : Discussion Générale</b>	285
<u>Chapitre I/</u> La dominance oculaire exerce une large influence sur les transformations visuo-motrices	286
I.1/ Conséquences de la dominance oculaire au niveau de la visuo-motricité	286
I.1.1/ <i>Dominance oculaire et motricité manuelle</i>	289
I.1.2/ <i>Dominance oculaire et motricité oculaire</i>	291
I.1.3/ <i>Mécanismes neuronaux potentiels de la dominance oculaire et réseau pariéto-frontal</i>	293
I.1.4/ <i>Dominance oculaire et attention visuo-spatiale</i>	295

I.2/ Conséquences de la dominance oculaire sur la communication interhémisphérique	298
I.3/ La dominance oculaire comme facteur explicatif de la large variabilité interindividuelle reportée	300
<u>Chapitre II/</u> La dominance oculaire : simple organisation anatomo-structurale fixe ou modulations fonctionnelles ?	303
II.1/ Organisation anatomo-structurale fixe	303
II.2/ Modulations fonctionnelles	304
<u>Chapitre III/</u> La dominance oculaire s'exprime différemment chez les gauchers	310
<u>Chapitre IV/</u> Implications dans les domaines de la clinique neuro-ophtalmologique et du sport de haut-niveau	313
IV.1/ Retombées cliniques : vers une quantification de la DO	313
IV.2/ Gauchers œil dominant droit : des sportifs à part	314
<u>Chapitre V/</u> Conclusion	316
<u>Chapitre VI/</u> Perspectives	316
Valorisation de la thèse	319
Bibliographie	322

## Table des illustrations

### Partie A : Cadre théorique

#### Chapitre I/ Système visuel : architecture et organisation

<b>Figure A.1 :</b> Représentation des différentes couches cellulaires constituant la rétine.	8
<b>Figure A.2 :</b> Topographie de la répartition des cônes et des bâtonnets au niveau de la couche postérieure de la rétine.	9
<b>Figure A.3 :</b> Réponses des cellules ganglionnaires à <i>centre-on</i> .	11
<b>Figure A.4 :</b> Principales cibles des axones des cellules ganglionnaires de la rétine.	13
<b>Figure A.5 :</b> Modulation hémodynamique du signal IRMf (« <i>fMRI signal</i> ») enregistré au niveau du CGL (« <i>LGN</i> ») au cours d'un paradigme de rivalité binoculaire.	15
<b>Figure A.6 :</b> Magnification corticale.	17
<b>Figure A.7 :</b> Représentation schématique des voies dorsale et ventrale dans le cortex humain.	20
<b>Figure A.8 :</b> MT/V5 et DM/V6 pour une perception du mouvement.	24

#### Chapitre II/ Les transformations visuo-motrices

<b>Figure A.9 :</b> Représentation schématique des circuits visuo-moteurs étudiés.	29
<b>Figure A.10 :</b> Illustration du paradigme de Poffenberger.	37
<b>Figure A.11 :</b> Les muscles extra-oculaires et leurs innervations.	40
<b>Figure A.12 :</b> Le colliculus supérieur.	44
<b>Figure A.13 :</b> Déviations saccadiques vers et à l'opposé du distracteur.	47
<b>Figure A.14 :</b> Corrélacion entre latence de la saccade et déviation saccadique.	50
<b>Figure A.15 :</b> Paramètres expérimentaux affectant la direction de la déviation saccadique.	51
<b>Figure A.16 :</b> Saccades verticales et déviations saccadiques.	54
<b>Figure A.17 :</b> Régions et connexions corticales du corps calleux.	60
<b>Figure A.18 :</b> Fibres transcalleuses enregistrées par DTI chez un sujet.	61

<b>Figure A.19</b> : Le CUD : prédictions et asymétrie observée.	64
<b>Figure A.20</b> : Asymétrie du temps de transfert interhémisphérique observée en électroencéphalographie.	68
<b>Figure A.21</b> : Temps de transfert interhémisphérique et schizophrénie.	71
<b>Figure A.22</b> : Absence de l'asymétrie du TTIH chez les gauchers.	76
<b>Figure A.23</b> : Proportions de connexions unidirectionnelles du splénium par aire de Brodmann.	78

### Chapitre III/ La dominance oculaire : une latéralisation à considérer

<b>Figure A.24</b> : Les tests de la dominance oculaire d'alignement.	89
<b>Figure A.25</b> : La tomographie par cohérence optique pour l'étude de la couche des fibres nerveuses rétiniennes.	95
<b>Figure A.26</b> : Organisation neurophysiologique spécifique de la dominance oculaire.	97
<b>Figure A.27</b> : Dominance oculaire et angle horizontal du regard.	100
<b>Figure A.28</b> : Dominance oculaire et saccades horizontales.	104
<b>Figure A.29</b> : Corrélacion entre latéralisation hémisphérique des connexions pariéto-frontales et performances visuo-spatiales.	107

### Chapitre V/ Aspects méthodologiques

<b>Figure A.30</b> : Dispositif expérimental utilisé pour l'oculométrie.	117
<b>Figure A.31</b> : Mesure de la quantité de déviation saccadique.	119
<b>Figure A.32</b> : Lignes de courant induites par un dipôle élémentaire.	123
<b>Figure A.33</b> : Représentation du système standard international 10-20 de placement des électrodes.	125
<b>Figure A.34</b> : Représentation des trois grandes familles de stimuli utilisées dans la genèse de potentiels évoqués visuels.	129
<b>Figure A.35</b> : Comparaison entre signaux obtenus au moyen des enregistrements bipolaires et ceux obtenus après application du Laplacien de surface.	137

<b>Figure A.36</b> : Le bootstrap non-paramétrique.	144
<b>Figure A.37</b> : Les simulations Monte-Carlo.	148

## **Partie B : Contributions expérimentales**

<b>Figure B.1</b> : Données individuelles des droitiers inclus dans l'Article I.	173
<b>Figure B.2</b> : Pointage manuel vers des cibles visuelles latéralisées : dispositif expérimental.	177
<b>Figure B.3</b> : Pointage manuel et cibles latéralisées : résultats chez les droitiers.	179
<b>Figure B.4</b> : Pointage manuel et cibles latéralisées : résultats chez les gauchers.	180
<b>Figure B.5</b> : Données individuelles pour l'étude des mouvements de pointages manuels.	181
<b>Figure B.6</b> : Données individuelles des droitiers inclus dans l'Article II.	209
<b>Figure B.7</b> : Données individuelles des droitiers inclus dans l'Article III.	253
<b>Figure B.8</b> : Résultats des participants catégorisés comme ayant une dominance oculaire marquée.	258
<b>Figure B.9</b> : Résultats des participants catégorisés comme ayant une dominance oculaire non-marquée.	259
<b>Figure B.10</b> : Résultats pour les bisections de lignes manuelle et perceptive.	281

## **Partie C : Discussion Générale**

<b>Figure C.1</b> : Schéma rendant compte des résultats de nos travaux de thèse.	289
<b>Figure C.2</b> : Déviation de l'angle horizontal du regard et pointage manuel : dispositif expérimental.	305
<b>Figure C.3</b> : Déviation de l'angle horizontal du regard et pointage manuel : résultats observés.	307
<b>Figure C.4</b> : Stimulation utilisée pour estimer les populations de champs récepteurs sur chaque voxel.	318

## *Liste des abréviations*

Nous avons pris le parti de conserver la majorité des acronymes sous leur forme anglophone afin de rendre la correspondance plus aisée avec les travaux cités dans ce manuscrit.

$\alpha_{crit}$  = niveau d'alpha critique (adaptation du seuil alpha par corrections Hochberg)

AIP = aire intra-pariétale antérieure

AIT = aire inféro-temporale antérieure

ASC = aire sous la courbe

ASC/ampl = aire sous la courbe divisée par l'amplitude

BA = aire de Brodmann

BLP = bissection de ligne perceptive

BLM = bissection de ligne manuelle

CC = corps calleux

cd/m<sup>2</sup> = candelas par mètre carré

CFNR = couche des fibres nerveuses rétiniennes

CGL = corps géniculé latéral

CIT = aire inféro-temporale centrale

CS = colliculus supérieur

CSi = couches intermédiaires du colliculus supérieur

CSs = couches superficielles du colliculus supérieur

CSD = analyse de densité des sources de courant (« *current source density* »)

CUD = différence croisée-non croisée

CVD = champ visuel droit (i.e. RVF pour « *right visual field* »)

CVG = champ visuel gauche (i.e. LVF pour « *left visual field* »)

DM/V6 = aire dorso-médiale

DO = dominance oculaire

$d_r$  =  $d$  de Cohen robuste

DTI = imagerie par tenseur de diffusion

EEG = électroencéphalographie  
FA = anisotropie fractionnelle  
FEF = champ oculomoteur frontal (« *frontal eye fields* »)  
FR = formation réticulée  
FWER = taux d'erreur de l'ensemble (« *familywise error rate* »)  
ICA = analyses en composantes indépendantes  
IRMf = imagerie par résonance magnétique fonctionnelle  
IT= aire temporale inférieure  
LIP = aire intra-pariétale latérale  
LORETA = *LOW-Resolution brain Electromagnetic Tomography*  
M1 = cortex moteur primaire  
ME = moelle épinière  
MEG = magnétoencéphalographie  
MIP = aire intra-pariétale médiale  
MT/V5 = aire temporale médiale  
OCT = tomographie par cohérence optique  
OD = œil dominant  
PA = potentiel d'action  
PES = point d'égalité subjective  
PET= imagerie par émission de positons  
PEV = potentiels évoqués visuels synchronisés sur l'événement  
PIT = aire inféro-temporale postérieure  
PMd = aire prémotrice dorsale  
PMdc = aire prémotrice dorso-caudale  
PMvc = aire prémotrice dorso-ventrale  
PPC = cortex pariétal postérieur  
PPS = potentiel post-synaptique  
PPSE = potentiel post-synaptique excitateur  
PPSI = potentiel post-synaptique inhibiteur



PRR = aire pariétale de projection (« *parietal reach region* »)

retIPS = sillon intrapariétal rétinotopique

SEF = champ oculomoteur supplémentaire

SFL = faisceau longitudinal supérieur

SMA = aire motrice supplémentaire

SNC = système nerveux central

SPL = lobule pariétal supérieur

SOA = décalage temporel entre l'apparition de deux stimuli successifs (« *stimulus onset asynchrony* »)

TC = tronc cérébral

tDCS = stimulation anodique transcrânienne à courant continu

Th = thalamus

TR = temps de réaction

TTIH = temps de transfert interhémisphérique

V1 = cortex visuel primaire ou aire de Brodmann 17 ou cortex strié

WTA = règle du « *winner take all* »



## *Introduction générale*

Latéralisation, voici un des termes parmi les plus couramment utilisés dans la recherche en Neurosciences qui pourtant, à première vue, ne semble pas fournir un avantage particulier pour nos actions quotidiennes. Ne serions-nous pas plus précis, plus rapides, plus habiles dans nos interactions avec notre environnement si nous étions aussi performants et efficaces avec une main que l'autre, avec un pied que l'autre, ou encore avec un œil que l'autre. La réponse apportée par la paléoanthropologie semble être négative puisqu'elle nous indique que, par exemple, la latéralisation manuelle était présente chez l'être humain il y a déjà plus de 30 000 ans avant notre ère, comme en atteste la nette prévalence manuelle droite constatée sur les peintures rupestres [Azémar, 2003]. Cette latéralisation aurait de toute évidence disparu au fil des millénaires si celle-ci ne constituait pas un avantage fonctionnel. Bishop [1990], a notamment proposé deux hypothèses explicatives à l'intérêt fonctionnel d'une telle latéralisation. Selon l'hypothèse de l'apprentissage moteur, la spécialisation d'une main pour les actions uni-manuelles pourrait présenter un avantage dans les processus d'apprentissage d'une habileté motrice (*i.e.* une main peut être spécialisée pour une tâche spécifique plus rapidement si elle seule doit réaliser cet apprentissage plutôt que si les deux mains doivent réaliser cet apprentissage). De plus, dans le cadre d'actions bi-manuelles, au lieu que les deux mains apprennent à exécuter un rôle similaire, il serait moins coûteux que chaque main soit spécialisée dans un rôle définit, permettant ainsi la complémentarité et la division des tâches [Corballis and Beale, 1976]. Selon l'hypothèse d'inférence, Bishop suggère que dans le cadre d'activités non-réversibles (*i.e.* où le transfert de l'apprentissage d'un effecteur à l'autre n'est pas opérant), telles que l'écriture manuscrite, une non latéralisation entraînerait des effets d'interférence entre les apprentissages spécifiques à chacune des mains. De manière générale, on pourrait conclure que la latéralisation hémisphérique rend notre cerveau plus efficace en évitant la redondance des fonctions et facilitant ainsi l'acquisition de compétences [Baynes, 2002].

L'existence des asymétries fonctionnelles n'est aujourd'hui plus discutée mais son origine, sa fonction ainsi que les mécanismes neuronaux qui la sous-tendent n'ont pas

reçu d'explication simple et univoque. Parmi les trois latéralités sensori-motrices caractéristiques de l'être humain (*i.e.* manuelle, podale et oculaire), il ne fait aucun doute que celle se référant à la latéralisation oculaire (*i.e.* la dominance oculaire) reste aujourd'hui la moins connue, la moins étudiée mais également la moins naturellement observable. De plus, l'organisation neurophysiologique, sous-tendant la gestion des afférences et efférences visuelles, rend les pendants neurophysiologiques et les conséquences sensori-motrices de la dominance oculaire plus complexes à interpréter que ceux des dominances manuelle et podale. En effet, pour la main, et certainement dans une moindre mesure pour le pied, chaque hémisphère gère en quasi-exclusivité les effecteurs controlatéraux. A contrario, l'œil envoie ses influx sur les deux hémisphères cérébraux, en raison de la semi-décussation au niveau du chiasma optique, complexifiant ainsi le schéma d'interprétation.

Pour autant, il est connu depuis longtemps que les mécanismes de prise et d'acheminement d'informations ne se réalisent pas exactement de la même manière pour les capteurs du système visuel que sont les deux yeux [Crider, 1944]. En dépit de son étonnante absence dans la littérature, quelques travaux ont déjà permis de partiellement mettre à jour les substrats neurophysiologiques de l'organisation en dominance oculaire. Il a, par exemple, été montré que la stimulation monoculaire de l'œil dominant conduit à une activation plus large [Rombouts et al., 1996] et plus rapide [Seyal et al., 1981] des aires corticales occipitales comparée à celle induite par la stimulation de l'œil non-dominant. Récemment, de manière plus spécifique, il a été suggéré que cette activation supplémentaire puisse être majoritairement effective dans l'hémisphère ipsilatéral à l'œil dominant [Shima et al., 2010](voir aussi Erdoğan et al. [2002]). En effet, Shima et al. [2010] ont démontré que la stimulation de l'hémirétine temporale de l'œil dominant (*i.e.* dont les afférences rejoignent l'hémisphère ipsilatéral) conduit à une activation corticale de V1 plus large que la stimulation de l'hémirétine temporale de l'œil non-dominant. A contrario, aucune différence n'a été constatée entre les hémirétines nasales de l'œil dominant et de l'œil non-dominant. Ces résultats ont mené à poser l'hypothèse selon laquelle il pourrait exister une relation spécifique entre l'œil dominant et son hémisphère ipsilatéral via l'hémirétine temporale de l'œil dominant. Nous verrons que cette organisation neurophysiologique

spécifique de la dominance oculaire constitue en fait un des fondements de notre réflexion. Notamment nous pensons que cette sur-activation visuelle ipsilatérale pourrait avoir des conséquences sur les étapes ultérieures du traitement de l'information, et particulièrement lorsque celle-ci est utilisée pour la production de mouvements.

Une des fonctions principales du système nerveux central (SNC) est de planifier et produire les commandes nécessaires à la réalisation de mouvements efficaces, sur la base des informations sensorielles, afin d'agir de manière adaptée sur notre environnement. Pour remplir cette fonction, le SNC doit mettre en œuvre une série d'opérations d'une immense complexité que l'on regroupe sous le terme générique de « transformations sensori-motrices ». Plus spécifiquement, lorsque l'on s'intéresse à la réalisation de mouvements basés sur les informations visuelles, le terme « transformations visuo-motrices » est utilisé. Étant donné l'organisation croisée, à la fois, des systèmes moteurs et sensoriels du corps humain, il est alors évident que toute latéralisation peut avoir un effet substantiel sur ces transformations visuo-motrices. Dans l'objectif de mieux circonscrire l'influence de la dominance oculaire sur les mécanismes impliqués dans la transformation des entrées visuelles en mouvements volontaires, nous en sommes arrivés à nous demander comment la relation privilégiée entre l'œil dominant et son hémisphère ipsilatéral pourrait moduler le fonctionnement de ces chaînes de transformations visuo-motrices ? Quelles conséquences pourrait-elle entraîner, que ce soit lorsque les informations visuelles sont utilisées dans le cadre d'une motricité manuelle ou d'une motricité oculaire ? Et enfin quelle influence cette latéralisation pourrait-elle avoir sur la structure neuronale responsable de la plus grande part des échanges interhémisphériques (*i.e.* le corps calleux) qui est fortement impliquée dans les transformations visuo-motrices en raison des organisations croisées des systèmes visuels et moteurs évoquées ci-avant ?

La première partie de ce manuscrit (**Partie A**) est consacrée à la définition du cadre théorique dans lequel nos travaux de thèse se situent. Dans un premier temps, nous nous intéresserons aux connaissances actuelles concernant le traitement de l'information visuelle et les réseaux neuro-anatomiques sous-jacents, en considérant plus particulièrement l'organisation croisée des projections visuelles (**Chapitre A.1**). Ensuite, nous abor-

derons le fonctionnement des transformations visuo-motrices et les conséquences induites par les projections croisées des voies visuelles sur celles-ci (**Chapitre A.2**). Puis nous définirons, en détails, le concept de dominance oculaire, qui nous le verrons, est susceptible de jouer un rôle primordial sur ces transformations visuo-motrices en raison de l'asymétrie que celle-ci induit sur les projections des voies visuelles (*i.e.* asymétrie entre l'hémirétine temporale de l'œil dominant et de l'œil non dominant ; **Chapitre A.3**). La mise en commun des questions soulevées au cours de ces trois premiers chapitres, nous amènera à définir les problématiques et objectifs de notre travail de thèse (**Chapitre A.4**) ainsi que les moyens expérimentaux que nous avons mis en place pour y répondre (**Chapitre A.5**).

Dans la seconde partie de ce manuscrit (**Partie B**), nous présenterons nos contributions expérimentales, sous forme d'articles rédigés en anglais (**Articles I, II, III**) et en français (**Article IV**) complétés par des données expérimentales supplémentaires (**données supplémentaires I, II, III**) venant appuyer nos propos. Dans un premier temps (**Chapitre B.1**) nous nous sommes attachés à étudier l'influence de la dominance oculaire sur les transformations visuo-motrices impliquées dans le déclenchement de mouvements manuels. Nous verrons que les études comportementales qui composent cette partie permettent de mettre en évidence un avantage temporel des traitements de cibles présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'œil dominant. La mise en évidence de cette influence de la DO soulève quelques considérations en regard des résultats précédemment reportés et remet notamment en cause la validité, pourtant communément admise, de l'estimation du temps de transfert interhémisphérique au moyen du très largement utilisé paradigme de Poffenberger [[Poffenberger, 1912](#)](**Article I**). Cette même influence de la dominance oculaire aura été confirmée dans une tâche plus complexe d'atteinte manuelle de cibles latéralisées (**données supplémentaires I**).

La deuxième partie de nos travaux expérimentaux (**Chapitre B.2**), nous a permis d'investiguer l'influence de la dominance oculaire sur les transformations visuo-motrices impliquées dans les mouvements de l'œil lui-même. Les résultats montrent que l'influence de la dominance oculaire, déjà mise en évidence pour la production de mouvements manuels, s'étend à la production des mouvements oculaires (**Article II**), laissant ainsi sup-

poser une influence large de la dominance oculaire, sur l'ensemble de la visuo-motricité.

Le constat de cette influence de la dominance oculaire sur les transformations visuo-motrices impliquées dans les motricités manuelle et oculaire pose la question de l'impact de cette latéralisation sur les mécanismes neuronaux responsables de ces transformations. Etant donné le rôle primordial que joue la communication interhémisphérique au sein de ces transformations visuo-motrices lorsque la tâche en cours nécessite le passage de l'information d'un hémisphère à l'autre, nous avons posé l'hypothèse que la DO pourrait exercer des modulations sur ce processus. La troisième partie de nos travaux (**Chapitre B.3**), au moyen de la technique neurophysiologique de l'électroencéphalographie (EEG), nous a permis de tester cette hypothèse. Selon la théorie actuelle, les transferts interhémisphériques seraient asymétriques : la vitesse du transfert serait plus rapide de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche que dans la direction opposée [Marzi, 2010]. Nous remettons en cause cette théorie en montrant que la dominance oculaire a un effet substantiel sur le transfert interhémisphérique des informations visuelles. En effet, la théorie actuelle se vérifie chez les individus ayant un œil dominant droit mais s'inverse totalement chez les individus ayant un œil dominant gauche, montrant par là même que les asymétries au niveau du temps de transfert interhémisphérique s'avèrent être strictement dépendantes de la dominance oculaire. Nous discuterons ces résultats en regard du fait que la dominance oculaire n'ait jamais été prise en compte dans ce type de paradigme ainsi qu'en regard des proportions issues de la méta-analyse de Bourassa et al. [1996] indiquant que les droitiers ayant un œil dominant droit sont fortement surreprésentés au sein d'une population aléatoire (*i.e.* 66% des droitiers ont un œil dominant droit). Les substrats neuronaux pouvant être à l'origine de cette influence seront également discutés.

Dans une quatrième partie (**Chapitre B.4**), qui constitue un cadre plus appliqué de nos recherches, nous nous intéresserons aux éventuelles implications que nos travaux sur la dominance oculaire pourraient comporter. En effet un aspect particulier de notre travail est directement transférable à la clinique neuro-ophtalmologique. Nous discuterons le fait que nos travaux peuvent mener, à court ou moyen terme, à la mise en place d'une quantification plus précise de la dominance oculaire (**données supplémentaires II** et

**Article IV**). Cette quantification, qui est à ce jour manquante dans le domaine de la clinique neuro-ophtalmologique, constitue pourtant un facteur primordial dans la réussite et la tolérance de certaines techniques chirurgicales telles que la technique monovision, qui est notamment utilisée dans la prise en charge de la presbytie.

Dans un cinquième et dernier chapitre (**Chapitre B.5**), eu égard à la large influence exercée par la dominance oculaire sur différentes étapes des transformations visuo-motrices (motricité manuelle, oculaire et communication interhémisphérique), et à l'importance des processus attentionnels dans ces transformations, nous adresserons la question d'une potentielle influence de la dominance oculaire sur les mécanismes de l'attention visuelle. Dans le cadre d'une hypothèse relativement acceptée par la communauté scientifique, l'hémisphère droit serait spécialisé pour les mécanismes de l'attention visuo-spatiale [Mesulam, 1990, 1999]. Pour des tâches de bissection de lignes, cet avantage de l'hémisphère droit se caractérise par une identification du milieu subjectif de la ligne qui se trouve être dévié vers la gauche. Cette déviation récurrente vers le champ visuel gauche, chez les individus neurologiquement sains, est connue sous le nom de pseudo-négligence. Bien que les mécanismes neuronaux sous-tendant nos observations ne soient pas clairement définis, nous verrons que les droitiers ayant un œil dominant droit montrent un phénomène de pseudo-négligence significativement plus important que les droitiers ayant un œil dominant gauche (**données supplémentaires III**).

Enfin, la discussion générale autour des thèmes abordés par ce travail de thèse ainsi que les diverses implications et perspectives émanant de nos résultats seront présentées dans la troisième et dernière partie de ce manuscrit (**Partie C**).



# Partie A / Cadre théorique

## Chapitre I / Système visuel : architecture et organisation neurophysiologique

«The eyes like sentinel occupy  
the highest place in the body»

*Marcus Tullius Cicero*

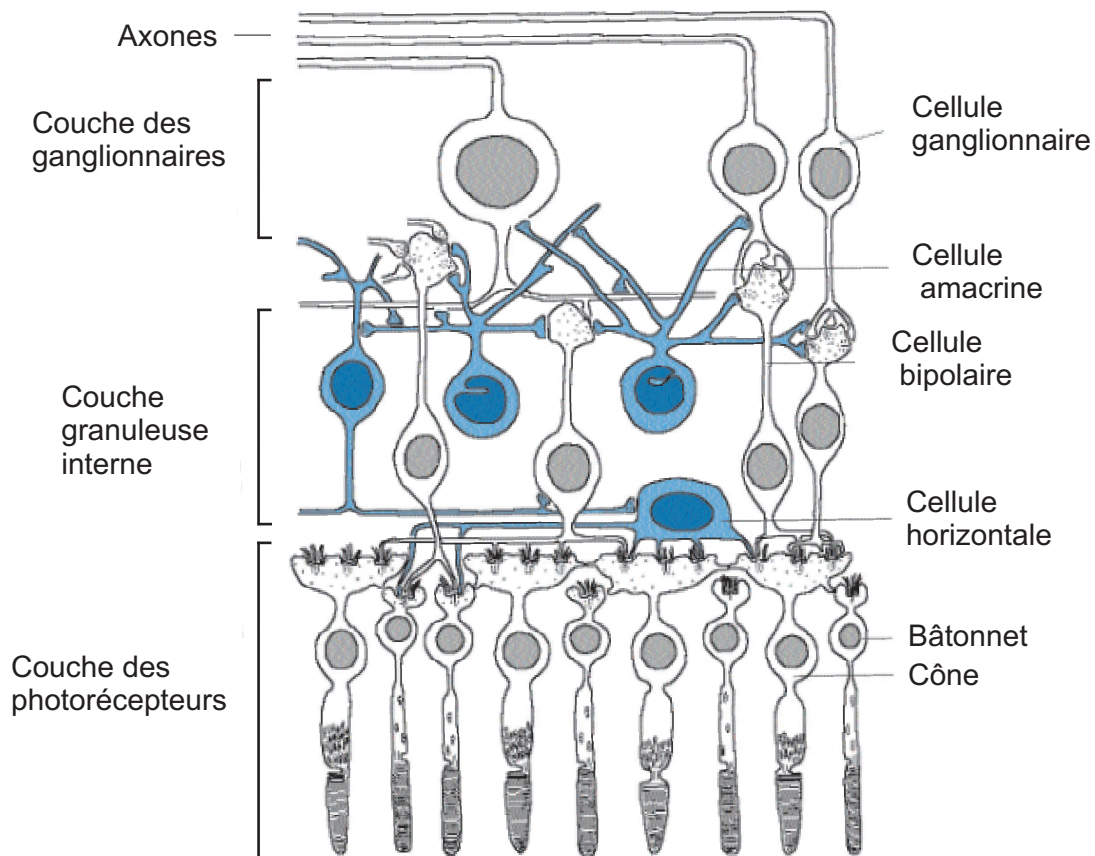
---

Quotidiennement, un nombre incalculable d'interactions avec notre environnement plus ou moins proche se fait par l'intermédiaire de nos différents systèmes sensoriels. Parmi les différentes modalités dont dispose l'être humain pour appréhender son environnement, la modalité visuelle a un rôle prépondérant. Dans ce chapitre, nous rappelons l'état actuel des connaissances sur le système visuel depuis les étapes initiales permettant la transduction et la transmission de l'énergie lumineuse en signaux électriques jusqu'aux nombreuses régions corticales et sous-corticales impliquées dans la perception consciente de la scène visuelle.

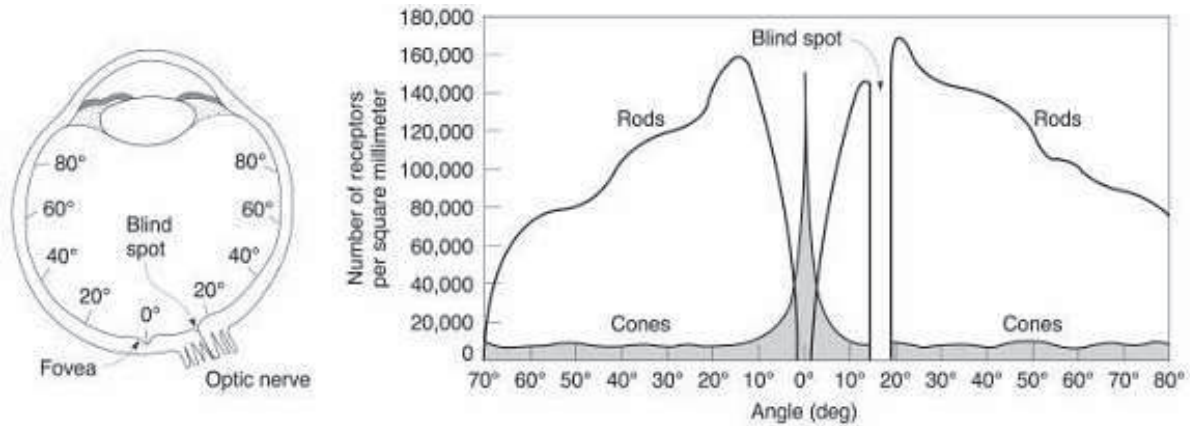
### **I.1. La rétine**

Après avoir traversé de nombreux milieux dits transparents (*i.e.* cornée, humeur aqueuse, cristallin, humeur vitrée) ayant un rôle principalement mécanique mais pour autant primordial, les photons convergent vers la moitié postérieure du globe oculaire où se trouve la rétine (**Figure A.1**). Cette structure neuronale constitue le point de départ

d'un large réseau neuro-anatomique cortical et sous-cortical ayant pour activité première de traiter l'information en transformant les photons en impulsions électriques. Les travaux princeps menés sur la rétine ont permis de démontrer que sa couche postérieure est composée de deux types de photorécepteurs (*i.e.* neurones sensoriels sensibles à la lumière), les cônes et les bâtonnets, qui sont répartis de manière hétérogène à sa surface [Osterberg, 1935]. Cette hétérogénéité correspond au fait que la concentration de cônes soit maximale au niveau d'une région centrale de la rétine (d'une largeur de  $1.5^\circ$  à  $2^\circ$ ), appelée fovéa, puis diminue drastiquement à mesure que l'on s'éloigne vers la périphérie. A l'inverse, la concentration de bâtonnets est minimale au niveau de la fovéa et augmente jusqu'à environ  $15^\circ$  à la périphérie de la fovéa pour y atteindre une concentration maximale avant de diminuer à nouveau (**Figure A.2**).



**Figure A.1 : Représentation des différentes couches cellulaires constituant la rétine.** Les cinq principaux types de neurones y sont représentés : les cellules ganglionnaires, les cellules bipolaires et amacrines, les cellules horizontales et enfin les photorécepteurs (cônes et bâtonnets). Le photon traverse les couches de vaisseaux sanguins, de fibres nerveuses et de cellules épithéliales jusqu'aux récepteurs photosensibles. Adapté de <http://perception.e-monsite.com>.

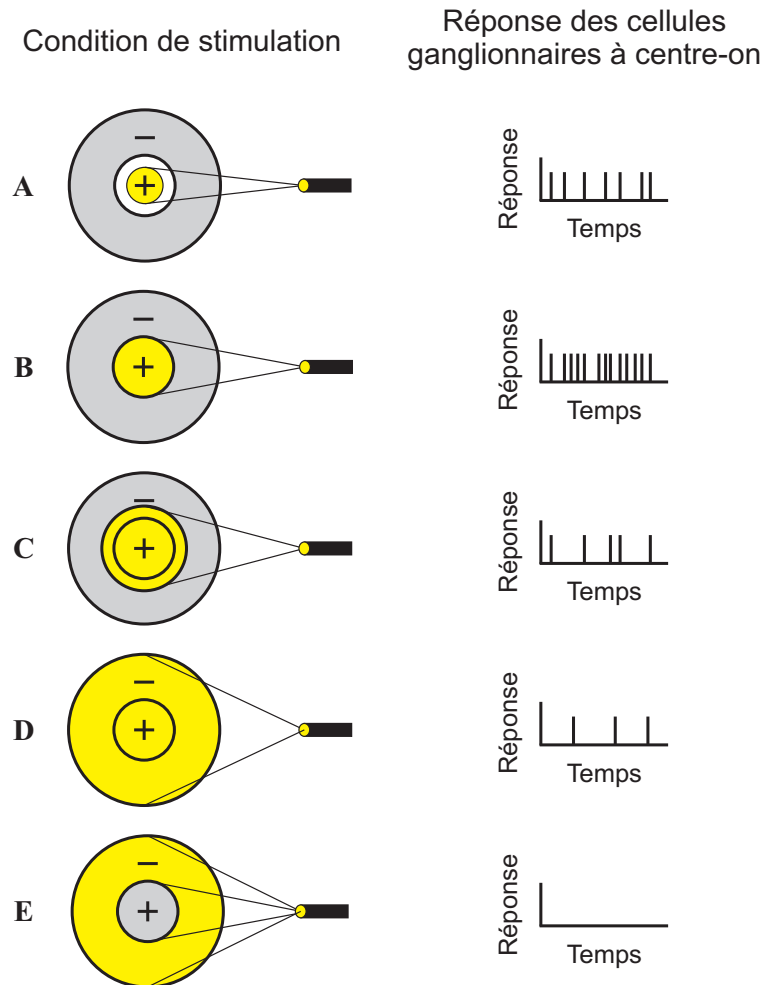


**Figure A.2 : Topographie de la répartition des cônes et des bâtonnets au niveau de la couche postérieure de la rétine.** A mesure que l'on s'éloigne de la fovéa, la concentration de cônes («cones») chute spectaculairement tandis que les bâtonnets («rods»), qui étaient présents en infime proportion au niveau de la fovéa deviennent majoritaires. La tache aveugle («Blindspot») est la zone de la rétine à partir de laquelle le nerf optique prend son origine et qui est donc dénuée de photorécepteurs. Adapté des travaux de [Osterberg \[1935\]](#).

Par l'intermédiaire de leurs synapses avec les cellules bipolaires et horizontales, les cellules photoréceptrices transmettent le signal jusqu'aux cellules ganglionnaires. Le degré de convergence des deux types de photorécepteurs vers les cellules ganglionnaires constitue la base de la spécialisation fonctionnelle des systèmes des cônes et des bâtonnets. En effet, les cellules ganglionnaires, qui prédominent en vision centrale et qui sont liées au système fonctionnel des cônes, vont recevoir les afférences en provenance d'un très faible nombre de cônes. A l'inverse, les cellules ganglionnaires, liées au système fonctionnel des bâtonnets, vont regrouper les axones d'un grand nombre de bâtonnets. Par conséquent, les informations visuelles en provenance des cônes présentent une faible convergence et sont donc très précises tandis que celles issues des bâtonnets peuvent se combiner et sont donc plus sensibles à la détection de lumière mais moins spécifiques. Cette disparité entraîne des propriétés physiologiques et fonctionnelles affectant notamment la résolution spatiale des traitements effectués et explique le fait, qu'en raison de sa grande concentration de cônes, l'acuité visuelle soit maximale au niveau de la fovéa.

De manière importante, l'étude des réponses de ces cellules ganglionnaires à d'étroits faisceaux lumineux nous a appris que celles-ci sont sensibles au contraste de luminance (*i.e.* différence de niveau d'éclaircissement entre deux régions adjacentes) et

non à la quantité de luminance globale (premières expérimentations menées par [Kuffler \[1953\]](#) et [Barlow \[1953\]](#)). En effet, chaque cellule ganglionnaire de la rétine signale par une augmentation de sa fréquence de décharge l'apparition d'un contraste chromatique ou de luminance dans une petite fenêtre du champ visuel. Cette région d'activation est connue sous le nom de « *champ récepteur* ». Le champ récepteur d'une cellule ganglionnaire comprend deux régions bien distinctes : le centre et le pourtour qui ont une action antagoniste. La réponse physiologique du centre de ces cellules en réaction au contraste de luminance présenté permet de les distinguer en deux catégories : les cellules à *centre-on* et les cellules à *centre-off*. L'activité des neurones à *centre-on* s'accroît lorsque le contraste de luminance augmente entre son centre et son pourtour (**Figure A.3a**). Plus la région centrale est activée par une entrée lumineuse, plus la fréquence de décharge de la cellule augmente (**Figure A.3b**). Cependant, si le pourtour reçoit également une entrée lumineuse, le contraste entre le centre et le pourtour en est diminué, ce qui a pour conséquence de réduire la fréquence de décharge de la cellule (**Figure A.3c** et **A.3d**). Dans une extrême proportion, ces cellules à *centre-on* deviennent « inactives » lorsque le pourtour reçoit une entrée lumineuse et que le centre n'en reçoit aucune (**figure A.3e**). Les cellules à *centre-off* fonctionnent exactement à l'opposé. Notons que les champs récepteurs de ces cellules ganglionnaires se recouvrent, ce qui induit le fait que chaque point de la surface rétinienne est analysé par plusieurs cellules ganglionnaires à *centre-on* et à *centre-off*.



**Figure A.3 : Réponses des cellules ganglionnaires à *centre-on*.** A gauche sont représentés les différents cas de figure de contraste lumineux. A droite sont représentées les fréquences de décharge associées à la présentation de ces contrastes. Adapté de [Palmer \[1999\]](#).

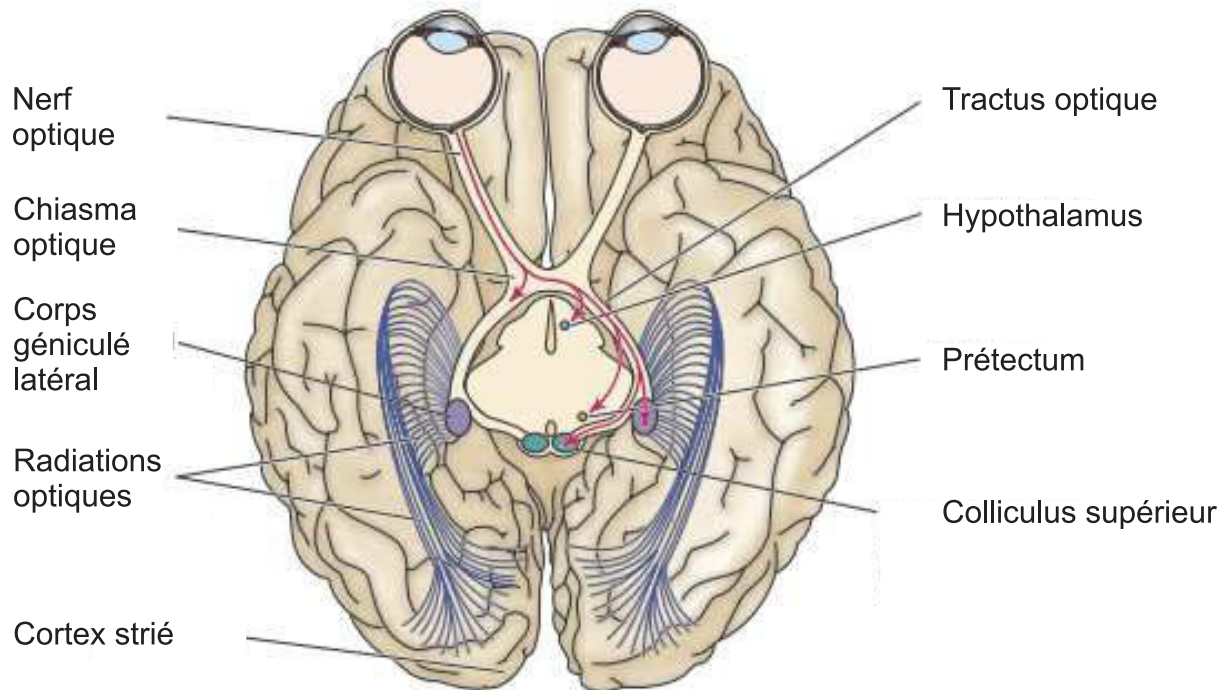
Les axones en provenance des cellules ganglionnaires se regroupent pour former un complexe appelé nerf optique, qui quitte l'œil par la papille optique pour projeter sur le chiasma optique, siège de la semi-décussation. Cette étape de semi-décussation donne lieu à la distinction entre les hémirétines temporales et nasales qui, nous le verrons, constitue un concept primordial dans le cadre de nos travaux. Les informations en provenance des hémirétines nasales ( $\approx 60\%$  des fibres) vont alors croiser controlatéralement tandis que les informations en provenance des hémirétines temporales ( $\approx 40\%$  des fibres) vont être transmises ipsilatéralement [[Palmer, 1999](#); [Rachel and Reese, 2009](#)]. Les deux hémirétines ne sont donc pas anatomiquement symétriques puisque l'hémirétine nasale présente une concentration de fibres supérieure à l'hémirétine temporale. De plus, l'hémirétine nasale se trouve être associée à des fibres de plus gros diamètres comparées à

celles de l'hémirétine temporale, ce qui pourrait permettre des temps de transmission de l'information visuelle plus rapides [Bishop et al., 1953]. Conformément à ces asymétries anatomiques, il a été démontré que, pour des excentricités similaires par rapport à la fovéa, l'hémirétine nasale présente une acuité supérieure à l'hémirétine temporale [Oehler, 1985; Spillmann et al., 1987; Merigan and Katz, 1990; Courage and Adams, 1996]. Les expérimentations comportementales ont également permis de montrer que les temps de réaction (TRs) en réponse à des flashes lumineux sont systématiquement plus rapides suite à la stimulation de l'hémirétine nasale que suite à la stimulation de l'hémirétine temporale [Poffenberger, 1912; Rains, 1963]. Enfin, afin de nuancer cette séparation stricte entre les deux hémirétines, notons également que certains auteurs ont suggéré qu'une étroite région fovéale pourrait ne pas suivre cette séparation précise et projeter à la fois sur les deux hémisphères cérébraux (e.g. Brysbaert et al. [2012]). Cependant, les études menées sur les patients « *split-brain*<sup>1</sup> » [Sugishita et al., 1994] ou souffrant d'hémianopsie [Reinhard and Trauzettel-Klosinski, 2003] suggèrent que si cette région existe, elle serait probablement limitée à une portion inférieure à 1 mm sur le méridien vertical rétinien.

Au-delà du chiasma optique, les axones des cellules ganglionnaires forment les tractus optiques qui contiennent dès lors des fibres en provenance des deux yeux, chacun représentant l'hémichamp visuel controlatéral. A ce stade, 80 à 90% des axones en provenance des cellules ganglionnaires vont projeter sur les corps géniculés latéraux (CGL), pour donner naissance à la voie rétino-géniculo-striée. Les 10 à 20% des axones restants vont quant à eux acheminer l'information visuelle directement au colliculus supérieur (CS; [Wurtz, 2009]) puis, par projections, au pulvinar [Cowey et al., 1994] pour donner naissance à la voie rétino-tectale (voir **Chapitre I.1.3**; **Figure A.4**).

---

1. Les patients dits « *split-brain* » sont des patients ayant subi une section du corps calleux et dont les hémisphères sont supposés, à un certain degré, fonctionner de manière isolée l'un par rapport à l'autre.



**Figure A.4 : Principales cibles des axones des cellules ganglionnaires de la rétine.** Vue du cerveau depuis sa face inférieure et dont seules les projections de l'œil droit sont représentées. Les cibles des cellules ganglionnaires donnent naissance à deux voies visuelles principales : la voie rétino-géniculostriée qui aboutit dans le cortex strié et la voie rétino-teclale qui projette sur les colliculi supérieurs. Puisque n'ayant pas un rôle prépondérant dans notre thématique de recherche, nous ne détaillons pas les projections axonales en direction du prétectum (centre de la coordination du réflexe pupillaire et de la lumière) ni celles en direction de l'hypothalamus (voie rétino-hypothalamique : intégration des variations de luminance pour les fonctions végétatives). Adapté de [Purves et al. \[2004\]](#).

## I.2. La voie rétino-géniculo-striée

### I.2.1. Le corps géniculé latéral

Comme décrit précédemment, 80 à 90% des informations en provenance des cellules ganglionnaires vont être acheminées vers deux noyaux thalamiques, les CGL (*e.g.* voir [Sherman and Guillery \[1996\]](#) pour revue). Chaque noyau est composé de 6 couches laminaires caractérisées chacune par leurs afférences : les couches 1 et 2 (*i.e.* couches ventrales) sont dites magnocellulaires, contiennent des cellules de grande taille et reçoivent les axones des cellules ganglionnaires de grande taille tandis que les couches 3 à 6 (*i.e.* couches dorsales) sont dites parvocellulaires et reçoivent les axones des cellules ganglionnaires de plus petite taille. La voie parvocellulaire reçoit principalement, mais non exclusivement, les projections venant des cônes et est donc surtout impliquée dans



la vision centrale tandis que la voie magnocellulaire est essentiellement impliquée dans la vision périphérique. Chaque CGL comprend les projections en provenance du champ visuel controlatéral mais chaque couche contient des populations de neurones traitant de façons distinctes les informations : les couches 1, 4 et 6 reçoivent les axones de l'hémirétine nasale controlatérale tandis que les couches 2, 3 et 5 reçoivent les axones de l'hémirétine temporale ipsilatérale.

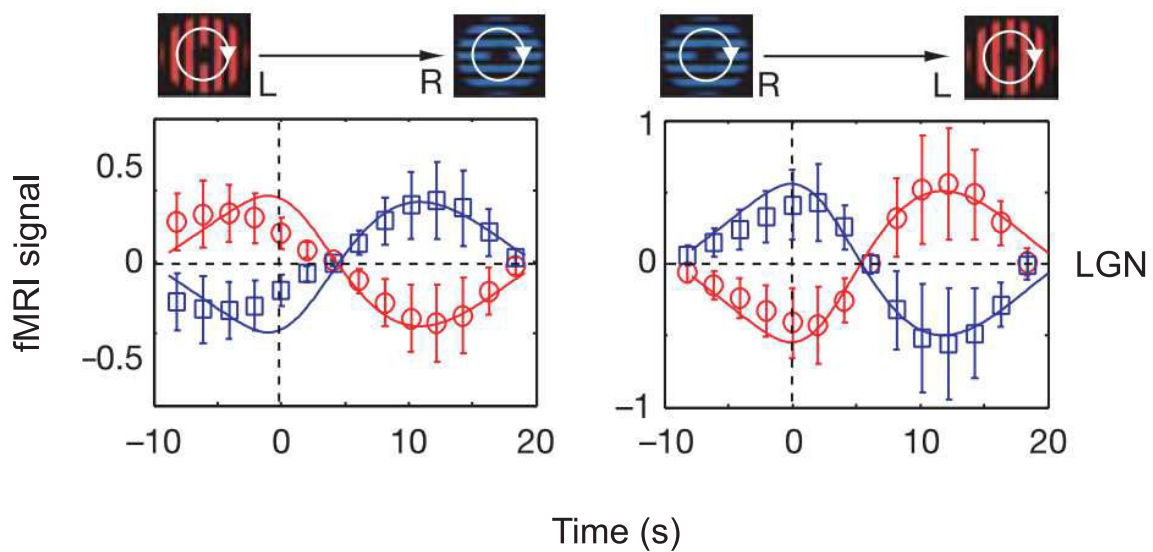
De manière importante, ce constat de la présence de neurones monoculaires, séparés en couches spécifiques à l'œil, au sein du CGL [Andrews et al., 1997] a poussé certains auteurs à émettre l'hypothèse que cette structure neuronale pourrait être l'étape la plus précoce du traitement de l'information visuelle impliquant des modulations spécifiques à l'œil [Haynes et al., 2005]. Cette hypothèse sera validée par ces mêmes auteurs au moyen d'un couplage entre des enregistrements IRMf permettant de mesurer les modulations hémodynamiques spécifiques à chaque œil au sein du CGL à des mesures comportementales de perception durant une tâche de rivalité binoculaire. Dans une tâche de rivalité binoculaire, des stimuli contradictoires sont présentés à chaque œil. Bien que les substrats neuronaux sous-tendant le phénomène de rivalité binoculaire soient aujourd'hui mal-compris, il est bien établi que chaque œil remporte le conflit à son tour et entraîne le fait que le participant perçoive chaque stimulus en alternance<sup>2</sup>. Les auteurs, avaient défini, au préalable, la préférence oculaire de chaque voxel du CGL. En impliquant les participants dans un paradigme de rivalité binoculaire, ils ont pu constater que lorsque l'image était perçue par un œil (*i.e.* mesure reportée par le participant), une augmentation de l'activité était enregistrée sur les voxels ayant montré une préférence pour cet œil lors des tests préalables à l'expérimentation. A l'inverse, le signal enregistré sur les voxels montrant une préférence pour l'autre œil présentaient une diminution de leur activité. Par l'intermédiaire de ce paradigme, ils démontrèrent donc que le CGL exerce une activité différente, soit une dominance, soit une suppression, selon l'œil qu'il représente sur la voie

---

2. Cette alternance n'est pas tout à fait aléatoire et équilibrée puisqu'un œil l'emporte majoritairement sur l'autre. Ce phénomène nous renvoie au concept de dominance oculaire sensorielle que nous discuterons plus avant dans le **Chapitre III.2**



centripète (*i.e.* voie reliant l'œil au cortex ; **Figure A.5** ; [Haynes et al. \[2005\]](#)), apportant ainsi la preuve que le CGL constitue l'étape la plus précoce du processus de traitement de l'information visuelle à refléter une dominance et une suppression spécifiques à l'œil (voir aussi [Wunderlich et al. \[2005\]](#)). Ces modulations au niveau du CGL impliquent que cette structure thalamique n'est pas une simple porte d'entrée du système visuel mais qu'elle participe activement aux mécanismes de perception visuelle en interaction avec les autres structures corticales et sous-corticales.



**Figure A.5** : Modulation hémodynamique du signal IRMf (« *fMRI signal* ») enregistré au niveau du CGL (« *LGN* ») au cours d'un paradigme de rivalité binoculaire. Le stimulus rouge est présenté à l'œil gauche tandis que le stimulus bleu est présenté à l'œil droit. Les modulations hémodynamiques dans le CGL sont calées sur le changement (marqué par le 0 sur l'axe des abscisses) de perception reporté par les participants (*i.e.* lorsque les participants cessent de percevoir le stimulus rouge aux dépens du stimulus bleu pour le panneau de gauche et inversement pour le panneau de droite). Les moyennes ont été calculées séparément pour les voxels montrant une préférence pour l'œil gauche (cercles rouges) et pour l'œil droit (carrés bleus) comme déterminés dans les sessions de localisation préalables. Les courbes solides bleues et rouges représentent la prédiction de la réponse hémodynamique estimée par un modèle « *forward* » basé sur les transitions de perception rapportées par les participants. On observe une très bonne corrélation entre les réponses hémodynamiques prédites comportementalement (modèle « *forward* ») et les réponses hémodynamiques réelles (enregistrements du signal *BOLD* en IRMf). Tiré de [Haynes et al. \[2005\]](#).

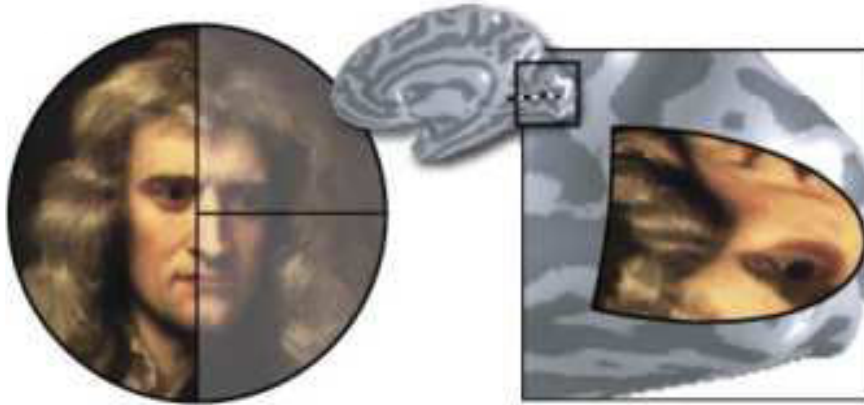
A la sortie des CGL, les radiations optiques sont alors en charge d'acheminer l'information jusqu'au cortex visuel primaire ipsilatéral (*e.g.* [McDowell et al. \[2005\]](#)).

### I.2.2. Le cortex visuel primaire

L'ensemble des transformations mentionnées jusqu'alors constitue ce que l'on pourrait appeler les traitements pré-corticaux de l'information visuelle qui permettent la transmission nerveuse de l'information au cortex visuel primaire. Ce dernier nommé est localisé aux pôles postérieurs des lobes occipitaux, en grande partie le long de la scissure calcarine. L'aire visuelle primaire (*i.e.* cortex strié, V1 ou encore Aire 17 de Brodmann) est composée de six couches dont la 4ème (couche IV) semble être celle qui reçoit principalement, mais non exclusivement, les afférences en provenance des radiations optiques [Hubel and Wiesel, 1972]. La couche IV de V1 constitue à cette occasion un relais entre le CGL et les autres couches de V1. Les couches de V1 sont organisées de façon rétinotopique, ce qui signifie qu'elles sont topographiquement organisées<sup>3</sup>. Cette découverte a été effectuée par Inouye [1909], puis Holmes [1918] qui ont observé de fortes corrélations entre les déficits présents dans le champ visuel des patients et la localisation de leurs lésions au niveau de V1 ([Inouye, 1909; Holmes, 1918; Teuber et al., 1960; Fishman, 1997]. De plus, ils observèrent que la région fovéale se trouve être surreprésentée par rapport aux régions périphériques : les 15 ° autour de la fovéa représenteraient 25% de la surface totale de V1 chez les humains [Holmes, 1945] et 70% chez les macaques [Daniel and Whitteridge, 1961; Van Essen et al., 1984]. Ce phénomène, montrant qu'il existe une correspondance précise entre l'excentricité d'un stimulus dans le champ visuel et l'étendue de sa représentation corticale en millimètres [Inouye, 1909; Holmes, 1918; Cowey and Rolls, 1974; Benson et al., 2012], est connu sous le nom de magnification corticale (**Figure A.6**). Ces notions de rétinotopie et de magnification corticale font une fois de plus appel à la notion de champ récepteur. Le champ récepteur d'un neurone de V1 peut se définir comme étant la région de l'espace visuel pour laquelle une modification lumineuse entraîne une réponse de ce neurone. On comprend alors que, dans V1, le champ récepteur des neurones correspondant à la fovéa est très étroit.

---

3. L'organisation rétinotopique fait référence à l'organisation topographique des cellules sensibles à des stimuli visuels. Les cellules répondant à une stimulation visuelle venant d'une zone particulière du champ visuel sont localisées à côté de neurones dont le champ récepteur couvre des positions adjacentes. Ainsi, l'ensemble des cellules forme une carte topographique du champ visuel.



**Figure A.6 : Magnification corticale.** Représentation de la partie non-grisée de l'image (champ visuel gauche) au sein du cortex V1 controlatéral (droit). La représentation de l'image est inversée et le centre du champ visuel est largement surreprésenté (*i.e.* magnification corticale). D'après [Wandell et al. \[2007\]](#) employant un portrait de **Isaac Newton** dessiné par **Godfrey Kneller** en 1689.

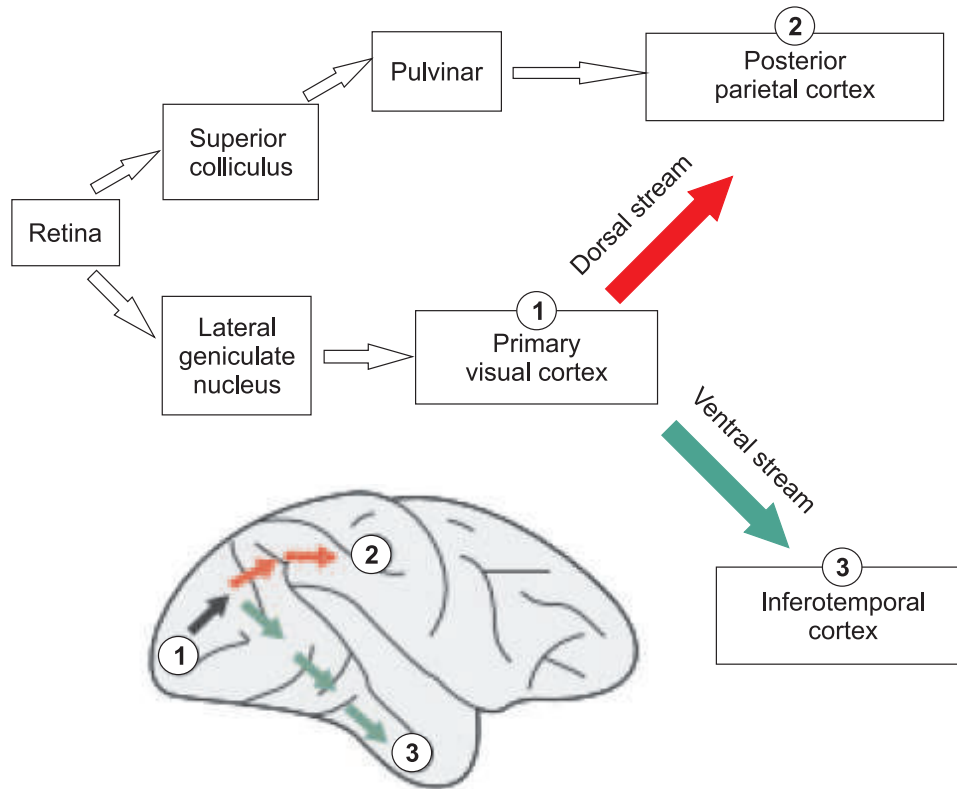
La principale caractéristique des neurones de V1 est la sélectivité à l'orientation, c'est-à-dire le fait que ces neurones répondent préférentiellement à une barre ou un bord d'une certaine orientation à l'intérieur de leur champ récepteur [[Hubel, 1959](#); [Hubel and Wiesel, 1962, 1968](#)]. En effet, [Hubel and Wiesel \[1962\]](#) ont enregistré, à l'aide d'électrodes, l'activité des neurones au sein de l'aire V1 chez le chat puis chez le primate non-humain [[Hubel and Wiesel, 1968](#)] et ont observé que les neurones répondaient préférentiellement à l'orientation des bords des stimuli. Ainsi, le codage de l'orientation particulière d'un stimulus se fait par l'activité d'une population distincte de neurones qui vont répondre à une orientation donnée. Bien que la plupart de ces neurones soient binoculaires, chaque neurone présente une sensibilité particulière à un œil [[Bullier, 1998](#)]. De plus, certains neurones répondent uniquement à l'information en provenance de l'un des deux yeux. Ce phénomène est connu sous le terme général de dominance oculaire et se réfère donc à l'organisation du cortex visuel primaire en colonnes de dominance oculaire. Notons toutefois qu'il est primordial de distinguer l'organisation de V1 en colonnes de dominance oculaire du phénomène de dominance oculaire qui renvoie à un phénomène de latéralisation du système visuel, que nous développerons au sein du **Chapitre III**. Un autre constat important est le fait que, dans des situations de rivalité binoculaire, les mêmes modulations hémodynamiques que celles observées dans le CGL [[Haynes et al., 2005](#)] ont été observées au sein de V1 [[Wilson et al., 2001](#); [Lee et al., 2005](#)]. Ce

résultat indique que le processus de traitement de l'information visuelle, qui reflète une dominance et une suppression spécifiques à l'œil, constaté au sein du CGL [Haynes et al., 2005], est conservé au sein de V1.

C'est à la sortie de V1 qu'intervient la théorie dominante de la duplicité du système visuel (introduite par Ungerleider and Mishkin [1982]). Cette théorie identifie une séparation anatomique et fonctionnelle entre deux voies parallèles du traitement de l'information au sein du système visuel qui sont connues sous les termes de voie ventrale et voie dorsale. La première est définie comme étant la voie du « *quoi* » et est dédiée à la transmission des informations dans différentes aires du lobe temporal. Les traitements effectués par cette voie ventrale permettent l'identification des objets. La seconde (*i.e.* la voie dorsale), identifiée comme étant la voie du « *où* » permet la transmission des informations au cortex pariétal postérieur (PPC). Les traitements effectués par cette voie permettent l'identification des propriétés spatiales et dynamiques de la scène visuelle. L'évolution de cette théorie s'intégrera dans cette ligne argumentaire et donnera naissance à l'idée selon laquelle ces deux voies du traitement de l'information seraient plus compréhensibles en termes de sorties générées dans chaque voie plutôt qu'en termes d'entrées visuelles (Goodale and Milner [1992]; Milner and Goodale [1995, 2008] ; voir **Figure A.7**). Ainsi, Goodale et Milner proposèrent une distinction entre deux modes de sélection de la cible visuelle : la sélection pour la perception, gérée par la voie ventrale et la sélection pour l'action, gérée par la voie dorsale. Comme parfaitement résumé par Deplancke et al. [2010], la duplicité du système visuel (*i.e.* une voie de traitement pour l'action et une pour la perception) a très largement été corroborée par les études basées sur les illusions d'optiques (*e.g.* Aglioti et al. [1995]; Gentilucci et al. [1996]; Zivotofsky [2004]; Króliczak et al. [2006]; Coello et al. [2007], les cas neuropsychologiques [Milner and Goodale, 1995; Goodale et al., 2005; Goodale, 2008; Milner and Goodale, 2008] ou utilisant des amorces visuelles en dessous du seuil de détection [Bernstein et al., 1973; Taylor and McCloskey, 1990; Ogmen et al., 2003; Binsted et al., 2007; Cressman et al., 2007]. Par exemple, dans les études utilisant un masque visuel, ayant pour conséquence de réduire ou d'empêcher la

visibilité de l'amorce (*i.e.* stimulus ayant pour objectif d'influencer le traitement des stimuli ultérieurs), les réponses motrices peuvent être affectées par l'amorce bien que celle-ci ne soit pas perçue de manière consciente [Bernstein et al., 1973; Taylor and McCloskey, 1990; Ogmen et al., 2003; Cressman et al., 2007]. Ce constat démontre la capacité du système moteur à traiter une stimulation visuelle indépendamment de l'état perceptif associé à cette même stimulation visuelle [Pisella et al., 2000; Jáskowski et al., 2003].

Cependant, depuis les années 2000, cette forte dichotomie entre les deux voies de traitement du système visuel a été minorée par l'établissement d'un lien étroit entre perception et action lors des premières étapes du traitement visuel sous certaines conditions expérimentales. Rappelons que l'un des principaux arguments en faveur de la dissociation systématique entre perception et action, décrite précédemment, fut la mise en évidence de l'influence d'informations visuelles non-perçues consciemment sur les sorties motrices. Récemment, il a pourtant été démontré qu'à faible niveau de contraste de luminance entre le distracteur et le masque visuel (*i.e.* légèrement au-dessus du seuil perceptif), lorsque le distracteur latéralisé (*i.e.* stimulus visuel) n'était pas perçu consciemment, celui-ci n'induisait aucune déviation de la trajectoire des saccades oculaires [Cardoso-Leite and Gorea, 2009] ou de la main [Deplancke et al., 2010, 2013]. A contrario, dans le cadre de dispositifs expérimentaux strictement similaires, lorsque le contraste de luminance entre le distracteur et le masque visuel était élevé, le distracteur visuel induisait, de nouveau, une déviation de la saccade oculaire et de la trajectoire de la main, même lorsque celui-ci n'était pas détecté consciemment. Considérés conjointement, ces résultats mettent donc en lumière l'existence d'une influence précoce de la voie de traitement pour la perception sur la voie de traitement pour l'action, à faible niveau de contraste de luminance. Ainsi, cela suggère que la duplicité du système visuel ne serait pas si tranchée, mais que celle-ci serait plutôt dépendante des caractéristiques de la tâche à réaliser (voir Deplancke et al. [2013] pour une discussion étendue).



**Figure A.7 : Représentation schématique des voies dorsale et ventrale dans le cortex humain.** Projections cortico-corticales depuis V1 (1) vers le cortex pariétal postérieur (« *posterior parietal cortex* » ; 2) par l'intermédiaire de la voie dorsale et vers le cortex temporal inférieur (« *inferotemporal cortex* » ; 3) par l'intermédiaire de la voie ventrale. Tiré de Goodale [1998]

### I.2.3. Les aires extra-striées

Les voies ventrale et dorsale du traitement de l'information visuelle précédemment évoquées mettent en jeu un large réseau d'aires visuelles dites associatives qui ensemble, forment les aires extra-striées. Chez le singe, une trentaine d'aires visuelles ont été mises en évidence [Zeki, 1969; Van Essen, 1979] et plus de la moitié d'entre elles ont d'ores et déjà été identifiées chez l'homme, grâce notamment au développement des techniques d'imagerie comme la tomographie par émission de positons (PET; Fox et al. [1986, 1987]) et l'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf; initiée par l'enregistrement du signal « *blood oxygen level dependent* » (BOLD) par résonance magnétique chez l'animal par Ogawa et al. [1990a,b]; Ogawa and Lee [1990]). Cette abondance d'études, menée sur différentes espèces, a démontré que la représentation rétinotopique du champ visuel n'est pas confinée à V1 et que le système visuel est

en fait composé de multiples cartes rétinotopiques [Talbot, 1940, 1942; Talbot and Marshall, 1941; Thompson et al., 1950; Cowey, 1964; Hubel and Wiesel, 1965; Zeki, 1969, 1971, 1976; Allman and Kaas, 1971; Tusa et al., 1978; Gattass et al., 2005; Wandell and Winawer, 2011; Jerde et al., 2012]. Le cortex strié envoie des afférences vers cette multitude de cartes rétinotopiques par l'intermédiaire de fibres trouvant leur origine dans les couches 2/3 et 4B [Zeki, 1976]. Dans les années 1940, les mesures électrophysiologiques ont permis de mettre en exergue l'existence d'une seconde carte (V2) adjacente à V1 chez le lapin et le chat [Talbot, 1940, 1942; Talbot and Marshall, 1941; Thompson et al., 1950; Tusa et al., 1978] puis chez le singe [Cowey, 1964]. Par la suite, une troisième carte (V3), adjacente à V2, fut décrite chez le chat [Hubel and Wiesel, 1965]. Bien des années plus tard, les études en IRMf ont clairement révélé que ces trois aires, regroupées autour de la fissure calcarine dans le lobe occipital (*i.e.* V1, V2 et V3), étaient également présentes chez l'humain [Serenio et al., 1995; DeYoe et al., 1996; Engel et al., 1997]. Tandis que V1 contient la représentation d'un hémichamp visuel, V2 et V3 contiennent toutes deux des cartes rétinotopiques discontinues qui sont divisées le long du méridien horizontal rétinien. Cette discontinuité aboutit à la création de deux cartes divisées en quarts de champ visuel, chacune d'entre elle possédant un axe représentant le méridien horizontal rétinien et un autre représentant le méridien vertical rétinien.

Tandis que V1 et V2 sont toutes deux impliquées dans les deux voies de traitement de l'information visuelle, il semblerait que la dissociation entre les voies ventrale et dorsale s'effectue à la sortie de V2. Une partie des afférences (localisée dans les bandes minces de V2) se projette sur l'aire V4 pour initier la voie ventrale tandis que l'autre partie (localisée dans les bandes épaisses de V2) se projette sur l'aire V3 pour initier la voie dorsale.

De manière simplifiée mais concise, la voie ventrale pourrait être considérée comme étant une voie nerveuse occipito-temporale reliant V1 à V2 puis V4 et enfin le cortex temporal inférieur (IT), qui se compose des aires inféro-temporales postérieure (PIT), centrale (CIT) et antérieure (AIT). Les neurones de V4 répondent sélectivement à la couleur d'un stimulus indépendamment de la direction de son déplacement [Zeki, 1983]



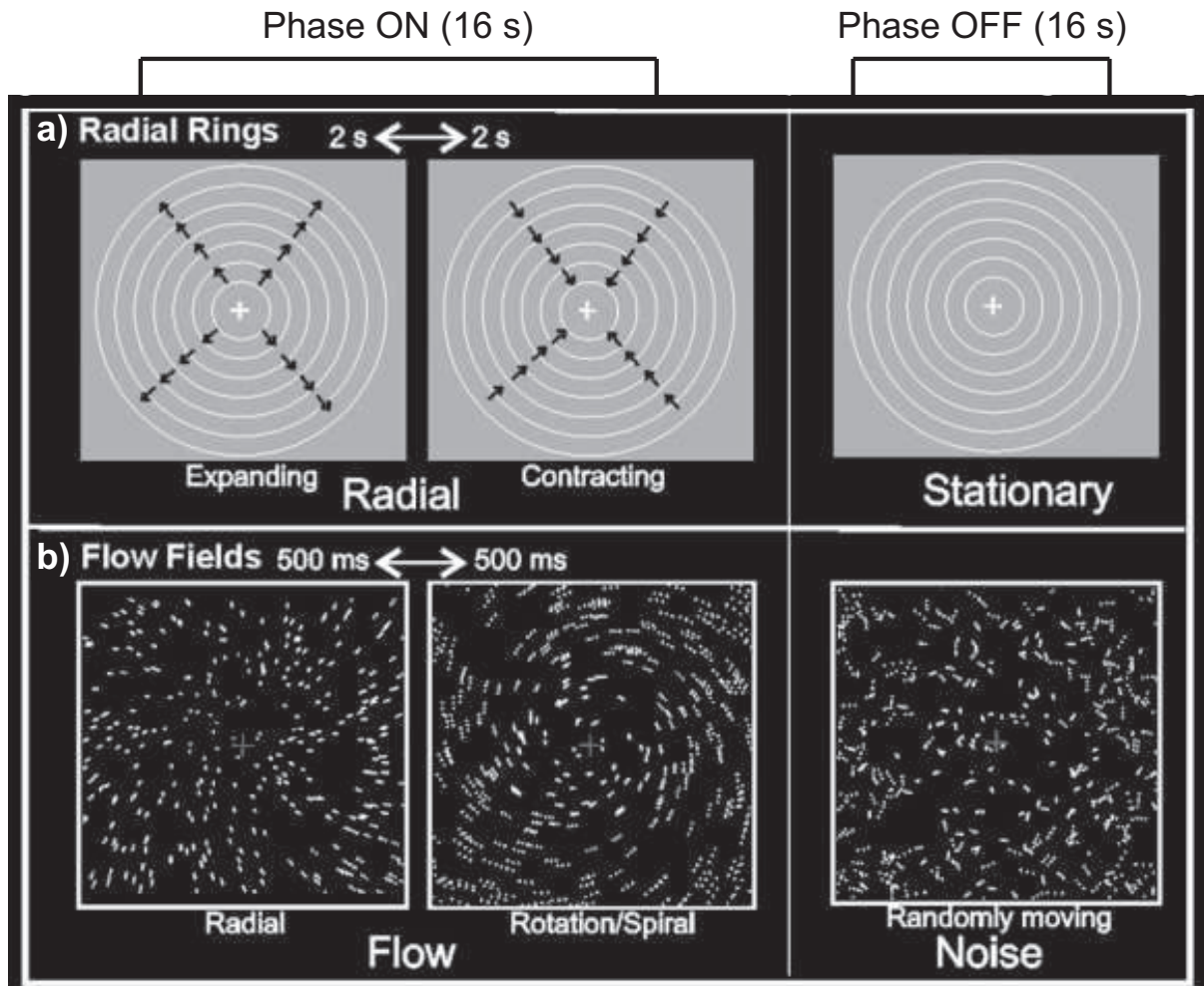
et semblent être également impliqués dans la reconnaissance des formes [Desimone and Schein, 1987]. Le cortex temporal inférieur est quant à lui largement connu pour exécuter les calculs nécessaires à la reconnaissance d'objets plus complexes [Tanaka, 1996; DiCarlo et al., 2012] tels que les visages [Perrett et al., 1991].

La voie dorsale se caractérise, quant à elle, par une projection des afférences en provenance de V1/V2 vers V3, V3A puis vers MT/V5 (MT pour aire temporale médiale) et DM/V6 (DM pour aire dorsomédiale) avant de rejoindre le cortex pariétal postérieur (PPC). L'aire MT/V5, située à la jonction occipito-parieto-temporale, semble jouer un rôle majeur dans la perception du mouvement et dans l'orientation de certains mouvements oculaires. Les aires décrites jusqu'à présent ont pour caractéristiques d'être organisées en cartes rétinotopiques et être strictement relatives à l'hémichamp visuel controlatéral. A contrario, V5/MT reçoit des informations en provenance des deux hémichamps visuels via les voies de communications interhémisphériques [Tootell et al., 1995, 1998]. De plus, en adéquation avec le fait que MT/V5 reçoive un grand nombre de connexions interhémisphériques [Clarke and Miklossy, 1990], il a été montré que, dans cette aire, la représentation de l'hémichamp visuel ipsilatéral est due au transfert de l'information visuelle du mouvement de son homologue controlatéral [ffytche et al., 2000]. En ce sens, MT/V5 est considérée comme étant une composante clé du réseau neuronal permettant la perception du mouvement [Zeki et al., 1991; Watson et al., 1993; Tootell et al., 1995; Clarke et al., 2000]. Récemment, une aire adjacente (DM/V6) située dans le sillon pariéto-occipital a été révélée chez l'humain et serait elle aussi sensible à la perception du mouvement [Pitzalis et al., 2006, 2010]. Cependant, il apparaît, que ces deux aires ont des fonctions différentes, avec MT/V5 spécialisée dans la perception de patrons de type « *radial rings* » et DM/V6 spécialisée dans la perception de patrons de type « *flowfields* » (ces différents patrons sont détaillés dans la **Figure A.8**; Pitzalis et al. [2010]). Par conséquent, cette expérimentation suggère que MT/V5 et DM/V6 fonctionnent en parallèle avec une spécialisation de MT/V5 dans l'analyse du mouvement d'objets isolés par rapport à un arrière-plan et une spécialisation de DM/V6 dans nos mouvements propres par rapport à l'environnement. Notons que ces deux aires



reçoivent également des projections directes en provenance de V1 (*e.g.* [McKeefry and Zeki \[1997\]](#); [VanRullen and Thorpe \[2001\]](#); [Vanni et al. \[2004\]](#) pour MT/V5; [Galletti et al. \[1999\]](#) pour DM/V6). De manière intéressante pour notre thématique de recherche, les populations de neurones de MT/V5 sont également impliquées dans le traitement de l'information visuelle spécifiquement reliée aux mouvements de la main [[Tankus and Fried, 2012](#)]. Par ailleurs, le PPC est, lui aussi, un important nœud pour l'intégration des informations visuo-motrices (voir **Chapitre II.1**; [Mountcastle et al. \[1975\]](#); [Andersen \[1987\]](#)) et est impliqué dans le traitement des informations visuo-spatiales (*e.g.* [Kravitz et al. \[2011\]](#)) qui contribue notamment à la définition du but visuel des mouvements à exécuter [[Rozzi et al., 2008](#)]. Par exemple, il a été démontré que des patients souffrant d'une lésion au niveau du PPC montraient des troubles du contrôle des mouvements manuels [[Pisella and Mattingley, 2004](#); [McIntosh et al., 2011](#); [Mutha et al., 2011](#)].

Notons finalement que bien qu'elles soient organisées de façon rétinotopique, les cartes adjacentes à V1 présentent des champs récepteurs de plus en plus « grossiers » à mesure que l'on s'éloigne de V1. Par conséquent, chez le primate non-humain, alors que la capacité de discrimination des aires codant pour la fovéa dans V1 est d'environ 0.1 à 0.5 degrés d'angle visuel, elle est typiquement de 0.5-1 degrés dans V2, de 1-4 degrés dans V4 et de 25 degrés ou plus dans IT [[Desimone and Schein, 1987](#)]. Ce dernier constat plaide en faveur d'une organisation des voies visuelles permettant des traitements de plus en plus élaborés et intégrés à mesure que l'on s'éloigne de l'entrée visuelle primaire au niveau du cortex strié.



**Figure A.8 : MT/V5 et DM/V6 pour une perception du mouvement.** Stimuli utilisés pour distinguer précisément les fonctions spécifiques des aires MT/V5 et DM/V6, toutes deux spécialisées dans la perception du mouvement. (a) *Radial rings*. Les deux panneaux de la phase *ON* montrent les deux directions du mouvement radial (vers l'intérieur ou vers l'extérieur) qui alternent toutes les deux secondes. Les activations provoquées par cette phase *ON* sur MT/V5 et DM/V6 sont comparées à la phase *OFF* dans laquelle les cercles sont stationnaires. (b) *Flow fields*. Les deux panneaux de la phase *ON* montrent les deux types de mouvements « cohérents » (mouvement radial et mouvement en spirale rotative) qui alternent toutes les 500 ms. Les activations provoquées par cette phase *ON* sont comparées à la phase *OFF* qui correspond à un mouvement aléatoire de chacun des points. Tiré de [Pitzalis et al. \[2010\]](#)

#### I.2.4. Projections rétroactives et connexions cortico-corticales : nuances sur la vision sérielle et hiérarchique

La circulation de l'information visuelle, depuis la rétine jusqu'aux aires motrices et cognitives, contient une série d'étapes de transformations impliquant un grand nombre d'aires corticales et sous-corticales. L'idée princeps développée par [Van Essen \[1979\]](#) était que ces traitements visuels seraient de plus en plus spécialisés à mesure de la progression

de l'information visuelle en provenance de V1 vers les aires intégratives extra-striées. Cette vision sérielle et segmentée a sans aucun doute été largement influencée par le fait que la compréhension et la description du système visuel aient elles-mêmes suivi un chemin sériel (*i.e.* d'abord la rétine puis le cortex visuel primaire et enfin les aires visuelles extrastriées). Cependant, bien que le cheminement de l'information visuelle que nous venons d'exposer laisse à penser qu'il s'agisse d'une organisation hiérarchique et sérielle, plusieurs études ont montré que chaque niveau de traitement reçoit davantage de projections rétroactives (« *feedback* ») de la part des niveaux hiérarchiques supérieurs qu'il n'y envoie de projections proactives (« *feedforward* » ; [Lamme and Roelfsema \[2000\]](#); [Bullier \[2001\]](#); [Bullier et al. \[2001\]](#); [de Lafuente and Romo \[2005\]](#); [Supèr and Lamme \[2007\]](#); [Macknik and Martinez-Conde \[2009\]](#)). Par ailleurs, les différentes aires sont largement inter-connectées avec un nombre de connexions cortico-corticales, dont la majorité seraient réciproques, qui est estimé à plus de 200 entre les différentes régions du système visuel [[Felleman and Van Essen, 1991](#)]. De même, les structures corticales telles que le CGL, longtemps considéré comme un simple relais thalamique de l'information visuelle entre la rétine et le cortex, reçoit près de 80% d'entrées de connexions rétroactives en provenance du cortex visuel. Cela induit la possibilité que les connexions cortico-thalamiques puissent modifier activement la transmission de l'information visuelle en fonction, par exemple, de la correspondance entre l'activité corticale rétroactive et le signal rétinien afférent [[Varela and Singer, 1987](#); [Gove et al., 1995](#)]. Ces projections rétroactives et ces interconnexions permettent de dépasser la vision obsolète d'une ségrégation stricte des aires visuelles indépendantes.

### **I.3. La voie rétino-tectale**

Les 10 à 20% restant des axones provenant des fibres du nerf optique rejoignent le toit du mésencéphale, pour terminer dans une paire de noyaux : les Colliculi Supérieurs (CS). Le nom de rétino-tectale qui a été donné à cette voie visuelle s'explique par le fait que les CS sont l'équivalent de ce qui est appelé le tectum optique chez les vertébrés. Le CS est constitué de sept couches anatomiquement distinctes organisées en cartes qui

s'étendent sur les axes rostro-caudal et médio-latéral. Ces sept couches sont traditionnellement regroupées en deux régions fonctionnelles [Sprague, 1975; Edwards, 1980]. Les couches les plus superficielles (CSs) reçoivent des projections de la rétine, de V1, ainsi que de plusieurs aires extra-striées (*e.g.* V2, V3, V4) et sont donc uniquement concernées par le traitement visuel de l'information [Goldberg and Wurtz, 1972]. Les couches plus profondes, appelées couches intermédiaires (CSi), reçoivent quant à elle des afférences du cortex pariétal et du cortex frontal et semblent avoir un rôle important dans les processus moteurs et cognitifs de plus haut niveau [Wurtz and Goldberg, 1971; Robinson, 1972; Sparks, 1978]. La description précise de cette structure neuronale et de son rôle majeur dans l'oculomotricité trouveront mieux leurs places au sein du **Chapitre II.3.2**, lorsque nous évoquerons les transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité de l'œil.

## Chapitre II / Les transformations visuo-motrices

Interagir avec les objets de notre environnement tient une place primordiale dans notre comportement quotidien. Des tâches telles que reconnaître, atteindre ou attraper une cible, bien qu'en apparence très simples, sont sous-tendues par des traitements neuronaux complexes. Ce type de mouvements impliquant une entrée visuelle (*i.e.* position de la cible à atteindre) nécessaire à la programmation efficace de la sortie motrice sont dits *exogènes*, par opposition aux mouvements *endogènes*, qui eux, sont générés de façon interne sans association avec un stimulus externe. Après avoir identifié, dans le **Chapitre I**, les différentes voies permettant d'acheminer l'information visuelle depuis la rétine vers la multitude d'aires corticales permettant de coder ce signal sensoriel, nous allons désormais nous poser la question de l'élaboration de l'encodage de l'information rétinienne dans un cadre de référence adapté au contrôle de l'action.

Afin d'adopter le comportement adéquat à la situation proposée, notre SNC doit mettre en action toute une chaîne d'interactions et de transferts d'informations depuis les systèmes dits sensoriels (permettant d'acheminer les informations ; voie afférente) vers les systèmes dits moteurs, capables de déclencher le mouvement pour interagir avec l'environnement (voie efférente). Cet ensemble de transformations est appelé « *transformations sensori-motrices* ». Ces transformations sont dépendantes de l'effecteur, non seulement par rapport aux neurones moteurs commandant le mouvement, mais aussi par rapport à la représentation nécessaire à la programmation du mouvement (*i.e.* les cibles sensorielles doivent être exprimées dans un référentiel lié à la configuration de l'effecteur). Dans ce chapitre, nous nous intéresserons uniquement à la transformation des informations en provenance du système visuel et nous discuterons donc de « *transformations visuo-motrices* ». Dans le cadre de ces mouvements visuo-guidés, nous distinguerons les systèmes manuo-moteur et oculomoteur qui, on le comprend aisément, tirent leurs noms de l'effecteur réalisant la sortie motrice. Ces deux systèmes impliquent une similarité des éléments constitutifs (synapses, neurones, réseaux de neurones) ainsi qu'une similitude des problèmes à résoudre (transformations visuo-motrices et calibration de ces transformations).

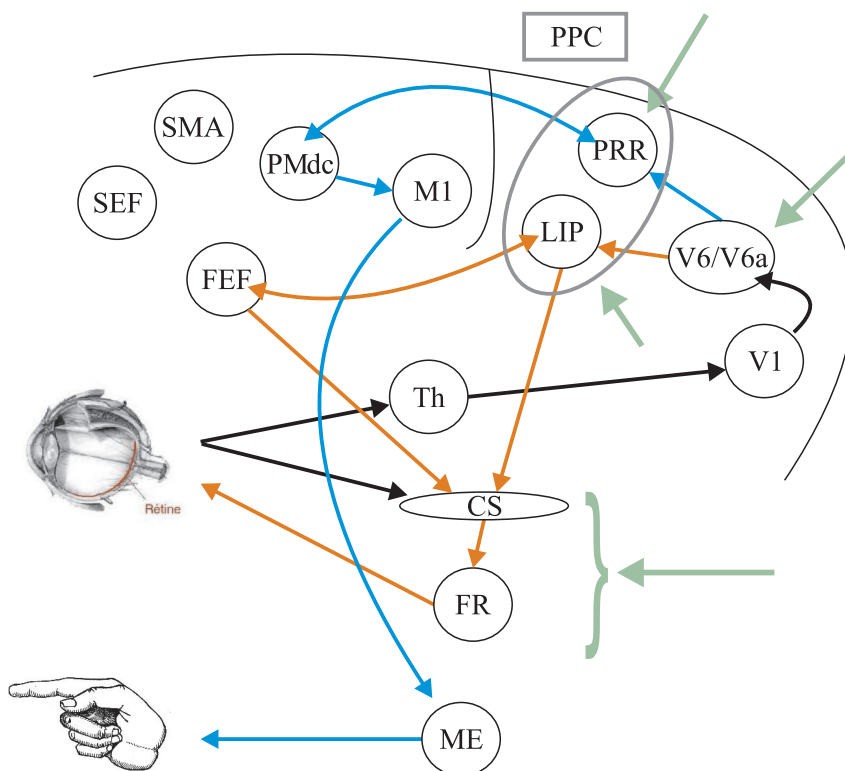
Cependant, étant donné les fonctions différentes de ces deux systèmes (orientation et préhension/manipulation) ainsi que les structures neuronales différentes sous-tendant la génération motrice de chacun des deux effecteurs, chaque système présente ses spécificités.

Dans un premier temps, nous détaillerons les processus communs des systèmes manuo- et oculo- moteurs afin de mieux circonscrire le fonctionnement général des transformations visuo-motrices (**Chapitre II.1**). Par la suite, nous distinguerons ces deux systèmes en nous focalisant sur les spécificités du système manuo-moteur (**Chapitre II.2**) puis du système oculomoteur (**Chapitre II.3**). Enfin, nous porterons une attention toute particulière au transfert interhémisphérique, qui est un mécanisme fondamental des transformations visuo-motrices, puisque c'est de par son intermédiaire que nous sommes, par exemple, capables d'effectuer des mouvements de la main droite, initiés par l'hémisphère gauche, en réaction à des stimuli visuels présentés dans l'hémichamp visuel gauche, qui sont eux traités par l'hémisphère droit (**Chapitre II.4**).

## II.1. Généralités et similitudes des transformations visuo-motrices

Comme décrit dans le **Chapitre I**, l'information visuelle nécessaire à la réalisation d'un mouvement visuellement guidé est, au départ, codée dans un référentiel rétinien (codage par rapport à la fovéa dans les aires visuelles primaires comme dans un grand nombre d'aires extra-striées). Par ailleurs, il a été clairement démontré que dans l'aire motrice primaire (M1), qui constitue, dans le cadre des mouvements volontaires, la principale sortie du cortex vers les effecteurs, les signaux ne sont pas organisés selon un référentiel rétinien [Fu et al., 1993; Riehle and Requin, 1995; Mushiake et al., 1997; Crammond and Kalaska, 2000]. Par l'intermédiaire de travaux de cartographie réalisés chez des patients épileptiques, Penfield and Bordley [1937] ont montré que chaque partie de M1 représente un territoire corporel propre : une stimulation électrique d'une partie de M1 provoque un mouvement de la partie du corps correspondante. Ainsi, il apparaît que, pour les mouvements manuels visuellement guidés, le SNC soit en charge de réaliser des changements de

repères pour obtenir un signal de position de la cible dans un repère centré sur l'effecteur avant que ce signal (codage spatial) puisse être transformé en commandes motrices pour les muscles à mobiliser (codage temporel : durée et fréquence de décharge) [Soechting and Flanders, 1992; Desmurget et al., 1998; Burnod et al., 1999; Crawford et al., 2004]. Cette transformation du cadre de référence rétinien en commandes musculaires repose sur l'implication de plusieurs aires constituant le circuit visuo-moteur, présenté schématiquement par la **Figure A.9**. Le « réseau bleu » de la **Figure A.9** représente schématiquement les structures cérébrales et voies impliquées dans ces transformations visuo-motrices pour une motricité de la main. Les transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité de l'œil ne nécessitent pas un changement de repères de la position de la cible initialement codée dans un référentiel rétinien. Les transformations requises reviennent donc à transformer le signal spatial de la position de la cible par rapport à la fovéa en commandes musculaires. Le « réseau orange » de la **Figure A.9** représente schématiquement les structures cérébrales et voies impliquées dans ces transformations.



**Figure A.9 : Représentation schématique des circuits visuo-moteurs étudiés.** Les flèches noires montrent les afférences visuelles depuis la rétine jusqu'au cortex visuel primaire. Les flèches bleues et orange représentent les circuits impliqués dans les transformations visuo-motrices ayant pour finalité un mouvement de la main ou de l'œil, respectivement. Le cercle gris représente le cortex pariétal postérieur (PPC). Pour des raisons de simplicité, le cervelet n'est pas représenté mais ses niveaux d'intervention sont matérialisés par les flèches vertes. Voir la « Liste des abréviations ».



Afin que les transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité de la main ou de l'œil soient efficaces, un alignement correct des représentations sensorielles et motrices est nécessaire. Tel est le cas lorsque l'encodage des emplacements respectifs de la cible et celui du but du mouvement coïncident. Afin d'obtenir une solution correcte, le réseau neuronal mis en cause doit donc combiner l'entrée sensorielle de l'emplacement de la cible avec une seconde entrée relative à la position du bras ou des yeux [Bullock et al., 1993; Salinas and Abbott, 1995]. Bien que le doute subsiste sur la nature exacte des mécanismes de la transformation des informations codées dans les référentiels sensoriels en signaux interprétables en commandes motrices pour les effecteurs [Sparks, 1986; Flanders et al., 1992; Andersen et al., 1993; Pouget and Snyder, 2000; Wurtz et al., 2001; Kakei et al., 2003; Smith and Crawford, 2005; Crawford et al., 2011], il est évident que ces mécanismes reposent sur l'intégration d'informations multimodales. Compte tenu de la réciprocité des connexions cortico-corticales (voir **Chapitre I.2.4**), la programmation des commandes motrices dans le cadre des transformations visuo-motrices s'apparente à un recrutement simultané de populations de neurones partageant les mêmes propriétés dans différentes aires corticales, plutôt qu'à un mécanisme sériel [Burnod et al., 1999]. Les résultats issus de la neurophysiologie indiquent que ces différentes populations de neurones peuvent s'apparenter à des nœuds de calcul, réciproquement inter-connectés, qui sont distribués sur un large réseau à travers les aires pariétales et frontales (voir Wise et al. [1997] et Caminiti et al. [1998] pour revues). En ce sens, ce réseau, appelé réseau pariéto-frontal, du fait de ses larges ramifications entre les cortex pariétaux et frontaux, peut alors être vu comme un « *réseau de réseaux* », dans lequel chaque nœud représente une population de neurones qui peut effectuer une opération différente [Burnod et al., 1999].

La réalisation d'un geste visuellement guidé nécessite la parfaite coordination entre les aires pariétales, notamment le cortex pariétal postérieur (PPC; Fogassi and Luppino [2005]; Culham et al. [2006]) et frontales telles que le cortex prémoteur [Picard and Strick, 2001; Chouinard and Paus, 2006]. Plus spécifiquement, l'abondance de travaux



électrophysiologiques menés sur le cortex pariétal de singes éveillés a révélé l'existence de régions distinctes à l'intérieur et autour du sillon intra-pariétal qui pourraient être responsables des interfaces sensori-motrices, chacune étant sélectivement ou de façon prédominante connectée à un système qui est spécifique à l'effecteur [Wurtz et al., 1982; Duhamel et al., 1992; Andersen et al., 1997; Gottlieb et al., 1998; Snyder et al., 1998; Colby and Goldberg, 1999; Batista and Andersen, 2001; Quian Quiroga et al., 2006]. Notamment, l'aire intra-pariétale latérale (LIP) a été essentiellement associée aux réponses visuelles et à la planification et l'exécution des mouvements oculaires [Snyder et al., 1997; Ben Hamed et al., 2001]. Une région plus médiale de l'aire intra-pariétale (MIP; plus généralement appelée PRR pour « *parietal reach region* ») jouerait un rôle primordial dans les mouvements de pointage et d'atteinte manuelle [Johnson et al., 1996; Kalaska et al., 1997; Cohen et al., 2002]. De manière intéressante quant à la compréhension du rôle fonctionnel du réseau pariéto-frontal, il apparaît que la connectivité anatomique de ces différentes régions de l'aire intra-pariétale avec différentes régions des aires frontales reflète la spécificité de leurs fonctions. En effet, LIP est essentiellement connectée avec les régions dorsales du cortex prémoteur (PMd) impliquées dans le contrôle des mouvements oculaires, tandis que PRR projette sur les régions dorso-caudales (PMdc) et ventro-caudales (PMvc) du cortex prémoteur qui sont respectivement impliquées dans le contrôle des mouvements du bras et de la main [Jones and Powell, 1970; Wise et al., 1997; Luppino et al., 1999; Tanné-Gariépy et al., 2002]. De plus, ces aires prémotrices répondent à des entrées sensorielles similaires à celles auxquelles répondent les aires pariétales avec lesquelles elles sont connectées [Matelli and Luppino, 2001]. Dans la même ligne argumentaire, il a été montré que les neurones de LIP projettent également sur les champs oculomoteurs frontaux (FEF pour « *frontal eye fields* »; Ferraina et al. [2000, 2002]) et sur les couches intermédiaires du colliculus supérieur (CSi; Gnadt and Beyer [1998]; Ferraina et al. [2002]) qui sont connus pour constituer deux nœuds importants du réseau permettant le contrôle des mouvements saccadiques des yeux.

Certains travaux ont également souligné que cette séparation entre réseaux impliqués dans les transformations visuo-motrices pour une motricité manuelle ou oculaire n'était pas si stricte. Par exemple, il apparaît que certaines régions, pourtant assignées à un réseau spécifique à l'effecteur (*i.e.* la main ou l'œil), répondent également lors de la mise en action des transformations visuo-motrices impliquant l'effecteur non spécialisé [Snyder et al., 1997; Boussaoud et al., 1998; Fujii et al., 2000; Calton et al., 2002; Lawrence and Snyder, 2006; Oristaglio et al., 2006; Thura et al., 2008]. Notamment, LIP et PRR ne sont finalement pas entièrement spécifiques à un effecteur : les neurones de LIP répondent durant la planification des saccades mais également lors de la planification des mouvements d'atteinte tandis que les neurones de PRR répondent également lors des mouvements oculaires [Andersen and Cui, 2009]. La spécialisation fonctionnelle de ces aires est donc relative plutôt qu'absolue. Par ailleurs, les expérimentations menées en IRMf chez l'humain, qui étudient des populations neuronales plus larges comparées à celles étudiées chez le singe, ont également montré que l'idée d'une spécialisation de certaines aires à un effecteur en particulier dans le réseau pariéto-frontal était limitée [Medendorp et al., 2005; Connolly et al., 2007; Hagler et al., 2007; Levy et al., 2007]. Les travaux de neuro-imagerie de Medendorp et al. [2003, 2005] ont notamment permis de localiser une région bilatérale du PPC, appelée sillon intrapariétal rétinotopique (retIPS), qui montre une représentation topographique contralatérale, à la fois des cibles des saccades et des cibles des mouvements de pointage, et qui est capable de mettre à jour l'information dans des coordonnées centrées sur l'œil à chaque fois que ceux-ci bougent. De plus, il apparaît que l'adaptation de l'amplitude de saccades volontaires, induite par l'utilisation d'un paradigme de double saut, est transférable aux mouvements de pointages manuels [Cotti et al., 2007, 2009]. Ce transfert de l'adaptation d'un système à l'autre constitue une preuve supplémentaire que certaines aires du réseau pariéto-frontal ne sont pas spécifiques à un seul effecteur.

D'un point de vue plus spéculatif, on pourrait ajouter que dans une machinerie aussi efficace que le cerveau humain, qui cherche à minimiser l'énergie métabolique

nécessaire à chaque action [Scholz and Schöner, 1999], il eut été étonnant de posséder plusieurs voies totalement indépendantes tandis que le codage des actions est relativement semblable et que seule la finalité (*i.e.* l'effecteur) constitue la différence majoritaire. Bien que les mouvements oculaires et manuels engagent des muscles différents et que ceux-ci requièrent donc des commandes neuronales dissociées au niveau de l'activation musculaire, il est moins évident de savoir à quel degré le circuit pariéto-frontal impliqué dans la planification et la sélection des mouvements oculaires est différent de celui impliqué dans les mouvements manuels [Colby and Goldberg, 1999; Andersen and Buneo, 2002; Levy et al., 2007].

Une étude de Beurze et al. [2009], menée en IRMf chez l'humain, a apporté un premier élément de réponse à cette interrogation en comparant les activations corticales induites durant la planification, soit d'un mouvement d'atteinte manuelle soit d'une saccade oculaire. Ces auteurs ont pointé du doigt la nécessité de mettre en place une expérimentation permettant de manipuler de manière distincte la sélection de l'effecteur et le traitement du but de la tâche. Pour ce faire, ils ont mis en place un paradigme comprenant deux étapes d'instruction décalées dans le temps : une instruction, liée à l'effecteur, indiquait si le mouvement devait être effectué avec les yeux ou avec la main tandis que l'autre, dispensée 3 à 5 secondes plus tard, indiquait la localisation de la cible à atteindre (à gauche ou à droite du point de fixation). L'ordre de présentation de ces deux instructions était randomisé. Deux à six secondes après que les deux informations eurent été données, un signal visuel apparaissait, indiquant que le mouvement pouvait être initié. Les enregistrements IRMf étaient effectués durant cette période de planification du mouvement. Lorsque l'information liée à l'effecteur était présentée en premier et que l'information concernant la cible à atteindre restait inconnue, un large réseau pariéto-frontal était recruté, et ce quel que soit l'effecteur impliqué dans la tâche. A contrario, lorsque l'information concernant le but spatial était présentée en premier et que l'effecteur à mobiliser n'était pas spécifié, l'activation de ce même réseau pariéto-frontal montrait un recrutement dépendant de la localisation de la cible à

atteindre. Par conséquent, durant la première phase des transformations visuo-motrices, les buts spatiaux apparaissent être traités par des processus cérébraux distincts tandis que la sélection entre mouvement oculaire et manuel (*i.e.* spécificité liée à l'effecteur) n'est pas dissociée. Lors de la seconde phase des transformations visuo-motrices, lorsque le but spatial et l'effecteur à mobiliser étaient tous les deux connus, un large chevauchement des circuits neuronaux impliqués dans la planification des mouvements oculaires et manuels, ainsi que plusieurs aires montrant une préférence marquée pour un effecteur ont été observés. Au-delà du fait que cette expérimentation renforce les précédents travaux ayant montré que la séparation entre les aires essentiellement dévolues à la motricité de l'œil (LIP; FEF) ou à la motricité manuelle (PRR; PMdc) n'était pas si tranchée, elle nous renseigne également sur le degré de spécificité lié à l'effecteur des aires corticales du réseau pariéto-frontal. Ainsi, il apparaît que le degré de spécificité lié à l'effecteur est limité dans beaucoup d'aires corticales et transite graduellement d'une préférence pour les saccades oculaires (*i.e.* motricité de l'œil) vers les mouvements d'atteinte manuelle en suivant la hiérarchie des aires dans les cortex occipitaux, pariétaux et frontaux (voir également [Levy et al. \[2007\]](#)). Dans cette même ligne argumentaire, une autre étude IRMf a mis en évidence l'existence d'un gradient au sein du PPC, avec des activations visuelles supérieures pour les saccades dans les lobes occipitaux et les parties postérieures du PPC, des réponses équivalentes entre saccades oculaires et atteinte manuelle dans le PRR, et dans le lobe pariétal supérieur (SPL) et finalement uniquement des réponses à l'atteinte manuelle dans l'aire intra-pariétale antérieure (AIP; [Filimon et al. \[2009\]](#); [Filimon \[2010\]](#)). En accord avec l'idée soulevée par [Andersen and Buneo \[2002\]](#), l'ensemble de ces résultats soutient donc l'idée selon laquelle la planification des actions de différents effecteurs prend place dans un cadre de référence commun (voir également [Beurze et al. \[2006\]](#)).

Notons que la grande majorité de ces expérimentations étaient basées sur des mouvements d'atteinte manuelle. Cependant, dans le cadre de nos travaux, il est important de rappeler que même les mouvements les plus simples (*e.g.* flexion-extension de l'index) entraînent l'activation des réseaux que nous venons de détailler. En effet, il a

été montré que des mouvements tels que la flexion et l'extension des doigts activent des pans substantiels des aires pariétales postérieures et frontales, en plus des aires somato-sensorielles primaires évidemment impliquées [Fink et al., 1997; Filimon, 2010].

## II.2. Spécificités du système manuo-moteur

### II.2.1. L'aire motrice primaire

Comme nous venons de l'évoquer, la délimitation du partage des processus neuronaux impliqués dans les transformations visuo-motrices pour une motricité de la main ou de l'œil est aujourd'hui encore imprécise. Cependant, certaines aires corticales sont clairement dévolues soit à la motricité manuelle soit à la motricité oculaire. Par exemple, dans le cadre des expérimentations précédemment décrites [Beurze et al., 2009; Filimon et al., 2009], l'aire motrice primaire (aussi appelée M1 ou aire de Brodmann (BA) 4) et l'aire motrice supplémentaire (SMA qui est en charge, en collaboration avec le cortex pré-moteur, de planifier le mouvement avant d'acheminer ces informations vers M1) montrent une dominance extrêmement marquée pour les mouvements d'atteinte manuelle comparés aux mouvements oculaires.

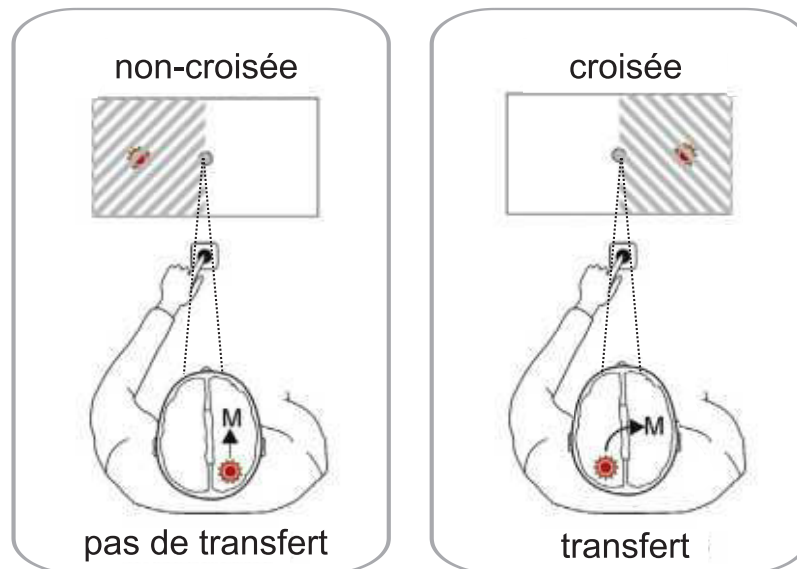
Ces résultats étaient fortement prévisibles puisque M1, située dans le gyrus pré-central et le lobule paracentral, constitue la principale sortie motrice du cortex humain dans le cadre de mouvements déclenchés volontairement. Les axones des neurones issus de M1 projettent sur la moelle épinière (ME) et le tronc cérébral (TC) par l'intermédiaire de neurones pyramidaux situés dans la couche V du cortex, afin de former respectivement, les faisceaux corticospinaux (projections vers la ME) et corticobulbaires (projections vers le TC). Au cours de son trajet vers la ME, à l'extrémité caudale du bulbe rachidien, 90% des fibres du faisceau corticospinal décussent. Cette étape de décussation des fibres corticospinales constitue l'explication neurophysiologique de la gestion majoritairement controlatérale des effecteurs (*i.e.* les mouvements de l'hémicorps gauche sont gérés en grande majorité par l'hémisphère droit et vice versa ; *e.g.* Gazzaniga [2000]).

### II.2.2. Le Paradigme de Poffenberger

L'étude comportementale de la production de mouvements manuels en réponse à des stimuli visuels présente un grand intérêt pour la compréhension globale des processus visuo-moteurs. Commençons par rappeler trois grandes caractéristiques du système visuo-moteur. Premièrement, chaque hémisphère traite l'information visuelle en provenance de l'hémichamp visuel controlatéral (**Chapitre I.1.1**). Deuxièmement, chaque hémisphère contrôle les mouvements de la main controlatérale (**Chapitre II.2.1**). Troisièmement, chaque main est en mesure de répondre, aussi bien pour un stimulus présenté dans le champ visuel gauche (CVG) que dans le champ visuel droit (CVD; *i.e.* processus de transfert interhémisphérique; voir **Chapitre II.4**). Etant donné ces trois caractéristiques, nous sommes en mesure d'obtenir une information utile et fiable concernant le contrôle des mouvements manuels visuo-guidés en contrastant les différentes combinaisons possibles entre les hémichamps visuels stimulés et les mains utilisées pour répondre. Par la possibilité d'enregistrer des TRs simples en réponse à des cibles latéralisées, le paradigme de Poffenberger ([Poffenberger \[1912\]](#); **Figure A.10**) offre un outil de choix pour étudier les transformations visuo-motrices. De façon très schématique, le principe général de ce paradigme consiste à stimuler électivement un hémisphère et à demander ensuite une réponse soit au même hémisphère soit à l'autre. Les participants ont pour consigne de fixer un point central et de répondre le plus rapidement possible à l'apparition de ce flash latéralisé en appuyant sur un bouton placé dans l'axe sagittal de leur corps, alternativement avec la main droite ou la main gauche. Ce paradigme permet ainsi d'obtenir les TRs dans quatre conditions expérimentales : réponses de la main gauche ou de la main droite en réaction à des cibles présentées soit dans le CVG soit dans le CVD.

Du fait de la nature croisée des systèmes visuel (**Chapitre I.1.1**) et moteur (**Chapitre II.2.1**), lorsque la stimulation visuelle et la main utilisée pour répondre sont placées du même côté (appelée condition non-croisée), le traitement de l'entrée sensorielle et l'organisation de la réponse motrice se déroulent au sein du même hémisphère. A contrario, lorsque la stimulation visuelle et la main utilisée pour répondre sont controlaté-

rales (appelée condition croisée), un transfert interhémisphérique depuis l'hémisphère en charge du traitement de l'entrée sensorielle vers l'hémisphère qui déclenchera la réponse motrice est nécessaire [Braun, 1992; Corballis, 2002]. La comparaison entre les TRs obtenus dans les conditions croisée et non-croisée (CUD pour « *Crossed-Uncrossed Difference* » dans son terme anglais) est alors utilisée pour refléter le surplus temporel dû au transfert interhémisphérique de l'information dans la condition croisée [Savazzi et al., 2007]. Par conséquent, ce paradigme présente l'avantage de donner une estimation comportementale du temps requis par le transfert interhémisphérique des informations sensori-motrices en contrastant les différentes conditions expérimentales (voir **Chapitre II.4** sur le transfert interhémisphérique).



**Figure A.10 : Illustration du paradigme de Poffenberger.** Les participants ont pour consigne de répondre le plus rapidement possible à l'apparition d'un flash latéralisé (*i.e.* champ visuel gauche ou champ visuel droit), soit avec l'index droit soit avec l'index gauche. Lorsque la cible et la main utilisée pour répondre sont ipsilatérales (panneau de gauche) le traitement de l'information visuelle et la planification de la réponse motrice sont effectués au sein du même hémisphère. Lorsque la cible et la main utilisée pour répondre sont controlatérales (panneau de droite), un temps de transfert interhémisphérique supplémentaire est requis.

### II.2.3. Résultats classiquement obtenus

Dans un paradigme de Poffenberger, en moyennant les TRs obtenus pour les deux mains de réponse, nous pourrions nous attendre à ce que les TRs en réponse aux cibles présentées dans le CVG ou dans le CVD soient équivalents (voir **Figure 1a** de l'**article I**).

Cependant, les résultats issus de la méta-analyse de [Marzi et al. \[1991\]](#) qui regroupe 16 études ayant utilisé un paradigme de Poffenberger montrent que les TRs en réponse à des cibles présentées dans le CVG sont plus rapides comparés aux TRs obtenus suite à la présentation de cibles dans le CVD (effet significatif pour 11 des 16 études analysées; voir **Figure 1b** de l'**article I**). De plus, dans 13 de ces 16 études, la comparaison entre les deux conditions croisées a montré que la condition réponse de la main droite (MD) en réaction à des cibles présentées dans le CVG (MD-CVG) menait à des TRs significativement plus rapides que la condition réponse de la main gauche (MG) à des cibles présentées dans le CVD (MG-CVD). Puisque cet avantage temporel pour le CVG, mis en évidence par la comparaison des deux conditions croisées (*i.e.* MD-CVG et MG-CVD), était absent lors de la comparaison des deux conditions non-croisées, les auteurs ont conclu que les résultats de cette méta-analyse étaient le reflet d'un transfert interhémisphérique plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite. Nous verrons que ce postulat d'une asymétrie dans le transfert interhémisphérique revêtira une grande importance dans notre travail expérimental et sera développé plus avant dans le **Chapitre II.4.2**.

### II.3. Spécificités du système oculo-moteur

Comme évoqué ci-avant (**Chapitre II.1**), bien qu'il y ait un chevauchement entre les circuits neuronaux impliqués dans les transformations visuo-motrices pour une motricité manuelle ou oculaire, il semblerait que les aires LIP et FEF présentent tout de même un gradient de spécificité important à l'effecteur œil. D'un point de vue neuro-anatomique, FEF est relié aux centres prémoteurs des mouvements oculaires de la formation réticulée (FR) dans le TC de façon directe et indirecte. La voie indirecte met en jeu le CS et est considérée comme étant la plus utilisée par le système saccadique [[Hanes and Wurtz, 2001](#)]. Par conséquent, après avoir détaillé les muscles et les noyaux prémoteurs du TC initiateurs des mouvements oculaires, nous nous intéresserons au CS qui représente une structure centrale de l'oculomotricité. Puis nous détaillerons les paradigmes de déviation saccadique qui représentent des paramètres à mesurer particulièrement pertinents dans le cadre de l'étude des transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité de l'œil.



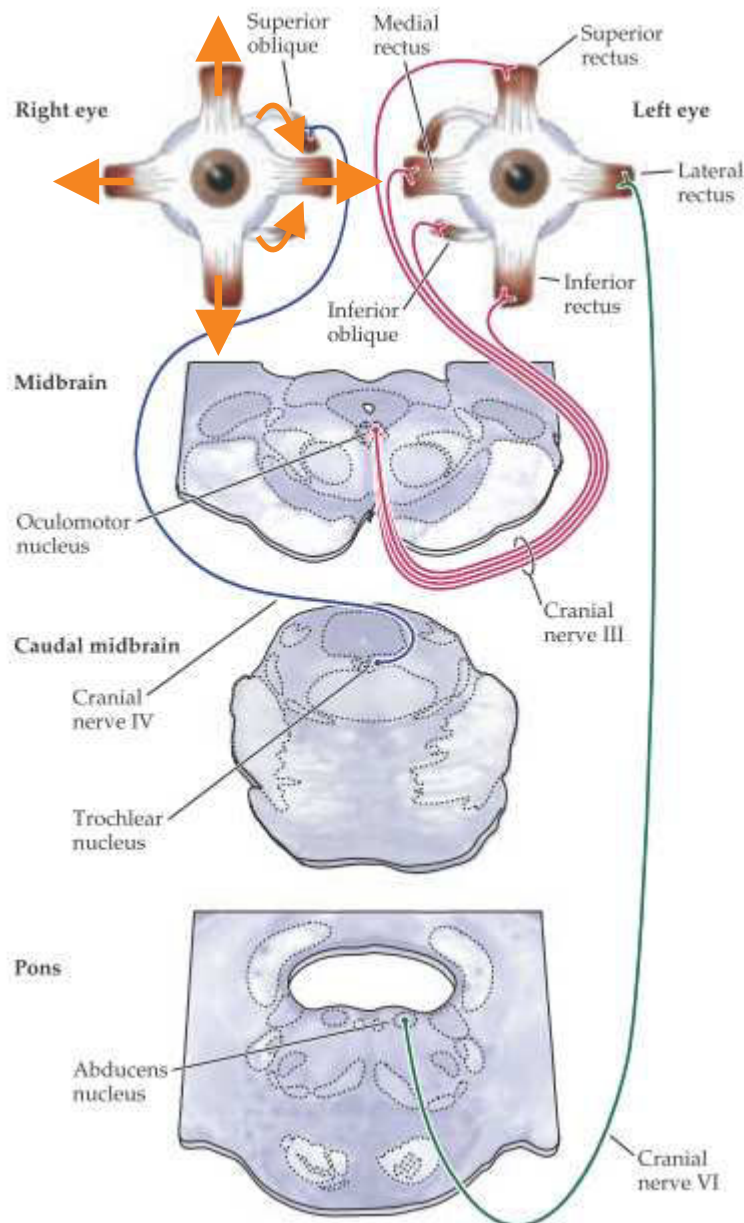
Enfin, nous discuterons les mécanismes neuronaux communs au contrôle des mouvements oculaires et à l'attention visuo-spatiale.

### II.3.1. Saccades : appareil musculaire et générateurs du tronc cérébral

En raison des limitations liées à l'acuité visuelle, il est nécessaire de déplacer la fovéa (zone ayant la meilleure acuité visuelle) sur les parties d'une scène visuelle porteuses des informations les plus pertinentes pour la tâche en cours. Afin d'y parvenir, nous réalisons quotidiennement un nombre incalculable de mouvements rapides des yeux (environ 3 par seconde), appelés saccades oculaires. Dans ce chapitre, nous allons détailler l'appareil musculaire permettant ces mouvements ainsi que les noyaux prémoteurs le contrôlant.

- **Les muscles extra-oculaires**

L'orientation de chaque globe oculaire est contrôlée par trois paires de muscles extra-oculaires (**Figure A.11**), chaque paire constituant un couple « *agoniste-antagoniste* ». De manière simple, les mouvements purement horizontaux, c'est à dire en rotation par rapport à un axe vertical, sont assurés par les muscles *droit interne* (« *medial rectus* ») et *droit externe* (« *lateral rectus* ») qui permettent respectivement les mouvements d'adduction (rapprochement des globes oculaires vers le nez) et d'abduction (rapprochement des globes oculaires vers les tempes). La gestion des mouvements verticaux est légèrement plus complexe et implique l'action coordonnée des muscles *droit supérieur* (« *superior rectus* ») et *petit oblique* (« *inferior oblique* ») et des muscles *droit inférieur* (« *inferior rectus* ») et *grand oblique* (« *superior oblique* ») afin de permettre respectivement l'élévation et l'abaissement des globes oculaires. Enfin, l'interaction entre les muscles *grand oblique* et *petit oblique* permet les mouvements de torsion.



**Figure A.11 : Les muscles extra-oculaires et leurs innervations.** Les mouvements oculaires sont gérés par trois paires de muscles extra-oculaires qui fonctionnent en couple « *agoniste-antagoniste* ». Les flèches orange placées sur l'œil droit montrent les mouvements associés à la contraction de chacun de ces muscles. Les noyaux responsables de l'activation de ces muscles sont situés dans différentes parties du tronc cérébral. Adapté de Purves et al. [2004].

- **Motoneurones des muscles extra-oculaires**

Les motoneurones qui permettent l'activation des fibres motrices des muscles extra-oculaires sont regroupés dans trois noyaux du TC qui donnent naissance à trois paires de nerfs crâniens (**Figure A.11**). Les motoneurones du noyau abducens (« *abducens nucleus* » ; noyau du VI), situés au niveau de la jonction bulbo-pontique (« *pons* »)

sont à l'origine du nerf oculomoteur externe et sont responsables de l'innervation des muscles *droit externe*. Le noyau trochléaire (« *trochlear nucleus* » ; noyau du IV) est situé au niveau de la partie caudale du mésencéphale (« *caudal midbrain* ») et contrôle les muscles *grand oblique* par l'intermédiaire du nerf trochléaire (ou pathétique). Le nerf oculomoteur commun émerge, quant à lui, du noyau oculomoteur commun (noyau du III) au niveau de la partie avant du mésencéphale (« *midbrain* ») et vient contrôler les quatre autres muscles (*droit supérieur, droit inférieur, droit interne* et *petit oblique*). Cependant, bien qu'il s'agisse d'un noyau contrôlant plusieurs muscles, chacun d'entre eux reçoit son innervation d'un groupe distinct de neurones.

- **Types d'activation et générateurs saccadiques**

Lorsqu'une saccade oculaire est produite, les muscles agonistes passent par deux types d'activation. Tout d'abord, une activation phasique permet le déplacement des globes oculaires vers l'objet d'intérêt, tout en contrant les forces d'opposition dues aux forces élastiques passives exercées par les muscles antagonistes et aux forces visqueuses de frottement résultant du mouvement lui-même. Ensuite, une activation tonique permet de maintenir les globes oculaires dans leur nouvelle position, une fois la saccade effectuée. On dit alors que les motoneurones contrôlant les muscles extra-oculaires présentent une décharge de type « *impulsion-échelon* ». La décharge impulsionnelle fait référence au signal phasique et la décharge de type échelon au signal tonique. Les motoneurones, contrôlant les muscles extra-oculaires, présentent une décharge phasique proportionnelle à la durée de la saccade ainsi qu'une fréquence proportionnelle à la vitesse de celle-ci et une décharge tonique dont la fréquence est linéairement reliée à la position de l'œil et dont la durée est corrélée à la durée de fixation. Ces modulations au niveau des motoneurones sont la conséquence directe des décharges de plusieurs autres catégories de neurones, que nous ne détaillerons pas ici (e.g. voir [Keller and Heinen \[1991\]](#)). Ces autres catégories de neurones sont réparties dans plusieurs structures du TC que l'on regroupe souvent sous le terme de « *générateurs saccadiques* ». Rappelons simplement qu'il y a lieu d'effectuer une distinction entre les deux générateurs saccadiques permettant de coder la direction

de la saccade par l'activation des neurones de circuits locaux de deux centres du regard situés dans la FR : ceux permettant la gestion des mouvements oculaires horizontaux et ceux permettant la gestion des mouvements oculaires verticaux. Ainsi, les mouvements oculaires horizontaux sont permis par un jeu de coopération entre les noyaux du III et du VI, mis en place par les neurones de la FR pontique paramédiane (appelée aussi centre du contrôle horizontal du regard), tandis que les mouvements oculaires verticaux ainsi que les mouvements de torsion sont permis par les neurones de la FR mésencéphalique (appelée aussi centre du contrôle vertical du regard), et plus précisément par le noyau interstitiel du faisceau longitudinal médian. De par cette organisation, l'activation séparée des centres du regard provoque des mouvements oculaires selon un seul axe mais leur étroite collaboration produit des mouvements obliques dont les trajectoires dépendent de leur contribution relative. De manière primordiale, il a été montré que plusieurs structures, dont le CS et plusieurs aires du cortex frontal, projettent sur ces centres du regard et sont donc responsables du déclenchement et de la programmation des saccades oculaires. Une preuve directe de ces projections provient d'études ayant montré que la stimulation électrique du CS [Guillaume and Pélisson, 2001] et du FEF génèrent des saccades dirigées vers le champ visuel controlatéral à la structure stimulée [Schiller et al., 1979; Wurtz and Albano, 1980; Bruce and Goldberg, 1984, 1985].

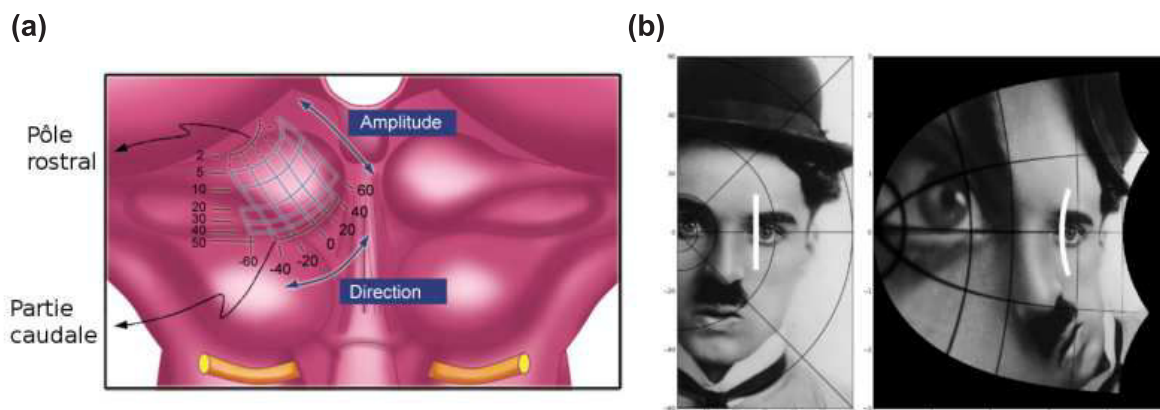
### II.3.2. Le colliculus supérieur comme structure centrale de l'oculomotricité

D'un point de vue neurophysiologique, le CS est connu pour être une structure neuronale cruciale du système oculomoteur et par conséquent des transformations visuo-motrices ayant pour but une motricité de l'œil [Sparks and Hartwich-Young, 1989; White and Munoz, 2011]. Il est connu depuis longtemps que les neurones de cette structure du mésencéphale (**Figure A.12a**) sont organisés en cartes topographiques par lesquelles chaque colliculus contient des représentations multisensorielles [Meredith and Stein, 1983, 1985; Jay and Sparks, 1987; Stein and Meredith, 1993; Groh and Sparks, 1996] et motrices [Wurtz and Goldberg, 1971; Robinson, 1972; Sparks, 1978] de l'espace visuel controlatéral. Les différentes couches du CS sont regroupées en deux régions

fonctionnelles : les CSs et les CSi (voir **Chapitre I.3**). Chaque neurone des CSs répond à la stimulation d'une zone précise du champ visuel [Cynader and Berman, 1972] tandis que la stimulation électrique d'une zone donnée des CSi provoque une saccade correspondant à un vecteur constant ayant une direction et une amplitude spécifiques [Robinson, 1972]. En ce sens, les CSs sont considérées comme étant des couches « visuelles » tandis que les CSi sont considérées comme étant des couches majoritairement « motrices ». De la même manière que pour les cartes du CS, des études électrophysiologiques ont démontré que les neurones de LIP [Ben Hamed et al., 2001] et de FEF [Bruce and Goldberg, 1985] sont impliqués dans la production des mouvements oculaires et représentent le champ visuel controlatéral.

Les couches superficielles du CS reçoivent des entrées visuelles directement de la rétine (*i.e.* voie rétino-tectale; Hubel et al. [1975]; Cowey and Perry [1980] mais également du cortex visuel (V1, V2, V3, V4 et MT/V5; Tigges and Tigges [1981]; Graham [1982]; Fries [1984]; Cusick [1988]; Lock et al. [2003]). Nous pouvons alors nous interroger sur la relation topographique entre la répartition des cellules rétiniennes et celle des neurones colliculaires. L'organisation topographique des projections visuelles sur le CS a trouvé de nouvelles explications à la lumière des études computationnelles. En se basant sur les données recueillies chez le singe par Robinson [1972], Ottes et al. [1986] ont proposé une transformation mathématique permettant de convertir l'espace de coordonnées du champ visuel, qui ne contient pas de déformation, en coordonnées de l'espace colliculaire, qui lui est fortement déformé en raison de la surreprésentation de la région fovéale (**Figure A.12b**). Les couches intermédiaires du CS (*i.e.* CSi) reçoivent quant à elle un grand nombre de projections cortico-tectales en provenance des lobes occipital, pariétal et frontal. Ces projections incluent notamment LIP [Lynch et al., 1985], les FEFs [Künzle et al., 1976; Künzle and Akert, 1977; Stanton et al., 1988, 1995] et les champs oculomoteurs supplémentaires (SEFs; Huerta and Kaas [1990]; Shook et al. [1990]). De par leurs connexions verticales intrinsèques avec les CSs [Behan and Appell, 1992; Isa et al., 1998; Isa and Saito, 2001; Isa, 2002; Helms et al., 2004], les CSi reçoivent également des infor-

mations visuelles en provenance de ces couches superficielles. Ainsi, les CSI constituent une structure d'intégration des informations visuelles de saillances perceptives (processus « *Bottom-up* ») et des informations liées au but du mouvement (« *Top-down* » ; Olivier et al. [1999]; Trappenberg et al. [2001]; Fecteau and Munoz [2006]; Dorris et al. [2007]). Ce lieu de compétition entre ces sources d'informations indique que les CSI participent à la sélection de la cible à atteindre (voir White and Munoz [2011] pour une revue complète sur le CS).



Par leurs connexions efférentes avec la FR, qui contient les noyaux prémoteurs des saccades oculaires (Chapitre II.3.1), les CSI jouent un rôle dans le déclenchement de la saccade. Concernant les voies permettant la production et le déclenchement des saccades, deux voies distinctes peuvent être isolées. Une voie empreinte directement, mais non exclusivement, les connexions intrinsèques verticales entre les CSs et CSI et permet la génération de saccades, appelées « *express-saccades* » en raison de leur grande vitesse de déclenchement (environ 100-120 ms). Cette voie est cependant uniquement possible sous certaines conditions particulières [Fischer and Weber, 1993; Isa, 2002]. La seconde permet le déclenchement des saccades non-express par l'intermédiaire des afférences corticales sur les CSI que nous avons détaillées précédemment.

En situation écologique, il est extrêmement rare qu'un seul stimulus soit présent au sein d'une scène visuelle. La question se pose alors de savoir comment le but de la saccade est codé au sein des cartes colliculaires lorsque plusieurs stimuli concurrents sont présentés au sein d'une même scène visuelle. Koch et ses collaborateurs [Koch and Ullman, 1985; Itti and Koch, 2000; Walther and Koch, 2006] ont introduit l'idée selon laquelle cette sélection serait permise par l'existence de cartes de saillance qui effectueraient une présélection des caractéristiques des différents stimuli (*e.g.* orientation, intensité, couleur). Ils ont défini les cartes de saillance comme étant des cartes bidimensionnelles dans lesquelles l'intensité de l'activité représente la saillance du stimulus dans l'environnement visuel. La compétition entre les neurones codant pour deux positions différentes de l'espace visuel au sein de ces cartes donnerait lieu à un seul et unique vainqueur représenté par l'activité maximale au sein de la carte de saillance et désignant ainsi la cible à atteindre (*i.e.* règle du « *winner-take all* » ou WTA). De manière importante, des études menées chez le singe ont montré que ces cartes de saillance n'étaient pas restreintes au CS, mais que celles-ci étaient plutôt distribuées à travers un large réseau de structures sensori-motrices incluant notamment LIP [Ipata et al., 2006; Thomas and Paré, 2007; Bisley and Goldberg, 2010], FEF [Thompson and Bichot, 2005] et le cortex occipital [Gur and Snodderly, 1997]. La règle du WTA au sein des cartes de saillance trouve cependant ses limites lorsque deux stimuli partagent des caractéristiques physiques communes. En effet, la présentation simultanée d'une cible et d'un distracteur entraîne de multiples pics d'activations neurales formant une carte de saillance codant les potentielles cibles de la saccade [Findlay and Walker, 1999]. En suivant la logique de fonctionnement des cartes de saillance, si deux stimuli sont identiques, aucune activité n'est supérieure à l'autre. Pour une saccade oculaire efficace, il faudra pourtant que l'activité relative au stimulus ne constituant pas la cible de la saccade (*i.e.* distracteur) soit inhibée. L'efficacité de cette inhibition peut être vue comme un continuum et donnera lieu à des conséquences différentes sur la métrique de la saccade. Dans le cas où l'activité liée au distracteur n'est pas du tout inhibée, la métrique de la saccade est perturbée et résulte du moyennage de l'activité de chacun des stimuli (*i.e.* phénomène d'effet global). Dans le cas de figure qui nous intéresse plus par-



ticulièrement, lorsque deux stimuli sont présents sur la carte, le stimulus concurrent peut également ne pas être sélectionné comme étant la cible de la saccade, mais son activité peut ne pas être totalement inhibée par la règle du WTA. Cette inhibition incomplète provoque une saccade dont le point d'arrivée est proche de la cible mais dont la trajectoire est déviée. Ce phénomène est connu sous le nom de déviation saccadique.

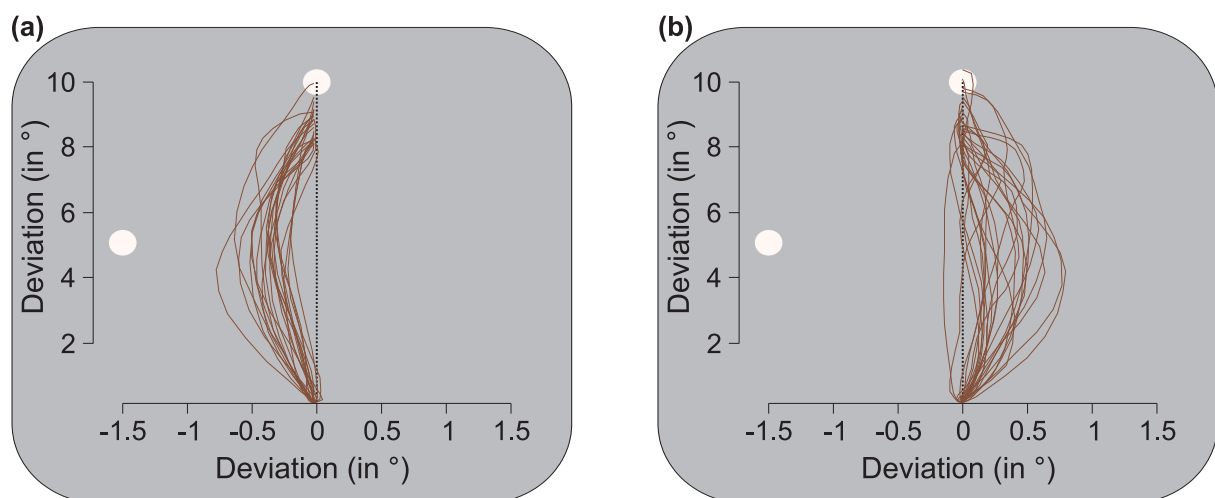
### II.3.3. La déviation saccadique

Au regard de la simplicité relative des actions musculaires qui s'exercent sur le globe oculaire, l'étude des mécanismes neuronaux initiateurs des mouvements oculaires a fourni un modèle de choix pour l'étude des transformations visuo-motrices. Une approche très souvent employée pour mieux comprendre le fonctionnement d'un système est de le perturber, puis d'analyser son comportement face à cette perturbation. Notamment, il est connu que la présentation d'un stimulus concurrent (appelé distracteur) durant la planification d'une saccade oculaire dirigée vers une cible a pour conséquence de modifier les paramètres de la saccade en créant un conflit sur les cartes de saillance visuo-motrices mises en jeu pour la production du mouvement. Par exemple, les paramètres temporels de la saccade sont affectés dans le sens où la présentation d'un distracteur a pour conséquence d'augmenter la latence de la saccade [Walker et al., 1997; Laidlaw and Kingstone, 2010]. Les paramètres spatiaux de la saccade tels que son point d'arrivée (*i.e.* phénomène d'effet global; Pitts and McCulloch [1947]; Deubel et al. [1984]; Findlay and Walker [1999]; Vitu [2008] ou sa trajectoire [Findlay and Harris, 1984; McPeck and Keller, 2001; Van der Stigchel et al., 2006] sont également affectés par la présentation d'un distracteur concurrent. La théorie dominante propose que ces déviations de la trajectoire de la saccade résultent d'une compétition entre les activations correspondant aux différents stimuli d'une scène visuelle (*e.g.* cible et distracteur), sur une carte de saillance commune, lors de la sélection de la cible à atteindre [Tipper et al., 1997, 2000, 2001].



- **Genèse de la déviation saccadique**

Le calcul de la métrique des saccades s'effectue au sein des cartes de saillance réparties sur un large réseau de structures sensori-motrices (**Chapitre II.3.2**). Ces cartes sont organisées en rétinotopie : chaque point de ces cartes représente donc un point de l'espace visuel. Par conséquent, dans le cas où plusieurs stimuli sont présentés simultanément, la compétition entre les activités neuronales induites par la cible réelle de la saccade et les stimuli non-pertinents (*i.e.* distracteurs) doit être résolue afin d'effectuer un mouvement oculaire précis [Itti and Koch, 2000]. Dans une telle situation, il a souvent été démontré que ce conflit n'est jamais totalement résolu puisque la présentation d'un distracteur induit une déviation de la trajectoire de la saccade soit vers (appelée déviation « *toward* » ; McPeck and Keller [2001]; McPeck et al. [2003]), soit à l'opposé (appelée déviation « *away* » ; [Doyle and Walker, 2001; Tipper et al., 2001; McSorley et al., 2004]) de celui-ci (voir **Figure A.13**).



**Figure A.13 : Déviations saccadiques vers et à l'opposé du distracteur.** Exemples de déviations saccadiques vers (a) ou à l'opposé (b) du distracteur enregistrées sur l'œil gauche de deux participants suite à la présentation d'un distracteur dans le champ visuel gauche au cours d'une saccade verticale. Ces tracés sont issus des résultats obtenus dans le cadre de l'expérimentation II de nos travaux de thèse. Toutefois, notons que ces positions sont relatives et données à titre d'exemple puisqu'elles doivent être rapportées à la ligne de base établie en condition cible seule pour chaque participant (voir **Chapitre V.1** pour les modalités du calcul de la déviation saccadique).

Comment expliquer que certaines saccades soient déviées vers le distracteur tandis que d'autres sont déviées dans la direction opposée ? Une hypothèse explicative,

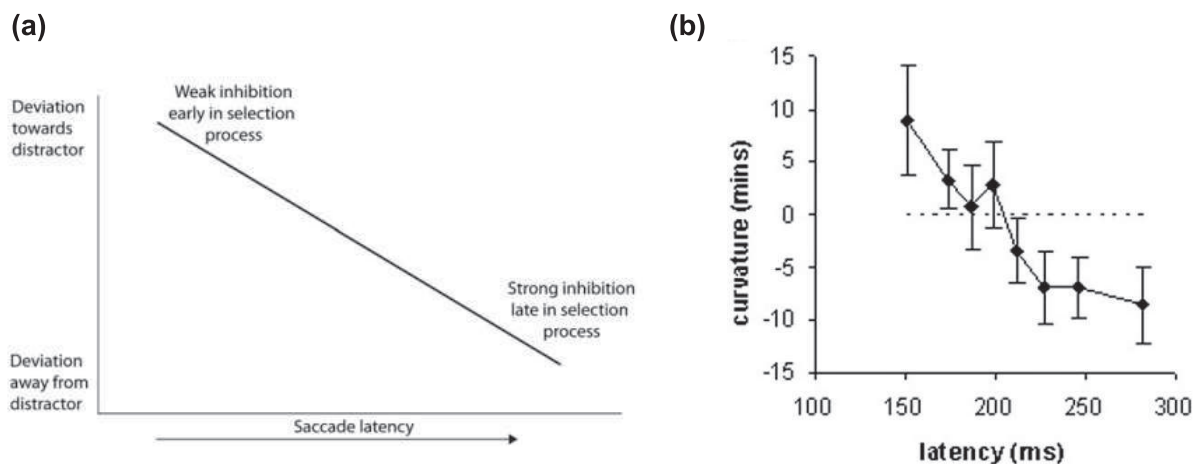
qui a dans un premier temps été proposée pour expliquer les déviations observées lors de réponses manuelles avant d'être étendue aux mouvements oculaires, vient de [Tipper et al. \[1997, 2001\]](#). Dans le cas des déviations vers le distracteur, l'activité neuronale liée au distracteur ne serait pas suffisamment inhibée. Par conséquent, l'activité résiduelle liée au distracteur aurait pour conséquence de modifier le calcul de la métrique de la saccade en déviant la trajectoire de celle-ci vers sa position [[McPeck et al., 2003](#); [Port and Wurtz, 2003](#); [Walker et al., 2006](#)]. L'explication neurophysiologique de la déviation à l'opposé du distracteur est, quant à elle, plus complexe, plus imprécise et encore sujette au débat. Cette déviation à l'opposé du distracteur (« *away* ») refléterait une influence des processus de haut-niveau par lesquels le site neural associé avec le distracteur serait activement supprimé par l'intermédiaire d'une inhibition « *top-down* » endogène ([Tipper et al. \[2000\]](#); [Walker et al. \[2006\]](#); [Van der Stigchel et al. \[2007\]](#); voir cependant [White et al. \[2012\]](#)). Cette suppression active amènerait l'activité neurale liée au distracteur sur la carte de saillance en dessous du niveau de base avant que la saccade ne soit initiée [[Sheliga et al., 1994, 1995](#); [Tipper et al., 2000, 2001](#); [Doyle and Walker, 2001, 2002](#); [McSorley et al., 2004](#)]. Cette inhibition aurait alors pour conséquence, par l'intermédiaire des connexions latérales [[Meredith and Ramoa, 1998](#); [Munoz and Istvan, 1998](#)], de provoquer l'activation de zones symétriques dans les cartes de saillances, attirant ainsi la trajectoire de la saccade à l'opposé de la position du distracteur. [Sparks and Hartwich-Young \[1989\]](#) ont proposé que cette inhibition des populations neuronales codant pour la position du distracteur se fasse au niveau des couches intermédiaires du colliculus supérieur (CSi). Certains auteurs ont également suggéré que les FEFs, connus pour être impliqués dans la sélection de la cible de la saccade [[Schall and Hanes, 1993](#); [Schall and Thompson, 1999](#); [Schiller and Tehovnik, 2005](#)], pourraient contribuer à ce phénomène [[McPeck, 2006](#)] par retour de leurs projections sur le CS [[Van der Stigchel et al., 2006](#)]. Cette hypothèse est notamment soutenue par le travail de [McPeck \[2006\]](#) qui a montré que, lors d'une tâche de recherche visuelle, où une cible était présentée au milieu de multiples distracteurs visuels, les modulations de la quantité d'activité des neurones du FEF répondant à un distracteur arbitraire étaient corrélées à l'amplitude de

la déviation saccadique à l’opposé du distracteur. Cependant, une récente étude menée chez le singe n’a pas trouvé de relation entre la déviation saccadique et l’activation pré-saccadique évoquée par le distracteur dans les neurones visuo-moteurs des couches intermédiaires du CS (White et al. [2012]; voir Wang et al. [2012] pour le pendant computationnel de cette remise en cause). Ce résultat remet en question la possibilité de cette influence « *top-down* » et les auteurs argumentent que cette inhibition pourrait être, par exemple, exercée par les ganglions de la base et notamment par l’intermédiaire de la projection de la substance noire réticulée sur le CS [White et al., 2012]. En tout état de cause, dans les deux cas de déviations saccadiques (*i.e.* « *away* » ou « *toward* »), il apparaît que l’ampleur de la déviation est associée à l’ampleur de l’activité neurale au niveau du site du distracteur [McPeck et al., 2003; Port and Wurtz, 2003]. L’étude de la quantité de déviation induite par la présentation de distracteurs latéralisés en fonction de la DO (**Article II**) nous permettra donc d’investiguer le poids alloué par le système oculomoteur aux distracteurs dans chaque hémichamp visuel.

- **Comment induire préférentiellement des saccades *away* ou *toward* ?**

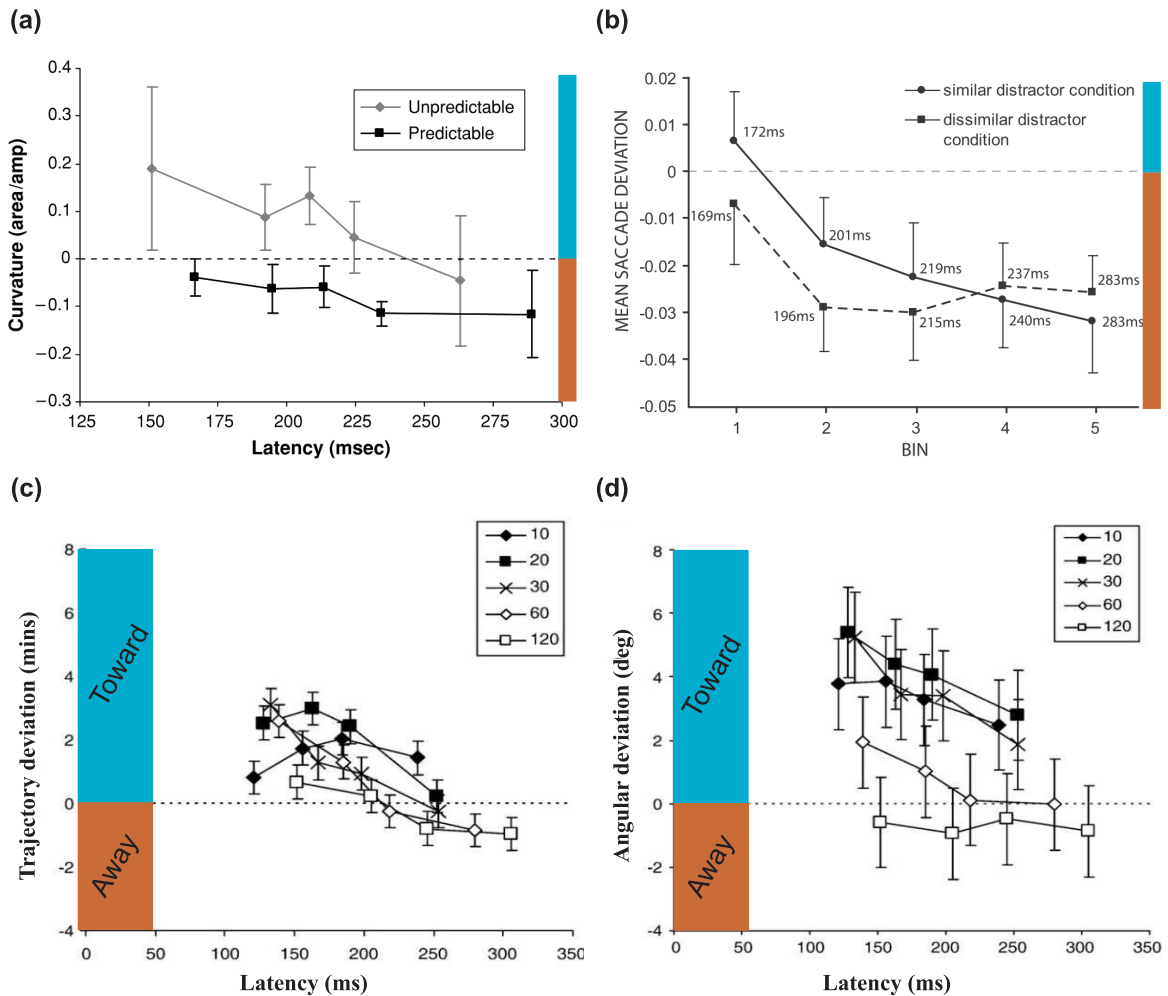
Les modalités adoptées au sein du protocole expérimental permettent de prédire, en grande partie, le type de déviations qui seront provoquées. Tout d’abord, la latence de déclenchement des saccades apparaît comme étant un facteur primordial puisque celle-ci est totalement corrélée au type de déviation observée (*e.g.* Van der Stigchel [2010]). La direction de la déviation saccadique est alors fonction de la latence, avec l’idée que plus la latence augmente plus la proportion de saccades « *toward* » diminue au profit de la proportion de déviations « *away* » (**Figure A.14**). Le point de bascule entre les déviations « *toward* » et « *away* » se situerait aux alentours de 200 ms [Mayfrank et al., 1986; Theeuwes and Godijn, 2004; McSorley et al., 2006, 2009]. D’après Van der Stigchel [2010], cette relation entre latence de la saccade et direction de la déviation saccadique serait directement liée aux mécanismes que nous venons de détailler. Lorsque deux stimuli concurrents sont présentés, la compétition entre les deux populations neuronales

activées doit être résolue par l'inhibition d'une de ces deux populations. Par conséquent, lorsque le déclenchement de la saccade est relativement rapide, l'activité neuronale due au distracteur devrait être faiblement inhibée et donnerait donc lieu à une majorité de déviations en direction du distracteur (*i.e.* l'activité résiduelle liée au distracteur attire la saccade vers lui). A contrario, pour les saccades plus lentes, l'influence des processus de plus haut niveau (*i.e.* processus « *top-down* ») serait plus prononcée et entraînerait une grande majorité de déviations à l'opposé du distracteur.



**Figure A.14 : Corrélation entre latence de la saccade et déviation saccadique.** (a) Schéma explicatif tiré de Van der Stigchel [2010] se proposant d'expliquer cette relation. (b) Résultats issus de l'expérimentation de McSorley et al. [2006] illustrant clairement la relation existante entre latence et déviation saccadique : plus la latence de déclenchement de la saccade est élevée, plus la déviation saccadique observée bascule de « *toward* » (valeurs positives) à « *away* » (valeurs négatives). La latence est exprimée en ms tandis que la quantité de déviation saccadique (*i.e.* « *curvature* ») est exprimée en minutes d'arc.

D'autres paramètres, que nous ne détaillerons pas ici, ont également été décrits comme ayant une influence sur la direction de la déviation saccadique. Toutefois, leur influence a été soigneusement contrôlée lors de notre **expérimentation II**. Notamment, nous avons contrôlé le caractère prédictible des localisations de la cible et du distracteur (Walker et al. [2006]; **Figure A.15a**), le partage de caractéristiques physiques communes entre la cible et le distracteur (Ludwig and Gilchrist [2003]; Mulckhuyse et al. [2009]; **Figure A.15b**) ainsi que la distance cible-distracteur (McSorley et al. [2009]; voir aussi Wang and Theeuwes [2014]; **Figures A.15c** et **A.15d**).



**Figure A.15 : Paramètres expérimentaux affectant la direction de la déviation saccadique.** Les barres bleues représentent une quantité de déviation vers le distracteur tandis que les barres rouges représentent une déviation saccadique à l’opposé du distracteur. (a) Evolution de la quantité de déviation saccadique (aire sous la courbe/amplitude de la saccade) en fonction de la latence de la saccade selon que la localisation de la cible soit prédictible (carrés noirs) ou non (ronds gris). Adapté de Walker et al. [2006]. (b) Evolution de la déviation saccadique (angle moyen de la saccade par rapport à une ligne droite) en fonction de la latence (exprimée en catégories de temps) selon que la cible et le distracteur aient une forme similaire (trait plein) ou non (trait en pointillé). Adapté de Mulckhuysen et al. [2009]. (c) Evolution de la quantité de déviation saccadique (en minutes d’arc) et (d) de la déviation angulaire de la saccade (en degrés) en fonction de la latence selon la distance cible-distracteur (exprimée en degrés). Notons que de manière globale, lorsque la distance cible-distracteur est faible, les déviations saccadiques (*i.e.* « trajectory deviation ») et angulaires (« angular deviation ») sont majoritairement déviées vers le distracteur (« toward »). A l’inverse, lorsque la distance cible-distracteur est élevée, les déviations saccadiques et angulaires sont majoritairement déviées à l’opposé du distracteur (« away »). Adapté de McSorley et al. [2009].

- Deux distracteurs valent mieux qu’un ?

L’étude d’une condition dans laquelle deux distracteurs sont dispensés dans les deux hémichamps visuels, en positions miroirs, peut également s’avérer être un indicateur précieux des processus sous-jacents à la génération des saccades oculaires. Lorsque l’on

positionne un second distracteur, en position miroir du premier, à une distance égale de la cible, cela conduit à l'activation d'une troisième population neuronale codant pour le vecteur de ce nouveau distracteur. Dans une telle condition, [McSorley et al. \[2004\]](#) ont proposé que la trajectoire de la saccade ne soit pas déviée mais plutôt rectiligne le long de l'axe vertical, suggérant que cette troisième population viendrait concurrencer celle induite par le premier distracteur et induirait donc un retour de l'activité résultante vers la position de la cible. Toutefois, si un poids plus important est alloué aux distracteurs présentés dans un hémichamp visuel en particulier, la déviation observée suite à l'application de cette condition « *double distracteurs* » serait fortement révélatrice.

- **Résultats classiques : une plus grande influence du champ visuel gauche ?**

La présentation d'un distracteur latéralisé lors de la préparation d'une saccade verticale induit une déviation de la trajectoire de la saccade plus importante comparée à celle induite lors de saccades horizontales [[Walker and McSorley, 2008](#)]. Les expérimentations utilisant un tel dispositif (*i.e.* saccades verticales) ont bien souvent rapporté des déviations à l'opposé du distracteur. Par exemple, [McSorley et al. \[2004, Expérience 1\]](#) se sont intéressés à l'influence d'un distracteur latéralisé sur la déviation de la trajectoire de la saccade au cours de saccades volontaires. Pour ce faire, les auteurs ont utilisé un dispositif expérimental impliquant deux cibles visuelles placées  $10^\circ$  au-dessus ou en dessous du point de fixation ainsi que quatre distracteurs latéralisés (CVD supérieur et inférieur et CVG supérieur et inférieur ; **Figure A.16a**). Le point de fixation central prenait la forme d'un losange (ou diamant) orienté de telle façon que la disparition d'une des moitiés de ce losange indiquait au participant vers quelle cible il devait effectuer la saccade (*i.e.* cible dans le champ visuel supérieur ou inférieur). Lors des conditions expérimentales dans lesquelles un distracteur était présenté, celui-ci apparaissait simultanément au changement de forme du point de fixation (*i.e.* paradigme Gap-0). Les résultats ont montré que, la présentation du distracteur induisait des déviations à l'opposé du distracteur, et ce quel que soit l'hémichamp visuel dans lequel il apparaissait. De plus, en accord avec ce qui

était attendu, la condition *double distracteurs* provoquait des déviations saccadiques plus faibles que celles induites par la présentation d'un seul distracteur latéralisé.

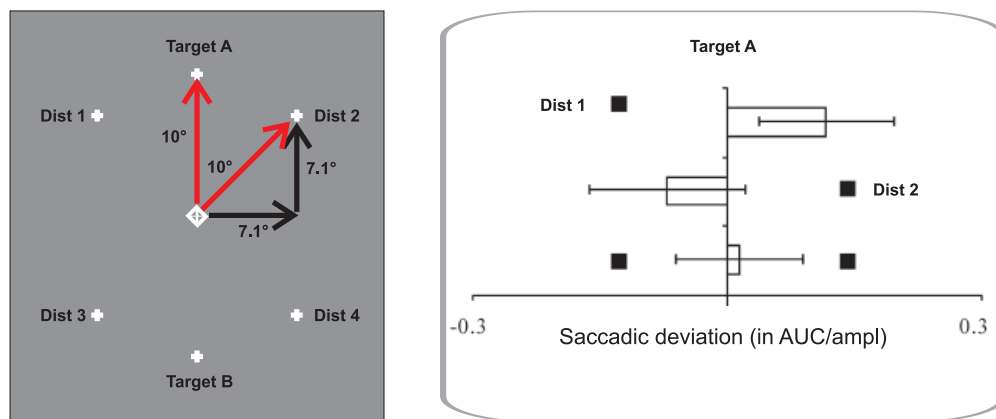
Doyle and Walker [2001] se sont quant à eux intéressés à l'influence d'un distracteur latéralisé sur la trajectoire de la saccade au cours de saccades volontaires (*i.e.* comme McSorley et al. [2004]) mais aussi réactives. Les saccades volontaires font référence à des saccades qui sont déclenchées selon un caractère endogène, c'est-à-dire qu'elles sont déclenchées de façon contrôlée vers un stimulus déjà présent dans l'environnement. A contrario, les saccades réactives sont dites dépendantes d'un mode de déclenchement exogène puisqu'elles sont consécutives à l'apparition d'un stimulus dans le champ visuel (*e.g.* Godijn and Theeuwes [2002]). Dans la condition « *saccades réactives* », les auteurs utilisaient un dispositif expérimental relativement similaire à celui de McSorley et al. [2004] à l'exception qu'aucune indication n'était préalablement donnée par la croix de fixation centrale. Un carré apparaissait à l'emplacement des cibles potentielles (*i.e.* soit dans le champ visuel supérieur soit dans le champ visuel inférieur) indiquant au participant la direction de la saccade à effectuer (**Figure A.16b**). Simultanément à l'apparition de cette cible, un distracteur était présenté soit dans le CVG soit dans le CVD. De manière similaire à ce qui a été constaté pour les saccades volontaires, une déviation à l'opposé du distracteur a été reportée, indépendamment de l'hémichamp visuel dans lequel apparaissait le distracteur.

De manière intéressante, cette étude montre également une déviation saccadique significativement plus ample suite à la présentation d'un distracteur dans le CVG comparée à la déviation induite par la présentation d'un distracteur dans le CVD (**Figure A.16b**). Une tendance similaire, bien que non significative, a été constatée dans l'expérimentation de McSorley et al. [2004] (**Figure A.16a**). Par conséquent, il semblerait que, pour ces deux expérimentations (*i.e.* saccades volontaires et saccades réactives), la présentation d'un distracteur dans le CVG ait tendance à induire une déviation plus ample que celle induite par la présentation d'un distracteur dans le CVD. Par ailleurs, la condition « *double distracteurs* » utilisée dans l'expérimentation de McSorley et al. [2004] montre que, bien que la trajectoire soit plus rectiligne dans cette condition que pour les condi-

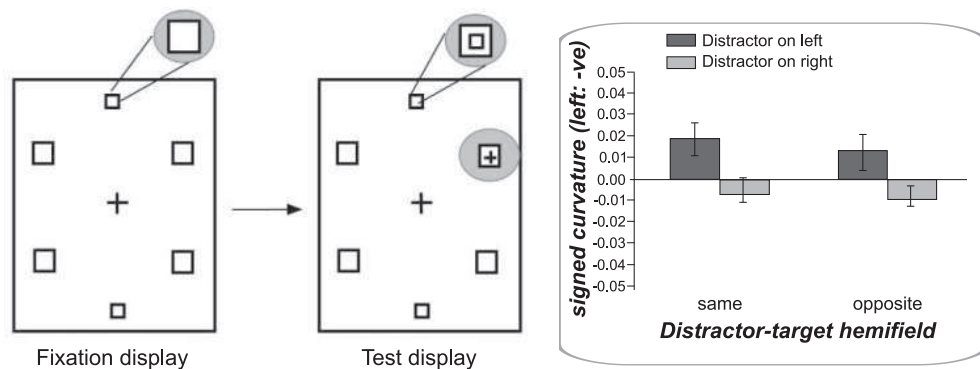


tions « *simple distracteur* », la déviation induite tend à se diriger à l'opposé du distracteur gauche (*i.e.* dans la même direction que pour la condition distracteur dans le CVG). Cette tendance pourrait, elle aussi, plaider en faveur d'un impact supérieur du distracteur dans le CVG comparé au CVD. Nous verrons que ce constat prend un relief particulier dans le cadre de notre travail puisqu'il pourrait potentiellement s'expliquer par une influence de la dominance oculaire (**Chapitre IV.2**).

(a) Résultats issus de *McSorley et al. (2004)*



(b) Résultats issus de *Doyle & Walker (2001)*



**Figure A.16 : Saccades verticales et déviations saccadiques.** (a) Dispositif expérimental (à gauche) et résultats obtenus pour la cible A (à droite). La quantité de déviation saccadique est calculée en aire sous la courbe divisée par l'amplitude de la saccade (AUC/ampl). Les valeurs positives et négatives représentent des déviations vers la droite et la gauche, respectivement. Adapté de *McSorley et al. [2004]*. (b) Dispositif expérimental (à gauche) et résultats obtenus (à droite). Les quantités de déviations induites représentent la moyenne des déviations enregistrées lors des saccades dirigées à la fois vers la cible placée dans le champ visuel supérieur et celle placée dans le champ visuel inférieur. La quantité de déviation est exprimée par la déviation maximale de la saccade divisée par l'amplitude de la saccade (« *signed curvature* »). Les valeurs positives et négatives représentent des déviations vers la droite et vers la gauche, respectivement. La quantité de déviation induite est supérieure lorsque le distracteur est présent dans le champ visuel gauche comparé au champ visuel droit. Ce constat se vérifie lorsque le distracteur est présent dans le même hémichamp visuel que la cible (« *same* » ; *i.e.* supérieur ou inférieur) comme lorsque le distracteur est présent dans l'hémichamp visuel opposé à la cible (« *opposite* » ; *e.g.* cible dans le champ visuel supérieur et distracteur dans le champ visuel inférieur). Adapté de *Doyle and Walker [2001]*.



### II.3.4. Contrôle saccadique et processus attentionnels

L'attention spatiale visuelle permet aux primates humains d'allouer des ressources plus importantes à un endroit particulier du champ visuel sans bouger les yeux [Posner, 1980]. Ce processus permet de faciliter le traitement des entrées visuelles aux emplacements pertinents, ainsi que de supprimer les entrées distrayantes n'ayant pas de valeur informative, pour la réalisation de la tâche en cours [Kastner and Ungerleider, 2000].

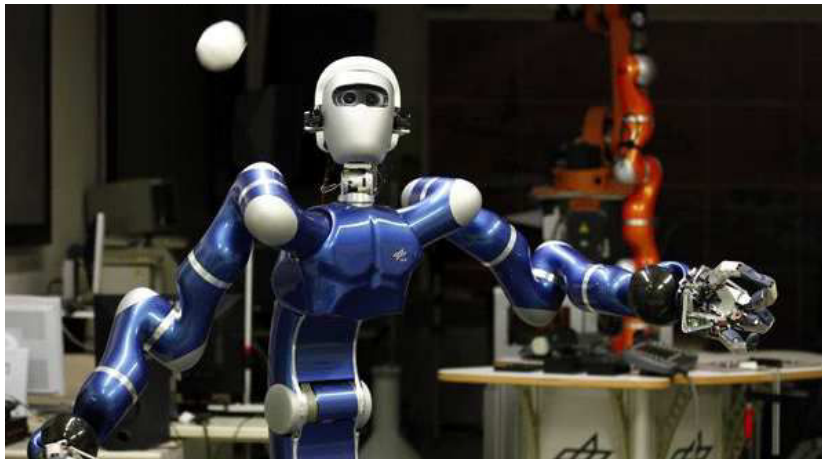
De nombreuses études ont mis en évidence que les individus neurologiquement sains montrent, de manière consistante, un biais attentionnel spatial vers le CVG [Bowers and Heilman, 1980; Jewell and McCourt, 2000; Toba et al., 2011]. Ce biais se déclare, par exemple, par l'intermédiaire des tâches de bissection de lignes dans lesquelles il est demandé au participant d'identifier le milieu subjectif d'une ligne horizontale. Le nom associé à ce phénomène est celui de pseudo-négligence. D'un point de vue neurophysiologique, il a été montré que lors de tâches impliquant l'allocation de ressources attentionnelles, le réseau pariéto-frontal de l'hémisphère droit est plus largement activé en comparaison à celui de l'hémisphère gauche [Gitelman et al., 1996; Nobre et al., 1997; Kim et al., 1999; Konen et al., 2007]. Les études cliniques menées sur les patients « *split-brain* » ou ayant subi des lésions corticales latéralisées du réseau pariéto-frontal ont conforté cette idée en montrant que le syndrome d'héminégligence spatiale se déclarait très majoritairement par l'incapacité à réagir ou rendre compte de stimuli présentés dans le CVG (*i.e.* après une lésion de l'hémisphère droit; *e.g.* Sperry [1974]; Mesulam [1981]; Doricchi et al. [2008]; Vuilleumier [2013]). Considérés conjointement, ces résultats ont conduit à la proposition d'un modèle de dominance de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale : le réseau pariéto-frontal de l'hémisphère droit modulerait l'attention dans les hémichamps visuels droit et gauche, tandis que celui de l'hémisphère gauche modulerait uniquement l'attention dans le champ visuel droit [Mesulam, 1990, 1999].

Cependant, il a également été établi que certains patients ayant des lésions corticales de l'hémisphère gauche présentent une héminégligence visuo-spatiale droite [Beis et al., 2004]. Ce constat vient nuancer la proposition selon laquelle l'hémisphère droit serait capable de moduler l'attention visuo-spatiale dans les deux hémichamps visuels.

Ainsi, cette dominance de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale serait présente chez la plupart, mais non la totalité, des individus [Heilman and Van Den Abell, 1980], mettant ainsi en avant une variabilité interindividuelle intéressante (voir également Szczepanski and Kastner [2013]).

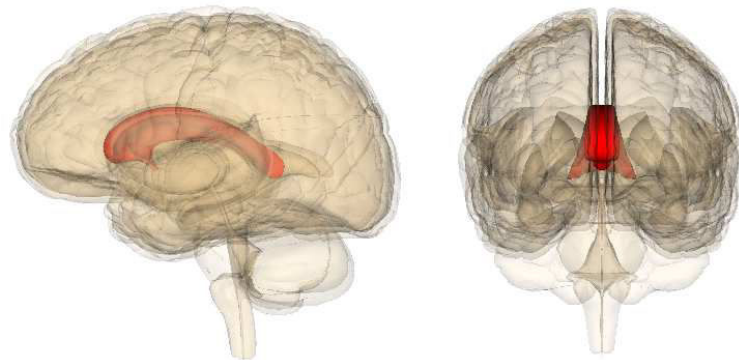
Les études neuropsychologiques ont démontré qu'une lésion pariétale pouvait entraîner un syndrome d'héminégligence qui serait la résultante d'un trouble de l'attention visuelle [Posner et al., 1984], de l'intention motrice [Heilman et al., 1985], ou de la combinaison sensori-motrice des deux [Mattingley et al., 1998]. Le cortex pariétal semblerait donc pouvoir jouer un rôle dans les mécanismes de l'attention visuelle. Cette hypothèse est corroborée par des études ayant montré que l'application de stimulations magnétiques transcrâniennes sur le PPC droit simulaient un comportement d'héminégligence chez le participant [Fierro et al., 2000; Brighina et al., 2002] et amélioreraient la détection des stimuli ipsilatéraux en comparaison à celle induite par l'application de stimulations magnétiques transcrâniennes sur le PPC gauche [Hilgetag et al., 2001]. De manière encore plus focale, Schintu et al. [2014] ont constaté qu'une lésion de LIP droite était associée à une forte détérioration de la perception visuo-spatiale. Par ailleurs, les expérimentations électrophysiologiques menées sur les primates non-humains ont montré que les signaux attentionnels et ceux des mouvements oculaires coexistent au sein du PPC [Mountcastle et al., 1975; Robinson et al., 1978; Goldberg and Segraves, 1987; Gnadt and Andersen, 1988; Colby and Goldberg, 1999; Kusunoki et al., 2000; Snyder et al., 2000]. Plus récemment, les études en neuro-imagerie menées chez l'homme ont permis de confirmer ce lien étroit entre l'attention et les mouvements oculaires au sein du PPC mais aussi au niveau des FEF, SEF, et du cortex visuel primaire [Corbetta et al., 1998; Nobre et al., 2000; Beauchamp et al., 2001; Marshall et al., 2015], suggérant ainsi que les mécanismes contrôlant les mouvements oculaires et ceux sous-tendant l'attention spatiale activent globalement les mêmes réseaux neuronaux pariéto-frontaux [Beauchamp et al., 2001; de Haan et al., 2008].

## II.4. Le transfert interhémisphérique



*Parmi le nombre incalculable d'échanges d'informations effectués par le cerveau humain au quotidien, certaines habiletés nécessitent que le cerveau établisse une communication entre les deux hémisphères afin de pouvoir exécuter la réponse motrice adaptée. Tel est le cas si on vous lance un objet dans votre champ visuel droit et que vous devez le rattraper de la main gauche. L'information visuelle est alors traitée par l'hémisphère gauche et doit être transférée à l'hémisphère droit pour pouvoir déclencher le mouvement de la main gauche.*

<http://www.slate.fr/story/42221/lrobots-debarquent-technologie>



*D'un point de vue anatomique, la majeure partie de ces communications interhémisphériques mettent en jeu le corps calleux.*

[http://en.wikipedia.org/wiki/Corpus\\_callosum](http://en.wikipedia.org/wiki/Corpus_callosum)

«Quelle que soit l'histoire à propos de la latéralisation une simple dichotomie des hémisphères est totalement hors sujet. Ce qui compte, c'est comment les deux côtés du cerveau se complètent et s'associent »

*Gereon Fink*

---

Au cours des transformations visuo-motrices développées précédemment, l'information visuelle codant pour le but du mouvement peut être traitée dans un hémisphère différent de celui étant responsable de la construction de la commande motrice permettant d'atteindre le but du mouvement. Par conséquent, les processus neuronaux responsables des transformations visuo-motrices empruntent un grand nombre de chemins intrahémisphériques mais aussi interhémisphériques. Cette communication interhémisphérique est assurée par des faisceaux d'axones nommés commissures interhémisphériques. De par son immense densité de fibres (*e.g.* [Hofer and Frahm \[2006\]](#)) et sa position anatomique qui lui confère la capacité de relier les quatre lobes cérébraux entre eux (*e.g.* [\[Putnam et al., 2010\]](#)), le corps calleux (CC) constitue la principale commissure du cerveau humain. La communication entre les deux hémisphères cérébraux, par l'intermédiaire du CC, représente donc un processus central dans le cerveau humain [\[Gazzaniga, 2000\]](#).

Dans ce paragraphe, après avoir succinctement décrit l'anatomie du corps calleux (**Chapitre II.4.1**), nous allons nous intéresser aux différents paradigmes expérimentaux permettant l'étude du transfert interhémisphérique et les résultats que leurs utilisations ont permis de mettre en exergue (**Chapitre II.4.2**). Tant par l'intermédiaire des études comportementales que par les études électrophysiologiques, nous verrons qu'une asymétrie dans la vitesse du transfert interhémisphérique a été rapportée. En conséquence, nous développerons, dans une troisième et dernière partie (**Chapitre II.4.3**), les substrats neuro-anatomiques et le potentiel rôle fonctionnel de cette asymétrie du temps de transfert interhémisphérique.

### II.4.1. Le corps calleux : une structure centrée et centrale

La première démonstration convaincante que le CC est essentiel pour la plupart des formes d'interactions et de communications interhémisphériques de l'information visuelle provient des travaux de Myers [1956] et Sperry [1961] menés chez des chats et des singes ayant subi une callosotomie. Myers [1956] a par exemple démontré que suite à une section du chiasma optique, qui induit le fait que chaque œil est en mesure de communiquer uniquement avec l'hémisphère qui lui est ipsilatéral, un apprentissage dispensé à un seul œil était transférable à l'autre œil. Cependant, lorsque le CC était également sectionné, l'apprentissage n'était plus transférable, apportant ainsi la preuve que le CC a une importante fonction intégrative. Ces résultats ont par la suite été étendus au cerveau humain par les travaux de Sperry et al. [1969]<sup>4</sup>.

Le CC est de loin le faisceau de fibres le plus large du corps humain qui permet d'interconnecter les deux hémisphères cérébraux par l'intermédiaire de 200 [Aboitiz et al., 1992] à 300 millions de fibres [Hofer and Frahm, 2006]. La plupart des fibres de cette structure neuronale permettent d'interconnecter des aires homotopiques des hémisphères cérébraux [Witelson, 1989] mais un certain nombre de fibres hétérotopiques, bien que moins nombreuses, lient également des aires corticales ayant des fonctions différentes [de Lacoste et al., 1985; Witelson, 1989; Clarke and Zaidel, 1994]. Après qu'un premier schéma, principalement basé sur des données issues de primates non-humains, fut proposé par Witelson [1989](voir **Figure A.17**), plusieurs auteurs se sont attachés à en définir l'équivalent humain par l'intermédiaire de l'IRM [Duara et al., 1991; Larsen et al., 1992; Weis et al., 1993; Rajapakse et al., 1996]. L'avènement de l'imagerie par tenseur de diffusion (DTI)<sup>5</sup> a par la suite permis à Hofer and Frahm [2006] d'apporter quelques précisions à ce schéma (**Figures A.17 et A.18**). Ces auteurs définirent alors 5 régions verticales

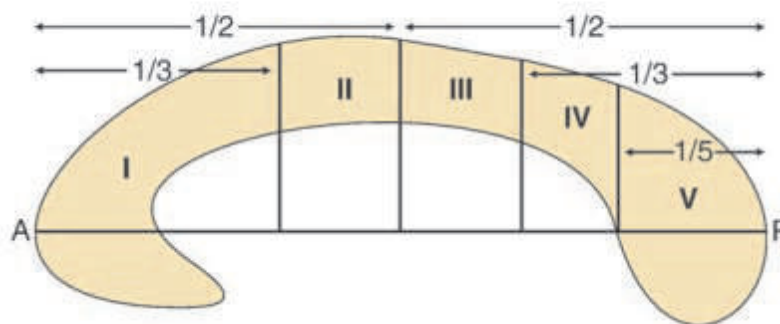
---

4. La callosotomie a été utilisée chez l'humain dans un but thérapeutique. Erickson [1940] avait remarqué que, chez le singe, le passage des décharges épileptiques d'un hémisphère à l'autre s'effectuait majoritairement par le CC. Dans le cas de patients épileptiques réfractaires aux traitements médicamenteux, l'ablation du CC permettait donc de limiter la propagation de la crise épileptique.

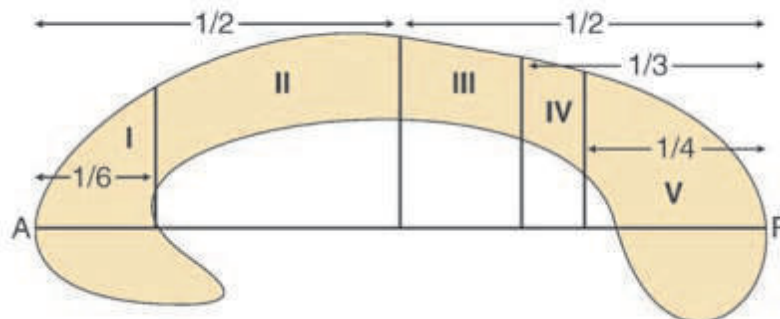
5. La DTI est une technique non-invasive d'IRM qui utilise des mesures quantitatives tridimensionnelles de diffusion passive des molécules d'eau à travers les tissus afin d'en inférer l'orientation des faisceaux d'axones, in vivo [Le Bihan et al., 2001; Melhem et al., 2002].

distinctes. La région I, qui est la partie la plus antérieure, couvre 1/6 du CC et contient les fibres connectant les régions pré-motrices. La région II contient les fibres projetant vers les aires pré-motrices et pré-motrices supplémentaires. Les régions I et II assemblées représentent la moitié antérieure du CC. La moitié la plus postérieure est, quant à elle, composée des fibres projetant sur les aires motrices (région III), sur les aires sensorielles primaires (région IV) et sur les aires pariétales, temporales et occipitales (région V).

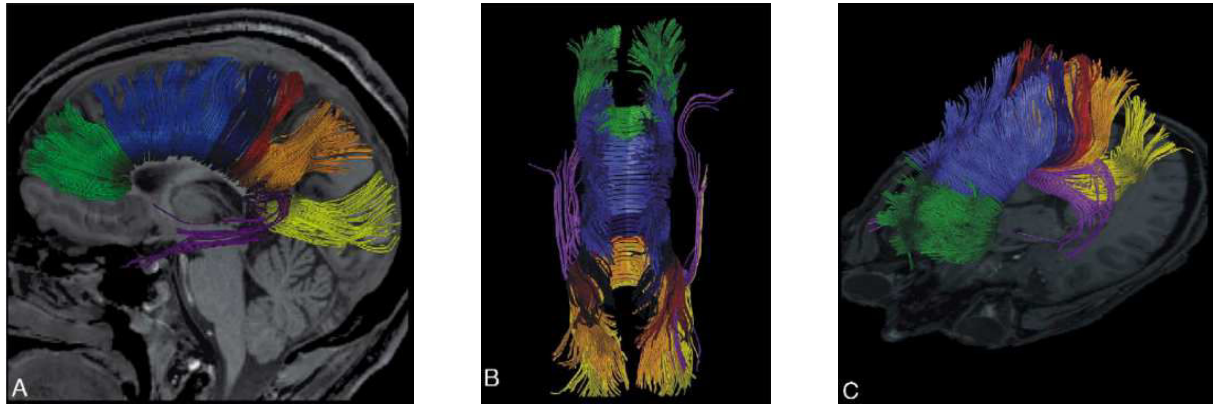
(a) Schéma proposé par *Witelson (1989)*



(b) Schéma proposé par *Hofer (2006)*



**Figure A.17 : Régions et connexions corticales du corps calleux.** La DTI a permis de mieux circonscrire les différentes parties du CC et leurs proportions. (a) Schéma de *Witelson [1989]*. De gauche (partie antérieure du CC) à droite (partie postérieure du CC), on retrouve (I) le tiers antérieur : aires préfrontales, pré-motrices et aires motrices supplémentaires, (II) la partie médiale antérieure : aires motrices, (III) la partie médiale postérieure : aires somesthésiques et pariétales postérieures, (IV) l'isthme : aires pariétales postérieures et temporales supérieures et (V) le splénium : aires occipitales et temporales inférieures. (b) Modifications apportées par *Hofer and Frahm [2006]* sur la base de données DTI. Région (I) : aires préfrontales ; Région (II) aires pré-motrices et pré-motrices supplémentaires ; Région (III) aires motrices ; Région (IV) aires sensorielles et région (V) aires pariétales, temporales et occipitales. Adapté de *Hofer and Frahm [2006]*.



**Figure A.18 : Fibres transcaleuses enregistrées par DTI chez un sujet.** Vues saggitale (a), transverse (b) et oblique (c). Représentation des faisceaux projetant dans les lobes préfrontaux (en vert), dans les aires prémotrices et motrices supplémentaires (bleu clair), les aires motrices (bleu foncé), les aires sensorielles primaires (rouge), les lobes pariétaux (orange) les lobes occipitaux (jaune) et les lobes temporaux (violet). Notons que le splénium (ou partie V) regroupe les projections signalées en orange, jaune et violet. Adapté de [Hofer and Frahm \[2006\]](#).

#### II.4.2. Paradigmes expérimentaux et asymétrie observée

L'idée selon laquelle la communication interhémisphérique jouerait un rôle majeur dans le développement des spécialisations hémisphériques fonctionnelles a depuis longtemps été suggéré (*e.g.* [Denenberg et al. \[1984\]](#)). Ainsi, la dynamique temporelle de l'échange d'informations entre les deux hémisphères cérébraux, *i.e.* le temps de transfert interhémisphérique (TTIH), constitue un objet d'étude captivant pour comprendre cette influence fonctionnelle des communications interhémisphériques sur la latéralisation hémisphérique. Nous reviendrons plus en détail sur ces hypothèses fonctionnelles ultérieurement (**Chapitre II.4.3**) mais dès lors, concentrons-nous sur les paradigmes expérimentaux permettant de quantifier le TTIH.

- **Approche comportementale pour estimer le temps de transfert interhémisphérique**

Les premières expérimentations ayant pour objectif de quantifier le TTIH ont adopté une approche comportementale. Au début du XX<sup>ème</sup> siècle, [Poffenberger \[1912\]](#) proposa un paradigme de TR simple en réponse à des cibles latéralisées : le paradigme de Poffenberger (voir **Chapitre II.2.2** pour plus de détails). Bien que l'idée princeps



développée par Poffenberger était d'estimer de manière globale le temps de conduction imposé par un relais - une synapse – supplémentaire, correspondant au passage par le CC, ce paradigme comportemental a par la suite été très largement considéré comme étant un moyen d'investiguer les potentielles différences entre les deux directions du transfert interhémisphérique (*i.e.* de l'hémisphère gauche vers l'hémisphère droit et vice versa ; voir [Marzi et al. \[1991\]](#) et [Braun \[1992\]](#) pour revues). Cette estimation du TTIH au moyen du paradigme de Poffenberger est rendue possible par la comparaison des TRs obtenus dans les conditions croisée et non-croisée (voir **Chapitre II.2.2**). La différence entre ces TRs (*i.e.* mesure appelée CUD) reflète ainsi le surplus temporel dû au transfert interhémisphérique de l'information dans la condition croisée [[Savazzi et al., 2007](#)]. En d'autres termes, cette estimation revient à comparer une situation où un transfert interhémisphérique n'est pas nécessaire (condition non-croisée) à une situation où ce transfert est nécessaire (condition croisée).

L'implication du CC dans le transfert interhémisphérique mesuré par l'intermédiaire de ce paradigme comportemental a été corroborée par les études menées sur des patients souffrant de lésions ou d'agénésie (*i.e.* absence congénitale de formation du CC) du CC. En effet, le constat répété de l'allongement considérable des CUD chez les personnes souffrant de lésions [[Sergent and Myers, 1985](#); [Clarke and Zaidel, 1989](#); [Iacoboni and Zaidel, 1995](#)] ou d'agénésie du CC [[Milner et al., 1985](#); [Lassonde et al., 1988](#); [Di Stefano et al., 1992](#); [Aglioti et al., 1993](#); [Iacoboni and Zaidel, 1995](#)] est une preuve indéniable de l'implication de ce faisceau de fibres dans le transfert interhémisphérique mesuré par l'intermédiaire du paradigme de Poffenberger. Tandis que les résultats comportementaux indiquent que les valeurs de CUD enregistrées chez le sujet sain sont classiquement de l'ordre de 2 à 5 ms [[Marzi et al., 1991](#); [Celeghein et al., 2014](#)], elles s'avèrent être supérieures à 15 ms chez les patients souffrant d'agénésie du CC [[Milner et al., 1985](#)] et de plus de 60 ms chez les patients ayant une section complète du CC [[Clarke and Zaidel, 1989](#)].

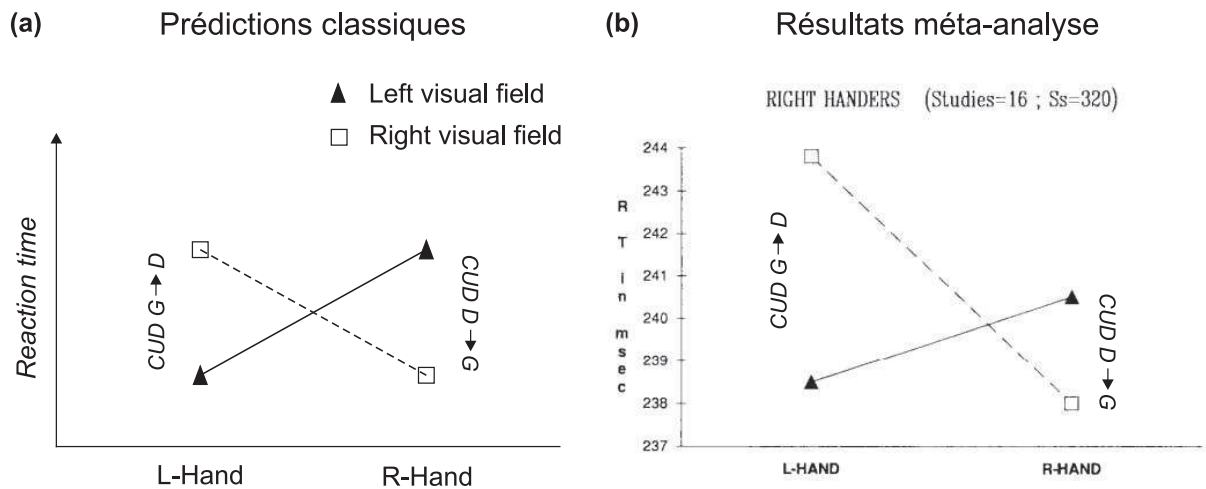


- **Interprétation de l'asymétrie du TTIH observée en comportement**

Par l'intermédiaire du paradigme de Poffenberger, de nombreuses études ont montré que le CUD était plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite. Ces résultats ont mené à l'établissement de la théorie dominante dans la littérature sur la communication interhémisphérique selon laquelle le TTIH pourrait être asymétrique avec l'idée que le transfert interhémisphérique de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche serait plus rapide que le transfert interhémisphérique de l'hémisphère gauche vers l'hémisphère droit (voir [Marzi et al. \[1991\]](#); [Braun \[1992\]](#); [Marzi \[2010\]](#) pour revues). Rappelons tout d'abord les deux résultats importants mis en évidence par la méta-analyse de [Marzi et al. \[1991\]](#) déjà présentés dans le **Chapitre II.2.3** :

- Dans 11 des 16 études incorporées dans la méta-analyse, les TRs en réponse aux cibles présentées dans le CVG étaient plus rapides que ceux en réponse aux cibles présentées dans le CVD ;
- Dans 13 de ces études la comparaison entre les deux conditions croisées montrait que la condition MD-CVG menait à des TRs significativement plus rapides que la condition MG-CVD ;

Puisque cet avantage temporel pour le CVG, mis en évidence par la comparaison des deux conditions croisées (*i.e.* MD-CVG et MG-CVD), n'était pas présent lorsque les deux conditions non-croisées (*i.e.* MG-CVG et MD-CVD) étaient comparées (**Figure A.19b**), les auteurs ont conclu que les résultats de cette méta-analyse étaient le reflet d'un transfert interhémisphérique plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite. Pour tenter d'expliquer cette asymétrie du TTIH, ils avancèrent l'idée que celle-ci pourrait être le reflet de différences au niveau des fibres calleuses avec un plus grand nombre de neurones projetant de droite à gauche que de gauche à droite.



**Figure A.19 : Le CUD : prédictions et asymétrie observée.** (a) Le paradigme de Poffenberger est connu pour permettre d'estimer le temps requis pour le transfert interhémisphérique de l'information en comparant une condition dans laquelle ce transfert est nécessaire et une condition dans laquelle il ne l'est pas. A priori, les CUD reflétant les transferts interhémisphériques de gauche à droite (G→D) et de droite à gauche (D→G) devraient être équivalents. (b) La méta-analyse de [Marzi et al. \[1991\]](#) a cependant démontré que le temps de transfert interhémisphérique est asymétrique avec un CUD plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite. Tiré de [Marzi et al. \[1991\]](#).

Une seconde hypothèse explicative a été apportée quelques années plus tard par Braun et ses collaborateurs [1992; 1994]. Sur la base d'une méta-analyse similaire à celle conduite par [Marzi et al. \[1991\]](#), ces auteurs ont confirmé que le CUD était asymétrique avec un CUD plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite et ont proposé que la grande majorité des résultats observés suivent deux grands principes :

- Le CUD est toujours plus large sur la main ipsilatérale à l'hémichamp visuel avantageé ;
- Lorsqu'une différence significative est présente entre les deux hémichamps visuels, le CUD est négatif sur la main controlatérale à l'hémichamp visuel avantageé ;

Braun et ses collaborateurs, en accord avec [Marzi et al. \[1991\]](#), en ont conclu que la source de l'asymétrie directionnelle constatée provenait d'une asymétrie au niveau des fibres du CC. Cependant, dans une expérimentation menée en 1994, ces mêmes auteurs ont réussi à induire un avantage temporel pour le CVD par rapport au CVG [[Braun and Daigneault, 1994](#)] en utilisant des stimuli extrêmement lumineux (743 cd/m<sup>2</sup>) connus pour permettre un changement de l'hémichamp visuel avantageé [[Sergent and Holzer, 1982](#); [Lines et al., 1984](#)]. Cet avantage temporel pour le CVD se trouvait être corrélé à un transfert interhémisphérique plus rapide de gauche à droite que de droite à gauche. Sur la

base de ces résultats, ils ont proposé qu'un avantage pour le CVG serait associé avec un transfert interhémisphérique plus rapide de droite à gauche tandis qu'un avantage pour le CVD serait associé avec un transfert interhémisphérique plus rapide de gauche à droite. Selon Braun et ses collaborateurs [1994], le transfert interhémisphérique pourrait donc se dissocier en deux voies, une rapide et une lente, qui seraient sélectionnées en fonction de l'hémichamp visuel avantage par la tâche en cours. Ainsi, le transfert interhémisphérique serait un processus dynamique interagissant avec la spécialisation d'un hémisphère pour le type de tâche dans laquelle l'individu est engagé plutôt qu'un processus fixe basé sur des caractéristiques anatomiques du CC comme le proposaient le groupe de Marzi [1991]. Cependant, les études comportementales n'étaient pas suffisantes pour statuer sur la nature exacte et sur les substrats neuronaux sous-tendant cette asymétrie du TTIH. Plus critique, certains biais méthodologiques dans l'estimation du TTIH par l'intermédiaire du paradigme de Poffenberger ont été mis en évidence.

- **Biais méthodologiques dans le calcul du CUD**

Deux méthodes sont envisageables afin de calculer le CUD : la comparaison entre les deux mains de réponse en réaction à des cibles présentées dans le même hémichamp visuel ou la comparaison entre les deux hémichamps visuels pour une même main de réponse. La première méthode a d'ores et déjà été largement rejetée. En effet, pour cette méthode de calcul, les différences existantes entre les systèmes neuromusculaires et sensorimoteurs des deux mains introduisent un biais dans le calcul du CUD [Annett and Annett, 1979; Barthelemy and Boulinguez, 2001]. Par ailleurs, nous verrons que la comparaison entre les deux hémichamps visuels pour une même main de réponse est tout autant critiquable en raison d'une influence introduite par la dominance oculaire dans le calcul du CUD (voir **Article I**).

Bien que cette influence de la dominance oculaire ne fût pas encore mise à jour, il est apparu que l'utilisation du CUD pour estimer le TTIH présentait également un inconvénient non-négligeable : cette méthode comportementale est inapte à mesurer les réponses en provenance des deux hémisphères cérébraux simultanément [Saron et al.,

2003]. Par conséquent, la possibilité que des mécanismes neuronaux autres que le transfert interhémisphérique de l'information influencent l'estimation du CUD a été évoquée [Saron and Davidson, 1989; Saron et al., 2003]. Par ailleurs, la communication interhémisphérique n'est pas un processus unique prenant forme au sein d'une seule et même voie : plusieurs portions du CC sont en mesure de relayer le transfert interhémisphérique dans la condition croisée (*e.g.* Braun [1992]; Saron et al. [2003]). Par conséquent, l'estimation du TTIH par le CUD est largement compliquée par le fait que celle-ci peut être le reflet de la transmission de l'information au travers de plusieurs voies de nature calleuse ou non-calleuse (*i.e.* les autres commissures du cerveau humain) ayant chacune différentes vitesses de transmission. L'ensemble de ces questionnements méthodologiques a mené à l'utilisation de techniques complémentaires telles que l'électrophysiologie afin de mesurer le TTIH.

- **Apports de l'électroencéphalographie**

Il est possible, au moyen de l'électroencéphalographie (EEG), d'effectuer des enregistrements simultanés et par conséquent d'étudier les réponses corticales en regard des deux hémisphères cérébraux au cours d'un même essai (premiers enregistrements effectués chez l'animal par Curtis [1940] et McCulloch and Garol [1941]). Une étude pionnière menée par Andreassi et al. [1975] a démontré que, chez l'humain, la présentation d'un stimulus latéralisé induisait l'apparition d'une activation corticale visuelle dans l'hémisphère controlatéral à la stimulation (*i.e.* activation directe) mais également, avec un léger décalage temporel, une activation corticale visuelle dans l'hémisphère ipsilatéral à la stimulation (*i.e.* après transfert interhémisphérique; voir aussi Ledlow et al. [1978]). De manière intéressante, il apparaît que cette activation corticale visuelle dans l'hémisphère ipsilatéral à la stimulation est substantiellement diminuée voir absente chez les patients souffrant de lésions ou d'agénésie du CC [Rugg et al., 1985; Brown et al., 1999]. L'absence de cette onde ipsilatérale à la stimulation constitue une preuve irréfutable de l'implication du CC dans le transfert interhémisphérique mesuré par EEG. Par conséquent, le délai temporel observé entre les composantes des potentiels évoqués

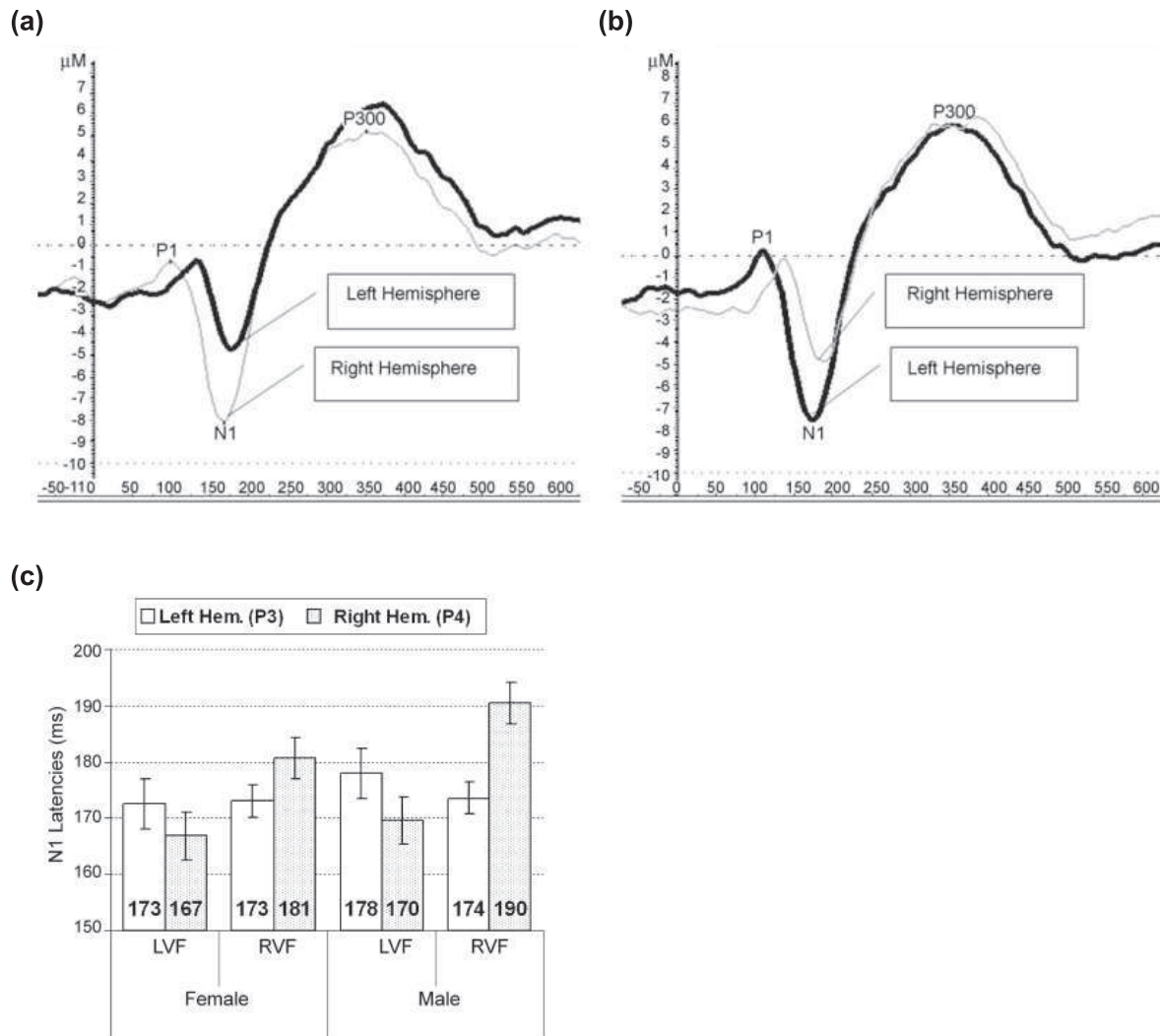
visuels (PEV) enregistrés sur deux aires corticales homologues des deux hémisphères reflète une mesure fiable du TTIH (voir **Chapitre V.2.1.4** pour une description détaillée du calcul du TTIH par EEG ; [Rugg et al. \[1984\]](#) ; [Nowicka et al. \[1996\]](#)). Cette méthode électrophysiologique semble être plus efficace que la méthode comportementale pour estimer le TTIH puisqu'elle permet d'effectuer des enregistrements simultanés pour une même stimulation [[Brown et al., 1994](#)]. De plus, les deux électrodes étant placées de chaque côté du CC, la mesure électrophysiologique du TTIH permet théoriquement de s'affranchir de l'influence des processus neuronaux mis en place avant ou après le transfert interhémisphérique.

- **Interprétation de l'asymétrie du TTIH observée en EEG**

A la fin du XXème siècle, des techniques complémentaires ont été utilisées dans le but de pallier aux problèmes méthodologiques impliqués par l'estimation du TTIH au moyen de mesures comportementales (manque de fiabilité [[Saron et al., 2003](#)], variabilité importante [[Hasbroucq et al., 1988](#) ; [Iacoboni and Zaidel, 2000](#)], implications de variables autres que le transfert interhémisphérique [[Annett and Annett, 1979](#) ; [Barthelemy and Boulinguez, 2001](#) ; [Saron et al., 2003](#)]). En raison de la rapidité des transferts interhémisphériques (inférieurs à 40 ms), l'EEG, qui présente une résolution temporelle de l'ordre de la milliseconde, constitue la technique la plus efficace et répandue pour étudier la dynamique temporelle du TTIH.

Un grand nombre d'expérimentations basées sur des paradigmes expérimentaux proches du paradigme de Poffenberger et impliquant donc des cibles visuelles latéralisées ont été utilisés. Les enregistrements réalisés sur des électrodes placées en regard des lobes occipitaux (O1,O2,O3,O4), pariétaux (P1,P2,P3,P4,P5,P6,P7,P8) et pariéto-occipitaux (PO3,PO4,PO7,PO8) au cours de ces paradigmes ont révélé une asymétrie du transfert interhémisphérique avec un transfert plus rapide de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche que dans la direction inverse (*e.g.* [Saron and Davidson \[1989\]](#) ; [Brown et al. \[1994\]](#) ; [Barnett et al. \[2005\]](#) ; [Barnett and Kirk \[2005\]](#) ; [Moes et al. \[2007\]](#) ; [Iwabuchi and Kirk \[2009\]](#)). Cette asymétrie du transfert interhémisphérique a été observée sur une fenêtre

temporelle s'étendant de 80 à 180 millisecondes après l'apparition de l'information visuelle à transférer (*i.e.* le stimulus) puisque les pics des PEV classiquement utilisés pour étudier le TTIH en EEG sont les pics P100 (ou P1) et N160 (ou N1) qui interviennent respectivement aux alentours de 100 et 160 ms après la présentation du stimulus (**Figure A.20**; voir **Chapitre V.2.1.3** pour nomenclature des PEV).



**Figure A.20 : Asymétrie du temps de transfert interhémisphérique observée en électroencéphalographie.** Les comparaisons sont effectuées sur le pic N1 (ou N160) qui correspond à la déflexion la plus négative aux alentours de 160 ms après l'apparition du stimulus. **(a)** Lorsque le stimulus est présenté dans le champ visuel gauche (« LVF »), une activation corticale est d'abord observée sur l'hémisphère droite (« right hemisphere »; électrode P4) puis, avec un décalage temporel de quelques millisecondes, sur l'hémisphère gauche (« left hemisphere »; électrode P3). **(b)** Lorsque le flash est présenté dans le champ visuel droit (« RVF »), l'ordre des activations est inversé. **(c)** Le délai temporel constaté entre les pics N1 enregistrés sur les hémisphères controlatéral et ipsilatéral à la stimulation reflète le temps de transfert interhémisphérique de droite à gauche lorsque la cible est présentée dans le LVF et de gauche à droite lorsque celle-ci est présentée dans le RVF. Une asymétrie est alors classiquement rapportée avec un transfert interhémisphérique plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite. Cette asymétrie semble également être moins prononcée chez les femmes que chez les hommes. Tiré de [Moes et al. \[2007\]](#).

Deux principales hypothèses explicatives ont alors été avancées : l'asymétrie du TTIH serait soit le reflet d'asymétries au niveau des fibres calleuses (en accord avec les déductions faites par Marzi et collaborateurs [1991]) soit le reflet d'une interaction entre le transfert interhémisphérique et la spécialisation hémisphérique (en accord avec les hypothèses formulées par Braun et collaborateurs [1992; 1994]).

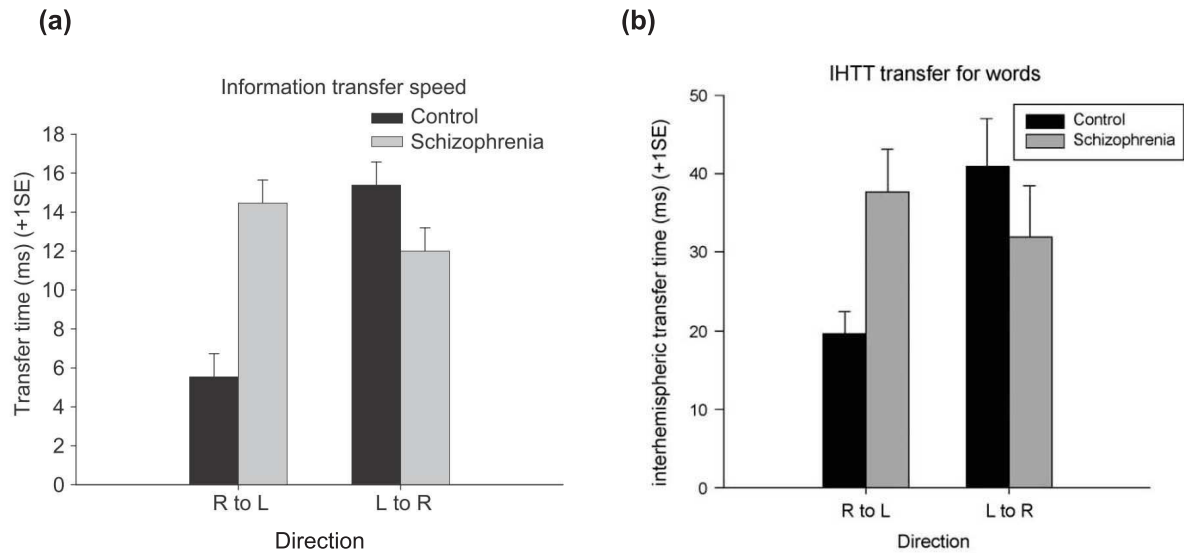
Dans une méta-analyse se proposant de recenser les études mesurant le TTIH par l'intermédiaire de l'EEG, Brown et al. [1994] ont reporté qu'une majorité d'expérimentations (12 sur 18) montraient un TTIH plus rapide de droite à gauche que dans la direction opposée. Néanmoins le transfert interhémisphérique plus rapide de droite à gauche n'était pas toujours associé à un avantage du CVG, contrecarrant ainsi l'hypothèse formulée par Braun et ses collaborateurs [1992; 1994] selon laquelle la direction du TTIH serait reliée à un avantage pour l'hémichamp visuel stimulé. Brown et al. [1994] en ont conclu que l'asymétrie proviendrait d'un processus fixe dû à l'anatomie des fibres calleuses et non à des asymétries induites par des spécialisations hémisphériques. Dans la même ligne argumentaire, Bisiacchi et al. [1994] ont utilisé une variante du paradigme de Poffenberger dans laquelle le participant devait associer soit des stimuli visuels unilatéraux à des réponses motrices non latéralisées (réponses données par un mouvement du menton), soit des stimuli visuels bilatéraux (stimulation fovéale) à des réponses motrices unilatérales (appui manuel sur un bouton). L'utilisation de ce paradigme n'a démontré aucun avantage hémisphérique, ni visuel ni moteur, confortant ainsi l'idée selon laquelle l'asymétrie du TTIH refléterait plutôt une asymétrie des fibres calleuses.

En opposition directe avec cette hypothèse, Nowicka et al. [1996], ont proposé que l'asymétrie du TTIH constatée en EEG soit liée au degré de spécialisation hémisphérique (voir aussi Nowicka and Tacikowski [2011]). En effet, dans une expérimentation où ils comparaient les TTIHs pour du matériel non-verbal (« gratings ») et verbal (mots de trois lettres), ces auteurs ont observé que l'asymétrie du TTIH était dépendante de l'information à transférer. Lorsque du matériel non-verbal devait être transféré, ils ont étonnement observé un TTIH plus rapide de gauche à droite que de droite à gauche (*i.e.*

en totale contradiction avec la grande majorité des autres expérimentations). A contrario, lorsque du matériel verbal était utilisé, l'asymétrie inverse était observée. Sachant que les hémisphères gauche et droit sont supposés être préférentiellement impliqués dans le traitement des informations verbales et le traitement des informations visuelles, respectivement, [Nowicka et al. \[1996\]](#) en ont conclu que le TTIH serait plus rapide de l'hémisphère non spécialisé vers l'hémisphère spécialisé pour la tâche traitée. Ce transfert interhémisphérique plus rapide de l'hémisphère non spécialisé vers l'hémisphère spécialisé pour la tâche fut alors interprété comme un besoin fonctionnel de transférer rapidement l'information sensorielle entrante à l'hémisphère étant le plus compétent pour la traiter. [Marzi \[2010\]](#) se trouve en accord avec l'idée que l'asymétrie du TTIH serait liée au degré de spécialisation hémisphérique mais suggère, sur la base de résultats contradictoires, que le transfert serait plus rapide de l'hémisphère spécialisé vers l'hémisphère non spécialisé pour la tâche en cours plutôt que dans la direction inverse.

Notons que Barnett et collaborateurs, dans deux expérimentations comparant les transferts interhémisphériques pour du matériel non-verbal (damiers; [Barnett et al. \[2005\]](#)) et du matériel verbal (tâche de décision lexicale; [Barnett and Kirk \[2005\]](#)), n'ont pas reproduit ces résultats. Ils ont montré que, chez des sujets sains (barres noires de la **Figure A.21**), quel que soit l'hémisphère supposé être spécialisé pour la tâche (*i.e.* l'hémisphère droit pour le matériel non-verbal et l'hémisphère gauche pour le matériel verbal), le transfert interhémisphérique était toujours plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite (voir également [Larson and Brown \[1997\]](#)). Cependant, nous verrons que ces études comparatives, entre individus sains et patients souffrant de schizophrénie, ne permettent pas de totalement rejeter l'hypothèse formulée par [Nowicka et al. \[1996\]](#), dans le sens où elles apportent d'autres arguments en faveur d'une influence de la spécialisation hémisphérique sur le transfert interhémisphérique (voir **Chapitre II.4.3**).





**Figure A.21 : Temps de transfert interhémisphérique et schizophrénie.** Dans deux études, publiées séparément, Barnett et ses collaborateurs ont montré que chez des sujets sains (barres noires), tant pour du matériel (a) non-verbal que pour du matériel (b) verbal, le temps de transfert interhémisphérique est plus rapide de droite à gauche (« *R to L* ») que de gauche à droite (« *L to R* »). Chez les patients atteints de schizophrénie (barres grises), aucune asymétrie n'est observée, ni dans le cas du matériel non-verbal ni dans le cas du matériel verbal. Adapté de (a) Barnett et al. [2005] et (b) Barnett and Kirk [2005].

Bien qu'il n'y ait, à l'heure actuelle, pas de consensus au sujet du rôle des asymétries du TTIH observées, ces hypothèses explicatives ont toutes deux reçu des éléments de consolidation au regard des données issues des récentes techniques d'imagerie (IRMf, DTI) et des études menées chez les patients présentant des troubles de la communication interhémisphérique (*e.g.* schizophrénie, « *split-brain* » ; voir **Chapitre II.4.3**).

La totalité des études précédemment mentionnées étudiaient le TTIH en réalisant des enregistrements EEG sur les sites pariétaux ou occipitaux. Cependant, quelques rares études se sont également intéressées au transfert interhémisphérique au niveau des sites centraux par l'intermédiaire d'enregistrements EEG réalisés sur la paire d'électrodes C3/C4 [Ipata et al., 1997; Saron et al., 2003] connue pour refléter l'activité en provenance des cortex sensori-moteurs [Solodkin et al., 2004; Pfurtscheller et al., 2005]. L'étude d'Ipata et al. [1997] a notamment démontré que le transfert interhémisphérique était également plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite sur les sites centraux.

Cependant, notons que l'une des principales limitations de l'EEG est sa faible résolution spatiale majoritairement causée par le phénomène de conduction volumique

(voir **Chapitre V.2.2.1** pour explication). Néanmoins, il existe des transformations mathématiques du signal EEG qui permettent de considérablement augmenter la résolution spatiale des activités enregistrées. Notamment, un filtre spatial efficace, nommé Laplacien de surface, permet de passer d'une précision spatiale de 9-10 cm à une précision de l'ordre de 2 à 3 cm [Nunez, 2000]. Nous avons utilisé ce filtre spatial dans notre expérimentation s'intéressant à l'influence de la dominance oculaire sur le transfert interhémisphérique (**Article III**). Les résultats issus de cette expérimentation nous ont amené à suggérer que l'asymétrie reportée par Ipata et collaborateurs [1997], sur les sites centraux, pourrait finalement être uniquement due à la conduction volumique en provenance des effets observés sur les sites pariétaux. En effet, lorsque l'on améliore la résolution spatiale des enregistrements, l'asymétrie est toujours présente sur les sites pariétaux mais est totalement absente sur les sites centraux. Ce résultat constitue également un argument en faveur d'une dissociation entre les transferts interhémisphériques intervenant aux niveaux des sites pariétaux et des sites centraux.

- **Les mesures comportementales et EEG reflètent-elles des mécanismes neuronaux similaires ?**

Comme évoqué précédemment, la communication interhémisphérique n'est pas un processus singulier (*e.g.* Braun [1992]; Saron et al. [2003]). En effet, comme très justement rappelé par Dal Molin et al. [2013], il est nécessaire de considérer le transfert interhémisphérique comme un processus qui survient par vagues de différents types d'informations étant transférées à différentes fenêtres temporelles et ce probablement sur plusieurs portions du CC. Se pose alors la question du lien que l'on serait tenté d'établir entre les transferts interhémisphériques estimés par l'intermédiaire des études comportementales et électrophysiologiques. De même, les mesures effectuées en EEG sur les sites centraux et pariétaux reflètent-elles des transferts interhémisphériques utilisant les mêmes voies neuronales ?

Il est de première importance de constater que les transferts interhémisphériques mesurés en EEG sur les sites pariétaux (entre 8 et 15 ms ; [Rugg et al. \[1984\]](#); [Saron and Davidson \[1989\]](#); [Nowicka et al. \[1996\]](#)) présentent des valeurs de 2 à 3 fois supérieures aux TTIH mesurés par l'intermédiaire du comportement (de 2 à 5 ms ; [Marzi et al. \[1991\]](#); [Braun \[1992\]](#); [Celeghein et al. \[2014\]](#)). Par ailleurs, les expérimentations ayant effectué à la fois des mesures comportementales et électrophysiologiques (au niveau des sites pariétaux) du TTIH, sur une même population, ont montré qu'aucune corrélation n'existait entre ces deux mesures [[Saron and Davidson, 1989](#); [Potvin et al., 1995](#); [Hoptman et al., 1996](#)]. Cependant, les mesures du TTIH effectuées en EEG sur les sites centraux se trouvent dans des rangs relativement similaires à celles obtenues en comportement [[Lines et al., 1984](#); [Saron and Davidson, 1989](#); [Ipata et al., 1997](#); [Saron et al., 2003](#)].

La modulation des caractéristiques physiques de la stimulation visuelle permet également de nous renseigner sur la nature des informations transférées. Il est aujourd'hui connu que le TTIH déterminé par les mesures comportementales n'est pas sensible aux variations de l'excentricité du stimulus [[Berlucchi et al., 1971, 1977](#)] et n'est pas affecté par les variations de luminance de celui-ci [[Milner and Lines, 1982](#)]. [Lines et al. \[1984\]](#) se sont proposés de comparer l'influence des modulations de l'intensité du stimulus sur les TTIHs mesurés sur les sites centraux et pariéto-occipitaux à travers des enregistrements EEG. Alors que les TTIHs mesurés sur les sites centraux n'étaient jamais influencés par l'intensité du stimulus, ceux mesurés sur les sites pariéto-occipitaux montraient une augmentation proportionnelle à la diminution de l'intensité du stimulus. En ce sens, les deux mesures estiment des étapes de traitements et des chemins interhémisphériques différents [[Lines et al., 1984](#); [Saron and Davidson, 1989](#); [Berlucchi et al., 1995](#)]. Par ailleurs, les TTIHs estimés par l'intermédiaire des mesures comportementales, comme ceux estimés par l'intermédiaire des mesures EEG sur les sites centraux, ne sont pas sensibles à la variation des caractéristiques du stimulus. L'ensemble de ces contributions semble donc indiquer que les mesures du TTIH obtenues par l'intermédiaire du comportement et celles enregistrées en EEG sur les sites centraux reflètent les mêmes mécanismes de l'intégration visuo-motrice tandis que les mesures effectuées en EEG sur les sites pariéto-occipitaux

reflètent un transfert interhémisphérique de l'information visuelle.

En accord avec cette idée, des études IRMf et PET plus récentes ont montré une activation d'une partie du CC (*i.e.* le genu) au cours de la condition croisée ainsi qu'une absence de cette activation dans la condition non-croisée d'un paradigme de Poffenberger [Tettamanti et al., 2002; Iacoboni and Zaidel, 2004; Omura et al., 2004; Weber et al., 2005]. Cette activation du genu, qui d'après Hofer and Frahm [2006], est en charge du transfert interhémisphérique entre les aires préfrontales, prémotrices et les aires motrices supplémentaires, au cours de la condition croisée, constitue un argument de plus en faveur d'une similarité des transferts interhémisphériques observés par l'intermédiaire des enregistrements comportementaux et ceux enregistrés en EEG sur les sites centraux. Comme nous le détaillerons ultérieurement, les études IRMf ont permis de montrer que le transfert de l'information visuelle se déroulait, quant à lui, principalement au niveau du splénium [Hofer and Frahm, 2006; Zarei et al., 2006; Park et al., 2008; Chao et al., 2009; Berlucchi, 2014].

- **Latéralité manuelle gauche : un cas particulier ?**

L'hypothèse d'une influence de la spécialisation hémisphérique sur le transfert interhémisphérique a souvent été avancée. L'étude et la compréhension du fonctionnement des transformations visuo-motrices et de la communication interhémisphérique chez les gauchers manuels, qui sont connus pour montrer une moindre latéralisation hémisphérique pour le contrôle des habiletés visuo-spatiales [Hécaen et al., 1981; Hellige et al., 1994; Eviatar et al., 1997], revêt donc une importance particulière.

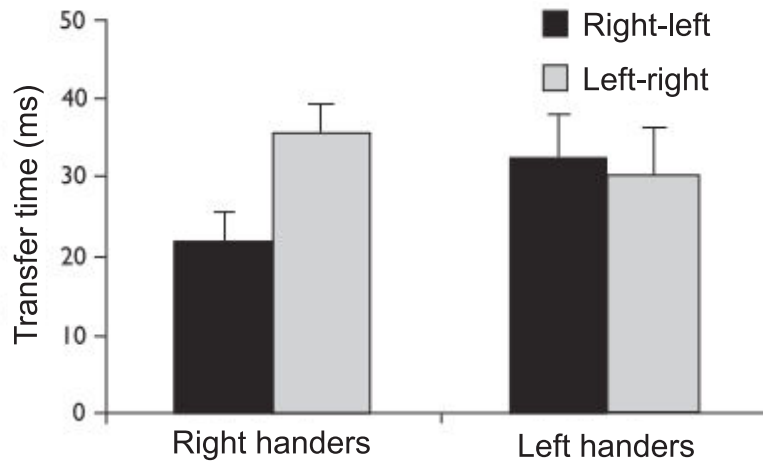
Dans le cadre des études comportementales, la méta-analyse réalisée par Marzi et al. [1991] recensait cinq expérimentations s'étant intéressées aux gauchers manuels (Bisiacchi et al. <sup>6</sup>; Moscovitch and Smith [1979]; McKeever and Hoff [1979, 1983]; Levy and Wagner [1984]). Au sein de ces études, une séparation avait été effectuée entre les participants sur la base de la posture qu'ils adoptaient pour écrire, *i.e.* inversée (se réfère à une position de la main en crochet avec une flexion conséquente du poignet) ou non-

---

6. Cette étude, soumise au moment de la publication de la méta-analyse, n'a finalement jamais été publiée.

inversée. En effet, il a été suggéré que les gauchers qui adoptent une posture inversée pourraient contrôler leur musculature distale principalement par l'intermédiaire de l'hémisphère ipsilatéral à la main (Levy and Reid [1976, 1978]; Moscovitch and Smith [1979]; voir cependant Herron et al. [1979]; McKeever and VanDeventer [1980]; Teasdale and Owen [2001]). Chez les gauchers adoptant une posture non-inversée, les CUD étaient relativement équivalents entre les deux directions du transfert interhémisphérique (environ 4 ms). Aucun avantage de l'hémichamp visuel ou de la main de réponse ne semblait être présent. Chez les gauchers adoptant une posture inversée, aucune différence entre les deux hémichamps visuels n'a été reportée. Cependant, il est important de noter que les CUD calculés sur la main droite et sur la main gauche étaient tous deux négatifs, indiquant que les TRs étaient plus rapides dans la condition croisée que dans la condition non-croisée. Ce constat semble renforcer l'idée selon laquelle les gauchers adoptant une posture inversée contrôlent majoritairement leur musculature distale via l'hémisphère ipsilatéral.

Les rares études EEG ayant comparé les TTIHs en fonction de la latéralité manuelle ont montré que l'asymétrie classique du TTIH était bien présente chez les droitiers mais que celle-ci était absente chez les gauchers (Iwabuchi and Kirk [2009]; **Figure A.22**; voir également Savage and Thomas [1993]). Cette absence d'asymétrie du TTIH observée sur les sites pariétaux implique un certain nombre d'interprétations que nous développerons dans le **Chapitre II.4.3** de ce manuscrit.



**Figure A.22 : Absence de l'asymétrie du TTIH chez les gauchers.** Le temps de transfert inter-hémisphérique a été calculé par la comparaison des pics N160 enregistrés sur la paire d'électrodes P7/P8. Tandis que les droitiers (panneau de **gauche**) montrent un transfert interhémisphérique plus rapide de droite à gauche (barres noires) que de gauche à droite (barres grises), les gauchers (panneau de **droite**) ne montrent aucune asymétrie entre les deux directions du transfert interhémisphérique. D'après [Iwabuchi and Kirk \[2009\]](#).

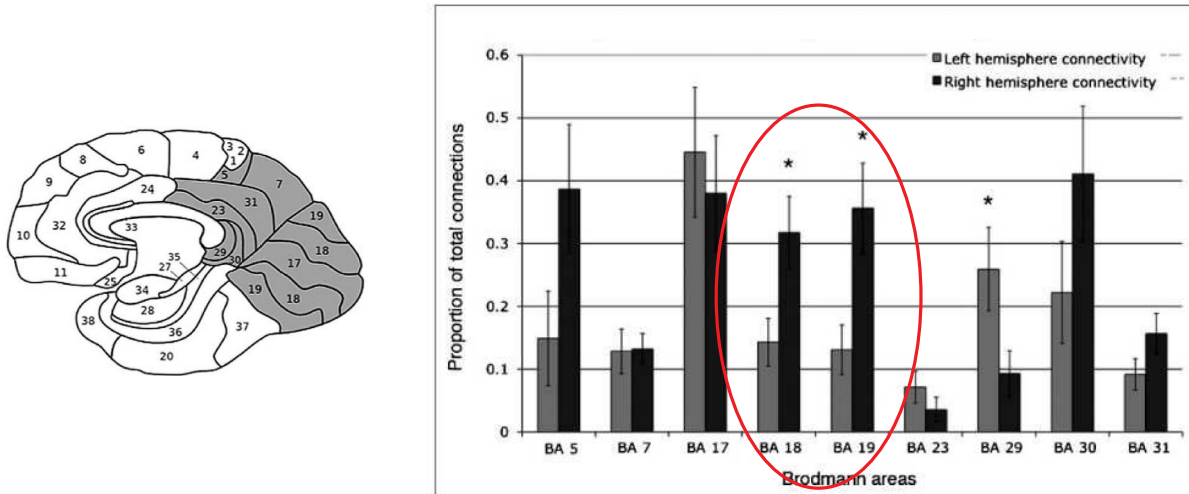
### II.4.3. Bases neurophysiologiques et implications fonctionnelles

- **Bases neurophysiologiques du transfert interhémisphérique**

La communication interhémisphérique est le mécanisme par lequel chaque hémisphère peut avoir accès à une information dont le traitement cortical avait initialement été latéralisé. D'après [Whitteridge \[1965\]](#), le rôle le plus important et indéniable du CC est l'unification des représentations des hémis-espaces droit et gauche qui permet la création d'une perception complète, homogène et cohérente du monde par l'intermédiaire des modalités visuelles, tactiles et auditives. Chez l'animal, il a été montré que le splénium (partie la plus postérieure du CC ; voir **Figure A.18**) possède de vastes projections vers les aires corticales postérieures et notamment vers les aires visuelles extra-striées (BA 18 et 19 ; [Pandya and Seltzer \[1986\]](#); [Rockland and Pandya \[1986\]](#)) et pourrait donc être responsable de l'intégration des informations visuelles. Par l'intermédiaire des récentes techniques DTI, cette conception d'une connexion entre le splénium et le cortex occipital, mais aussi les cortex pariétal et temporal, a été étendue à l'humain [[Hofer and Frahm, 2006](#); [Zarei et al., 2006](#); [Park et al., 2008](#); [Chao et al., 2009](#); [Berlucchi, 2014](#)] menant ainsi à penser que cette partie du CC joue un rôle critique dans la communication

interhémisphérique entre les aires visuelles.

En se basant sur ces résultats, [Putnam et al. \[2010\]](#) se sont proposés de tester directement l'hypothèse selon laquelle l'asymétrie du TTIH serait causée par une asymétrie au niveau des fibres calleuses [[Marzi et al., 1991](#); [Bisiacchi et al., 1994](#); [Brown et al., 1994](#)]. Pour cela, ils ont effectué des enregistrements du splénium par DTI chez 21 participants. Rappelons que le DTI permet d'étudier la diffusion passive des molécules d'eau à travers les tissus afin d'en inférer l'orientation des faisceaux d'axones, *in vivo* [[Le Bihan et al., 2001](#); [Melhem et al., 2002](#)]. Par conséquent, par l'intermédiaire de cette technique, il est possible de connaître la proportion de connexions unidirectionnelles d'une structure corticale. De manière intéressante, les résultats de [Putnam et al. \[2010\]](#) établissent, pour la première fois, l'existence d'une asymétrie hémisphérique au niveau des connexions du splénium entre les hémisphères droit et gauche (**Figure A.23**). En effet, leurs résultats montrent une connectivité spléniale plus importante de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche que dans la direction opposée (voir également [Zarei et al. \[2006\]](#) pour une tendance similaire). De plus, il semblerait que les BA 18 et 19 (*i.e.* aires visuelles extra-striées) soient majoritairement responsables de cette asymétrie. Ainsi, sachant que l'asymétrie du TTIH mesurée sur les sites pariétaux semble refléter le transfert interhémisphérique de l'information visuelle (**Chapitre II.4.2**), cette asymétrie au niveau des fibres calleuses du splénium pourrait constituer un substrat neurophysiologique des asymétries du TTIH.



**Figure A.23 : Proportions de connexions unidirectionnelles du splénium par aire de Brodmann.** Pour chaque aire de Brodmann représentée sur la partie grisée du panneau de gauche, les proportions de connexions unidirectionnelles de gauche à droite (barre grise) et de droite à gauche (barres noires) sont représentées sur le panneau de droite. Adapté de Putnam et al. [2010].

Notons également que, contrairement à ce que les études menées sur l'animal avaient démontré (*i.e.* absence de connexions calleuses entre les aires visuelles primaires ; Myers [1962]; Pandya and Seltzer [1986]), certains participants présentent des connexions directes entre les cortex visuels primaires (BA 17). Putnam et al. [2010] ont suggéré que ces connexions, présentent chez un tiers des participants, pourraient constituer une partie de l'explication de la forte variabilité interindividuelle anatomique reportée. Cette variabilité interindividuelle s'avère être intéressante puisqu'une de nos contributions expérimentales (**Article III**) nous permet de proposer que la dominance oculaire pourrait constituer un facteur explicatif de celle-ci.

Cependant, nous pouvons nous demander s'il n'est pas hasardeux d'établir un lien si direct entre les mesures de la structure des fibres calleuses réalisées par DTI et les mesures du TTIH qui étudient un processus neuronal dynamique et fonctionnel. La réponse à cette question a été apportée récemment par deux études ayant réalisé simultanément des enregistrements DTI et EEG. Whitford et al. [2011] ont mis à jour l'existence d'une relation linéaire entre la mesure de l'anisotropie fractionnelle (FA), qui reflète des mécanismes tels que la myélinisation et la densité des axones dans le cerveau (*e.g.* Beaulieu [2002]; Blakemore [2012a]), et le TTIH mesuré en EEG au niveau des sites



pariétaux. Les participants montrant les TTIHs les plus longs montraient également les valeurs FA les plus faibles (*i.e.* une faible densité ou myélinisation axonale). Dans la même ligne argumentaire, une étude très récente a montré une corrélation entre le TTIH mesuré en EEG sur les sites centraux et pariéto-occipitaux et la distribution de la densité des axones (mesurée par une technique IRMf appelée AxCaliber) dans les parties du CC responsables de ces transferts [Horowitz et al., 2014]. Un TTIH faible était donc associé à une densité de fibres calleuses élevée. Ces deux études semblent valider l'interprétation des résultats EEG à la lumière des expérimentations DTI et inversement.

D'autres associations, entre les variables du CC mesurées par imagerie et les mesures comportementales du CC, ont également été démontrées. Notamment, la FA mesurée au niveau du splénium se trouve être corrélée aux performances perceptivo-motrices [Sullivan et al., 2001] et est un bon prédicteur des TRs dans une tâche de détection visuelle (paradigme « *oddball* ») : plus la mesure FA au niveau du splénium est élevée, plus les TRs sont rapides [Madden et al., 2004]).

- **Implications fonctionnelles**

Bien que l'origine de la spécialisation hémisphérique ne soit pas très claire et fortement débattue, elle reste aujourd'hui un centre d'intérêt majeur pour beaucoup de chercheurs. La grande majorité des auteurs s'intéressant aux mécanismes de la communication interhémisphérique considèrent que le développement du CC joue un rôle fonctionnel important dans l'induction de la spécialisation hémisphérique (Bloom and Hynd [2005]; Nowicka and Tacikowski [2011] pour revues ; Caparelli-Dáquer and Schmidt [1991]; Gazzaniga [2000]; Doron and Gazzaniga [2008]). Le débat reste cependant ouvert sur la question de l'influence excitatrice ou inhibitrice du CC [Bloom and Hynd, 2005]. Certaines études suggèrent que le CC a une fonction excitatrice permettant l'intégration des informations en provenance des deux hémisphères. D'autres suggèrent que le CC représente la voie par laquelle chaque hémisphère exerce une action inhibitrice sur l'autre afin que celui étant spécialisé pour la tâche en cours puisse dominer l'autre. Cette action inhibitrice permet-

trait, par exemple, une indépendance entre les mains lors de l'exécution de mouvements bi-manuels asymétriques [Schnitzler et al., 1996].

D'un point de vue neuro-anatomique, la revue de Bocci et al. [2014] nous rappelle que les fibres du splénium sont une population d'axones excitateurs ayant des diamètres variés qui inter-connectent des colonnes corticales ayant des propriétés fonctionnelles similaires. En ce sens, les fibres du CC peuvent exercer une action excitatrice. Cependant, les fibres du CC font également synapses sur des cellules GABAergiques résultant ainsi en une modulation inhibitrice des traitements visuels.

D'un point de vue fonctionnel, les altérations comportementales constatées lorsqu'une structure corticale est déficitaire ou, à plus forte raison, absente permettent de mieux connaître les fonctions dans lesquelles elle est impliquée. En ce qui concerne la communication interhémisphérique, l'absence totale de CC (*i.e.* patients « *split-brain* ») a permis de fournir une mine d'informations sur la fonction de cette structure chez l'homme (*e.g.* revue de Gazzaniga [2005]). Les patients dits « *split-brain* » montrent ce qui est appelé un syndrome de déconnexion qui pourrait se résumer par l'absence de transfert callosal des différentes entrées sensorielles. Lorsqu'un mot est présenté à l'hémisphère droit (*i.e.* hémisphère non spécialisé pour la lecture) de patients « *split-brain* », ceux-ci se montrent incapables de lire le mot tandis qu'ils ne montrent aucun problème à lire ce même mot lorsqu'il est présenté à l'hémisphère gauche [Gazzaniga et al., 1965]. Ce simple fait montre que le CC est crucial pour transférer l'information d'un hémisphère à l'autre et que la communication interhémisphérique a donc un rôle excitateur. Cependant, Gazzaniga and Young [1967] ont également démontré que les singes « *split-brain* » bénéficiaient d'une plus grande capacité à répondre à une grande quantité d'informations visuelles en un temps donné que des singes normaux. Cette plus grande habileté chez les singes « *split-brain* » peut être interprétée comme une absence d'inhibition d'un hémisphère sur l'autre qui s'effectue normalement via le CC.

Au regard de ces expérimentations, le schéma le plus probable de la communication interhémisphérique reste une coopération entre fonctions excitatrices et inhibitrices. En effet, les études morphologiques, physiologiques et neuropsychologiques ont apporté la

démonstration que le CC est composé de différentes voies, chacune desservant différentes fonctions en lien avec leurs positionnements anatomiques [Clarke and Zaidel, 1989; Hofer and Frahm, 2006; Nowicka and Tacikowski, 2011]. Ainsi, ce constat semble indiquer que le CC soit en mesure d'exercer simultanément une action inhibitrice et excitatrice selon les besoins de la tâche en cours.

La précieuse étude de Putnam et al. [2010] a permis de confirmer l'hypothèse initialement posée par Marzi et al. [1991] et Brown et al. [1994] selon laquelle l'hémisphère droit projetterait un plus grand nombre de fibres calleuses vers l'hémisphère gauche comparé à la direction inverse. Cette étude a également permis de montrer que cette asymétrie est particulièrement présente au niveau des fibres adjacentes aux aires extra-striées (BA 18 et 19) et apporte donc un premier corrélat anatomique à l'asymétrie du TTIH reportée au moyen des études comportementales et électrophysiologiques. Cependant, nous verrons que nos résultats suggèrent que cette asymétrie des fibres spléniales pourrait n'être vérifiable que sur une partie des droitiers. En effet, la forte variabilité interindividuelle reportée dans cette étude [Putnam et al., 2010], couplée au transfert interhémisphérique plus rapide de gauche à droite que dans la direction inverse que nous observons chez les droitiers OD gauche suggèrent que cette population pourrait montrer des résultats différents au niveau de la connectivité du splénium (**Article III**). Vient alors la question de la genèse et de l'utilité de cette asymétrie au niveau des fibres calleuses du splénium. Putnam et al. [2010] ont, par exemple, proposé que la connectivité interhémisphérique asymétrique ainsi que l'asymétrie du TTIH pourraient étayer la supériorité de l'hémisphère droit pour les traitements perceptifs de haut niveau. Cette proposition est consolidée par Koch et al. [2011] qui ont démontré que le PPC droit, mais non le gauche, exerce une forte influence inhibitrice sur le PPC controlatéral et que cette influence est médiée par des projections calleuses localisées dans la partie postérieure du CC.

Une fois encore, il est nécessaire d'étudier les troubles du fonctionnement d'une structure corticale pour tenter d'en comprendre son rôle fonctionnel. Certains troubles de la lecture (*i.e.* dyslexie) et troubles mentaux (*e.g.* schizophrénie) ont été reliés à une altération du CC. Notamment l'étude de la communication interhémisphérique chez les patients souffrant de schizophrénie possède une forte valeur informative.

La schizophrénie a souvent été associée à un dysfonctionnement de la latéralisation corticale [Mitchell and Crow, 2005; Ribolsi et al., 2014a]. Par ailleurs, notamment par l'intermédiaire des études EEG menées par Barnett et ses collaborateurs (voir **Chapitre II.4.2** et **Figure A.21**), il a été démontré que la schizophrénie est associée à un dysfonctionnement du transfert interhémisphérique de l'information [Beaumont and Dimond, 1973; David, 1987; Mohr et al., 2000] et plus précisément à une diminution ou une perte de l'asymétrie du transfert interhémisphérique [Crow, 2000; Endrass et al., 2002; Barnett et al., 2005; Barnett and Kirk, 2005]. Sur la base du constat indiquant que les amplitudes de l'onde N160 étaient réduites sur l'hémisphère droit et non sur l'hémisphère gauche, Barnett et al. [2005] ont proposé que la symétrie du TTIH observée chez les schizophrènes puisse refléter un dysfonctionnement de l'hémisphère droit qui affecterait donc le transfert de droite à gauche mais pas celui de gauche à droite. Cette proposition, qui fait écho aux hypothèses soulevées par des recherches précédentes ayant postulé qu'un dysfonctionnement de l'hémisphère droit pourrait contribuer au développement de la schizophrénie [Cutting, 1990; Murphy and Cutting, 1990], est aujourd'hui étayée par les données récentes des études d'imagerie. Notamment, il apparaît que les patients souffrant de schizophrénie montrent un plus faible degré de latéralisation à droite du réseau pariéto-frontal que les sujets sains [Rotarska-Jagiela et al., 2010] ainsi qu'une perte du « *cerebral-torque* »<sup>7</sup> [Crow, 2013]. Bien que le doute subsiste sur quel mécanisme est la cause et lequel est la conséquence, l'étude des patients schizophrènes prouve une fois de plus que communication interhémisphérique et spécialisation hémisphérique sont

---

7. Le « *cerebral torque* » fait référence à une plus grande largeur du lobe frontal droit et du lobe occipital gauche comparativement à leurs homologues controlatéraux. La description de ce mécanisme est renseignée par Mitchell and Crow [2005]. Le « *cerebral torque* » fait référence à des différences interhémisphériques normales au niveau du volume de matière grise et de l'épaisseur du cortex. Son absence indique une perte d'asymétrie corticale.

bel et bien dépendants l'un de l'autre. Nous verrons que les résultats issus de notre **Article III** permettent d'apporter une perspective supplémentaire à la relation entre schizophrénie et symétrie de la communication interhémisphérique.

L'interaction entre latéralité manuelle et communication interhémisphérique a également apporté des réponses sur la fonctionnalité du transfert interhémisphérique. Depuis les travaux pionniers de [Witelson \[1985\]](#), la question de la relation entre la taille du CC et la latéralité manuelle a été très largement étudiée sans pour autant aboutir à un consensus. En effet, certaines études ont montré que le CC est plus large chez les gauchers que chez les droitiers [[Witelson, 1985, 1989](#); [Denenberg et al., 1991](#); [Habib et al., 1991](#); [Witelson and Goldsmith, 1991](#); [Driesen and Raz, 1995](#); [Moffat et al., 1998](#); [Tuncer et al., 2005](#); [Josse et al., 2008](#)], tandis que d'autres n'ont montré aucune différence en fonction de la latéralité manuelle [[Kertesz et al., 1987](#); [O'Kusky et al., 1988](#); [Hines et al., 1992](#); [Steinmetz et al., 1992](#); [Clarke and Zaidel, 1994](#); [Steinmetz et al., 1995](#); [Jäncke et al., 1997](#); [Preuss et al., 2002](#); [Luders et al., 2003](#); [Anstey et al., 2007](#)]. Une étude de [Westerhausen et al. \[2004\]](#) a même montré l'effet inverse, avec un CC plus large chez les droitiers que chez les gauchers. Cependant, cette étude a également révélé, une FA plus haute chez les gauchers que chez les droitiers, indiquant soit un plus grand nombre, soit une densité plus importante d'axones. Ce dernier constat suggère que la connectivité du CC pourrait être plus importante chez les gauchers que chez les droitiers. Le double postulat d'une taille et d'une connectivité plus accrue du CC chez les gauchers trouve des hypothèses explicatives au regard du rôle fonctionnel que celui-ci pourrait impliquer. Il est, en effet, majoritairement admis que les gauchers montrent généralement une moindre latéralisation hémisphérique pour le contrôle des habiletés visuo-spatiales que les droitiers [[Hécaen et al., 1981](#); [Hellige et al., 1994](#); [Eviatar et al., 1997](#)]. De plus, les expérimentations menées en DTI chez des sujets sains montrent une augmentation de la diffusion moléculaire à travers le CC chez les gauchers fortement latéralisés en comparaison aux droitiers et même en comparaison aux gauchers faiblement latéralisés [[Westerhausen et al., 2006](#)]. Il semblerait donc que l'augmentation de la

connectivité transcalleuse constatée chez les gauchers pourrait être liée à un besoin accru de communication interhémisphérique dû, à une diminution de la spécialisation hémisphérique (voir [Doron and Gazzaniga \[2008\]](#)).

A la lumière d'expérimentations animales, menées principalement sur le rat et sur le chat, il a été mis en évidence que le développement et la myélinisation du splénium sont sous le contrôle des influences environnementales (voir [Bocci et al. \[2014\]](#) pour revue). Notamment, le fait d'élever des chatons nouveaux nés dans le noir conduit à un nombre anormalement faible de projections calleuses entre les aires visuelles du cortex cérébral [[Innocenti, 1986, 1994](#)]. Ce constat induit le fait que cette structure représente un site particulièrement exposé à une plasticité induite par l'environnement. Par ailleurs, [Elberger \[1984\]](#) a montré que la section précoce des connexions calleuses chez le chaton résulte en une altération du développement de la résolution spatiale (acuité visuelle), qui est un des indicateurs des plus communs et précis de la maturation corticale. En ce sens, il semblerait que la relation entre l'expérience visuelle et la connectivité du CC soit bidirectionnelle : l'information médiée par les fibres calleuses « visuelles » peut modifier le développement des aires corticales visuelles et le développement des aires corticales peut modifier le développement des fibres calleuses. Cette relation bidirectionnelle est très intéressante dans le cadre de nos travaux. En effet, une récente étude a suggéré que le phénomène de dominance oculaire pourrait être basé sur un mécanisme latéralisé se caractérisant par une relation spécifique entre l'œil dominant et son hémisphère ipsilatéral ([Shima et al. \[2010\]](#) ; voir **Chapitre III.4**). De ce fait, sachant que l'expérience visuelle a un impact sur la connectivité interhémisphérique, cette latéralisation du système visuel pourrait également impacter la structure et les fonctions du CC (**Article III**).

Enfin, il semblerait que les mécanismes neuronaux de l'attention visuo-spatiale puissent jouer un rôle sur la communication interhémisphérique [[Saron and Davidson, 1989](#)]. L'interprétation de l'asymétrie du transfert interhémisphérique proposée par [Marzi \[2010\]](#) est en accord avec cette idée puisqu'elle présume d'un transfert interhémisphérique

plus rapide de l'hémisphère spécialisé vers l'hémisphère non spécialisé pour l'attention visuelle. Sur la base de ce constat, [Marzi \[2010\]](#) propose que le CC puisse être inclus dans les structures corticales importantes pour le contrôle de l'attention. De plus, il a été suggéré que la négligence visuo-spatiale unilatérale puisse être expliquée par un déséquilibre de l'inhibition exercée par les fibres transcalleuses entre les réseaux pariéto-frontaux bilatéraux qui sous-tendent l'attention spatiale [[Hilgetag et al., 1999, 2001](#); [Oliveri et al., 1999, 2000, 2001](#); [Payne et al., 2003](#); [He et al., 2007](#); [Koch et al., 2011](#)] (voir [Bocci et al. \[2014\]](#) pour une discussion étendue).

L'ensemble des résultats discutés dans ce chapitre nous rapproche de la conclusion adoptée par [Nowicka and Tacikowski \[2011\]](#). Dans cette revue, ces auteurs définissent la latéralisation corticale comme étant un processus dynamique qui, à différentes étapes du traitement de l'information, peut résulter en différentes activations de chaque hémisphère au sein duquel la communication interhémisphérique joue un rôle primordial. Enfin, ces auteurs argumentent que la communication interhémisphérique ne devrait pas être considérée comme un mécanisme se déroulant en une seule étape mais comme une interaction entre les deux hémisphères ayant des influences à la fois excitatrices et inhibitrices médiées par différentes régions du CC à différents stades de traitement de l'information.

## Chapitre III / La dominance oculaire : une latéralisation à considérer

«We believe that eye dominance is a surprisingly neglected aspect of human lateralization »

*Bourassa / 1996*

---

«C'est en général, le comportement moteur qui monopolise l'attention. Le versant efférent a été très exploré et décrit de façon indépendante, à partir des commandes motrices, tandis que l'on analyse rarement le profil asymétrique des afférences.»

*Guy Azémar / L'homme asymétrique, 2003*

---

Il est aujourd'hui bien établi que le système visuel est, en quelque sorte, latéralisé puisque les mécanismes de prise et d'acheminement d'information ne se réalisent pas de façon analogue pour les deux capteurs du système visuel que sont deux yeux [Cridner, 1944]. Pourtant, bien que notre connaissance des systèmes visuel et visuo-moteur, tant du point de vue comportemental que neuro-anatomique et neurophysiologique soit déjà très avancée, cette latéralisation du système visuel, appelée dominance oculaire (DO), reste mal comprise et peu étudiée [Mapp et al., 2003]. Comme très justement souligné par Porac and Coren [1976], la faible considération apportée à la DO n'est pas révélatrice de son importance perceptive. En effet, puisque l'élément le plus précoce des chaînes de transformations visuo-motrices (**Chapitre II**) est bien évidemment le capteur visuel lui-même, l'existence de cette latéralisation du système visuel pose la question de l'intégration, au niveau cortical, des informations visuelles en provenance de l'œil dominant (OD) et de l'œil non-dominant, et notamment lorsque celles-ci sont utilisées pour le mouvement.



Afin de résumer les connaissances actuelles sur le phénomène de DO, nous allons, dans un premier temps, définir et distinguer les 3 différents types de DO (**Chapitre III.1**). Ensuite, nous discuterons la question de l'origine de la DO et traiterons, d'un point de vue historique, sa relative absence au sein de la littérature (**Chapitre III.2**). Puis, nous aborderons les éventuelles différences anatomo-structurelles qui pourraient exister entre OD et œil non-dominant (**Chapitre III.3**) avant de nous focaliser sur l'hypothèse, plus probable, d'une spécificité des substrats neurophysiologiques qui sous-tendent le phénomène de DO (**Chapitre III.4**). Enfin, nous détaillerons l'influence de l'organisation neurophysiologique de la DO sur le traitement ultérieur des informations visuelles (*i.e.* transformations visuo-motrices ; **Chapitre III.5**) ainsi que sur les processus attentionnels (**Chapitre III.6**).

### III.1. Différents types de dominance oculaire

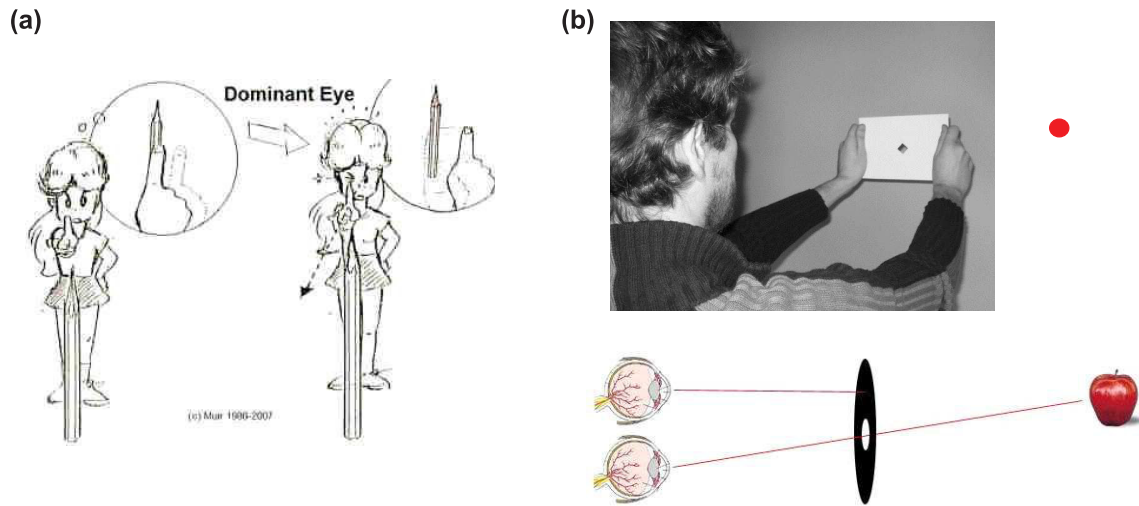
Les membres d'une paire de structures bilatérales sont rarement parfaitement équivalents. Dans la plupart des cas, un des membres de la paire tend à être préféré à l'autre comme en attestent les observations comportementales (*i.e.* une habileté plus importante pour la main dominante) ou les asymétries neurophysiologiques (*i.e.* supériorité de l'hémisphère gauche pour la motricité chez les droitiers manuels). Depuis le XVI<sup>e</sup> siècle<sup>8</sup>, on sait qu'un œil est dominant par rapport à l'autre [[Porta, 1593](#)](voir [Porac and Coren \[1976\]](#) pour revue). Ce concept de DO est en fait un terme générique qu'il est nécessaire de décliner en différentes catégories. Le caractère pluri-forme et la multitude de tests employés pour déterminer la DO [[Walls, 1995](#)] ont conduit à rendre les résultats expérimentaux très variables et difficilement interprétables durant de nombreuses années. Devant ce constat, [Coren and Kaplan \[1973\]](#) ont mis en place une expérimentation permettant de mesurer le degré de corrélation entre les résultats obtenus dans 13 tests différents et en arrivèrent à la conclusion que trois principaux types de DO sont à prendre en considération. D'après leur terminologie, on peut définir : la DO sensorielle (« *sensory dominance* ») qui se réfère à l'œil qui domine dans une situation de conflit

---

8. Certaines traces écrites remontent même jusqu'à l'Antiquité puisque notamment **Aristote** aurait fait état du concept d'œil dominant (voir [Azémar \[2003, p. 182\]](#) ; [Ross \[1927, p. 959\]](#) ; [Wade \[1998\]](#)).

lorsque des stimulations visuelles divergentes sont fournies à chaque œil (paradigme de rivalité binoculaire), la DO d'acuité (« *acuity dominance* ») qui se réfère à l'œil ayant la meilleure acuité visuelle et possédant donc les meilleures capacités de discrimination et enfin, la DO d'alignement (« *sighting dominance* ») qui définit l'OD comme étant celui que nous choisissons inconsciemment lorsque nous avons à effectuer une tâche monoculaire comme, par exemple, aligner un objet placé dans l'espace péripersonnel avec une cible plus lointaine. Dans le cadre de nos travaux de thèse, nous nous sommes exclusivement intéressés à la DO d'alignement, qui sera, ci-après, dénommée simplement DO. De manière importante, il a été démontré que la DO d'alignement n'est corrélée ni à la DO sensorielle [Seijas et al., 2007; Lopes-Ferreira et al., 2013] ni à la DO d'acuité (Pointer [2001, 2007, 2012]; voir cependant Lopes-Ferreira et al. [2013] qui observent une tendance non-significative à la corrélation entre DO d'alignement et DO d'acuité).

De nombreux tests ont été utilisés afin d'étudier la DO d'alignement. Tous reposent sur le même principe de « choix forcé » où le participant est placé dans une situation ne pouvant être résolue que par le choix inconscient d'un seul œil et donnant donc lieu à un résultat binaire (droit ou gauche). Parmi les plus répandues, nous retrouvons le test du « *near-far-alignment* » (*i.e.* test de Porta; **Figure A.24a**) et celui du « *hole-in-card* » (Durand and Gould [1910]; Miles [1930]; **Figure A.24b**). Dans certaines situations (*e.g.* « *near-far-alignment* »), la main utilisée pour tenir l'appareillage permettant la visée, par le biais de l'objet placé dans l'espace péripersonnel (le télescope, la feuille, la carte, le bâton), peut avoir des répercussions sur le choix de l'œil [Carey, 2001]. En ce sens, le test du « *hole-in-card* », dans lequel une prise bi-manuelle est demandée, permet de surpasser ce biais. Ce constat, couplé à la bonne corrélation test-retest mise en évidence au moyen du « *hole-in-card* », a conduit à penser que celui-ci constituerait le test de DO le plus fiable et reproductible [Handa et al., 2004; Seijas et al., 2007].



**Figure A.24 : Les tests de la dominance oculaire d'alignement.** (a) Le *near-far-alignment*. Bien que ce test ait été abondamment utilisé, le fait qu'il repose sur une préhension uni-manuelle d'un objet peut introduire un biais [Carey, 2001]. Il est, par conséquent, plus prudent d'utiliser un test permettant une préhension bi-manuelle tel que le (b) test du *hole-in-card*. Comme illustré sur la partie inférieure de ce panneau, du fait de la géométrie, il est impossible de réaliser l'alignement œil-trou-pomme avec les deux yeux en même temps. Ce test entraîne donc le choix inconscient d'un œil, l'œil dominant, afin d'être en mesure de réaliser correctement l'alignement entre le trou au centre du carton (*i.e.* espace péri-personnel) et l'objet plus distant.

L'utilisation de ces tests a permis d'étudier de très larges échantillons pour en connaître les proportions de DO. Etant donné les larges différences neurophysiologiques et fonctionnelles dépendantes de la latéralité manuelle qui ont été mises en évidence (*e.g.* Hervé et al. [2013] pour une revue récente), l'établissement de proportions de DO n'a de sens qu'en regard de celle-ci. Dans une méta-analyse recensant plus de 54 000 sujets issus de 54 échantillons différents<sup>9</sup>, Bourassa et al. [1996] ont montré que 66% des droitiers manuels ont un OD droit et que 60% des gauchers manuels ont un OD gauche (voir **Figure A.26b**). Nous verrons que cette répartition asymétrique revêt une importance particulière dans le cadre de nos travaux et interviendra régulièrement dans nos discussions puisque nous proposerons qu'elle fasse partie des facteurs permettant d'expliquer la variabilité interindividuelle constatée dans la plupart des études s'intéressant aux transformations visuo-motrices (voir **Chapitre IV.2**). Ainsi, nous avancerons l'hypothèse que de nombreux résultats, obtenus lorsque la DO n'était pas prise en compte, pourraient être biaisés du côté des droitiers OD droit (qui représentent plus de deux tiers de la population

9. Après exclusion des expérimentations présentant un biais de sélection des participants, les proportions ont finalement été calculées sur 43 populations pour un total de 50 000 individus.

aléatoire) et ne refléteraient donc qu'une partie du « schéma perceptivo-moteur ».

## III.2. Un peu d'histoire

- **Pourquoi si peu d'intérêt pour la dominance oculaire ?**

Comme nous le renseignions dans l'introduction du présent chapitre, malgré le fait que l'évocation de la DO remonte à plusieurs siècles, elle reste aujourd'hui un phénomène mal-compris [Mapp et al., 2003] et beaucoup d'auteurs s'accordent à dire qu'elle est trop peu étudiée. Pour Carey and Hutchinson [2013], l'attention limitée portée par les investigations neuropsychologiques à la DO peut tout d'abord s'expliquer par le fait que, parmi les trois principales asymétries comportementales (manuelle, podale et oculaire), la DO soit celle qui présente la moins grande prévalence de « droitiers » : tandis que 90% des individus montrent une dominance manuelle droite et que 80% montrent une dominance podale droite, « seuls » 66% montrent une DO droite [Bourassa et al., 1996]. Par ailleurs, Carey et collaborateurs présument également que l'hypothétique relation entre la forte propension de droitiers manuels (*i.e.* asymétrie corticale privilégiant donc l'hémisphère gauche) et la latéralisation hémisphérique gauche pour le langage ait attiré toute l'attention des chercheurs, au détriment des dominances podale (*e.g.* Carey et al. [2009]) et oculaire [Carey and Hutchinson, 2013]. En effet, le « contrôle » neuronal de la motricité manuelle est largement controlatéral (*e.g.* Gazzaniga [2000]) tandis que, par opposition, le système visuel peut être considéré comme bi-hémisphérique (*e.g.* Hughes et al. [1992]) : le contrôle des yeux est largement bilatéral, bien que le codage de la direction des saccades soit majoritairement controlatéral [Wurtz and Albano, 1980; Bruce et al., 1985; Blatt et al., 1990; Smith and Crawford, 2005]. De ce fait, la prévalence droite de la dominance manuelle est interprétable en termes d'accès privilégié au sein de l'hémisphère gauche des circuits neuronaux moteurs et du langage (*e.g.* Goodale [1990]; Bestelmeyer and Carey [2004]; Buckingham and Carey [2009]). A contrario, l'aspect bi-hémisphérique du système visuel rend l'interprétation de la prévalence droite de la DO plus difficile et moins spontanément assimilable à une éventuelle spécialisation hémisphérique. Il en va de même pour ce qui est des afférences de ces deux systèmes :

tandis qu'une pression exercée sur la main gauche entraînera une activation corticale de l'hémisphère droit, une entrée visuelle monoculaire présentée à l'œil gauche entraînera, du fait de la semi-décussation des fibres optiques, une activation des deux hémisphères cérébraux. Il en découle qu'un éventuel profil asymétrique des afférences visuelles est plus difficilement observable.

De manière plus spéculative, il est également possible que certains domaines de recherche se soient désintéressés de la DO en raison de sa « transparence » comportementale et donc de son faible impact social. En effet, de par les discriminations sociétales que les gauchers ont subies à travers les siècles (connotation négative, gauchers contrariés, *etc.*), la dominance manuelle représente un concept très large qui a été étudié par les neurosciences, la psychologie, la phylogénétique et par d'autres disciplines plus éloignées telles que les sciences humaines et sociales (*e.g.* la sociologie ou l'anthropologie; [Porac and Coren \[1977\]](#); [Annett and Manning \[1989\]](#); [Bishop \[1990\]](#); [Corballis \[1991\]](#); [Coren \[1992\]](#); [Dancey et al. \[2005\]](#); [Ramadhani et al. \[2006\]](#)). A contrario, la DO, dont l'existence est ignorée par la grande majorité des individus, ne présente, de prime abord, pas un grand intérêt pour les sciences humaines et sociales. Lorsque la question de l'origine de la DO vient à se poser, ce désintérêt peut être vu comme un atout puisqu'il laisse la DO vierge de toute pression sociale et de contraintes d'adaptation forcées par les outils ou accessoires orientés<sup>10</sup> [[Azémar, 2003](#); [Dahmen and Fagard, 2005](#)] qui constituent une variable confondue dans la détermination de l'origine de la dominance manuelle.

- **Origine de la dominance oculaire**

Une étude longitudinale menée sur de jeunes enfants (*i.e.* 3 à 8 ans) a montré que sur une durée de deux ans, la DO demeurerait la même pour les deux tiers des enfants, mais que la stabilité augmentait avec l'âge [[Dellatolas et al., 1998](#)]. En ce sens, il semblerait donc que la latéralisation fonctionnelle de la DO se mette en place relativement précocement

---

10. Notons cependant que, dans de rares cas, les individus pratiquant certaines disciplines de tir, telles que le tir au pistolet, se voient dans l'obligation d'adopter une dominance œil-main homogène. Cette discipline sportive représente une contrainte d'adaptation forcée.

mais que celle-ci soit tout de même assujettie à une possible influence environnementale.

A l'instar de la dominance manuelle, certains auteurs ont proposé que la DO puisse avoir une origine génétique. [Reiss \[1997\]](#) a par exemple révélé une corrélation forte entre la DO d'un groupe d'enfants et celle de leurs parents. De même, [Annett \[1999\]](#) a démontré qu'il y avait plus de chances pour un enfant de présenter une DO gauche (plus rare que la DO droite) si un ou deux de ses parents présentaient également une DO gauche. Ce constat a poussé Annett à proposer que la DO pourrait être intégrée à sa théorie du « *right shift* », initialement proposée en [\[1972\]](#), selon laquelle un même mécanisme prédisposerait génétiquement les individus à présenter une dominance hémisphérique gauche pour le langage, entraînant par la suite une prévalence droite pour la motricité de la main, du pied et donc de l'œil [[Annett, 1972, 2000](#)]. Notons cependant qu'une étude de [Valera et al. \[1999\]](#), portant sur 51 paires de jumeaux, s'inscrit en faux par rapport à ces études et montre que les asymétries perceptives ne relèvent pas d'une transmission génétique. Il semblerait donc que l'origine génétique de la DO soit moins évidente que celle de la dominance manuelle. En effet, une étude majeure s'intéressant à la transmission de la latéralité manuelle a révélé que chez les parents étant tous les deux droitiers, la probabilité d'avoir un enfant gaucher s'élevait à 16% tandis que celle-ci s'élevait à 19-20% pour les couples composés d'un parent droitier et d'un parent gaucher et à 40% pour les couples de deux parents gauchers [[McKeever, 2000](#)]. Pour essayer de déceler une éventuelle origine génétique de la DO, on peut se demander si les dominances manuelle et oculaire sont corrélées. Les proportions données par [Bourassa et al. \[1996\]](#) indiquent que 66% des droitiers ont un OD droit et que 60% des gauchers ont un OD gauche. Ces proportions semblent indiquer une prévalence de dominances homogènes (*i.e.* dominance manuelle et dominance oculaire montrant la même asymétrie). Selon [McManus et al. \[1999\]](#), ces résultats plaident en faveur d'un modèle phénotypique : un individu qui écrit avec la main droite présente une plus grande probabilité d'avoir un OD droit et un gaucher présente une plus grande probabilité d'avoir un OD gauche. Cependant, à l'heure actuelle, aucune corrélation stricte n'a été révélée [[Aswathappa et al., 2011](#)] et aucune proposition satisfaisante n'a été donnée en faveur d'une potentielle relation entre

ces deux dominances [Annett, 1999; McManus et al., 1999]. De plus, une récente étude de Carey and Hutchinson [2013], sur laquelle nous reviendrons plus en détails ultérieurement (**Chapitre III.4**), n'a pas trouvé de relation entre l'intensité de la DO et l'intensité de la dominance manuelle.

D'un point de vue anatomique, une expérimentation animale menée sur des lapins permet d'apporter une autre hypothèse explicative à la genèse de la dominance oculaire. Les lapins ont la particularité de venir au monde les yeux clos et ce jusqu'aux environs de leur dixième jour de vie. Aux alentours de ce dixième jour de vie, Narang [1977] a observé que 19 des 24 lapins étudiés avaient ouvert l'œil droit quelques heures avant l'œil gauche tandis que les 5 autres lapins avaient ouvert l'œil gauche en premier. De manière très intéressante, il a découvert que le nerf optique de l'œil qui avait été ouvert en premier montrait une myélinisation supérieure à l'autre œil. Bien que cette asymétrie anatomique soulève l'idée d'une différence anatomique interoculaire, notons néanmoins que l'application de ce constat aux primates humains est à considérer très prudemment.

### III.3. Différences structurelles et anatomiques

Poussés par le besoin de comprendre le fondement de l'association entre DO et pathologies de l'œil mis en évidence par de nombreux cliniciens (*e.g.* Coren and Duckman [1975]; Waheed and Laidlaw [2003]; Cheng et al. [2004]; Suttle et al. [2009]; voir **Article IV**), quelques auteurs se sont intéressés aux éventuelles différences anatomiques et structurelles qui pourraient exister entre OD et œil non dominant. Les rares expérimentations visant à circonscrire les corrélats anatomiques de la DO ont, par conséquent, été principalement initiées dans le domaine de la clinique neuro-ophtalmologique. Samarawickrama et al. [2009] ont effectué des comparaisons inter-oculaires de l'épaisseur de la macula, de la rétine et des paramètres du disque optique chez 4118 enfants au moyen de la tomographie par cohérence optique (OCT pour « *Optical Coherence Tomography* » ; voir **Figure A.25**). Leurs résultats ne montrent aucune différence significative entre OD et œil non-dominant sur l'ensemble des paramètres investigués. De même, Pekel et al. [2014] ont très récemment démontré qu'il n'y avait aucune différence entre OD et

œil non dominant en ce qui concerne l'épaisseur maculaire, l'angle formé par le disque optique et la fovéa ainsi qu'au niveau de la vascularisation de la fovéa. Dans une autre étude, il a été démontré que ni l'équivalent sphérique de la réfraction, qui est une mesure qualitative de la vision, ni le pendant anatomique de cette mesure [Cegarra et al., 2001], la longueur axiale de l'œil (*i.e.* qui représente la distance entre les pôles antérieur et postérieur de l'œil), n'étaient dépendants de la DO [Chia et al., 2007]. La première mise en évidence d'une différence entre les facteurs anatomo-structurels dépendants de la DO vient d'une étude de Choi et al. [2014]. Ces auteurs ont démontré une différence minimale au niveau de la couche des fibres nerveuses rétiniennes (CFNR; **Figure A.25**) dans le sens où la portion inférieure de la CFNR est plus épaisse que la portion supérieure uniquement dans l'OD. Aucune différence n'a été constatée dans l'œil non-dominant. Ainsi, à notre connaissance, la seule différence anatomique révélée à ce jour entre OD et œil non dominant est la présence d'une différence au sein de l'OD et son absence au sein de l'œil non dominant.

L'absence, ou du moins les différences minimales avancées par ces études cliniques, incitent à penser qu'il serait important de plutôt considérer les tenants neurophysiologiques de cette organisation en DO et la manière dont les informations en provenance de l'OD et de l'œil non-dominant sont intégrées au niveau cortical.



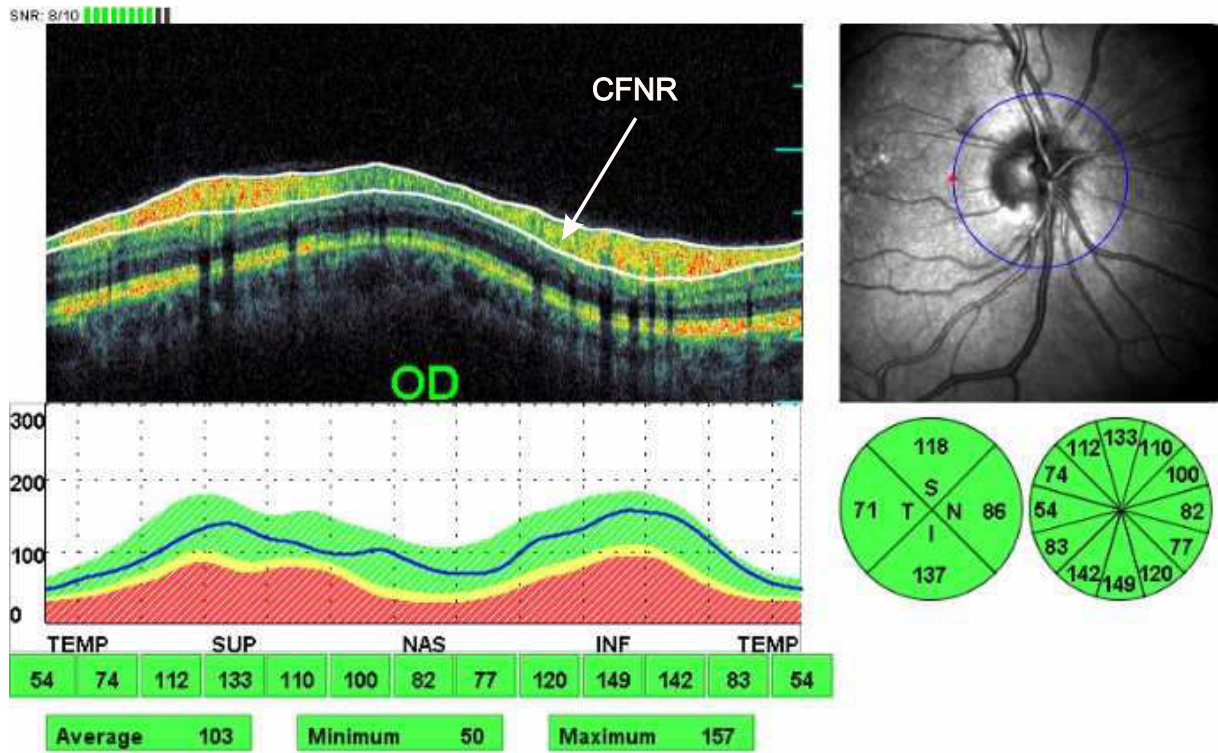
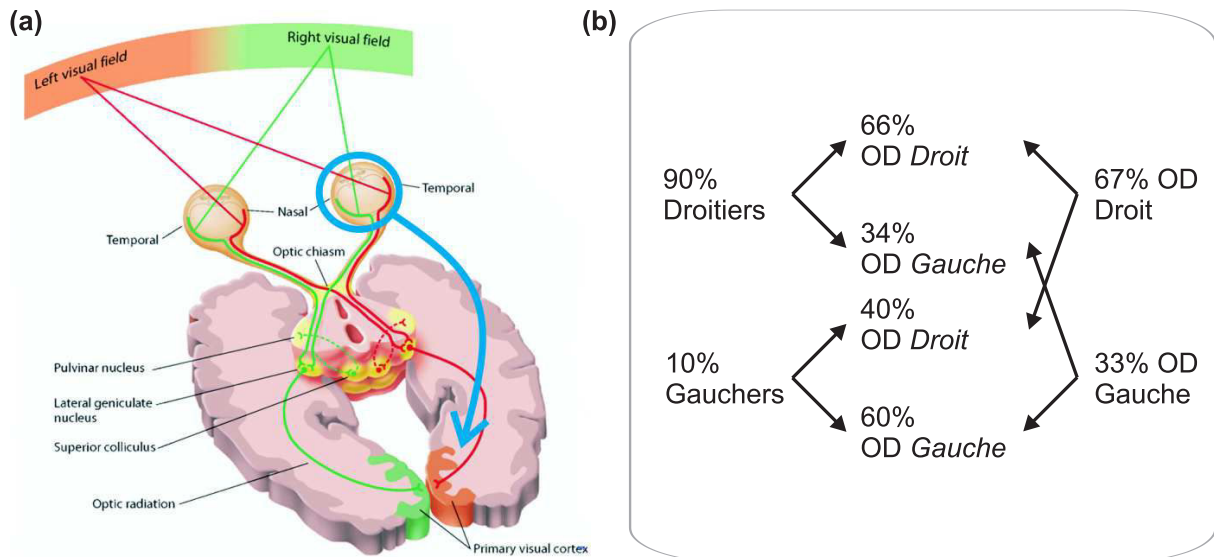


Figure A.25 : La tomographie par cohérence optique pour l'étude de la couche des fibres nerveuses rétinienne. A titre d'exemple, l'image en haut à gauche montre comment l'épaisseur de la couche des fibres nerveuses rétinienne (CFNR) peut être calculée grâce à la tomographie par cohérence optique (OCT). La CFNR est délimitée par les deux traits blancs placés sur l'image. Les graphiques situés dans la partie inférieure de l'image permettent de comparer cette épaisseur mesurée chez le patient (trait bleu) à une norme basée sur les précédents enregistrements. Les différentes portions de la CFNR qui sont la portion temporelle (TEMP), nasale (NAS), supérieure (SUP) et inférieure (INF) y sont représentées. Si le trait bleu se situe dans la zone verte, la CFNR est considérée comme étant normale. A contrario, si la mesure de la CFNR se trouve dans la zone jaune, et à plus forte raison dans la zone rouge, la CFNR est considérée comme anormale. Tiré de [Kozobolis et al. \[2013\]](#).

### III.4. Substrats neurophysiologiques

Bien que les mécanismes neuronaux sous-tendant la DO soient encore sujets à controverse [[Corballis, 2009](#); [Ocklenburg et al., 2011](#)], plusieurs travaux nous apportent déjà des connaissances sur les substrats neurophysiologiques de la DO et suggèrent que celle-ci pourrait être associée à une organisation fonctionnelle spécifique. [Seyal et al. \[1981\]](#) ont montré, par la technique des PEV, que la stimulation monoculaire de l'OD conduit à une activation plus rapide et plus large des aires corticales visuelles comparée à celle induite par l'œil non-dominant (voir aussi [Taghavy and Kügler \[1987\]](#)). Ces résultats ont été confirmés par des études plus récentes d'IRM fonctionnelle [[Rombouts et al., 1996](#)]. Notons cependant que [Mendola and Conner \[2007\]](#) ont également démontré une activation

plus large des aires corticales visuelles après stimulation de l'OD mais seulement lorsque celui-ci était déterminé sur des critères d'acuité. Lorsque l'OD était déterminé par le test du « *hole-in-card* » (*i.e.* DO d'alignement), cette relation n'a pas été retrouvée. De façon très intéressante, cette sur-activation semble se produire dans l'hémisphère ipsilatéral à l'OD [Erdoğan et al., 2002; Shima et al., 2010]. En observant que la taille du cortex visuel ipsilatéral à l'OD, mesurée par IRMf, était supérieure à celle du cortex controlatéral, Erdoğan et al. [2002] ont suggéré que le contrôle oculaire pourrait entretenir une relation privilégiée avec le cortex visuel ipsilatéral à l'OD. Il est important de noter que cette étude doit être considérée avec prudence puisqu'elle n'incluait que des participants ayant une dominance œil-main homogène : des droitiers ayant l'OD droit et des gauchers ayant l'OD gauche. Cette absence des individus ayant une dominance œil-main croisée empêche de conclure définitivement. Toutefois, cette hypothèse est également reprise dans une récente étude qui a proposé que l'influence de la DO sur les activations corticales visuelles pourrait être reliée à l'hémirétine temporale de l'OD qui est connectée à son hémisphère ipsilatéral [Shima et al., 2010]. En condition monoculaire, ces auteurs ont étudié les activations du cortex visuel primaire suite à des stimulations visuelles périphériques. Pour ce faire, ils ont enregistré les réponses évoquées par les stimulations au moyen de la technique de Magnétoencéphalographie (MEG). Par la suite, ils ont appliqué ces enregistrements MEG à l'IRM des participants pour la localisation de source. Tandis qu'aucun effet de la DO n'a été observé sur l'amplitude des moments de dipôle enregistrés sur V1 suite à la stimulation des hémirétines nasales (*e.g.* stimulation périphérique présentée à l'œil gauche dans le CVG), la stimulation de l'hémirétine temporale de l'OD (*e.g.* stimulation présentée à l'œil droit dans le CVG) conduisait à une activation plus large dans V1 comparée à la stimulation de l'hémirétine temporale de l'œil non-dominant (*e.g.* stimulation présentée à l'œil gauche dans le CVD). Par conséquent, bien que les bases neurophysiologiques de la DO soient encore à confirmer, il semblerait qu'il existe une relation privilégiée entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral, au travers de son hémirétine temporale (**Figure A.26a**).



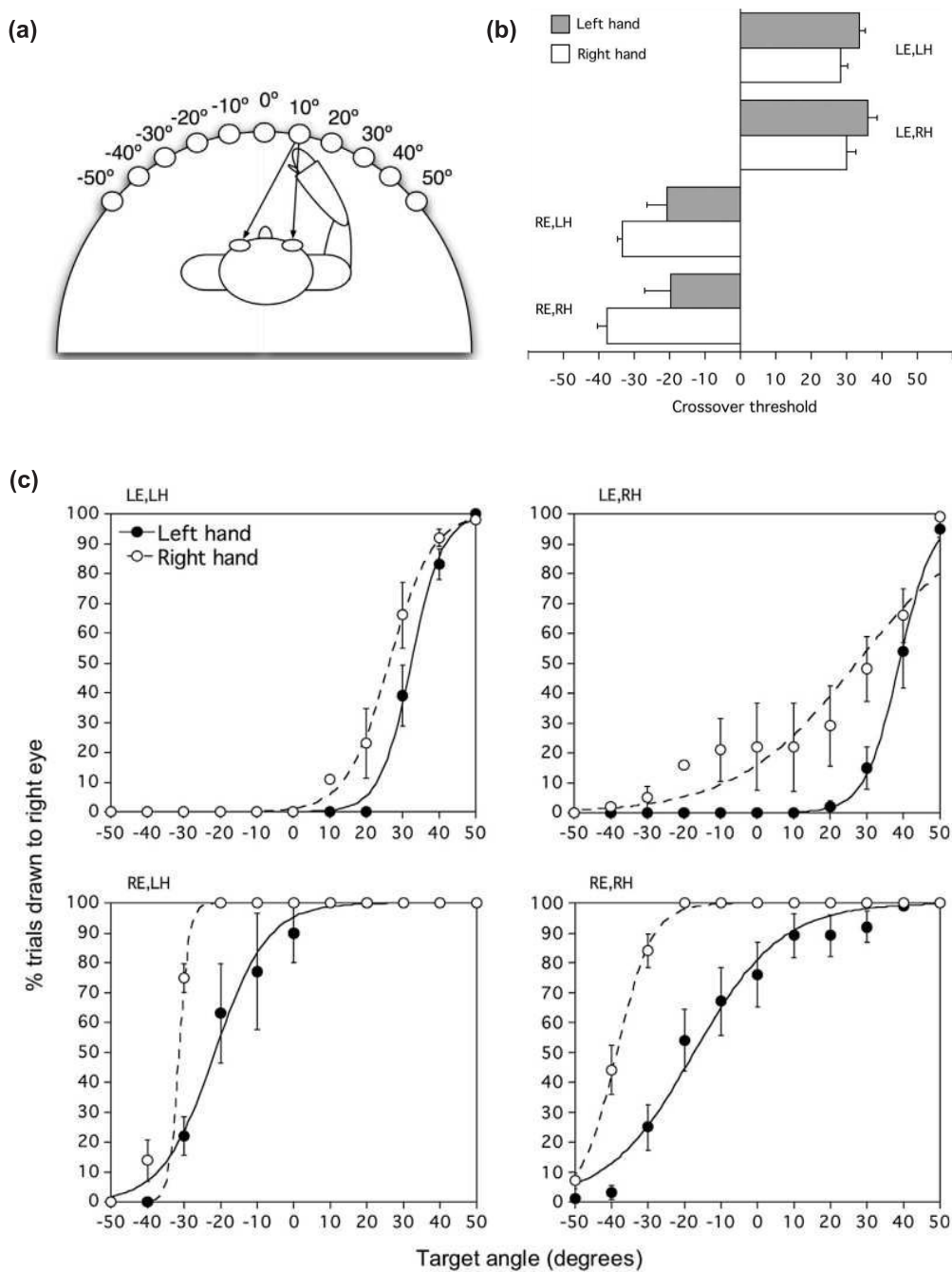
**Figure A.26 : Organisation neurophysiologique spécifique de la dominance oculaire.** (a) Schéma de l'organisation des voies visuelles. Chaque hémichamp visuel est projeté dans l'hémisphère controlatéral par l'intermédiaire d'une hémirétine temporale et d'une hémirétine nasale. Le cercle et la flèche bleus symbolisent l'œil dominant et son influence privilégiée sur l'hémisphère qui lui est ipsilatéral (Shima et al. [2010] ; voir texte pour les détails). (b) Proportions des dominances manuelle et oculaire dans une population d'après la méta-analyse de Bourassa et al. [1996]. De manière importante, les deux-tiers des droitiers manuels présentent une dominance oculaire droite.

La mise en exergue de cette relation privilégiée entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral conduit à se poser la question du fonctionnement des mécanismes sous-tendant la DO : est-elle sous-tendue uniquement par une organisation anatomo-structurelle fixe ou si s'exprime-t-elle également selon des modulations fonctionnelles ? Le constat d'un changement de DO en fonction de l'angle horizontal du regard constitue un premier élément de réponse à cette interrogation. Classiquement, la DO d'un individu est quasi exclusivement déterminée lorsque ses yeux sont centrés dans les orbites. Cependant, il semble que la détermination de la DO soit dépendante de l'angle horizontal du regard [Khan and Crawford, 2001; Carey and Hutchinson, 2013] indiquant ainsi que la DO n'est pas un phénomène rigide qui serait uniquement sous-tendu par des circuits neuronaux pré-déterminés. Dans un dispositif expérimental permettant de tester la DO pour différents angles horizontaux du regard, il était demandé aux participants de fixer une des 11 diodes placées sur un demi-cercle (de -50 à 50 degrés ; **Figure A.27a**) puis d'aller attraper (soit avec la main gauche soit avec la main droite) l'anneau suspendu sur cette diode. Par la suite, il leur était demandé, de ramener l'anneau jusqu'à leur visage, tout en gardant les deux yeux ouverts, et sans jamais perdre la cible des yeux. Cette tâche entraînait le

choix forcé et inconscient d'un seul œil, l'OD, pour réaliser l'alignement. Cette procédure a été initialement utilisée par [Khan and Crawford \[2001\]](#) et récemment modifiée et réutilisée par [Carey and Hutchinson \[2013\]](#) afin de contrôler la potentielle variable confondue proposée par [Banks et al. \[2004\]](#) : le changement de DO serait relié à la différence de la taille relative des stimuli visuels sur les deux rétines lorsque le regard est excentré. Il a été prouvé que cette variable ne jouait pas de rôle dans les résultats princeps obtenus par [Khan and Crawford \[2001\]](#) puisque [Carey and Hutchinson \[2013\]](#) en arrivèrent à la même conclusion : lorsque le sujet fixe du côté ipsilatéral à son OD, cela n'affecte pas sa DO tandis que lorsque le sujet fixe du côté controlatéral à son OD (pour une excentricité supérieure à 20 degrés) sa DO change (**Figure A.27b** et **A.27c**). Ces deux expérimentations ont également démontré que le changement de DO était différent selon la main utilisée pour exécuter la tâche. En effet, chez les participants ayant un OD droit, le croisement de la DO vers une préférence pour l'œil gauche lorsque les cibles sont placées dans le CVG s'effectue à une excentricité moindre lorsque la tâche était effectuée avec la main gauche que lorsque celle-ci était effectuée avec la main droite. Le patron de résultats inverse est constaté chez les individus ayant un OD gauche.

Ces résultats soulèvent trois idées particulièrement importantes. Premièrement, comme très justement souligné par [Carey \[2001\]](#), ce dispositif expérimental pourrait permettre une piste intéressante pour la mise en place d'une quantification de la DO. L'excentricité à laquelle le changement de DO s'opère serait alors un indicateur de l'intensité de la DO de l'individu testé. Puisque nous abordons ce sujet, permettons-nous une légère digression en portant notre attention sur le comportement des gauchers OD droit dans cette expérimentation. Bien que les différences ne soient pas significatives entre les 4 groupes testés (droitiers ou gauchers ayant un OD droit ou gauche), il semblerait que les gauchers OD droit présentent un seuil de changement de DO (environ 15 degrés) plus précoce que les trois autres groupes (environ 23 degrés). L'absence d'effet significatif pourrait notamment s'expliquer par le faible nombre de gauchers OD droit inclus dans cette étude (n=5). Toutefois, cette tendance s'avère particulièrement intéressante car nous verrons dans les **Chapitres III.5** et **III.6** que cette population semble présenter des transfor-

mations visuo-motrices atypiques [Azémar, 2003; Azémar et al., 2008; Chaumillon et al., 2014; Petit et al., 2014]. Deuxième idée importante : les différences interindividuelles du seuil de changement de la DO semblent indiquer que, comme c'est le cas pour la dominance manuelle (*e.g.* Beaton [1997]), la DO pourrait s'exprimer selon un continuum et non pas selon une mesure homogène pouvant se résumer à un résultat binaire. Enfin, le fait que le changement de DO en fonction de l'angle horizontal du regard soit dépendant de la main utilisée pour effectuer la tâche renforce l'idée de l'existence d'une forte relation sensori-motrice entre ces deux dominances.



**Figure A.27 : Dominance oculaire et angle horizontal du regard.** (a) Dispositif expérimental utilisé. Onze anneaux, espacés de  $10^\circ$  les uns par rapport aux autres sont placés sur un cercle semi-circulaire allant de  $-50^\circ$  à  $50^\circ$  autour d'un point de fixation central ( $0^\circ$ ). Le participant a pour consigne de saisir l'anneau avec sa main droite ou gauche puis de le diriger vers son visage sans jamais perdre de vue la cible placée à la position initiale de l'anneau. La géométrie de cette tâche oblige à effectuer un choix inconscient entre œil droit et œil gauche. (b) Les résultats indiquent que, tant pour les droitiers œil dominant droit (RE RH) ou gauche (LE RH) que pour les gauchers œil dominant droit (RE LH) ou gauche (LE LH), un changement de l'œil dominant est effectué à partir de  $20$  à  $30^\circ$  dans le champ visuel controlatéral à l'œil dominant. Le degré à partir duquel le changement s'effectue est également dépendant de la main utilisée pour effectuer la tâche (main gauche en gris et main droite en blanc). (c) Représentation des résultats moyens pour chaque groupe de participants. Les graphiques représentent les pourcentages d'essais pour lesquels les participants rapprochaient l'anneau vers leur œil droit en fonction de l'angle de la cible (en degrés). Adapté de [Carey and Hutchinson \[2013\]](#).



### III.5. Implications au niveau de la visuo-motricité

Les informations visuelles sont prépondérantes pour guider le comportement. De façon surprenante, la potentielle influence de la latéralisation du système visuel, que représente la DO, sur les transformations visuo-motrices a rarement été considérée. Une étude fondatrice de [Minucci and Connors \[1964\]](#) a pourtant montré que les TRs manuels en réponse à une stimulation monoculaire de l'OD étaient plus rapides que ceux produits en réponse à des stimulations de l'œil non-dominant. Ce travail a ouvert la voie au constat suivant : l'influence de la DO n'est pas restreinte aux processus perceptifs mais elle s'étend aux mécanismes sensori-moteurs (voir aussi [Walls \[1995\]](#); [Shneur and Hochstein \[2006, 2008\]](#)). En cela, la DO, et plus particulièrement la relation privilégiée entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral [[Shima et al., 2010](#)], que nous venons de décrire dans la partie précédente, peut avoir des conséquences sur les étapes ultérieures du traitement de l'information, et particulièrement quand celle-ci est utilisée pour la production de mouvements.

Un des rares chercheurs à s'être intéressé à l'influence de la DO sur les transformations visuo-motrices impliquées dans les mouvements de la main est **Guy Azémar**. En ses qualités de chercheur et de médecin de la Fédération internationale d'escrime, il a pu observer qu'il y avait une grande probabilité de trouver des sportifs ayant des dominances œil-main croisées au très haut niveau et plus particulièrement dans les sports à forte incertitude spatio-temporelle. En guise d'exemple, tandis que les gauchers ayant un OD droit représentent seulement 3% d'une population aléatoire [[Bourassa et al., 1996](#)] et 2% de la population contrôle testée par Azémar (*i.e.* 655 étudiants en Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives), ils représentaient près de 35% des escrimeurs de l'équipe de France en 1982 [[Azémar, 2003](#)]. Pour des mouvements manuels complexes, l'idée proposée par Azémar est alors qu'un rapport privilégié, par la voie géniculo-striée, entre l'OD et l'hémisphère ipsilatéral, couplé au fait que la motricité manuelle soit gérée controlatéralement, confèreraient aux individus possédant une dominance non-homogène un avantage dans le contrôle moteur de la main controlatérale à leur OD [[Azémar et al.,](#)

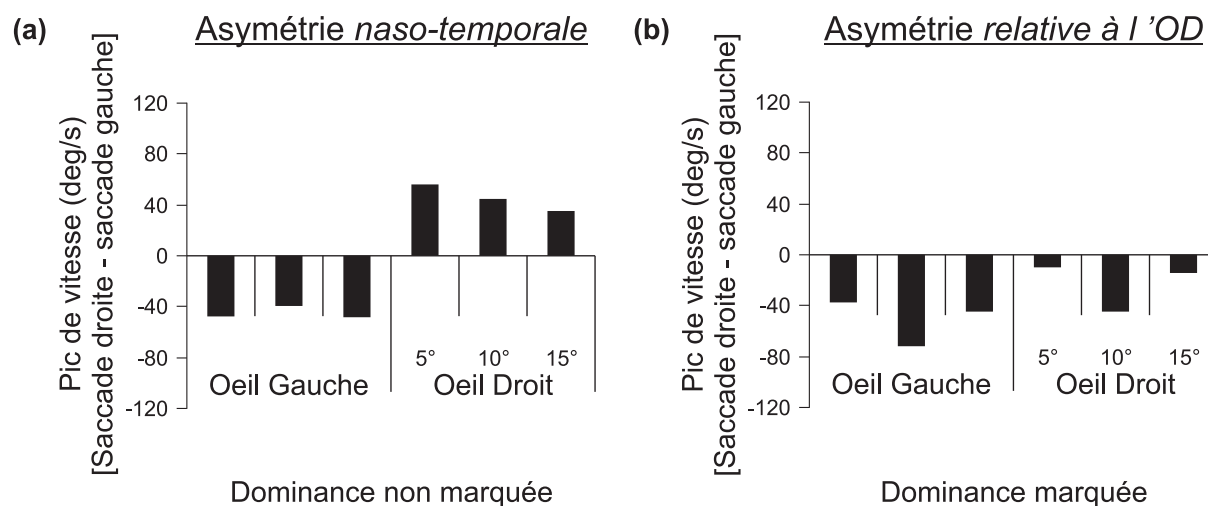
2008].

En concurrence directe avec cette hypothèse, il a été observé que dans le cadre de mouvements de pointage, les droitiers montrent régulièrement des TRs plus faibles avec la main gauche [Carson et al., 1995; Mieschke et al., 2001; Boulinguez et al., 2001a; Barthélémy and Boulinguez, 2002]. Pour expliquer cette supériorité de la main gauche, l'hypothèse de la spécialisation de l'hémisphère droit pour les domaines de la sensori-motricité et de l'attention spatiale a souvent été avancée. Notons toutefois qu'une variabilité importante a été rapportée [Ballanger and Boulinguez, 2009] et que les résultats semblent être moins clairs chez les gauchers [Barthelemy and Boulinguez, 2001]. Nous poserons directement la question de l'influence de la DO dans cette perspective en utilisant un paradigme impliquant des mouvements de pointage manuels en réponse à des cibles latéralisées (**données supplémentaires I**).

Un autre rôle de la DO dans les transformations visuo-motrices a été proposé. L'OD pourrait être fonctionnellement activé avant l'œil non-dominant pour la réalisation de saccades horizontales dirigées vers une cible visuelle et aurait donc un rôle directionnel dans la spécialisation hémisphérique pour le contrôle saccadique (Oishi et al. [2005] voir aussi Han et al. [1995]). Oishi et al. [2005] ont, en effet, montré que la vitesse de l'OD était plus élevée que celle de l'œil non dominant pour les saccades horizontales dirigées vers la gauche comme pour celles dirigées vers la droite. Ces résultats s'opposent au concept largement établi d'asymétrie naso-temporale du contrôle saccadique [Hyde, 1959; Fricker, 1971; Averbuch-Heller et al., 1999]. D'après ce dernier, les saccades abductrices sont plus rapides que les saccades adductrices : au cours d'une saccade horizontale, le pic de vitesse est plus élevé pour l'œil abducteur, c'est-à-dire l'œil gauche lorsque la saccade est dirigée vers la gauche et vice-versa, que pour l'œil adducteur. Récemment, Vergilino-Perez et al. [2012], en séparant leurs participants sur la base de leur DO, ont permis de réconcilier ces deux résultats contradictoires. Cette expérimentation avait pour but d'étudier les asymétries « droite-gauche » dans le système saccadique. L'équipe Parisienne s'est proposée de comparer précisément le gain (*i.e.* le rapport entre



l'amplitude de la saccade et l'excentricité de la cible) et le pic de vitesse des déplacements de chaque œil lorsqu'un participant produisait des saccades horizontales dirigées vers des cibles apparaissant dans le CVG ou dans le CVD, à différentes excentricités (5°, 10° et 15°) d'un point de fixation central. Leurs observations ont montré que les deux patrons de résultats décrits précédemment étaient finalement présents : un premier groupe montrait toujours un pic de vitesse plus élevé pour l'œil abducteur que pour l'œil adducteur tandis que le second groupe montrait toujours un pic de vitesse plus élevé dans la direction ipsilatérale à l'OD et ce, quel que soit l'œil enregistré (**Figure A.28**). De manière primordiale, la mise en évidence de ce double patron de résultats s'inscrit dans la ligne argumentaire selon laquelle la DO ne serait pas un phénomène binaire mais s'exprimerait plutôt selon différents degrés d'intensité. De ce fait, lorsque la DO serait faiblement marquée, l'asymétrie naso-temporale serait observée. A contrario, lorsque la DO serait très marquée, elle pourrait prendre le pas sur ce fonctionnement « de base » du système en adduction-abduction. Nous verrons que cette hypothèse sera vérifiée puisque les participants étant catégorisés comme ayant une DO marquée sont les seuls à montrer une influence de la DO sur les TRs manuels dans un paradigme de Poffenberger (**données supplémentaires II**). Cette catégorisation supplémentaire de la DO constitue également une piste intéressante vers une quantification de la DO (**Article IV**).



**Figure A.28 : Dominance oculaire et saccades horizontales.** Sont représentées, pour exemple, les données individuelles de deux participants droitiers œil dominant gauche issus de l'expérimentation de Vergilino-Perez et al. [2012]. La mesure utilisée représente la différence entre le pic de vitesse enregistré lors d'une saccade vers la droite et celui enregistré lors d'une saccade vers la gauche (en deg/s). (a) Asymétries naso-temporales bien établies dans la littérature avec l'œil abducteur qui montre un pic de vitesse plus important que l'œil adducteur. (b) Asymétries relatives à la dominance oculaire : les saccades exécutées dans la direction ipsilatérale à l'OD montrent toujours le pic de vitesse le plus important et ce, quel que soit le rôle de l'OD (abducteur ou adducteur). Ces deux patrons de résultats pourraient être utilisés pour distinguer les participants ayant une dominance non-marquée ou une dominance marquée.

### III.6. Dominance oculaire et processus attentionnels

Etant donné la large influence de la DO sur les transformations visuo-motrices que nous mettons en évidence par l'intermédiaire de ces travaux de thèse, et le fait que les réseaux pariéto-frontaux sous-tendant les transformations visuo-motrices et ceux sous-tendant l'attention visuo-spatiale partagent des structures neuronales communes (Chapitre II.3.4) telles que le PPC (et notamment LIP ; Schintu et al. [2014]), FEF ou encore SEF [Corbetta et al., 1998; Nobre et al., 2000; Beauchamp et al., 2001; Marshall et al., 2015], nous en sommes arrivés à nous poser la question d'une éventuelle influence de la DO sur les processus attentionnels.

Dès les années 1980, Azémar et ses collaborateurs avaient déjà proposé que la DO puisse avoir une influence sur les mécanismes de l'attention visuelle en remarquant que les TRs manuels étaient plus dépendants de la DO que de la préférence manuelle dans des tâches mettant en jeu des processus attentionnels (*e.g.* Azémar [2003]). Cette idée a trouvé un nouvel élan en regard des expérimentations psychophysiques de Roth et al.

[2002] puis de Shneur and Hochstein [2006, 2008] suggérant que la DO pourrait être reliée à la spécialisation hémisphérique de l'attention visuelle. Notamment, Shneur et Hochstein ont démontré que, lors de tâches de recherche visuelle de type « *feature search* » [Shneur and Hochstein, 2006] comme de type « *conjunction search* »<sup>11</sup> [Shneur and Hochstein, 2008], qui sont connues pour mettre en jeu l'attention visuelle, l'OD montre une priorité dans la perception visuelle et exécute mieux les tâches visuelles que l'œil non-dominant. Le cerveau allouerait alors des ressources attentionnelles plus importantes aux informations visuelles en provenance de l'OD.

L'influence de la DO sur les processus attentionnels a déjà été suggérée. Par exemple, dans une tâche de bissection spatiale, où les participants devaient aligner l'axe de leur corps (*i.e.* permettant ainsi de s'affranchir de l'effecteur utilisé) avec le milieu subjectif d'une porte placée à 50 centimètres ou 2 mètres d'eux, l'occlusion de l'OD induisait une déviation significative du point de bissection vers l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD [Kitayama et al., 2015]. À l'inverse, lorsque l'œil non-dominant était occulté, aucune déviation significative n'était observée. Bien que les substrats neuronaux responsables de cette déviation dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD ne soient pas clairement établis, cette expérimentation suggère que l'information visuelle en provenance de l'OD joue un rôle crucial dans la cognition spatiale.

De plus, si l'on considère que les mouvements oculaires constituent une activité fondamentale de l'exploration spatiale, le lien étroit, mis en évidence préalablement, entre les mécanismes sous-tendant la génération des saccades oculaires et ceux sous-tendant l'attention visuo-spatiale (**Chapitre II.3.4**) présente un intérêt de premier plan. Nous pensons plus particulièrement au fait que si la DO joue un rôle dans le contrôle des mouvements saccadiques, alors son influence sur les processus attentionnels sera également à tester (**données supplémentaires III**).

---

11. La principale différence entre ces deux types de tâche de recherche visuelle réside dans la difficulté de celle-ci. En effet, dans la « *feature search* », la cible ne partage pas de caractéristiques communes (taille, couleur, orientation) avec les distracteurs, son apparition est donc évidente (*i.e.* effet « *pop-out* ») et entraîne des TRs faibles. À contrario, dans la « *conjunction search* », la cible et les distracteurs partagent des caractéristiques communes et sa détection en est donc rendue moins aisée, ce qui a pour conséquence d'augmenter les TRs.

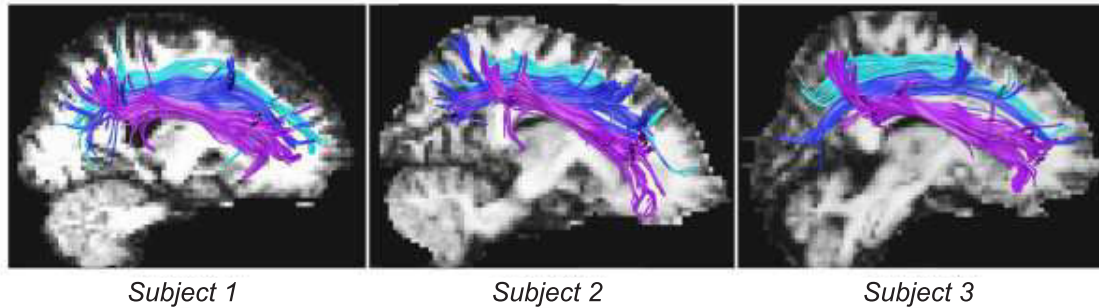
Bien qu'elle ne soit pas directement reliée à l'influence de la DO sur les processus attentionnels, une récente étude visant à étudier le lien entre la latéralisation hémisphérique attentionnelle des connexions pariéto-frontales et les performances visuo-spatiales a tout de même mis en exergue des considérations importantes pour nos travaux [Thiebaut de Schotten et al., 2011]. De façon très synthétique, les connexions pariéto-frontales du cerveau humain sont organisées en 3 faisceaux longitudinaux couvrant les régions dorso-latérales (Schmahmann and Pandya [2006] ; voir **Figure A.29a**) : les faisceaux longitudinaux supérieurs (SFL) dorsal (SFL I), médian (SFL II) et ventral (SFL III). Thiebaut de Schotten et ses collaborateurs ont mesuré les volumes de ces 3 faisceaux et les ont corrélés avec les performances à deux tests révélateurs des performances visuo-spatiales attentionnelles que sont la bissection de ligne horizontale [Bowers and Heilman, 1980] et le paradigme de Posner [Posner, 1980]. L'analyse du volume des faisceaux a révélé que SFL I est distribué de façon symétrique entre les deux hémisphères, que SFL II montre une tendance à être latéralisé dans l'hémisphère droit (*i.e.* montre un volume plus important dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche) et que SFL III est fortement latéralisé dans l'hémisphère droit. De façon intéressante, ils trouvèrent une corrélation entre le volume de SFL II et la déviation au test de bissection de lignes : plus le volume de SFL II est supérieur dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche, plus la déviation naturelle vers le CVG dans le test de bissection de lignes est importante. Encore plus convaincant, les 5 sujets<sup>12</sup> montrant une déviation vers la droite dans le test de bissection de lignes montraient également une inversion de l'asymétrie de SFL II avec un faisceau plus large dans l'hémisphère gauche que dans l'hémisphère droit (voir **Figure A.29b**). Le volume de SFL II était également corrélé aux TRs dans la tâche de Posner : un volume plus important de SFL II dans l'hémisphère droit était associé à des temps de détection plus rapides dans le CVG. Ces corrélations entre le volume de SFL II dans l'hémisphère droit, la déviation au test de bissection de lignes et les temps de détection au paradigme de Posner sont donc la preuve que l'asymétrie anatomique du réseau attentionnel visuo-

---

12. Dans leur article, Thiebaut de Schotten et al. [2011] évoquent 3 sujets montrant une déviation vers la droite au test de la bissection de lignes. Cependant, leur table supplémentaire 1, représentée sur la **Figure 29b**, montre que tel était le cas pour 5 sujets.

spatial est un prédicteur des performances comportementales aux tâches attentionnelles visuo-spatiales.

(a)



(b)

Participant	Age	Sex	Handedness	Bisection(mm) $\pm$ CI 95%	Reaction time(index) $\pm$ CI 95%	SLF I (index)	SLF II (index)	SLF III (index)
S01	37	M	+80	2.4 $\pm$ 1.68	0.0165 $\pm$ 0.0407	-0.0162	-0.0481	0.3968
S02	30	M	+100	-3.1 $\pm$ 1.61	-0.0353 $\pm$ 0.0411	0.3135	0.0908	0.3469
S03	27	M	+100	-4.0 $\pm$ 1.01	0.0075 $\pm$ 0.0358	0.1677	0.0406	0.5750
S04	23	F	+60	0.4 $\pm$ 1.10	0.0430 $\pm$ 0.0297	0.2238	-0.1235	-0.0136
S05	32	M	+100	-1.0 $\pm$ 4.58	-0.0418 $\pm$ 0.0729	0.0737	0.0606	0.2597
S06	27	F	+100	-6.7 $\pm$ 1.94	-0.0638 $\pm$ 0.2042	-0.2032	0.1696	0.3998
S07	32	F	+100	0.2 $\pm$ 1.77	0.0129 $\pm$ 0.0733	-0.0778	-0.1604	0.2733
S08	28	F	+100	-0.4 $\pm$ 1.49	0.0167 $\pm$ 0.0893	-0.0241	0.2322	0.0903
S09	25	F	+100	-3.7 $\pm$ 1.01	-0.0327 $\pm$ 0.0402	-0.3189	0.2480	0.1784
S10	28	F	+100	-1.1 $\pm$ 1.12	-0.0246 $\pm$ 0.0459	-0.1421	0.1336	0.2328
S11	35	M	+100	-3.0 $\pm$ 2.28	-0.0110 $\pm$ 0.0377	-0.1127	0.2420	0.5540
S12	25	F	+100	-0.2 $\pm$ 1.17	0.0249 $\pm$ 0.0371	-0.2952	-0.0472	0.3699
S13	22	M	+100	1.6 $\pm$ 1.15	0.0302 $\pm$ 0.0241	0.2253	-0.2553	-0.1421
S14	26	M	+100	-1.2 $\pm$ 0.70	0.0158 $\pm$ 0.0680	0.0236	0.0516	0.1333
S15	32	M	+100	-1.7 $\pm$ 1.13	-0.0305 $\pm$ 0.1769	0.2169	0.0825	0.3101
S16	38	M	+100	-2.6 $\pm$ 2.09	-0.0562 $\pm$ 0.0823	-0.3732	0.1461	0.1568
S17	24	F	+100	-1.1 $\pm$ 1.07	-0.0081 $\pm$ 0.0923	-0.0029	-0.0824	0.5794
S18	25	M	+100	-2.7 $\pm$ 1.34	0.0157 $\pm$ 0.0701	-0.1670	0.1455	0.0346
S19	25	M	+100	0.8 $\pm$ 1.54	0.0216 $\pm$ 0.1956	0.3377	-0.3207	0.2552
S20	33	F	+100	-3.5 $\pm$ 0.98	0.0216 $\pm$ 0.0867	-0.0074	0.2477	0.2287

**Figure A.29 : Corrélation entre latéralisation hémisphérique des connexions pariéto-frontales et performances visuo-spatiales.** (a) Représentation 3D, par l'intermédiaire de la DTI par déconvolution sphérique, des trois branches du faisceau longitudinal supérieur (SFL) chez 3 sujets. Le faisceau dorsal (SFL I) est représenté en bleu clair, le faisceau médian (SFL II) en bleu foncé et le faisceau ventral (SFL III) en violet. Tiré de [Thiebaut de Schotten et al. \[2011\]](#); **Figure supplémentaire 3.** (b) Tableau représentant les mesures effectuées chez les 20 sujets comprenant l'âge, le genre, le degré de latéralisation (« handedness ») des participants, leurs performances aux tâches visuo-spatiales (bissection de lignes et temps de réaction au paradigme de Posner) ainsi que les volumes de leurs SFL I, II, et III. Les temps de détection du paradigme de Posner sont représentés en index de latéralisation qui s'obtient par la formule suivante :  $(TR \text{ moyen droit} - TR \text{ moyen gauche}) / (TR \text{ moyen droit} + TR \text{ moyen gauche})$ . Les volumes des SFL sont représentés en index de latéralisation qui s'obtient par la formule suivante :  $(\text{volume droit} - \text{volume gauche}) / (\text{volume droit} + \text{volume gauche})$ . Les index positifs et négatifs représentent donc une latéralisation à droite et à gauche, respectivement. Les rectangles rouges indiquent les participants ayant montré une déviation vers la droite au test de bissection de lignes ainsi que leurs performances au paradigme de Posner (rectangles gris) et le volume de leur SLF II (rectangles bleus foncés). Adapté de [Thiebaut de Schotten et al. \[2011\]](#); **Table supplémentaire 1.**

Permettons-nous de préciser que le paradigme de Posner peut être considéré comme un paradigme de Poffenberger, à la différence près qu'un indice est présenté au-dessus du point de fixation central, avant l'apparition de la cible latéralisée. Cet indice, qui est généralement une flèche, est censé indiquer au participant dans quel hémichamp visuel la cible va apparaître. Cet indice peut être valide (les essais sont alors dits congruents) ou non-valide (les essais sont dits non congruents). Bien que Thiebaut de Schotten et collaborateurs n'aient pas testé la DO et n'interprètent donc pas leurs résultats à la lumière de cette latéralisation du système visuel, deux faits nous semblent particulièrement marquants :

- La proportion de participants montrant une inversion de la latéralisation de SFL II et donc, un biais vers la droite au test de bissection de ligne (5 participants sur 20) n'est pas sans rappeler la proportion de droitiers OD gauche dans une population aléatoire (34%) ;
- Les 5 participants montrant cette inversion de SFL II montrent également un avantage pour le traitement des cibles présentées dans le CVD au cours du paradigme de Posner ;

Dans la partie **Discussion** de ce manuscrit, nous verrons que ces deux constats feront écho aux résultats issus de notre **Article I** et de nos **données supplémentaires III**.

Enfin, une dernière expérimentation de neuro-imagerie, qui s'est proposée d'étudier la relation entre les dominances manuelle et oculaire avec la latéralisation hémisphérique des réseaux attentionnels retient particulièrement notre attention [Petit et al., 2014]. Ces auteurs ont conduit leurs observations sur des droitiers manuels fortement latéralisés (score au « *Edinburgh Handedness Inventory* » de 100% ; voir **Article I** pour la signification de ce score), des participants ne présentant pas de latéralisation manuelle clairement établie (*i.e.* « *mixed-handed* » ; compris entre -54 et 99%) ou ayant une latéralité manuelle gauche (score compris entre -55 et -100%). Ces 293 sujets étaient, par la suite, impliqués dans une tâche de mouvements oculaires saccadiques visuellement guidés. Leurs résultats montrent que la voie ventrale du réseau attentionnel présente une forte asymétrie

favorisant l'hémisphère droit, et ce indépendamment des latéralités manuelle et oculaire. Cependant, le réseau attentionnel pariéto-frontal dorsal (*i.e.* med-FEF et IPS) montre une forte asymétrie favorisant l'hémisphère droit uniquement chez les gauchers et chez les « *mixed-handed* », et à plus forte raison chez les gauchers ayant un OD droit. Ainsi, cette étude montre que l'asymétrie droite du réseau dorsal de l'attention visuo-spatiale est dépendante, à la fois de la latéralité manuelle et de la DO ([Petit et al., 2014]). Petit et al. [2014] rappellent que la relation privilégiée entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral démontrée par Shima et al. [2010] ainsi que le fait que la motricité manuelle soit gérée contralatéralement [Gazzaniga, 2000; Serrien et al., 2006] conduisent à penser que les individus ayant une dominance œil-main croisée présentent un double avantage lorsque l'hémisphère ipsilatéral à l'OD est mis en jeu. Par ailleurs, chez les gauchers OD droit, cet hémisphère correspond à l'hémisphère droit qui montre une forte dominance pour l'attention visuo-spatiale, par l'intermédiaire du réseau dorsal. Ainsi, d'après Petit et collaborateurs, ce constat pourrait expliquer le fait que les gauchers OD droit soient surreprésentés au plus haut niveau des sports à haute incertitude spatio-temporelle (*e.g.* Azémar [2003]). En d'autres termes, les gauchers OD droit bénéficieraient du fait que leur hémisphère droit contrôle à la fois leur main dominante et soit spécialisé dans les traitements de l'attention visuo-spatiale. Cette démonstration constitue donc la première explication neurophysiologique au fait que les gauchers OD droit soient surreprésentés dans les sports d'opposition [Azémar, 2003; Azémar et al., 2008], qu'ils montrent les TRs les plus faibles dans les paradigmes comportementaux tels que le paradigme de Posner [Nougier et al., 1990] et de Poffenberger (**Article I**; Chaumillon et al. [2014]) et qu'ils semblent bénéficier de mécanismes visuo-moteurs spécifiques en comparaison aux autres populations (**Article III**).



# Chapitre IV : Problématiques et objectifs relatifs aux travaux de cette thèse

## IV.1. Problématiques

L'objectif général de notre thèse pourrait se résumer par l'ambition de faire progresser la compréhension et l'intégration du mécanisme de DO au schéma classique représentant les voies et structures cérébrales impliquées dans la transformation des entrées visuelles en mouvements volontaires. En effet, les mécanismes neuronaux qui sous-tendent la DO, ainsi que les conséquences sensori-motrices de cette latéralisation du système visuel, restent aujourd'hui mal connus [Mapp et al., 2003].

Toutefois, une organisation neurophysiologique spécifique de la DO a récemment été proposée par Shima et al. [2010]. Cette hypothèse, selon laquelle l'OD et l'hémisphère qui lui est ipsilatéral entretiendraient une relation privilégiée, constitue un des fondements de notre réflexion. Le fait que les informations en provenance des deux capteurs visuels ne soient pas traitées de façon analogue (**Chapitre III**) pose la question du devenir et de l'intégration des informations en provenance de l'OD et de l'œil non-dominant. Notamment, il a déjà été démontré que l'influence de la DO n'est pas restreinte aux processus perceptifs mais qu'elle s'étend aux mécanismes sensori-moteurs (**Chapitre III.5**). Dans notre thèse, nous avons alors adopté l'approche de l'investigation systématique de l'influence de la DO et de cette sur-activation visuelle ipsilatérale [Shima et al., 2010] sur les étapes ultérieures du traitement de l'information visuelle, et particulièrement lorsque celle-ci est utilisée pour la production de mouvements (*i.e.* transformations visuo-motrices).

### IV.1.1. Dominance oculaire et motricité manuelle

Le premier axe de notre travail de thèse visait à étudier l'influence de la DO sur les transformations visuo-motrices impliquées dans le déclenchement des mouvements manuels. Nous faisons l'hypothèse que si la relation privilégiée entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral est effective en vision binoculaire, alors les cibles présentées dans l'hémichamp visuel contralatéral à l'OD, *i.e.* qui stimulent l'hémirétine temporale de



l'OD, devraient être avantagées et donner lieu à des TRs manuels plus faibles. Etant donné la nature croisée, à la fois, des systèmes moteur et visuel, un potentiel avantage pour le traitement de cibles présentées dans un hémichamp visuel n'aurait pas les mêmes conséquences pour les deux mains. Par conséquent, nous avons testé notre hypothèse au moyen d'un paradigme de Poffenberger (**Chapitre II.2.2**), qui permet de contraster les hémichamps visuels de présentation et les mains utilisées pour répondre (voir **Article I**; [Chaumillon et al. \[2014\]](#)).

Dans le cadre de mouvements manuels plus complexes tels que des mouvements de pointage, [Azémar et al. \[2008\]](#) ont émis l'hypothèse que les individus possédant une dominance œil/main non-homogène (*e.g.* droitiers avec OD gauche) se verraient avantagés dans le contrôle moteur de la main controlatérale à leur OD (**Chapitre III.5**). A l'inverse, pour expliquer le fait que tous les droitiers montrent des TRs plus faibles de la main gauche, l'hypothèse de la spécialisation de l'hémisphère droit pour les domaines de la sensori-motricité et de l'attention spatiale a souvent été avancée. Cependant, la grande variabilité reportée au sein de ces résultats [[Ballanger and Boulinguez, 2009](#)] laisse à penser que la non prise en compte de la DO (*i.e.* asymétrie de la répartition des droitiers OD gauche et OD droit au sein d'une population aléatoire; [Bourassa et al. \[1996\]](#)) ait pu introduire un biais d'interprétation. Nous poserons directement la question de l'influence de la DO dans cette perspective en utilisant un paradigme impliquant des mouvements de pointage manuels en réponse à des cibles latéralisées (voir **données supplémentaires I**).

#### **IV.1.2. Dominance oculaire et motricité oculaire**

Ce second axe de travail visait à compléter notre étude de l'influence de la DO au niveau de la visuo-motricité en évaluant cette influence au niveau des mouvements oculaires eux-mêmes. Ayant démontré l'influence de la DO sur les transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité de la main (**Article I** et **données supplémentaires I**), nous voulions tester si l'implication de la DO pourrait s'étendre aux transformations visuo-motrices impliquées dans la production des mouvements oculaires. La

présentation d'un distracteur est connue pour provoquer une activation concurrente à celle correspondante à la présentation de la cible sur les cartes visuo-motrices [Doyle and Walker, 2001; McSorley et al., 2004]. Il en résulte une déviation de la trajectoire de la saccade. Du fait de l'implication spécifique de l'hémirétine temporale de l'OD dans la relation entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral, nous faisons l'hypothèse que la présentation d'un distracteur dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD devrait provoquer une déviation saccadique plus ample que si celui-ci est présenté dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'OD. Une étude de la quantité de déviation induite par la présentation de distracteurs latéralisés en fonction de la DO nous a donc permis d'investiguer le poids alloué par le système oculomoteur aux distracteurs dans chaque hémichamp visuel (voir **Article II**).

#### **IV.1.3. Dominance oculaire et transfert interhémisphérique**

Il est régulièrement suggéré, que la communication interhémisphérique puisse jouer un rôle fonctionnel majeur dans l'induction des spécialisations hémisphériques fonctionnelles (*e.g.* Bloom and Hynd [2005]; Nowicka and Tacikowski [2011] pour revues; **Chapitre II.4.3**). La relation inverse est également supposée avec une modulation de la communication interhémisphérique par les spécialisations hémisphériques fonctionnelles [Marzi et al., 1991; Nowicka et al., 1996; Nowicka and Tacikowski, 2011]. Les deux précédents axes de nos travaux de thèse ont permis de mettre en évidence une large influence de la DO sur les transformations visuo-motrices. Etant donné le rôle primordial que joue la communication interhémisphérique au sein de ces transformations visuo-motrices, nous avons posé l'hypothèse que la DO pourrait exercer des modulations sur ce processus. Afin de tester cette hypothèse, dans un même paradigme de Poffenberger mettant en jeu des stimulations latéralisées, nous avons effectué des enregistrements EEG qui nous ont permis de mesurer, avec une grande précision temporelle, l'influence de la DO sur le temps de transfert interhémisphérique (**Article III**).

#### IV.1.4. Quantification de la dominance oculaire

Les trois axes de travail présentés précédemment ont mis en évidence que quelques participants montraient une influence de la DO plus faible, voire absente, en comparaison à la majorité des participants (voir les Figures de résultats individuels dispensés après chacun des articles). Ce résultat suggère, comme on pouvait s’y attendre, que la DO ne semble pas être un phénomène répondant à une loi du tout ou rien mais plutôt un phénomène montrant différents degrés d’intensité. Par ailleurs, [Vergilino-Perez et al. \[2012\]](#), avec qui nous collaborons étroitement, ont suggéré qu’une catégorisation supplémentaire de la DO pourrait être effectuée en séparant les individus ayant une DO marquée ou non-marquée sur la base de l’étude du pic de vitesse de saccades horizontales (**Chapitre III.5**). La validité de cette proposition intéressante, ainsi que la pertinence de son utilisation, se devaient d’être testées. Pour ce faire, nous avons reproduit un paradigme de Poffenberger, en séparant chaque groupe de DO en deux sous-groupes (DO marquée/DO non-marquée) à partir de la mesure des pics de vitesse des saccades oculaires de chaque participant (**données supplémentaires II**). L’idée était alors que les participants catégorisés comme ayant une DO marquée devraient montrer une préférence pour l’hémichamp visuel controlatéral plus forte en comparaison aux participants ayant une DO non-marquée.

La mise en place de la proposition d’une telle quantification est également directement transférable au domaine de la clinique neuro-ophtalmologique. En effet, il a été montré que la DO joue un rôle primordial dans bon nombre de pathologies de l’œil (**Chapitre III.3**). De plus, la quantification précise de la DO est aujourd’hui manquante, et pourtant nécessaire, dans le cadre de certaines techniques chirurgicales telles que celles de la monovision [[Evans, 2007](#); [Seijas et al., 2007](#)]. Dans un article publié dans le Journal Français d’Ophtalmologie, mettant en commun les connaissances apportées par plusieurs de nos contributions expérimentales, nous exposons comment cette quantification précise pourrait être mise en place et ainsi aider à la décision préopératoire prise par le praticien (**Article IV**; [Chaumillon et al. \[2015\]](#)).

#### **IV.1.5. Dominance oculaire et processus attentionnels**

Enfin, dans une dernière expérimentation, en collaboration avec **Selene Schintu**, **Alessandro Farné**, **Laure Pisella** et **Roméo Salemme**, nous avons adressé la question d'une potentielle influence de la DO sur les processus attentionnels. Etant donné la large influence de la DO sur les transformations visuo-motrices que nous mettons en évidence par l'intermédiaire de ces travaux de thèse, ainsi que le fait que les réseaux pariéto-frontaux sous-tendant les transformations visuo-motrices et ceux sous-tendant l'attention visuo-spatiale partagent des structures neuronales communes (**Chapitre II.3.4**), nous avons voulu tester la potentielle influence de la DO sur les processus attentionnels. L'idée selon laquelle les informations visuelles en provenance de l'OD bénéficieraient d'une allocation supplémentaire de ressources attentionnelles avait déjà été soulevée par ailleurs [[Roth et al., 2002](#); [Shneur and Hochstein, 2006, 2008](#)]. Cependant, ces paradigmes expérimentaux étaient effectués en condition monoculaire. En condition binoculaire, nous pensons que, si la DO a une influence sur les processus attentionnels, elle devrait se révéler par une allocation supérieure de l'attention vers l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. Lorsque la DO n'est pas prise en compte, les sujets neurologiquement sains montrent de manière consistante un biais attentionnel spatial vers le CVG dans les tâches de bissection de lignes [[Bowers and Heilman, 1980](#); [Jewell and McCourt, 2000](#); [Toba et al., 2011](#)]. Ce constat pourrait, en partie, provenir de la surreprésentation des droitiers OD droit dans une population aléatoire [[Bourassa et al., 1996](#)], qui selon nos hypothèses devraient montrer un biais attentionnel vers le CVG. Nous avons testé l'influence de la DO sur ces tâches de bissection de lignes en effectuant à la fois, des tâches de bissection de lignes perceptives et motrices.

#### **IV.2. Non prise en compte de la dominance oculaire et variabilité observée : une question transversale ?**

Nous avons également une hypothèse commune à tous les axes de travail que nous venons de développer : une partie de la variabilité observée pourrait s'expliquer en regard de la non prise en compte de la DO. En effet, la DO est très rarement prise en compte

dans les études s'intéressant aux transformations visuo-motrices. De manière intéressante, une variabilité interindividuelle importante est systématiquement reportée, que ce soit dans les études investiguant les transformations visuo-motrices (*e.g.* Hasbroucq et al. [1988]; Iacoboni and Zaidel [2000]; Ballanger and Boulinguez [2009]; **Chapitre II.4.2**), celles s'intéressant à la communication interhémisphérique (*e.g.* Brown et al. [1994]) et à l'anatomie du CC (*e.g.* Putnam et al. [2010]; Horowitz et al. [2014]; **Chapitre II.4.3**) ou encore celles s'intéressant aux processus attentionnels (*e.g.* Heilman and Van Den Abell [1980]; Beis et al. [2004]; Thiebaut de Schotten et al. [2011]; **Chapitre II.3.4**).

Nous pensons qu'une partie de cette variabilité interindividuelle pourrait être directement liée à la non-prise en compte de la DO. D'après les données de Bourassa et al. [1996], dans une population aléatoire, 66% des droitiers ont un OD droit et 60% des gauchers un OD gauche. Lorsque la DO n'est pas prise en compte, il serait alors possible que les résultats obtenus soient biaisés du côté des résultats des individus ayant une dominance homogène (*i.e.* droitiers avec OD droit ou gauchers avec OD gauche). De plus, du fait de leur sous-représentation, les résultats des individus présentant une dominance non-homogène auraient pu être négligés jusqu'à présent et l'inclusion aléatoire de ces individus dans les échantillons testés auraient pu conduire à l'induction d'une forte variabilité interindividuelle.

Nous aborderons constamment cet aspect au sein des discussions de nos contributions expérimentales.

## Chapitre V : Aspects méthodologiques

Dans ce chapitre, nous définissons les aspects méthodologiques qui ont été mis en place tout au long de notre thèse afin de répondre aux problématiques soulevées dans la partie précédente. Dans un premier temps, nous développerons la méthodologie de l'enregistrement des mouvements oculaires (**Chapitre V.1**). Ensuite, afin de comprendre comment les données EEG peuvent être interprétées, nous nous proposerons de définir la nature du signal ainsi que les techniques permettant d'améliorer la qualité, la résolution spatiale et la fiabilité des signaux (**Chapitre V.2**). Enfin, nous expliciterons nos choix quant aux méthodes statistiques utilisées (**Chapitre V.3**).

### V.1. L'analyse des mouvements oculaires

Les saccades oculaires sont des mouvements balistiques [Prablanc and Jeanne-rod, 1975] ayant une vitesse très élevée (jusqu'à 700 deg/s) qui permettent de diriger la fovéa des deux yeux vers une nouvelle cible. L'enregistrement de ces mouvements doit, par conséquent, faire preuve d'une grande résolution temporelle. Dans cette partie, nous expliquons les principes généraux de la technique d'enregistrement des mouvements oculaires (appelée oculométrie ou « *eye-tracking* » dans son terme anglais). L'utilisation de cette technique nous a permis d'étudier l'influence de la dominance oculaire sur les transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité de l'œil (**Article II**).

L'oculométrie pourrait simplement être définie comme étant une technique qui permet de mesurer très précisément le comportement adopté par notre système oculaire face à des changements environnementaux contrôlés. Par quoi notre regard est-il attiré ? Comment réagit notre pupille ? Et dans notre cas, comment la motricité de l'œil est affectée par la présentation de stimuli concurrents (*i.e.* distracteurs) ? Parmi les trois grandes méthodes utilisées en oculométrie, nous retrouvons la méthode par lentilles magnétiques, la méthode par traitement d'images de la pupille, et celle dite par réflexion cornéenne. Nous avons choisi d'utiliser une combinaison des deux dernières citées en raison de leurs plus grandes précisions et sensibilités aux perturbations extérieures volontaires. Comme leurs noms l'indiquent, ces méthodes s'appuient sur l'enregistrement des reflets renvoyés

par la cornée et la pupille de l'œil suite à l'exposition de celui-ci à une source de lumière infrarouge (voir **Figure A.30**). Deux grandes familles de reflets sur l'œil sont alors observées et utilisées : des reflets dits fixes, qui sont dus à la réflexion des infrarouges sur la cornée, et des reflets dits mobiles, qui sont dus à la réflexion des infrarouges sur la pupille. Les positions relatives de ces reflets donnent alors la position de l'œil par rapport à une calibration effectuée en amont.



Figure A.30 : Dispositif expérimental utilisé pour l'oculométrie.

- **Système d'enregistrement :**

La contribution expérimentale II, que nous présenterons ultérieurement (voir **Chapitre B.II**) a été menée au sein du Laboratoire Vision Action Cognition de l'Université Paris-Descartes, en collaboration avec **Nadia Alahyane**, **Karine Doré-Mazars**, **Christelle Lemoine**, **Patrice Senot** et **Dorine Vergilino-Perez**. Nous utilisons un système EyeLink 1000 (SR Research<sup>®</sup>, Ontario, Canada) qui se compose d'une caméra infrarouge reliée à un ordinateur sur lequel était installé le logiciel Experimental Builder (SR Research<sup>®</sup>) permettant de programmer l'expérimentation. Ce système permet d'effectuer des enregistrements binoculaires avec une précision spatiale de  $0.25^\circ$  et une précision temporelle de 500 Hz (1000 Hz lorsqu'il s'agit d'enregistrements monoculaires).

- **Calibration du système :**

Après réglage de la lentille, nous assurant de capter correctement les reflets cornéens et ceux de la pupille, nous effectuions la calibration initiale de la position de l'œil par rapport à l'écran. Il était alors demandé au participant de fixer un point qui apparaissait successivement à 9 positions différentes sur l'écran. Cette procédure permet d'enregistrer les coordonnées renvoyées par le système codant la position de l'œil pour les 9 positions présentées. La même procédure était alors répétée (*i.e.* étape de validation) afin de vérifier la concordance entre les deux mesures. La qualité de la calibration est primordiale puisque toutes les données expérimentales ultérieures en sont déduites.

- **Procédure expérimentale :**

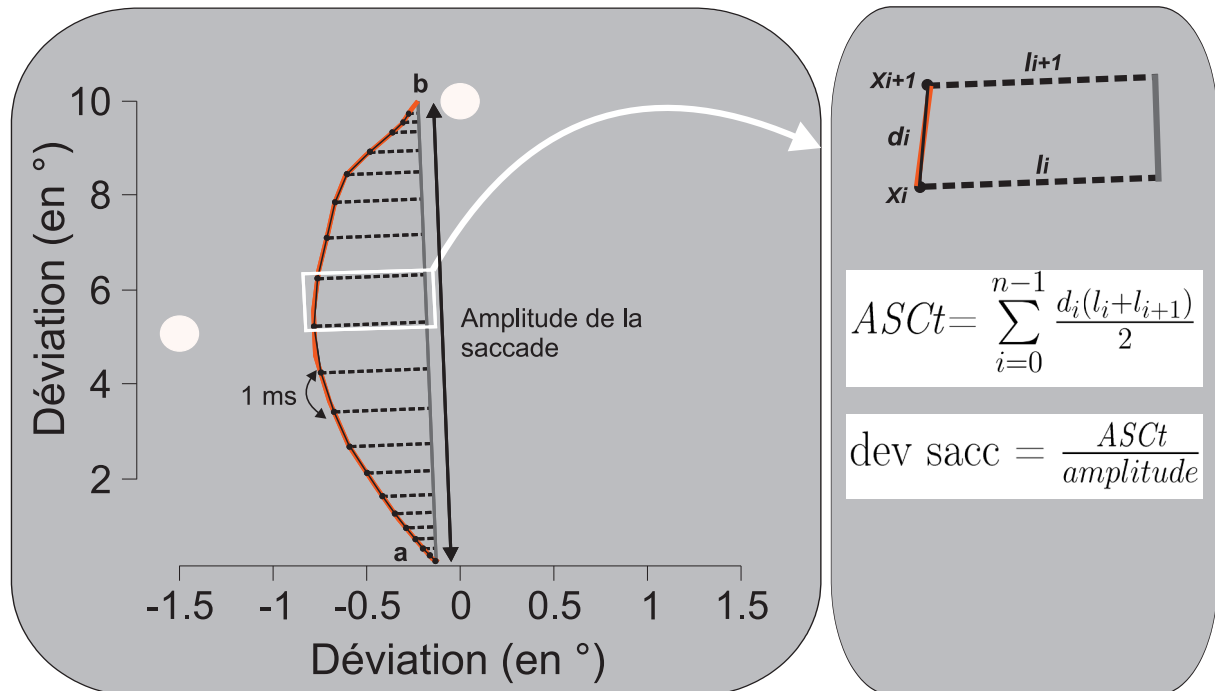
Les participants étaient maintenus par une mentonnière et un repose-front afin de limiter au maximum les mouvements de la tête (voir **Figure A.30**). Leurs yeux se trouvaient à une distance de 57 cm d'un écran (Iiyama HM240DT, Iiyama<sup>®</sup>, Nagano, Japan) ayant un taux de rafraîchissement de 170 Hz et une résolution de 800 par 600 pixels. Suite à la calibration initiale, qui était vérifiée au début de chaque bloc expérimental, les participants s'engageaient dans la tâche (voir **Article II** pour les détails sur le dispositif expérimental). Nous étions alors en mesure d'enregistrer précisément la trajectoire adoptée par chaque œil au cours de chaque essai.

- **Extraction des saccades et traitement des données :**

Les données enregistrées par l'EyeLink étaient importées sous un programme que nous avons implémenté sous le logiciel MATLAB (The MathWorks Inc., Natick, MA). Le début et la fin des saccades étaient identifiés sur des critères de vitesse (30 deg/s) et d'accélération (8000 deg/s<sup>2</sup>) de l'œil. La latence de déclenchement des saccades ainsi que la quantité de déviation saccadique (en ASC/ampl; voir **Figure A.31**) étaient alors calculées. En effet, contrairement à certaines mesures de la déviation saccadique (*e.g.* déviation maximale, angle de la saccade sur les premières millisecondes), la mesure de l'aire sous la courbe (ASC) permet de prendre en compte l'intégralité de la saccade



oculaire [Ludwig and Gilchrist, 2002] et reflète donc au mieux la perturbation induite par la présentation d'un distracteur visuel dans le système.



**Figure A.31 : Mesure de la quantité de déviation saccadique.** La distance directe entre le point de départ ( $a$ ) et d'arrivée ( $b$ ) de la saccade nous informe de l'amplitude de la saccade (trait plein noir). Les enregistrements étant effectués à une résolution temporelle de 1000 Hz, un point de mesure de la position de l'œil est obtenu toutes les ms (courbe rouge) et permet donc de séparer l'intervalle  $ab$  en  $n$  points  $x$  ( $x_0, x_1, \dots, x_n$ ). Pour chaque point de mesure  $x$  (ronds noirs), la distance ( $l$ ) séparant la position de l'œil et la droite  $ab$  est calculée (traits en pointillés). La distance ( $d$ ) parcourue par l'œil entre chaque point  $x$  (donc durant 1 ms) est également calculée. A chaque intervalle de temps séparant deux mesures, l'aire sous la courbe ( $ASC_i$ ) peut être estimée par l'intermédiaire du calcul de l'aire d'un trapèze. L' $ASC_i$  correspond donc à la distance  $d_i$  multipliée par la somme des distances  $l$  à  $x_i$  ( $l_i$ ) et à  $x_{i+1}$  ( $l_{i+1}$ ) divisée par deux. On approxime alors l'ASC totale ( $ASC_t$ ) en faisant la somme des trapèzes formés à chaque intervalle de temps entre 0 et  $n-1$ . Finalement, afin de normaliser les saccades entre elles, la quantité de déviation saccadique ( $dev\ sacc$ ) correspond à l' $ASC_t$  divisée par l'amplitude de la saccade (voir [McSorley et al. \[2004\]](#)).

Enfin, une saccade n'étant jamais totalement rectiligne, même en l'absence d'un distracteur, il convient de rapporter la quantité de déviation saccadique observée dans les conditions pour lesquelles un distracteur est présenté à la quantité de déviation saccadique observée en condition cible seule (*i.e.* condition « *baseline* »).

## V.2. L'électroencéphalographie

L'électroencéphalographie (EEG) permet d'enregistrer, directement à la surface du scalp, les variations de champs électromagnétiques causées par des changements d'activité cérébrale. Cette technique d'investigation cérébrale, non invasive, a été privilégiée dans le cadre de notre étude portant sur l'influence de la dominance oculaire sur le TTIH (voir **Article III**) puisque celle-ci possède une résolution temporelle de l'ordre de la milliseconde. Ainsi, cette haute résolution temporelle permet de suivre très précisément la dynamique d'activation de grands ensembles neuronaux. Après avoir rappelé la nature du signal électrique enregistré par EEG, nous évoquerons les grands principes de la technique avant de détailler les paramètres propres à notre expérimentation.

### V.2.1. Principe général

En 1929, Hans Berger a reporté un ensemble d'expérimentations dans lequel il démontrait que l'activité électrique du cerveau humain pouvait être enregistrée en plaçant deux électrodes à la surface du scalp, en amplifiant le signal et en représentant l'évolution de ce signal électrique au cours du temps [Berger, 1929]. Bien que sceptique de prime abord, et assimilant l'activité électrique observée à des artefacts, la communauté scientifique fut convaincue de l'existence de ce phénomène par les confirmations apportées par les travaux d'Adrian and Matthews [1934], Jasper and Carmichael [1935] et Gibbs et al. [1935].

#### V.2.1.1 La nature du signal

La communication neuronale se manifeste par une propagation de courants électriques, issus d'activités biochimiques (*i.e.* libération d'ions à travers la membrane cellulaire), qui se diffusent à travers différentes enveloppes corticales ayant des conductivités différentes. La transcription de ce constat neurophysiologique en loi physique n'est pas sans rappeler la loi d'Ohm qui nous apprend qu'un voltage, aussi appelé différence de potentiel, est proportionnel à l'intensité d'un courant électrique (*i.e.* propagation de signaux électriques) et à la valeur de la résistance qu'il traverse (*i.e.* les différentes couches

corticales). On comprend alors aisément que les signaux enregistrés à la surface du scalp correspondent à des voltages, c'est à dire à des différences de potentiels enregistrés entre deux électrodes.

La communication neuronale est associée à deux principaux types d'activités électriques : les potentiels d'action (PA) et les potentiels post-synaptiques (PPS). Les premiers, sont des ondes biphasiques qui se propagent le long de l'axone jusqu'à atteindre une synapse où ils engendrent une libération de neurotransmetteurs à travers la fente synaptique. Par l'intermédiaire de cette libération de neurotransmetteurs, qui a pour conséquence de modifier la perméabilité aux ions de la membrane post-synaptique, une réponse physiologique locale, appelée PPS se produit. Ces mouvements d'ions de part et d'autre de la membrane entraînent l'apparition d'un dipôle élémentaire qui est alors caractérisé par une perte (PPS excitateurs (PPSE) qui réduisent la différence de potentiel entre les deux côtés de la membrane) ou un excès (PPS inhibiteurs (PPSI) qui hyperpolarisent la membrane) de charges positives dans le milieu extracellulaire. Les courants ainsi générés par un seul neurone sont cependant trop faibles pour être enregistrables par les techniques actuelles d'imagerie non-invasive. Par conséquent, l'activité observable en EEG est la résultante (appelée *dipôle équivalent*) de nombreux dipôles élémentaires. Ce dernier constat engendre un certain nombre de conceptions essentielles.

- **Sommations temporelle et spatiale**

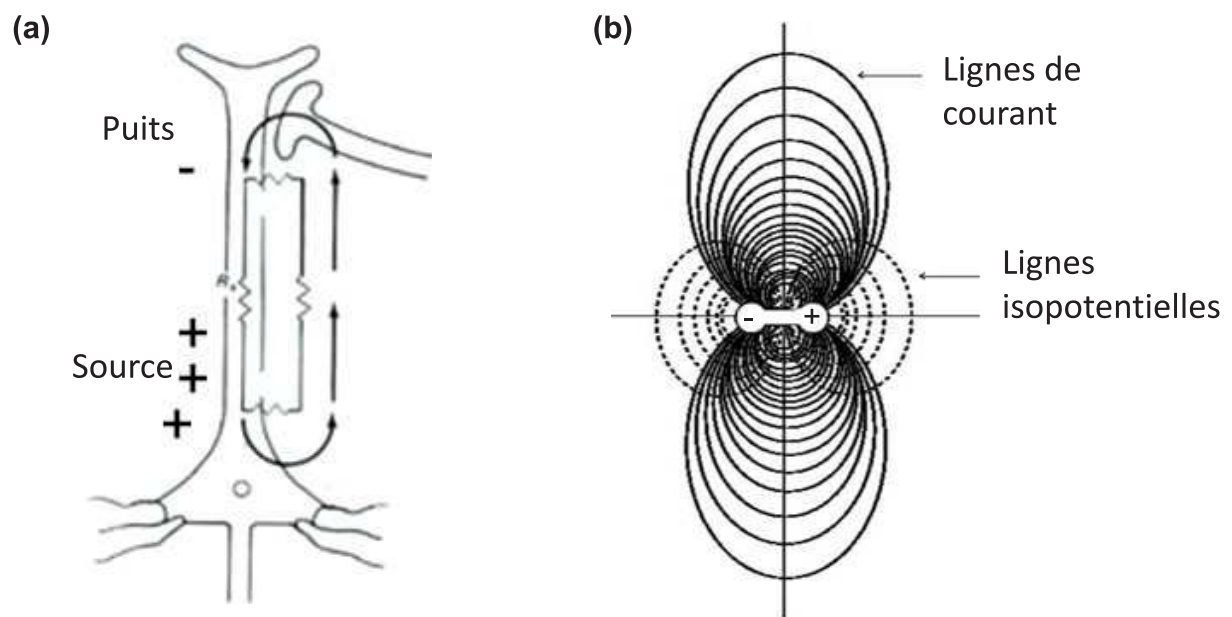
L'arrivée d'une volée afférente sur une population de cellules neuronales n'est pas parfaitement synchrone. De ce fait, les neurones ne déchargent pas exactement de manière simultanée. Pourtant, comme nous venons de l'évoquer, il est indispensable que les dipôles élémentaires propres à chaque cellule puissent se sommer pour aboutir à un dipôle équivalent suffisamment conséquent pour être détectable par l'EEG. Sachant que les PA durent 1 à 3 ms, leur sommation est difficile. A l'inverse, les PPS perdurent 20 à 30 ms, ce qui rend leur sommation beaucoup plus aisée (*i.e.* sommation temporelle). Un autre phénomène, appelé sommation spatiale permet de distinguer PPS et PA. En

effet, l'ouverture des canaux ioniques provoque la création de courants dits « *primaires* » qui prennent l'aspect de puits et de sources de courant (**Figure A.32a**). De par l'effet induit par les gradients de concentration créés par la libération d'ions, ces courants « *primaires* » génèrent la circulation de courants dits « *secondaires* » dans le milieu extracellulaire et vont créer ce que l'on appelle un champ de potentiel électrique. Le champ de potentiel généré par les PA décroît plus rapidement en fonction de la distance entre la source et le site d'enregistrement que celui des PPS. Ainsi, étant donné la distance entre sources et surface du scalp, les champs de potentiel générés par les PPS sont avantagés par rapport à ceux générés par les PA. Ces concepts de sommations temporelle et spatiale ont conduit à penser que les différences de potentiel enregistrées à la surface du scalp sont attribuables en grande majorité aux PPS plutôt qu'aux PA (*e.g.* voir Luck [2014] pour une discussion étendue). Il est important de rappeler que la nature excitatrice (*i.e.* PPSE) ou inhibitrice (*i.e.* PPSI) de l'activation n'est pas corrélée à la polarité du dipôle enregistré. Par exemple, des synapses inhibitrices profondes et des synapses excitatrices superficielles vont conduire à l'enregistrement, à la surface du scalp, d'un dipôle de même polarité (voir Olejniczak [2006] pour une explication détaillée).

- **Neurones pyramidaux**

Une autre conception primordiale réside dans le fait que l'EEG n'est pas le reflet de la globalité de l'activité cérébrale. En effet, en raison de considérations électrostatiques, parmi le grand nombre de catégories de neurones que compte le cortex humain, seule l'activité des neurones pyramidaux, dont l'arborescence dendritique présente une organisation en colonne, est enregistrable. Cela s'explique, encore une fois, par le fait que lorsqu'une population de neurones est activée simultanément, le dipôle équivalent enregistré correspond à la somme des dipôles élémentaires de chaque neurone. Afin que le dipôle équivalent soit décelable, il faut donc que cette population de neurones soit organisée en champ ouvert, c'est-à-dire que les axes dendro-somatiques soient parallèles les uns aux autres, ce qui est uniquement le cas des neurones pyramidaux.

L'orientation anatomique de la population de neurones pyramidaux est également essentielle. En cas de dépolarisation, en raison de l'ouverture des canaux ioniques, les flux de courant entre le puits et les sources engendrent donc un dipôle avec des lignes de courant « *primaires* » (**Figure A.32a**) et « *secondaires* » (**Figure A.32b**). La circulation du courant au sein du champ électrique ainsi créé entraîne l'apparition de lignes de courant *isopotentielles* (*i.e.* de même potentiel électrique). Pour cette raison, selon que ce dipôle se trouve dans un gyrus ou dans un sillon, l'activité induite sera, ou non, détectable en EEG. Si le dipôle se trouve sur un gyrus, le dipôle est alors dit radial : l'électrode, les pôles positif et négatif du dipôle seront alignés et le dipôle équivalent sera donc maximal (soit négatif soit positif selon l'orientation du dipôle). Néanmoins, si ce dipôle se trouve dans un sillon (les cellules pyramidales étant toujours situées dans une portion du cortex parallèle), appelé dipôle tangentiel, l'électrode se trouvera à équidistance des pôles négatif et positif - en regard des lignes *isopotentielles* - et enregistrera donc une résultante nulle, ce qui ne signifie pas pour autant qu'aucune activité cérébrale n'ait eu lieu. Toutes les orientations entre radiales et tangentielles sont présentes dans le cortex humain, ce qui implique que tous les dipôles intermédiaires sont donc possibles [Mauguière and Fischer, 2007].



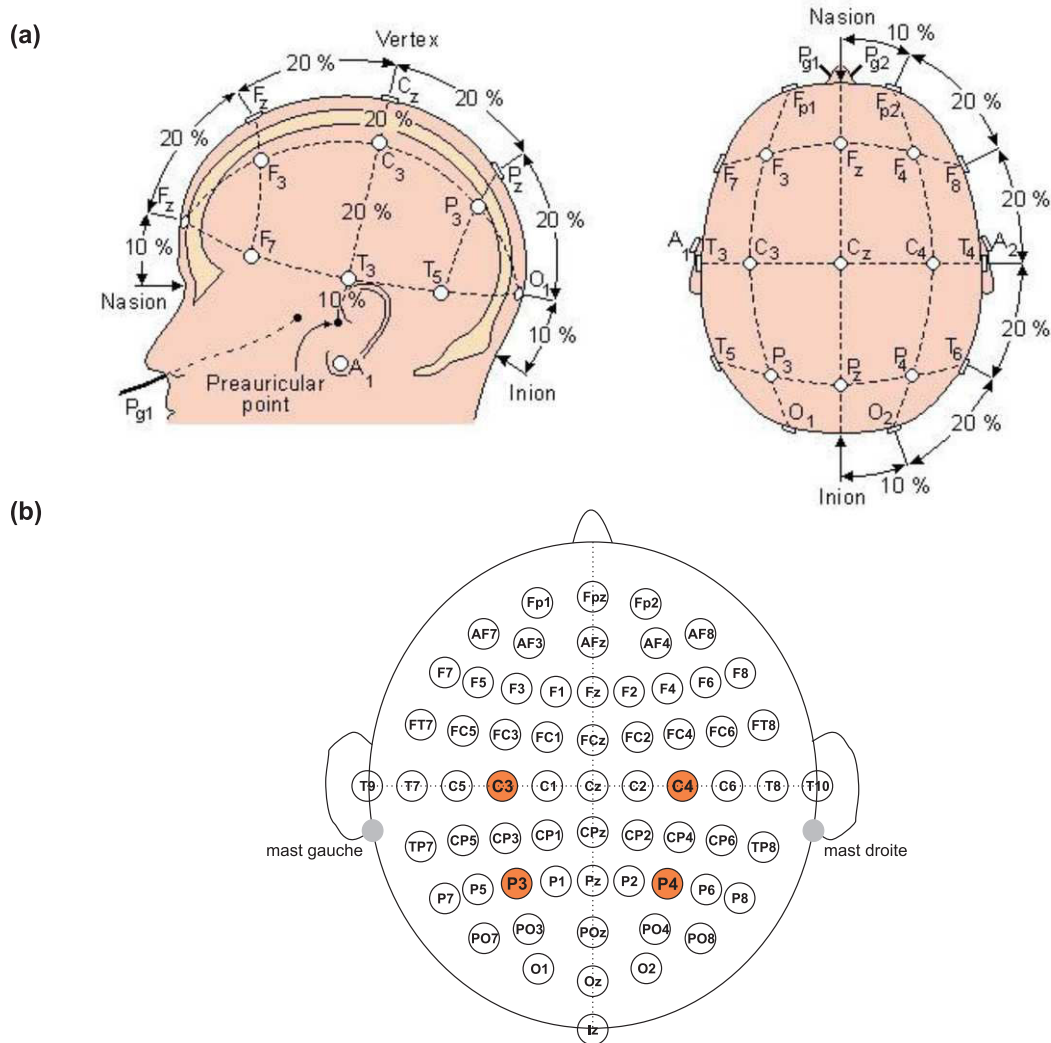
**Figure A.32 : Lignes de courant induites par un dipôle élémentaire.** L'ouverture des canaux ioniques provoque la création de courants (a) *primaires* et (b) *secondaires*.

### ***V.2.1.2 Enregistrement et étapes de pré-traitement***

La présentation d'un stimulus lumineux induit des réponses détectables sur une large surface occipitale. Il est ainsi possible d'enregistrer les réponses des aires visuelles occipitales sous forme de signaux électriques qui, après traitement mathématique, sont dits potentiels évoqués visuels (PEV ; ERP en anglais pour « *Event-Related Potential* »).

- **Acquisition des données**

L'activité électroencéphalographique est enregistrée en continue et est numérisée à une fréquence d'échantillonnage de 2048 Hz par l'intermédiaire de 64 électrodes (Ag-AgCl), incorporées dans un bonnet élastique (BioSemi ActiveTwo system ; BioSemi, Amsterdam, The Netherlands), dont la disposition suit les règles du système standard international 10-20 (**Figure A.33**).



**Figure A.33 : Représentation du système standard international 10-20 de placement des électrodes.** (a) Comme représenté ci-contre, l'origine du nom de ce système réside dans la division de la distance Nasion-Inion en 6 parties non égales (10% pour les premiers et derniers sixièmes et 20% pour les 4 sixièmes intermédiaires) aussi bien dans le plan saggital (passant par le vertex ; panneau de **gauche**) que dans le plan transversal (panneau de **droite**) [Jasper, 1958]. (b) Les dernières modifications apportées à ce système [Sharbrough et al., 1991] aboutissent à la disposition de 64 électrodes sur le scalp. En orange sont représentées les paires d'électrodes C3/C4 et P3/P4 sur lesquelles nous avons mené nos investigations concernant l'étude de l'influence de la dominance oculaire sur le transfert interhémisphérique (voir **Article III**).

- **Les étapes de prétraitement**

Tout d'abord, il convient de rappeler que l'EEG permet d'enregistrer une différence de potentiel établie entre deux électrodes et non un potentiel électrique isolé. La première étape du traitement mathématique aboutissant à l'élaboration des PEV consiste donc à établir une référence au niveau de laquelle l'activité corticale mesurée se doit d'être

minimale (cas des mastoïdes) ou bien de refléter au mieux l'activité corticale générale (cas du référencement sur l'électrode Cz ou sur le scalp<sup>13</sup>). Dans notre cas, nous avons choisi d'utiliser la moyenne effectuée sur les mastoïdes [Lehmann, 1987] qui représente l'activité enregistrée sur deux électrodes désolidarisées du bonnet, appelées électrodes externes, placées sur chaque os mastoïde.

Quatre autres électrodes externes sont utilisées afin de contrôler les mouvements oculaires : 2 électrodes sont placées proches des deux *canthi* externes et permettent de mesurer les mouvements oculaires horizontaux tandis que les deux autres sont placées au-dessus et en-dessous de l'orbite de l'œil afin de contrôler les mouvements oculaires verticaux, ainsi que l'activation musculaire induite par le clignement des yeux. L'importante occurrence, ainsi que l'amplitude de l'activité électrique générée par les mouvements oculaires, entraînent la nécessité de les extraire du signal. Bien que la méthode la plus classique soit la méthode Gratton [Gratton et al., 1983], nous avons choisi d'utiliser l'Analyse par Composantes Indépendantes (ICA dans son acronyme anglais ; Makeig et al. [1996]; Jung et al. [2001]), connue comme étant plus efficace pour isoler et rejeter ces artéfacts oculaires [Hoffmann and Falkenstein, 2008]. L'activité EEG enregistrée à la surface du scalp sur différentes électrodes est hautement corrélée et contient donc une information fortement redondante. L'ICA permet d'extraire la redondance de cette information en projetant les signaux dans un nouvel espace (*i.e.* espace des composantes indépendantes) où les projections des données sont au maximum indépendantes les unes par rapport aux autres [Delorme et al., 2007]. L'exemple à forte valence pédagogique du problème de la soirée cocktail (« *cocktail party problem* ») permet d'illustrer simplement cette méthodologie. Durant une soirée, si des microphones (assimilés aux électrodes) sont placés aux 4 coins de la pièce, ils enregistrent un mélange inaudible de la superposition des conversations de tous les convives se trouvant aux alentours. La technique ICA revient alors à identifier chaque voix en recoupant les caractéristiques (*i.e.* distance, temporalité) en provenance des 4 microphones grâce à un principe mathématique basé sur la séparation

---

13. La référence sur le scalp consiste à moyenner l'activité enregistrée sur les 64 électrodes pour en faire une mesure reflétant l'activité générale. Bien que l'utilisation de cette méthode soit contestée, l'idée est alors que la comparaison entre l'activité générale enregistrée sur le scalp et l'activité enregistrée sur une électrode donnée permet de mettre en exergue l'activité spécifique de cette région corticale.



des sources [Lee et al., 1999]. Suite à cette étape du rejet de l'activité électrique due aux mouvements oculaires par la méthode ICA, un filtre de type bande passante a été appliqué (filtres digitaux; 0,1—80 Hz; « *slope* » 24 dB/octave; « *notch* » à 50 Hz). Enfin, une investigation manuelle était effectuée afin de rejeter les artefacts, *i.e.* essais contenant de l'activité considérée comme étant non physiologique.

### ***V.2.1.3 Les potentiels évoqués visuels***

A cette étape du traitement, le signal contenant l'information relative aux modifications corticales induites par la présentation du stimulus est dissimulé dans une multitude d'activités électriques ayant à la fois des origines physiologiques et non physiologiques (*i.e.* le bruit de fond). La technique dite des potentiels évoqués (PE) a pour vocation première d'améliorer ce rapport signal sur bruit [Guérit, 1991].

- **Moins de bruit, plus de signal**

La technique des PE se base sur un constat simple : si l'activité enregistrée est synchronisée sur le stimulus, alors la différence de potentiel évoqué par la présentation du stimulus externe est synchrone tandis que celle correspondant au bruit de fond est asynchrone puisque non-corrélée à la présentation de ce stimulus. Par conséquent, en moyennant plusieurs essais, l'activité synchrone (*i.e.* celle évoquée par le stimulus) va s'additionner tandis que l'activité asynchrone (qui provient de mécanismes neuronaux n'étant pas corrélés à la présentation du stimulus) va s'annuler<sup>14</sup>. Sachant que l'amélioration du rapport signal sur bruit est proportionnelle à la racine carrée du nombre de sommations, plus le nombre d'essais est important, plus la caractérisation du PE est fiable.

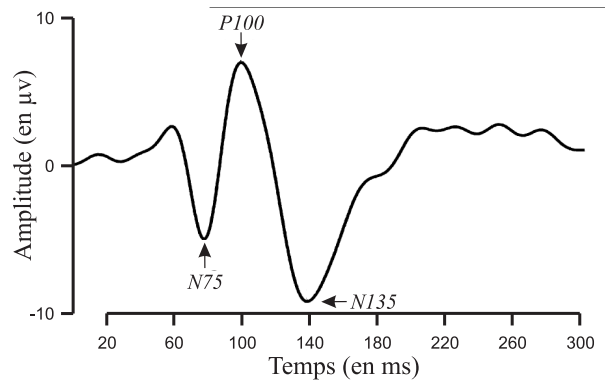
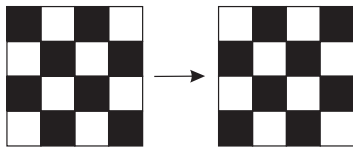
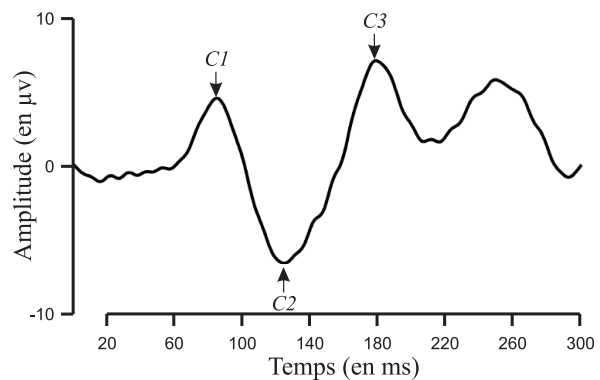
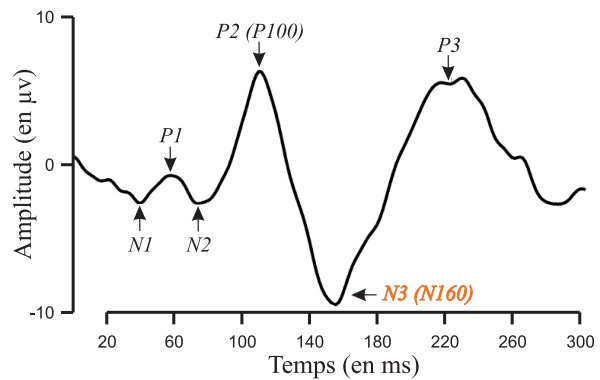
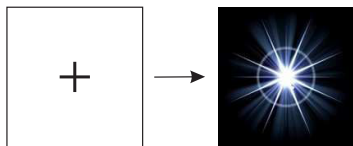
---

14. Notons cependant que cette méthodologie des PE fait également disparaître du signal les oscillations induites par la présentation du stimulus (à distinguer des oscillations évoquées; Tallon-Baudry and Bertrand [1999]) qui, elles, ne sont pas synchrones d'un essai à l'autre [David et al., 2006]. L'utilisation des analyses en temps-fréquence permet d'étudier ces oscillations induites.

- **Potentiel évoqué visuel standard**

Comme définit par Odom et collaborateurs en [2004], puis en [2010], il existe trois grandes catégories de stimulations visuelles donnant lieu à trois types de PE visuels (PEV) ayant des caractéristiques bien distinctes :

- Le stimulus avec inversement du patron (« *pattern reversal stimulus* ») aussi appelé damier (« *checkerboard* ») en raison de l'inversion rapide de cases blanches et noires représentant un damier (**Figure A.34a**);
- Le stimulus alternatif (« *pattern onset/offset* ») qui consiste à présenter, de manière alternative, un damier composé de cases blanches et noires, et un fond monochrome sombre (**Figure A.34b**);
- Le flash lumineux (« *flash* »; **Figure A.34c**);

(a) *Pattern reversal VEP*(b) *Pattern onset/offset VEP*(c) *Flash VEP*

**Figure A.34 : Représentation des trois grandes familles de stimuli utilisées dans la genèse de potentiels évoqués visuels.** (a) stimulus avec inversement de patron et PEV classique associé. L'inversion rapide des cases blanches et noires composant le damier entraîne une réponse corticale caractérisée par trois principaux pics. La nomenclature adoptée pour nommer ces pics se base sur la première lettre indiquant la polarité (N pour négatif et P pour positif) suivie de la latence (en ms) à laquelle celui-ci est classiquement observé. (b) Stimulus alternatif et PEV associé. L'alternance entre un damier composé de cases blanches et noires avec un fond monochrome sombre entraîne un PEV plus variable que celui décrit précédemment. Chez l'adulte, la réponse à cette stimulation est classiquement composée de 3 pics dénommés dans un ordre chronologique C1, C2 et C3 dans un souci de différenciation entre ces pics et ceux induits par le stimulus avec inversement. (c) Stimulus flash et PEV associé. Les pics enregistrés suite à la présentation d'un flash sont désignés par leur polarité dans une séquence numérique. Nous verrons par la suite que le calcul du TTIH est souvent déduit de la comparaison entre les latences des pics N3 (en orange). Les pics N1, P1 et N2 étant bien souvent ignorés, car nécessitant un grand nombre d'essais, les pics P2 et N3 sont très régulièrement appelés P1 et N1 dans la littérature. Adapté de [Odom et al. \[2004\]](#).

#### *V.2.1.4 EEG et mesure du temps de transfert interhémisphérique*

- **Calcul du temps de transfert interhémisphérique**

L'EEG présente l'avantage considérable de pouvoir mesurer la réponse évoquée par la présentation d'un stimulus sur les deux hémisphères cérébraux simultanément [Saron et al., 2003]. Après que cette technique fut employée dans le cadre d'études sur l'animal [Curtis, 1940; McCulloch and Garol, 1941], les premières études employant la technique des PE sur l'humain ont démontré qu'un stimulus latéralisé entraînait une activation corticale directe, enregistrée sur l'hémisphère controlatéral à la stimulation, mais également, une activation corticale indirecte enregistrée sur l'hémisphère ipsilatéral à la stimulation avec un léger décalage temporel [Andreassi et al., 1975; Ledlow et al., 1978]. En raison de son absence chez les patients souffrant d'ablation ou d'agénésie du CC, cette onde ipsilatérale à la stimulation a été interprétée comme étant le reflet de l'activation corticale après transfert interhémisphérique de l'information via cette structure neuronale [Rugg et al., 1985; Brown et al., 1999]. La mesure du TTIH au moyen de l'EEG est donc estimée en calculant la différence de latence d'activation entre les composantes des ondes enregistrées sur les hémisphères, controlatéral et ipsilatéral à la stimulation, sur des sites homologues des deux hémisphères.

- **Modalités du calcul : sites d'enregistrement et composantes**

Dans les travaux que nous allons présenter ultérieurement (**Article III**), il s'agira d'étudier l'influence de la DO sur le transfert interhémisphérique au niveau des sites pariétaux, qui sont connus pour refléter le transfert interhémisphérique de l'information visuelle mais également au niveau des sites centraux, qui sont connus pour refléter les processus de l'intégration visuo-motrice (**Chapitre II.4.2**). Par conséquent, les sites pariétaux et centraux choisis pour la comparaison se devaient de partager des caractéristiques communes (distance entre les électrodes des deux hémisphères, qualité d'enregistrement des

composantes étudiées). En ce qui concerne les sites pariétaux, étant donné la grande variabilité méthodologique constatée dans la littérature sur le transfert interhémisphérique de l'information visuelle, nous avons effectué une investigation préliminaire sur les paires d'électrodes O1/O2 (*e.g.* Seyal et al. [1981]), PO3/PO4 (*e.g.* Barnett and Kirk [2005]) et P3/P4 (*e.g.* Pandya and Rosene [1985]; Saron and Davidson [1989]). Nous avons finalement choisi de nous focaliser sur la paire d'électrodes P3/P4 pour trois raisons principales. Premièrement, en comparant les TTIH enregistrés sur des sites d'enregistrement occipitaux plutôt médians (assimilés à O1/O2) ou plutôt latéraux (*i.e.* O3/O4 qui peuvent être assimilés à PO3/PO4 dans un système standard international 10-20), Saron and Davidson [1989] ont constaté que les TTIH enregistrés sur les sites latéraux allaient plus souvent dans la direction prédite par les études anatomiques (*i.e.* un transfert interhémisphérique plus rapide dans une direction est associé à un transfert interhémisphérique plus lent dans l'autre direction) que lorsqu'ils étaient enregistrés sur les sites médians. Deuxièmement, étant donné que la majeure partie du transfert interhémisphérique de l'information visuelle, via le CC, se déroule au niveau des sites extra-striés [Pandya and Rosene, 1985; Pandya and Seltzer, 1986]), il nous a semblé important d'éviter au maximum la « contamination » en provenance de l'activation des aires corticales striées dont les activations sont majoritairement observables au niveau de O1/O2 [Homan et al., 1987]. Enfin, la dernière raison est directement liée à l'observation de nos données. Après une exploration des ondes obtenues, nous avons observé que la détection des pics était plus consistante et plus fiable à travers les différents sujets lorsque ceux-ci étaient observés sur P3/P4 en comparaison à PO3/PO4.

Dans la partie introductive de ce manuscrit (**Chapitre II.4.2**), nous évoquons l'intérêt que représente l'analyse des activations au niveau des sites centraux pour la compréhension des mécanismes neuronaux du transfert interhémisphérique. A notre connaissance, les quelques auteurs qui se sont intéressés à la question du transfert interhémisphérique au niveau des sites centraux ont toujours utilisé les électrodes C3/C4 [Ipata et al., 1997; Saron et al., 2003] qui sont connues pour refléter l'activité en provenance des cortex sensori-moteurs [Solodkin et al., 2004; Pfurtscheller et al., 2005].

Dans un souci de comparaison entre le TTIH mesuré au niveau des sites pariéaux et des sites centraux (voir **Article III**), la distance pratiquement équivalente entre le positionnement des électrodes C3 et C4 et des électrodes P3 et P4, nous a conforté dans ces choix.

- **Quelle onde reflète au mieux les processus mis en jeu ?**

En ce qui concerne les mesures effectuées sur les sites pariéaux, les deux composantes les plus communément utilisées pour mesurer le TTIH sont les pics P100 (plus grande déflexion positive intervenant aux alentours de 100 ms) et N160 (plus grande déflexion négative intervenant aux alentours de 160 ms). Bien qu'il n'existe pas de consensus clairement établi au niveau des générateurs corticaux de ces composantes, il semblerait que l'onde P100 soit générée dans le cortex extra-strié [Clark and Hillyard, 1996], tandis que l'onde N160 serait formée de plusieurs composantes issues de générateurs spatialement distincts, situés dans le cortex visuel extra-strié et possiblement dans les régions pariétales et frontales [Mangun, 1995; Clark and Hillyard, 1996; Di Russo et al., 2002]. Ce point de vue est notamment corroboré par des études en localisation de sources (voir **Chapitre V.2.2.2** pour l'explication de cette méthodologie) ayant montré que les dipôles correspondant à la composante N160 étaient situés dans des aires corticales extra-striées plus latérales et dorsales que celles correspondant au générateur du dipôle P100 [Gomez Gonzalez et al., 1994; Di Russo et al., 2005]. Par ailleurs, Brown and Jeeves [1993] ainsi que Larson and Brown [1997] ont montré que le TTIH mesuré sur l'onde P100 était corrélé à la latence du pic P100 observée sur l'hémisphère controlatéral à la stimulation (activation directe) tandis que le TTIH mesuré sur l'onde N160 était insensible à la latence du pic N160 de l'activation directe. Ce constat a conduit ces auteurs à formuler l'hypothèse que seul le TTIH mesuré par l'intermédiaire de la comparaison des pics N160 n'est pas influencé par la vitesse et l'efficacité de la génération du PE dans l'hémisphère qui reçoit directement la stimulation visuelle et pourrait donc constituer une mesure plus fiable du TTIH que celle révélée par la comparaison des pics P100.

De plus, en raison des valeurs et des distributions différentes constatées sur la comparaison des TTIHs mesurés entre les pics P100 et entre les pics N160, l'examen des

topographies de PEV au niveau des sites centraux a mené à postuler que ces deux pics pourraient refléter deux corrélats neuronaux différents [Ipata et al., 1997]. Les auteurs de ces travaux défendent également l'idée selon laquelle le TTIH mesuré sur les pics N160, au niveau des sites centraux, serait le pendant électrophysiologique des processus de transfert interhémisphérique mesurés en comportement. Afin de justifier d'une telle hypothèse, ils avancèrent deux arguments allant en ce sens. Premièrement, il existe une correspondance plus proche entre les valeurs obtenues par l'intermédiaire des paradigmes comportementaux et les valeurs de TTIH estimées sur N160, qui sont globalement plus courtes que les valeurs de TTIH estimées sur P100. Deuxièmement, seuls les calculs de TTIH effectués sur l'onde N160 ont permis de mettre en exergue l'asymétrie classiquement reportée dans la littérature avec un transfert interhémisphérique plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite. Dans le cadre des travaux que nous allons présenter ci-après (**Article III**), il s'agissait d'être en mesure d'effectuer une comparaison entre les TTIHs mesurés sur les sites pariétaux et sur les sites centraux. Par souci de comparaison, il nous a donc semblé pertinent de focaliser nos analyses sur la composante N160 des PEV.

L'amplitude du complexe P100-N160 a également été analysée dans le cadre de notre expérimentation **III**. Bien que la spécificité et la localisation des générateurs corticaux responsables des variations d'amplitude restent imprécis, une augmentation/diminution de l'amplitude pourrait être interprétée comme un recrutement neuronal supplémentaire/moindre et/ou un accroissement/abaissement de la décharge neuronale impliquée dans la genèse de l'onde mesurée. Dans le cadre de notre expérimentation **III**, la comparaison entre les amplitudes des complexes P100-N160 mesurées sur l'hémisphère controlatéral (*i.e.* activation directe) et ipsilatéral à la stimulation (*i.e.* après transfert interhémisphérique) pourrait donc constituer un bon indicateur de la quantité d'information transmise.

Par ailleurs, à la fin de notre partie introductive, nous évoquons l'intérêt nouveau que nous avons porté aux potentielles modulations induites par la DO sur les processus attentionnels. Depuis longtemps, les recherches sur les processus attentionnels ont montré

que l'amplitude des pics P100 et N160 des PEV pouvaient constituer de bons indicateurs pour l'étude de l'attention spatiale : les amplitudes des pics P100 et N160 sont plus grandes lorsque le stimulus apparaît à une localisation attendue que lorsqu'il apparaît à une localisation non prédictible (voir [Luck et al. \[2000\]](#) pour revue). Ainsi, la comparaison de l'amplitude du complexe P100-N160 avant et après le transfert interhémisphérique de l'information visuelle se révèle être particulièrement intéressante à étudier.

## V.2.2. Vers une meilleure résolution spatiale

### V.2.2.1 *Le Laplacien de surface*

Lorsqu'un dipôle est présent dans un milieu conducteur tel que le cerveau, le courant est diffusé à travers ce milieu jusqu'à ce qu'il atteigne la surface. Ce phénomène, appelé conduction volumique, représente une des plus grosses limitations de la technique EEG (*e.g.* [Saron et al. \[2003\]](#)). La conduction volumique pourrait se définir comme étant le résultat de la transmission des champs électriques à travers les tissus biologiques (cerveau, scalp, peau, *etc.*) en provenance du générateur du courant électrique. Du fait de ce passage de courant à travers les différents tissus biologiques, qui présentent différentes formes et résistances, le courant généré au niveau du dipôle se trouve déformé et diffus lorsqu'il est enregistré au niveau du scalp. Notons que ce phénomène de diffusion est très largement amplifié lorsque les courants atteignent le scalp en raison de la forte densité osseuse de celui-ci et donc de sa résistance à la conduction. Par conséquent, ce phénomène de conduction volumique entraîne une superposition des effets en provenance de multiples générateurs neuronaux ayant pourtant des localisations et des orientations différentes [[Saron et al., 2003](#)]. Par ailleurs, puisque la méthode des PEV est basée sur le calcul d'une différence de potentiel entre une électrode donnée et une électrode de référence, le voltage de l'électrode de référence, qui n'est jamais égal à zéro, peut substantiellement affecter la véracité des ondes enregistrées. Bien que nous utilisions une méthode limitant ce biais en moyennant les voltages obtenus sur les deux électrodes mastoïdes [[Lehmann, 1987](#)], cette alternative n'est pas pleinement satisfaisante. Par exemple, [Nunez \[1981\]](#) ont argumenté



que la référence sur la moyenne des mastoïdes a pour conséquence d'atténuer l'amplitude des asymétries observées puisqu'elle force les deux côtés du cerveau à être virtuellement aux mêmes potentiels. Ces inconvénients peuvent être largement réduits par l'estimation du Laplacien de surface [Babiloni et al., 2001] qui est proportionnel à la composante radiale de la densité des sources de courant (CSD pour « *Current Source Density analysis* » ; introduit par Stone and Freeman [1971] : voir également Nunez et al. [1994]). Parmi les deux solutions communément utilisées en EEG pour estimer le Laplacien de surface<sup>15</sup>, nous avons choisi d'utiliser la procédure appelée interpolation par spline cubique, plus connue sous son terme anglophone de « *spherical spline interpolation* » (Perrin et al. [1989a] ; quelques erreurs présentes dans ce papier ont par la suite été corrigées dans Perrin et al. [1990]). Cette méthode vise à approcher la fonction des valeurs des potentiels enregistrés à chaque électrode, par interpolation, puis de calculer la seconde dérivée spatiale de cette fonction interpolée (Perrin et al. [1987, 1987b, 1989a] ; Nunez [1995] ; voir Tandonnet et al. [2005] pour une comparaison entre les deux méthodes). Cette transformation mathématique est connue pour permettre de substantiellement améliorer la résolution spatiale en passant d'une précision de 9-10 cm à une précision de l'ordre de 2 à 3 cm (Nunez [2000] ; voir également Law et al. [1993]). L'amélioration de la résolution spatiale confère à cette technique une bonne approximation de ce que pourrait être l'électrocorticogramme (*i.e.* si les électrodes étaient directement placées à la surface du cerveau ; Gevins et al. [1995]), permettant ainsi un meilleur reflet des activités corticales sous-jacentes [Tenke and Kayser, 2012]. Dans une certaine mesure, de par l'amélioration de la résolution spatiale, l'application du Laplacien de surface permet également l'amélioration de la résolution temporelle [Law et al., 1993 ; Vidal et al., 2003]. Finalement, cette méthode étant basée sur le calcul de la dérivée seconde, elle permet également de s'affranchir de la contribution de l'électrode de référence [Saron et al., 2003].

Puisque nous étions intéressés par la distinction entre les transferts interhémisphériques se déroulant au niveau des sites pariétaux et centraux, l'application du Laplacien

---

15. L'autre méthode est celle de la dérivation de source [Hjorth, 1975 ; MacKay, 1983] dans laquelle l'estimation du Laplacien est obtenue par la somme pondérée des différences de potentiels calculées entre une électrode et celles qui lui sont adjacentes.

de surface, permettant une meilleure résolution spatiale, présente pour nous un intérêt tout particulier (**Article III**). Comme en atteste la **Figure A.35**, qui montre la comparaison entre les tracés obtenus sur les 64 électrodes par l'intermédiaire des enregistrements bipolaires (**panneau a**), ou après application du Laplacien de surface (**panneau b**), la meilleure résolution spatiale de ce dernier permet une meilleure différenciation entre les activités enregistrées sur les différentes électrodes ainsi que la mise en évidence d'activations plus focales sur les cartographies.

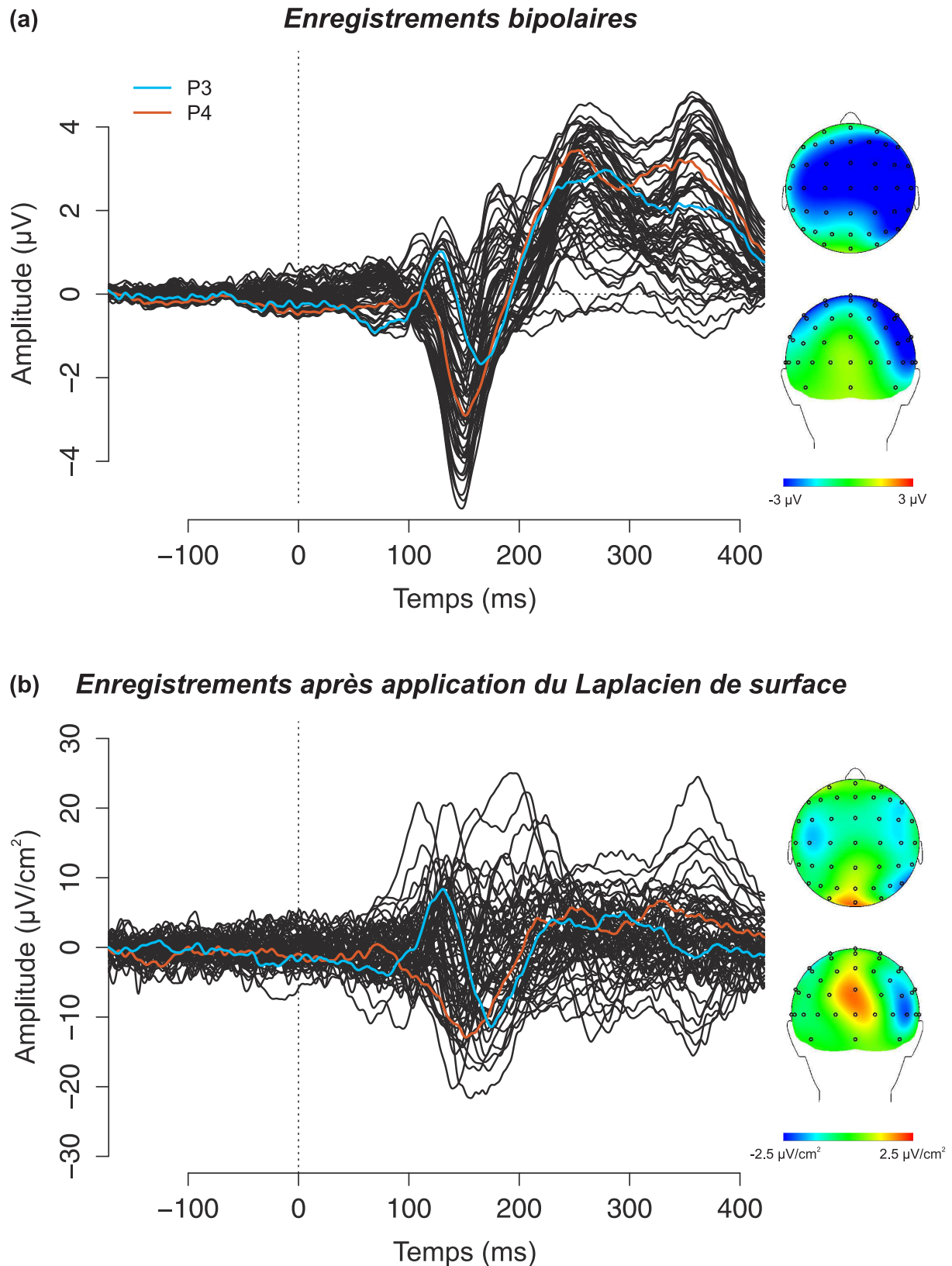


Figure A.35 : Comparaison entre signaux obtenus au moyen des (a) enregistrements bipolaires et ceux (b) obtenus après application du Laplacien de surface. Tracés et cartographies issus des enregistrements effectués au cours de nos travaux de thèse (**Article III**). Les ondes enregistrées sur les électrodes pariétales P3 et P4, sont représentées en bleu et orange, respectivement. Les cartographies représentent l'activité enregistrée sur le scalp à la latence du pic N160 observé sur l'électrode P4 suite à une stimulation du champ visuel gauche.

### ***V.2.2.2 La localisation de source***

Comme évoqué précédemment, l'information spatiale issue de l'EEG est entravée par la conduction volumique [Nunez, 2006]. Plusieurs transformations mathématiques sont alors envisageables afin d'obtenir une vision plus précise des activations corticales responsables des activités électriques observées. Tandis que le Laplacien de surface permet de mieux séparer les activités observées à la surface du scalp ayant des sources et des activations différentes, la localisation de source vise à estimer la localisation des générateurs corticaux de ces activités. Afin de localiser les sources neuronales des activations observées, nous avons donc effectué des analyses en localisation de sources par l'intermédiaire du logiciel Brainstorm (Tadel et al. [2011], <http://neuroimage.usc.edu/brainstorm>). Le principe de la localisation de source repose sur la résolution de deux problèmes appelés *problème direct* et *problème inverse*. Dans le problème inverse, il s'agit d'être en mesure de connaître les causes d'un phénomène à partir des observations expérimentales. La résolution de ce problème passe nécessairement par la résolution du problème direct qui est l'étape de modélisation permettant de décrire les composantes responsables des observations expérimentales. Dans notre configuration, il s'agit donc d'estimer mathématiquement les relations qui lient les champs magnétiques neuronaux aux données EEG (résolution du problème direct) qui seront par la suite utilisées pour localiser les sources corticales qui ont pu donner lieu à l'enregistrement de ces signaux EEG sur le scalp (résolution du problème inverse).

- **Résolution du problème direct**

Les sources de courants « *primaires* » (sources) créent en chaque point de la tête des courants « *secondaires* » (courants de conduction) qui sont proportionnels à la fois à la conductivité des tissus et au champ magnétique qui règne en ce point. Par l'application de lois mathématiques, le champ magnétique présent sur chaque électrode est mesurable à partir des données contenues dans les signaux EEG. Cependant, la conductivité des tissus cérébraux et la forme du crâne de l'individu ne sont, quant

à eux, pas mathématiquement calculables. Il est donc nécessaire de passer par une étape de modélisation des structures constituant le cerveau et ses enveloppes. Parmi les différentes méthodes qui existent pour effectuer cette modélisation, nous avons appliqué un modèle dit volumique, appelé méthode des éléments frontières (OpenMEEG BEM pour l'acronyme anglais de « *Boundary Element Method* » ; développé par L'INRIA ; [Darvas et al. \[2004\]](#); [Kybic et al. \[2005\]](#); [Gramfort et al. \[2010\]](#)). Notons qu'en l'absence des données IRM propres à chaque sujet, ce modèle BEM est appliqué à un gabarit IRM (le Colin 27) afin de modéliser la conductivité des tissus cérébraux.

- **Résolution du problème inverse**

La modélisation inverse consiste à estimer les sources corticales étant responsables des activités électriques enregistrées à la surface du scalp en EEG en se basant sur la modélisation des tissus cérébraux estimée lors de la résolution du problème direct. Toutefois, la résolution de ce problème inverse n'admet pas de solution unique en vertu des lois fondamentales de la physique : des configurations de sources différentes peuvent donner les mêmes grandeurs électromagnétiques à l'extérieur d'un volume conducteur [[Helmholtz, 1853](#)]. Il est donc nécessaire d'émettre des hypothèses a priori sur la possible répartition de ces sources. Pour ce faire, nous avons utilisé une technique appelée sLORETA (pour « *standardized LOw-Resolution brain Electromagnetic Tomography* » ; [Pascual-Marqui et al. \[1994\]](#); [Pascual-Marqui \[2002\]](#)). Ce procédé est connu pour permettre de reconstruire les générateurs des activités observées à la surface du scalp tout en conservant une grande résolution temporelle. Le cerveau humain est alors modélisé en une multitude de petits volumes (appelés *vertices* ; 15000 dans notre cas) qui pourraient être assimilés à des dipôles potentiels. La résolution du problème inverse consiste à retrouver, parmi ces 15000 dipôles potentiels, lesquels pourraient être responsables, du fait de leur activation, de la genèse des signaux enregistrés à la surface du scalp. La méthode sLORETA se base sur la recherche des activités neuronales électriques qui montrent une synchronisation maximale en termes d'orientation et de puissance de l'activité entre populations neuronales voisines (*i.e.* entre *vertices* adjacents). La validité et la précision de

la méthode sLORETA ont été confortées par des expérimentations EEG ayant observé une bonne corrélation entre générateurs corticaux décelés par la localisation de sources et les sources corticales responsables des activations qui étaient connues a priori [[Pascual-Marqui et al., 2002](#)].

### V.3. Statistiques modernes robustes

«Everybody believes in the [normal] law of errors, the experimenters because they think it is a mathematical theorem, the mathematicians because they think it is an experimental fact.»

*Henri Poincaré cité par Rand Wilcox*

---

Sans nous étendre sur les principes mathématiques sous-tendant les techniques statistiques présentées, cette section a pour ambition d'expliquer nos choix quant aux méthodes statistiques utilisées dans nos contributions expérimentales ainsi que leurs grands principes de fonctionnement.

#### V.3.1. Le Bootstrap

- **Principe général**

La technique de Bootstrap, dont l'étymologie quelque peu saugrenue fait référence au fait de se soulever hors de quelque chose par soi-même en tirant sur les boucles de ses chaussures, est une technique d'inférence statistique<sup>16</sup> basée sur une succession de ré-échantillonnages. Cette méthode statistique a été proposée par [Simon \[1969\]](#) puis [Efron \[1979\]](#) qui ont montré que celle-ci procure des résultats très précis dans certaines situations où les techniques statistiques plus traditionnelles échouent [[Wilcox, 2010](#)]. Nous avons rencontré ce cas de figure dans certaines de nos expérimentations (**Articles II et III**) dans lesquelles les variables mesurées ne répondaient pas aux prérequis de l'analyse de la variance (ANOVA) que sont les hypothèses de normalité et d'homoscédasticité (homogénéité des variances des différentes variables). Pour faire face à cette non-normalité et/ou hétéroscédasticité, nous avons donc utilisé des « *Bootstrapped ANOVA* » non-paramétriques qui permettent de maintenir à la fois le taux d'erreur de type I (*i.e.* la probabilité de reje-

---

16. L'inférence statistique est un ensemble de méthodes permettant de tirer des conclusions fiables à partir de données d'échantillons statistiques.

ter l'hypothèse nulle alors qu'elle est vraie) à son niveau nominal ainsi que la puissance du test lorsque les conditions préalables à l'ANOVA ne sont pas rencontrées [Wilcox, 2011, 2012; Erceg-Hurn and Mirosevich, 2008]. En effet, l'ANOVA, qui est un test statistique dit paramétrique, est basée sur des distributions de probabilité (*e.g.* distribution de  $t$  ou de  $F$ ) dont on théorise les paramètres tels que la moyenne et la variance. L'intérêt des analyses non-paramétriques, dont fait partie le bootstrap, réside dans le fait que celles-ci permettent de s'affranchir de ces distributions théoriques et donc des paramètres qui les définissent. C'est en ce sens que ces méthodes statistiques sont dites non-paramétriques. Un argument supplémentaire qui plaide en faveur de son utilisation est le fait que cette méthode, issue des statistiques robustes, est conçue pour être efficace et fiable lorsque les hypothèses de normalité et d'homoscédasticité sont rencontrées comme lorsque celles-ci sont violées.

Dans notre cas, nous avons utilisé une méthode bootstrap avec remise, ce qui signifie que chaque valeur tirée aléatoirement, qui servira à créer la distribution empirique, est réintroduite dans la population d'origine avant le tirage. Pour un échantillon comportant  $n$  valeurs, le bootstrap permet de minimiser, du fait de leur faible occurrence, le poids des valeurs extrêmes qui avaient initialement un poids de  $1/n$ , sans pour autant les éliminer sur la base de critères arbitraires.

- **Bootstrap pour l'ANOVA**

Dans le cadre d'une ANOVA bootstrap non-paramétrique, la valeur de  $p$  assignée par l'analyse finale se base sur la probabilité d'obtenir une valeur de  $F$  empirique plus éloignée de la distribution de l'hypothèse nulle, que la valeur de  $F$  observée. Il s'agit alors, par une succession de tirages aléatoires, de simuler la distribution de l'hypothèse nulle, puis de lui comparer le  $F$  observé. En d'autres termes, il s'agit de situer le  $F$  observé sur une distribution de  $F$  reflétant l'hypothèse nulle. Cela revient à substituer la distribution de  $F$  théorique par une distribution de  $F$  empirique obtenue par Bootstrap. La valeur de  $F$  empirique ainsi obtenue est associée à un seuil alpha ( $F_{alpha}$  de 0.05 en général). La dernière étape consiste à tester si le  $F$  observé est supérieur au  $F_{alpha}$ .



Prenons un cas concret avec l'application de cette méthode à un jeu de données issu de nos contributions expérimentales (**Article III ; 3.1.1. parietal sites**). Dans cette expérimentation, nous avons pour ambition de tester l'influence de la DO sur le transfert interhémisphérique. Par conséquent, nous avons mesuré le TTIH dans les deux directions possibles (de droite à gauche et de gauche à droite) chez 11 droitiers OD gauche et chez 11 droitiers OD droit. Nous nous trouvons donc en présence d'un plan statistique 2 (OD : gauche, droit) x 2 (Direction du transfert interhémisphérique : droite à gauche, gauche à droite) avec mesures répétées sur le dernier facteur. Pour chaque facteur de l'ANOVA, (*i.e.* facteur A (OD), B (Direction du transfert interhémisphérique) et interaction AB) nous obtenons une valeur de  $F$  observée. Chaque groupe de participants ( $n=11$ ) contient 11 couples de valeurs (transfert interhémisphérique de droite à gauche et de gauche à droite pour chaque sujet ; **Figure A.36a** panneau de gauche). S'agissant de mesures répétées, celles-ci ne peuvent être dissociées au cours du tirage. Afin de simuler la distribution empirique de l'hypothèse nulle selon laquelle aucune différence n'existe entre les droitiers OD droit et OD gauche, les 11 couples de valeurs des droitiers OD droit et les 11 couples de valeurs des droitiers OD gauche sont reversés dans un échantillon commun. A chaque itération, 11 couples de valeurs, qui restent associées, sont donc aléatoirement tirés, avec remise, pour constituer une population simulée A et 11 couples sont aléatoirement tirés pour constituer la population simulée B (**Figure A.36a** panneau de droite). Une ANOVA est alors effectuée sur la base de ce tirage et renvoie les valeurs de  $F$  empiriques pour les facteurs A (effet du groupe) et B (effet de la direction du transfert interhémisphérique) ainsi que pour l'interaction AB. Une fois les 1000 itérations effectuées, la distribution des 1000  $F$  obtenus est tracée et représente donc la distribution de l'hypothèse nulle pour chaque facteur (*i.e.* A, B et AB; voir **Figure A.36b** pour une représentation de la distribution de l'interaction AB). Le  $F$  observé pour chacun de ces facteurs est alors comparé à la distribution de l'hypothèse nulle. La probabilité qu'une valeur plus marginale que ce  $F$  observé, puisse exister sous cette distribution de l'hypothèse nulle (carré rouge de la **Figure A.36b**) est alors calculée et indique une valeur de  $p$ .

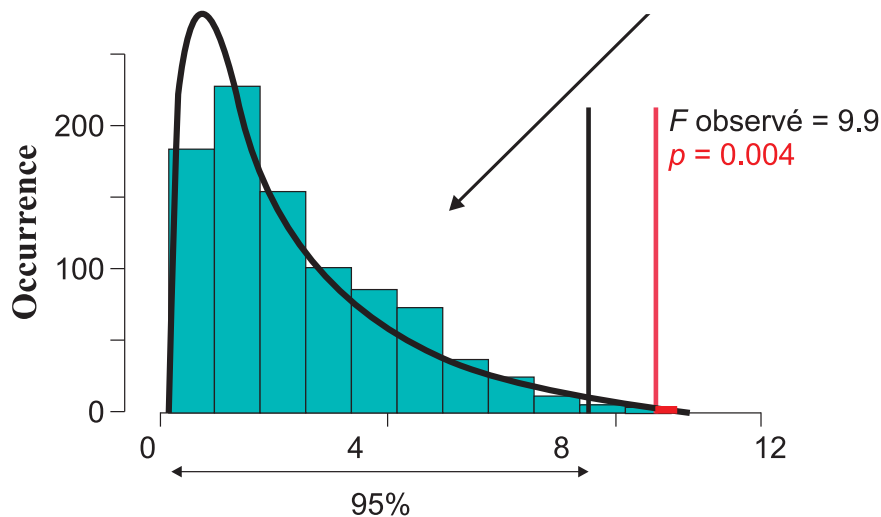
(a) **Itération 1**

<b>Echantillon observé</b>				<b>Echantillon bootstrap 1</b>			
OD droit		OD gauche		Population A		Population B	
<b>g → d</b>	<b>d → g</b>	<b>g → d</b>	<b>d → g</b>	<b>Var a</b>	<b>Var b</b>	<b>Var a</b>	<b>Var b</b>
17	15	24	28	10	14	26	12
26	12	16	16	21	16	30	49
26	15	6	28	6	28	29	14
19	15	21	3	10	16	20	9
10	14	30	49	26	12	20	9
29	14	6	13	13	9	2	11
13	12	13	9	13	12	21	16
21	16	10	16	26	15	13	9
13	10	2	11	13	10	17	15
18	4	6	9	24	28	2	11
20	9	4	10	16	16	19	15

<p>Facteur OD: <math>F=0.07</math>                  Facteur Direction du TIH: <math>F=0.28</math>                  Interaction : <math>F=9.9</math></p>	<p>Facteur A: <math>F=0.05</math>                  Facteur B: <math>F=0.42</math>                  Interaction AB : <math>F=0.32</math></p>
---	---

(b) **Distribution de l'hypothèse nulle pour l'interaction AB (sur 1000 itérations)**



**Figure A.36 : Le bootstrap non-paramétrique.** (a) exemple du tirage effectué pour l'itération 1 de la simulation bootstrap. Pour chaque groupe de participants (droitiers OD droit et OD gauche) les temps de transferts interhémisphériques de gauche à droite ( $g \rightarrow d$ ) et de droite à gauche ( $d \rightarrow g$ ) étaient calculés (échantillon observé). Pour chaque facteur, un  $F$  observé était donc obtenu. Afin de savoir si ce  $F$  observé est révélateur d'un effet statistiquement significatif, il convient de le comparer à la distribution simulée de l'hypothèse nulle. (b) Une fois les 1000 itérations effectuées, une distribution de l'hypothèse nulle peut être tracée. La probabilité selon laquelle une valeur de  $F$  contenue dans la distribution puisse être plus marginale que la valeur de  $F$  observée est alors calculée.

### V.3.2. Les simulations Monte-Carlo

Inventée par [Metropolis and Ulam \[1949\]](#), dans le cadre du projet Manhattan sur le développement de la bombe atomique, le terme « *simulations Monte-Carlo* » regroupe les techniques permettant d'évaluer une quantité déterministe, *i.e.* le caractère prédictif du lien de causalité entre les événements successifs, à l'aide de l'utilisation de tirages aléatoires (voir également [Mooney \[1997\]](#)). Il s'agit alors d'estimer, à partir d'une distribution empirique, quelle pourrait être l'évaluation probabilistique du phénomène décrit expérimentalement si les enregistrements étaient effectués un grand nombre de fois. En ce sens, les simulations Monte-Carlo se rapprochent des techniques de Bootstrap. Cependant, à la différence des techniques de Bootstrap, les méthodes Monte-Carlo ne sont pas basées sur le tirage aléatoire des valeurs présentes dans la distribution mais sur des points aléatoires contenus sous la courbe définissant la distribution expérimentale<sup>17</sup>. Concrètement, nous avons utilisé ces simulations dans le cadre de notre contribution expérimentale I (voir **Article I**) afin de simuler, sur la base de nos résultats, une « *méta-analyse* » de 10 000 études n'ayant pas pris en compte la dominance oculaire. Une nouvelle fois, basons nous sur nos données pour expliquer le cheminement de cette technique. Pour nous aider dans notre compréhension, le déroulement d'un cas concret sera proposé dans le texte (texte en *italique*).

Initialement, nous avons 4 variables de TR (*i.e.* temps de réaction pour les réponses de la main droite ou de la main gauche en réaction à des cibles présentées dans le champ visuel droit ou le champ visuel gauche) obtenues chez deux groupes distincts de sujets (20 droitiers OD droit et 18 droitiers OD gauche). Sur la base de ces valeurs, nous voulions estimer quels résultats nous aurions obtenus pour ces 4 variables si la DO n'avait pas été prise en compte. Comme évoqué dans la partie introductive de ce manuscrit, la répartition des droitiers OD droit et OD gauche est connue et est asymétrique dans une

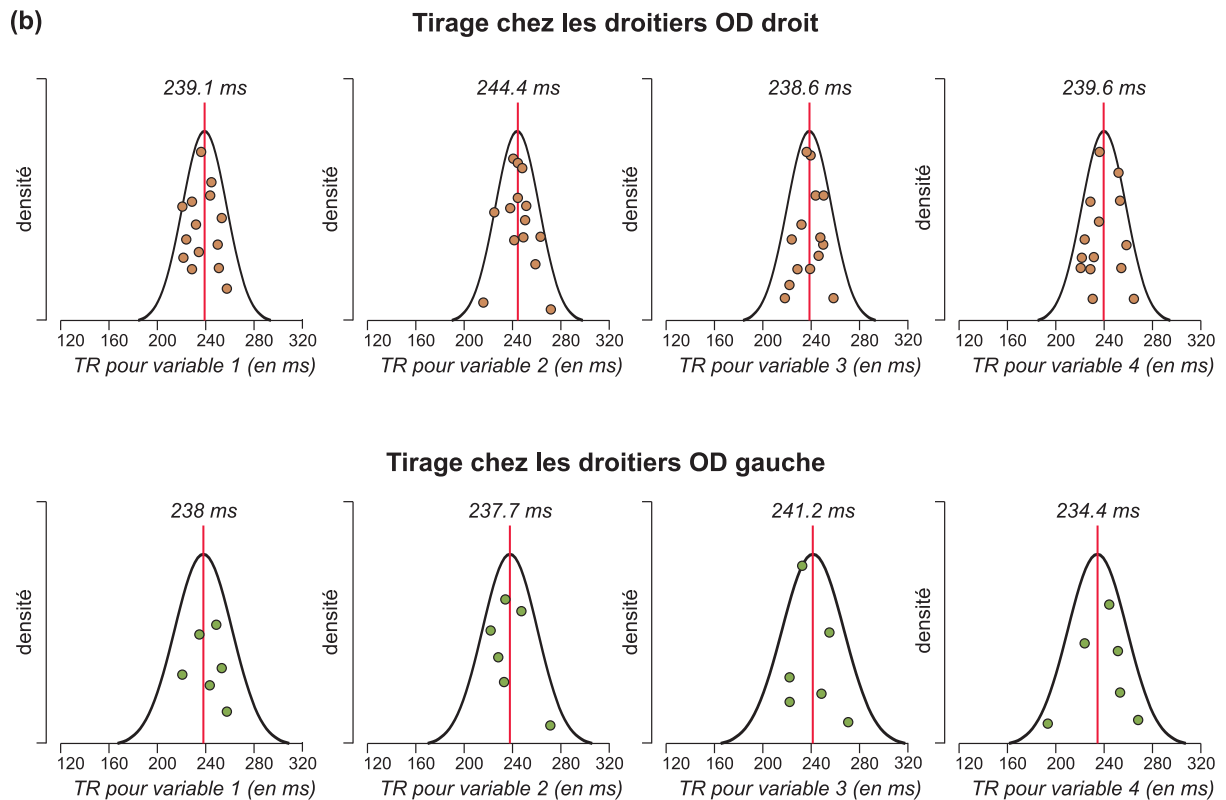
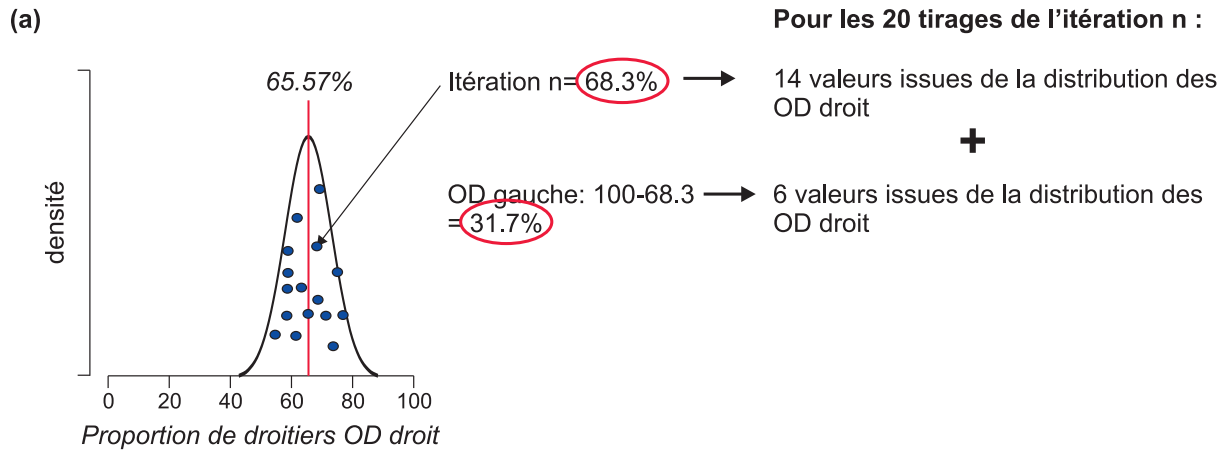
---

17. Cette terminologie de courbe définissant la distribution expérimentale est donnée à titre d'illustration afin d'aider à la compréhension. Ces courbes sont en fait des fréquences en ordonnées (ou densité) représentant la probabilité que chaque valeur apparaisse en se basant sur les moyennes et écarts-types observés. Les tirages aléatoires reviennent donc à tirer des valeurs sur l'axe des abscisses indépendamment de la valeur de l'ordonnée.

population aléatoire. Sur la base des données de [Bourassa et al. \[1996\]](#), nous avons pu simuler la distribution représentative des droitiers OD droit, en l'assimilant à une gaussienne, ayant une moyenne de 65.57% et un écart-type de  $\pm 7.64\%$  (**Figure A.37a**). En parallèle, sur la base de nos données (*i.e.* moyennes et écarts-types observés), les distributions gaussiennes de chacune des 4 variables pour les deux populations analysées étaient simulées (**Figure A.37b**). Ces distributions, basées sur des moyennes et écarts types qui ont été observés expérimentalement, permettent de définir la probabilité d'occurrence des différentes valeurs. Pour notre simulation Monte-Carlo, à chaque itération (nombre total = 10 000) l'objectif était alors de simuler une population de 20 sujets ayant une distribution mixte de droitiers OD droit et OD gauche. Chaque itération se déroulait de la manière suivante :

1. Un point aléatoire est tiré sous la distribution représentative du pourcentage de droitiers OD droit dans une population aléatoire (**Figure A.37a** ; une itération est représentée par un cercle bleu). Nous obtenons ainsi le pourcentage de droitiers OD droit ( $x\%$ ) qui sera ultérieurement inclus dans la simulation  $n$ . Le programme en déduit la proportion de droitiers OD gauche ( $100 - x\%$ ). *La simulation numéro 1 renvoie une valeur de 68.3%. 14 sujets de la simulation 1 sont donc des droitiers OD droit et 6 sont des droitiers OD gauche.*
2. Dans chacune des 4 distributions représentatives des droitiers OD droit,  $n\%$  de 20 valeurs sont aléatoirement tirées. Dans chacune des 4 distributions représentatives des droitiers OD gauche,  $100-n\%$  de 20 valeurs sont aléatoirement tirées (**Figure A.37b**). *Sous chacune des 4 distributions représentatives des droitiers OD droit, 14 valeurs sont aléatoirement tirées (cercles orange). Sous chacune des 4 distributions représentatives des droitiers OD gauche, 6 valeurs sont aléatoirement tirées (cercles verts).*
3. A l'issue de chaque itération, la moyenne de la population est calculée pour chacune des 4 variables (**Figure A.37c**). *Pour la simulation 1, la moyenne de chaque variable correspond à la moyenne des 14 valeurs issues des distributions de droitiers OD droit et des 6 valeurs issues des distributions de droitiers OD gauche.*

4. A chaque itération, les étapes 1 à 3 sont répétées. L'étape finale correspond à effectuer la moyenne des moyennes obtenues sur les 10 000 itérations afin d'avoir une estimation des résultats qui auraient pu être obtenus si la DO n'avait pas été prise en compte (voir **Figure 3** de l'**Article I** pour les résultats de cette simulation).



(c)

Itération n	Itération n+1	...	Itération 10000	Résultat
$V1 = \text{moy}(14 + 6) +$	$V1 = \text{moy}(x_{n+1} + x_{n+1}) +$		$V1 = \text{moy}(x_{10000} + x_{10000}) =$	Moyenne V1
$V2 = \text{moy}(14 + 6) +$	$V2 = \text{moy}(x_{n+1} + x_{n+1}) +$		$V2 = \text{moy}(x_{10000} + x_{10000}) =$	Moyenne V2
$V3 = \text{moy}(14 + 6) +$	$V3 = \text{moy}(x_{n+1} + x_{n+1}) +$		$V3 = \text{moy}(x_{10000} + x_{10000}) =$	Moyenne V3
$V4 = \text{moy}(14 + 6) +$	$V4 = \text{moy}(x_{n+1} + x_{n+1}) +$		$V4 = \text{moy}(x_{10000} + x_{10000}) =$	Moyenne V4

Figure A.37 : Les simulations Monte-Carlo.

### V.3.3. Les corrections pour comparaisons multiples

Lorsque plusieurs tests statistiques sont réalisés simultanément, comme c'est le cas pour les analyses post-hoc où l'on compare plusieurs variables dépendantes afin de déterminer lesquelles diffèrent une à une, le risque global d'erreur de la première espèce (appelée aussi erreur de type I cumulée ou inflation alpha) s'accroît. Plus on effectue de comparaisons, plus la probabilité d'obtenir des résultats significatifs uniquement par hasard augmente. Afin de contrôler ce phénomène, appelé « *FamilyWise Error* » (FWE), plusieurs méthodes de corrections pour comparaisons multiples ont été développées (*e.g.* voir [Wilcox \[2011, pp. 578-579\]](#) pour plus de détails). La méthode de [Bonferroni \[1936\]](#) fut la première à être proposée. Par la suite, les méthodes de [Hochberg \[1988\]](#) et de [Rom \[1990\]](#), qui sont relativement similaires, se sont proposées d'y apporter plusieurs améliorations avant que la plus récente, celle de [Benjamini and Hochberg \[1995\]](#) ne voit le jour. Les quatre méthodes que nous venons de citer sont celles qui sont les plus largement utilisées dans la recherche en Sciences et sont toutes basées sur l'adaptation du niveau d'acceptation du seuil alpha. Bien qu'elle soit la plus récente, la méthode [Benjamini and Hochberg \[1995\]](#) a fait face à quelques critiques vis-à-vis de ses faiblesses à contrôler les erreurs de type I (*e.g.* [Keselman et al. \[1999\]](#)). Malgré leurs larges similitudes, la méthode **Hochberg**, contrairement à la méthode **Rom**, permet d'effectuer plus de 10 comparaisons multiples ainsi que de définir un seuil alpha initial autre que 0.05 ou 0.01. Pour ces raisons, nous avons donc choisi d'utiliser la méthode **Hochberg**. Cette méthode consiste à effectuer toutes les comparaisons multiples puis les classer selon la valeur de  $p$  obtenue, de la plus haute à la plus faible. Le niveau du seuil d'acceptation alpha associé à chaque valeur de  $p$  est alors divisé par le rang de la valeur de  $p$  au sein du classement. Par exemple, pour un seuil d'acceptation préalablement défini à 0.05, la deuxième valeur la plus haute sera associée à une valeur critique alpha de 0.025 (0.05/2).

### V.3.4. Le $d$ de Cohen robuste

Rappelons, tout d'abord, que la valeur de significativité (*e.g.* valeur  $p$ ) renvoyée par un test statistique ne donne que la probabilité de se tromper en affirmant qu'il y a une différence entre plusieurs variables observées et ne permet en aucun cas de donner une indication sur la taille de l'effet constaté. Cette information peut pourtant s'avérer cruciale et peut être calculée par des outils statistiques. La taille d'effet correspond à l'intervalle de confiance entre deux moyennes et représente donc la mesure dans laquelle les variables diffèrent les unes par rapport aux autres ou bien la mesure dans laquelle les variables sont liées [Cohen, 1965], lui conférant ainsi un caractère informatif sur la magnitude de l'effet. Un moyen d'estimer la taille d'effet est de calculer le  $d$  de Cohen qui s'obtient selon la formule suivante où  $m$  représente la moyenne de la variable et  $SD_{global}$  représente l'écart type sur l'ensemble des variables :

$$d = \frac{m_2 - m_1}{SD_{global}}$$

Cependant, le calcul de la taille d'effet est fondé sur les mêmes hypothèses restrictives que les tests paramétriques de significativité statistique (*i.e.* normalité et homoscedasticité ; voir **Chapitre V.3.1**). Les méthodes paramétriques de calcul de la taille d'effet, telles que le  $d$  de Cohen, ne sont donc pas insensibles à la violation de ces hypothèses [Onwuegbuzie and Levin, 2003; Erceg-Hurn and Mirosevich, 2008]. Par conséquent, nous avons utilisé une alternative robuste, nommée  $d$  de Cohen robuste ( $d_r$ ), développée par Algina et ses collaborateurs (Algina et al. [2005a,b, 2006] ; voir également Erceg-Hurn and Mirosevich [2008] ; Keselman et al. [2008]), qui est basée sur une méthode de Bootstrap. Les lois concernant l'interprétation des  $d_r$  sont les mêmes que celles concernant les valeurs de  $d$  « classiques », à savoir que les valeurs 0.2, 0.5 et 0.8 correspondent à des effets considérés comme petits, moyens et larges, respectivement [Cohen, 1988].





**Partie B : Contributions  
expérimentales**

<b>Expérimentation</b>	<b>Question posée/Hypothèse</b>	<b>Matériel et Méthodes</b>	<b>Résultats / Conclusions</b>
<b>DO et motricité manuelle</b> - Article I  - Données supplémentaires I	<p>La relation privilégiée entre l'OD et son hémisphère ipsilatérale pourrait conférer un avantage temporel aux cibles présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD.</p> <p>Dans des mouvements manuels plus complexes, la DO pourrait également affecter la main de réponse. La main controlatérale à l'OD bénéficierait d'un avantage temporel comparé à la main ipsilatérale à l'OD et à plus forte raison chez les individus ayant une DO non-homogène.</p>	<p>Mesure des TRs dans un paradigme de Poffenberger : contraste des hémichamps visuels de stimulation et des mains de réponse. Permet une estimation comportementale du TTIH (CUD).</p> <p>Mesure des TRs dans une tâche de pointage manuel vers des cibles latéralisées.</p>	<p>Avantage temporel pour les cibles présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. Le CUD ne peut pas être considéré comme une mesure fiable du TTIH.</p> <p>Avantage temporel pour les cibles présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. La DO à une influence sur la rapidité de la main utilisée pour le mouvement de pointage chez les gauchers mais pas chez les droitiers.</p>
<b>DO et motricité oculaire</b> - Article II	<p>L'influence latéralisée de la DO constatée sur les mouvements manuels pourrait s'étendre aux transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité de l'œil : la présentation d'un distracteur dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD devrait provoquer une déviation saccadique plus ample que si celui-ci est présenté dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'OD.</p>	<p>Au cours de saccades verticales, un distracteur est brièvement flashé soit dans l'hémichamp visuel gauche soit dans l'hémichamp visuel droit du participant. Il en résulte une déviation de la trajectoire de la saccade qui est mesurée par le calcul de l'aire sous la courbe divisée par l'amplitude de la saccade.</p>	<p>Les distracteurs présentés dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD induisent une déviation saccadique plus importante. L'influence de la DO déjà mise en évidence pour la production de mouvements manuels s'étend donc à la production des mouvements oculaires et laisse supposer une influence de la DO sur l'ensemble de la visuo-motricité</p>
<b>DO et transfert interhémisphérique</b> - Article III	<p>La théorie actuelle suppose un TTIH de l'information visuelle plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite chez l'ensemble des droitiers. La DO n'a cependant jamais été prise en compte. La communication interhémisphérique joue un rôle central au sein des transformations visuo-motrices et les asymétries hémisphériques exercent une modulation sur les mécanismes de la communication interhémisphérique. L'influence large de la DO constatée sur les transformations visuo-motrices pourrait donc affecter les processus de transfert interhémisphérique.</p>	<p>Enregistrements EEG effectués durant un paradigme de Poffenberger mettant en jeu des cibles latéralisées. Le TTIH est alors calculé par la différence de latence entre les activations controlatérales et ipsilatérales à la stimulation. Un filtre spatial supplémentaire (Laplacien de surface) est appliqué aux données pour des meilleures résolutions spatiale et temporelle. Ces meilleures résolutions nous permettent d'étudier précisément les TTIH aux niveaux des sites centraux et des sites pariétaux.</p>	<p>L'asymétrie du TTIH de l'information visuelle est strictement dépendante de la DO. En effet, la théorie actuelle se confirme chez les droitiers OD droit (66% d'une population aléatoire) qui montrent un TTIH plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite. Cependant, l'asymétrie totalement inverse est constatée chez les droitiers OD gauche. Ces asymétries sont observées sur les sites pariétaux (TIH de l'information visuelle) et non sur les sites centraux (TIH de l'intégration visuo-motrice), suggérant ainsi une dissociation entre les TIH intervenant à ces deux niveaux.</p>
<b>Quantification de la DO</b> - Données supplémentaires II  - Article IV	<p>La DO, ne semble pas être un phénomène binaire mais s'exprimerait plutôt selon différents degrés d'intensité. Nous proposons qu'une catégorisation plus fine de la DO puisse être mise en place (DO marquée ou non-marquée) sur la base de l'analyse des paramètres de saccades horizontales.</p> <p>En regroupant les connaissances apportées par nos travaux, nous proposons la mise en place d'une quantification de la DO qui s'avère être un aspect primordial, et pourtant manquant en clinique Neuro-ophtalmologique.</p>	<p>Sélection des participants en 4 groupes (DO droite marquée ou non marquée et DO gauche marquée ou non marquée). Ces participants sont alors impliqués dans un paradigme de Poffenberger permettant de contraster les hémichamps visuels de stimulation et les mains de réponse.</p> <p>Méthodologies utilisées dans les Articles I, III et les données supplémentaires II.</p>	<p>Les participants catégorisés comme ayant une DO marquée montrent un avantage temporel pour l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD tandis que ceux catégorisés comme ayant une DO non-marquée ne montrent aucun effet de la DO. Ces résultats suggèrent que cette catégorisation plus fine de la DO est fiable et efficace.</p> <p>La mise en commun de ces connaissances pourra mener, à court ou moyen terme, à la mise en place d'une quantification précise de la DO et ainsi aider à la décision préopératoire prise par le praticien.</p>
<b>DO et processus attentionnels</b> - Données supplémentaires III	<p>Il a déjà été proposé que plus d'attention visuo-spatiale soit allouée aux informations visuelles en provenance de l'OD. En situation binoculaire, nous proposons que cette influence de la DO sur les processus attentionnels pourrait se traduire par un biais attentionnel vers l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. Il est pourtant connu que les droitiers montrent un biais vers le CVG. Nous pensons que ce constat pourrait, en partie, provenir de la sur-représentation des droitiers OD droit dans une population aléatoire.</p>	<p>Des droitiers OD droit et OD gauche ont été testés dans deux tâches expérimentales. Une tâche de bissection de ligne manuelle où le participant devait marquer le milieu de la ligne (35 mm de longueur) avec un stylo. Une tâche de bissection de ligne perceptive, pour laquelle le participant devait juger le milieu subjectif d'une ligne pré-bissectée.</p>	<p>Pour la tâche de bissection de ligne manuelle, aucune différence n'est constatée entre les deux groupes de DO. En revanche, dans la tâche de bissection de ligne perceptive les droitiers OD droit montrent une quantité de pseudo-négligence plus importante que les droitiers OD gauche. Ces résultats semblent indiquer que la spécialisation hémisphérique droite pour l'attention visuo-spatiale serait moindre chez les droitiers ayant un OD gauche.</p>

# Chapitre I : Influence de la dominance oculaire sur les transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité de la main

## Présentation de l'article I

Le paradigme de Poffenberger est connu comme étant un dispositif expérimental permettant de contraster, à la fois, les hémichamps visuels de présentation des stimuli et les mains utilisées pour répondre. Par ailleurs, ce paradigme est également réputé comme étant un moyen de calculer, de manière comportementale, le temps de transfert interhémisphérique. Nous avons pour objectif d'étudier l'impact de l'organisation spécifique de la dominance oculaire (i.e. relation privilégiée entre l'œil dominant et son hémisphère ipsilatéral à travers l'hémirétine temporale de l'œil dominant) sur le déclenchement de mouvements manuels. Notamment, nous avons comme hypothèse le fait que la stimulation de l'hémirétine temporale de l'OD, par l'intermédiaire d'une cible présentée dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD, pourrait aboutir à des temps de réaction manuels plus faibles que lorsque celle-ci n'est pas mise en jeu. Les résultats obtenus montrent que la dominance oculaire a un impact substantiel sur la transformation d'informations visuelles en commandes motrices manuelles. En effet, chez les droitiers, les temps de réaction en réponse à des cibles présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD sont toujours plus faibles que ceux obtenus en réponse à des cibles présentées dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'OD. Ces résultats remettent également en cause l'idée même selon laquelle le paradigme de Poffenberger permettrait de calculer de manière relativement simple le temps de transfert interhémisphérique et les interprétations qui en découlent depuis plus d'un siècle. Nous discuterons également le fait que ces résultats impliquent, à notre sens, que la dominance oculaire doit être soigneusement considérée dans ce type de paradigmes.

# Article I

## Eye dominance influences triggering action: the Poffenberger paradigm revisited

Romain CHAUMILLON<sup>a</sup>, Jean BLOUIN<sup>a</sup> & Alain GUILLAUME<sup>a,b</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire de Neurosciences Cognitives, CNRS et Aix-Marseille Université, UMR 7291, FR 3C FR 3512, 13331 Marseille cedex 3, France

<sup>b</sup> Department of Psychology, New York University, 6 Washington Place, New York, NY, 10003, USA

Published in *Cortex*, 2014 Jun, 58C, pp 86-98

Received: 20 September 2013 / Accepted: 22 May 2014

### Highlights:

- The influence of sighting eye dominance is evaluated in a visuo-motor task
- Reaction time varies with respect to the side of the dominant eye
- Different patterns of results are observed for right-handers and left-handers
- Dominant eye has a substantial effect in simple visuo-motor transformations
- Eye dominance introduces a bias in results obtained in a Poffenberger paradigm

Pour citation: Chaumillon, R., Blouin, J., & Guillaume, A. (2014). Eye dominance influences triggering action: The Poffenberger paradigm revisited. *Cortex*, 58, 86–98.

*doi:10.1016/j.cortex.2014.05.009*



## Research report

# Eye dominance influences triggering action: The Poffenberger paradigm revisited



Romain Chaumillon<sup>a</sup>, Jean Blouin<sup>a</sup> and Alain Guillaume<sup>a,b,\*</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire de Neurosciences Cognitives, CNRS and Aix-Marseille University, Marseille, France

<sup>b</sup> Department of Psychology, New York University, New York, NY, USA

## ARTICLE INFO

## Article history:

Received 20 September 2013

Reviewed 17 December 2013

Revised 12 May 2014

Accepted 22 May 2014

Action editor David Carey

Published online 10 June 2014

## Keywords:

Reaction time

Lateralization

Eyedness

Handedness

## ABSTRACT

Our dominant eye (DE) is the one we unconsciously choose when performing a monocular task. Although it has been recognized for centuries, eye dominance and its behavioral consequences remain poorly understood. Here we used the simple and well-known Poffenberger paradigm (1912) in which participants press a button with the right or left index finger, in reaction to the appearance of a lateralized visual stimulus. By selecting participants according to their DE and handedness, we were able to decipher the impact of eye dominance on visuomotor transformation speed. We show, for the first time, that in right-handers simple reaction times (RT) in response to a lateralized visual target are shorter when it appears in the contralateral visual hemifield with respect to the DE. In left-handers, only those with a right DE exhibit a shorter RT with the left hand and they show no hemifield difference. Additionally, the Poffenberger paradigm has been used to estimate the interhemispheric transfer time (IHTT) in both directions, from the right to the left hemisphere or the reverse, by comparing hand RTs following stimulation of each visual hemifield. The present study demonstrates that this paradigm leads to biased estimations of these directionally considered IHTT and provides an explanation to the often reported IHTT negative values that otherwise appear implausible. These new findings highlight the need to consider eye dominance in studies investigating the neural processes underlying visually-guided actions. More generally, they demonstrate a substantial impact of eye dominance on the neural mechanisms involved in converting visual inputs into motor commands.

© 2014 Elsevier Ltd. All rights reserved.

## 1. Introduction

Behavioral studies, and particularly measurement of reaction time (RT), can provide information concerning the neural processes involved in sensorimotor transformations but can

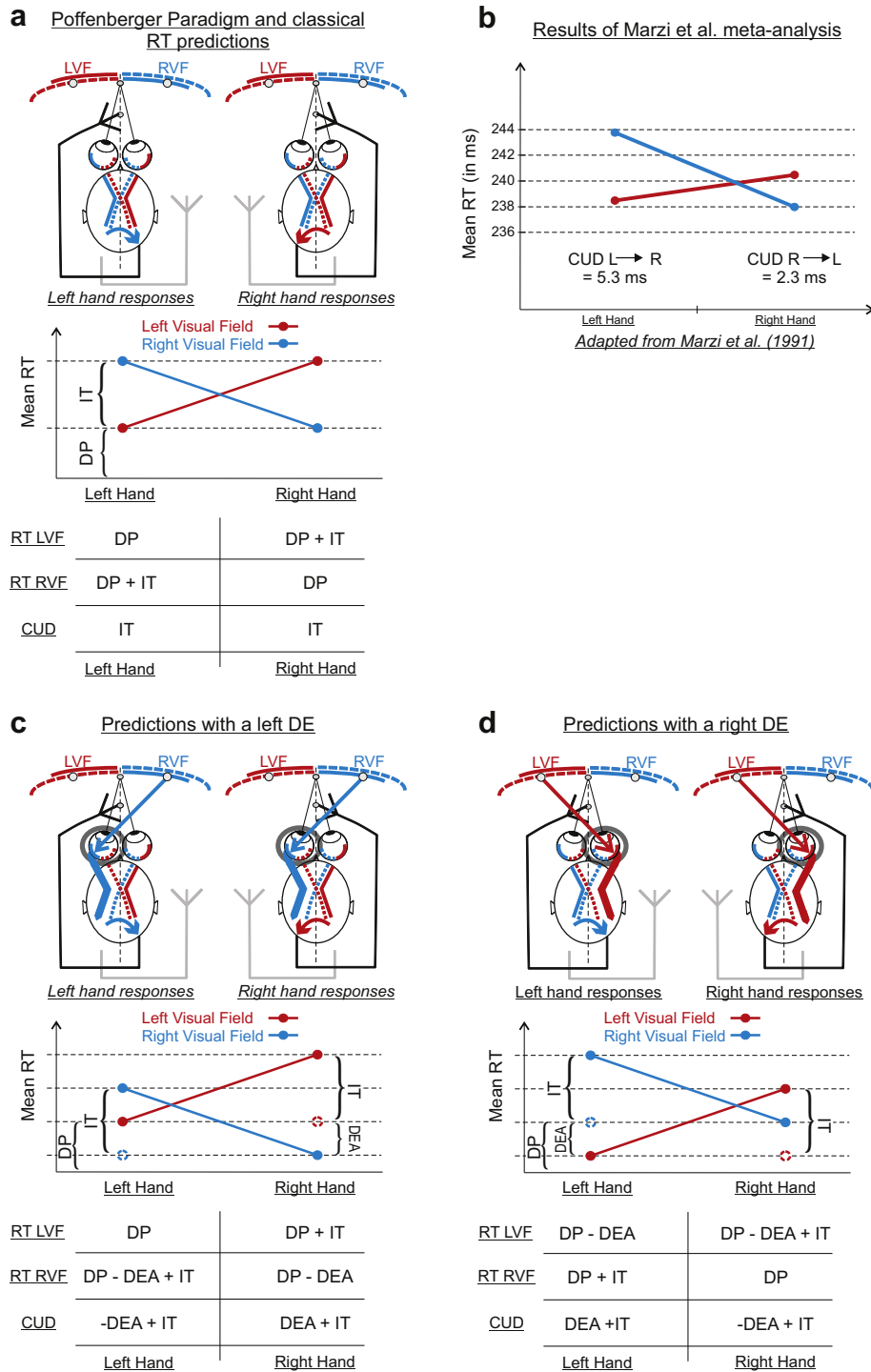
also shed light on general brain organization and lateralization. The production of hand movements based on visual information is a valuable part of such behavioral studies, particularly when the neural configuration of the visual and reach systems are carefully considered during experimental design. To elaborate, first consider three well-known

\* Corresponding author. Department of Psychology, New York University, 6 Washington Place, New York, NY 10003, USA.

E-mail address: [alain.guillaume@univ-amu.fr](mailto:alain.guillaume@univ-amu.fr) (A. Guillaume).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.cortex.2014.05.009>

0010-9452/© 2014 Elsevier Ltd. All rights reserved.



**Fig. 1 – Experimental schemes and reaction time (RT) predictions. (a) Poffenberger paradigm simple predictions. Two white LEDs (74 cd/m<sup>2</sup>, 1.2° in visual angle, with their centers at a horizontal angular distance of 7° to the left or to the right of a smaller green fixation LED (6 cd/m<sup>2</sup>; 4° in visual angle) were used. Participants had to press on a central button aligned with their body midline as quickly as possible after lateral LED onset. Four conditions were tested: two uncrossed conditions, in which the hand used to respond, and the visual field wherein the stimulation appeared, were on the same side (LHa-LVF and RHa-RVF), and two crossed conditions, in which they were on opposite sides (LHa-RVF and RHa-LVF). “DP” (direct pathway) corresponds to the time required for the direct pathway without transfer (uncrossed condition). “IT” corresponds to the supplementary time for the interhemispheric transfer (crossed condition). RT difference between the two conditions involving the same hand gives a value referred to as Crossed-Uncrossed difference (CUD), either from left to right (blue arrow, left hand) or from right to left (red arrow, right hand). (b) Results of Marzi et al.’s (1991) meta-analysis (16 studies considered). Overall mean RT was 1.5 msec faster when the stimulus appeared in the LVF (red line) compared to the RVF**

characteristics of the visuomotor system: 1) each hemisphere processes information coming from the contralateral visual hemifield, 2) each hemisphere controls contralateral hand movements, and 3) each hand can respond to stimuli presented in either visual hemifield. Taking these characteristics into account, one can attain valuable information regarding the control of visually-guided movements by contrasting different combinations of visual hemifield stimulated and hand required for response. Poffenberger (1912) was the first to study RT under these different combinations to evaluate the time required for a transfer of information from one hemisphere to the other (e.g., by comparing in a block of trials with left hand responses the RTs when the stimulus is presented in the left or the right hemifield, see below for further details).

In the present study we also consider the fact that our two eyes differ. One eye is usually preferred when we have to align a target in peripersonal space with a more distant point or when performing a monocular task such as looking through a small hole. This particular type of eye dominance has been referred to as *sighting dominance* (Porac & Coren, 1976), but will be referred to simply as eye dominance from here forth in the present paper. In a meta-analysis, Bourassa, McManus, and Bryden (1996) reported that among right-handers (representing 90% of the population) 66% have a right dominant eye (DE) and 34% a left DE. According to their meta-analysis, 40% of left-handers have a right DE and 60% a left DE. Although the functions and behavioral consequences of this ocular lateralization have intrigued generations of scientists, they remain poorly understood (Carey, 2001; Mapp, Ono, & Barbeito, 2003; Wade, 1998; Wardrop, 1808, p. 245).

A seminal study by Minucci and Connors (1964) showed that movements triggered in response to monocular stimulations of the DE have shorter RTs than those evoked by stimulations of the non-DE. Using a simple RT task, the authors found that RTs of right-handers (4 with a left DE and 6 with a right DE) to a flash stimulus were systematically faster after foveal monocular stimulations of the DE than after similar stimulations of the non-DE for the four photopic intensity levels tested. These findings indicate that the influence of eye dominance is not restricted to perceptual processes but extends to sensorimotor mechanisms (see also Shneur & Hochstein, 2006; Walls, 1951). Interestingly, studies have revealed that stimulation of the DE activates a larger cerebral network and with shorter latency than stimulation of the non-DE (Rombouts, Barkhof, Sprenger, Valk, & Scheltens, 1996; Seyal, Sato, White, & Porter, 1981; but see Mendola & Conner, 2007). More specifically, recent results of Shima et al. (2010) suggest that the influence of the DE on visual activations would be related to the temporal retina of the DE

connected to its ipsilateral hemisphere. They studied activations of the primary visual cortex (V1) in response to peripheral visual stimulations in monocular condition using magnetoencephalography (MEG) overlaid on each subject's MRI scan for source localization. While the authors did not find a significant impact of eye dominance on the magnitude of V1 dipole moment response after stimulation of nasal hemiretina, the stimulation of the temporal hemiretina of the DE led to greater activation compared to the stimulation of the temporal hemiretina of the non-DE. Hence, although the neurophysiological basis of eye dominance has yet to be confirmed, the larger and quicker visual activation when stimulating the DE could mainly concern its ipsilateral hemisphere which receives input from the temporal hemiretina.

The aim of the present study was to assess whether, during binocular viewing, there is a speed advantage for stimuli presented in the contralateral visual hemifield with respect to the DE (i.e., involving the temporal hemiretina of the DE). Indeed, if the larger and quicker activation recorded after DE stimulation holds in binocular viewing and is restricted to the hemisphere ipsilateral to the DE, the contralateral visual hemifield with respect to the DE should benefit from a speed advantage. In other words, processing a visual stimulus presented in this contralateral hemifield should be faster and more efficient, leading to a faster simple RT when participants are asked to react to the stimulus. To test this hypothesis, we recorded finger simple RT (button press) to the appearance of a lateralized visual stimulus. Given the crossed organization of visual and motor neural pathways, a visual hemifield advantage will not have the same consequences for both hands (see detailed predictions below). Hence we used the Poffenberger paradigm as it provides a methodology to compare response to each visual hemifield with each hand (Braun, 1992; Marzi, Bisiacchi, & Nicoletti, 1991; Poffenberger, 1912). In this paradigm, participants are asked to fixate a point straight ahead and to respond as quickly as possible to the appearance of a lateralized visual stimulus by pressing on a centrally located button, alternately with the right or the left hand.

Fig. 1a illustrates the Poffenberger paradigm-based predictions that one should take slightly longer time to react when the responding hand is on the side opposite to the visual hemifield in which the stimulation appears, than when both the stimulation and responding hand are on the same side (Braun, 1992; Corballis, 2002; Marzi et al., 1991). Indeed, if the visual stimulus and the responding hand are on the same side (referred to as the uncrossed condition), the processing of the sensory input and the organization of the motor execution are performed within the same hemisphere (i.e., through intra-hemispheric pathways). If not (referred to as the crossed

---

(blue line) (Wilcoxon test  $T = 23$ ,  $p < .02$ ). CUD was smaller from right to left (2.3 msec) than from left to right (5.3 msec) (Wilcoxon test  $T = 25$ ,  $p < .05$ ). (c) and (d) Poffenberger paradigm predictions with the integration of the DE influence. The gray, bold circles correspond to the DE. The postulated beneficial relationship between the temporal hemiretina of this DE and its ipsilateral hemisphere is shown by the large filled arrow. It should result in a dominant eye advantage (DEA) in stimulus processing speed for the contralateral visual hemifield. Consequently, when the temporal hemiretina of the DE was stimulated (i.e., stimuli contralateral to the DE), the value of DP should decrease (DP-DEA). Dashed circles correspond to the DP value before the IT in crossed conditions. As a starting point IT is considered longer than DEA (see text for further details).



condition), an interhemispheric transfer, from the hemisphere that receives the sensory input to the hemisphere that controls the motor response, is required (Braun, 1992; Corballis, 2002; Marzi et al., 1991). This interhemispheric transfer via the corpus callosum should lead to a longer RT in the crossed condition than in the uncrossed condition (Poffenberger, 1912; Savazzi et al., 2007). Transcribing these predictions in an algebraic model in which we noted “DP” (for direct pathway) the time required to produce a response through the direct pathway without transfer (the uncrossed condition), “IT” the supplementary time corresponding to the interhemispheric transfer (the crossed condition), and “LVF/RVF” the left/right visual hemifield, we should obtain:

$$\text{Left Hand responses : } \left. \begin{array}{l} \text{RT for LVF stimulation : } RT_{LHa\_LVF} = DP \\ \text{RT for RVF stimulation : } RT_{LHa\_RVF} = DP + IT \end{array} \right\} \text{LVF advantage}$$

$$\text{Right Hand responses : } \left. \begin{array}{l} \text{RT for LVF stimulation : } RT_{RH\_LVF} = DP + IT \\ \text{RT for RVF stimulation : } RT_{RH\_RVF} = DP \end{array} \right\} \text{RVF advantage}$$

Since the pioneering work by Poffenberger (1912) the speed difference value between crossed and uncrossed conditions, the so-called crossed-uncrossed difference (CUD), is thought to be a behavioral estimate of the interhemispheric transfer time (IHTT; Bashore, 1981; Marzi et al., 1991). Two ways are classically used to compute CUD: they consist in comparing crossed and uncrossed conditions that involve either the same hand (e.g.,  $(RT_{LHa\_RVF}) - (RT_{LHa\_LVF})$ ) or the same hemifield (e.g.,  $(RT_{RH\_LVF}) - (RT_{LHa\_LVF})$ ). In our experiment we used the former to compare one hemifield with the other in order to eliminate the bias introduced by the well-established difference in speed between the left and the right hand in such simple visuo-motor tasks (Annett & Annett, 1979; Barthelemy & Boulinguez, 2001). This issue regarding CUD computation will be further discussed in the section 2.3. Hence we have:

$$\text{CUD from left to right : } (RT_{LHa\_RVF}) - (RT_{LHa\_LVF}) = (DP + IT) - (DP) = IT$$

$$\text{CUD from right to left : } (RT_{RH\_LVF}) - (RT_{RH\_RVF}) = (DP + IT) - (DP) = IT$$

Thus, simply considering predictions of a Poffenberger paradigm, CUD should be similar for right to left and for left to right directions.

Nevertheless, after their meta-analysis based on 16 studies where the Poffenberger paradigm was used (mainly with right-handers), Marzi et al. (1991) suggested that there could actually be an asymmetry in IHTT with faster transfer from right to left hemisphere than in the reverse direction. They

made this suggestion after noting that in studies employing the Poffenberger paradigm an overall speed advantage for the LVF (11 over 16 studies; see also Marzi, 2010; Savazzi et al., 2007) and CUDs with smaller values from right to left than from left to right was often observed (see Fig. 1b). Because this advantage was not observed for the two direct pathways in their meta-analysis, the authors concluded that this advantage for the LVF was the result of a faster IHTT from right to left hemispheres. However, it is worth noting that the eye dominance, and a fortiori the possible specific relationship between the DE and its ipsilateral hemisphere through the temporal hemiretina (Shima et al., 2010, see above), have never been taken into account in studies using Poffenberger

paradigm. Yet, we think that the DE could be critically important if eye dominance influences hemifield advantage and hence CUDs.

One could integrate, in the simple prediction scheme shown in Fig. 1a, the hypothetical special relationship between the DE and its ipsilateral hemisphere<sup>1</sup> (see above). This relationship would result in a speed advantage for the contralateral visual hemifield stimulating the temporal hemiretina of the DE. Taking this relationship into consideration leads to the following modified predictions (Fig. 1c and d). RTs when stimulations appear in the contralateral hemifield with respect to the DE should decrease, giving rise to larger RT differences between the two hemifields for the hand contralateral to the DE. In our algebraic model, we note “Dominant Eye Advantage” (DEA) the speed advantage that should be

given by the stimulation of the temporal hemiretina of the DE. Importantly, as a starting point, we consider that the IT value is larger than the DEA value. Equations for RT values for each

<sup>1</sup> The influence of eye dominance has not been specifically investigated in left-handers, hence we give here predictions without taking into account handedness.

hemifield and each hand, and for CUD values for both directions are written in the tables in the bottom part of panels **c** and **d** of Fig. 1. In participants with a left DE (Fig. 1c), an overall advantage for RVF and a smaller CUD from left to right (–DEA + IT) than from right to left (DEA + IT) should be observed. In participants with a right DE (Fig. 1d), an overall advantage for LVF and a smaller CUD from right to left (–DEA + IT) than from left to right (DEA + IT) should be observed. Hence, there should be an asymmetry between the CUD values obtained for each hand, the direction of which would depend on the side of the DE.

Interestingly, our prediction for right DE is strongly similar to the results of Marzi et al. (1991) (compare panels **b** and **d** of Fig. 1) but form a totally opposite pattern for left DE. One possibility would be that the results of Marzi et al. were obtained because none of the studies included in their meta-analysis, as well as other studies on this issue, took into account the participants' eye dominance. Indeed, given that a vast majority among the 16 studies included only right-handers, the LVF advantage could be ascribed to the overrepresentation of right-handers with right DE in each of these studies (according to Bourassa et al. (1996), 66% of right-handers have right DE). In the same meta-analysis, the authors also mentioned that handedness might affect CUDs values. Although few studies have investigated left-handers in such tasks, this meta-analysis showed that results depended on whether participants have normal or inverted posture for the writing hand: no asymmetry was reported in left-handers with normal hand posture whereas left-handers with inverted hand posture showed paradoxical negative CUDs (Marzi et al., 1991; Marzi, 2010; Pellicano, Barna, Nicoletti, Rubichi, & Marzi, 2013).

The aim of the present study was to investigate whether eye dominance influences visuomotor transformations and, if it is the case, how this could explain CUD differences reported in studies involving the Poffenberger paradigm. We conducted separate experiments with right-handers and with left-handers.

## 2. Experiment 1: right-handers

### 2.1. Material and methods

#### 2.1.1. Participants

Thirty-eight right-handers (mean age = 26.8 years, SD = ±6.5; 22 females) participated in this experiment after having provided a signed written consent for their inclusion. All participants were healthy, reported normal or corrected-to-normal vision and showed no sign of neurological disorders. The study was performed in accordance with the local ethics committee and the ethical standards laid down in the Declaration of Helsinki (last modified, 2004). The eye dominance was assessed by the hole-in-card test (Miles, 1930) repeated three times. This test is known to be the most reliable to determine eye dominance (Taghavy & Kügler, 1987) and is not influenced by handedness. The handedness of each participant was assessed by the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971; score = lateralization quotient) According to this test a lateralization quotient of +100% represents extreme

right hand preference and –100% extreme left hand preference; the mean value obtained here was 70.1% (SD = ±23.7%; range from 20 to 100%). The eye dominance test allowed us to classify participants in 2 experimental groups: right-handers with left or right DE (18 and 20 participants, respectively). Supplementary Table A.1 summarizes the features of the right-handers.

#### 2.1.2. Experimental setup

In a dimly lit room, participants were comfortably installed in a chair in front of a table on which a very sensitive response button (sampling rate: 1000 Hz) was aligned with their body midline. Depending on the condition (see section 2.1.3), either their left or right index finger was resting on this button. The participants were facing, at a viewing distance of 80 cm, a panel containing two lateralized white LEDs (74 cd/m<sup>2</sup>, 1.2° in visual angle), with their centers at a horizontal angular distance of 7° to the left and to the right of a smaller green central fixation LED (6 cd/m<sup>2</sup>; .4° in visual angle).

#### 2.1.3. Task, protocol and stimulations

A trial started with the illumination of the fixation LED. Then, after a variable delay (i.e., 600–1200 msec in 200 msec steps) either the left or the right target was presented for 100 msec. The task of participants was to press on the centrally placed button as quickly as possible after the LED illumination, whatever its side (i.e., left or right visual hemifield) while keeping their gaze on the fixation LED. Each participant performed 10 blocks of 100 trials alternately with their left or right hand. The hand used in the first block was counterbalanced across participants. A short break was given between each block. Among the 500 trials performed for each hand, 224 stimulations in the LVF and 224 in the RVF were pseudo-randomly mixed. In the remaining 52 trials, no stimulus appeared after the illumination of the fixation target. These 'catch-trials', pseudo-randomly scattered within the 5 blocks, helped to prevent target anticipation. To help participants maintaining central fixation, the green LED remained lighted throughout the trial. Nevertheless, gaze position was checked by electro-oculography and trials with saccades were rejected from the analyses.

#### 2.1.4. Statistical analysis

Trials in which RT was smaller than 150 msec (anticipatory responses, .6% of the trials; see Iacoboni & Zaidel, 2000; Jensen, 2006) or larger than 800 msec (lack of attention, 1% of the trials) were discarded. For each participant, the median RT was then computed for each of the four experimental conditions. Data for these right-handed participants passed the O'Brien's test for homogeneity of variances ( $p = .41$ ; O'Brien, 1979). Therefore, medians of RT were submitted to a 2 (DE: Left, Right) × 2 (Hand: Left, Right) × 2 (stimulated Hemifield: Left, Right) mixed ANOVA, with repeated measured on the last two factors. Newman–Keuls post-hoc tests were used to perform specific comparisons. For each participant group, means of the medians across participants were computed. Finally, CUD values for both directions (i.e., from right to left or from left to right) were obtained from these means.

A randomization test (permutation test) was also used to assess whether the pattern of CUD values obtained for the two

groups of right-handers (right or left DE) was due to chance (null hypothesis) or was actually related to eye dominance (Manly, 1997). Each participant with his/her two CUD values (i.e., left to right and right to left) was randomly reassigned to one of the two groups (right or left DE) and mean CUD values were then recomputed. This procedure of random shuffling and mean computation was repeated 10000 times. Finally the original observed mean CUD values were compared to the randomization distributions giving the probability that observed values were obtained by chance.

## 2.2. Results

Means of the median RTs obtained by right-handers with left DE or right DE are shown on the Fig. 2. Median values were submitted to a three factor mixed ANOVA to evaluate the impact on the hand RT of the DE (Left DE/Right DE), of the responding Hand (Left hand/Right hand), and of the Hemifield of presentation (Left visual field/Right visual field). It revealed no significant main effects of Eye ( $p = .8$ ), Hand ( $p = .4$ ), or Hemifield ( $p = .86$ ) and no significant interaction between Hand and Eye ( $p = .4$ ). However, the ANOVA showed a significant interaction between the Hand and Hemifield factors [ $F(1,36) = 16.81$ ;  $p = .0002$ ]. The breakdown of the interaction (Newman–Keuls test) showed that RTs were significantly faster in the uncrossed condition than in crossed condition ( $p = .019$  and  $p = .018$  for the left and right hand, respectively). These results are in line with the basic predictions of the Poffenberger paradigm. More interestingly, we found a significant interaction between DE and Hemifield factors [ $F(1,36) = 10.31$ ;  $p = .0028$ ] suggesting that stimuli presented in the contralateral hemifield with respect to the DE led to shorter RTs. Post-hoc comparisons revealed a tendency to faster RTs when the stimulus appeared in contralateral than ipsilateral hemifield to the DE ( $p = .09$  and  $p = .055$  for right-handers with right and

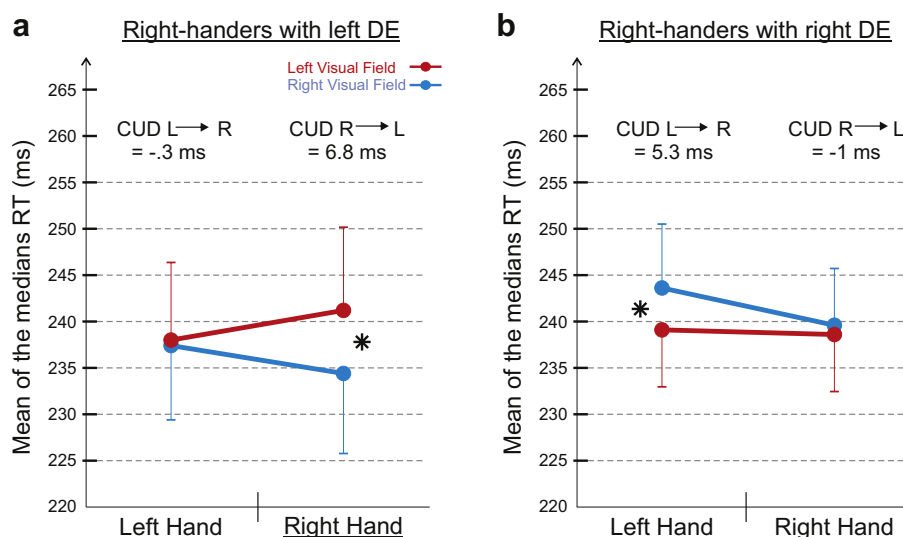
left DE, respectively). The reasons for falling just short of the conventional .05 cut-off value for statistical significance could be found by analyzing the *post-hoc* comparisons of the second level interaction between Hand, Hemifield and Eye ( $p = .42$ ). Although this interaction was not significant here, inspection of the *post-hoc* comparisons is informative (Hsu, 1996, p. 177). These comparisons of the second level interaction allowed to differentiate the hand used to respond and revealed that in agreement with predictions formalized with our algebraic model (see Fig. 1c, d), significant differences between the two hemifields were only found when participants with left DE responded with the right hand ( $p = .0003$ ) and when right DE participants responded with the left hand ( $p = .001$ ).

Some right-handers included in the present study were weakly lateralized (Edinburgh Handedness Inventory score  $< 50\%$ : 2 and 4 right-handers with left and right DE, respectively; see Supplemental Table 1). The results described above were not influenced by these weakly lateralized subjects. Indeed, we performed the same analysis as reported above with only participants having a score  $\geq 50\%$  and obtained similar results as when all participants were included in the analyses (see Supplementary Material).

Finally, the randomization test conducted with all 38 participants (see Material and methods) revealed that the pattern of observed CUD values was strongly related to the eye dominance since the null hypothesis (pattern obtained by chance) is rejected for each of the four cases (i.e., CUD from right to left and from left to right for each group of right-handers) with  $p < .01$  (see Supplemental Fig 1).

## 2.3. Discussion

The algebraic model described in the introduction (see section 1.) predicted the impact of eye dominance on visuo-motor processing for targets in each visual hemifield. This



**Fig. 2 – Averaged median RTs for right-handers.** A mixed ANOVA revealed a significant interaction between DE and Hemifield factors [ $F(1,36) = 10.31$ ;  $p = .0028$ ]: right-handers with left DE (a) tended to show faster RTs when the stimulus appeared in right visual field (blue line) whereas right-handers with right DE (b) tended to show a left visual field advantage. Furthermore, *Post-hoc comparisons* showed that this difference was statistically significant (\*,  $p < .05$ ) only when participants used their contralateral hand with respect to the DE. Error bars correspond to SEM.

prediction, consisting of a speed advantage for the hemifield contralateral with respect to the DE, was completely fulfilled in right-handers. Indeed, right-handers with right DE show a speed advantage for the LVF whereas right-handers with left DE show a speed advantage for the RVF. From a general point of view, the results demonstrate the influence of the eye dominance in the processing of visual information for hand movements production in right-handers.

As stated in the introduction, some neurophysiological studies already tried to characterize the influence of eye dominance and brought data in favor of a larger and a quicker visual activation when the DE is monocularly stimulated (Rombouts et al. 1996; Seyal et al. 1981). The speed advantage observed here for the contralateral hemifield with respect to the DE corroborates the special relationship between the DE and its ipsilateral hemisphere proposed by Shima et al. (2010). It indeed supports the assumption that the temporal hemiretina of the DE could be responsible for the greater activation of the hemisphere ipsilateral to the DE. Nevertheless we note that the neurophysiological basis of the eye dominance phenomenon is far from clear. For example, contrary to the traditional assumption of a hard-wired trait, the eye dominance has been shown to depend on horizontal gaze position. Indeed, Khan and Crawford (2001) and Carey and Hutchinson (2013) showed that the eye dominance switches when the gaze is contralaterally oriented with respect to the DE: in this condition, subjects tend to prefer the other eye to realize an alignment between a ring and distant target. In the context of the present RT study, a contralateral gaze deviation with respect to the DE should be associated with a change of the hemifield for which a speed advantage is observed. This prediction has to be tested in further experiments.

When compared to previous work concerning visuo-motor asymmetries, the present results may appear somewhat contradictory with classical reports of naso-temporal asymmetries (the term “naso-temporal” is here used for monocular condition in which the temporal hemifield corresponds to what is processed by the nasal hemiretina and the nasal hemifield to what is processed by the temporal hemiretina). Indeed, in tasks where subjects choose themselves the direction of their saccades performed in monocular conditions, they tend to prefer targets presented in the temporal hemifield (e.g., Bompas, Sterling, Rafal, & Sumner, 2008; Posner & Cohen, 1980). Such results are in line with an advantage for the ipsilateral hemifield with respect to the eye, whereas in the present study the advantage was for the contralateral hemifield with respect to the DE. Nevertheless, naso-temporal asymmetry was not observed in the latencies of the saccades (Bompas et al. 2008; Honda, 2002; Jóhannesson, Asgeirsson, & Kristjánsson, 2012; Rafal, Smith, Krantz, Cohen, & Brennan, 1990; Rafal, Henik, & Smith, 1991; Walker, Mannan, Maurer, Pambakian, & Kennard, 2000; see however Kristjánsson, Vandenbroucke, & Driver, 2004). The fact that the present study deals exclusively with RT values could be a clue to resolve the contradiction. In addition, these naso-temporal asymmetries were mostly observed for eye movements whereas the present study focused on hand movements. Finally, one could also ask whether the retino-tectal projections could play a role in the results obtained here. Indeed, ganglion cells of the retina in addition to projecting into the

lateral geniculate nucleus giving rise to the geniculocortical pathway, also project directly on the superior colliculus (Perry & Cowey, 1984; Williams, Azzopardi, & Cowey, 1995). The work of Sylvester, Josephs, Driver, and Rees (2006) examined the retino-tectal projections in humans with fMRI. Studying only subjects with right DE, they showed that the retino-tectal projections are stronger between the nasal hemiretina and the contralateral superior colliculus. This pattern is opposite to the one required to explain the effects observed in the present study. In sum, our results would rather support a specific organization related to the DE than previously described naso-temporal asymmetries or asymmetries in retino-tectal projections.

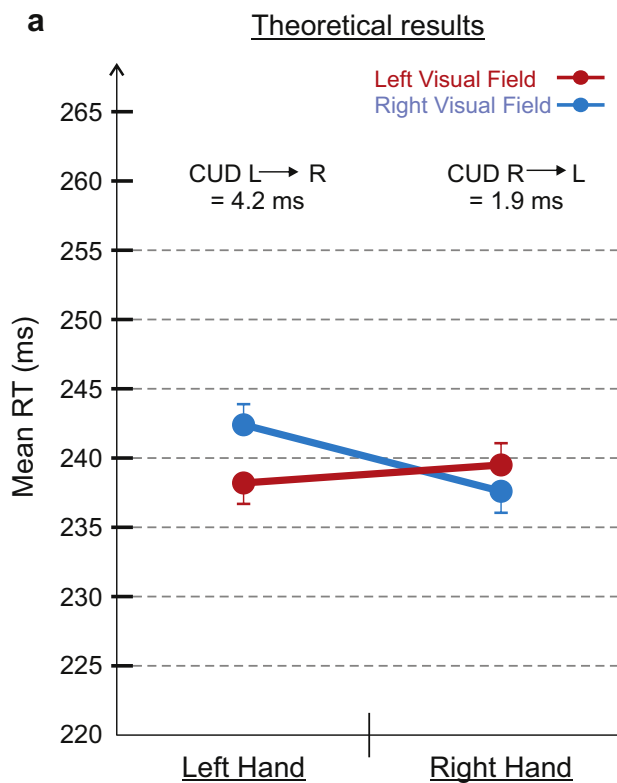
The present results may also shed new lights on classical views concerning CUD values. As briefly described in the introduction (see section 1), we hypothesized that results from Marzi et al. (1991); see Fig. 1b) could be due to an over-representation of right-handers with right DE (two-thirds in a random population; Bourassa et al., 1996). Indeed, none of the studies included in their meta-analysis took into account eye dominance. Results of the present experiment obtained in right-handers with right DE largely corroborate those obtained in the meta-analysis by Marzi et al. (1991). Both patterns showed an overall LVF speed advantage and faster CUDs from right to left than in the reverse direction. The only difference is that negative CUDs as those revealed in our experiment were not reported in the Marzi et al. meta-analysis. One possibility is that the presence of right-handers with a left DE in the 16 studies included in the Marzi et al. (1991) meta-analysis (i.e., ~34% as estimated by Bourassa et al. (1996) in random samples of the population), who showed in the present study the opposite pattern of results compared to those obtained by our participants with right DE may have prevented negative CUD values.

To specifically test this hypothesis, we conducted a Monte-Carlo simulation (Mooney, 1997). Given that Marzi et al. (1991) compiled numerous studies using the Poffenberger paradigm that did not take into account the DE, we simulated what should be the result of such a compilation of a large set of studies using this paradigm while not taking into account the DE in a population of right-handers, which by definition includes a given percentage of left DE. The basic idea was to evaluate if the results shown by Marzi et al. (1991), i.e., a trend toward RT values for participants with right DE but with no negative CUDs, see Fig. 1b) could be obtained by not taking into account the DE. We simulated 10000 experiments in which 20 right-handers would have been studied. We first drew a random distribution of the number of participants with right DE (out of the 20 participants) for these 10,000 experiments which gave us the composition in right-handers with right DE and left DE for each of our simulated experiments. This distribution was assumed to be normal with a mean of 65.57% and an SD of 7.64% (Bourassa et al., 1996).<sup>2</sup> Then, from the present study we had at our disposal mean RT values for each of the 4 possible conditions (2 hands for response × 2 hemifields for stimulus presentation) for right-handers with

<sup>2</sup> This Standard Deviation was not given in Bourassa et al. (1996). We computed it from the distribution of the means for the 29 studies considered in this meta-analysis.



right DE and for right-handers with left DE. We randomly drew from distributions based on these results (also assumed to be normal, see [Supplementary Material](#) for means and SDs) RT values for each participant of these 10000 iterations, depending on their eye dominance. Then, for each iteration we computed the average value for each of the four hand–visual field combinations without taking into account the eye dominance, i.e., merging the 20 subjects. Finally, as it would have been done for a meta-analysis, we computed the grand averages for these RT values from these 10000 theoretical experiences ([Fig. 3](#)). Results showed very similar values to those obtained in the [Marzi et al. \(1991\)](#) meta-analysis (compare [Fig. 3](#) with the panel b of the [Fig. 1](#)). As in [Marzi et al. \(1991\)](#), we tested the statistical significance of differences between LVF and RVF stimulations and between the two



**Fig. 3** – Results of the Monte-Carlo simulation ( $N = 10000$  iterations) conducted to illustrate the effect of not taking into account the DE in a Poffenberger paradigm. The simulation was based on the known proportion of Right-handers with a left DE in a random population of Right-handers ([Bourassa et al., 1996](#)) as well as on the data of the present study for the RT values in the two types of Right-handers (see text for details). Grand averages for each of the four hand–visual field combinations from these 10000 iterations are shown. The pattern of result is very similar to the one obtained in [Marzi et al.'s meta-analysis \(1991\)](#): overall mean RT was 1.2 msec shorter when the stimulus appeared in LVF than RVF ( $t$ -test:  $p < .001$ ). CUD was smaller from right to left (1.9 msec) than from left to right (4.2 msec) as shown by a  $t$ -test ( $p < .001$ ). Results are to be compared with panel (b) of [Fig. 1](#).

CUD directions from the means of each simulated experiment. However, given that we simulated 10000 studies, we used Student's  $t$ -tests rather than the Wilcoxon tests used in [Marzi et al.'s \(1991\)](#) study which involved only 16 studies (the nonparametric Wilcoxon test is best suited for small sample size). Results from these tests showed an overall speed advantage for LVF compared to RVF ( $p < .001$  in our simulation;  $p < .02$  in [Marzi et al. 1991](#)) and smaller CUD, but not negative, for the right to the left direction than for the left to the right direction ( $p < .001$  in our simulation;  $p < .05$  in [Marzi et al. 1991](#)). Although not a demonstration, this simulation fully supports the idea that not taking into account eye dominance biases average measurements toward the results obtained by right-handers with right DE and leads to the absence of negative CUDs in inter-subject means. Moreover, the non-negligible proportion of right-handers with left DE could explain the rather large and poorly understood inter-individual variability reported in studies based on the Poffenberger paradigm (e.g., [Hasbroucq, Kornblum, & Osman, 1988](#); [Iacoboni & Zaidel, 2000](#)).

Our data strongly suggest that asymmetry in IHTT described in several studies based on behavioral data ([Aglioti, Dall'Agnola, Girelli & Marzi, 1991](#); [Marzi, 2010](#); [Milner, Jeeves, Ratcliff, & Cunnison, 1982](#); [Savazzi et al., 2007](#)) is to some extent due to the eye dominance acting as a hidden factor. Nevertheless, crucially, we are not questioning the observation of IHTT asymmetry made from ERP studies. For a lateralized visual stimulation, visually evoked potentials (VEP) over contralateral visual areas occur slightly earlier than VEP over the ipsilateral hemisphere (from 5 to 20 msec; [Brown, Larson, & Jeeves, 1994](#); [Marzi, 2010](#) for reviews). This ipsilateral activation is the consequence of information transfer through the corpus callosum after the contralateral activation as evidenced by its absence in acallosal patients ([Rugg, Milner, & Lines, 1985](#); [Zaidel & Iacoboni, 2003](#)). Hence the timing difference between the two VEP waves (i.e., contralateral and ipsilateral sites to the stimulation) gives an accurate measure of IHTT ([Nowicka, Grabowska, & Fersten, 1996](#); [Rugg, Lines, & Milner, 1984](#)). It has repeatedly been shown that this latency difference is shorter from right to left than from left to right direction ([Iwabuchi & Kirk, 2009](#); [Saron & Davidson, 1989](#); see [Brown et al., 1994](#) for a review). This ERP method provides a more direct measurement of IHTT than behavioral CUD estimation and allows to avoid the temporal confound introduced by the eye dominance in the series of sensorimotor transformations leading to hand movements. Consequently the IHTT asymmetry demonstrated with VEP appears unquestionable. In fact our results support the idea that behavioral (e.g., hand RT) and electrophysiological (e.g., VEP) variables reflect partly distinct processes ([Saron & Davidson, 1989](#); [Savage & Thomas, 1993](#)).

Importantly, in these right-handed participants, whatever their DE, the crossed pathway for the hand ipsilateral to the DE unexpectedly led to shorter RTs than the uncrossed pathway, resulting in negative CUDs. In its current stage, the algebraic model remains inadequate to explain these illogical values. However, negative CUDs for the ipsilateral hand observed in our right-handers can become intelligible if one considers that the speed advantage due to the eye dominance (DEA) could actually be larger than the time required to

transfer the information from one hemisphere to the other (IT). Indeed, if we assume in our algebraic model that DEA value is larger than IT value, we obtain for right-handers with a left DE a smaller and negative CUD for the left to right direction:

$$\text{CUD left to right} = (-\text{DEA}) + \text{IT} \rightarrow \text{Negative CUD (IT < DEA)}$$

$$\text{CUD right to left} = \text{DEA} + \text{IT} \rightarrow \text{Large CUD}$$

For the right-handers with a right DE we obtain a smaller and negative CUD for the right to left direction:

$$\text{CUD left to right} = \text{DEA} + \text{IT} \rightarrow \text{Large CUD}$$

$$\text{CUD right to left} = (-\text{DEA}) + \text{IT} \rightarrow \text{Negative CUD (IT < DEA)}$$

Hence, the results obtained in right-handed participants are in agreement with the assumption of a larger value for DEA than the supplementary time caused by interhemispheric transfer (IT; the crossed condition). The crossed condition would remain faster than the uncrossed condition leading to negative CUDs.

Finally, by demonstrating the speed impact of the eye dominance on simple RTs to lateralized targets, our results and the suggested algebraic model provide an alternative explanation to the two postulates drawn by Braun from his review of 49 studies involving a Poffenberger paradigm (Braun, 1992, p. 343). This author noted that CUD was always larger when computed from the ipsilateral hand and, conversely, negative when computed from the contralateral hand with respect to the advantaged visual hemifield (see also Braun & Daigneault, 1994 for detailed discussion). Braun (1992) suggested that the modulation of CUD values for each hand could be the result of hemispheric specialization differences in the processing visual inputs and he proposed a scheme in which fast and slow channels from each side of the brain to the other can coexist. The present experiment shows that eye dominance could be sufficient to explain the two main postulates raised in Braun's (1992) review. Indeed Fig. 2a and b show that CUD obtained in the two groups of right-handers are exactly in agreement with the pattern described in Braun (1992). The larger visual activation of the hemisphere ipsilateral to the DE (Shima et al., 2010, see section 1) could in fact correspond to the specialization hypothesized by Braun (1992).

### 3. Experiment 2: left-handers

To our knowledge, no study has specifically investigated the influence of the eye dominance during a sensori-motor task in a left-handed population. This could be related to the difficulty in recruiting left-handed individuals with either right or left DE and also due to the fact that left-handers show generally less hemispheric lateralization for controlling visuo-spatial skills than right-handers (Eviatar, Hellige, & Zaidel, 1997; Hécaen, De Agostini, & Monzon-Montes, 1981; Hellige et al., 1994). Thus, to gain a more complete understanding of the eye dominance effect, we performed exactly the same Poffenberger paradigm employed in Experiment 1 but with left-handed participants.

### 3.1. Material and methods

#### 3.1.1. Participants

Twenty-two left-handers (mean age = 24.4 years, SD = 5.2; 12 females) participated in this experiment. They were all left-handed (mean = -60% SD = ±24% range from -20 to -100%) as assessed with the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971). The eye dominance test (see section 2.1.1) allowed us to classify participants in 2 experimental groups: left-handers with left or right DE (12 and 10 participants, respectively). Hand posture during writing was also determined (non-inverted vs inverted) (Levy & Reid, 1976). Supplementary Table A.2 summarizes the features of the left-handers.

We used exactly the same experimental setup, task, protocol and stimulations as in the Experiment 1 (see sections 2.1.2 and 2.1.3).

#### 3.1.2. Statistical analysis

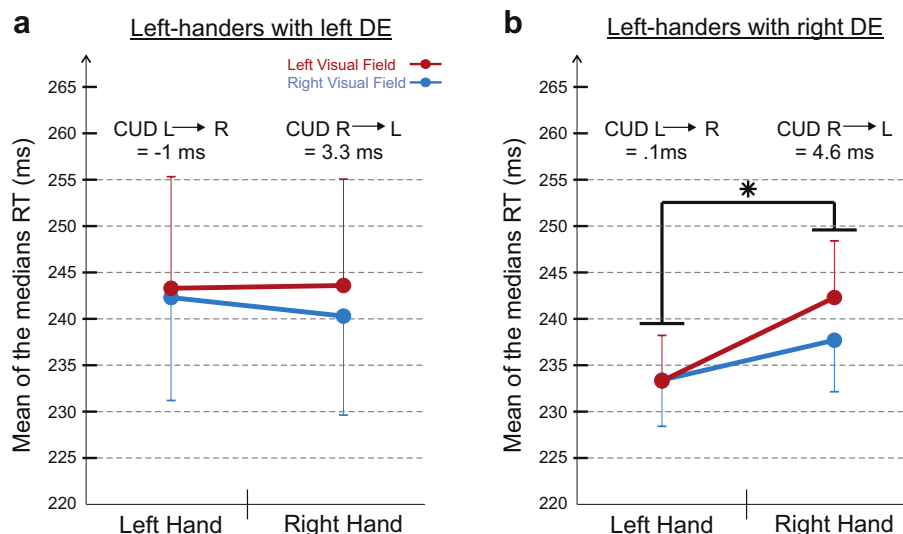
Trials in which RT was smaller than 150 msec or larger than 800 msec were discarded (rejection rates: .7% and .6%, respectively), the median RT was then computed for each of the four experimental conditions. Data for left-handers also passed the O'Brien's test (1979) for homogeneity of variances ( $p = .67$ ) and then were submitted to the same three-factor mixed ANOVA as in experiment 1 (see section 2.1.4).

### 3.2. Results

Means of the median RTs obtained by left-handers with left DE or right DE are shown on the Fig. 4. As for right-handers, median RTs obtained by left-handers with left DE or right DE were submitted to a three-factor mixed ANOVA. A significant interaction between the factors Hand and Hemifield [ $F(1,21) = 4.39$ ;  $p = .049$ ] indicated that the basic predictions of the Poffenberger paradigm were fulfilled. Nevertheless, unlike for right-handers, there was no interaction between the DE and Hemifield factors. Rather we found a significant interaction between factors Hand and DE [ $F(1,21) = 6.12$ ;  $p = .022$ ] which suggests that the fastest hand depends on the side of the DE. In fact, Post-Hoc comparisons showed that this significant interaction was due to shorter RTs when left-handers with right DE used their left hand ( $p = .006$ ).

### 3.3. Discussion

In left-handers, predictions provided in the introduction are only marginally respected. Only left-handers with left DE tend to show faster RTs when target appeared in the contralateral hemifield (i.e., RVF). This non-statistically significant trend ( $p = .12$ ) was also accompanied, as in right-handers, by a larger difference of RT between hemifields for the contralateral hand (i.e., the right hand) with respect to the DE. Finally, for these participants the crossed pathway also led to shorter RTs than the uncrossed one, leading to a negative CUD. Conversely, results obtained by left-handers with right DE in the conditions with right hemifield stimulation are not consistent with our predictions. For this hemifield, which is not supposed to be influenced by the DE, participants nevertheless displayed shorter RTs for the crossed condition (left-hand response to RVF stimulation) than for the uncrossed one (right-hand



**Fig. 4 – Averaged median RTs for left-handers. A mixed ANOVA revealed a significant interaction between DE and Hand factors [ $F(1,21) = 6.12$ ;  $p = .022$ ]. Post-hoc comparisons did not show a significant difference between hands ( $p > .6$ ) in left-handers with left DE (a) whereas left-handers with right DE (b) showed faster RTs when they used their left hand ( $p = .006$ ). Error bars correspond to SEM.**

response to RVF stimulation). In sum, this pattern resulted in a statistically significant advantage for the left hand in left-handers with right DE, irrespectively of the stimulated hemifield. It is interesting to note that the RTs recorded in these conditions (i.e., left hand responses to left or right visual field stimulation) for these participants were the lowest RTs recorded for all combinations of groups and conditions of the present experiment. This could provide an explanation for the reported over-representation of left-handers with right DE in top-level sports involving high spatio-temporal constraints and uncertainty such as fencing (Azemar, 2003, p. 87, p. 241).

A potential important factor to analyze the performance of left-handers may also be their adopted writing posture, i.e., inverted or non-inverted. It has been suggested that left-handers who adopt an inverted writing posture could control the distal musculature mainly from the ipsilateral hemisphere (Levy & Reid, 1976, 1978; Moscovitch & Smith, 1979; but see Herron, Galin, Johnstone, & Ornstein, 1979; McKeever & VanDeventer, 1980; Teasdale & Owen, 2001). To verify whether these inverted writers ( $n = 7$  in our group of left-handers, see Supplementary Table A2) could have influenced the results, we conducted a statistical analysis for left-handers (see section 3.1.2) while considering only participants that employ non-inverted writing posture. This new analysis resulted in a very similar pattern of effects to those observed when all left-handers were integrated: interaction between factors Hand and Hemifield ( $p = .073$ ); interaction between factors Hand and DE ( $p = .067$ ). In addition, in left-handers with right DE, the same tendency for faster RT with the left hand was observed ( $p = .071$ ) as when all participants are considered. Hence, the presence of left-handers who adopt an inverted posture to write cannot account for the mismatch between the results in left-handers and our predictions.

To our knowledge, this is the first investigation of the influence of DE in left-handers. While the results evidenced that

left-handers with right DE showed a speed advantage when using the left hand, further studies will be necessary to appraise the sensorimotor transformations used by left-handers with left DE to control their movements.

#### 4. General discussion

The present study aimed to decipher the speed influence of eye dominance on the neural mechanisms involved in converting visual inputs into motor commands. Results showed that this influence depends on the handedness of participants. In right-handers (Experiment 1 section 2), shorter RTs were found for targets presented in the contralateral visual hemifield with respect to the DE. This speed advantage indicates that eye dominance plays a key role in visuomotor transformations and could hence explain CUD differences reported in previous studies employing the Poffenberger paradigm (see algebraic model, section 1). In left-handers (Experiment 2 section 3.), the impact of eye dominance seems to be weaker. Nevertheless, it is important to note that the special relationship between the DE and its ipsilateral hemisphere proposed by Shima et al. (2010) has never been searched for in left-handers. Thus, the importance of temporal hemiretina input in controlling visually-evoked hand movements in left-handers remains unknown. Moreover, left-handers show generally less hemispheric lateralization for controlling visuo-spatial skills (Eviatar et al., 1997; Hécaen et al., 1981; Hellige et al., 1994). It is possible that the visuomotor transformations of left-handers are less strictly linked to the DE than for right-handers.

In any case, the results of the present study have strong implications concerning the conclusions that can be drawn from the Poffenberger paradigm. Indeed, among the two ways classically used to compute CUD, one, the comparison

between conditions involving the same hemifield ( $(RT_{RHa\_LVF}) - (RT_{LHa\_LVF})$  for example), has already been largely rejected. Indeed, for this computation of CUD, differences in the neuromuscular or sensorimotor systems of the two hands could largely bias the CUD computation (Annett & Annett, 1979; Barthelemy & Boulinguez, 2001). Importantly, the speed advantage for the contralateral visual hemifield with respect to the DE shown for right-handers in the present study implies that the second method for computing CUD, which compares RT between the crossed and uncrossed conditions involving the same hand ( $(RT_{LHa\_RVF}) - (RT_{LHa\_LVF})$ ), is also biased. Indeed this latter CUD computation results from the comparison of the two hemifields for which difference in visuo-motor processing speed is due to the eye dominance phenomenon. In the present study, this bias has led to the prevalence of negative CUDs for the hand ipsilateral to the DE. Taken together, the disclosures of these biases (previous and present studies) bring an unequivocal demonstration to the claim that CUDs cannot be considered as a correct estimation of the IHTT (Braun & Daigneault, 1994; Hasbroucq et al., 1988). The only valid alternative to deal with the paradigm came from Poffenberger himself (Poffenberger, 1912). Indeed, he only compared RT values for direct pathways, averaging  $RT_{RHa\_RVF}$  and  $RT_{LHa\_LVF}$ , with RT values for indirect pathways, averaging  $RT_{RHa\_LVF}$  and  $RT_{LHa\_RVF}$ . Hence, he limited his approach to a global estimation of IHTT without making inference regarding IHTT values for both directions.

## 5. Conclusions

In conclusion, our findings demonstrate a substantial impact of eye dominance on neural mechanisms involved in converting visual inputs into motor commands. Importantly, the effect of eye dominance strongly depended on whether the participants were right- or left-handed. In right-handers, RTs were shorter for targets presented in the contralateral visual hemifield with respect to the DE whereas in left-handers, RTs of left hand was shorter only in participants with right DE, irrespective of the stimulated hemifield. Given the relatively high proportions of crossed configuration (34% of right-handers have a left DE and 40% of left-handers have a right DE), our results imply that eye dominance has to be carefully considered in studies on visually triggered actions.

## Authors contributions

RC, JB, AG discussed the results, elaborated conclusions and wrote the paper.

RC conducted the experiments and analyzed the data.

AG conceived the experiments and supervised the project.

## Acknowledgments

We thank Thelma Coyle and Jason Fuller for English proof-reading. We are also grateful for the insightful comments and recommendations provided by the two Reviewers and the

Editor Dr. D. Carey. R. Chaumillon was supported by the Fondation de France, Neuro-ophthalmology Berthe Fouassier Scholarship.

## Supplementary data

Supplementary data related to this article can be found at <http://dx.doi.org/10.1016/j.cortex.2014.05.009>.

## REFERENCES

- Aglioti, S., Dall'Agnola, R., Girelli, M., & Marzi, C. A. (1991). Bilateral hemispheric control of foot distal movements: evidence from normal subjects. *Cortex*, 27, 571–581. [http://dx.doi.org/10.1016/S0010-9452\(13\)80006-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0010-9452(13)80006-8).
- Annett, M., & Annett, J. (1979). Individual differences in right and left reaction time. *British Journal of Psychology*, 70, 393–404. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2044-8295.1979.tb01709.x>.
- Azemar, G. (2003). *L'homme asymétrique*. Paris, France: CNRS.
- Barthelemy, S., & Boulinguez, P. (2001). Manual reaction time asymmetries in human subjects: the role of movement planning and attention. *Neuroscience Letters*, 315, 41–44. [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3940\(01\)02313-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3940(01)02313-8).
- Bashore, T. R. (1981). Vocal and manual reaction time estimates of interhemispheric transmission time. *Psychological Bulletin*, 89, 352–368. <http://dx.doi.org/10.1037/0033-2909.89.2.352>.
- Bompas, A., Sterling, T., Rafal, R. D., & Sumner, P. (2008). Naso-temporal asymmetry for signals invisible to the retinotectal pathway. *Journal of Neurophysiology*, 100, 412–421. <http://dx.doi.org/10.1152/jn.90312.2008>.
- Bourassa, D. C., McManus, I. C., & Bryden, M. P. (1996). Handedness and eye-dominance: a meta-analysis of their relationship. *Laterality*, 1, 5–34. <http://dx.doi.org/10.1080/713754206>.
- Braun, C. M. J. (1992). Estimation of interhemispheric dynamics from simple unimanual reaction time to extrafoveal stimuli. *Neuropsychology Review*, 3, 321–365. <http://dx.doi.org/10.1007/BF01108415>.
- Braun, C. M. J., & Daigneault, S. (1994). Effect of a right hemifield advantage on crossed-uncrossed differentials in simple reaction time: toward a new model of interhemispheric relay. *Acta Psychologica*, 85, 91–98. [http://dx.doi.org/10.1016/0001-6918\(94\)90026-4](http://dx.doi.org/10.1016/0001-6918(94)90026-4).
- Brown, W. S., Larson, E. B., & Jeeves, M. A. (1994). Directional asymmetries in interhemispheric transmission time: evidence from visual evoked potentials. *Neuropsychologia*, 32, 439–448. [http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932\(94\)90089-2](http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932(94)90089-2).
- Carey, D. P. (2001). Losing sight of eye dominance. *Current Biology*, 11, 828–830. [http://dx.doi.org/10.1016/S0960-9822\(01\)00496-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0960-9822(01)00496-1).
- Carey, D. P., & Hutchinson, C. V. (2013). Looking at eye dominance from a different angle: is sighting strength related to hand preference? *Cortex*, 49, 2542–2552. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cortex.2012.11.01>.
- Corballis, M. C. (2002). Hemispheric interaction in simple reaction time. *Neuropsychologia*, 40, 423–434. [http://dx.doi.org/10.1016/S0028-3932\(01\)00097-5](http://dx.doi.org/10.1016/S0028-3932(01)00097-5).
- Eviatar, Z., Hellige, J. B., & Zaidel, E. (1997). Individual differences in lateralization: effects of gender and handedness. *Neuropsychology*, 11, 562–576. <http://dx.doi.org/10.1037/0894-4105.11.4.562>.
- Hasbroucq, T., Kornblum, S., & Osman, A. (1988). A new look at reaction time estimates of interhemispheric transfer transmission time. *Current Psychology of Cognition*, 8, 207–221.



- Hécaen, H., De Agostini, M., & Monzon-Montes, A. (1981). Cerebral organization in left-handers. *Brain and Language*, 12, 261–284. [http://dx.doi.org/10.1016/0093-934X\(81\)90018-3](http://dx.doi.org/10.1016/0093-934X(81)90018-3).
- Hellige, J. B., Bloch, M. I., Cowin, E. L., Eng, T. L., Eviatar, Z., & Sergent, V. (1994). Individual variation in hemispheric asymmetry: multitask study of effects related to handedness and sex. *Journal of Experimental Psychology*, 123, 235–256. <http://dx.doi.org/10.1037/0096-3445.123.3.235>.
- Herron, J., Galin, D., Johnstone, J., & Ornstein, R. E. (1979). Cerebral specialization, writing posture, and motor control of writing in left-handers. *Science*, 205, 1285–1289. <http://dx.doi.org/10.1126/science.472745>.
- Honda, H. (2002). Idiosyncratic left-right asymmetries of saccadic latencies: examination in a gap paradigm. *Vision Research*, 42, 1437–1445. [http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989\(02\)00050-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989(02)00050-0).
- Hsu, J. C. (1996). Abuses and misconceptions in multiple comparisons. In *Multiple comparisons: Theory and methods*. New York, USA: Chapman & Hall.
- Iacoboni, M., & Zaidel, E. (2000). Crossed-uncrossed difference in simple reaction times to lateralized flashes: between- and within-subjects variability. *Neuropsychologia*, 38, 535–541. [http://dx.doi.org/10.1016/S0028-3932\(99\)00121-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0028-3932(99)00121-9).
- Iwabuchi, S. J., & Kirk, I. J. (2009). Atypical interhemispheric communication in left-handed individuals. *NeuroReport*, 20, 166–169. <http://dx.doi.org/10.1097/WNR.0b013e32831f1cbb>.
- Jensen, A. R. (2006). Clocking the mind: mental chronometry and individual differences. In *The measurement of chronometric variables*. Oxford, UK: Elsevier.
- Jóhannesson, O. I., Asgeirsson, A. G., & Kristjánsson, A. (2012). Saccade performance in the nasal and temporal hemifields. *Experimental Brain Research*, 219, 107–120. <http://dx.doi.org/10.1007/s00221-012-3071-2>.
- Khan, A. Z., & Crawford, J. D. (2001). Ocular dominance reverses as a function of horizontal gaze angle. *Vision Research*, 41, 1743–1748. [http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989\(01\)00079-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00079-7).
- Kristjánsson, A., Vandenbroucke, M. W., & Driver, J. (2004). When pros become cons for anti-versus prosaccades: factors with opposite or common effects on different saccade types. *Experimental Brain Research*, 155, 231–244. <http://dx.doi.org/10.1007/s00221-003-1717-9>.
- Levy, J., & Reid, M. (1976). Variations in writing posture and cerebral organization. *Science*, 194, 337–339. <http://dx.doi.org/10.1126/science.968487>.
- Levy, J., & Reid, M. (1978). Variations in cerebral organization as a function of handedness, hand posture in writing, and sex. *Journal of Experimental Psychology: General*, 107, 119–144. <http://dx.doi.org/10.1037/0096-3445.107.2.119>.
- Manly, B. F. J. (1997). *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology* (2<sup>nd</sup> ed.). London: England: Chapman & Hall.
- Mapp, A. P., Ono, H., & Barbeito, R. (2003). What does the dominant eye dominate? A brief and somewhat contentious review. *Perception & Psychophysics*, 65, 310–317. <http://dx.doi.org/10.3758/BF03194802>.
- Marzi, C. A. (2010). Asymmetry of interhemispheric communication. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 1, 433–438. <http://dx.doi.org/10.1002/wcs.53>.
- Marzi, C. A., Bisiacchi, P., & Nicoletti, R. (1991). Is interhemispheric transfer of visuomotor information asymmetric? Evidence from a meta-analysis. *Neuropsychologia*, 29, 1163–1177. [http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932\(91\)90031-3](http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932(91)90031-3).
- McKeever, W. F., & VanDeventer, A. D. (1980). Inverted handwriting position, language laterality, and the Levy-Nagyaki genetic model of handedness and cerebral organization. *Neuropsychologia*, 18, 99–102. [http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932\(80\)90090-1](http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932(80)90090-1).
- Mendola, J. D., & Conner, I. P. (2007). Eye dominance predicts fMRI signals in human retinotopic cortex. *Neuroscience Letters*, 414, 30–34. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neulet.2006.12.012>.
- Miles, W. R. (1930). Ocular dominance in human adults. *Journal of General Psychology*, 3, 412–430. <http://dx.doi.org/10.1080/00221309.1930.9918218>.
- Milner, A. D., Jeeves, M. A., Ratcliff, P. J., & Cunnison, J. (1982). Interference effects of verbal and spatial tasks on simple visual reaction time. *Neuropsychologia*, 20, 591–595. [http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932\(82\)90032-X](http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932(82)90032-X).
- Minucci, P. K., & Connors, M. M. (1964). Reaction time under three viewing conditions: binocular, dominant eye and nondominant eye. *Journal of Experimental Psychology*, 67, 268–275. <http://dx.doi.org/10.1037/h0039953>.
- Mooney, C. Z. (1997). *Monte Carlo simulation. Sage University paper series on quantitative applications in the social sciences*, 07–116. Thousand Oaks, CA: Sage.
- Moscovitch, M., & Smith, L. C. (1979). Differences in neural organization between individuals with inverted and noninverted handwriting postures. *Science*, 205, 710–713. <http://dx.doi.org/10.1126/science.462180>.
- Nowicka, A., Grabowska, A., & Fersten, E. (1996). Interhemispheric transmission of information and functional asymmetry of the human brain. *Neuropsychologia*, 34, 147–151. [http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932\(95\)00064-X](http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932(95)00064-X).
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9, 97–113. [http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932\(71\)90067-4](http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932(71)90067-4).
- O'Brien, R. G. (1979). A general ANOVA method for robust test of additive models for variance. *Journal of the American Statistical Association*, 74, 877–880.
- Pellicano, A., Barna, V., Nicoletti, R., Rubichi, S., & Marzi, C. A. (2013). Interhemispheric vs. stimulus-response spatial compatibility effects in bimanual reaction times to lateralized visual stimuli. *Frontiers in Psychology*, 4(362), 1–6. <http://dx.doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00362>.
- Perry, V. H., & Cowey, A. (1984). Retinal ganglion cells that project to the superior colliculus and pretectum in the macaque monkey. *Neuroscience*, 12, 1125–1137. [http://dx.doi.org/10.1016/0306-4522\(84\)90007-1](http://dx.doi.org/10.1016/0306-4522(84)90007-1).
- Poffenberger, A. T. (1912). Reaction time to retinal stimulation with special reference to the time lost in conduction through nerve centers. *Archives of Psychology*, 23, 1–73.
- Porac, C., & Coren, S. (1976). The dominant eye. *Psychological Bulletin*, 83, 880–897. <http://dx.doi.org/10.1037/0033-2909.83.5.880>.
- Posner, M. I., & Cohen, Y. (1980). Attention and the control of movements. In G. E. Stelmach, & J. Requin (Eds.), *Tutorials in motor behaviour* (pp. 243–258). Amsterdam: Netherlands.
- Rafal, R., Henik, A., & Smith, J. (1991). Extrageniculate contributions to reflex visual orienting in normal humans: a temporal hemifield advantage. *Journal of Cognitive Neurosciences*, 3, 322–328. <http://dx.doi.org/10.1162/jocn.1991.3.4.322>.
- Rafal, R., Smith, J., Krantz, J., Cohen, A., & Brennan, C. (1990). Extrageniculate vision in hemianopic humans: saccade inhibition by signals in the blind field. *Science*, 250, 118–121. <http://dx.doi.org/10.1126/science.2218503>.
- Rombouts, S. A., Barkhof, F., Sprenger, M., Valk, J., & Scheltens, P. (1996). The functional basis of ocular dominance: functional MRI (fMRI) findings. *Neuroscience Letters*, 221, 1–4. [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3940\(96\)13260-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3940(96)13260-2).
- Rugg, M. D., Lines, C. R., & Milner, A. D. (1984). Visual evoked potentials to lateralized visual stimuli and the measurement of interhemispheric transmission time. *Neuropsychologia*, 22, 215–225. [http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932\(84\)90064-2](http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932(84)90064-2).
- Rugg, M. D., Milner, A. D., & Lines, C. R. (1985). Visual evoked potentials to lateralized stimuli in two cases of callosal agenesis. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 48, 367–373. <http://dx.doi.org/10.1136/jnnp.48.4.367>.

- Saron, C. D., & Davidson, R. J. (1989). Visual evoked potential measures of interhemispheric transfer time in humans. *Behavioral Neuroscience*, 103, 1115–1138. <http://dx.doi.org/10.1037/0735-7044.103.5.1115>.
- Savage, C. R., & Thomas, D. G. (1993). Information processing and interhemispheric transfer in left- and right-handed adults. *International Journal of Neuroscience*, 71, 201–219. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8407146>.
- Savazzi, S., Fabri, M., Rubboli, G., Paggi, A., Tassinari, C. A., & Marzi, C. A. (2007). Interhemispheric transfer following callosotomy in humans: role of the superior colliculus. *Neuropsychologia*, 45, 2417–2427. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.04.002>.
- Seyal, M., Sato, S., White, B. G., & Porter, R. J. (1981). Visual evoked potentials and eye dominance. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 52, 424–428. [http://dx.doi.org/10.1016/0013-4694\(81\)90025-0](http://dx.doi.org/10.1016/0013-4694(81)90025-0).
- Shima, H., Hasegawa, M., Tachibana, O., Nomura, M., Yamashita, J., Ozaki, Y., et al. (2010). Ocular dominance affects magnitude of dipole moment: an MEG study. *NeuroReport*, 21, 817–821. <http://dx.doi.org/10.1097/WNR.0b013e32833ce5d7>.
- Shneur, E., & Hochstein, S. (2006). Eye dominance effects in feature search. *Vision Research*, 46, 4258–4269. <http://dx.doi.org/10.1016/j.visres.2006.08.006>.
- Sylvester, R., Josephs, O., Driver, J., & Rees, G. (2006). Visual fMRI responses in human superior colliculus show a temporal-nasal asymmetry that is absent in lateral geniculate and visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 97, 1495–1502. <http://dx.doi.org/10.1152/jn.00835.2006>.
- Taghavy, A., & Kügler, C. F. A. (1987). Pattern reversal visual evoked potentials (white-black- and colour-black-PVEPs) in the study of eye dominance. *European Archives of Psychiatry and Neurological Sciences*, 236, 329–332. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00377421>.
- Teasdale, T. W., & Owen, D. R. (2001). Cognitive abilities in left-handers: writing posture revisited. *Neuropsychologia*, 39, 881–884. [http://dx.doi.org/10.1016/S0028-3932\(01\)00047-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0028-3932(01)00047-1).
- Wade, N. J. (1998). Early studies of eye dominances. *Laterality*, 3, 97–108. <http://dx.doi.org/10.1080/713754296>.
- Walker, R., Mannan, S., Maurer, D., Pambakian, A. L., & Kennard, C. (2000). The oculomotor distractor effect in normal and hemianopic vision. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267, 431–438. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2000.1018>.
- Walls, G. L. (1951). A theory of ocular dominance. *Archives of Ophthalmology American Medical Association*, 45(4), 387–412. <http://dx.doi.org/10.1001/archoph.1951.01700010395005>.
- Wardrop, J. (1808). *The morbid anatomy of the human eye* (Vol. 2). London, England: Churchill.
- Williams, C., Azzopardi, P., & Cowey, A. (1995). Nasal and temporal retinal ganglion cells projecting to the midbrain: implications for “blindsight”. *Neuroscience*, 65, 577–586. [http://dx.doi.org/10.1016/0306-4522\(94\)00489-R](http://dx.doi.org/10.1016/0306-4522(94)00489-R).
- Zaidel, E., & Iacoboni, M. (2003). The parallel brain: the cognitive neuroscience of the corpus callosum. In E. Zaidel, & M. Iacoboni (Eds.), *Sensorimotor integration in the split-brain* (pp. 319–336). Cambridge, MA: MIT Press.

## Supplementary data:

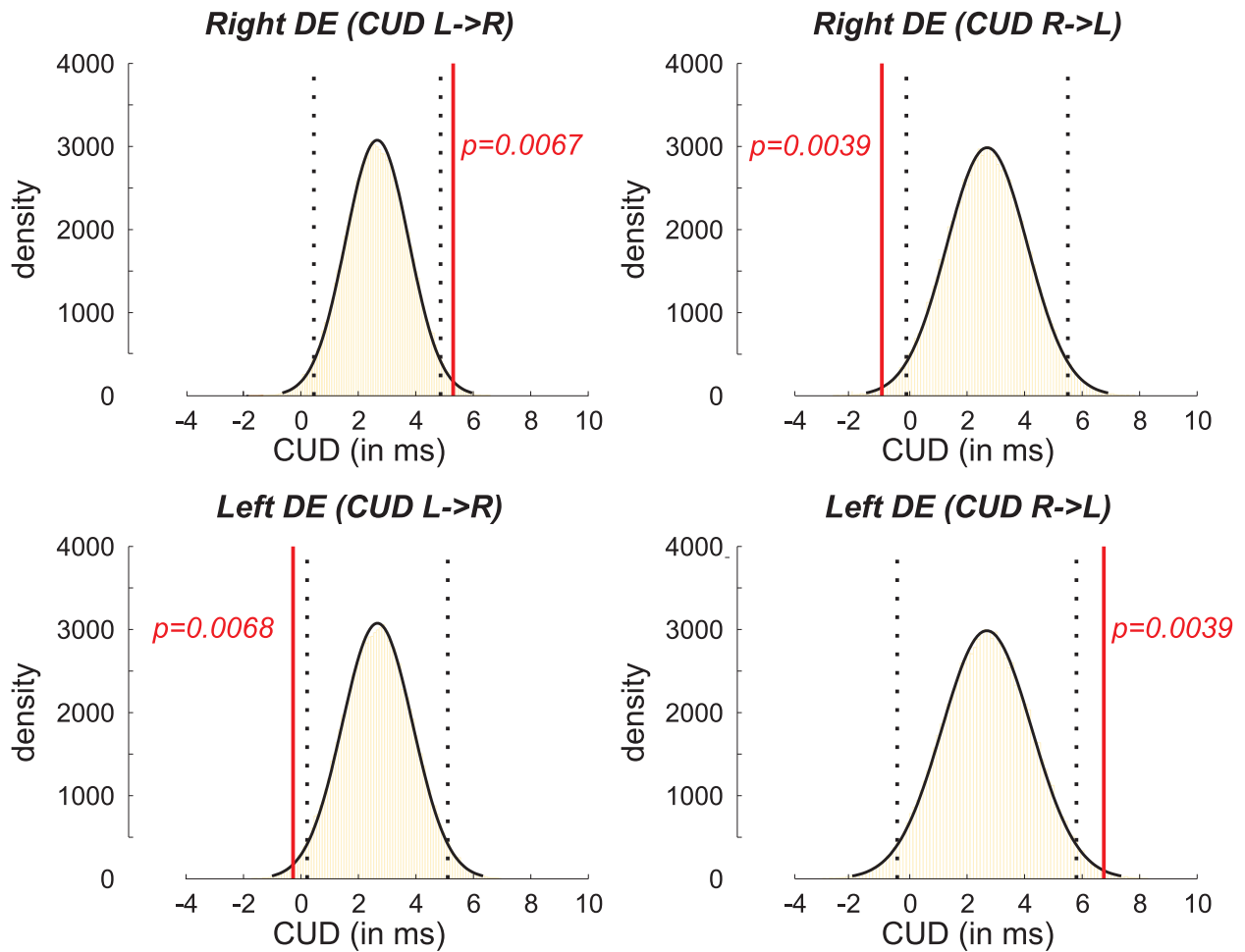
Subjects N°	Gender	Age	L.Q (%)	Eye dominance
1	F	25	100	Right
2	M	27	50	Right
3	M	27	100	Right
4	F	26	80	Right
5	F	23	40	Right
6	F	33	40	Right
7	F	20	50	Right
8	M	21	20	Right
9	F	22	70	Right
10	M	41	100	Right
11	F	18	58	Right
12	F	19	73	Right
13	F	25	50	Right
14	F	24	100	Right
15	F	29	80	Right
16	F	25	70	Right
17	F	32	100	Right
18	F	20	100	Right
19	M	35	30	Right
20	M	24	70	Right
21	M	22	60	Left
22	F	23	50	Left
23	M	20	70	Left
24	M	28	80	Left
25	M	23	60	Left
26	M	28	30	Left
27	M	32	70	Left
28	F	30	90	Left
29	F	34	100	Left
30	F	26	86	Left
31	F	22	80	Left
32	M	38	73	Left
33	F	21	86	Left
34	M	29	22	Left
35	M	31	67	Left
36	F	23	100	Left
37	M	24	70	Left
38	F	49	90	Left

**Supplementary table A.1:** Gender, age, Edinburgh Handedness Inventory score (Lateralization quotient, L.Q) and eye dominance (assessed by hole-in-card test) in right-handers.

Subjects N°	Gender	Age	L.Q (%)	Eye dominance	Hand posture during writing
39	M	23	-76	Right	Non-inverted
40	F	19	-70	Right	Inverted
41	F	22	-30	Right	Non-inverted
42	F	21	-60	Right	Non-inverted
43	M	23	-70	Right	Non-inverted
44	M	24	-60	Right	Inverted
45	F	23	-75	Right	Non-inverted
46	F	31	-50	Right	Non-inverted
47	F	21	-70	Right	Non-inverted
48	M	23	-100	Right	Inverted
49	M	19	-22	Left	Inverted
50	F	25	-26	Left	Non-inverted
51	F	27	-20	Left	Non-inverted
52	M	24	-30	Left	Non-inverted
53	F	24	-80	Left	Non-inverted
54	M	20	-70	Left	Non-inverted
55	F	36	-80	Left	Non-inverted
56	F	27	-55	Left	Inverted
57	M	39	-100	Left	Inverted
58	M	26	-80	Left	Non-inverted
59	M	19	-52	Left	Inverted
60	F	21	-38	Left	Non-inverted

**Supplementary table A.2:** Gender, age, Edinburgh Handedness Inventory score (L.Q), eye dominance (assessed by hole-in-card test) and hand posture during writing in left-handers.

## Randomization test in right-handers



**Supplementary Figure 1:** Randomization test in right-handers. The aim was to disclose if CUD differences obtained in the present study were due to the participants classification according to eye dominance or could be attributable to the chance. The 38 participants were pooled without considering their eye dominance. Each participant always remained associated with its own CUD values (one for CUD from left to right and one for CUD from right to left). Then we randomly picked-up (without replacement) 20 participants to constitute the first group (right-handers with right DE). The remaining 18 participants were placed in the second group (right-handers with left DE). For each of the two virtual groups, mean values were computed for the two CUD directions. This shuffling was repeated 10000 times giving rise to four distributions corresponding to random assignment (chance distribution). Actual mean values obtained in the present study (i.e. CUD from left to right and CUD from right to left, for each group of right-handers; bold red vertical lines) were compared to these four distributions to obtain a  $p$ -value. All  $p$ -values were inferior to 0.01, meaning that the null hypothesis (i.e. effect due to chance) was rejected. Dashed black vertical lines correspond to  $p=0.05$ .

**Results of the analysis excluding right-handers with a weak lateralization score (section 2.2. Results for right-handers):**

As stated in the text (section 2.2.), we conducted a second statistical analysis to assess whether right-handers with a weak lateralization score (<50%) could have influence the results. Only 6 among the 38 right-handers involved in the study were in this situation (2 left DE and 4 right DE). We conducted exactly the same three factor mixed ANOVA than the one used in the paper without these 6 participants (32 participants, 16 in each group of right-handers, see supp. Table A1). It resulted in no main effect of Eye ( $p=0.5$ ), Hand ( $p=0.88$ ) or Hemifield ( $p=0.39$ ) and no interaction between Hand and Eye ( $p=0.82$ ). Similarly to the results obtained with the 38 participants, we obtained two significant first level interactions. One between the Hand and Hemifield factors [ $F(1,30)=18.59$ ;  $p=0.0002$ ] and the other between DE and Hemifield factors [ $F(1,30)=7.01$ ;  $p=0.013$ ]. The second level interaction (Hand x Hemifield x Eye) was again non significant ( $p=0.43$ ). The post-hoc comparisons of this second level interaction confirmed that significant differences between the two hemifields were only found when participants with left DE responded with the right hand ( $p=0.0002$ ) and when right DE participants responded with the left hand ( $p=0.016$ ).

**Data for the Monte-Carlo Simulation (section 2.3. Discussion for right-handers):**

From Bourassa et al. (1996), p23:

Mean number of right-handers with a right DE in a random population of right-handers = 65.57 +/- 7.64% (normal distribution)

TR distributions for right-handers with right DE (normal distributions, n=10000):

Left hand / LVF = 239.1 +/- 27.47 ms

Left hand / RVF = 244.4 +/- 27.34 ms

Right hand / LVF = 238.6 +/- 27.5 ms

Right hand / RVF = 239.6 +/- 27.36 ms

TR distributions for right-handers with left DE (normal distributions, n=10000):

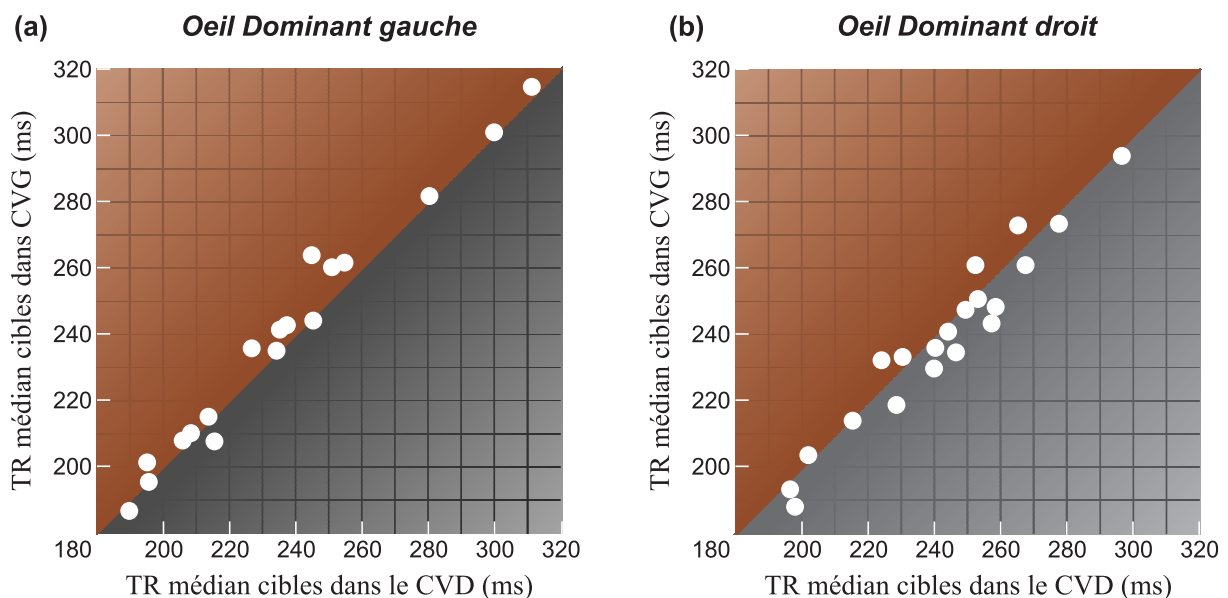
Left hand / LVF = 237.95 +/- 35.5 ms

Left hand / RVF = 237.68 +/- 33.98 ms

Right hand / LVF = 241.18 +/- 38.06 ms

Right hand / RVF = 234.43 +/- 36.6 ms

Données individuelles :



**Figure B.1 : Données individuelles des droitiers inclus dans l'Article I.** Pour chaque participant (rond blanc), la médiane des temps de réaction pour les cibles présentées dans le champ visuel droit (CVD) est représentée en fonction de la médiane des temps de réaction aux cibles présentées dans le champ visuel gauche (CVG). Un rond blanc situé dans la partie rouge indique des temps de réaction plus faibles pour les cibles présentées dans le CVD tandis qu'un rond blanc situé dans la partie grise indique l'avantage temporel inverse. Les (a) droitiers œil dominant gauche, comme les (b) droitiers œil dominant droit, montrent un avantage temporel pour l'hémichamp visuel controlatéral à leur œil dominant. Cependant, une petite proportion de participants ne suit pas le patron de résultats montré par l'ensemble du groupe, suggérant ainsi que le phénomène de DO n'est pas un phénomène répondant à une loi binaire mais s'illustrant plutôt sur un continuum.

Les résultats de cette expérimentation montrent que chez les droitiers, les TRs manuels en réponse aux cibles présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD sont plus rapides que ceux en réponse aux cibles présentées dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'OD. En raison de l'interaction entre l'avantage donné par la stimulation de l'hémirétine temporale de l'OD et le temps de transfert interhémisphérique qui est

nécessaire dans la condition croisée, cette différence entre les deux hémichamps visuels s'exprime de façon significative uniquement lorsque les réponses sont données de la main controlatérale à l'OD (voir modèle algébrique et **Figure I** de l'**Article I**). Pour autant, aucun avantage n'a été révélé entre les deux mains utilisées pour répondre. Ce résultat se pose en contradiction par rapport à l'hypothèse soulevée par [Azémar et al. \[2008\]](#) selon laquelle la main controlatérale à l'OD bénéficierait d'un avantage temporel (voir aussi [Azémar \[2003\]](#); **Chapitre A.III.5**). De même, cette absence de différence entre les TRs de la main gauche et de la main droite est en contradiction avec l'hypothèse de la spécialisation de l'hémisphère droit pour les domaines de la sensori-motricité et de l'attention spatiale qui conférerait un avantage à la main gauche chez les droitiers [[Carson et al., 1995](#); [Mieschke et al., 2001](#); [Boulinguez et al., 2001a](#); [Barthélémy and Boulinguez, 2002](#)].

Cependant, il est possible que les différences entre les mains utilisées pour répondre aient été partiellement masquées par la simplicité des mouvements manuels utilisés dans la présente expérimentation. Afin de nous en assurer, nous avons mis en place une nouvelle expérimentation pour laquelle des mouvements de pointage manuels plus complexes ont été utilisés.



## Données Supplémentaires I

### Influence de la dominance oculaire dans une tâche de pointage manuel en direction de cibles latéralisées

---

Romain CHAUMILLON<sup>a</sup>, Kévin VEILLET<sup>b</sup>, Jean BLOUIN<sup>a</sup> & Alain  
GUILLAUME<sup>a,c</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire de Neurosciences Cognitives, CNRS et Aix-Marseille Université, UMR 7291, FR 3C FR 3512, 13331 Marseille cedex 3, France

<sup>b</sup> Laboratoire Mouvement, Sport et Santé, Université de Rennes 2 et ENS de Rennes, EA 1274, Avenue Robert Schuman, 35170 Bruz, France

<sup>c</sup> Department of Psychology, New York University, 6 Washington Place, New York, NY, 10003, USA

Objectif de l'expérimentation :

L'article précédent (**Article I**) démontre, chez les droitiers, un avantage temporel donné par la stimulation de l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD dans une tâche de temps de réaction simple, et ce quelle que soit la main utilisée pour répondre. Cette absence d'effet de la DO sur la main utilisée pour répondre va à l'encontre de l'hypothèse proposée par Azémar et al. [2008] selon laquelle la main controlatérale à l'OD devrait montrer les TRs les plus faibles (voir aussi Azémar [2003]). Cependant, la motricité manuelle utilisée dans notre expérimentation pourrait être trop simple pour mettre en évidence une telle influence. Par conséquent, nous avons testé l'effet de la DO dans une tâche plus complexe d'atteinte manuelle de cibles latéralisées.

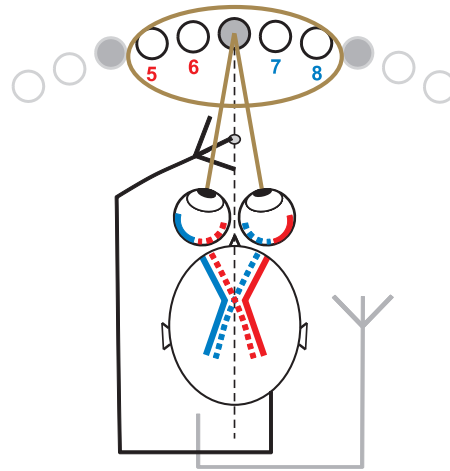
Participants :

La latéralité manuelle de chaque participant a été déterminée par le « *lateral preference inventory* » [Coren and Mah, 1993] tandis que la DO de chaque participant a été déterminée par le test du *hole-in-card* [Miles, 1930] répété 3 fois. Vingt-deux droitiers (âge moyen = 26.7 ans, SD=  $\pm$  4.6; 7 femmes; 11 OD droit) et 19 gauchers (âge moyen = 25.8 ans, SD=  $\pm$  6.04; 6 femmes; 9 OD droit) ont participé à cette expérimentation.

Dispositif expérimental :

Les participants avaient pour consigne de produire des mouvements de pointage manuels en direction de cibles visuelles latéralisées. Ces pointages étaient réalisés en condition boucle ouverte (« *open loop condition* »; *i.e.* sans que le sujet soit en mesure d'obtenir un retour sur sa performance). Les participants avaient également pour consigne de ne pas effectuer de saccades orientées, c'est à dire qu'ils devaient effectuer les mouvements de pointage vers ces cibles le plus rapidement et précisément possible, sans jamais quitter du regard la diode de fixation centrale. Afin de s'en assurer, la fixation centrale était vérifiée grâce à l'enregistrement de la position des yeux (ASL eye-tracker 6000). Quatre cibles étaient utilisées, 2 de chaque côté du point de fixation (*i.e.* dans le CVG ou dans le CVD) avec une excentricité de 10° (cibles 6 et 7 de la **Figure B.2**) ou de 20° (cibles 5 et 8 de

la **Figure B.2**). Nous avons, au préalable, placé des capteurs sur les index de chaque participant afin d'être en mesure d'enregistrer leur mouvement.



Point de fixation central

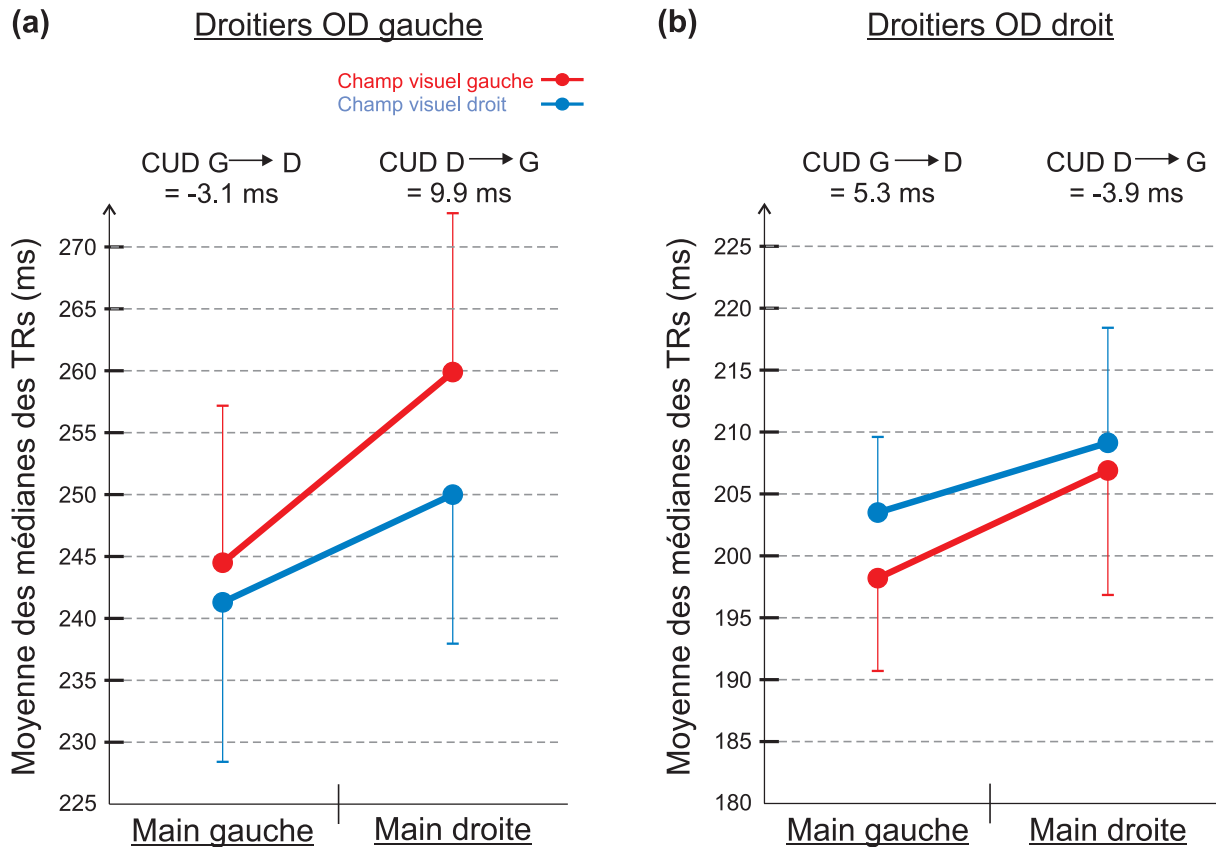
**Figure B.2 : Pointage manuel vers des cibles visuelles latéralisées : dispositif expérimental.** Les numéros de cibles rouges et bleues représentent les cibles présentées dans l'hémichamp visuel gauche et dans l'hémichamp visuel droit du participant, respectivement.

Analyse statistique :

Les TRs correspondaient au calcul de la différence de latence entre l'apparition de la cible et le moment où l'index du participant quittait la position de départ (détecté grâce à un logiciel d'analyse du mouvement 3D ; Mokka : Motion Kinematics and Kinetics Analyzer). Les TRs inférieurs à 150 ms (considérés comme étant des réponses anticipées ; Jensen [2006]) ou supérieurs à 800 ms (considérés comme étant des manques attentionnels) ont été exclus des analyses. Par la suite, les médianes des TRs ont été calculées pour chaque participant. Ces médianes ont été soumises à une ANOVA mixte 2 (DO : gauche, droite) x 2 (Main de réponse : gauche, droite) x 2 (Hémichamp visuel stimulé : gauche, droit) avec mesures répétées sur les deux derniers facteurs. Quand cela était nécessaire, des tests *post-hoc Newman-keuls* ont été utilisés pour effectuer les comparaisons spécifiques. Pour chaque groupe de participants, les moyennes des médianes de TR sont reportées sur les **Figures B.3., B.4.**

*Résultats et Discussion :*• **Droitiers :**

L'analyse statistique a révélé un effet principal de l'OD [ $F(1,20)= 9.66$  ;  $p= .006$ ] montrant que, toutes conditions confondues, les droitiers OD droit sont plus rapides à déclencher leur mouvement que les droitiers OD gauche. L'effet principal du facteur Main [ $F(1,20)= 7.19$  ;  $p= .014$ ] montre que les droitiers sont plus rapides à déclencher le mouvement lorsqu'ils utilisent leur main gauche que lorsqu'ils utilisent leur main droite, et ce quel que soit leur OD. Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse selon laquelle la main gauche des droitiers serait avantagée en raison de la spécialisation hémisphérique droite pour les domaines de la sensori-motricité et de l'attention spatiale [Ballanger and Boulinguez, 2009]. Aucun effet du facteur Hémichamp visuel de stimulation n'a été révélé ( $p= .68$ ). De manière intéressante, l'analyse statistique montre une interaction entre les facteurs OD et hémichamp visuel de stimulation [ $F(1,20)= 5.73$  ;  $p= .027$ ] indiquant que le même raisonnement que celui de l'**Article I** peut être adopté : les TRs sont plus rapides lorsque les cibles sont présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD que lorsqu'elles sont présentées dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'OD. Un autre fait important mis en exergue par l'analyse statistique est l'absence d'interaction entre la Main utilisée pour répondre et l'Hémichamp visuel de stimulation ( $p= .34$ ). Cette absence d'interaction montre que lors de la planification d'un mouvement plus complexe de pointage, l'effet Poffenberger classiquement observé pour des appuis boutons simples disparaît. Ce patron de résultats, observé chez les droitiers, montre que même lors de mouvements manuels plus complexes, l'avantage temporel donné aux cibles controlatérales à l'OD, du fait de la stimulation de l'hémirétine temporale de l'OD, est conservé. Ce constat renforce d'autant plus l'idée selon laquelle cette latéralisation du système oculaire exerce une influence importante dans les transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité manuelle.

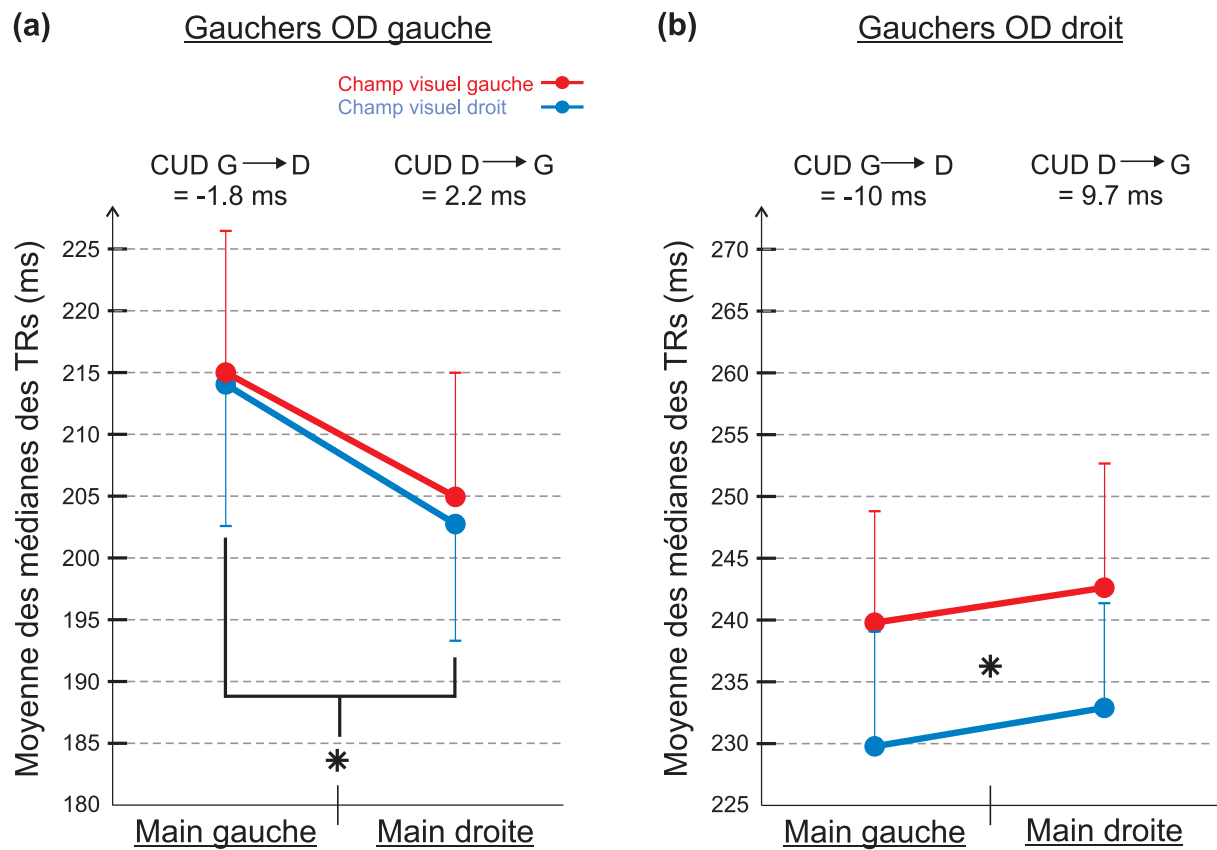


**Figure B.3 : Pointage manuel et cibles latéralisées : résultats chez les droitiers.** Notons que, pour des raisons graphiques, les échelles des (a) Droitiers OD gauche et (b) OD droit, qui présentent des temps de réaction plus faibles, ne sont pas similaires. Les CUD de gauche à droite et de droite à gauche sont donnés à titre indicatif mais ne seront pas discutés en raison de notre précédente démonstration de leur non-validité (**Article I**). Les barres d'erreurs représentent les SEM.

- **Gauchers :**

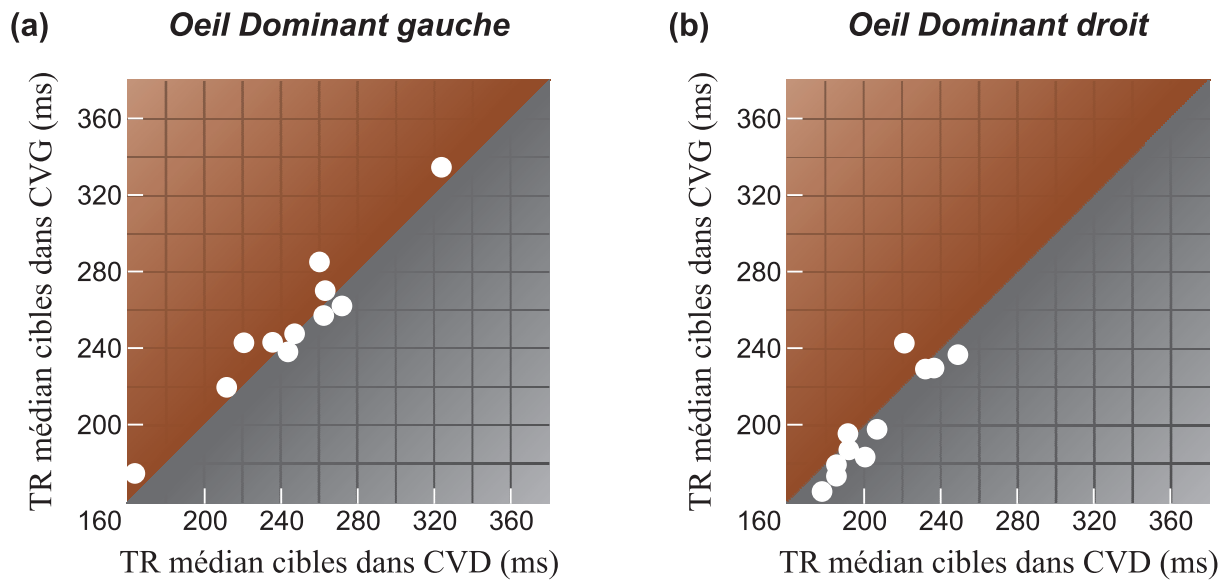
L'analyse statistique n'a révélé aucun effet de l'OD ( $p = .2$ ) ni de la Main utilisée pour répondre ( $p = .28$ ). En revanche, une tendance non-significative est révélée sur le facteur principal Hémichamp visuel de stimulation [ $F(1,17) = 4.4$ ;  $p = .051$ ]. L'analyse *post-hoc* menée sur l'interaction non-significative entre l'hémichamp visuel de stimulation et l'OD ( $p = .18$ ) montre que cette tendance est due à un avantage temporel significatif pour les cibles visuelles présentées dans l'hémichamp visuel droit chez les gauchers OD droit ( $p = .025$ ). A l'inverse, les gauchers OD gauche ne montrent aucune différence entre les deux hémichamps visuels de stimulation ( $p = .62$ ). De manière intéressante, l'analyse montre également une tendance marquée pour l'interaction entre l'OD et la Main utilisée pour répondre [ $F(1,17) = 3.78$ ;  $p = .068$ ] suggérant que la main controlatérale à l'OD aurait tendance à être plus rapide que la main ipsilatérale à

l'OD. L'analyse *post-hoc* révèle que cet effet est présent chez les gauchers OD gauche ( $p= .044$ ) mais est absent chez les gauchers OD droit ( $p= .57$ ). Cet avantage pour la main non-dominante chez les gauchers OD gauche et son absence chez les gauchers OD droit, pourrait contribuer à l'explication de l'inconsistance des résultats observés chez les gauchers manuels [Barthelemy and Boulinguez, 2001], lorsque la DO n'est pas prise en compte. Comme observé chez les droitiers, l'absence d'interaction entre la Main utilisée pour répondre et l'Hémichamp visuel de stimulation ( $p= .99$ ) montre que l'effet Poffenberger est absent lors de la planification de mouvements manuels plus complexes.



**Figure B.4 : Pointage manuel et cibles latéralisées : résultats chez les gauchers.** Notons que, pour des raisons graphiques, les échelles des (a) Gauchers OD gauche et (b) OD droit ne sont pas similaires. Les CUD de gauche à droite et de droite à gauche sont donnés à titre indicatif mais ne seront pas discutés en raison de notre précédente démonstration de leur non-validité (Article I). Les barres d'erreurs représentent les SEM.

Données individuelles :



**Figure B.5 : Données individuelles pour l'étude des mouvements de pointage manuels.** Pour chaque participant (rond blanc), la médiane des temps de réaction pour les cibles présentées dans le champ visuel droit (CVD) est représentée en fonction de la médiane des temps de réaction aux cibles présentées dans le champ visuel gauche (CVG). Un rond blanc situé dans la partie rouge indique des temps de réaction plus faibles pour les cibles présentées dans le CVD tandis qu'un rond blanc situé dans la partie grise indique l'avantage temporel inverse. Les (a) droitiers œil dominant gauche, comme les (b) droitiers œil dominant droit, montrent un avantage temporel pour l'hémichamp visuel controlatéral à leur œil dominant. Cependant, une petite proportion de participants ne suit pas le patron de résultats montré par l'ensemble du groupe, suggérant ainsi que le phénomène de DO n'est pas un phénomène répondant à une loi binaire mais s'illustrant plutôt sur un continuum.

## Chapitre II : Influence de la dominance oculaire sur les transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité de l'œil

### Présentation de l'article II

Cette expérimentation a consisté à compléter notre étude de l'influence de la dominance oculaire au niveau de la visuo-motricité en évaluant cette influence au niveau des mouvements oculaires eux-mêmes. Nous avons étudié les déviations de la trajectoire des mouvements oculaires produites par l'apparition soudaine de distracteurs visuels latéralisés (*i.e.* soit dans l'hémichamp visuel gauche soit dans l'hémichamp visuel droit). Quelques millisecondes avant le déclenchement d'une saccade oculaire dirigée vers une cible placée  $10^\circ$  à la verticale au-dessus d'un point de fixation, un distracteur est flashé, dans l'hémichamp visuel gauche ou dans l'hémichamp visuel droit du participant. La présentation d'un tel distracteur est connue pour provoquer une activation concurrente à celle correspondante à la présentation de la cible sur les cartes visuo-motrices [Doyle and Walker, 2001; McSorley et al., 2004]. Il en résulte une déviation de la trajectoire de la saccade. Du fait de l'implication spécifique de l'hémirétine temporale de l'œil dominant dans la relation entre l'œil dominant et son hémisphère ipsilatéral [Shima et al., 2010], nous faisons l'hypothèse que la présentation d'un distracteur dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'œil dominant devrait provoquer une déviation saccadique plus ample que si celui-ci est présenté dans l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant. Nos résultats confirment notre hypothèse : l'influence de la DO, déjà mise en évidence pour la production de mouvements manuels (**Chapitre B.I**), s'étend à la production des mouvements oculaires, laissant ainsi supposer une influence de la DO sur l'ensemble de la visuo-motricité.



## Article II

# Distractor modulation of saccadic curvature and latency vary according to the eye dominance



Romain CHAUMILLON<sup>a</sup>, Nadia ALAHYANE<sup>b</sup>, Patrice SENOT<sup>b</sup>, Judith  
VERGNE<sup>b</sup>, Christelle LEMOINE<sup>b</sup>, Karine DORE-MAZARS<sup>b,c</sup>, Jean  
BLOUIN<sup>a</sup>, Dorine VERGILINO-PEREZ<sup>b,c</sup> & Alain GUILLAUME<sup>a,d</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire de Neurosciences Cognitives, CNRS et Aix-Marseille Université, UMR  
7291, FR 3C FR 3512, 13331 Marseille cedex 3, France

<sup>b</sup> Laboratoire Vision Action Cognition, Université Paris-Descartes, Sorbonne Paris cité,  
EA 7326, IUPDP, INC, Paris, France

<sup>c</sup> Institut Universitaire de France

<sup>d</sup> Department of Psychology, New York University, 6 Washington Place, New York, NY,  
10003, USA

*En préparation*

***Abstract:***

Eye dominance may influence visuo-motor processes. More specifically, a privileged relationship between the dominant eye (DE) and its ipsilateral hemisphere may introduce an asymmetry in behavioral responses to visual stimuli. Specifically, the contralateral visual hemifield with respect to the DE which linked to the ipsilateral hemisphere through the temporal hemiretina, may be favoured in visuomotor tasks. Here we used the paradigm of a distractor presentation in a saccadic task to test this hypothesis. We observed that the deviation of the eye movement trajectory toward the distractor was larger when the distractor appeared in the contraversive visual hemifield with respect to the DE. Stronger perturbations in this case were also revealed by saccadic latency increases. These results are consistent with larger visual activations for stimuli appearing in the contraversive visual hemifield with respect to the DE. Taken together with our previous demonstration of a similar effect on hand movement reaction times [[Chaumillon et al., 2014](#)], it indicates a widespread influence of the eye dominance in visuo-motor processes.

## 1. Introduction

Saccadic eye movements are crucial to visually explore the highly complex world surrounding us. To deal with this complexity, selecting relevant information and suppressing competing information are essential processes in order to orient our eyes toward, and thus align the fovea with, objects of interest. In specific situations, the suppression of unexpected stimuli, *i.e.* distractors appearing during the planning of saccadic eye movement, is incomplete. This incomplete suppression of distractor influence is reflected in the modification of several saccade parameters including both temporal (*e.g.* the saccade latency onset; Findlay [1983]; Ottes et al. [1986]; McSorley et al. [2009]) and spatial parameters. While performing saccades, an increase in the onset latency (also called saccade reaction time) increase was found when target presentation was accompanied by a distractor compared to the condition with target alone [Walker et al., 1997; Laidlaw and Kingstone, 2010]. The spatial parameters of the saccade, such as the saccade end point (*i.e.* global effect; Pitts and McCulloch [1947]; Deubel et al. [1984]; Findlay and Walker [1999] or Vitu [2008] for reviews) or the saccadic curvature [Findlay and Harris, 1984; McPeck and Keller, 2001; Van der Stigchel et al., 2006] are also disrupted by the presentation of a distractor. Concerning specifically the latter parameter, it has been consistently shown that the presentation of a distractor creates a saccadic curvature, either toward [McPeck and Keller, 2001; McPeck et al., 2003] or away [Doyle and Walker, 2001; Tipper et al., 2001; McSorley et al., 2004] from the distractor location.

This saccadic curvature either toward or away from the distractor is often explained by a competition via lateral connections between several activations on a common saliency map [Doyle and Walker, 2002; McSorley et al., 2004, 2006]. This saliency map may be distributed across a network of topographically organized sensory-motor structures (*e.g.* superior colliculus (SC): Robinson [1972]; Ottes et al. [1986]; lateral intraparietal area (LIP): Ipata et al. [2006]; Thomas and Paré [2007]; the frontal eye field (FEF): Thompson and Bichot [2005] and the occipital cortex: Gur and Snodderly [1997]). The simultaneous presentation of target and distractor would induce multiple peaks of neural

activity on the saliency map encoding several potential saccadic targets [McIlwain, 1986; Findlay and Walker, 1999]. Some selection processes, based on competitive interactions, result in the preservation of the target and in the inhibition of the distractor activity. In deviation toward the distractor location, the distractor-related activity would not be completely inhibited and hence influence the execution of the saccadic program resulting in a trajectory bending toward the distractor (McPeck et al. [2003]; see also Robinson [1972]; Walker et al. [2006]). Curvature away from distractors, although not yet fully understood, has been attributed to top-down processes that inhibit distractor-related activity on the saliency map below baseline level prior to saccade initiation [Sheliga et al., 1994, 1995; Tipper et al., 2000; Doyle and Walker, 2001; Tipper et al., 2001; Doyle and Walker, 2002; McSorley et al., 2004]. In both cases (*i.e.* deviation toward or away from the distractor location), a relationship between the magnitude of curvature and the strength of neural activity at the distractor site has been shown [McPeck et al., 2003; Port and Wurtz, 2003]. Finally, importantly, a relationship between the latency of the saccade and the influence of the distractor has been demonstrated: short latency saccades show a deviation toward the distractor whereas longer latency saccades show a deviation away from the distractor location (McSorley et al. [2006, 2009]; Mulckhuyse et al. [2009]; see Van der Stigchel [2010] for review). The proposed scheme is thus that for short latency saccades, top-down selective influence have not enough time to completely inhibit distractor related activity, resulting in a toward deviation, whereas for longer latency saccade, this inhibition has the time to be completed, resulting in an away deviation.

Recently, we demonstrated that the eye dominance and more specifically sighting eye dominance which defines the dominant eye (DE) as the one we unconsciously choose when we have to perform monocular tasks, influences manual reaction times [Chaumillon et al., 2014]. While right-handers were engaged in a Poffenberger paradigm [Poffenberger, 1912], we observed that their reaction times to press a button in reaction to the appearance of a lateralized visual stimulus were shorter when the flashes were presented in contralateral hemifield compared to the ipsilateral hemifield with respect to the DE. Previous studies have already shown that the stimulation of the DE activates a larger

cerebral network and with shorter latency compared to the stimulation of the non-DE [Seyal et al., 1981; Rombouts et al., 1996]. More specifically, Shima et al. [2010] postulated that this larger activation could be restricted to the ipsilateral hemisphere with respect to the DE through the temporal hemiretina of the DE. The temporal advantage (*i.e.* shorter reaction times) given by the stimulation of the contralateral visual hemifield (*i.e.* which stimulates the temporal hemiretina of the DE) compared to the ipsilateral one with respect to the DE that we observed reinforces this assumption and demonstrates that the specific organization of eye dominance influences the triggering of manual action [Chaumillon et al., 2014].

The aim of the present study was to use the paradigm of the distractor in a saccadic task, presented above, to further characterize the visuo-motor influence of the lateralization of the visual system referred to as the eye dominance. As the distractor influence on the saccadic movement trajectory when latency of saccade is short (*i.e.* deviation toward the distractor) is much more clearly understood (see above), we limited our inquiry to these types of saccades. To obtain a maximum of these toward deviations, we used a gap paradigm [Saslow, 1967] to decrease saccade latencies (*i.e.* inferior to 200 ms, see above). Additionally, it is known that other factors also enhance this type of deviation: low predictability of target and distractors locations [Walker et al., 2006], common physical characteristics between targets and distractors [Ludwig and Gilchrist, 2003; Mulckhuysen et al., 2009] and relatively small space between target and distractor [McSorley et al., 2009]. These factors were taken into account to design our experimental protocol. Finally, to maximize the saccadic curvature, we designed a task with vertical saccades as curvature in these movements is larger compared to horizontal saccades [Walker and McSorley, 2008]. We also used salient distractors and a stimulus onset asynchrony (SOA) of 17 ms. Indeed, van Zoest et al. [2012] showed that the more salient the distractor, the more competition and thus more curvature of the saccade path it evokes. Bompas and Sumner [2009] showed that a SOA around 20 ms is efficient to induce large saccadic curvature when using salient distractors.

---

## ***2. Materials and Method***

### ***2.1. Participants***

Thirty-one right-handed participants (mean age = 25.2 years, SD =  $\pm 5.3$ ; 6 males) participated in this experiment after having provided a signed written consent for their inclusion. All participants were healthy, reported normal or corrected-to-normal vision and showed no sign of neurological disorders. The study was performed in accordance with the local ethics committee and the ethical standards laid down in the Declaration of Helsinki (last modified, 2004). The eye dominance was assessed by the hole-in-card test [Miles, 1930] repeated three times. This test is known to be the most reliable to determine eye dominance [Taghavy and Kügler, 1987] and is not influenced by handedness. The handedness of each participant was assessed by the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield [1971]; score = lateralization quotient) According to this test a lateralization quotient of +100% represents extreme right hand preference and -100% extreme left hand preference; the mean value obtained here was 81.7% (SD =  $\pm 17.7\%$ ; range from 37 to 100%). The eye dominance test allowed us to classify participants in 2 experimental groups: right-handers with left or right DE (16 and 15 participants, respectively).

### ***2.2. Experimental setup***

Participants were seated in a dimly lit room, 57 cm away from the screen and their heads kept stable with a chin and forehead rest. Stimuli were presented on an Iiyama HM240DT monitor (Iiyama, Nagano, Japan) with a refresh rate of 170 Hz and a screen resolution of 800 x 600 pixels. Movements of the dominant eye were recorded with an Eyelink (SR research, Ontario, Canada) having a temporal resolution of 1000 Hz and a spatial resolution of  $0.25^\circ$ . Each session began with a nine-point calibration over the entire screen.

### 2.3. Experimental task

Each trial began with the presentation of the initial fixation cross (height:  $0.4^\circ$  square; luminance:  $35 \text{ cd/m}^2$ ; see **Fig. 1a**) randomly displayed during 300, 500 or 700 ms at the center of a grey background ( $25 \text{ cd/m}^2$ ). During this delay, the eye position was checked and if the distance between eye position and the center of the cross was greater than  $0.75^\circ$ , the trial was cancelled and returned later in the session. If not, the trial started and fixation cross disappeared. In order to decrease saccade latencies we used a gap paradigm: the target (small circle with a diameter of  $0.5^\circ$ ; luminance:  $45 \text{ cd/m}^2$ ) appeared 200 ms after the offset of the fixation cross (Gap-200; see [Mayfrank et al. \[1986\]](#) for relationship between amount of fast saccade and duration of the gap). [Walker et al. \[2006\]](#) showed that when the target location was predictable, the saccade tended to curve away from the distractor location whereas when the target location was unpredictable, deviations toward the distractor location tended to be obtain<sup>1</sup>. Hence, to maximize the likelihood of deviations toward the distractor, two target locations were possible: either  $10^\circ$  vertically above (upper visual field) or below the fixation point (lower visual field). Participants were required to perform vertical saccades as quickly and accurately as possible.

Each participant performed 264 trials that were splitted up in three experimental phases (84, 80 and 80 trials) with a small break between each. The following trial types were randomly distributed among these phases. In the 132 trials in which the target was displayed in upper visual field, in 75% of trials one or two lateralized distractor(s) (small circle(s) with a diameter of  $0.5^\circ$ ; luminance:  $55 \text{ cd/m}^2$ ) was(were) flashed during 100 ms with a stimulus onset asynchrony (SOA) of 17 ms: distractor appeared either in the LVF (25% = 33 trials) or in the RVF (25% = 33 trials), or two distractors were presented simultaneously, one in each hemifield (25% = 33 trials). Positions of these distractors were always halfway between the target and the fixation point ( $7.1^\circ$  with  $45^\circ$  of inclination; see **Fig. 1b**). In the remaining 33 trials with a target in the upper visual field, no distractor was present (baseline condition; 33 trials). Finally, to avoid the predictability of the target

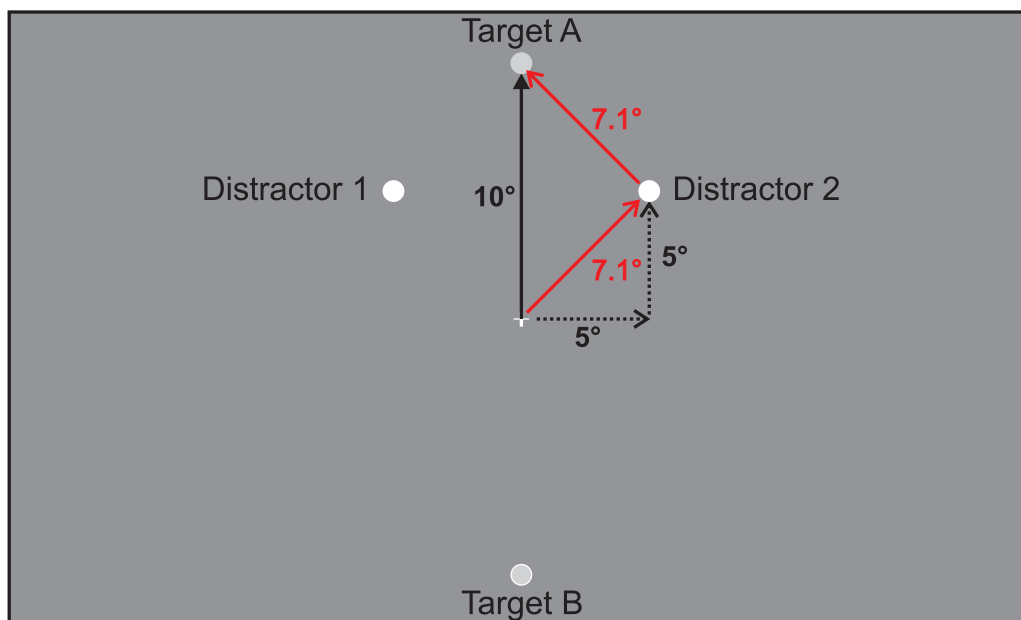
---

1. Note that this relationship between predictability and direction of the saccadic curvature was observed when latencies of saccade onset were inferior to about 250 ms.

location, 132 trials consisted of a target displayed in lower visual field with no associated distractor.

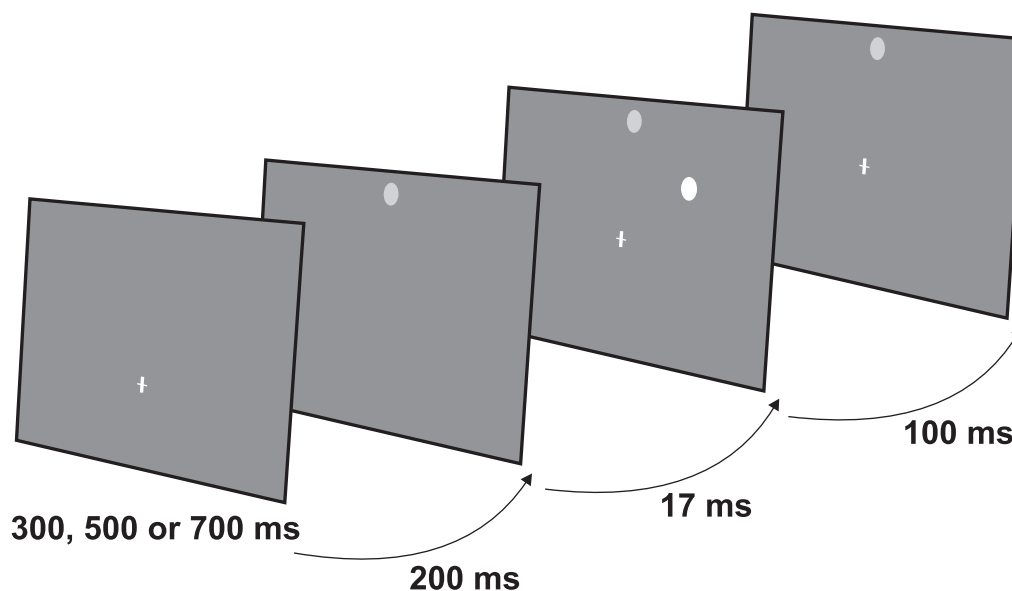
(a)

### Experimental setup



(b)

### Experimental time course



**Figure 1: Experimental setup and time course.** (a) Schematic representation showing the spatial location of saccade targets and distractors. When target A was displayed (upper visual field), four experimental conditions (each involving 33 trials) were tested: no distractor condition, distractor displayed in LVF (distractor 1), distractor displayed in RVF (distractor 2), or both distractors displayed together (distractors 1 and 2). The fifth experimental condition (involving 132 trials) corresponds to the display of target B (lower visual field), without associated distractor. These five experimental conditions were randomly mixed across the 3 experimental sessions. (b) Each trial started by the presentation of a central fixation cross during 300, 500 or 700 msec. In order to obtain a majority of saccades with relatively short latency, a gap of 200 msec was inserted between the fixation offset and the target onset. In conditions involving the presentation of a distractor, it was displayed during 100 msec with a SOA of 17 msec.



## 2.4. Statistical analysis

Eyelink software identified saccade start and endpoints using 30 deg/s velocity and 8000 deg/s<sup>2</sup> acceleration criteria. The following analyses of saccade metrics and dynamics were carried out using a custom script developed in Matlab (The MathWorks Inc., Natick, MA).

- **Saccade latency analysis**

Saccades with latency inferior to 80 ms or superior to 500 ms were excluded from the analysis. The mean latencies for each of the four conditions with the target in the upper visual field were computed for each subject. These means were submitted to a 2 (DE: Left DE, Right DE) by 4 (Condition: baseline, distractor in LVF, distractor in RVF, double distractor) bootstrap-based ANOVA with repeated measures on the last factor.

- **Saccadic deviation analysis**

For each saccade, we computed the curvature of the trajectory in estimating the area under the curve (AUC) formed by the sampled curve saccade trajectory relative to the direct distance between start fixation position and landing position. In this aim, in each interval of time (*i.e.* each millisecond) the AUC was assimilated to a trapeze. For instance, at sample point  $n$ , the deviation perpendicular to the direction of the saccade at  $n$  and  $n-1$  was averaged. This average was multiplied by the distance between  $n$  and  $n-1$  along the direct route of the saccade. Then, the AUC corresponds to the sum of all these intervals for the duration of the saccade. Finally, in order to normalize across saccades of varying amplitudes, the AUC was divided by saccade amplitude (AUC/ampl; amplitude was defined as the shortest distance between saccade start and endpoint; see [Ludwig and Gilchrist \[2002\]](#); [McSorley et al. \[2004\]](#) for detailed methodology).

As saccade trajectories are never completely straight (*e.g.* [Dodge \[1917\]](#); [Yarbus \[1967\]](#)), the area of curvature observed in no distractor condition (in upper visual field) served as baseline and was subtracted from that observed under distractor conditions

[McSorley et al., 2004]. The following measures are then equal to the difference between the deviations observed in baseline condition and in analyzed condition.

The means of saccadic deviation provided in each participant were submitted to a 2 (DE: Left DE, Right DE) by 3 (Condition: Distractor in LVF, distractor in RVF, double distractor) bootstrap-based ANOVA with repeated measures on the last factor.

- **Selection performed to obtain only toward deviation**

We previously discarded from analysis trials with the occurrence of blinks (0.02%), eye movement in the wrong direction (6.1%), latency not included between 80 and 500 milliseconds (1.8%), and amplitude differing from 2 standard deviations relative to the mean (4%).

Because we were specifically interested by the study of deviation toward the distractor and that the direction of the saccadic curvature is known to depend on the latency of the saccade [Theeuwes and Godijn, 2004; McSorley et al., 2006, 2009; Mulckhuyse et al., 2009; Van der Stigchel, 2010], we defined the latency of the switch between toward and away deviation for each subject and each condition and kept only saccades which had a latency inferior to the latency of the switch (see section **Results**). This method led to the exclusion of 11.8% of the remaining saccades. Overall, 22.3% of the saccades were discarded.

- **Bootstrapped Anova and robust statistics**

The distributions of the measured data did not always meet the essential assumptions of sphericity and normality, preventing the use of parametric ANOVAs. To deal with this issue, we used a non-parametric bootstrap-based ANOVA method (number of iterations = 1000; percentile bootstrap) which allows to maintain the Type I error rate of our tests at its nominal level and to maintain the power of the tests, even when the data are heteroscedastic and do not show normal distributions (Wilcox [2011, 2012]; see also Erceg-Hurn and Mirosevich [2008]). This modern robust methods can also be used when assumptions to run ANOVAs are met, with the same efficiency as parametric ANOVAs [Wilcox, 2011, 2012].

When performing multiple comparisons, one problem stems from the fact that more tests are performed more the likelihood to obtain significant values only by chance increased. To control this phenomenon, called the Familywise error rate (FWER; also known as alpha inflation or cumulative Type I error) we used the Hochberg's method [Hochberg, 1988; Wilcox, 2011, 2012]. This method allows to adapt the acceptance threshold of the alpha value (hereinafter called critical alpha value;  $\alpha_{crit}$ ).

To have information about the magnitude of effects the effect size will be reported. The computation of effect sizes is subject to the same assumptions of sphericity and normality as the ANOVA. For this reason, they will be estimated using the robust Cohen's  $d$  ( $d_r$ ; Algina et al. [2005a,b, 2006]; see also Erceg-Hurn and Mirosevich [2008]; Keselman et al. [2008]) rather than with the classic Cohen's  $d$ . The computation of the  $d_r$  will also be based on bootstrap method. To be consistent with non-parametric bootstrapped ANOVA, we fixed the number of iterations to 1000. Rules concerning the interpretation of  $d_r$  are the same as those concerning classical Cohen's  $d$  values. Accordingly, the effect sizes (*i.e.*  $d_r$ ) close to .20, .50 or .80 will be considered as small, medium and large, respectively [Cohen, 1988].

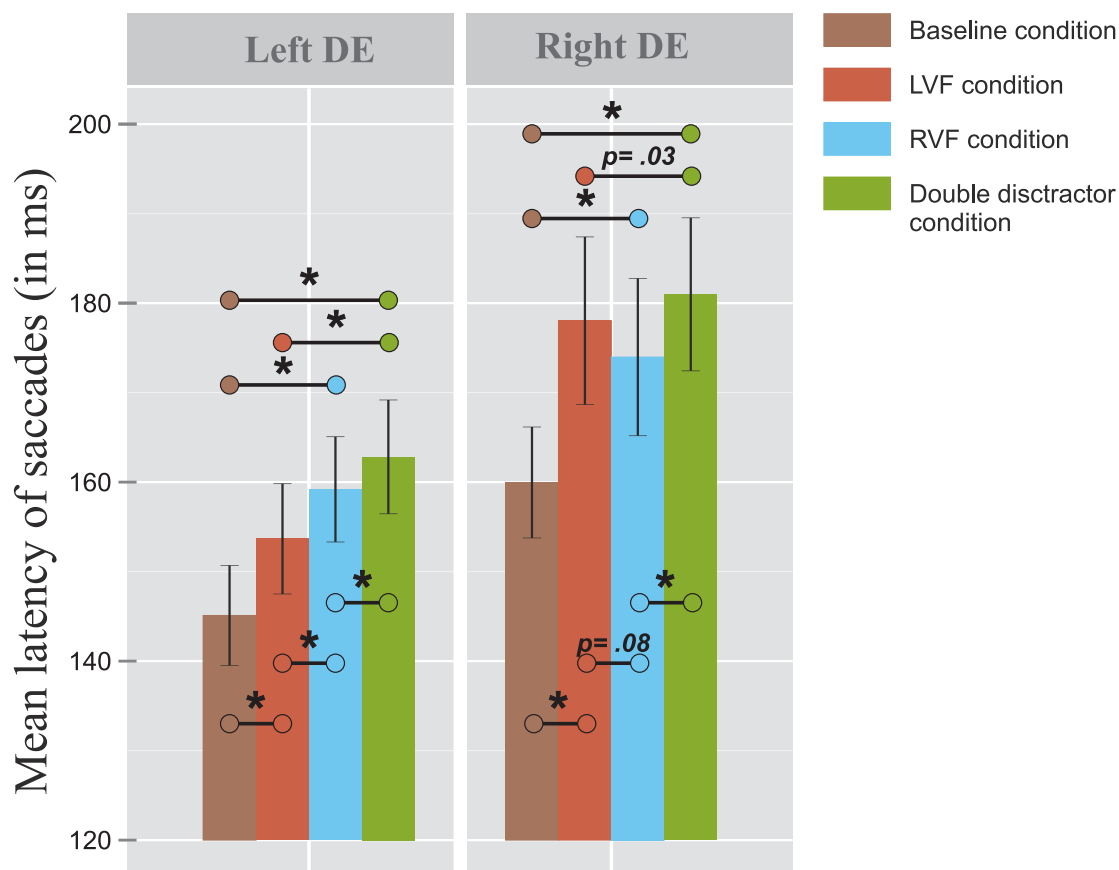
### ***3. Results***

#### ***3.1. Saccade latency***

**Figure 2** shows the mean latencies computed in both groups (*i.e.* left and right DE) in each of the four experimental conditions for the upper visual field: target alone, distractor in LVF, distractor in RVF and distractor in both hemifields. The first noticeable result was that all the means are well below 200 ms, which indicates that the protocol that we used to induce saccades with relatively short latency (*i.e.* gap paradigm) has been effective in most participants. Statistical analysis revealed no main effect of DE ( $p = .08$ ) but a strong effect of Conditions [ $F(1,29) = 50.19$ ;  $p < .001$ ]. The breakdown led on this effect showed that baseline condition induced significantly shorter saccade onset latencies than the three other conditions (all  $p < .001$ ) and that the double distractor condition

induced significantly larger saccade onset latencies than when only one distractor was displayed (all  $p < .001$ ). When only one distractor was displayed, there is no difference depending on the visual hemifield in which it appears ( $p = .57$ ;  $\alpha_{crit} = .05$ ;  $dr = .06$ ).

There was a significant interaction between the factors DE and Conditions [ $F(1,29) = 3.74$ ;  $p = .003$ ]. Robust multiple comparisons performed in left DE group showed that all conditions are significantly different from each other. Importantly, in this group, latencies of saccades are significantly larger when distractor was displayed in the RVF (*i.e.* in contralateral hemifield with respect to the DE) than in the LVF ( $p < .001$ ;  $\alpha_{crit} = .01$ ;  $dr = .38$ ). Robust multiple comparisons performed in right DE group also showed that baseline condition induces faster saccade onset latencies than the three others conditions. When only one distractor was displayed, as like as in left DE group, the contralateral hemifield distractor with respect to the DE (*i.e.* LVF) tended to involve larger latencies than ipsilateral hemifield distractor (*i.e.* RVF), but here, this difference did not reached significance ( $p = .08$ ;  $\alpha_{crit} = .05$ ;  $dr = .12$ ). The non-significant difference between conditions double distractor and distractor in LVF ( $p = .034$ ;  $\alpha_{crit} = .025$ ;  $dr = .08$ ), added to the significant difference between conditions double distractor and distractor in RVF ( $p = .002$ ;  $\alpha_{crit} = .017$ ;  $dr = .21$ ) provide further evidence for this tendency.

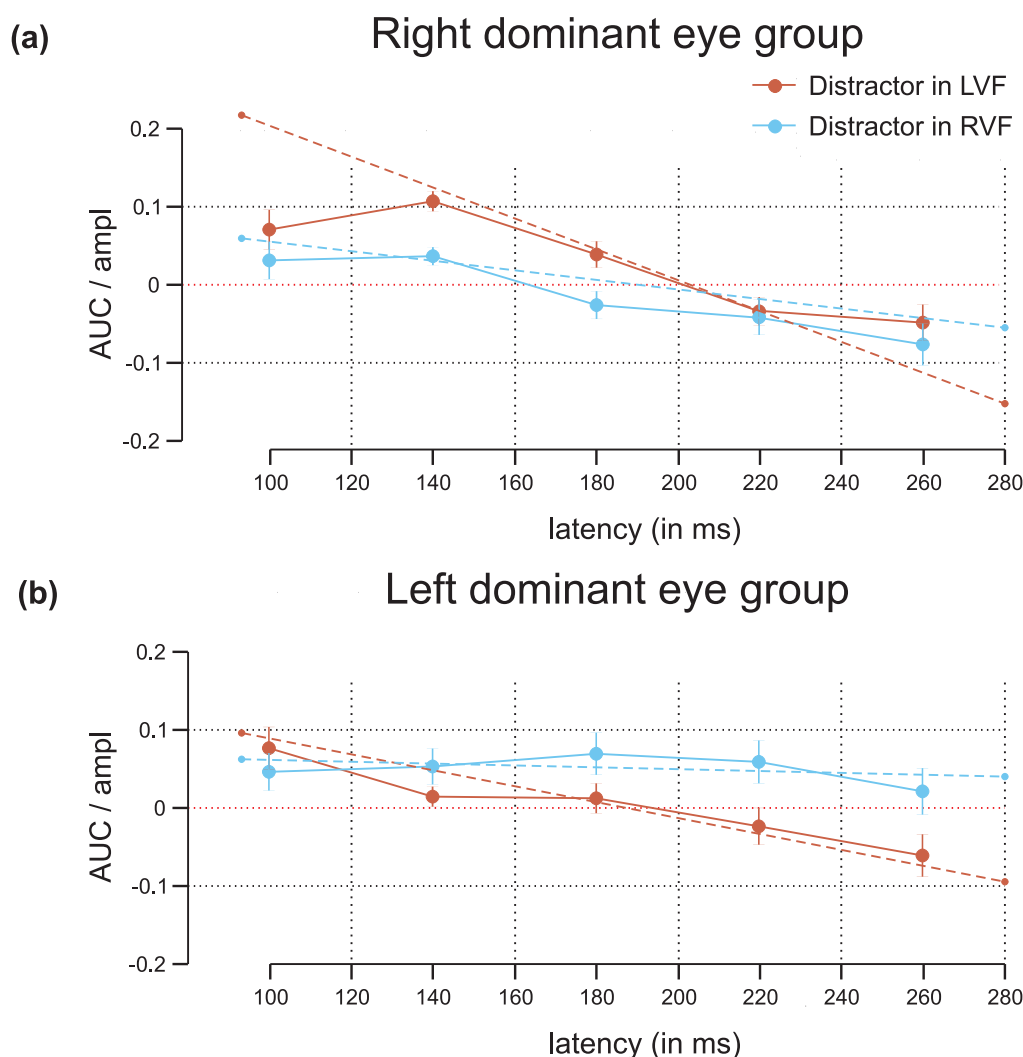


**Figure 2: Mean saccade onset latencies.** The left panel shows that in participants with left dominant eye, saccade latencies in the four conditions differ from each other. Shortest latencies are obtained when no distractor is displayed (brown bar) whereas longest ones are obtained in double distractor condition (green bar). Importantly, comparison between the two conditions involving only one lateralized distractor shows that saccade onset latencies are shorter when the distractor is displayed in RVF (blue bar) than in LVF (red bar). The right panel contains the same data for participants with right DE. The baseline condition is also the fastest and double distractor the longest. Comparison between the two conditions with single distractor tends to show the opposite pattern with faster saccade onset latencies when distractor is displayed in LVF (*i.e.* contralateral with respect to the DE) than in RVF. Colorful circles indicate which conditions are statistically compared and asterisks show a significant effect ( $p < \alpha_{crit}$ ). Error bars represent SEM.

### 3.2. Saccadic deviation as a function of latency

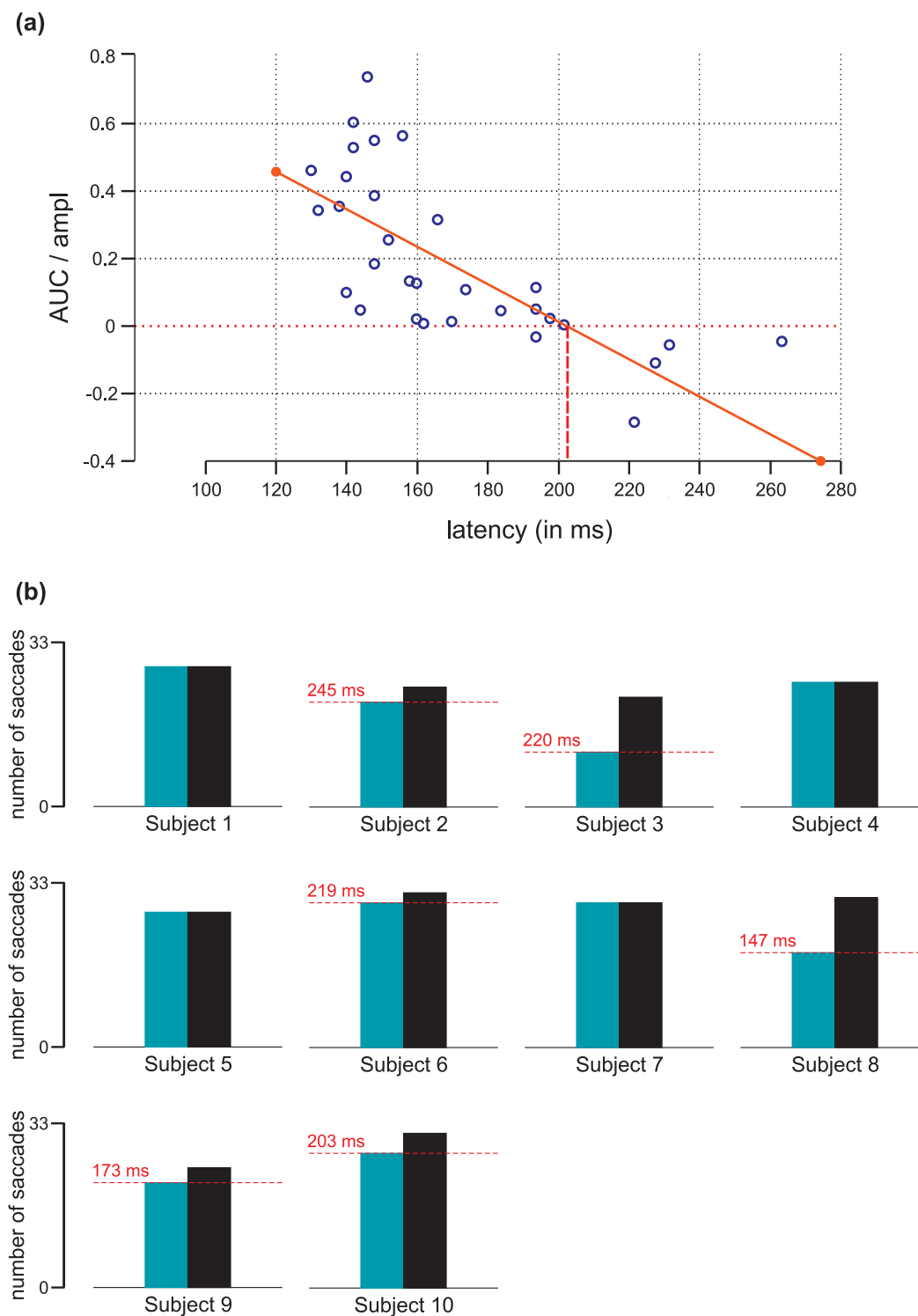
The saccadic curvature was computed for each saccade: area under the curve divided by the amplitude of the saccade. There was a strong relationship between saccadic curvature and saccadic latency: the saccadic curvature was toward the distractor for shortest latencies whereas it was away from the distractor for the longest latencies. The **Figure 3** shows globally this relationship for both groups of participants (right DE and left DE) when the distractor is either in the left or the right visual hemifield. We first characterized these relationships with simple linear regression analyses. Concerning right DE group, both regressions are statistically significant: for the LVF

condition [ $R^2 = .12$ ;  $F(1,401) = 56.95$ ;  $p < .001$ ], and for the RVF condition [ $R^2 = .014$ ;  $F(1,407) = 5.63$ ;  $p = .018$ ]. In left DE group, regression was also significant when distractor was displayed in LVF [ $R^2 = .03$ ;  $F(1,432) = 11.13$ ;  $p < .001$ ] but not when it was displayed in RVF [ $R^2 < .001$ ;  $F(1,431) = 0.07$ ;  $p = .79$ ]. Hence, in all cases but one, in accordance with the results obtained by [McSorley et al. \[2006\]](#), it seems that the “switch” between deviation toward and deviation away takes place near 200 msec (see also [Theeuwes and Godijn \[2004\]](#); [McSorley et al. \[2009\]](#); [Mulckhuysse et al. \[2009\]](#); [Van der Stigchel \[2010\]](#)).



**Figure 3: Relationship between saccadic curvature and saccade latency.** Overall mean saccadic curvature is plotted as a function of bin latency (from 80 ms to 280 ms in 40 ms steps) for conditions with a distractor in RVF (blue lines) and a distractor in LVF (red lines). The AUC/ampl values reported correspond to the mean of saccadic curvature for all saccades performed by the 15 participants in each bin of latency. Positive and negative values indicate a deviation toward and away from the distractor location, respectively. Simple linear regressions performed over all saccades (red and blue dashed lines) show that in right DE group (a), for longer latencies the deviation switches from toward the distractor to away from the distractor. (b) In left DE group this relationship is present when distractor is displayed in LVF but not when it is displayed in RVF. Error bars represent SEM.

As stated in the introduction, we are specifically interested in the deviation toward the distractor. Thus, to more accurately dissociate the two kinds of saccadic deviation, a simple linear regression was used wherein we defined the latency of the switch for each subject and each condition. Only saccades which had a latency inferior to the latency of the switch (see **Fig. 4**) and only participants with at least one third of saccade latencies faster than switch latencies in each of the two conditions (i.e. distractor in LVF and distractor in RVF conditions) were included in the analyses. This segmentation led to the exclusion of 5 subjects in each group of ED.



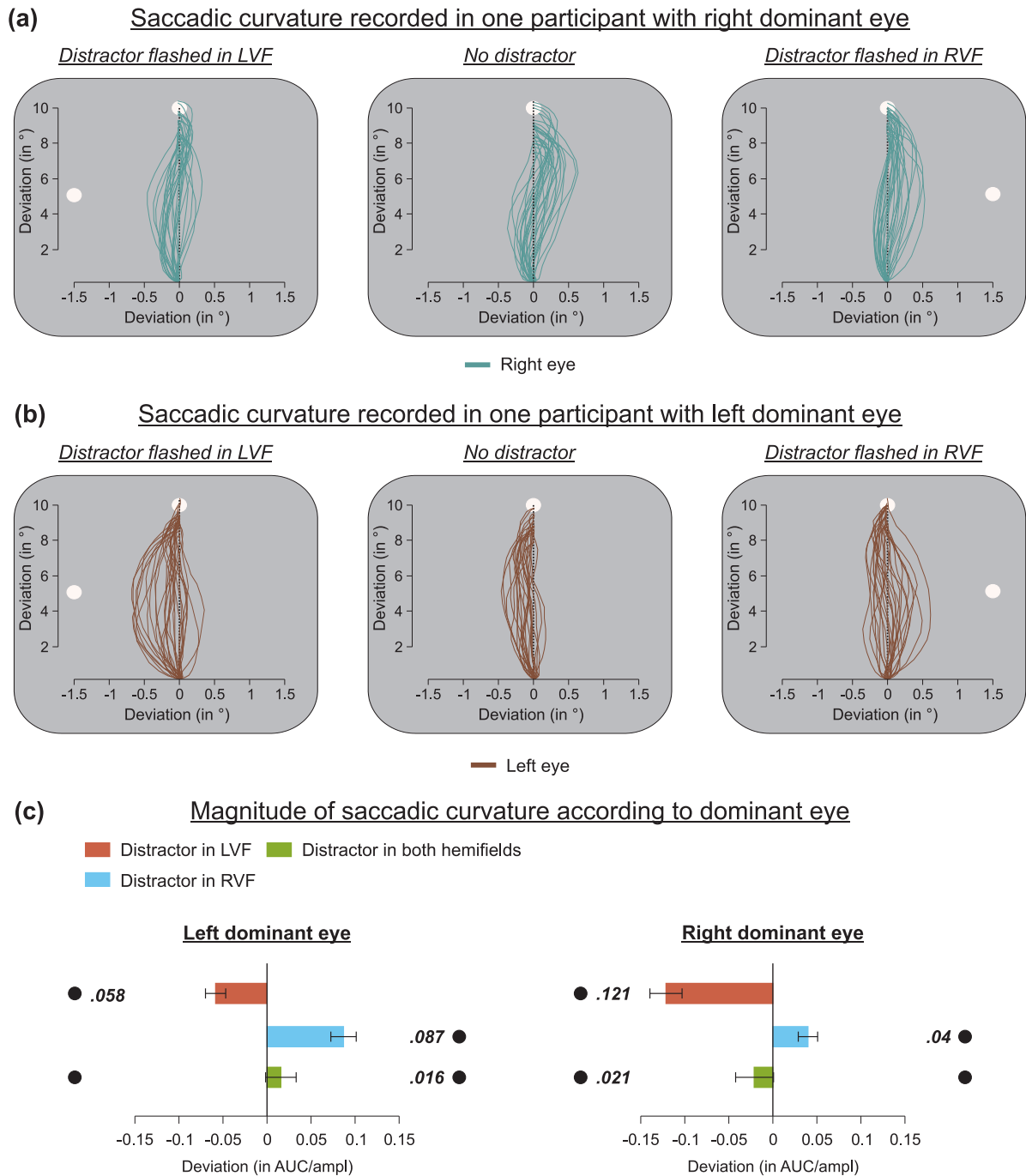
**Figure 4: Dissociation between toward and away saccadic curvatures.** To accurately study saccadic curvature, it is necessary to separate saccades that deviated toward from those that deviated away from the distractor location. To this aim, we plotted the AUC/ampl as a function of latency in each subject and each condition (a). For instance, in the subject 10, we plotted the 31 saccades (blue circles) available in the condition for which the distractor was displayed in the left visual field. A simple linear regression analysis was conducted on these data (red line). Given our previous demonstration that the AUC/ampl depends on the latency onset of the saccade, the latency at which the regression line cross the 0-axis (horizontal dotted red bar) was used to dissociate the saccades showing a deviation toward or away from the distractor location. The panel (b) shows that, for instance, in the ten participants with a right DE that met the criteria for inclusion (see **methods**), among all the saccades (black bar), we kept only saccades which had a latency inferior to the latency of the switch (green bar).



### 3.3. Saccadic deviation toward the distractor

As expected, the presentation of a distractor during the planning of a vertical saccade induces a curvature of the trajectory (see **Fig. 5a** and **5b** for examples of saccade trajectories obtained). **Figure 5c** shows the mean saccadic curvature (*i.e.* AUC/ampl) values computed in both groups (*i.e.* left [11 participants; mean age = 25.3; SD =  $\pm 5.21$ ; 8 females] and right DE [10 participants; mean age = 25.5; SD =  $\pm 6.25$ ; 9 females]) in each of the three experimental conditions (*i.e.* distractor in LVF, distractor in RVF and distractor in both hemifields). These means were submitted to a 2 (DE: Left DE, Right DE) by 3 (Condition: Distractor in LVF, distractor in RVF, double distractor) bootstrap-based Anova with repeated measures on the last factor.

Statistical analysis resulted in no effect of DE ( $p = .37$ ) but a significant effect of Conditions [ $F(1,19) = 15.02$ ;  $p < .001$ ]. Robust multiple comparisons show that when two distractors are displayed in mirrored positions in both visual hemifields, the saccade trajectory was straightened relative to when only one distractor is displayed in LVF ( $p < .001$ ;  $\alpha_{crit} = .017$ ;  $d_r = .85$ ) but not when only one distractor is displayed in RVF ( $p = .23$ ;  $\alpha_{crit} = .05$ ;  $d_r = .38$ ). There was no difference between the two conditions involving only one distractor ( $p = .2$ ;  $\alpha_{crit} = .025$ ;  $d_r = .52$ ). There was also a significant interaction between the factors DE and Conditions [ $F(1,19) = 6.09$ ;  $p = .004$ ]. The breakdown of this interaction revealed that in right DE group, saccadic curvature is greater when distractor is displayed in LVF than in RVF ( $p < .001$ ;  $\alpha_{crit} = .025$ ;  $d_r = 2.19$ ) and when two distractors are displayed in mirrored locations ( $p < .001$ ;  $\alpha_{crit} = .017$ ;  $d_r = 1.43$ ), whereas there was no difference between distractor in RVF and double distractor conditions ( $p = .43$ ;  $\alpha_{crit} = .05$ ;  $d_r = .44$ ). The reverse pattern is shown in left DE group. Indeed, the saccadic deviation tends to be greater when the distractor was displayed in RVF than in LVF ( $p = .09$ ;  $\alpha_{crit} = .025$ ;  $d_r = .82$ ) and is significantly greater when the distractor was displayed in RVF than when both distractors were displayed ( $p < .001$ ;  $\alpha_{crit} = .017$ ;  $d_r = 1.17$ ). Simultaneously, there was no difference between distractor in LVF and double distractor conditions ( $p = .35$ ;  $\alpha_{crit} = .05$ ;  $d_r = .61$ ).



**Figure 5: Saccadic curvature as a function of the dominant eye.** (a) Saccadic curvature recorded in a participant with a right DE. The three plots represent the saccade trajectories recorded over dominant eye (*i.e.* right eye; dark blue tracks) in the three experimental conditions: condition with a distractor displayed in left visual field (LVF; left plot), no distractor condition (center plot) and condition with a distractor displayed in right visual field (RVF, right plot). (b) Saccadic curvature recorded in a participant with a left DE. The three plots represent the saccade trajectories recorded over dominant eye (*i.e.* left eye; brown tracks) in the three experimental conditions. (c) Magnitude of saccadic curvature according to the eye dominance. The mean of the mean for each participant with left (left panel) or right dominant eye (right panel) in the three experimental conditions are reported. Corresponding distractor positions are indicated by black circles associated with each bar. The statistical analysis indicates that the participants with a right DE show larger saccadic curvature when distractor is displayed in LVF (red tracks) than in RVF (blue tracks) whereas participants with left DE show the opposite pattern with larger saccadic deviation when distractor is displayed in RVF than in LVF. Saccadic deviation recorded in double distractor condition (green bar) is smaller compared to single distractor conditions, but nevertheless directed toward the contralateral distractor with respect to the DE. Error bars represent SEM.

## 4. Discussion

Studying the perturbation of saccades trajectories by distractors could reveal mechanisms at play on salience maps [Van der Stigchel, 2010]. We used this paradigm to evaluate whether the lateralization of the visual system referred to as eye dominance can have consequences on activations of these salience maps. We show here that saccadic trajectory deviation toward a distractor is larger when induced by a distractor located in the contraversive visual hemifield with respect to the dominant eye (DE). With our previous demonstrations of an influence of the eye dominance on hand reaction time [Chaumillon et al., 2014] and on interhemispheric transfer of visual information (Chaumillon et al. submitted), the present results further support for a large influence of eye dominance in visuo-motor systems.

### Trajectory deviation

When a distractor appears in the visual scene simultaneously with the target of an impending saccade, the eye movement trajectory may be impacted. Saccade curvature toward distractor locations has been suggested to arise from failure to suppress competing distractor representations on salience maps [McPeck et al., 2003; McPeck, 2006], whereas successful suppression of the competing distractor representations has been suggested to result in curvature away from the distractor location [Godijn and Theeuwes, 2004; Belopolsky and Theeuwes, 2011]. Importantly it has been discovered that the type of deviation is a function of the latency of the saccade: short latencies result in curvature toward the distractor whereas longer latencies result in deviation away from the distractor [McSorley et al., 2006, 2009; Mulckhuyse et al., 2009; Van der Stigchel, 2010]

In the present study we focused on deviation toward the distractor by using a paradigm favouring short latency saccade (*i.e.* gap paradigm, see **introduction**). For this deviation toward the distractor location, we observed larger values for distractor in the visual hemifield contralateral to the DE. Importantly this larger deviation cannot be explained by a latency change. Indeed we also observed a latency increase for these

contralateral distractors (see below), but the relationship between latency and deviation associates an increase in deviation with a decrease, and not an increase, in latency.

Larger trajectory deviation for distractor appearing in the visual hemifield contralateral to the DE is consistent with a larger impact, or in other words a better processing, of stimuli appearing in this visual hemifield. We similarly previously demonstrated that lower reaction times for hand button press are obtained when visual stimuli are presented in the contralateral hemifield with respect to the DE. Taken together, these results support a mechanism characterized by larger visual activation in the hemisphere ipsilateral to the DE [Shima et al., 2010].

Our results concerning the double distractors condition are in accordance with the results obtained by McSorley et al. [2004]. Indeed, when two distractors were presented equidistantly from the target, saccade trajectory was straightened compared to conditions with only one distractor: saccadic trajectories when two distractors are presented did not significantly differ from those observed when no distractor was present. Nevertheless, interestingly, there was a noticeable tendency for saccades to bend toward the distractor in the contralateral hemifield with respect to the DE in both participants with a left and a right DE. This further support the hypothesis of larger visual activation for stimuli presented in this hemifield.

The present study was concerned with the deviation toward the distractor. Nevertheless, it is interesting to note that two studies concerning deviations away from the distractor observed larger values when the distractor was in left visual field [Doyle and Walker, 2001; McSorley et al., 2004]. If we consider that in a random population of right-handed participants the majority will have a right DE (66%, Bourassa et al. [1996]), this observation could also find an explanation in the eye dominance influence. Indeed, given the proportion of right and left DE participants in a random population, mean values could be biased toward right DE characteristics. Further studies are required to test this hypothesis.

## Saccade latency

Similar to previous studies concerning saccade trajectory perturbation, we found that the presence of one or two distractor(s) lead to an increase in latency compared to the baseline condition with no distractor [Walker et al., 1997; Laidlaw and Kingstone, 2010; Wang and Theeuwes, 2014]. Importantly, we observed a specific modulation related to the eye dominance. In participants with left DE, the increase in latency for trials with one distractor was larger when this one was in the right visual hemifield, *i.e.* the contralateral hemifield with respect to the DE. In participants with right DE, a similar tendency of differential latency modulation was observed. These latency variations are consistent with the hypothesis of a larger neural response for stimuli appearing in the contralateral hemifield with respect to the DE. These larger activations for contralateral distractors would have intensified the competition between the target and the distractor and rendered the selection of this last one more difficult, thus leading to an increase in latency.

## Neurophysiological considerations

Studies in non-human primates have showed that saccadic curvature toward the distractor was the result of non-completely inhibited activity corresponding to the distractor at the SC [McPeck et al., 2003; Port and Wurtz, 2003] and the FEF level [McPeck, 2006]. In the present study in human participants, the special relationship between the DE and its ipsilateral hemisphere could have led to larger activations in these oculomotor areas in this hemisphere and consequently, result in larger deviation and latency increase for distractor appearing in the contralateral visual hemifield.

Could naso-temporal asymmetries or asymmetries in retino-tectal projections play a role in the results of the present study? We rather think that a specific organization related to the DE should be considered. Indeed, the work of Sylvester et al. [2006] examined the retino-tectal projections in humans with fMRI. Studying only subjects with right DE, they showed that the retino-tectal projections are stronger between the nasal hemiretina and the contralateral superior colliculus. This pattern is opposite to the one required to explain the effects observed in the present study.

## ***5. Conclusion***

The present study demonstrates an influence of the side of the DE on perturbations of saccadic trajectory induced by the presentation of distractors. This influence is consistent with a privileged relationship between the DE and the contralateral visual hemifield. Taken together with our previous demonstration of a similar bias for hand reaction times, the present results suggest that the eye dominance has a widespread influence on visuo-motor mechanisms.

## References

1. Algina, J., Keselman, H.J., and Penfield, R.D. (2005a). An alternative to Cohen's standardized mean difference effect size: a robust parameter and confidence interval in the two independent groups case. *Psychol Methods*, 10(3):317–328.
2. Algina, J., Keselman, H.J., and Penfield, R.D. (2005b). Effect Sizes and their Intervals: The Two-Level Repeated Measures Case. *Educational and Psychological Measurement*, 65(2):241–258.
3. Algina, J., Keselman, H.J., and Penfield, R.D. (2006). Confidence Interval Coverage for Cohen's Effect Size Statistic. *Educational and Psychological Measurement*, 66(6):945–960.
4. Belopolsky, A. and Theeuwes, J. (2011). Selection within visual memory representations activates the oculomotor system. *Neuropsychologia*, 49(6):1605–1610.
5. Bompas, A. and Sumner, P. (2009). Temporal dynamics of saccadic distraction. *J Vis*, 9(9):17.1–14.
6. Bourassa, D.C., McManus, I.C., and Bryden, M.P. (1996). Handedness and eye-dominance: a meta-analysis of their relationship. *Laterality*, 1(1):5–34.
7. Chaumillon, R., Blouin, J., and Guillaume, A. (2014). Eye dominance influences triggering action: The Poffenberger paradigm revisited. *Cortex*, 58:86–98.
8. Cohen, J. (1988). *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. Routledge, Hillsdale, N.J., 2 edition edition.
9. Deubel, H., Wolf, W., and Hauske, G. (1984). The evaluation of the oculomotor error signal. In Gale, A. and Johnson, F. (Eds.) *Theoretical and Applied Aspects of Eye Movement Research* (pp. 55-62). North Holland: Elsevier Science.
10. Dodge, R. (1917). The laws of relative fatigue. *Psychological review*, 24:89–113.
11. Doyle, M.C. and Walker, R. (2001). Curved saccade trajectories: voluntary and reflexive saccades curve away from irrelevant distractors. *Exp Brain Res*, 139(3):333–344.
12. Doyle, M.C. and Walker, R. (2002). Multisensory interactions in saccade target selection: curved saccade trajectories. *Exp Brain Res*, 142(1):116–130.
13. Erceg-Hurn, D.M. and Mirosevich, V.M. (2008). Modern robust statistical methods: an easy way to maximize the accuracy and power of your research. *Am Psychol*, 63(7):591–601.
14. Findlay, J. (1983). Visual information for saccadic eye movements. A. Hein, M. Jeannerod (Eds.), *Spatially oriented behavior* (pp. 281–303). Springer, New York.
15. Findlay, J. and Harris, L. (1984). Small saccades to double-stepped targets moving in two dimensions. In: *Theoretical and Applied Aspects of Eye Movement Research* (pp. 71-78). Gale A.G. and Johnson F. (eds.). Amsterdam: Elsevier.
16. Findlay, J.M. and Walker, R. (1999). A model of saccade generation based on parallel processing and competitive inhibition. *Behav Brain Sci*, 22(4):661–674; discussion 674–721.
17. Godijn, R. and Theeuwes, J. (2004). The relationship between inhibition of return and saccade trajectory deviations. *J Exp Psychol Hum Percept Perform.*, 30(3):538–554.
18. Gur, M. and Snodderly, D.M. (1997). Visual receptive fields of neurons in primary visual cortex (V1) move in space with the eye movements of fixation. *Vision Res.*, 37(3):257–265.
19. Hochberg, Y. (1988). A sharper Bonferroni procedure for multiple tests of significance. *Biometrika*, 75(4):800–802.
20. Ipata, A.E., Gee, A.L., Goldberg, M.E., and Bisley, J. W. (2006). Activity in the lateral intraparietal area predicts the goal and latency of saccades in a free-viewing visual search task. *J. Neurosci.*, 26(14):3656–3661.

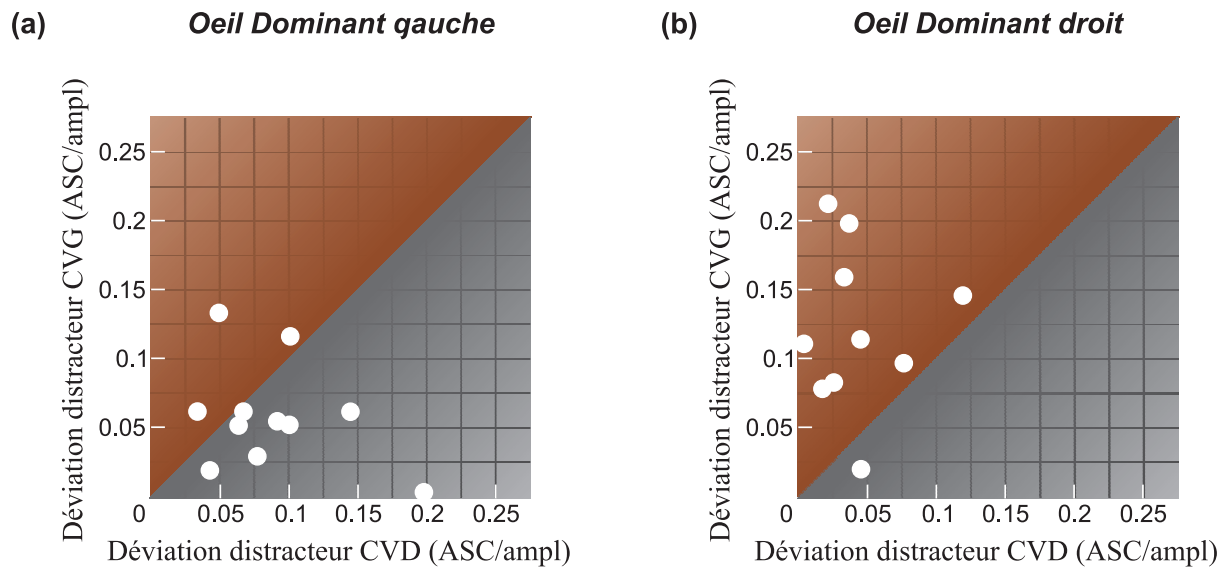
21. Keselman, H.J., Algina, J., Lix, L.M., Wilcox, R.R., and Deering, K.N. (2008). A generally robust approach for testing hypotheses and setting confidence intervals for effect sizes. *Psychol Methods*, 13(2):110–129.
22. Laidlaw, K.E.W. and Kingstone, A. (2010). The time course of vertical, horizontal and oblique saccade trajectories: Evidence for greater distractor interference during vertical saccades. *Vision Res.*, 50(9):829–837.
23. Ludwig, C.J.H. and Gilchrist, I.D. (2002). Measuring saccade curvature: a curve-fitting approach. *Behav Res Methods Instrum Comput*, 34(4):618–624.
24. Ludwig, C.J.H. and Gilchrist, I.D. (2003). Target similarity affects saccade curvature away from irrelevant onsets. *Exp Brain Res*, 152(1):60–69.
25. Mayfrank, L., Mobashery, M., Kimmig, H., and Fischer, B. (1986). The role of fixation and visual attention in the occurrence of express saccades in man. *Eur Arch Psychiatry Neurol Sci*, 235(5):269–275.
26. McIlwain, J. (1986). Point images in the visual system: new interest in an old idea. *Trends Neurosci*, 9:354–358.
27. McPeck, R.M. (2006). Incomplete suppression of distractor-related activity in the frontal eye field results in curved saccades. *J. Neurophysiol.*, 96(5):2699–2711.
28. McPeck, R.M., Han, J.H., and Keller, E.L. (2003). Competition between saccade goals in the superior colliculus produces saccade curvature. *J. Neurophysiol.*, 89(5):2577–2590.
29. McPeck, R.M. and Keller, E.L. (2001). Short-term priming, concurrent processing, and saccade curvature during a target selection task in the monkey. *Vision Res.*, 41(6):785–800.
30. McSorley, E., Cruickshank, A.G., and Inman, L.A. (2009). The development of the spatial extent of oculomotor inhibition. *Brain Res.*, 1298:92–98
31. McSorley, E., Haggard, P., and Walker, R. (2004). Distractor modulation of saccade trajectories: spatial separation and symmetry effects. *Exp Brain Res*, 155(3):320–333.
32. McSorley, E., Haggard, P., and Walker, R. (2006). Time course of oculomotor inhibition revealed by saccade trajectory modulation. *J. Neurophysiol.*, 96(3):1420–1424.
33. Miles, W. (1930). Ocular dominance in human adults. *J Gen Psychol*, 3:412–430.
34. Mulckhuysse, M., Van der Stigchel, S., and Theeuwes, J. (2009). Early and late modulation of saccade deviations by target distractor similarity. *J. Neurophysiol.*, 102(3):1451–1458.
35. Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1):97–113.
36. Ottes, F.P., Van Gisbergen, J.A., and Eggermont, J.J. (1986). Visuomotor fields of the superior colliculus: a quantitative model. *Vision Res.*, 26(6):857–873.
37. Pitts, W. and McCulloch, W.S. (1947). How we know universals; the perception of auditory and visual forms. *Bull Math Biophys*, 9(3):127–147.
38. Poffenberger, A. (1912). Reaction time to retinal stimulation with special reference to the time lost in conduction through nerve centers. *Archives of Psychology*, 23:1–73.
39. Port, N.L. and Wurtz, R.H. (2003). Sequential activity of simultaneously recorded neurons in the superior colliculus during curved saccades. *J. Neurophysiol.*, 90(3):1887–1903.
40. Robinson, D.A. (1972). Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Res.*, 12(11):1795–1808.
41. Rombouts, S.A., Barkhof, F., Sprenger, M., Valk, J., and Scheltens, P. (1996). The functional basis of ocular dominance: functional MRI (fMRI) findings. *Neurosci. Lett.*, 221(1):1–4.
42. Saslow, M. (1967). Effects of components of displacement-step stimuli upon latency for saccadic eye movement. *J Opt Soc Am*, 57(8):1024–1029.



43. Seyal, M., Sato, S., White, B. G., and Porter, R. J. (1981). Visual evoked potentials and eye dominance. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 52(5):424–428.
44. Sheliga, B.M., Riggio, L., and Rizzolatti, G. (1994). Orienting of attention and eye movements. *Exp Brain Res*, 98(3):507–522.
45. Sheliga, B.M., Riggio, L., and Rizzolatti, G. (1995). Spatial attention and eye movements. *Exp Brain Res*, 105(2):261–275.
46. Shima, H., Hasegawa, M., Tachibana, O., Nomura, M., Yamashita, J., Ozaki, Y., Kawai, J., Higuchi, M., and Kado, H. (2010). Ocular dominance affects magnitude of dipole moment: an MEG study. *Neuroreport*, 21(12):817–821.
47. Sylvester, R., Josephs, O., Driver, J., and Rees, G. (2006). Visual fmri responses in human superior colliculus show a temporal-nasal asymmetry that is absent in lateral geniculate and visual cortex. *J Neurophysiol*, 97:1495–1502.
48. Taghavy, A. and Kügler, C.F. (1987). Pattern reversal visual evoked potentials (white-black-and colour-black-PVEPs) in the study of eye dominance. *Eur Arch Psychiatry Neurol Sci*, 236(6):329–332.
49. Theeuwes, J. and Godijn, R. (2004). Inhibition-of-return and oculomotor interference. *Vision Res.*, 44(12):1485–1492.
50. Thomas, N.W.D. and Paré, M. (2007). Temporal processing of saccade targets in parietal cortex area LIP during visual search. *J. Neurophysiol.*, 97(1):942–947.
51. Thompson, K.G. and Bichot, N.P. (2005). A visual salience map in the primate frontal eye field. *Prog. Brain Res.*, 147:251–262.
52. Tipper, S., Howard, L., and Houghton, G. (2000). Behavioral consequences of selection from population codes. In S. Monsell and J. Driver (Eds.), *Attention and performance* (Vol. 18, pp. 223–245). Cambridge: MIT Press.
53. Tipper, S.P., Howard, L.A., and Paul, M.A. (2001). Reaching affects saccade trajectories. *Exp Brain Res*, 136(2):241–249.
54. Van der Stigchel, S. (2010). Recent advances in the study of saccade trajectory deviations. *Vision Res.*, 50(17):1619–1627.
55. Van der Stigchel, S., Meeter, M., and Theeuwes, J. (2006). Eye movement trajectories and what they tell us. *Neurosci Biobehav Rev*, 30(5):666–679.
56. van Zoest, W., Donk, M., and Van der Stigchel, S. (2012). Stimulus-salience and the time-course of saccade trajectory deviations. *J Vis*, 12(8):16.
57. Vitu, F. (2008). About the global effect and the critical role of retinal eccentricity: Implications for eye movements in reading. *J Eye Movement Res*, 2(3):1–18.
58. Walker, R., Deubel, H., Schneider, W.X., and Findlay, J.M. (1997). Effect of remote distractors on saccade programming: evidence for an extended fixation zone. *J. Neurophysiol.* 78(2):1108–1119.
59. Walker, R. and McSorley, E. (2008). The influence of distractors on saccade target selection: Saccade trajectory effect. *J Eye Movement Res*, 2(3):1–13.
60. Walker, R., McSorley, E., and Haggard, P. (2006). The control of saccade trajectories: direction of curvature depends on prior knowledge of target location and saccade latency. *Percept Psychophys*, 68(1):129–138.
61. Wang, Z. and Theeuwes, J. (2014). Distractor evoked deviations of saccade trajectory are modulated by fixation activity in the superior colliculus: computational and behavioral evidence. *PLoS One*, 9(12):e116382.
62. Wilcox, R. (2011). Chapter XIII: Comparing Multiple Dependent Groups. In *Modern Statistics for the Social and Behavioral Sciences: A Practical Introduction* (pp. 379-440). CRC Press.

63. Wilcoxon, R. (2012). Chapter XII: Bootstrap Methods. In Introduction to Robust Estimation and Hypothesis Testing, Third Edition (3 edition; pp. 265-311) Amsterdam; Boston: Academic Press.
64. Yarbus, A. (1967). Eye movements and vision. Plenum Press, New York.

Données individuelles :



**Figure B.6 : Données individuelles des droitiers inclus dans l'Article II.** Pour chaque participant (rond blanc), la déviation saccadique moyenne (ASC/ampl) induite par un distracteur présenté dans l'hémichamp visuel droit (CVD) est représentée en fonction de la déviation saccadique moyenne induite par un distracteur présenté dans l'hémichamp visuel gauche (CVG). Un rond blanc situé dans la partie grise indique une déviation saccadique plus importante provoquée par la présentation d'un distracteur dans le CVD tandis qu'un rond blanc situé dans la partie rouge indique le schéma inverse. Les (a) droitiers œil dominant gauche, comme les (b) droitiers œil dominant droit, montrent une déviation saccadique plus large suite à la présentation d'un distracteur dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. Cependant, une petite proportion de participants ne suit pas le patron de résultats montré par l'ensemble du groupe, suggérant ainsi que le phénomène de DO n'est pas un phénomène répondant à une loi binaire mais s'illustrant plutôt sur un continuum.

## Chapitre III : Dominance oculaire et transfert inter-hémisphérique : une étude en électroencéphalographie

### Présentation de l'article III

Un processus central des transformations visuo-motrices est l'échange des informations entre les deux hémisphères cérébraux. Cette communication interhémisphérique pourrait notamment, influencer, et être modulée par les spécialisations hémisphériques [Nowicka and Tacikowski, 2011]. Ayant précédemment démontré que la dominance oculaire a une influence large sur la visuo-motricité, nous émettons l'hypothèse qu'elle pourrait également moduler cette communication interhémisphérique. L'électroencéphalographie permet d'enregistrer simultanément l'activation des aires corticales visuelles controlatérales et ipsilatérales à la stimulation avec une très grande résolution temporelle. De ce fait, en utilisant un paradigme de Poffenberger, qui met en jeu des cibles latéralisées, nous étions en mesure de calculer la différence de latence entre l'activation corticale directe (*i.e.* controlatérale à la stimulation) et indirecte (*i.e.* ipsilatérale à la stimulation) et par la même, d'estimer le temps de transfert interhémisphérique. Selon la théorie actuelle, ces transferts interhémisphériques seraient asymétriques : la vitesse du transfert serait plus rapide de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche que de l'hémisphère gauche vers l'hémisphère droit. [Brown et al., 1994; Marzi, 2010]. Dans cette expérimentation, nous démontrons que cette asymétrie est en fait strictement dépendante de la dominance oculaire : les participants ayant une dominance oculaire droite ont, en effet, une vitesse de transfert plus importante de la droite vers la gauche, mais cette asymétrie est totalement inversée chez les participants qui ont un œil dominant gauche. Cette observation est faite chez les droitiers manuels (n=22) et dans une moindre mesure chez les gauchers manuels (n=14).

## Article III

# Interhemispheric transfer time asymmetry of visual information depends on eye dominance: an electrophysiological study

---

Romain CHAUMILLON<sup>a</sup>, Jean BLOUIN<sup>a</sup> & Alain GUILLAUME<sup>a,b</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire de Neurosciences Cognitives, CNRS et Aix-Marseille Université, UMR 7291, FR 3C FR 3512, 13331 Marseille cedex 3, France

<sup>b</sup> Department of Psychology, New York University, 6 Washington Place, New York, NY, 10003, USA

*Soumis à Cerebral Cortex*

**Keywords:** Eyedness, Interhemispheric communication, Corpus callosum, Visually-evoked potentials, Current source density analysis.

***Abstract:***

The interhemispheric transfer of information is a fundamental process in the human brain. It is required for example when performing a visually-guided action with the hand controlled by the hemisphere that is not the one receiving the visual information. The interhemispheric transfer of visual information is believed to be faster from the right to the left hemisphere in right-handers. We show here, with visually evoked potential recordings (VEP), that this asymmetry is in fact dependent on the eye dominance, the tendency we have to prefer one eye for monocular tasks: right-handers with a right dominant eye (DE) have a faster interhemispheric transfer from right to left whereas right-handers with a left DE have a faster transfer in the other direction. Only left-handers with right DE tend to show a faster transfer from the right to the left. In these last subjects a pattern opposite to the classical one concerning amplitude of VEP was also found: amplitude was larger after rather than before the interhemispheric transfer. As a whole these results demonstrate that eye dominance is a fundamental determinant of asymmetries in interhemispheric transfer of visual information and suggest that it could be an important factor in brain lateralization that has been overlooked until now.

## 1. *Introduction*

The communication between the two hemispheres through the corpus callosum is a fundamental process in the human brain (see [Gazzaniga \[2000\]](#)) that has particularly intrigued investigators in the field of motor control. This is due to the fact that, because of the crossed organization of the visual and motor systems, visual information related to the goal of the movement can be processed in a hemisphere different than the hemisphere responsible for building the arm motor commands to reach that goal. One crucial parameter of the transfer of information from one hemisphere to the other is its speed, referred to as the interhemispheric transfer time (IHTT). Attempts to measure this IHTT has a very rich history (see [Saron et al. \[2003\]](#) for a review). The first documented investigations of the IHTT used a behavioural approach that will later become known as the classical Poffenberger paradigm [[Poffenberger, 1912](#)]. In this paradigm, the participants have to press a button with the right or left hand as quickly as possible after the appearance of a lateralized visual stimulus. The difference between the time to respond to a leftward and a rightward stimulus for a given hand is considered as providing a reliable estimate of IHTT (referred to as the Behaviorally-estimated IHTT; see for reviews [Marzi et al. \[1991\]](#); [Braun \[1992\]](#)). For instance, when using the right hand (controlled by left motor cortex) comparing RT when a visual stimulus appears in the left visual hemifield (initially processed in the right hemisphere) to RT when the stimulus appears in the right visual hemifield should allow to have an estimate of the IHTT from the right to the left hemisphere. With this behavioral paradigm, IHTT has been found to range between 2 and 5 ms [[Marzi et al., 1991](#); [Braun, 1992](#); [Celeghin et al., 2014](#)].

The presentation of a lateralized visual target is known to first activate the contralateral hemisphere with respect to the stimulation (*i.e.* direct cortical activation) and then, with a slight temporal delay, the ipsilateral hemisphere after an interhemispheric transfer. The IHTT of visual information can thus also be estimated using electroencephalography (EEG) by measuring the delay between the visually-evoked potentials (VEPs) recorded over two homologous cortical areas from both hemispheres [[Curtis, 1940](#);

[Andreassi et al., 1975](#); [Rugg et al., 1984](#)]. The so-called ERPs<sup>1</sup>-estimated IHTT depends of the cortical areas where the VEPs are recorded and has been found to range between 8 and 15 ms [[Rugg et al., 1984](#); [Saron and Davidson, 1989](#); [Nowicka et al., 1996](#)]. For both, the behavioral and electrophysiological methods, the callosal origin of the inter-hemispheric transfer is attested by the fact that patients with lesion or agenesis of the corpus callosum (CC) show large increase of the behaviorally-estimated IHTT (*e.g.* 15 ms in CC agenesis and more than 60 ms in callosotomized patients, [Milner et al. \[1985\]](#); [Sergent and Myers \[1985\]](#); [Lassonde et al. \[1988\]](#); [Clarke and Zaidel \[1989\]](#); [Di Stefano et al. \[1992\]](#); [Aglioti et al. \[1993\]](#); [Iacoboni and Zaidel \[1995\]](#)) and virtual absence of electrophysiological brain activity over the hemisphere ipsilateral to the visual stimulation [[Rugg et al., 1985](#); [Brown et al., 1999](#)].

Importantly, the prevailing theory of interhemispheric transfer of visual information posits that there is an asymmetry in IHTT with a faster interhemispheric transfer from the right to the left hemisphere than in the reverse direction. This proposition arises from both behavioral [[Marzi et al., 1991](#); [Braun, 1992](#)] and electrophysiological [[Saron and Davidson, 1989](#); [Brown et al., 1994](#); [Moes et al., 2007](#); [Iwabuchi and Kirk, 2009](#)] investigations. Despite not being clearly understood, this asymmetry has been seen as an important lateralization in the human brain [[Marzi, 2010](#)].

Surprisingly, although the lateralization of the visual system known as eye dominance has long been recognized (*e.g.* [Wardrop \[1808\]](#)), its potential role in this asymmetry in visual IHTT has remained unsuspected. The eye dominance corresponds to the fact that we usually prefer one of our eyes when we have to align a target in peripersonal space with a more distant point or to perform a monocular task like looking through a small hole. This eye preference has been referred to as the sighting eye dominance [[Coren and Kaplan, 1973](#); [Porac and Coren, 1976](#)]. The neurophysiological bases of this lateralization are poorly understood (see **Discussion** for current hypotheses). Nevertheless, important advances have recently been made by [Shima et al. \[2010\]](#) who investigated brain response to visual stimuli in a MEG study. These authors found evidence of a specific link between

---

1. ERP for event-related potential



the dominant eye (DE) and its ipsilateral cortical hemisphere. Indeed, they showed that there was no impact of the eye dominance on the magnitude of primary visual cortex response after stimulations of nasal hemiretinas (connected to the contralateral hemisphere) but that the stimulation of the temporal hemiretina of the DE (connected to its ipsilateral hemisphere) led to a greater activation compared to the stimulation of the temporal hemiretina of the non-DE.

Concerning the potential behavioral or neurophysiological consequences of this lateralization, an important point has to be considered. A meta-analysis published by [Bourassa et al. \[1996\]](#) revealed that the eye dominance does not strictly follow the manual dominance: 34% of right-handers (RHrs) have a left DE and 40% of left-handers (LHrs) have a right DE. Should eye dominance have an effect on cognitive or sensorimotor processes, selecting random populations of either RHrs or LHrs without taking into account their eye dominance could therefore strongly bias the results toward those obtained by RHrs with right DE and LHrs with left DE, respectively. At the same time, specificities of RHrs with left DE and LHrs with right DE could have been overlooked and could have introduced unexplained variability in previous studies.

To tackle these questions regarding the behavioral consequences of DE, we recently conducted a study in which RHrs and LHrs with either right or left DE were involved in a Poffenberger paradigm [[Chaumillon et al., 2014](#)]. The results revealed a marked influence of eye dominance on visuomotor processes in RHrs that supported the hypothesis of [Shima et al. \[2010\]](#) of a specific link between the DE and its ipsilateral hemisphere: RTs were shorter for targets appearing in the visual hemifield contralateral to the DE (*i.e.* when the temporal hemiretina of the DE was stimulated) than for targets in the ipsilateral hemifield. Importantly, this result invalidates the use of the Poffenberger paradigm to evaluate separately the IHTT for each direction of the interhemispheric transfer (from right to left or from left to right). Indeed it entails that the difference between RTs for each visual hemifield when considering a given hand is not only due to IHTT but also to the influence of the DE, rendering the estimation of IHTT for each direction impossible (see [Chaumillon et al. \[2014\]](#) for details). Moreover, we conducted Monte-Carlo

simulations [Mooney, 1997] suggesting that the IHTT asymmetry (*i.e.* faster interhemispheric transfer from the right to the left hemisphere) reported in previous behavioral studies (*e.g.*, Marzi et al. [1991]; Marzi [2010]) most likely resulted from unbalanced distributions of right and left DE in the tested right-handed populations (see Chaumillon et al. [2014] for details). These results strongly challenge the behavioral part of evidences set supporting the idea of an asymmetric IHTT in RHrs [Marzi et al., 1991; Marzi, 2010].

To our knowledge, the influence of ED has never been considered in interhemispheric transfer assessments relying on brain recording techniques. Therefore, the IHTT asymmetry reported in previous EEG studies (*i.e.* faster interhemispheric transfer from right to left hemisphere, Saron and Davidson [1989]; Brown et al. [1994]; Moes et al. [2007]; Iwabuchi and Kirk [2009] might have resulted from the overrepresentation of RHrs with right DE and LHrs with left DE (as for behavioral studies) rather than reflecting a genuine brain lateralization generalizable to all individuals. To test this hypothesis, we analyzed the brain activity recorded by electroencephalography while RHrs with right or left DE and LHrs with right or left DE were engaged in a Poffenberger paradigm. The behavior results of this study (*i.e.*, hand RTs) have been published elsewhere [Chaumillon et al., 2014] and were discussed above.

Classically, EEG studies measuring IHTT report analyses based on bipolar recordings (Brown and Jeeves [1993] for review; Hausmann et al. [2013]). Nevertheless, by reducing the spatial overlap between separate sources of activity, current source density analysis (CSD; introduced by Stone and Freeman [1971]) using Laplacian transformation [Babiloni et al., 2001], allows to enhance both the spatial and the temporal resolutions of the EEG recordings [Law et al., 1993; Vidal et al., 2003]. We therefore assessed IHTT using CSD analyses. The IHTT measured over occipito-parietal sites is known to reflect the transfer of visual information [Lines et al., 1984] whereas IHTT measured over central sites would be more tightly linked to visuo-motor integration [Berlucchi, 1972; Milner and Lines, 1982] and would therefore more directly reflect the behaviorally-estimated IHTT [Ipata et al., 1997]. The CSD analyses used in the present study then appear most appropriate to delineate the influence of eye dominance on IHTT

at these two functionally specialized regions of the cortex.

## ***2. Materials and Method***

### ***2.1. Participants***

The study was performed in accordance with the local ethics committee and the ethical standards laid down in the Declaration of Helsinki (last modified, 2004). Forty-six participants were involved in a Poffenberger paradigm while their EEG activity was recorded. Behavioral results of this experiment, based on hand reaction times, have been published separately (Chaumillon et al. [2014], see **Introduction**). All participants were healthy, reported normal or corrected-to-normal vision and showed no sign of neurological disorders. The handedness of each participant was assessed by the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield [1971]; score = lateralization quotient). According to this test, a lateralization quotient of +100% represents extreme right hand preference and -100% extreme left hand preference. The results of 10 out of 46 participants (2 RHrs and 8 LHrs) were not included in the present study because of the poor quality of the EEG recordings which prevented to clearly define the cortical response to the visual stimulations. For RHrs, the mean lateralization quotient of the 22 remaining subjects (mean age = 26.2 years, SD =  $\pm 5.4$ ; 12 females) was 70.3% (SD =  $\pm 24.7\%$ ). For LHrs, the mean lateralization quotient of the 14 remaining subjects (mean age = 23.2 years, SD =  $\pm 4.4$ ; 9 females) was -58.9% (SD =  $\pm 23.8\%$ ).

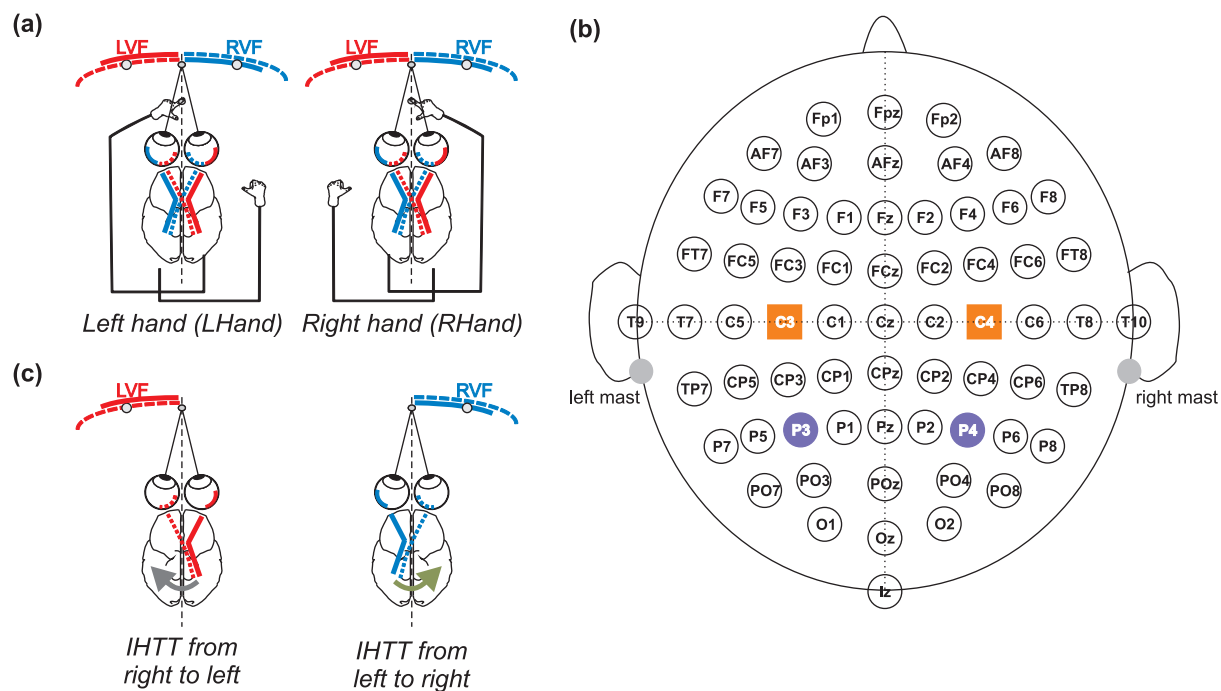
The participants' eye dominance was assessed by the hole-in-card test [Miles, 1930] repeated three times. This test is known to be the most reliable to determine eye dominance [Taghavy and Kügler, 1987] and is not influenced by handedness. In each handedness group, it allowed us to classify the participants in 2 sub-groups: right-handers with left or right DE (11 participants in each group) and left-handers with left or right DE (7 participants in each group).

## 2.2. *Experimental setup*

In a dimly lit room, participants were comfortably installed in a chair in front of a table on which a response button was aligned with their body midline. Depending on the condition (see **section 2.3**), either their left or right index finger was resting on this button. The participants were facing, at a viewing distance of 80 cm, a panel containing two lateralized white LEDs (74cd/m<sup>2</sup>, 1.2° in visual angle), located a horizontal angular distance of 7° to the left and to the right of a smaller green central fixation LED (6cd/m<sup>2</sup>; 0.4° in visual angle).

## 2.3. *Task, protocol and stimulations*

A trial started with the illumination of the fixation LED (viewed binocularly). Then, after a variable delay (*i.e.* 600-1200 in 200 ms steps) either the left or the right target was presented for 100 ms. The participants had to press on the centrally placed button as quickly as possible after the LED illumination while keeping their gaze on the fixation LED (*i.e.* classical Poffenberger paradigm). Each participant performed 1000 trials (*i.e.* 10 blocks of 100 trials) alternately with their left or right hand with starting hand balanced across participants. The inter-stimulus interval ranged between 1400 and 2500 ms and a short break was given to the participants between each experimental block. Among the 500 trials performed for each hand, 224 stimulated the left visual field (LVF) and 224 stimulated the right visual field (RVF) in a pseudo-randomly manner. In the remaining 52 trials, no target appeared. These ‘catch-trials’, pseudo-randomly distributed within the 5 blocks, helped preventing anticipation of target illumination. The experimental design therefore included four experimental conditions: left hand (LHand) responses after LVF stimulations (LHand\_LVF), or RVF stimulations (LHand\_RVF) and right hand (RHand) responses after LVF (RHand\_LVF) or RVF (RHand\_RVF) stimulations (**Fig. 1, panel a**). To help participants maintaining central fixation, the green LED remained lighted throughout the trials. Nevertheless, gaze position was checked by electro-oculography and trials containing saccades or blinks (maximum 5.1%) were rejected from the analyses.



**Figure 1: Experimental setup and conditions.** Participants had to press on a central button aligned with their body midline as quickly as possible after lateral LED onset. (a) Experimental conditions. Four conditions were tested: responses performed with left or right hand in reaction to targets presented in left (red line; LVF) or right (blue line; RVF) visual field. (b) Electrophysiological recordings. Throughout the 10 blocks of 100 trials, electrophysiological recordings were performed from 64 electrodes in accordance with the extended 10/20 system. To analyse interhemispheric transfer time, we focused our analyses on the activities recorded over the posterior parietal (P3/P4) and central sites (C3/C4) depicted here as violet circles and orange squares, respectively. (c) Computation of the interhemispheric transfer time. Given the crossed organization of visual neural pathways, the direct response to the visual stimulation was recorded over the contralateral hemisphere whereas the indirect response, *i.e.* after interhemispheric transfer, was recorded over the ipsilateral hemisphere to the stimulation. Difference between the latencies of N160 peaks (most negative deflection around 160 ms) recorded over both hemispheres gave an estimation of the interhemispheric transfer time (IHTT) from right to left (grey arrow) when the target appeared in LVF and from left to right (green arrow) when it appeared in RVF.

#### 2.4. Electroencephalography data acquisition and pre-processing

Electroencephalographic activity was recorded continuously from 64 pre-amplified Ag-AgCl electrodes (BioSemi ActiveTwo system; BioSemi, Amsterdam, The Netherlands) embedded on an elastic cap according to the standard 10-20 electrodes placement system (Sharbrough et al. [1991]; Fig.1 panel b). Eye movements and blinks were monitored by electro-oculography (EOG) using pairs of electrodes placed near both outer canthi and above and under the left orbit. The EEG and EOG signals were pre-amplified at the electrode sites, post-amplified with DC amplifiers, digitized at a sampling rate of 2,048 Hz and filtered online with a 0.16 Hz high-pass filter. The signals were further

bandpass-filtered offline (digital filters; 0.1-80 Hz; slope 24 dB/octave; notch at 50 Hz).

The first pre-processing step was to reference the 68 channels (64 on the cap and 4 EOG channels) to the linked mastoids. Then, a raw data inspection was performed to reject trials in which artefacts or eye movements (*i.e.* blinks and saccades) were detected. Additionally, EEG signals were processed with an independent component analysis (ICA [Makeig et al. [1996]; Jung et al. [2001]]) to further isolate and reduce remaining ocular artefacts [Hoffmann and Falkenstein, 2008]. For each subject and each condition, ERPs were obtained by averaging the EEG data into epochs time-locked to stimulus onset (-200 to 400 ms) with the average amplitude of the 200 ms pre-stimulus epoch serving as baseline. Epochs associated with incorrect behavioural responses such as anticipation of target illumination (*i.e.* hand reaction time < 150 ms) or response omission (hand reaction time > 800 ms) were also excluded. The VEP waveforms for each subject and each experimental condition were performed by averaging all the valid epochs upon the 64 electrodes. The number of included epochs (382 epochs on average) did not differ significantly between the conditions ( $p > .05$ ); suggesting similar signal-to-noise ratios of the VEPs averages between conditions.

Then, we performed CSD analyses [Stone and Freeman, 1971] using Laplacian transformation [Babiloni et al., 2001] with the software Brain Vision Analyzer (Brain Products GmbH, Munich, Germany). The signal was interpolated with a spherical spline interpolation procedure [Perrin et al., 1987, 1989b] which involves the estimation of the second spatial derivation of the field potential (parameters: order of splines: 3; maximal degree of Legendre polynomials: 15; approximation parameter Lambda:  $1.0e^{-004}$ ) and thus allows to free from the reference electrodes. Importantly, this method attenuates the detrimental effect of superimposition from multiple neural generators having different locations and orientations on the EEG recordings and therefore enhances their spatial resolution (see Saron et al. [2003] for a review). Moreover, through the enhancement of the EEG spatial resolution, CSD analyses also increase the temporal resolution of the recordings [Law et al., 1993]. Accordingly, the use of CSD analyses allowed to measure more accurately the IHTT and also to disentangle the IHTT measured over posterior

parietal and central sites. A supplementary low-pass filter (cut-off frequency set at 60 Hz) was performed on the CSD waves for graphical purposes only.

We focused our analyses on the activity recorded at P3/P4 and C3/C4 electrodes to study interhemispheric communication processes at the posterior parietal and central sites, respectively (**Fig. 1**). Indeed, the P3 and P4 electrodes, which are positioned over the posterior parietal cortex [Koessler et al., 2009], are typically chosen to study the interhemispheric transfer of visual information [Pandya and Rosene, 1985; Pandya and Seltzer, 1986; Saron and Davidson, 1989]. On the other hand, the C3/C4 electrodes, allow investigating the transfer of information between both sensorimotor cortices [Ipata et al., 1997; Saron et al., 2003; Solodkin et al., 2004; Pfurtscheller et al., 2005]. Corroborating previous studies (*e.g.* Di Russo et al. [2012]) the electrodes of interest over posterior parietal and central regions all recorded marked increased activities following the visual stimulations. As classically observed (*e.g.* Moes et al. [2007]), the VEPs were composed of a positive peak (P1; also called P100) followed by a negative peak (N1; also called N160). The latencies of P100 and N160 peaks as well as the P100-N160 amplitude were manually detected and reported. The N160 peak recorded over the posterior parietal cortex being known as an uncompounded indicator of IHTT [Brown and Jeeves, 1993; Ipata et al., 1997; Hausmann et al., 2013; Horowitz et al., 2014], the IHTT was computed by subtracting the latency of N160 recorded at the electrode contralateral to the stimulation (either P3 or P4) from the N160 latency recorded at the ipsilateral electrode (either P3 or P4). To be consistent and to allow comparison between posterior parietal and central sites we also used N160 to compute IHTT over C3/C4.

## ***2.5. Statistical analyses***

In each group of participants, in order to directly investigate the two possible directions of interhemispheric transfer, we compared the cortical activations after LVF and RVF stimulations (*i.e.* IHTT from right to left and from left to right, respectively, see **Fig.1 panel c**). Therefore, the LVF condition corresponds to the average of all the trials in LHand\_LVF and RHand\_LVF conditions whereas the RVF condition corresponds to

the average of all the trials in LHand\_RVF and RHand\_RVF conditions. By averaging conditions, we doubled the number of valid epochs involved in the average for each subject and each condition which resulted in a more accurate and a more reliable components detection. The two IHTT values recorded in each subject were submitted to a 2 (DE: Left, Right) x 2 (Direction of interhemispheric transfer: right to left, left to right) bootstrapped ANOVA with repeated measures on the last factor (see below).

An analysis concerning amplitude of PEV was also conducted. For each subject, we obtained 4 measures of P100-N160 amplitude issued from either the direct or the indirect activations (respectively recorded over the hemisphere contralateral and ipsilateral to the stimulation) for both visual field conditions (LVF, RVF). To focus on the effect of ED on the direct/indirect activation pattern, responses for both visual field were pooled. Then obtained values of P100-N160 amplitude were submitted to a 2 (DE: Left, Right) x 2 (Activation type: Direct, Indirect) bootstrapped ANOVA with repeated measures on the last factor.

The distributions of the measured data did not always meet the essential assumptions of sphericity and normality, preventing the use of parametric ANOVAs. To deal with this issue, we used a non-parametric bootstrap-based ANOVA method (number of iterations = 1000; percentile bootstrap) which allows to maintain the Type I error rate of our tests at its nominal level and to maintain the power of the tests, even when the data are heteroscedastic and do not show normal distributions ([Wilcox \[2011, 2012\]](#); see also [Erceg-Hurn and Mirosevich \[2008\]](#)). This modern robust methods can also be used when assumptions to run ANOVAs are met, with the same efficiency as parametric ANOVAs [[Wilcox, 2011, 2012](#)].

To have information about the magnitude of effects the effect size will be reported. The computation of effect sizes is subject to the same assumptions of sphericity and normality as the ANOVA. For this reason, they will be estimated using the robust Cohen's  $d$  ( $d_r$ ; [Algina et al. \[2005a,b, 2006\]](#); see also [Erceg-Hurn and Mirosevich \[2008\]](#); [Keselman et al. \[2008\]](#)) rather than with the classic Cohen's  $d$ . The computation of the  $d_r$  will also be based on bootstrap method. To be consistent



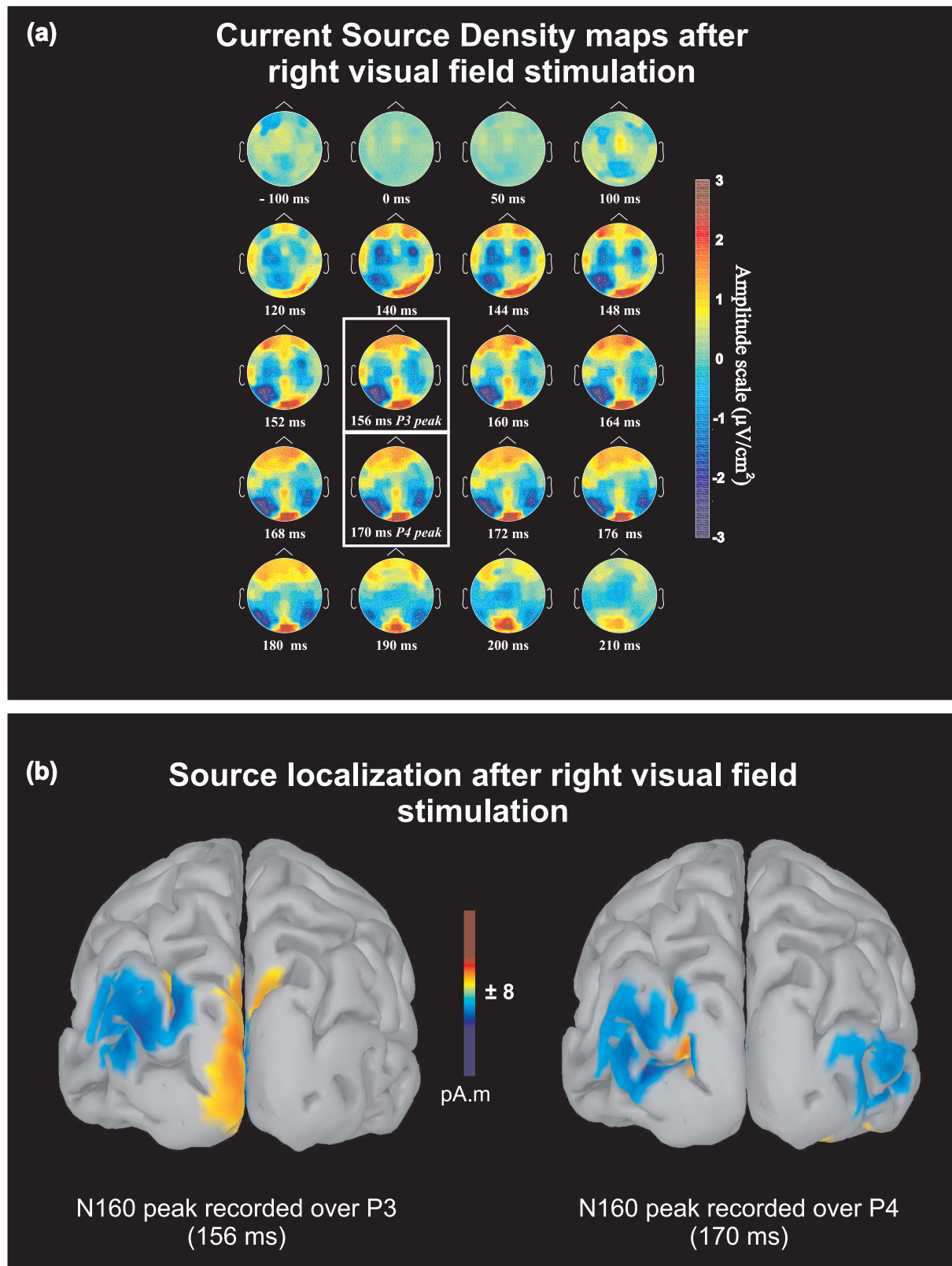
with non-parametric bootstrapped ANOVA, we fixed the number of iterations to 1000. Rules concerning the interpretation of  $dr$  are the same as those concerning classical Cohen's  $d$  values. Accordingly, the effect sizes (*i.e.*  $dr$ ) close to .20, .50 or .80 will be considered as small, medium and large, respectively [Cohen, 1988]. All results of the statistical analyses (*i.e.*  $p$ -values and  $dr$ ) are reported in **supplementary Table 1**.

### 3. Results

#### 3.1. Right-handers

**Figure 2a** shows the scalp topography of Current Source Density based on the average of the 11 right-handers with right DE after a RVF stimulation. It reveals that a large negativity appeared over the left hemisphere with a latency of  $\sim 160$  ms. This negativity is then observed with a slight temporal delay over the right hemisphere. This delay represents the time required to transfer the information from the left to the right hemisphere (see below "Parietal sites"). Clear negativities could also be seen over the sensorimotor cortex (C3-C4 electrodes), earlier than parietal N160: these activations are known to be linked to visuo-motor integration [Berlucchi, 1972; Milner and Lines, 1982].

**Figure 2b** shows an estimated location of the neural sources responsible for the activations seen over the parietal sites for two time points 156 and 170 ms, which correspond to the mean latencies of maximum negative deflection (*i.e.* N160 peak) recorded over P3 and P4 electrodes, respectively. These estimations are obtained through low-resolution brain electromagnetic tomography (LORETA; Pascual-Marqui et al. [1994]), implemented in Brainstorm software (Tadel et al. [2011]; <http://neuroimage.usc.edu/brainstorm>). It suggests that N160 activation recorded over P3 or P4 were generated approximatively in medium-superior occipital gyrus (BA 19; MNI template; [Evans et al., 1992a,b]). This is in agreement with previous studies suggesting that the main part of callosal transfer of visual information occurs in extrastriate areas [Pandya and Rosene, 1985; Pandya and Seltzer, 1986].



**Figure 2: Qualitative overview.** (a) Sequential Current Source Density maps from 100 ms before to 210 ms after right visual field stimulation performed over the grand average of right-handers with right dominant eye. The maps are presented for different times with closer intervals (between 140 and 180 ms) for the period where peak negativity (N160) was expected. The two white boxes contain the maps recorded at mean latency of the maximum negative deflection recorded over P3 and P4 electrodes. Blue and red areas on the maps correspond to negative and positive voltage, respectively. Note that the activation of the contralateral hemisphere with respect to the stimulation precedes the

ipsilateral hemisphere activation by a few milliseconds. Activations over sensori-motor cortices (C3 and C4 electrodes) occurring earlier than parietal N160 are thought to be related to visuo-motor integration. The interhemispheric transfer occurring at this level cannot be distinguished onto this figure as trials with both hands were averaged. **(b)** Estimated source maps on the cortical surface (LORETA) computed from the grand average of the 11 right-handers with right dominant eye after right visual field stimulations. The left panel corresponds to the source localization at the latency of N160 peak recorded over P3 (156 ms) whereas right panel shows the source localization at latency of N160 peak recorded over P4 (170 ms). Source localization shows an interhemispheric transfer  $\sim$ 160-170 ms, after the visual stimulation, occurring in the medium/superior occipital gyrus (Brodmann area 19). For the sake of clarity, only activity sources that were 11% above minimal activation are shown.

### 3.1.1. Parietal sites

#### *Interhemispheric transfer time*

The **panel a** of the **Figure 3** contains the grand average of CSDs waveforms recorded over P3 and P4 in each condition (*i.e.* LVF and RVF stimulation) in RHrs with a right (top) and left (bottom) DE. The peak of the strong negativity (N160) occurred first in the hemisphere contralateral to the stimulated visual hemifield and with a slight temporal delay in the other hemisphere. For each participant, the IHTT value for each condition was computed by subtracting the latency of the N160 direct activation (peak time) to the latency of the N160 indirect activation, as illustrated in the inset in the left-top part of the **panel a**. Obtained IHTT values were submitted to a two factors mixed ANOVA (DE: Left, Right x Direction of interhemispheric transfer: right to left, left to right). The result was a significant interaction between the factors DE and Direction of IHT [ $F(1,20) = 9.9$ ;  $p = .004$ ;  $d_r = 1.71$ ]. Multiple comparisons of this interaction indicated that the asymmetry in IHTT was strongly dependent on the dominant eye. Indeed, RHrs with right DE showed faster interhemispheric transfer from right to left than from left to right ( $p < .001$ ;  $d_r = .98$ ) whereas RHrs with left DE showed the opposite asymmetry ( $p = .049$ ;  $d_r = .31$ ; see **Fig. 3, panel b**).

To allow comparison with previous studies that do not used the CSD filter (*e.g.* [Rugg et al. \[1984, 1985\]](#); [Brown and Jeeves \[1993\]](#)), we also measured IHTT values from bipolar recordings (see **supplementary Fig 1**). In agreement with [Saron et al. \[2003\]](#) who also reported both measures, IHTT were larger when computed over CSDs (mean IHTT across all right-handers and conditions =  $15.4 \pm 8.9$  ms) than over bipolar ( $11.3$

$\pm 8.1$  ms) waveforms [ $F(1,21) = 7.02$ ;  $p = .006$ ;  $dr = .48$ ]<sup>2</sup>. The same two factors mixed ANOVA as in the previous paragraph was conducted on values obtained from bipolar recordings. We found a significant effect of Direction of IHT [ $F(1,20) = 5.35$ ;  $p = .006$ ;  $dr = .71$ ] which showed that IHT was faster from right to left ( $9.2 \pm 7.4$  ms) than from left to right ( $13.4 \pm 8.3$  ms; **supplementary Fig. 1 panel b**). Nevertheless, multiple pairwise comparisons of the non-significant interaction between factors DE and Direction of interhemispheric transfer ( $p = .13$ ; see Hsu [1996, p. 177] for justification for performing multiple pairwise comparisons of a non-significant interaction) revealed that this IHTT asymmetry was actually present in RHrs with a right DE ( $p = .012$ ;  $dr = .91$ ) but not in RHrs with a left DE ( $p = .51$ ;  $dr = .4$ ).

Based on these CSD and bipolar results, we suggest that the classical result of IHTT asymmetry (faster from right to left, see **Introduction**) was obtained because of the use of bipolar recordings and of the non-homogeneous distribution of participants with right DE and left DE in a random RHrs population (see **Discussion** for details).

#### *Amplitude value P100-N160*

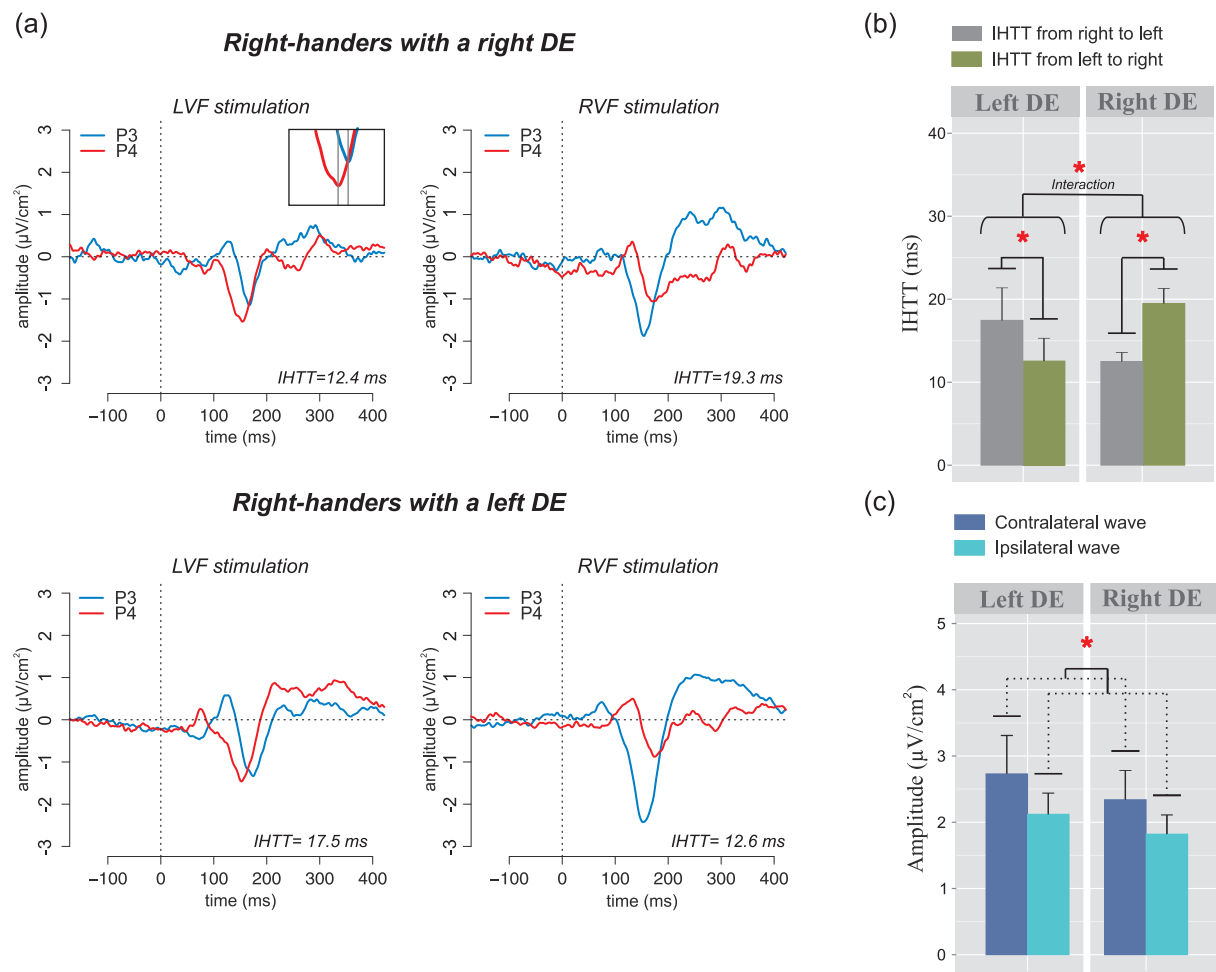
For each participant, the amplitude of the P100-N160 complex after Laplacian transformation was measured from peak to peak over the contralateral and ipsilateral hemispheres to the stimulation (**Fig. 3b,c**). Values were submitted to a 2 (DE: Left, Right) x 2 (Activation type: Direct – contralateral wave, Indirect – ipsilateral wave) mixed ANOVA with repeated measures on the last factor. It revealed a significant effect of factor Activation type [ $F(1,20) = 7.26$ ;  $p < .001$ ;  $dr = .32$ ] which indicated that the amplitude of the contralateral wave ( $2.53 \pm 1.67 \mu\text{V}/\text{m}^2$ ) was larger than the ipsilateral wave ( $1.97 \pm 1.01 \mu\text{V}/\text{m}^2$ ) regardless of the DE.

Similarly, when performing analyses over bipolar waveforms, in line with previous works (*e.g.* Rugg et al. [1984, 1985]; Brown and Jeeves [1993]), the amplitude of the P100-N160 wave was significantly larger [ $F(1,20) = 6.02$ ;  $p = .004$ ;  $dr = .23$ ] when recorded over

---

2. As revealed by a supplementary 2-by-2 ANOVA allowing to compare results obtained in the two methods (*i.e.* bipolar and CSDs recordings) in a within design: 2 (Method: bipolar, CSDs) x 2 (Direction of IHT: right to left, left to right).

the hemisphere contralateral to the stimulation ( $4.8 \pm 2.8 \mu\text{V}$ ) than over the ipsilateral hemisphere ( $4.02 \pm 2.5 \mu\text{V}$ ; see **supplementary Fig. 1 panel c**).



**Figure 3: Waveforms and average results computed over parietal sites after Laplacian transformation in RHRs.** (a) Grand average CSDs waveforms recorded over P3 (blue waves) and P4 (red waves) electrodes in the two experimental conditions (LVF or RVF stimulation). (b) Mean IHTT as a function of the DE and of the direction of interhemispheric transfer. Statistical analysis showed that the asymmetry in IHTT was dependant on the side of the DE: faster from the right to the left (grey bar) for RHRs with right DE and faster in the reverse direction (*i.e.* from the left to the right; green bar) for RHRs with left DE. (c) Mean P100-N160 amplitudes recorded over contralateral (dark blue bar) and ipsilateral (light blue bar) hemispheres to the stimulation. The hemisphere contralateral to the stimulation showed greater P100-N160 amplitudes than the ipsilateral hemisphere. Asterisks show a significant effect ( $p < .05$ ) and error bars correspond to SEM.

### 3.1.2. Central sites

#### *Interhemispheric transfer time*

The first observation was that, in accordance with previous works (*e.g.* Saron *et al.* [2003]), IHTT were shorter when computed over central ( $7.1 \pm 7.45 \text{ ms}$ ) than over

parietal ( $15.4 \pm 8.9$  ms) sites [ $F(1,21)= 18.49$ ;  $p < .001$ ;  $dr = 1.04$ ]<sup>3</sup>. More importantly, the ANOVA did not reveal significant effects of DE or Direction of interhemispheric transfer ( $p = .89$  and  $p = .62$ , respectively) and no significant interaction between these two factors ( $p = .25$ ; see **Fig. 4 panel a**).

On the contrary, analyses conducted with bipolar waveforms showed a significant effect of the factor Direction of interhemispheric transfer [ $F(1,20)=4.41$ ;  $p = .028$ ;  $dr = .49$ ], hence showing the same pattern of results as the one recorded over the parietal sites (see **supplementary Fig. 2**). A plausible interpretation is that when analysed with bipolar waveforms, activities over central sites may largely reflect more posterior activities through volume conduction. CSD waveforms would allow to strongly limit this volume conduction, and hence more accurately render the activation of the region (see **Discussion**).

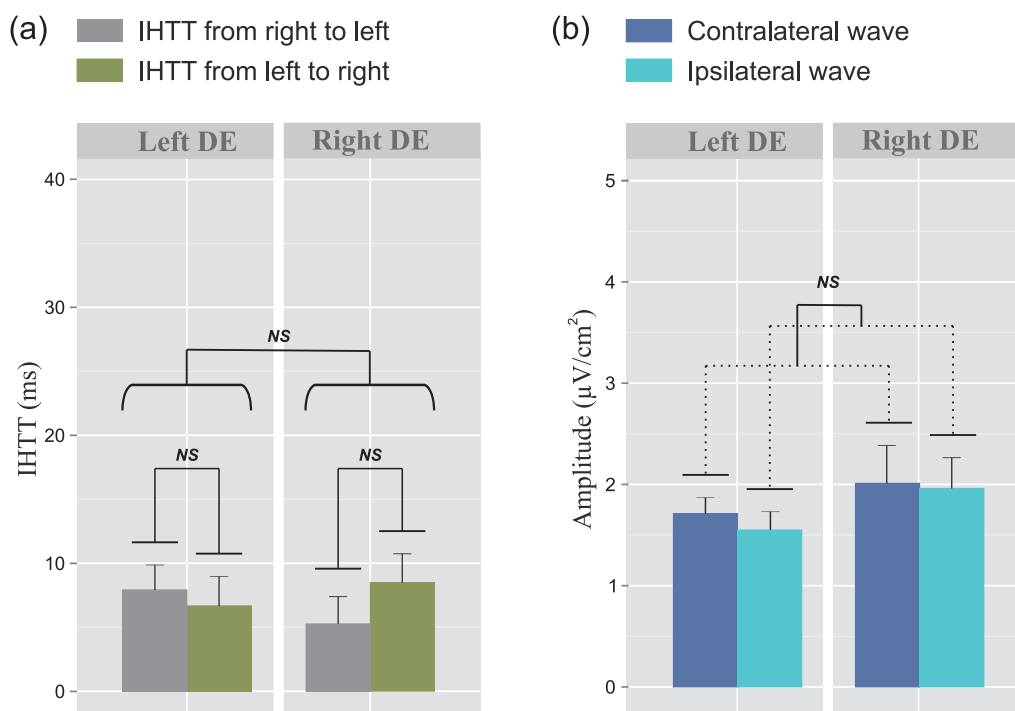
#### *Amplitude value P100-N160*

With the CSD waveforms, statistical analyses did not reveal significant main effects of DE ( $p = .29$ ) or Activation type ( $p = .42$ ) and no significant interaction between these factors (**Fig. 4 panel b**).

Again, on the contrary, the analysis conducted from values obtained with bipolar waveforms revealed a pattern similar to the one obtained over parietal sites: the amplitude of the P100-N160 wave was significantly larger [ $F(1,20)= 33.43$ ;  $p < .001$ ;  $dr = .43$ ] when recorded over the hemisphere contralateral ( $4.99 \pm 2.29 \mu\text{V}$ ) than over the hemisphere ipsilateral ( $3.92 \pm 2.6 \mu\text{V}$ ) to the stimulation.

---

3. As revealed by a supplementary 2 (Site: parietal, central) x 2 (Direction of IHT: right to left, left to right) within design ANOVA which allowed comparing results obtained over the two different sites.



**Figure 4: Average IHTT and P100-N160 amplitude computed over central sites (C3/C4) after Laplacian transformation in RHrs.** (a) Mean IHTT as a function of the DE and of the direction of interhemispheric transfer. Contrary to the analyses conducted on parietal sites, there was no significant influence of the DE and of the direction of the interhemispheric transfer [*i.e.* from right to left (grey bar) or from left to right (green bar)] on IHTT. (b) Mean P100-N160 amplitudes recorded over contralateral (dark blue bar) and ipsilateral (light blue bar) hemispheres to the stimulation. The amplitude of the P100-N160 recorded over both hemispheres did not significantly differ. Error bars correspond to SEM.

### 3.2. Left-handers

#### 3.2.1. Parietal sites

##### *Interhemispheric transfer time*

Like in RHrs, the mean IHTT computed for all subjects and conditions in LHrs was larger with CSDs data ( $22.2 \pm 9.3$  ms) than with bipolar data ( $16.6 \pm 10.1$  ms) [ $F(1,13) = 10.04$ ;  $p = .006$ ;  $dr = .51$ ]<sup>4</sup>. Only results obtained from CSD waveforms are presented in the following (but see **supplementary table 1** for results obtained with bipolar data). The ANOVA performed using IHTT computed with CSDs waveforms indicated that the interhemispheric transfer from right to left was faster than the interhemispheric transfer from left to right (significant effect of Direction of interhemispheric transfer [ $F(1,12) = 3.71$ ;  $p = .044$ ;  $dr = .56$ ]; **Figure 5a**). Interestingly, although the multiple pairwise comparisons of the non-significant interaction between DE and

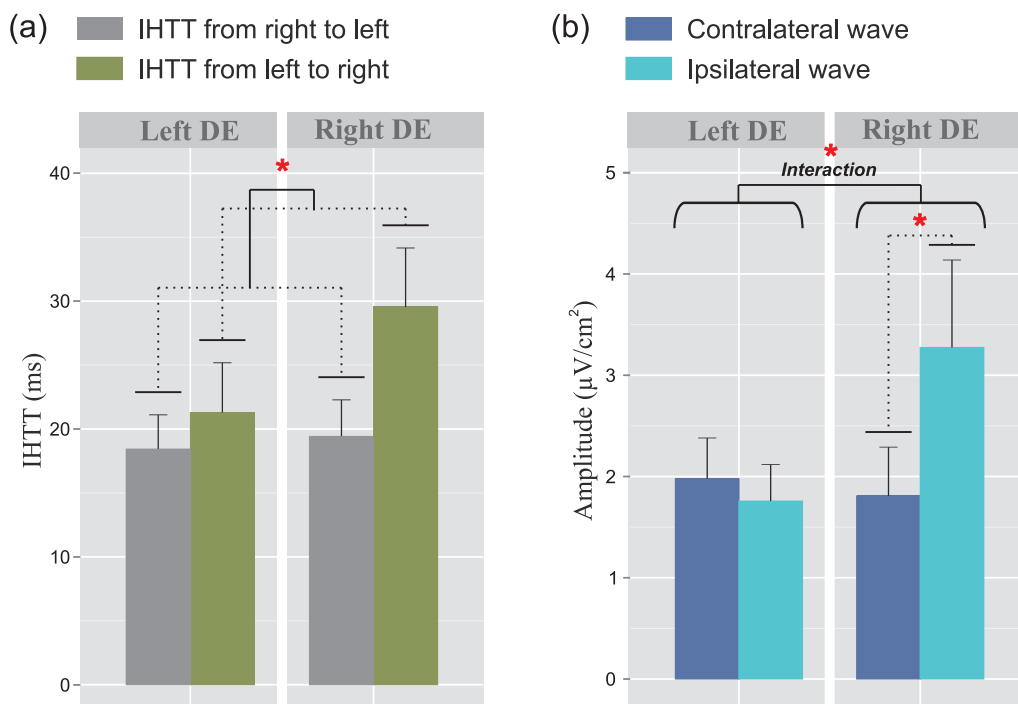
4. As revealed by a supplementary 2-by-2 ANOVA allowing to compare results obtained in the two methods (*i.e.* bipolar and CSDs recordings) in a within design: 2 (Method: bipolar, CSDs) x 2 (Direction of IHT: right to left, left to right).

Direction of interhemispheric transfer ( $p = .26$ ) were virtually equivalent between the right ( $p = .22$ ) and left DE groups ( $p = .20$ ), the effect sizes suggested that the faster interhemispheric transfer from right to left was due to larger differences between the two directions of interhemispheric transfer in participants with right DE ( $dr = .99$ ) than in participants with left DE ( $dr = .24$ ).

#### *Amplitude value P100-N160*

The ANOVA indicated that, counterintuitively, the P100-N160 amplitude was significantly larger over the ipsilateral hemisphere than over the contralateral hemisphere [ $F(1,12) = 3.5$ ;  $p = .03$ ;  $dr = .22$ ] (**Fig. 5. Panel b**). However, the ANOVA also revealed a significant interaction between factors Activation type and DE [ $F(1,12) = 6.59$ ;  $p = .002$ ;  $dr = .97$ ] which indicated that the difference between the amplitude of the contralateral and ipsilateral waves with respect to the hemifield stimulated was only significant in LHrs with right DE ( $p = .022$ ;  $dr = .56$ ; for LHrs with left DE:  $p = .77$ ;  $dr = .15$ ). Hence, these participants showed larger indirect (*i.e.* after interhemispheric transfer) than direct wave amplitudes, in contradiction to the classical pattern reported in the literature (*e.g.* [Brown and Jeeves \[1993\]](#); [Moes et al. \[2007\]](#)). This result reinforces the view that these LHrs with a right DE may have some specificities in their sensorimotor circuits ([Petit et al. \[2014\]](#); see **Discussion**).





**Figure 5: Average Results from CSDs analysis performed over parietal sites in LHRs.** (a) Mean IHTT as a function of the DE and the direction of interhemispheric transfer. Statistical analysis revealed a significant effect of the factor Direction of interhemispheric transfer. (b) Mean P100-N160 amplitudes recorded over contralateral and ipsilateral hemispheres to the stimulation. Contrary to the classical pattern, left-handers with right DE showed larger P100-N160 amplitude over ipsilateral (*i.e.* after the interhemispheric transfer, light blue bar) than contralateral (dark blue bar) hemisphere with respect to the stimulation. Asterisks show a significant effect ( $p < .05$ ) and error bars correspond to SEM.

### 3.2.2. Central sites

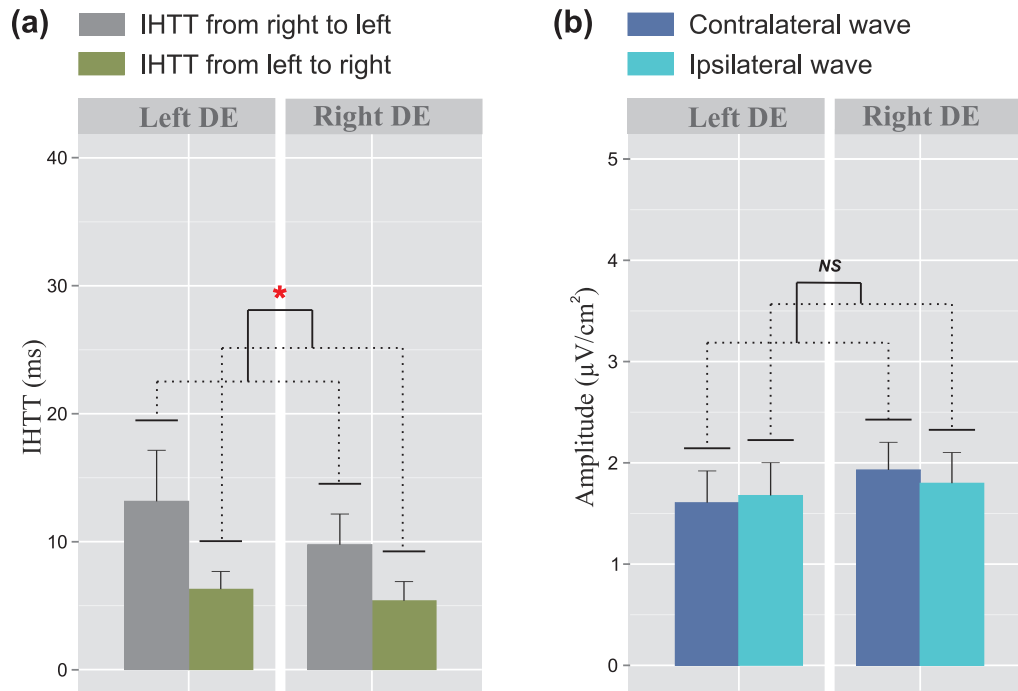
#### *Interhemispheric transfer time*

As in right-handers, the first striking observation was that IHTT was shorter over central sites than over parietal sites ( $8.9 \pm 6.2$  ms vs  $22.2 \pm 9.3$  ms; [ $F(1,12)=28.65$ ;  $p < .001$ ;  $dr = 1.37$ ])<sup>5</sup>. Concerning central sites, the ANOVA revealed a main effect of Direction of interhemispheric transfer [ $F(1,12) = 5.7$ ;  $p = .012$ ;  $dr = .62$ ] indicating that regardless of the DE, participants show significantly faster interhemispheric transfer from left to right hemisphere ( $5.8 \pm 3.71$  ms) than from right to left hemisphere ( $12 \pm 8.6$  ms; see **Fig. 6. Panel a**).

5. As revealed by a supplementary 2 (Site: parietal, central) x 2 (Direction of IHT: right to left, left to right) within design ANOVA which allowed comparing results obtained over the two different sites.

### Amplitude value P100-N160

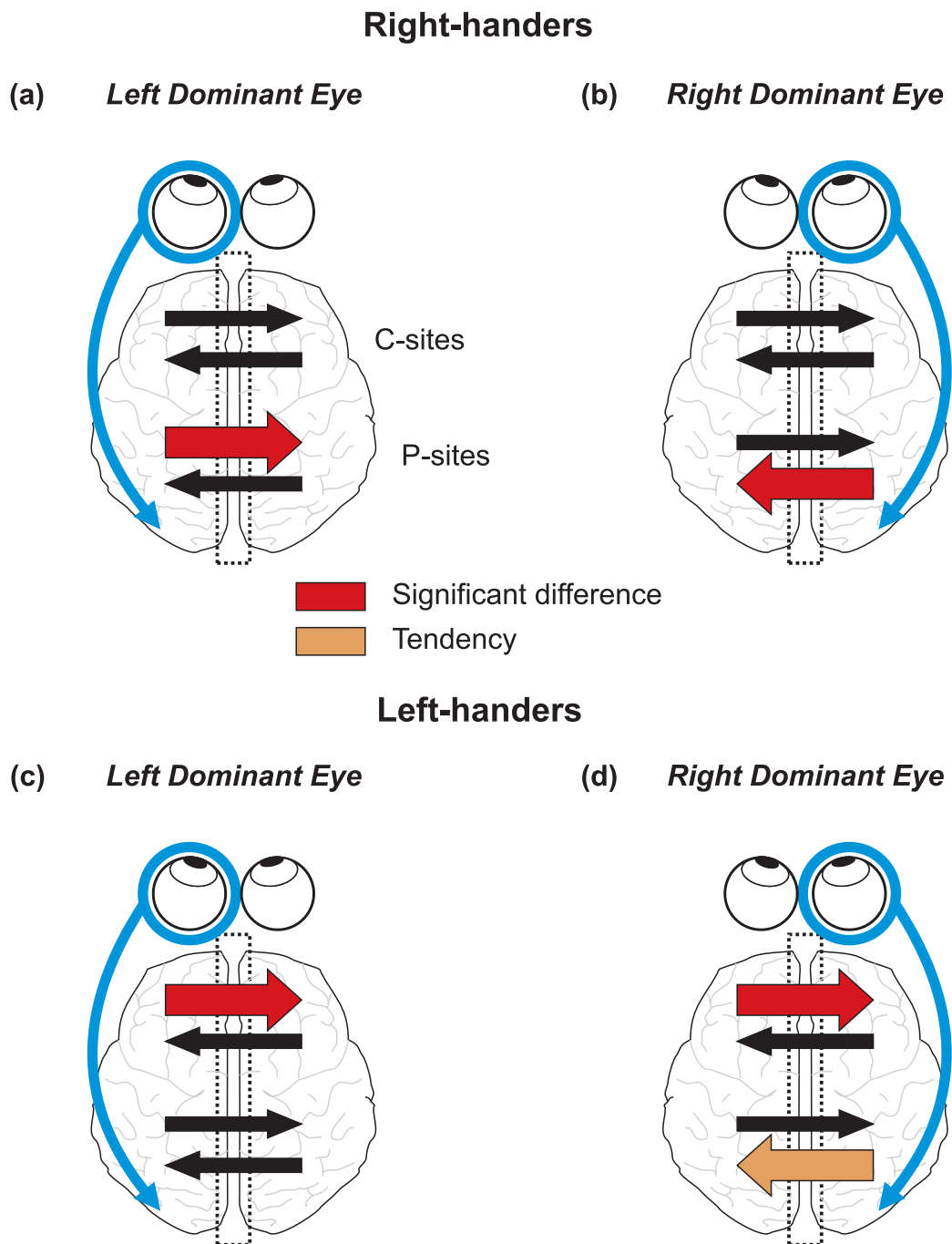
There was no significant impact of DE ( $p = .46$ ) or Activation type ( $p = .64$ ) on the amplitude of the P100-N160 complex. The interaction between these two factors did not reach a significant level ( $p = .14$ ; see **Fig. 6 panel b**).



**Figure 6: Average results from CSDs analyses performed over central sites in LHrs.** (a) Mean IHTT as a function of the DE and the direction of interhemispheric transfer. Regardless of the DE, the interhemispheric transfer was faster from left to right hemisphere (green bar) than from right to left hemisphere (grey bar). (b) Mean P100-N160 amplitudes recorded over contralateral (dark blue bar) and ipsilateral (light blue bar) hemispheres to the stimulation. The amplitudes of contralateral and ipsilateral P100-N160 complexes were similar in both left-handers with left or right DE. Asterisks show a significant effect ( $p < .05$ ) and error bars correspond to SEM.

## *4. Discussion*

Communication between the cerebral hemispheres is paramount to several brain processes, particularly those underlying visual perception. Using the visual-evoked potential technique, the present study revealed that the lateralization of the visual system referred to as eye dominance has a strong impact on these interhemispheric communication processes. Indeed, in RHrs we found an asymmetry in IHTT at the level of the parietal cortices that depended on the side of the DE: RHrs with right DE showed faster interhemispheric transfer from right to left than from left to right whereas RHrs with left DE showed the opposite asymmetry. In other words, interhemispheric transfer was always faster from the ipsilateral to the contralateral hemisphere with respect to the DE. In LHrs, an asymmetry with a faster interhemispheric transfer from right to left tended to be observed only in participants with a right DE. The communication transfer occurring at the central region of the corpus callosum (CC) was not function of eye dominance (see **Fig. 7** for a graphical summary of the results). To our knowledge, these results provide the first demonstration of an influence of the eye dominance on the communication between the two parietal cortices.



**Figure 7: Graphical summary of the results.** On each panel, the encircled eye indicates the DE and the connected arrow its preferential relationship with its ipsilateral hemisphere [Shima et al., 2010; Chaumillon et al., 2014]. Concerning the IHTT over the parietal sites (P-sites), the present experiment revealed that in RHrs, the asymmetry in IHTT strictly depends on the eye dominance. Indeed, RHrs with left DE (a) show faster interhemispheric transfer from left to right than from right to left whereas RHrs with right DE (b) show the opposite pattern. In LHrs, individuals with left DE (c) show no asymmetry whereas individuals with right DE (d) tend to show a faster interhemispheric transfer from right to left than from left to right. Concerning the IHTT over central sites (C-sites), RHrs show no difference between the two interhemispheric transfer directions. On the contrary, LHrs always show faster IHTT from left to right than from right to left irrespectively of their DE.

## Right-handers

As stated in the Introduction, it is classically considered that in RHrs the interhemispheric transfer of visual information is faster when the information is transferred from the right hemisphere to the left. Most previous EEG investigations on this question obtained this asymmetrical result (Saron and Davidson [1989]; Brown et al. [1994, 1998]; Endrass et al. [2002]; Barnett et al. [2005]; Barnett and Kirk [2005]; Moes et al. [2007]; Patston et al. [2007]; Iwabuchi and Kirk [2009] ; but see Nowicka et al. [1996] and [Horowitz et al., 2014]). The observations made in the present study suggest that a combination of two reasons could explain why these previous studies found this result: they did not take into account the participant's eye dominance and they conducted analyses on bipolar waveforms. Hence, with a random population of RHrs, they may have averaged around 34% of RHrs with left DE (see **Introduction** and Bourassa et al. [1996]), showing with bipolar waveforms no difference between the two directions of interhemispheric transfer (see **supplementary Figure 1**), with around 66% of RHrs with right DE, showing with bipolar waveforms a statistically significant faster transfer from the right to the left. Such an operation could result in the classical result of a statistically significant faster right to left transfer. The results of two studies who also used CSD, but did not consider ED, favor this kind of explanation [Saron et al., 2003; Whitford et al., 2011]. They should have averaged opposite tendencies in the population of RHrs (see **Figure 3**) and hence found no statistically significant difference for this IHTT measure based on the N160 peaks. That is indeed what they observed. We note that they even should have observed a tendency toward quicker transfer from the right to the left given the asymmetric distribution of RHrs with left and right eye dominant (34%-66%), which is the case in both studies (see Whitford et al. [2011, Fig. 7C] and Saron et al. [2003, p. 186]). In the present study, using CSDs analyses and taking into account the eye dominance, we found that RHrs with left DE have faster interhemispheric transfer from the left to the right hemispheres and the opposite in RHrs with right DE. These results represent a major advance in the understanding of the interhemispheric communication as they demonstrate that the direction of the IHTT asymmetry depends on the side of

the eye dominance.

Concerning the P100-N160 amplitude recorded over parietal sites, the present results are in agreement with the classical pattern: larger waves were observed over the contralateral hemisphere with respect to the stimulation than over the ipsilateral one [Rugg et al., 1984, 1985; Brown and Jeeves, 1993; Saron et al., 2003] regardless of the DE.

Contrary to Ipata et al. [1997], our CSD recordings did not show faster inter-hemispheric transfer from the right to the left hemispheres than from left to right over central sites (C3 and C4 electrodes). However, when computing the IHTT using bipolar recordings as in Ipata et al.'s study [1997], we also found a significant effect of Direction of interhemispheric transfer over the central sites, with a faster interhemispheric transfer from right to left than from left to right (see **supplementary Fig 2b**). CSDs are much less affected by volume conduction and far-field generators than bipolar recordings [Manahilov et al., 1992; Nunez et al., 1994; Tenke and Kayser, 2012]. Hence, the asymmetry in the IHTT observed here and by Ipata et al. [1997] at C3 and C4 electrodes with bipolar recordings is likely to be the mere echo of the asymmetry phenomenon occurring at parietal sites.

This absence of IHTT asymmetry at the level of central sites revealed in RHrs through the use of a spatial filter is an important result concerning the classical Poffenberger paradigm. Indeed numerous evidences indicate that the transfer of information for this task occurs at the level of central sites: coherence between behavioral and electrophysiological IHTT values (Lines et al. [1984]; Rugg et al. [1984]; Saron and Davidson [1989]; Nowicka et al. [1996]; Ipata et al. [1997]; Saron et al. [2003]; present results), fMRI recordings [Tettamanti et al., 2002; Weber et al., 2005], sensibility to parameters of the visual stimulation [Berlucchi et al., 1971, 1977; Milner and Lines, 1982; Lines et al., 1984]. Then the present demonstration of the absence of asymmetry at the rostral level implies that no asymmetry should be observed in the Poffenberger paradigm. This prediction reinforces the conclusion we reached in one previous article [Chaumillon et al., 2014]: with a Monte-Carlo simulation we showed that the classical result of asymmetry in behavioral experiments (*i.e.* Poffenberger paradigm, Marzi et al.

[1991]; Marzi [2010]) could in fact result, because the DE was not taken into account, from the merging of results of RHrs with right and left DE which are asymmetrically represented in a random population of RHrs [Bourassa et al., 1996].

### **Left-handers**

The influence of eye dominance on the IHTT was weaker for the left-handed group than for the right-handed group. Only LHrs with right DE tended to show faster interhemispheric transfer from the right to left parietal cortex than from the left to right cortex. Interestingly, previous studies that measured IHTT in LHrs using EEG recordings did not reported any asymmetry [Savage and Thomas, 1993; Iwabuchi and Kirk, 2009]. Again, these previous studies did not take into account the eye dominance. The fact that a majority of left-handers have a left DE (60%; Bourassa et al. [1996]) could have biased the results of previous studies toward what we found for these participants, an absence of asymmetry.

Taking into account the eye dominance allowed us to pinpoint the peculiarity of the sensorimotor processes of LHs with right DE. Indeed, contrary to all other groups of participants and to what is classically reported in the literature (*e.g.* Rugg et al. [1984, 1985]; Brown and Jeeves [1993]; Saron et al. [2003]), these individuals showed larger parietal P100-N160 amplitude after interhemispheric transfer than before interhemispheric transfer. In other words, the VEPs were found to be greater in the ipsilateral hemisphere with respect to the stimulation than over the contralateral hemisphere (*i.e.* after direct activation). To our knowledge, a larger activation after interhemispheric transfer than before interhemispheric transfer has never been observed. Although the nature of this phenomenon cannot be elucidated here, this novel finding provides neurophysiological evidence for the specificity of the visuo-motor transformations in LHrs with right DE. Interestingly, this hypothesis has already been proposed by Azémar [2003; 2008] after noting that these individuals are over-represented in top-level sports involving high spatio-temporal constraints and uncertainty such as fencing. The hypothesis of distinct visuo-motor processes in LHrs with right DE is also supported by the observation that they show

the shortest RT compared to individuals with different DE and handedness combinations [Chaumillon et al., 2014] and by the particularly strong lateralization of their fronto-parietal network in charge of visuo-spatial attention [Petit et al., 2014].

For the central sites, both left-handed groups (*i.e.* with either right or left DE) showed the same asymmetrical communication with a faster interhemispheric transfer from the left to the right hemisphere than in the reverse direction. This effect, depending on the handedness and not on the eye dominance, is in line with the idea that IHTT measured over central sites are more related to sensorimotor processes than to the processing of visual signals [Berlucchi et al., 1971, 1977; Milner and Lines, 1982].

### Neurophysiological considerations

The interhemispheric transfer of information relies for a large part on the CC which is the largest commissure in the brain [Gazzaniga, 2000; Aboitiz and Montiel, 2003; Johnston et al., 2008; van der Knaap and van der Ham, 2011; Fabri et al., 2014]. The velocity of information conduction depends on the axonal diameter and on the presence of myelin [Rushton, 1951]. Aboitiz et al. [1992] showed that the majority of the CC fibers are myelinated. Our results showing that IHTT at central sites are faster than those at the parietal sites (see **section 3.1.2.**) would then entail that the former sites are associated with larger axonal diameter than the latter sites. The map of axon diameter shown by Aboitiz and Montiel [2003] would support this proposition if we consider **i)** that the interhemispheric transfer recorded over central sites concerns the caudal part of the Genu (because it depends on connection between pre-motor or motor areas but not between pre-frontal areas, see Tettamanti et al. [2002]; Hofer and Frahm [2006]) and **ii)** that the interhemispheric transfer recorded over parietal sites concerns the rostral part of the Splenium (because it depends on a connection between parietal areas and not directly between primary visual areas, see Hofer and Frahm [2006]).

Before the present demonstration that the asymmetry of the parietal interhemispheric transfer depends on ED, the hypothesis was that, at least for all RHrs, the transfer was quicker from the right to the left hemispheres. As a possible neurophysiological sub-



strate, [Marzi et al. \[1991\]](#) proposed that a larger number of fibers could connect the right hemisphere to the left one, than in the reverse direction. This hypothesis has been supported by the work of [Putnam et al. \[2010\]](#) showing that in the splenium (which is critical for interhemispheric communication between visual areas, [Pandya et al. \[1971\]](#); [de Lacoste et al. \[1985\]](#); [Gazzaniga \[2000\]](#); [Aboitiz and Montiel \[2003\]](#)), a larger number of fibers cross from the right to the left hemisphere than in the reverse direction. Nevertheless, as pointed out above, this result might be the signature of an over-representation of RHrs with right DE in a random population of RHrs. This assumption is consolidated by the large inter-individual variability in splenial connectivity reported by [Putnam et al. \[2010\]](#). Based on the present study, it may be hypothesized that in RHrs with left DE, the number of fibers that cross from the left to right hemisphere outpaces the number of fiber that cross in the reverse direction.

Finally, concerning the comparison between RHrs and LHrs, a point remains highly debated. Some studies concluded that the size of CC is larger in LHrs [[Witelson, 1985, 1989](#); [Denenberg et al., 1991](#); [Habib et al., 1991](#); [Witelson and Goldsmith, 1991](#); [Driesen and Raz, 1995](#); [Moffat et al., 1998](#); [Tuncer et al., 2005](#); [Josse et al., 2008](#)], whereas many other failed to show this difference [[Kertesz et al., 1987](#); [O’Kusky et al., 1988](#); [Hines et al., 1992](#); [Steinmetz et al., 1992](#); [Clarke and Zaidel, 1994](#); [Steinmetz et al., 1995](#); [Jäncke et al., 1997](#); [Preuss et al., 2002](#); [Luders et al., 2003](#); [Anstey et al., 2007](#)]. The comparison of the IHTT recorded over parietal sites between RHrs and LHrs revealed that the IHTT was significantly longer in LHrs than in RHrs [ $F(1,34)= 7.39$ ;  $p= .006$ ;  $dr= 1.29$ ]<sup>6</sup>. If we accept a relationship between the size of CC and the IHTT [[Marzi et al., 1991](#); [Forster and Corballis, 1998, 2000](#); [Roser and Corballis, 2002](#)], the present results would not argue in favor of a larger CC in LHrs. In addition, concerning this comparison, recent MRI technology developments allow now to measure in vivo different structural parameters like axon diameter and axon density in specific parts of the CC [[Whitford et al., 2011](#); [Horowitz et al., 2014](#)]. As these measures have been shown to be related to IHTT [[Whitford et al., 2011](#); [Horowitz et al., 2014](#)], our results predict that

---

6. As revealed by a supplementary 2 (Handedness: RHrs, LHrs) x 2 (Direction of interhemispheric transfer: right to left, left to right) bootstrapped ANOVA with repeated measures on the last factor.

they should be different at the level of the splenium between RHrs and LHrs.

### Functional considerations

Two review articles have already discussed the functional aspect of an asymmetry in the IHTT of visual information [Marzi, 2010; Nowicka and Tacikowski, 2011]. Nevertheless, as they were based on inverse basic results: IHTT for visual information faster from right to left [Marzi, 2010] or from left to right [Nowicka and Tacikowski, 2011] (see above the part concerning RHrs), they suggested completely opposed hypotheses. Marzi [2010] suggested that the IHTT was faster from right to left because it was the transfer from the dominant to the non-dominant hemisphere for the visuo-spatial attention. Conversely, Nowicka and Tacikowski [2011] suggested that the IHTT was faster from left to right because it was the transfer from the non-dominant to the dominant hemisphere. Whatever the hypothesis we considered, given the present results showing that the fastest direction changes according to the DE, we would conclude that the eye dominance and the lateralization for visuo-spatial attention are related. The present study does not allow to discuss this point. We only note that in a study of the lateralization of the visuospatial attention network, some RHrs subjects (5/20)<sup>7</sup> showed a reverse lateralization [Thiebaut de Schotten et al., 2011]. These authors found that the degree of anatomical lateralization of the visuo-spatial network (more precisely of the superior longitudinal fasciculus) was related to the well-known asymmetry of performance in a line bisection task: whereas most right-handers showed a right lateralization of visuospatial network and associated leftward bias in line bisection task, 25% of participants showed the reverse asymmetry.

Less speculatively, it appears relevant to combine the present results and those from Shima et al. [2010] showing a greater activation in visual areas after the stimulation of the temporal hemiretina of the DE compared to the stimulation of the temporal hemiretina of the non-DE. The obtained scheme is then that interhemispheric transfer is faster from the hemisphere in which the visual activation is larger (*i.e.* the ipsilateral hemisphere

---

7. See their **supplementary table 1**: 5 subjects out of 20 showed a rightward bias in the bisection task and a leftward index of lateralization of the second branch of the superior longitudinal fasciculus. Across all subjects, these two measures were correlated and were considered as a marker of the lateralization of the visuospatial network.

with respect to the DE) toward the opposite hemisphere (*i.e.* contralateral hemisphere with respect to the DE) than in the reverse direction.

One last point concerns the pathological domain. Schizophrenia has often been associated with alteration in brain lateralization [Mitchell and Crow, 2005; Ribolsi et al., 2014a], especially with dysfunctional interhemispheric transfer of information [Beaumont and Dimond, 1973; David, 1987; Mohr et al., 2000] and more precisely with a reduced or a loss of asymmetry in IHTT [Crow, 2000; Endrass et al., 2002; Barnett et al., 2005; Barnett and Kirk, 2005]. The present results may shed new lights on these observations. Intriguingly, the proportion of individuals with left DE is greater in the schizophrenic population (47.8% in Dane et al. [2009]) than in control populations (31.4% in Dane et al. [2009], see also Krynicki and Nahas [1979]; Yan et al. [1985]; Giotakos [2002]). Based on our results showing that RHrs with right and left DE showed opposed asymmetry in the IHTTs, one can predict that a population showing approximately the same proportion of individuals with right and left DE as the schizophrenic, should not show, on average, IHTT asymmetry. Accordingly, the absence of IHTT asymmetry found in Schizophrenia compared to controls might not be indicative of temporally-related communication dysfunction between both cerebral hemispheres.

## ***5. Conclusion***

The present study provides the first electrophysiological evidence of a strong impact of eye dominance on interhemispheric transfer of visual information in right-handers and with a lesser extent in left-handers. As such, it reveals important aspects of the human brain lateralization that has been largely overlooked. The neurophysiological basis of this dominance, its functional role and its impact on cognitive processes remain largely unknown and call for further investigations.

## Funding

This work was supported by the Fondation de France, Neuro-Ophtalmology Berthe Fouassier Scholarship (grant numbers 2011-00020576, 2012-00031565) and the Société Française d'Ophtalmologie (research grant).

## Acknowledgments

We thank Jason Fuller for English proofreading. We thank Rand R. Wilcox and Sylvain Madec for their helpful advices on statistical issues.

## References

1. Aboitiz F, Scheibel AB, Fisher RS, Zaidel E. 1992. Fiber composition of the human corpus callosum. *Brain Res.* 598:143–153.
2. Aboitiz F, Montiel J. 2003. One hundred million years of interhemispheric communication: the history of the corpus callosum. *Braz J Med Biol Res.* 36:409–420.
3. Aglioti S, Berlucchi G, Pallini R, Rossi GF, Tassinari G. 1993. Hemispheric control of unilateral and bilateral responses to lateralized light stimuli after callosotomy and in callosal agenesis. *Exp Brain Res.* 95:151–165.
4. Algina J, Keselman HJ, Penfield RD. 2005a. An alternative to Cohen's standardized mean difference effect size: a robust parameter and confidence interval in the two independent groups case. *Psychol Methods.* 10:317–328.
5. Algina, J, Keselman HJ, Penfield RD. 2005b. Effect Sizes and their Intervals: The Two-Level Repeated Measures Case. *EPM.* 65:241–258.
6. Algina J, Keselman HJ, Penfield RD. 2006. Confidence Interval Coverage for Cohen's Effect Size Statistic. *EPM.* 66:945–960.
7. Andreassi JL, Okamura H, Stern M. 1975. Hemispheric asymmetries in the visual cortical evoked potential as a function of stimulus location. *Psychophysiology.* 12:541–546.
8. Anstey KJ, Mack HA, Christensen H, Li SC, Reglade-Meslin C, Maller J, Kumar R, Dear K, Eastaerl S, Sachdev P. 2007. Corpus callosum size, reaction time speed and variability in mild cognitive disorders and in a normative sample. *Neuropsychologia.* 45:1911–1920.
9. Azemar G. 2003. *L'homme asymétrique*. Paris, France: CNRS.
10. Azémar G, Stein JF, Ripoll H. 2008. Effects of ocular dominance on eye–hand coordination in sporting duels. *Sci Sports.* 23:263–277.
11. Babiloni F, Cincotti F, Carducci F, Rossini PM, Babiloni C. 2001. Spatial enhancement of EEG data by surface Laplacian estimation: the use of magnetic resonance imaging-based head models. *Clin Neurophysiol.* 112:724–727.
12. Barnett KJ, Corballis MC, Kirk IJ. 2005. Symmetry of callosal information transfer in schizophrenia: a preliminary study. *Schizophr Res.* 74:171–178.
13. Barnett KJ, Kirk IJ. 2005. Lack of asymmetrical transfer for linguistic stimuli in schizophrenia: an ERP study. *Clin Neurophysiol.* 116:1019–1027.
14. Beaumont JG, Dimond SJ. 1973. Brain disconnection and schizophrenia. *Br J Psychiatry.* 123:661–662.

15. Berlucchi G. 1972. Anatomical and physiological aspects of visual functions of corpus callosum. *Brain Res.* 37:371–392.
16. Berlucchi G, Crea F, Di Stefano M, Tassinari G. 1977. Influence of spatial stimulus-response compatibility on reaction time of ipsilateral and contralateral hand to lateralized light stimuli. *J Exp Psychol Hum Percept Perform.* 3:505–517.
17. Berlucchi G, Heron W, Hyman R, Rizzolatti G, Umiltà C. 1971. Simple reaction times of ipsilateral and contralateral hand to lateralized visual stimuli. *Brain.* 94:419–430.
18. Bourassa DC, McManus IC, Bryden MP. 1996. Handedness and eye-dominance: a meta-analysis of their relationship. *Laterality.* 1:5–34.
19. Braun CM. 1992. Estimation of interhemispheric dynamics from simple unimanual reaction time to extrafoveal stimuli. *Neuropsychol Review.* 3:321–365.
20. Brown WS, Bjerke MD, Galbraith GC. 1998. Interhemispheric transfer in normals and acausals: latency adjusted evoked potential averaging. *Cortex.* 34:677–692.
21. Brown WS, Jeeves MA. 1993. Bilateral visual field processing and evoked potential interhemispheric transmission time. *Neuropsychologia.* 31:1267–1281.
22. Brown WS, Jeeves MA, Dietrich R, Burnison DS. 1999. Bilateral field advantage and evoked potential interhemispheric transmission in commissurotomy and callosal agenesis. *Neuropsychologia.* 37:1165–1180.
23. Brown WS, Larson EB, Jeeves MA. 1994. Directional asymmetries in interhemispheric transmission time: evidence from visual evoked potentials. *Neuropsychologia.* 32:439–448.
24. Celeghin A, Barabas M, Mancini F, Bendini M, Pedrotti E, Prior M, Cantagallo A, Savazzi S, Marzi CA. 2014. Speeded manual responses to unseen visual stimuli in hemianopic patients: What kind of blindsight? *Conscious Cogn.* 32:6-14.
25. Chaumillon R, Blouin J, Guillaume A. 2014. Eye dominance influences triggering action: The Poffenberger paradigm revisited. *Cortex.* 58:86–98.
- Clarke JM, Zaidel E. 1989. Simple reaction times to lateralized light flashes. Varieties of interhemispheric communication routes. *Brain.* 112:849–870.
26. Clarke JM, Zaidel E. 1994. Anatomical-behavioral relationships: corpus callosum morphology and hemispheric specialization. *Behav Brain Res.* 64:185–202.
27. Cohen J. 1988. *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences* (2 edition). Hillsdale, N.J.: Routledge.
28. Coren S, Kaplan CP. 1973. Patterns of ocular dominance. *Am J Optom Arch Am Acad Optom.* 50:283–292.
29. Crow TJ. 2000. Schizophrenia as the price that homo sapiens pays for language: a resolution of the central paradox in the origin of the species. *Brain Res Brain Res Rev.* 31:118–129.
30. Curtis HJ. 1940. Intercortical connections of corpus callosum as indicated by evoked potentials. *J Neurophysiol.* 3:407-413.
31. Dane S, Yildirim S, Ozan E, Aydin N, Oral E, Ustaoglu N, Kirpinar I. 2009. Handedness, eyedness, and hand-eye crossed dominance in patients with schizophrenia: sex-related lateralisation abnormalities. *Laterality.* 14:55–65.
32. David AS. 1987. Tachistoscopic tests of colour naming and matching in schizophrenia: evidence for posterior callosum dysfunction? *Psychol Med.* 17:621–630.
33. De Lacoste MC, Kirkpatrick JB, Ross ED. 1985. Topography of the human corpus callosum. *J Neuropathol Exp Neurol.* 44:578–591.
34. Denenberg VH, Kertesz A, Cowell PE. 1991. A factor analysis of the human's corpus callosum. *Brain Res.* 548:126–132.

35. Di Russo F, Stella A, Spitoni G, Strappini F, Sdoia S, Galati G, Hyllyard SA, Spinelli D, Pitzalis S. 2012. Spatiotemporal brain mapping of spatial attention effects on pattern-reversal ERPs. *Hum Brain Mapp.* 33:1334–1351.
36. Di Stefano M, Sauerwein HC, Lassoigne M. 1992. Influence of anatomical factors and spatial compatibility on the stimulus-response relationship in the absence of the corpus callosum. *Neuropsychologia.* 30:177–185.
37. Driesen NR, Raz N. 1995. The influence of sex, age, and handedness on corpus callosal morphology: a meta-analysis. *Psychobiology.* 23:240–247.
38. Endrass T, Mohr B, Rockstroh B. 2002. Reduced interhemispheric transmission in schizophrenia patients: evidence from event-related potentials. *Neurosci Lett.* 320:57–60.
39. Erceg-Hurn DM, Mirosevich VM. 2008. Modern robust statistical methods: an easy way to maximize the accuracy and power of your research. *Am Psychol.* 63:591–601.
40. Evans AC, Collins DL, Milner B. 1992a. An MRI-based stereotaxic atlas from 250 young normal subjects. *Proc 22nd Annual Symposium, Society for Neuroscience.* 18:408.
41. Evans AC, Marrett S, Neelin P, Collins L, Worsley K, Dai W, Milot S, Meyer E, Bub D. 1992b. Anatomical mapping of functional activation in stereotaxic coordinate space. *NeuroImage.* 1:43–53.
42. Fabri M, Pierpaoli C, Barbaresi P, Polonara G. 2014. Functional topography of the corpus callosum investigated by DTI and fMRI. *World J Radiol.* 6:895–906.
43. Forster B, Corballis MC. 1998. Interhemispheric transmission times in the presence and absence of the forebrain commissures: effects of luminance and equiluminance. *Neuropsychologia.* 36:925–934.
44. Forster B, Corballis MC. 2000. Interhemispheric transfer of colour and shape information in the presence and absence of the corpus callosum. *Neuropsychologia.* 38:32–45.
45. Gazzaniga MS. 2000. Cerebral specialization and interhemispheric communication: does the corpus callosum enable the human condition? *Brain.* 123:1293–1326.
46. Giotakos O. 2002. Crossed hand-eye dominance in male psychiatric patients. *Percept Mot Skills.* 95:728–732.
47. Habib M, Gayraud D, Oliva A, Regis J, Salamon G, Khalil R. 1991. Effects of handedness and sex on the morphology of the corpus callosum: a study with brain magnetic resonance imaging. *Brain Cogn.* 16:41–61.
48. Hausmann M, Hamm JP, Waldie KE, Kirk IJ. 2013. Sex hormonal modulation of interhemispheric transfer time. *Neuropsychologia.* 51:1734–1741.
49. Hines M, Chiu L, McAdams LA, Bentler PM, Lipcamon J. 1992. Cognition and the corpus callosum: verbal fluency, visuospatial ability, and language lateralization related to midsagittal surface areas of callosal subregions. *Behav Neurosci.* 106:3–14.
50. Hofer S, Frahm J. 2006. Topography of the human corpus callosum revisited—comprehensive fiber tractography using diffusion tensor magnetic resonance imaging. *NeuroImage.* 32:989–994.
51. Hoffmann S, Falkenstein M. 2008. The correction of eye blink artefacts in the EEG: a comparison of two prominent methods. *Plos One.* 3: e3004.
52. Horowitz A, Barazany D, Tavor I, Bernstein M, Yovel G, Assaf Y. 2014. In vivo correlation between axon diameter and conduction velocity in the human brain. *Brain Struct Funct.* In press.
53. Hsu JC. 1996. Abuses and misconceptions in multiple comparisons. In *Multiple comparisons: Theory and methods.* New York, USA: Chapman & Hall.



54. Iacoboni M, Zaidel E. 1995. Channels of the corpus callosum. Evidence from simple reaction times to lateralized flashes in the normal and the split brain. *Brain*. 118:779–788.
55. Ipata A, Girelli M, Miniussi C, Marzi CA. 1997. Interhemispheric transfer of visual information in humans: the role of different callosal channels. *Arch Ital Biol*. 135:169–182.
56. Iwabuchi SJ, Kirk IJ. 2009. Atypical interhemispheric communication in left-handed individuals. *Neuroreport*. 20:166–169.
57. Jäncke L, Staiger JF, Schlaug G, Huang Y, Steinmetz H. 1997. The relationship between corpus callosum size and forebrain volume. *Cereb Cortex*. 7:48–56.
58. Johnston JM, Vaishnavi SN, Smyth MD, Zhang D, He BJ, Zempel JM, Shimony JS, Snyder AZ, Raichle ME. 2008. Loss of resting interhemispheric functional connectivity after complete section of the corpus callosum. *J Neurosci*. 28:6453–6458.
59. Josse G, Seghier ML, Kherif F, Price CJ. 2008. Explaining function with anatomy: language lateralization and corpus callosum size. *J Neurosci*. 28:14132–14139.
60. Jung T, Makeig S, McKeown M, Bell A, Lee T, Sejnowski T. 2001. Imaging brain dynamics using independent component analysis. *Proc IEEE*. 89: 1107–1122.
61. Kertesz A, Polk M, Howell J, Black SE. 1987. Cerebral dominance, sex, and callosal size in MRI. *Neurology*. 37:1385–1388.
62. Keselman HJ, Algina J, Lix LM, Wilcox RR, Deering KN. 2008. A generally robust approach for testing hypotheses and setting confidence intervals for effect sizes. *Psychol Methods*. 13:110–129.
63. Koessler L, Maillard L, Benhadid A, Vignal JP, Felblinger J, Vespignani H, Braun M. 2009. Automated cortical projection of EEG sensors: anatomical correlation via the international 10-10 system. *NeuroImage*. 46:64–72.
64. Krynicki VE, Nahas AD. 1979. Differing lateralized perceptual-motor patterns in schizophrenic and non-psychotic children. *Percept Mot Skills*. 49:603–610.
65. Lasseigne M, Sauerwein H, McCabe N, Laurencelle L, Geoffroy G. 1988. Extent and limits of cerebral adjustment to early section or congenital absence of the corpus callosum. *Behav Brain Res*. 30:165–181.
66. Law SK, Rohrbaugh JW, Adams CM, Eckardt MJ. 1993. Improving spatial and temporal resolution in evoked EEG responses using surface Laplacians. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*. 88:309–322.
67. Lines CR, Rugg MD, Milner AD. 1984. The effect of stimulus intensity on visual evoked potential estimates of interhemispheric transmission time. *Exp Brain Res*. 57:89–98.
68. Luders E, Rex DE, Narr KL, Woods RP, Jancke L, Thompson PM, Mazziotta JC, Toga AW. 2003. Relationships between sulcal asymmetries and corpus callosum size: gender and handedness effects. *Cereb Cortex*. 13:1084–1093.
69. Makeig S, Bell A, Jung T, Sejnowski T. 1996. Independent component analysis of electroencephalographic data. In: Touretzky D, Mozer M, Hasselmo M (eds.). *Adv Neural Inf Process Syst* (pp.145–151).
70. Manahilov V, Riemsdag FC, Spekreijse H. 1992. The laplacian analysis of the pattern onset response in man. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*. 82:220–224.
71. Marzi CA. 2010. Asymmetry of interhemispheric communication. *Wiley Interdiscip Rev Cogn Sci*. 1:433–438.
72. Marzi CA, Bisiacchi P, Nicoletti R. 1991. Is interhemispheric transfer of visuomotor information asymmetric? Evidence from a meta-analysis. *Neuropsychologia*. 29:1163–1177.
73. Miles WR. 1930. Ocular Dominance in Human Adults. *J Gen Psychol*. 3:412–430.

74. Milner AD, Jeeves MA, Silver PH, Lines CR, Wilson J. 1985. Reaction times to lateralized visual stimuli in callosal agenesis: stimulus and response factors. *Neuropsychologia*. 23:323–331.
75. Milner AD, Lines CR. 1982. Interhemispheric pathways in simple reaction time to lateralized light flash. *Neuropsychologia*. 20:171–179.
76. Mitchell RLC, Crow TJ. 2005. Right hemisphere language functions and schizophrenia: the forgotten hemisphere? *Brain*. 128:963–978.
77. Moes PE, Brown WS, Minnema MT. 2007. Individual differences in interhemispheric transfer time (IHTT) as measured by event related potentials. *Neuropsychologia*. 45:2626–2630.
78. Moffat SD, Hampson E, Lee DH. 1998. Morphology of the planum temporale and corpus callosum in left handers with evidence of left and right hemisphere speech representation. *Brain*. 121:2369–2379.
79. Mohr B, Pulvermüller F, Cohen R, Rockstroh B. 2000. Interhemispheric cooperation during word processing: evidence for callosal transfer dysfunction in schizophrenic patients. *Schizophr Res*. 46:231–239.
80. Mooney CZ. 1997. Monte Carlo simulation. Sage University paper series on quantitative applications in the social sciences, 07e116. Thousand Oaks, CA: Sage.
81. Nowicka A, Grabowska A, Fersten E. 1996. Interhemispheric transmission of information and functional asymmetry of the human brain. *Neuropsychologia*. 34:147–151.
82. Nowicka A, Tacikowski P. 2011. Transcallosal transfer of information and functional asymmetry of the human brain. *Laterality*. 16:35–74.
83. Nunez PL, Silberstein RB, Cadusch PJ, Wijesinghe RS, Westdrop AF, Srinivasan R. 1994. A theoretical and experimental study of high resolution EEG based on surface Laplacians and cortical imaging. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*. 90:40–57.
84. O’Kusky J, Strauss E, Kosaka B, Wada J, Li D, Druhan M, Petrie J. 1988. The corpus callosum is larger with right-hemisphere cerebral speech dominance. *Ann Neurol*. 24:379–383.
85. Oldfield RC. 1971. The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*. 9:97–113.
86. Pandya DN, Karol EA, Heilbronn D. 1971. The topographical distribution of interhemispheric projections in the corpus callosum of the rhesus monkey. *Brain Res*. 32:31–43.
87. Pandya DN, Rosene DL. 1985. Some observations on trajectories and topography of commissural fibers. In Reeves AG. (Ed.), *Epilepsy and the corpus callosum* (pp. 21–39). New York: Plenum Press.
88. Pandya DN, Seltzer B. 1986. The topography of commissural fibers. In Lepore F, Ptito M, Jasper HH (Eds.). *Two hemispheres—one brain: Functions of the corpus callosum* (pp. 47–73). New York: Liss.
89. Pascual-Marqui RD, Michel CM, Lehmann D. 1994. Low resolution electromagnetic tomography: a new method for localizing electrical activity in the brain. *Int J Psychophysiol*. 18:49–65.
90. Patston LL, Kirk IJ, Rolfe MHS, Corballis MC, Tippett LJ. 2007. The unusual symmetry of musicians: musicians have equilateral interhemispheric transfer for visual information. *Neuropsychologia*. 45:2059–2065.
91. Perrin F, Pernier J, Bertrand O, Echallier JF. 1989. Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*. 72:184–187.

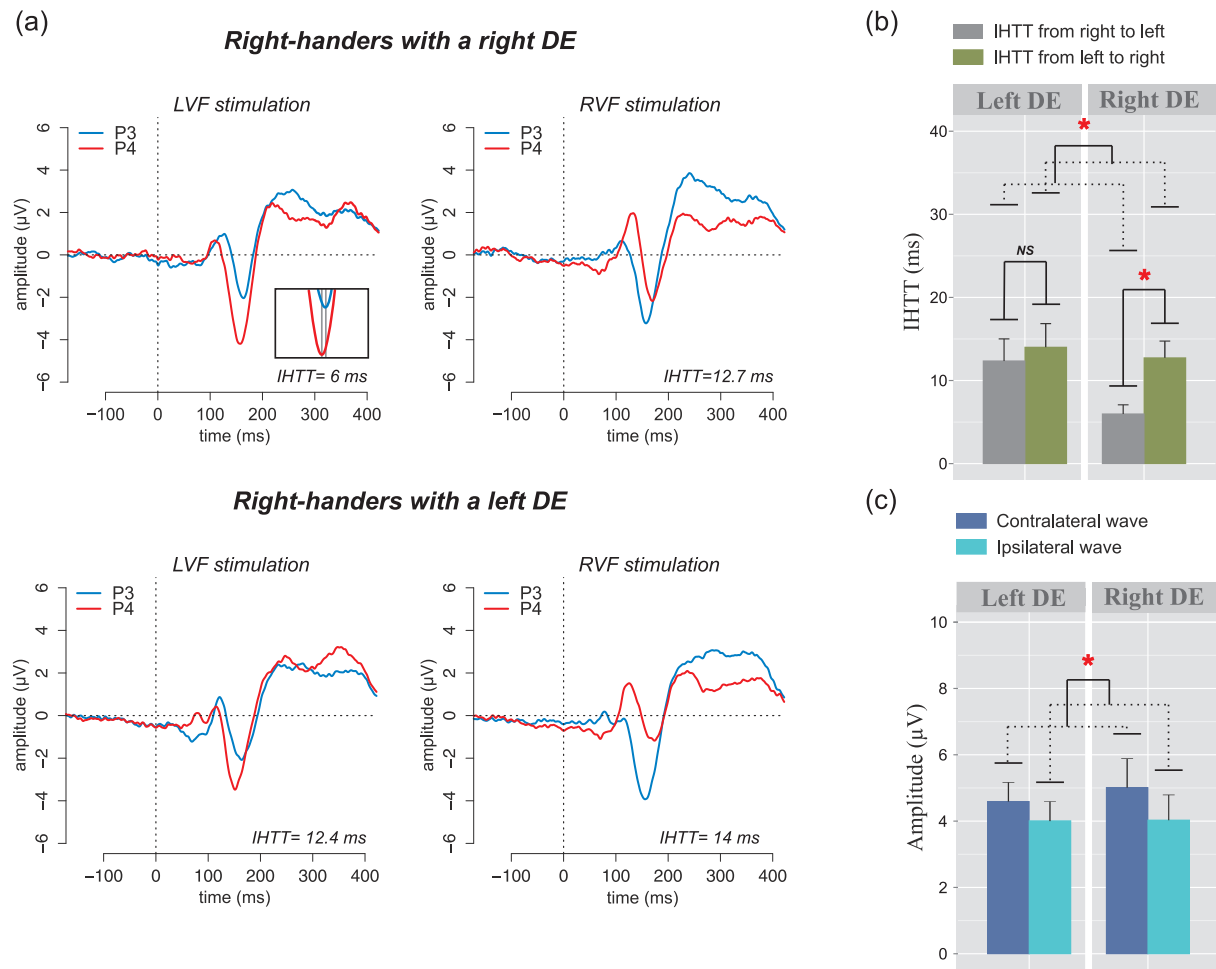


92. Perrin F, Pernier J, Bertrand O, Giard MH, Echallier JF. 1987. Mapping of scalp potentials by surface spline interpolation. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* 66:75–81.
93. Petit L, Zago L, Mellet E, Jobard G, Crivello F, Joliot M, Mazoyer B, Tzourio-Mazoyer N. 2014. Strong rightward lateralization of the dorsal attentional network in left-handers with right sighting-eye: An evolutionary advantage. *Hum Brain Mapp.* 36:1151-1164
94. Pfurtscheller G, Neuper C, Brunner C, da Silva FL. 2005. Beta rebound after different types of motor imagery in man. *Neurosci Lett.* 378:156–159.
95. Poffenberger AT. 1912. Reaction time to retinal stimulation with special reference to the time lost in conduction through nerve centers. *Arch Psychol.* 23:1-73.
96. Porac C, Coren S. 1976. The dominant eye. *Psychol Bull.* 83:880–897.
97. Preuss UW, Meisenzahl EM, Frodl T, Zetzsche T, Holder J, Leinsinger G, Hegerl U, Hahn K, Möller HJ. 2002. Handedness and corpus callosum morphology. *Psychiatry Res.* 116:33–42.
98. Putnam MC, Steven MS, Doron KW, Riggall AC, Gazzaniga MS. 2010. Cortical projection topography of the human splenium: hemispheric asymmetry and individual differences. *J Cogn Neurosci.* 22:1662–1669.
99. Ribolsi M, Daskalakis ZJ, Siracusano A, Koch G. 2014. Abnormal asymmetry of brain connectivity in schizophrenia. *Front Hum Neurosci.* 8:1010.
100. Roser M, Corballis MC. 2002. Interhemispheric neural summation in the split brain with symmetrical and asymmetrical displays. *Neuropsychologia.* 40:1300–1312.
101. Rugg MD, Lines CR, Milner AD. 1984. Visual evoked potentials to lateralized visual stimuli and the measurement of interhemispheric transmission time. *Neuropsychologia.* 22:215–225.
102. Rugg MD, Lines CR, Milner AD. 1985. Further investigation of visual evoked potentials elicited by lateralized stimuli: effects of stimulus eccentricity and reference site. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* 62:81–87.
103. Rushton WA. 1951. A theory of the effects of fibre size in medullated nerve. *J Physiol.* 115:101–122.
104. Saron CD, Davidson RJ. 1989. Visual evoked potential measures of interhemispheric transfer time in humans. *Behav Neurosci.* 103:1115–1138.
105. Saron CD, Foxe JJ, Simpson GV, Vaughan HG. 2003. Interhemispheric visuomotor activation: spatiotemporal electrophysiology related to reaction time. In *The Parallel Brain: The Cognitive Neuroscience of the Corpus Callosum*, eds Zaidel E, Iacoboni M, editors. Cambridge, MA: MIT Press; pp. 171–219.
106. Savage CR, Thomas DG. 1993. Information processing and interhemispheric transfer in left- and right-handed adults. *Int J Neurosci.* 71:201–219.
107. Sergent J, Myers JJ. 1985. Manual, blowing, and verbal simple reactions to lateralized flashes of light in commissurotomy patients. *Percept & Psychophys.* 37:571–578.
108. Sharbrough F, Chatrian G, Lesser R, Luders H, Nuwer M, Picton T. 1991. American Electroencephalographic Society guidelines for standard electrode position nomenclature. *J Clin Neurophysiol.* 8:200–202.
109. Shima H, Hasegawa M, Tachibana O, Nomura M, Yamashita J, Ozaki Y, Kawai J, Higuchi M, Kado H. 2010. Ocular dominance affects magnitude of dipole moment: an MEG study. *Neuroreport.* 21:817–821.
110. Solodkin A, Hlustik P, Chen EE, Small SL. 2004. Fine modulation in network activation during motor execution and motor imagery. *Cereb Cortex.* 14:1246–1255.

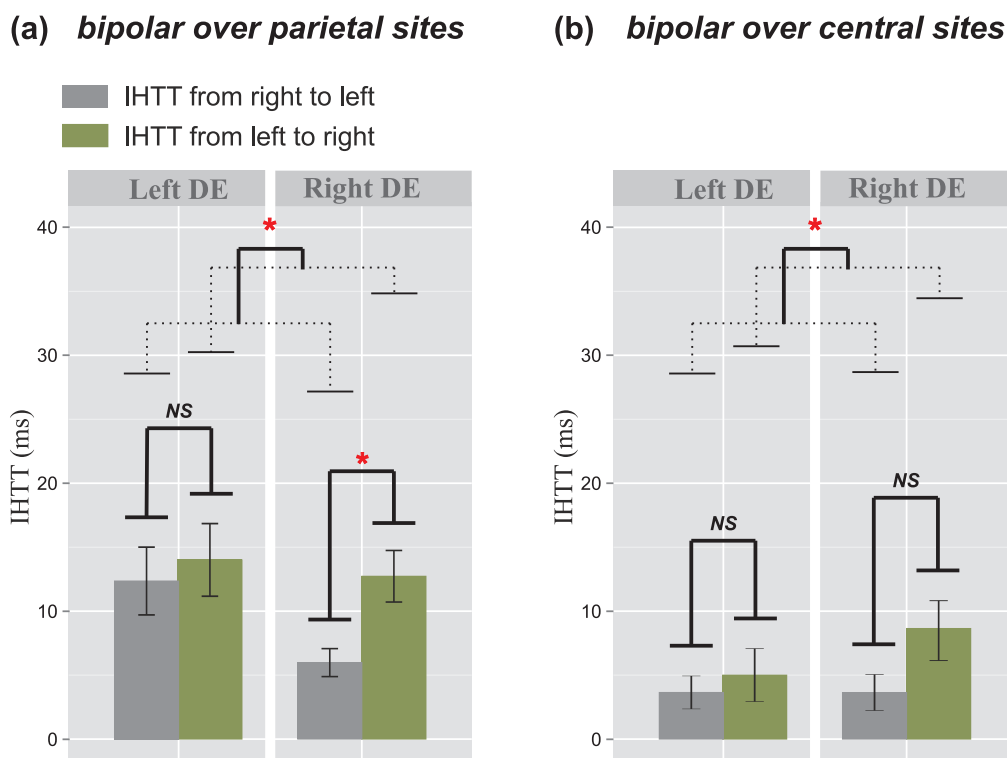
111. Steinmetz H, Jäncke L, Kleinschmidt A, Schlaug G, Volkmann J, Huang Y. 1992. Sex but no hand difference in the isthmus of the corpus callosum. *Neurology*. 42:749–752.
112. Steinmetz H, Staiger JF, Schlaug G, Huang Y, Jäncke L. 1995. Corpus callosum and brain volume in women and men. *Neuroreport*. 6:1002–1004.
113. Stone J, Freeman JA. 1971. Synaptic organisation of the pigeon's optic tectum: a golgi and current source-density analysis. *Brain Res*. 27:203–221.
114. Tadel F, Baillet S, Moshier JC, Pantazis D, Leahy RM. 2011. Brainstorm: a user-friendly application for MEG/EEG analysis. *Comput Intell Neurosci*. ID 879716
115. Taghavy A, Kügler CF. 1987. Pattern reversal visual evoked potentials (white-black- and colour-black-PVEPs) in the study of eye dominance. *Eur Arch of Psychiatry Neurol Sci*. 236:329–332.
116. Tenke CE, Kayser J. 2012. Generator localization by current source density (CSD): implications of volume conduction and field closure at intracranial and scalp resolutions. *Clin Neurophysiol*. 123:2328-2345
117. Tettamanti M, Paulesu E, Scifo P, Maravita A, Fazio F, Perani D, Marzi CA. 2002. Interhemispheric transmission of visuomotor information in humans: fMRI evidence. *J Neurophysiol*. 88 :1051–1058.
118. Thiebaut de Schotten M, Dell'Acqua F, Forkel SJ, Simmons A, Vergani F, Murphy DGM, & Catani M. 2011. A lateralized brain network for visuospatial attention. *Nat Neurosci*. 14:1245–1246.
119. Tuncer MC, Hatipoğlu ES, Ozateş M. 2005. Sexual dimorphism and handedness in the human corpus callosum based on magnetic resonance imaging. *Surg Radiol Anat*. 27:254–259.
120. Van der Knaap LJ, van der Ham IJM. 2011. How does the corpus callosum mediate interhemispheric transfer? A review. *Behav Brain Res*. 223:211–221.
121. Vidal F, Burle B, Bonnet M, Grapperon J, Hasbroucq T. 2003. Error negativity on correct trials: a reexamination of available data. *Biol Psychol*. 64:265–282.
122. Wardrop J. 1808. *The morbid anatomy of the human eye*, Vol 2 (p.245). London, England: Churchill Eds.
123. Weber B, Treyer V, Oberholzer N, Jaermann T, Boesiger P, Brugger P, Regard M, Buck A, Savazzi S, Marzi CA. 2005. Attention and interhemispheric transfer: a behavioral and fMRI study. *J Cogn Neurosci*. 17:113–123.
124. Whitford TJ, Kubicki M, Ghorashi S, Schneiderman JS, Hawley KJ, McCarley RW, Shenton ME, Spencer KM. 2011. Predicting inter-hemispheric transfer time from the diffusion properties of the corpus callosum in healthy individuals and schizophrenia patients: a combined ERP and DTI study. *NeuroImage*. 54:2318–2329.
125. Wilcox RR. 2011. Chapter XIII: Comparing Multiple Dependent Groups. *Modern Statistics for the Social and Behavioral Sciences: A Practical Introduction*. (pp. 379-440). CRC Press.
126. Wilcox RR. 2012. Chapter XII: Bootstrap Methods. In *Introduction to Robust Estimation and Hypothesis Testing, Third Edition (3 edition.)*, (pp. 265-311) Amsterdam; Boston: Academic Press.
127. Witelson SF. 1985. The brain connection: the corpus callosum is larger in left-handers. *Science*. 229:665–668.
128. Witelson SF. 1989. Hand and sex differences in the isthmus and genu of the human corpus callosum. A postmortem morphological study. *Brain*. 112:799–835.

129. Witelson SF, Goldsmith CH. 1991. The relationship of hand preference to anatomy of the corpus callosum in men. *Brain Res.* 545:175–182.
130. Yan SM, Flor-Henry P, Chen DY, Li TG, Qi SG, Ma ZX. (1985). Imbalance of hemispheric functions in the major psychoses: a study of handedness in the People's Republic of China. *Biol Psychiatry.* 20:906–917.

## Supplementary data:



**Supplementary Figure 1: Results from bipolar recordings computed over parietal sites.** (a) Grand averages computed from bipolar recordings recorded over P3 (blue waves) and P4 (red waves) electrodes in the two experimental conditions (LVF and RVF stimulations). Vertical dotted bars show the stimulus onset. (b) Quantification of IHTT in right and left dominant eye groups. In the former group, an asymmetry with faster IHTT from right to left (gray bar) than from left to right (green bar) was observed. The latter group, did not show IHTT difference between the two interhemispheric transfer directions. (c) Quantification of P100-N160 amplitude. The amplitude of the contralateral P100-N160 wave (dark blue bar) was significantly larger than the amplitude of the ipsilateral wave (light blue bar). Asterisks show a significant effect ( $p < 0.5$ ) and error bars correspond to SEM.



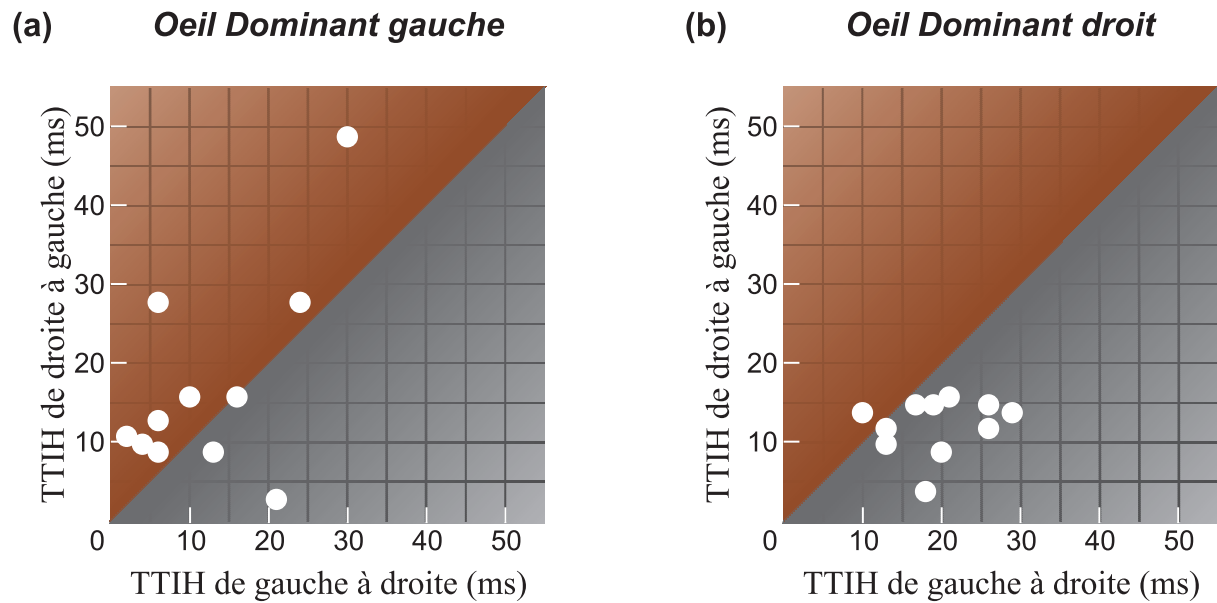
**Supplementary figure 2: Comparison between IHTT measured over bipolar waveforms for parietal and central sites in right-handers.** Pattern of IHTT values obtained at parietal (a, same panel as **Supplementary figure 1b**) and central sites (b) are very similar. In both cases, a significant effect of Direction of interhemispheric transfer (parietal sites: [ $F(1,20)= 5.35$ ;  $p= .006$ ;  $dr= .71$ ]; central sites: [ $F(1,20)= 4.41$ ;  $p= .028$ ;  $dr= .49$ ]) with faster interhemispheric transfer from right to left (grey bar) than from left to right (green bar) was observed. Moreover, multiple comparisons performed over parietal sites demonstrated that only participants with a right DE showed significant difference between the two directions of interhemispheric transfer. Over central sites the effect of direction of interhemispheric transfer also seemed to be mainly due to differences between the two directions of IHT in people with right DE, but this difference not reached significance. Effect sizes support this idea with a large value in right DE ( $dr= .61$ ) but not in left DE group ( $dr= .2$ ). Importantly, when a supplementary Laplacian transformation was applied on central sites waveforms (see **Fig. 4**) to clearly separate the sources from different locations, the effect of the direction of interhemispheric transfer disappeared. This suggests that the asymmetry observed at central sites in the bipolar analysis did not reflect processes occurring within central regions, but was rather due to volume conduction from more posterior activities.

	Right-Handers		Left-Handers	
	bipolar	CSDs	bipolar	CSDs
<b>Parietal sites</b>				
<b>IHTT</b>				
DE	0.13 (.48)	0.71 (.61)	0.1 (.6)	0.20 (.81)
Direction	** (.71)	0.56 (.34)	0.17 (.64)	* (.56)
DE x Direction	0.13 (.43)	** (1.71)	0.12 (.6)	0.26 (.51)
<b>P100-N160 Amplitude</b>				
DE	0.87 (.12)	0.54 (.21)	0.67 (.04)	0.31 (.22)
Activation type	** (.23)	*** (.32)	0.63 (.12)	* (.22)
Activation type x DE	0.52 (.33)	0.88 (.23)	** (1.13)	** (.97)
<b>Central sites</b>				
<b>IHTT</b>				
DE	0.37 (.58)	0.9 (.11)	0.35 (.3)	0.33 (.62)
Direction	* (.49)	0.62 (.09)	0.15 (.15)	* (.62)
DE x Direction	0.19 (.4)	0.25 (.49)	0.66 (.17)	0.46 (.45)
<b>P100-N160 Amplitude</b>				
DE	0.74 (.4)	0.29 (.23)	0.65 (.4)	0.46 (.18)
Activation type	*** (.43)	0.42 (.06)	*** (.41)	0.64 (.03)
Activation type x DE	0.66 (.18)	0.64 (.09)	0.98 (.11)	0.13 (.74)

\*  $p < 0.05$   
\*\*  $p < 0.01$   
\*\*\*  $p < 0.001$   
()  $d_r$

**Supplementary table 1:  $p$ -values and effects sizes ( $d_r$ ; in brackets) from all statistical analyses performed in the present study.** In each population (right- and left-handers), four analyses were performed: bipolar and CSDs analyses over parietal and central sites. For each of them two different factors were investigated in two separated analyses: IHTT and P100-N160 Amplitude. In the former, we compared the interhemispheric transfer time according to the direction of interhemispheric transfer (either from right to left or from left to right) and the dominant eye (DE; right or left). In the latter, we compared the amplitude of the P100-N160 complex according to the activation type with respect to the stimulation (Activation type: direct or indirect activation) and the DE (right or left).

Données individuelles :



**Figure B.7 : Données individuelles des droitiers inclus dans l'Article III.** Pour chaque participant (rond blanc), le temps de transfert interhémisphérique (TTIH) de gauche à droite est représenté en fonction du TTIH de droite à gauche. Un rond blanc situé dans la partie rouge indique un TTIH plus rapide de gauche à droite que de droite à gauche tandis qu'un rond blanc situé dans la partie grise indique le schéma inverse. Les (a) droitiers œil dominant gauche, comme les (b) droitiers œil dominant droit, montrent un TTIH plus rapide de l'hémisphère ipsilatéral vers l'hémisphère controlatéral à l'OD que dans la direction inverse. Cependant, une infime proportion de participants ne suit pas le patron de résultats montré par l'ensemble du groupe, suggérant ainsi que le phénomène de DO n'est pas un phénomène répondant à une loi binaire mais s'illustrant plutôt sur un continuum.

# Chapitre IV : Quantification de la dominance oculaire et implications pour la clinique en Neuro-Ophthalmologie.

## Données Supplémentaires II

L'analyse de la latence des saccades comme  
catégorisation efficace de la dominance oculaire

—

Dorine VERGILINO-PEREZ<sup>a,b</sup>, Romain CHAUMILLON<sup>c</sup>, Nadia  
ALAHYANE<sup>a</sup>, Patrice SENOT<sup>a</sup>, Judith VERGNE<sup>a</sup>, Christelle  
LEMOINE<sup>a</sup>, Alain GUILLAUME<sup>c,d</sup> & Karine DORE-MAZARS<sup>a,b</sup>,

<sup>a</sup>Laboratoire Vision Action Cognition, Université Paris-Descartes, Sorbonne Paris cité,  
EA 7326, IUPDP, INC, Paris, France

<sup>b</sup> Institut Universitaire de France

<sup>c</sup> Laboratoire de Neurosciences Cognitives, CNRS et Aix-Marseille Université, UMR  
7291, FR 3C FR 3512, 13331 Marseille cedex 3, France

<sup>d</sup> Department of Psychology, New York University, 6 Washington Place, New York, NY,  
10003, USA



Objectif de l'expérimentation :

Le phénomène de latéralisation est bien souvent essentiellement perçu comme fonctionnant sur un mode binaire. Cette modalité dichotomique semble pourtant être dépassée et de nombreuses données suggèrent que la latéralité, qu'elle soit manuelle, ou oculaire, s'exprime à différents degrés d'intensité. Notamment, comme mis en évidence par l'intermédiaire des graphiques en nuage de points représentant les données individuelles des participants dans nos précédentes expérimentations, bien qu'un schéma global de l'influence de la DO sur les transformations visuo-motrices émerge distinctement, une petite proportion de participants ne suit pas les patrons de résultats observés. Ces constats répétés suggèrent que la DO pourrait s'exprimer selon différents degrés d'intensité. [Vergilino-Perez et al. \[2012\]](#) ont conforté cette idée par la mise en évidence de deux patrons de résultats différents durant l'exécution de saccades horizontales : un patron de résultat peut être assimilé aux asymétries naso-temporales du système saccadique tandis que l'autre patron de résultats peut être assimilé à un effet de la DO (**Chapitre A.III.5**). L'idée était alors que les participants montrant les asymétries naso-temporales (*i.e.* adduction-abduction) pourraient être ceux présentant une DO non-marquée tandis que ceux montrant une modulation des saccades horizontales par la DO pourraient être ceux ayant une DO marquée. En d'autres termes, lorsque la DO serait faiblement marquée, l'asymétrie naso-temporale serait observée. A contrario, lorsque la DO serait très marquée, elle pourrait prendre le pas sur ce fonctionnement « de base » du système en adduction-abduction et révéler des asymétries dépendantes de la DO. La validité de cette proposition intéressante, ainsi que la pertinence de son utilisation, se devaient d'être testées. Pour ce faire, nous avons reproduit un paradigme de Poffenberger, en séparant chaque groupe de DO en deux sous-groupes (DO marquée/DO non-marquée) à partir d'une version réduite du protocole expérimental utilisé par [Vergilino-Perez et al. \[2012\]](#). En engageant ces participants dans un paradigme de Poffenberger en tous points identiques à celui utilisé dans l'**Article I**, nous formulons l'hypothèse que les participants ayant une DO marquée devraient montrer une préférence pour l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD tandis que les participants étant catégorisés comme ayant une

DO non-marquée devraient montrer une influence plus faible, voire absente de l'influence de la DO.

Participants :

Quarante-trois droitiers ont pris part à cette étude. Le test du *hole-in-card* [Miles, 1930], répété 3 fois, nous a permis de séparer les participants en deux groupes, ceux ayant un OD droit (n= 26 ; âge moyen= 24.17 ; SD=  $\pm 6.03$  ; 19 femmes) et ceux ayant un OD gauche (n= 17 ; âge moyen= 23.72 ; SD=  $\pm 4.77$  ; 13 femmes).

Sur la base d'une version réduite du protocole saccadique binoculaire permettant d'analyser la dynamique des saccades horizontales (voir **Chapitre A.III.5** pour description du paradigme), nous avons séparé chaque groupe de participants en deux sous-groupes : ceux montrant les asymétries adduction-abduction étaient considérés comme ayant une DO non-marquée et ceux qui montraient des asymétries relatives à un effet de la DO étaient considérés comme ayant une DO marquée. Quatre groupes de participants ont donc été inclus dans cette étude : les droitiers ayant une DO marquée droite (n=7) ou gauche (n=5) et les droitiers ayant une DO non-marquée droite (n=19) ou gauche (n=12).

Dispositif expérimental :

Les participants étaient engagés dans un paradigme de Poffenberger en tous points identiques à celui utilisé lors de l'expérimentation I (**Chapitre II.2.2** et **Article I**). La seule différence résidait dans le matériel utilisé, puisque cette expérimentation a été effectuée dans les locaux du Laboratoire Vision Action Cognition de l'Université Paris-Descartes et non dans ceux du Laboratoire de Neurosciences Cognitives d'Aix-Marseille Université comme tel était le cas pour l'expérimentation I. Notamment, le bouton de réponse utilisé dans la présente expérimentation présentait une course plus longue, ce qui explique très certainement le fait que, en moyenne, les TRs observés dans cette expérimentation étaient sensiblement plus longs que ceux observés dans l'expérimentation I.

Analyse statistique :

Les TRs inférieurs à 150 ms (considérés comme étant des réponses anticipées; [Jensen \[2006\]](#)) ou supérieurs à 800 ms (considérés comme étant des manques attentionnels) ont été exclus des analyses. Pour chaque participant, les médianes des TRs dans les 4 conditions expérimentales ont été calculées. Puisque nous étions intéressés par la comparaison de l'influence de la DO chez les participants étant catégorisés comme ayant une DO marquée ou non-marquée, les analyses statistiques ont été conduites séparément. Une première analyse permettait de comparer les droitiers OD droit et OD gauche ayant une DO marquée (**Figure B.8**) tandis qu'une seconde permettait la comparaison entre les droitiers OD droit et OD gauche ayant une DO non-marquée (**Figure B.9**). Pour chacune de ces analyses, les médianes des TRs de chaque participant ont été soumises à une ANOVA mixte 2 (OD : gauche, droit) x 2 (Main de réponse : gauche, droite) x 2 (Hémichamp visual se stimulation : gauche, droit) avec mesures répétées sur les deux derniers facteurs (*i.e.* analyse statistique identique à celle de l'expérimentation **I**).

Résultats :

- **Dominance oculaire marquée :**

L'analyse statistique n'a révélé aucun effet principal de l'OD ( $p = .32$ ), de la main de réponse ( $p = .95$ ) ou de l'hémichamp visual de stimulation ( $p = .21$ ), ni d'interaction entre l'OD et la main utilisée pour répondre ( $p = .81$ ). L'interaction significative entre la main utilisée pour répondre et l'hémichamp visual de stimulation [ $F(1,10) = 10.44$ ;  $p = .009$ ] nous indique que l'effet Poffenberger est respecté : TRs plus rapides lorsque la main et la cible sont ipsilatérales que lorsque celles-ci sont controlatérales. De façon intéressante, l'analyse montre une interaction significative entre l'OD et l'hémichamp visual de stimulation [ $F(1,10) = 8.54$ ;  $p = .015$ ] indiquant que les TRs en réponse aux cibles présentées dans l'hémichamp visual controlatéral à l'OD sont plus rapides que ceux en réponse aux cibles présentées dans l'hémichamp visual ipsilatéral à l'OD (**Figure B.8**).

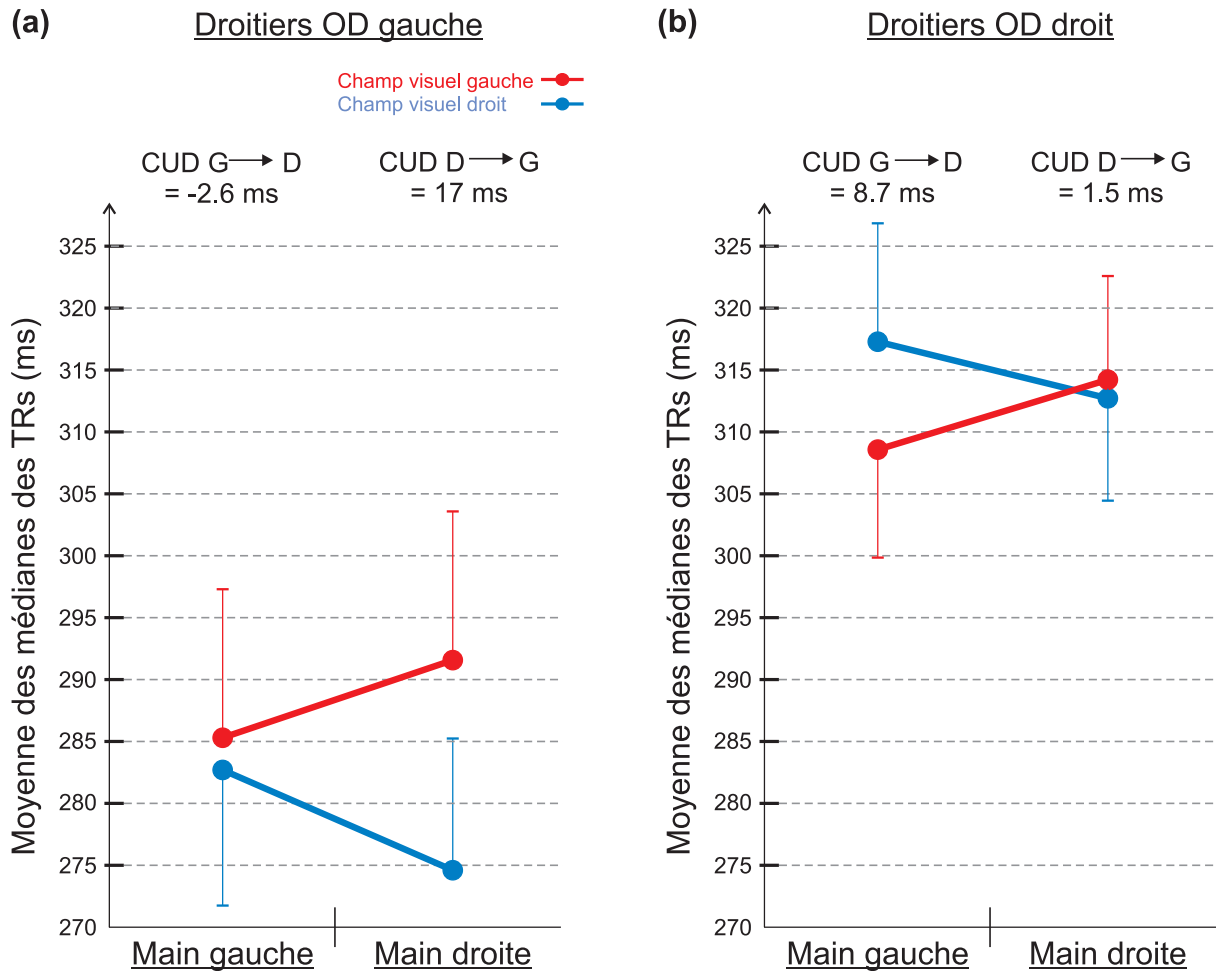


Figure B.8 : Résultats des participants catégorisés comme ayant une dominance oculaire marquée. (a) Droitiers ayant une DO marquée gauche ou (b) droite. Les barres d'erreurs représentent les SEM.

- **Dominance oculaire non-marquée :**

L'analyse statistique n'a révélé aucun effet de l'OD ( $p = .55$ ), ni de la main utilisée pour répondre ( $p = .09$ ), ni de l'hémichamp visuel de stimulation ( $p = .51$ ). Une interaction significative entre la main utilisée pour répondre et l'hémichamp visuel de stimulation est observée [ $F(1,29) = 7.335$ ;  $p = .011$ ]. Cette interaction montre que l'effet classique du paradigme de Poffenberger est respecté : les TRs sont plus rapides lorsque la main utilisée pour répondre et l'hémichamp visuel de stimulation sont ipsilatéraux que lorsqu'ils sont controlatéraux (**Figure B.9**). Notons que, contrairement au groupe DO marquée, l'analyse statistique ne montre pas d'interaction entre l'OD et l'hémichamp visuel de stimulation ( $p = .84$ ).

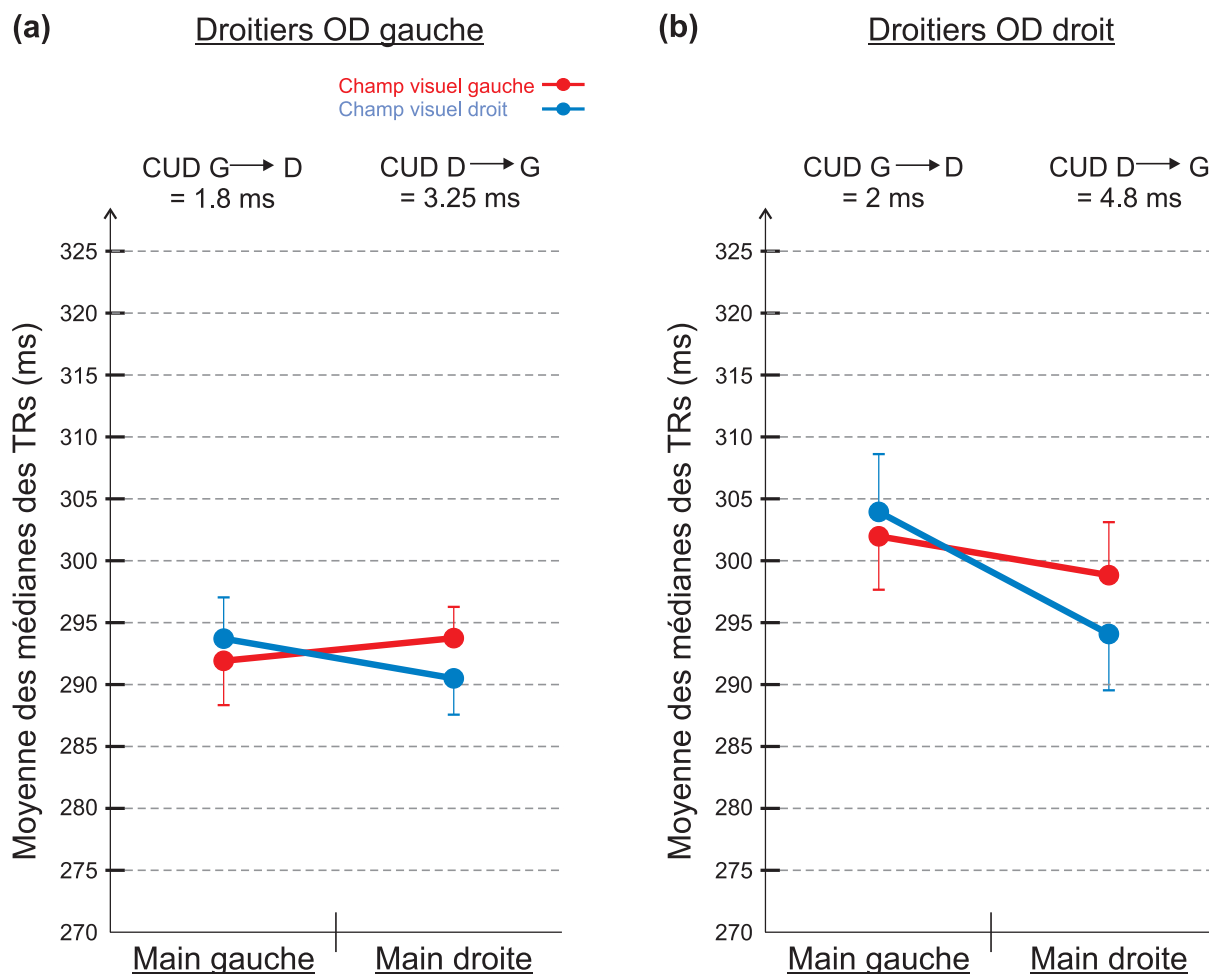


Figure B.9 : Résultats des participants catégorisés comme ayant une dominance oculaire non-marquée. (a) Droitiers ayant une DO non-marquée gauche ou (b) droite. Les barres d'erreurs représentent les SEM.

### Conclusion :

En résumé, les participants ayant une DO marquée montrent une influence de la DO se traduisant par un avantage temporel pour l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. A contrario, les participants ayant une DO non marquée ne montrent aucun impact de la DO. Ces résultats sont donc cohérents avec notre hypothèse d'une variation de l'intensité de la DO : dans ce paradigme expérimental, l'intensité de la DO se traduirait par l'intensité de la préférence pour l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. Ces résultats nous permettent d'affirmer que le protocole saccadique binoculaire visant à étudier la dynamique des saccades horizontales donne lieu à une catégorisation supplémentaire valide et fiable de la DO. Cette catégorisation de la DO offre une piste très intéressante vers une quantification de la DO. Cet aspect sera discuté plus avant dans le chapitre suivant.

Notons que dans le chapitre suivant, les résultats de cette expérimentation seront présentés dans leur version préliminaire ( $n = 20$  sujets). L'ajout des 23 participants supplémentaires, présenté ici, n'a fait que renforcer nos résultats. Par souci de cohérence avec les expérimentations précédentes, nous avons choisi de présenter nos résultats en séparant les droitiers OD droit et OD gauche dans cette partie. Le format de l'article suivant exigeait que les groupes de DO soient regroupés et que les résultats soient présentés, non plus en CVG et CVD mais en hémichamp visuel controlatéral et ipsilatéral à l'OD.

## Présentation de l'article IV

Un aspect particulier de notre travail est directement transférable au domaine de la clinique neuro-ophtalmologique. Il est démontré que la DO joue un rôle de premier plan dans bon nombre de pathologies de l'œil telles que l'anisométrie myopique [Cheng et al., 2004], le trou maculaire de pleine épaisseur unilatéral [Waheed and Laidlaw, 2003] ou encore le strabisme [Babar et al., 2010]. De plus, la quantification précise de cette dominance oculaire pourrait s'avérer pertinente dans le cadre de certaines techniques chirurgicales telles que la technique monovision [Evans, 2007; Seijas et al., 2007]. Actuellement, aucun des tests utilisés classiquement en préopératoire ne permet d'obtenir cette quantification. Dans nos **données supplémentaires II**, nous venons de démontrer qu'une méthode, permettant une catégorisation plus fine de la dominance oculaire en deux classes, marquée ou non-marquée, est d'ores et déjà valide et pertinente. L'idée de cet article est de mettre en commun les connaissances issues des résultats de nos trois premiers axes de travail (**Chapitres B.I, B.II, B.III**) qui permettent une meilleure compréhension du phénomène de dominance oculaire avec cette catégorisation supplémentaire. Ainsi, nous proposons la mise en place, à court ou moyen terme d'une batterie de tests rapides et relativement simples visant à attribuer à chaque patient un degré de DO.

## Article IV

# Quantification of ocular dominance for better management of eye diseases

---

Vers une quantification de la dominance oculaire pour  
une meilleure prise en charge des pathologies de l'oeil

---

Romain CHAUMILLON<sup>a</sup>, Nadia ALAHYANE<sup>b</sup>, Patrice SENOT<sup>b</sup>, Judith  
VERGNE<sup>b</sup>, Christelle LEMOINE<sup>b</sup>, Karine DORE-MAZARS<sup>b,c</sup>, Jean  
BLOUIN<sup>a</sup>, Dorine VERGILINO-PEREZ<sup>b,c</sup> & Alain GUILLAUME<sup>a,d</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire de Neurosciences Cognitives, CNRS et Aix-Marseille Université, UMR  
7291, FR 3C FR 3512, 13331 Marseille cedex 3, France

<sup>b</sup> Laboratoire Vision Action Cognition, Université Paris-Descartes, Sorbonne Paris cité,  
EA 7326, IUPDP, INC, Paris, France

<sup>c</sup> Institut Universitaire de France

<sup>d</sup> Department of Psychology, New York University, 6 Washington Place, New York, NY,  
10003, USA

Journal Français d'Ophtalmologie : Reçu : 1er Août 2014 / Accepté : 24 Octobre 2014

*Pour citation :* Chaumillon, R., Alahyane, N., Senot, P., Vergne, J., Lemoine, C.,  
Doré-Mazars, K., Blouin, J., Vergilino-Perez, D. & Guillaume, A. (2015). Quantification  
of ocular dominance for better management of eye diseases. *Journal Français  
d'Ophtalmologie* (in press). doi : 10.1016/j.jfo.2014.10.009



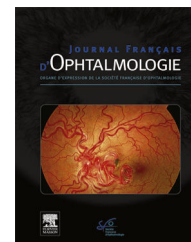


Disponible en ligne sur

**ScienceDirect**  
www.sciencedirect.com

Elsevier Masson France

**EM|consulte**  
www.em-consulte.com



ARTICLE ORIGINAL

# Vers une quantification de la dominance oculaire pour une meilleure prise en charge des pathologies de l'œil<sup>☆</sup>

*Quantification of ocular dominance for better management of eye disease*

R. Chaumillon<sup>a</sup>, N. Alahyane<sup>b</sup>, P. Senot<sup>b</sup>, J. Vergne<sup>b</sup>,  
C. Lemoine<sup>b</sup>, K. Doré-Mazars<sup>b,c</sup>, J. Blouin<sup>a</sup>,  
D. Vergilino-Perez<sup>b,c</sup>, A. Guillaume<sup>a,\*,d</sup>

<sup>a</sup> CNRS, UMR 7291, FR 3C FR 3512, laboratoire de neurosciences cognitives, Aix Marseille université, 3, place Victor-Hugo, 13331 Marseille cedex 3, France

<sup>b</sup> EA 7326, laboratoire de vision, d'action et de cognition, IUPDP, INC, université Paris Descartes, sorbonne Paris Cité, 92774 Boulogne-Billancourt, France

<sup>c</sup> Institut universitaire de France, 23, quai de Conti, 75270 Paris, France

<sup>d</sup> Department of psychology, New York university, 6, Washington Place, 10003 New York, États-Unis

Reçu le 1<sup>er</sup> août 2014 ; accepté le 24 octobre 2014

## MOTS CLÉS

Dominance oculaire ;  
Substrats  
neurophysiologiques ;  
Quantification ;  
Neuro-ophtalmologie

## Résumé

**Introduction.** – Notre œil dominant est celui que nous choisissons inconsciemment lorsque nous avons à réaliser des tâches monoculaires. Dans le domaine de la clinique neuro-ophtalmologique, il est démontré que la dominance oculaire (DO) joue un rôle de premier plan dans bon nombre de pathologies de l'œil. Par ailleurs, la quantification précise de cette DO s'avère être primordiale dans le cadre de certaines techniques chirurgicales. Cependant, l'intensité de la DO ne peut pas être évaluée par les tests classiquement utilisés en préopératoire.

**Matériel et méthodes.** – Pour mieux comprendre ce phénomène de DO, nous étudions ses conséquences sur les plans comportemental et neurophysiologique (expérimentations 1 et 2). À partir de ces nouvelles connaissances, nous suggérons une méthode permettant de mieux quantifier la DO (expérimentation 3).

**Résultats.** – Nous mettons ici en évidence une influence de la DO au niveau de la motricité de la main, ainsi qu'au niveau de la vitesse des transferts interhémisphériques. De plus, nous

<sup>☆</sup> Cet article a fait l'objet d'une présentation orale lors du congrès de la Société française d'ophtalmologie 2014.

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [alain.guillaume@univ-amu.fr](mailto:alain.guillaume@univ-amu.fr) (A. Guillaume).

montrons qu'une analyse de la dynamique des saccades oculaires permet d'aboutir à une détermination plus précise de l'intensité de la DO (marquée, non marquée).

*Conclusion.* – Dans l'ensemble, cette meilleure compréhension du phénomène de DO couplée à l'analyse de la dynamique des saccades pourrait, à court ou moyen terme, conduire à la mise en place d'une batterie de tests rapides et relativement simples permettant d'attribuer à chaque patient un degré de DO.

© 2015 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

## KEYWORDS

Ocular dominance;  
Neurophysiological  
substrates;  
Quantification;  
Neuro-ophthalmology

## Summary

*Introduction.* – The dominant eye is defined as the one we unconsciously choose when we have to perform monocular tasks. In the field of clinical neuro-ophthalmology, it is well-established that ocular dominance plays a key role in several eye diseases. Furthermore, the accurate quantification of ocular dominance is crucial with regard to certain surgical techniques. However, classical preoperative tests cannot determine the amount of ocular dominance.

*Materials and methods.* – In order to obtain further insight into the phenomenon of ocular dominance, we study its influence at behavioral and neurophysiological levels (experiments 1 and 2). Based on these new data, we suggest a method to improve quantification of ocular dominance (experiment 3).

*Results.* – We demonstrate that ocular dominance has an influence on hand movements and on interhemispheric transfer time. Moreover, we show that an analysis of the dynamics of saccades allows us to sort out participants with strong or weak ocular dominance.

*Conclusion.* – In conclusion, this better understanding of the phenomenon of ocular dominance, coupled with the analysis of saccadic dynamics, might, in the short or medium term, lead to the establishment of a quick and straightforward battery of tests allowing determination of the amount of ocular dominance for each patient.

© 2015 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

## Introduction

La plupart des individus ont tendance à interagir avec leur environnement en utilisant préférentiellement un côté de leur corps. Ce phénomène de latéralisation, qui se traduit par une meilleure habileté et dextérité, est fortement visible lorsqu'il s'agit de dominance manuelle ou podale. Cependant, il est aujourd'hui bien établi que le système visuel n'échappe pas à cette règle et que chez la majorité des humains, des phénomènes de dominance oculaire (DO) sont également présents [1]. Il existe en fait trois grandes catégories de DO que la majeure partie des auteurs considèrent comme étant indépendantes les unes par rapport aux autres [2,3]. D'après la terminologie utilisée par Coren et Kaplan [4], on peut définir : la DO sensorielle (*sensory dominance*) qui se réfère à l'œil qui domine dans une situation de conflit lorsque des stimulations visuelles divergentes sont fournies à chaque œil (paradigme de rivalité binoculaire), la DO d'acuité (*acuity dominance*) qui se réfère à l'œil ayant la meilleure acuité visuelle et possédant donc les meilleures capacités de discrimination et enfin, la DO d'alignement (*sighting dominance*) qui définit l'œil dominant (OD) comme étant celui que nous choisissons inconsciemment lorsque nous avons à effectuer une tâche monoculaire comme, par exemple, aligner un objet placé dans l'espace péripersonnel avec une cible plus lointaine. Le présent article est focalisé sur ce troisième type de DO (DO d'alignement).

Concernant cette DO d'alignement (ci-après dénommée simplement dominance oculaire – DO), Bourassa et al. [5] ont réalisé une méta-analyse leur permettant de conclure que 66 % des individus ayant une dominance manuelle droite ont un OD droit et que 60 % des gauchers ont un OD gauche. Bien que la DO ait intéressé de nombreuses générations de scientifiques, ses bases physiologiques et ses conséquences sensorimotrices restent encore aujourd'hui mal connues [6]. Pourtant, ce phénomène a de nombreuses implications au niveau de la clinique neuro-ophtalmologique, puisqu'il joue un rôle de premier plan dans certaines pathologies de l'œil [3]. Par exemple, Coren et Duckman [7], dans une expérimentation menée sur 258 amblyopes, ont montré que l'OD est moins susceptible de développer une amblyopie que l'œil non dominant. Par la suite, Cheng et al. [8] ont mis en avant le fait que chez des personnes souffrant d'anisométrie myopique, l'OD présente un degré de myopie plus élevé comparé à l'œil non dominant. Waheed et Laidlaw [9] ont, quant à eux, démontré que les personnes souffrant d'un trou maculaire de pleine épaisseur présentent un handicap visuel plus important lorsque celui-ci touche l'OD plutôt que l'œil non dominant.

Un point primordial concernant la DO pour le domaine de la clinique neuro-ophtalmologique réside dans la quantification de celle-ci. En effet, cette quantification est un facteur déterminant dans le traitement d'anomalies de la vision binoculaire [3] mais aussi dans le succès de certaines

techniques chirurgicales telles que la technique monovision [2,10]. Par exemple, cette dernière, basée sur une correction différenciée de l'OD et de l'œil non dominant, présente un taux de succès variable [11] qui pourrait s'expliquer par le fait que, comme pour toute latéralité du corps humain, l'intensité de la DO varie selon les individus. Cependant, à l'heure actuelle, l'intensité de la DO d'alignement (*sighting*) reste difficile, voire impossible, à déterminer (contrairement à la dominance sensorielle [*sensory*] pour laquelle des techniques de quantification ont déjà été proposées [12]). En effet, les tests classiquement utilisés en préopératoire (test du *hole-in-card* ou *near-far-alignment*) qui obligent à faire inconsciemment un choix entre les deux yeux ne peuvent donner qu'un résultat binaire (OD gauche ou droit). Ce dernier constat met en évidence l'importance clinique de la mise en place d'une quantification précise de la DO. De plus, la nature de l'association entre DO et pathologies de l'œil reste encore mal connue [8] et beaucoup d'auteurs s'accordent à dire qu'elle est trop peu étudiée. Pour tenter de comprendre le fondement de cette association entre DO et pathologies de l'œil, plusieurs auteurs se sont attachés à étudier les éventuelles différences structurelles et anatomiques qui pourraient exister entre OD et œil non dominant sans toutefois trouver de différences consistantes [13]. Cet ensemble de zones d'ombre soulève la question de la fiabilité de la détermination de la DO pour le domaine de la clinique neuro-ophtalmologique. En effet, dans une revue sur la technique monovision, Evans [11] pointe la multitude de tests utilisés pour déterminer la DO et la variabilité des résultats obtenus qui aboutissent à une grande difficulté pour les praticiens à prendre une décision [14].

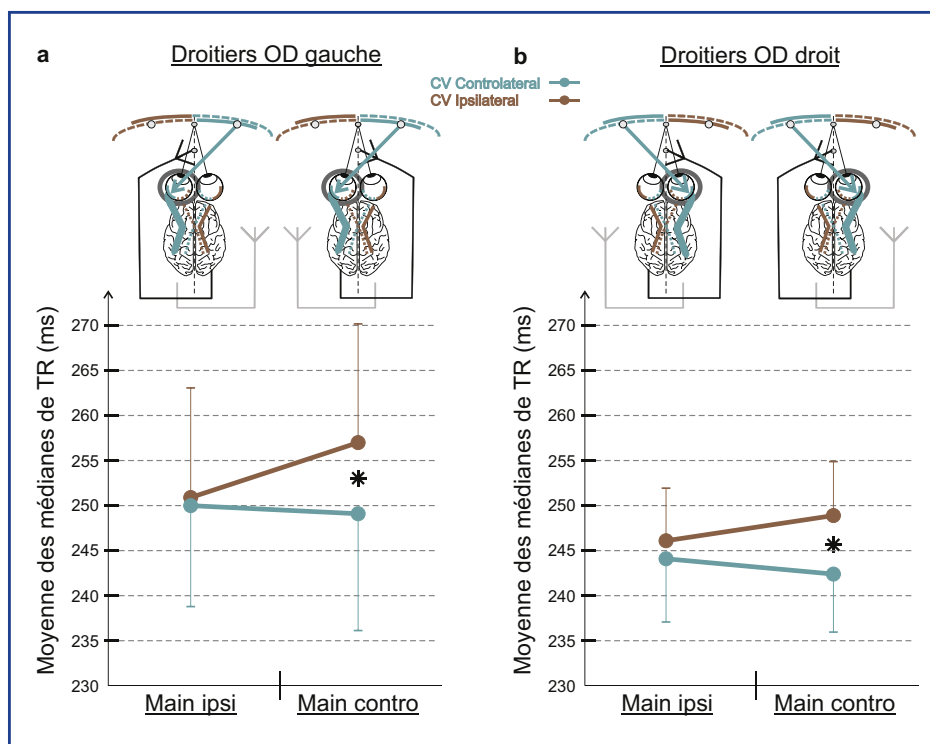
À notre sens, le fait qu'aucune différence structurelle entre les deux yeux n'ait été mise en évidence souligne le fait qu'il est important de considérer les tenants neurophysiologiques de la DO. Plusieurs travaux ont déjà proposé que la DO pouvait avoir des conséquences sur les étapes ultérieures du traitement de l'information, et notamment quand celle-ci est utilisée pour la production de mouvements [15,16]. Ces premiers éléments concernant l'influence de la DO dans les transformations visuomotrices soutiennent l'intérêt de poursuivre cette exploration fonctionnelle de la DO et de l'organisation du système visuel sous-jacente à cette latéralisation. Nous pensons particulièrement à l'intégration différentielle au niveau cortical des informations en provenance de chaque œil. Plusieurs travaux apportent déjà des éléments sur les substrats neurophysiologiques de la DO. En classant les participants selon leur DO (*sighting dominance*), Seyal et al. [17] ont montré, par la technique des potentiels évoqués, que l'activation cérébrale est plus rapide et plus importante lorsqu'une stimulation visuelle monoculaire est délivrée à l'OD par rapport à l'œil non dominant. Ces résultats ont été confirmés par des études plus récentes en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) : les activations enregistrées dans les aires visuelles sont plus importantes lorsque les stimulations sont délivrées à l'OD [18]. De façon intéressante et relativement inattendue, cette sur-activation semble se produire dans l'hémisphère ipsilatéral à l'OD, ce qui a mené les auteurs à formuler l'hypothèse d'une relation privilégiée entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral [19]. Par conséquent, bien que certaines inconnues soient encore présentes, la plus grande et plus rapide activation visuelle

observée suite à la stimulation de l'OD pourrait principalement concerner l'hémisphère ipsilatéral à l'OD, qui reçoit les entrées visuelles en provenance de l'hémirétine temporale de l'OD.

Cette observation nous a conduit à émettre l'hypothèse que la relation spécifique entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral pourrait donner un avantage temporel à l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. En effet, en situation binoculaire, lorsqu'une cible est présentée dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD, elle stimule l'hémirétine temporale de celui-ci qui, du fait de l'organisation du système visuel, achemine de l'information vers l'hémisphère ipsilatéral à l'OD (Fig. 1). Il est à noter que dans ce cas précis, l'hémirétine nasale de l'œil non dominant achemine également de l'information vers l'hémisphère ipsilatéral à l'OD. Cependant, Shima et al. [19] ont montré qu'il n'y avait aucune différence (en termes de rapidité ou d'amplitude d'activation) entre l'hémirétine nasale de l'OD et de l'œil non-dominant. Par ailleurs, étant donné la nature croisée des voies neurales motrices et visuelles, un avantage pour l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD n'aurait pas les mêmes conséquences pour les deux mains. Dans une première expérimentation, nous utilisons un paradigme de Poffenberger [20] qui nous permet de contraster les deux hémichamps visuels (champ visuel controlatéral et ipsilatéral à l'OD) et les mains utilisées pour répondre à la stimulation visuelle. Classiquement, ce paradigme montre que l'on met sensiblement plus de temps à répondre quand la main que nous utilisons pour répondre se trouve du côté opposé à l'hémichamp visuel dans lequel apparaît la stimulation que lorsque la stimulation et la main sont du même côté [21,22]. En effet, dans la condition où la stimulation visuelle et la main utilisée pour répondre sont du même côté (appelée condition non-croisée), le traitement de l'entrée sensorielle et l'organisation de la réponse motrice se déroulent au sein du même hémisphère. À l'inverse, si la stimulation visuelle et la main utilisée pour répondre ne sont pas du même côté (appelée condition croisée), un transfert interhémisphérique à partir de l'hémisphère qui reçoit l'entrée sensorielle vers l'hémisphère qui contrôle la réponse motrice est nécessaire [21,22]. Ce transfert interhémisphérique supplémentaire intervenant au niveau du corps calleux<sup>1</sup> conduit à des temps de réaction (TR) plus longs dans la condition croisée que dans la condition non croisée [20,24]. Cependant, dû à la relation privilégiée qui pourrait exister entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral, la DO pourrait substantiellement affecter ce patron de résultats en donnant un avantage temporel aux cibles présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD (i.e. lorsque l'hémirétine temporale de l'OD est stimulée).

Dans une seconde expérimentation, afin de mieux comprendre les substrats neurophysiologiques de la DO, nous évaluons un éventuel impact de la relation privilégiée entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral sur les processus de transfert d'information entre les hémisphères. Nous focalisons

<sup>1</sup> La démonstration de l'implication du corps calleux dans ce paradigme découle d'expérimentations ayant montré que les différences entre les TR obtenus dans les conditions croisées et non croisées sont considérablement allongées en cas d'agénésie ou d'ablation du corps calleux [23].



**Figure 1.** Moyenne des médianes des temps de réaction. L'analyse statistique a mis en évidence un effet principal de l'hémichamp visuel de présentation montrant que les stimulations présentées dans l'hémichamp visuel (CV) controlatéral à l'œil dominant (points verts) conduisent à des TR plus rapides que celles présentées dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'œil dominant (points marrons). De plus, les différences significatives entre les deux hémichamps visuels de stimulation sont observées uniquement lorsque les réponses ont été données avec la main controlatérale à l'OD. Les barres d'erreur représentent les écart-types des moyennes et les astérisques montrent un effet significatif ( $p < 0,05$ ).

notre analyse sur le transfert interhémisphérique des informations visuelles se réalisant au niveau du splénium. Pour étudier les aspects temporels de ce transfert interhémisphérique, nous avons, lors des sessions expérimentales de la première expérimentation, enregistré l'activité cérébrale par électroencéphalographie (EEG). En effet, si la cible est présentée dans l'hémichamp visuel gauche d'un participant, les aires visuelles corticales de l'hémisphère droit vont être activées en premier mais cette activation sera très rapidement suivie par une activation des aires visuelles de l'hémisphère gauche. Ce transfert interhémisphérique est automatique et se fait par des connexions homotopiques entre les aires visuelles (splénium, partie postérieure du corps calleux) [25]<sup>2</sup>. Ces enregistrements électrophysiologiques permettent de déterminer précisément le temps de transfert interhémisphérique (TTIH) en comparant la latence des activations dans chaque hémisphère suite à la stimulation visuelle (voir partie calcul du TTIH ci-après). L'utilisation de cette méthode par des études antérieures a conduit à la proposition selon laquelle, chez les droitiers, le temps de transfert interhémisphérique est plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite [27,28]. Cependant, une grande variabilité interindividuelle a souvent été

mise en évidence au sein de ces études. Par ailleurs, Bourassa et al. [5] ont montré, dans une méta-analyse, que 66 % des droitiers ont un OD droit. Nous suggérons que la variabilité observée pourrait être la conséquence directe de la non-prise en compte de la DO dans la grande majorité de ces études. En d'autres termes, nous émettons l'hypothèse que la DO pourrait avoir une influence sur le TTIH. Si tel est le cas, l'asymétrie classiquement reportée (i.e. un TTIH plus rapide de droite à gauche) serait en fait le reflet de ce que l'on peut observer chez les droitiers OD droit, qui sont surreprésentés au sein de populations aléatoires. Ainsi, en séparant les participants sur la base de leur DO, nous serons en mesure de montrer un éventuel impact de la DO sur le TTIH.

Enfin, il est fort probable que, comme pour toute autre latéralisation, la DO ne soit pas un phénomène répondant à une loi du tout ou rien mais plutôt un phénomène montrant différents degrés d'intensité. Toutefois, le test classiquement utilisé pour identifier la DO (le test du *hole-in-card*), qui est également utilisé en clinique neuro-ophtalmologique, ne permet d'obtenir qu'un résultat binaire (gauche ou droit) et ne permet donc aucune quantification de la DO. Si notre hypothèse de variation dans l'intensité de la DO est valide, une méthode de quantification de cette DO est nécessaire.

Nous avons récemment démontré qu'au sein d'un groupe de participants ayant la même DO, déterminée par le test du *hole-in-card*, des différences apparaissent au niveau des mouvements oculaires qui peuvent être, à notre avis, reliées

<sup>2</sup> Ce transfert des informations visuelles a également été mis en évidence par le fait que l'onde ipsilatérale à la stimulation n'est pas observée chez les personnes souffrant d'agénésie ou d'ablation du corps calleux [26].



à l'intensité de la DO [29]. Cette expérimentation avait pour but d'étudier les asymétries « droite-gauche » au niveau du système saccadique. Nous avons comparé précisément le pic de vitesse des déplacements de chaque œil lorsqu'un participant produisait des saccades horizontales dirigées vers des cibles apparaissant sur la gauche ou sur la droite, à différentes excentricités d'un point de fixation central. Les résultats ont montré que chaque groupe de DO pouvait être séparé en deux sous-groupes distincts. Un premier groupe montrait toujours un pic de vitesse plus élevé pour l'œil abducteur, c'est-à-dire l'œil gauche lorsque la saccade était dirigée vers la gauche et vice-versa. Cette tendance avait déjà été observée [30] et a été rapprochée du concept d'asymétrie nasotemporale [31,32]. Par contre, le second groupe montrait toujours un pic de vitesse plus élevé dans la direction ipsilatérale à l'OD et ce, quel que soit l'œil enregistré. Nous suggérons que les participants montrant des résultats compatibles avec une asymétrie nasotemporale auraient une DO non marquée tandis que, chez les autres participants, une DO plus marquée prendrait le pas sur cette asymétrie nasotemporale.

Afin de tester cette hypothèse de dominance marquée/non marquée ainsi que la pertinence de l'utilisation d'un test basé sur la dynamique des saccades, nous reproduisons, dans une troisième expérimentation, un paradigme de Poffenberger, en séparant chaque groupe de DO en deux sous-groupes (DO marquée/DO non marquée) à partir de la mesure des pics de vitesse des saccades oculaires de chaque participant (cf. ci-dessus).

Nous présentons donc ici les résultats d'un ensemble de 3 expérimentations qui nous ont permis d'explorer plus avant les substrats neurophysiologiques de la DO et les conséquences de cette dominance sur les transformations visuomotrices. Nous examinons l'effet de la DO sur les TR manuels (expérimentation 1) et sur la vitesse du transfert inter-hémisphérique (expérimentation 2). Puis, l'aspect quantification de la DO est abordé (expérimentation 3). Ces contributions expérimentales ont pour objectif de mieux comprendre la DO et ainsi, à terme, de permettre une mise en place de la quantification de celle-ci.

## Matériel et méthode

### Expérimentation 1 : dominance oculaire et motricité manuelle

Nous étudions ici l'influence de la DO sur les réseaux visuomoteurs impliqués dans la motricité de la main en utilisant un dispositif expérimental, permettant de calculer précisément les TR manuels en réponse à des cibles visuelles latéralisées dans un contexte binoculaire.

### Participants

Vingt-deux participants droitiers (âge moyen = 25,8 ± 5,6 ans ; 12 femmes) ne présentant aucun signe de troubles neurologiques et une vision normale ou corrigée à la normale ont été recrutés pour cette expérimentation. La DO de chaque participant a été testée avant la session d'enregistrement par le test du *hole-in-card* [33]

répété trois fois. Dix participants avaient un OD gauche et 12 avaient un OD droit.

### Dispositif expérimental

Les participants étaient confortablement assis dans une salle faiblement éclairée devant une table sur laquelle était placé un bouton de réponse aligné dans le plan sagittal. Deux diodes blanches (74 cd/m<sup>2</sup>, 1,2° en angle visuel) étaient fixées devant eux, à 80 cm de leurs yeux. Ces diodes étaient placées à 7° vers la gauche ou vers la droite d'une diode de fixation oculaire située droit devant (couleur verte, intensité 6 cd/m<sup>2</sup> ; angle visuel 0,4°).

Chaque essai commençait par l'apparition de la diode de fixation centrale. Ensuite, après un délai variable (i.e. de 600 à 1200 ms par paliers de 200 ms) une des deux cibles latéralisées était présentée pendant 100 ms. Les participants avaient pour consigne d'appuyer le plus rapidement possible sur le bouton de réponse dès qu'ils percevaient l'apparition d'une cible et ce, quelle que soit sa position. Sur 10 blocs de 100 essais enregistrés, 4 conditions expérimentales incluant 224 essais étaient représentées : réponses de la main ipsilatérale à l'OD à des cibles présentées dans le champ visuel ipsilatéral (condition MI\_CVI) ou dans le champ visuel controlatéral à l'OD (condition MI\_CVC) et réponses de la main controlatérale à l'OD à des cibles présentées dans le champ visuel ipsilatéral (condition MC\_CVI) ou dans le champ visuel controlatéral à l'OD (condition MC\_CVC). Les 96 essais restants étaient répartis sur les 10 blocs et correspondaient à des essais pour lesquels aucune cible n'était présentée afin de réduire l'anticipation des participants.

### Analyse statistique

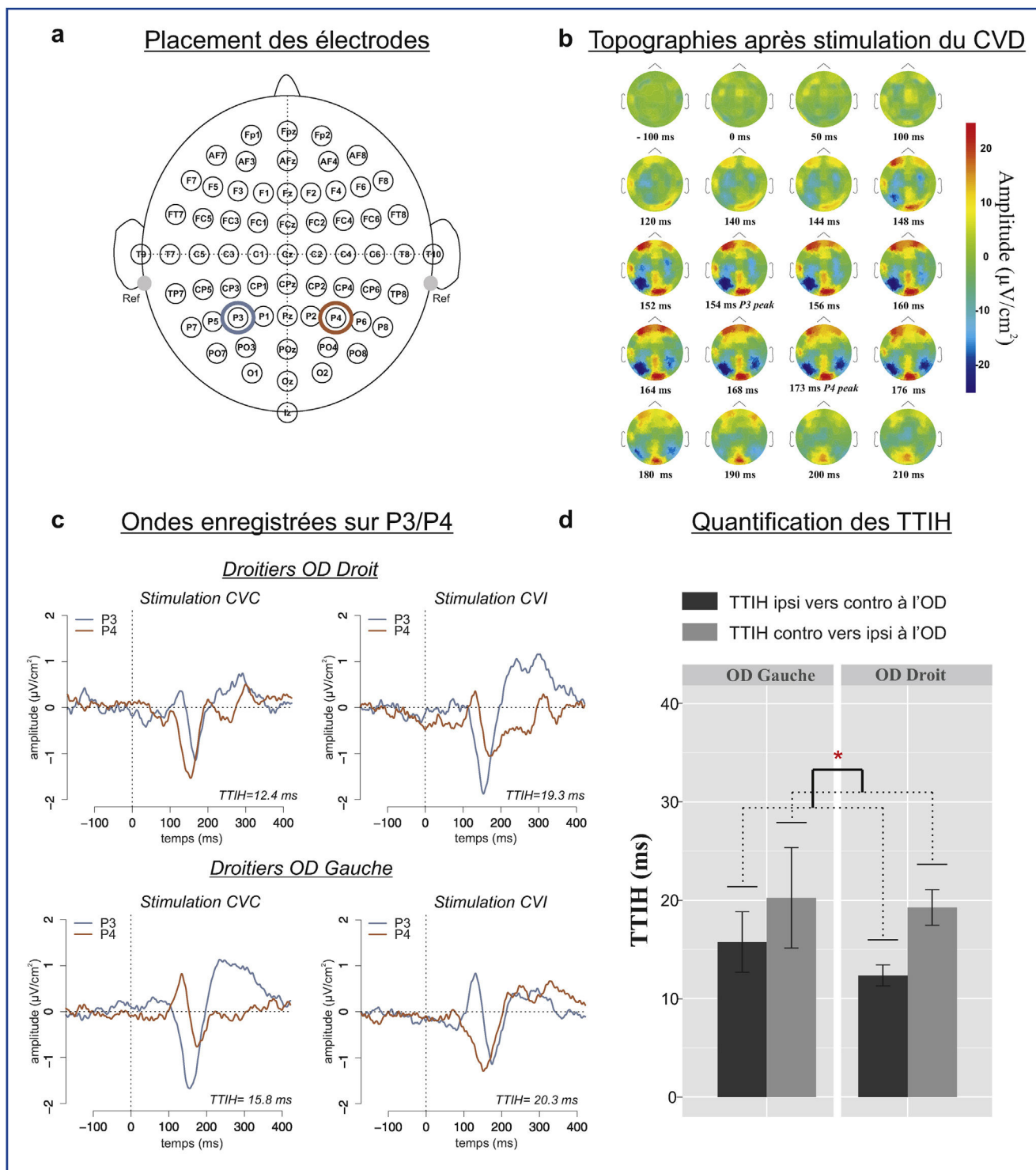
Pour chaque participant, la médiane des TR a été calculée dans les 4 conditions expérimentales. Ces médianes ont été par la suite soumises à une Anova mixte : 2 (OD : gauche, droit) × 2 (main : controlatérale, ipsilatérale à l'OD) × 2 (hémichamp visuel : controlatéral, ipsilatéral à l'OD) avec mesures répétées sur les deux derniers facteurs. Les comparaisons spécifiques ont été effectuées par l'intermédiaire de tests post-hoc *Newman-Keuls*.

### Expérimentation 2 : dominance oculaire et transfert interhémisphérique

Des enregistrements électroencéphalographiques (EEG) ont été réalisés durant la tâche précédemment décrite (expérimentation 1) afin d'étudier l'influence de la DO sur le TTIH. Les participants et le dispositif expérimental étaient donc identiques à ceux présentés dans la partie précédente. Suite à l'exclusion d'un participant au sein de chaque groupe de DO en raison d'ondes EEG trop bruitées pour être raisonnablement prises en compte, les analyses comprenaient les résultats obtenus chez 9 droitiers OD gauche et 11 droitiers OD droit.

### Enregistrements EEG

Les signaux EEG ont été enregistrés en continu par 64 électrodes (Ag-AgCl électrodes ; BioSemi ActiveTwo system ; BioSemi, Amsterdam, Pays-Bas) placées sur un bonnet (Fig. 2a). Les signaux EEG étaient numérisés à une fréquence



**Figure 2.** Méthodologie et résultats du calcul du TTIH par la méthode des potentiels évoqués : a : enregistrements EEG effectués avec un système d'acquisition à 64 électrodes. Les cercles bleus et rouges représentent les localisations des deux électrodes d'intérêt pour le calcul du TTIH que sont P3 et P4 (cortex pariétal gauche et droit, respectivement) ; b : topographies après stimulation de l'hémichamp visuel droit de -100 ms avant à 210 ms après la stimulation chez les droitiers OD droit. De manière qualitative, ces topographies mettent en évidence la présence d'un transfert interhémisphérique se déroulant aux alentours de 160 ms (négativité en bleu) depuis l'hémisphère controlatéral (ici gauche) vers l'hémisphère ipsilatéral à la stimulation (ici droit) ; c : moyenne des ondes enregistrées sur P3 (en bleu) et P4 (en rouge) chez les droitiers OD droit ou OD gauche dans les deux conditions expérimentales (stimulation dans le champ visuel controlatéral [CVC] ou ipsilatéral [CVI] à l'OD). Le décalage temporel entre les pics N160 (déflexion la plus négative aux alentours de 160 ms) enregistrés sur les électrodes placées en regard des hémisphères controlatéral et ipsilatéral à la stimulation permet d'estimer précisément le TTIH ; d : quantification des TTIH. Les résultats montrent que le temps de transfert interhémisphérique est strictement dépendant de la DO avec un TTIH plus rapide de l'hémisphère ipsilatéral vers l'hémisphère controlatéral à l'OD (barre noire) que dans le sens inverse (barre grise). Les barres d'erreur représentent les écart-types des moyennes et les astérisques montrent un effet significatif ( $p < 0,05$ ).

d'échantillonnage de 2048 Hz. Après avoir référencé ces signaux par rapport à la moyenne des mastoïdes et rejeté les essais pour lesquels des mouvements oculaires (saccades ou clignements) avaient été détectés, un filtre de type bande passante a été appliqué (filtres digitaux; 0,1–80 Hz; *slope* 24 dB/octave; *notch* à 50 Hz). Les potentiels évoqués (PE) ont été obtenus en moyennant, pour chaque condition et sujet, tous les essais valides alignés sur l'apparition du stimulus visuel.

De plus, afin d'être en mesure d'augmenter la résolution spatiale et donc par conséquent, également la précision temporelle de nos enregistrements, nous avons appliqué à ces données un filtre spatial, nommé Laplacien de surface [34]. Cette méthode permet d'amenuiser les effets d'un des principaux inconvénients de la technique EEG qui est la superposition des courants en provenance de multiples générateurs ayant pourtant des orientations et des localisations différentes [35].

### Calcul du temps de transfert interhémisphérique

Du fait de l'organisation des voies visuelles, la première activation corticale suivant la présentation d'une cible latéralisée est observable sur les électrodes placées en regard de l'hémisphère controlatéral à la stimulation. Avec un léger décalage temporel, cette activation apparaît également au niveau de l'hémisphère ipsilatéral à la stimulation. Le TTIH est estimé en calculant la différence de latence d'activation entre des sites homologues des deux hémisphères [36]. Plus précisément, nous obtenions une estimation du TTIH en comparant les latences des pics de l'onde N160 des potentiels évoqués visuels [28] enregistrés sur la paire d'électrodes P3/P4 (Fig. 2a, b et c). Celles-ci sont placées en regard des cortex pariétaux qui sont connus pour permettre des mesures pertinentes des TTIH lorsqu'il s'agit d'information visuelle [27,36]. Ainsi, lorsque la cible était présentée dans l'hémichamp visuel droit, nous obtenions une estimation du TTIH de gauche à droite et lorsqu'elle était présentée dans l'hémichamp visuel gauche, nous obtenions une estimation du TTIH de droite à gauche.

### Analyse statistique

Afin d'augmenter le ratio signal/bruit des enregistrements et ainsi obtenir des PE plus robustes et fiables parce qu'impliquant un plus grand nombre d'essais (passant de 224 à 448 essais par condition), nous avons exclu le facteur concernant la latéralité de la main de réponse et moyenné les deux conditions pour lesquelles la cible était présentée dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD (MC\_CVC et MI\_CVC; permettant de calculer le TTIH de l'hémisphère ipsilatéral vers l'hémisphère controlatéral à l'OD) et celles pour lesquelles la cible était présentée dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'OD (MC\_CVI et MI\_CVI; permettant de calculer le TTIH de l'hémisphère controlatéral vers l'hémisphère ipsilatéral à l'OD). Pour chacune de ces deux conditions, le TTIH de chaque participant a été calculé. Ces TTIH ont alors été soumis à une Anova mixte: 2 (OD: gauche, droit) × 2 (direction du TTIH: de l'hémisphère controlatéral vers l'hémisphère ipsilatéral à l'OD ou de l'hémisphère ipsilatéral vers l'hémisphère

controlatéral à l'OD) avec mesures répétées sur le dernier facteur.

## Expérimentation 3 : pertinence et utilisation de la catégorisation supplémentaire

### Participants

Les participants étaient tous droitiers et ont été répartis en 2 groupes: les droitiers ayant une DO marquée ( $n = 10$ ; 5 OD droit et 5 OD gauche) et ceux ayant une DO non marquée ( $n = 10$ ; 5 OD droit et 5 OD gauche), sur la base d'une version réduite du protocole saccadique binoculaire permettant d'analyser rapidement la dynamique des saccades oculaires (cf. introduction) [29].

### Dispositif expérimental

Les participants étaient engagés dans une expérimentation en tout point identique à l'expérimentation 1.

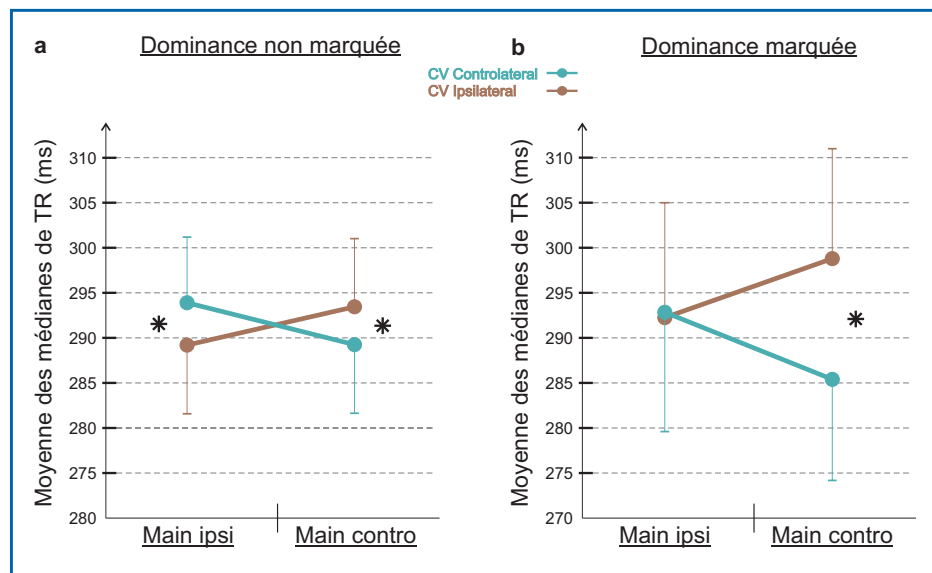
### Analyse statistique

Séparément pour chaque groupe (DO marquée/DO non marquée), les médianes des participants recueillies dans les 4 conditions expérimentales ont été soumises à une Anova mixte: 2 (OD: gauche, droit) × 2 (main: controlatérale, ipsilatérale à l'OD) × 2 (champ visuel: controlatéral, ipsilatéral à l'OD) avec mesures répétées sur les deux derniers facteurs.

## Résultats

### Expérimentation 1 : dominance oculaire et motricité manuelle

Les moyennes des médianes obtenues dans les 4 conditions expérimentales du paradigme de Poffenberger pour les deux groupes de participants (OD gauche et OD droit) sont représentées sur la Fig. 1. L'analyse statistique révèle un effet principal du facteur hémichamp visuel de stimulation ( $F[1,20] = 7,45$ ;  $p = 0,013$ ) qui indique que les TR sont significativement plus rapides lorsque les cibles sont présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD (moyenne = 246,1 ms) comparés à ceux obtenus après stimulation de l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'OD (moyenne = 250,4 ms). Ainsi, l'hémichamp visuel « préférentiel », i.e. celui pour lequel les TR sont les plus bas, est déterminé par la DO. L'analyse a également mis en évidence une interaction significative entre la main utilisée pour répondre et l'hémichamp visuel de présentation ( $F[1,20] = 8,24$ ;  $p = 0,009$ ) montrant que nos résultats sont en accord avec les précédentes études basées sur le paradigme de Poffenberger. De manière intéressante, la décomposition de cette interaction a montré que les différences significatives entre les deux hémichamps visuels sont en fait observées uniquement lorsque la main controlatérale à l'OD est utilisée pour répondre (i.e. lorsque les droitiers OD gauche répondent de la main droite et lorsque les droitiers OD droit répondent de la main gauche;  $p = 0,0005$ ).



**Figure 3.** Utilisation de la catégorisation supplémentaire comme moyen de sélection des participants. Le test basé sur l'analyse des saccades horizontales (cf. introduction) a servi comme moyen de sélection pour distinguer les participants ayant une DO marquée ou non-marquée avant de s'engager dans un paradigme de Poffenberger : a : moyenne des médianes des TR chez les participants ayant une dominance non-marquée. Les résultats ne montrent aucune influence de la DO. A contrario, nous obtenons simplement un effet Poffenberger classique montrant des TR plus faibles lorsque la cible et la main utilisées pour répondre sont placées du même côté que lorsqu'elles sont opposées ; b : moyenne des médianes des TR chez les participants ayant une dominance marquée. Nous obtenons exactement le même patron de résultat que lors de l'expérimentation 1 avec un avantage temporel pour les cibles présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. Ces divergences de résultats et la présence de l'influence de la DO chez les participants ayant une dominance marquée montrent que cette catégorisation est valide. Les barres d'erreur représentent les écart-types des moyennes et les astérisques montrent un effet significatif ( $p < 0,05$ ).

## Expérimentation 2 : dominance oculaire et transfert interhémisphérique

Des enregistrements électrophysiologiques ont été réalisés pendant que les sujets réalisaient la tâche de l'expérimentation 1. Les moyennes des TTIH pour chaque groupe de participants et pour chaque condition sont représentées sur la Fig. 2d. L'analyse statistique a révélé un effet principal de la direction du TIH ( $F[1,18]=6,7$ ;  $p=0,019$ ) montrant que le TTIH est plus rapide de l'hémisphère ipsilatéral vers l'hémisphère controlatéral à l'OD (moyenne = 13,8ms) que dans le sens inverse (moyenne = 19,7ms). De plus, les tests post-hoc de l'interaction non significative ( $p=0,59$ ) entre la direction du TIH et l'OD montrent que cette différence est significative chez les droitiers OD droit ( $p=0,046$ ) mais pas chez les droitiers OD gauche ( $p=0,34$ ).

## Expérimentation 3 : pertinence et utilisation de la catégorisation supplémentaire

Les moyennes des médianes obtenues dans le paradigme de Poffenberger pour chaque groupe (DO non marquée et DO marquée) et dans chacune des conditions expérimentales sont représentées sur la Fig. 3<sup>3</sup>.

<sup>3</sup> Le fait qu'en moyenne, toutes conditions confondues, les valeurs de TR soient plus élevées dans cette expérimentation que dans l'expérimentation 1 s'explique par le fait que le matériel expéri-

mental n'était pas tout à fait identique avec notamment un bouton de réponse à plus longue course dans la présente expérience. Les analyses statistiques ont révélé que le groupe de participants ayant une DO marquée présente le même patron de résultat que celui obtenu dans l'expérimentation 1, avec un effet principal de l'hémichamp visuel ( $F[1,9]=13,01$ ;  $p=0,007$ ) correspondant à un avantage temporel pour les cibles présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. Il y a également une interaction entre la main de réponse et l'hémichamp visuel de stimulation ( $F[1,9]=7,89$ ;  $p=0,023$ ) qui montre, après les tests post-hoc, que nous retrouvons des résultats similaires à ceux obtenus dans l'expérimentation 1, i.e. une différence significative entre les deux hémichamps visuels uniquement lorsque la main controlatérale à l'OD est utilisée pour répondre ( $p=0,014$  sur la main controlatérale à l'OD et  $p=0,86$  sur la main ipsilatérale à l'OD). À l'inverse, les participants appartenant au groupe ayant une DO non marquée montrent seulement l'effet classiquement obtenu dans un paradigme de Poffenberger. Nous observons, en effet, une interaction significative entre l'hémichamp visuel de présentation et la main utilisée pour répondre ( $F[1,9]=18,97$ ;  $p=0,002$ ). En d'autres termes, les TR sont plus rapides lorsque l'hémichamp visuel de présentation et la main de réponse sont concordants (e.g. main et champ visuel de stimulation ipsilatéraux) que quand ils ne le sont pas. Les tests post-hoc ont montré que la différence entre les hémichamps visuels était significative sur les deux mains ( $p=0,047$  sur la

mental n'était pas tout à fait identique avec notamment un bouton de réponse à plus longue course dans la présente expérience.



main ipsilatérale à l'OD et  $p = 0,02$  sur la main controlatérale à l'OD).

## Discussion

Bien qu'identifiée depuis très longtemps et ayant fait l'objet de très nombreuses études [6], la DO reste un phénomène encore mystérieux et mal compris. Les travaux présentés ici montrent que cette latéralisation a des conséquences comportementales et neurophysiologiques.

### Influence comportementale et neurophysiologique de la dominance oculaire

Sur le plan comportemental, nous montrons que la DO est associée à une préférence pour l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD dont on peut observer les répercussions sur la motricité manuelle. En effet, de prime abord, le patron de résultats obtenu dans l'expérimentation 1 peut sembler identique pour les droitiers OD gauche et OD droit mais il est important de souligner, ici, que les résultats sont présentés en fonction des mains et hémichamps ipsilatéraux ou controlatéraux à l'OD. Par conséquent, nos résultats montrent des effets diamétralement opposés en fonction de la DO avec un avantage temporel pour les cibles présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. Le fait que la différence de TR ne soit significative que pour la main controlatérale découle logiquement de l'articulation entre les deux facteurs en jeu : préférence pour l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD et présence ou non d'un transfert interhémisphérique avant la réponse. En effet, dans le cas le plus favorable (i.e., hémichamp controlatéral et main controlatérale à l'OD), les avantages dus à ces deux facteurs se cumulent. A contrario, dans le cas le moins favorable (i.e., main controlatérale à l'OD et hémichamp ipsilatéral ; MC\_CVI), aucun avantage temporel ne résulte de la stimulation de l'hémirétine temporale de l'OD et un transfert interhémisphérique est nécessaire pour exécuter la réponse motrice. Ainsi, lorsque la main controlatérale à l'OD est utilisée, les écarts entre les deux conditions (MC\_CVC et MC\_CVI) sont maximaux. Enfin, dans les deux derniers cas (main ipsilatérale mise en jeu), les deux facteurs ont tendance à annuler mutuellement leurs effets, ce qui conduit à obtenir des TR dans les deux conditions (MI\_CVC et MI\_CVI) relativement équivalents [37].

Il est à noter que nous avons confirmé et étendu ces résultats concernant l'influence de la DO sur le TR en utilisant une tâche plus complexe d'atteinte manuelle de cibles latéralisées (expérience réalisée avec 23 participants). Là-encore, les TR les plus faibles sont obtenus lorsque la cible et la main utilisée sont controlatérales à l'OD (résultats non illustrés). Ainsi, l'ensemble de ces résultats démontre, dans des contextes sensorimoteurs manuels très simples, un avantage temporel pour l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. Cet avantage est cohérent avec la proposition d'une relation privilégiée de l'OD avec son hémisphère cérébral ipsilatéral à travers l'hémirétine temporale [19].

Sur le plan neurophysiologique, nous observons que la présence ou non d'asymétrie dans les temps de transfert inter-hémisphérique dépend de la DO. En effet, l'expérimentation 2 démontre que le TTIH de l'hémisphère

ipsilatéral vers l'hémisphère controlatéral à l'OD est plus rapide que dans la direction inverse. Concernant les droitiers OD droit, ce résultat est compatible avec l'asymétrie classiquement reportée dans la littérature, i.e. un TTIH plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite [27,28]. Cependant, chez les droitiers OD gauche, ce résultat démontre l'absence d'asymétrie entre les deux directions du transfert interhémisphérique, voire même une tendance pour un TTIH plus rapide de gauche à droite que de droite à gauche. Ce patron de résultats est en faveur de l'hypothèse selon laquelle l'asymétrie classiquement observée entre les directions du TTIH serait en fait due à une surreprésentation des droitiers OD droit dans les cohortes de participants testés. La sous-représentation des droitiers OD gauche et la non-prise en compte de la DO dans les études antérieures expliquent le fait que cette inversion de résultat n'ait jamais été observée. Par ailleurs, cette expérimentation nous permet une nouvelle fois de dégager un patron de résultats strictement dépendant de la DO.

Les résultats issus de ces deux expérimentations nous permettent donc de mieux identifier et comprendre les implications de la DO. Toutefois, au sein de ces résultats statistiquement significatifs, nous notons systématiquement qu'une faible proportion de nos participants ne montre pas d'influence claire de la DO. Ceci suggère que, comme pour toute latéralisation, la DO pourrait être présente avec différents degrés d'intensité.

### Catégorisation supplémentaire de la dominance oculaire

L'expérimentation 3, nous a permis de montrer que le protocole saccadique binoculaire permettant d'analyser rapidement la dynamique des saccades oculaires donnait lieu à une catégorisation supplémentaire valide et fiable de la DO. En effet, les participants ayant une DO marquée montrent une influence de la DO se traduisant par un avantage temporel pour l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. A contrario, les participants ayant une DO non marquée ne montrent aucun impact de la DO. Ces résultats sont donc cohérents avec notre hypothèse d'une variation de l'intensité de la DO (DO marquée/non marquée) : l'intensité de la DO se traduirait par l'intensité de la préférence pour l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. Le fait que les résultats de l'expérimentation 1 aient été du type « DO marquée » (bien que la séparation DO marquée/non marquée n'ait pas été prise en compte) pourrait venir d'une surreprésentation des participants ayant une DO marquée dans une population aléatoire. Il est également à noter que la différence significative de TR au niveau de la main controlatérale est plus importante dans cette dernière expérimentation (largement plus de 10 ms ; Fig. 3) que dans l'expérimentation 1 (où elle était juste supérieure à 5 ms ; Fig. 1). Ceci pourrait provenir du fait que des participants ayant une DO marquée et ceux ayant une DO non marquée aient été mélangés pour l'expérimentation 1 conduisant alors à amenuiser l'effet de la DO. Ces observations montrent donc un effet substantiel de « l'intensité de la DO » au niveau des transformations visuomotrices. Nous pensons, pour conclure, que les résultats de cette expérimentation montrent que le test basé sur

la dynamique des saccades pourrait constituer une piste très intéressante vers une quantification de la DO.

## Conclusion

En conclusion, nos travaux permettent de mieux comprendre l'impact de la DO aux niveaux comportemental et neurophysiologique ainsi que de proposer une première piste de quantification de celle-ci. La question de la quantification de la DO semble être un facteur primordial, bien que jusqu'à ce jour peu pris en compte, dans la réussite et la tolérance de certaines techniques chirurgicales. Nous pensons notamment à la technique monovision [10,14,38] qui permet de remédier à des problèmes de suppression du flou interoculaire (i.e. la capacité à supprimer l'image floue en provenance d'un œil [10]) et qui est de plus en plus utilisée, notamment dans la prise en charge de la presbytie. Concrètement, on sait que les patients montrant une faible DO tendent à mieux tolérer la monovision [10,39]. En effet, la monovision exige la suppression du flou interoculaire à différentes distances. Par conséquent, avoir une DO non marquée pourrait induire beaucoup moins de contraintes dans le système visuel d'un patient et donc rendre la monovision plus supportable. Toutefois, les tests classiquement utilisés en clinique ophtalmologique pour déterminer la DO (type *hole in card*) sont binaires et ne permettent pas de révéler de différences d'intensité de DO. La possibilité de réaliser une quantification de la DO représente donc un enjeu majeur. Les résultats de l'expérimentation 3 suggèrent fortement qu'il est possible d'établir une catégorisation plus fine de la DO en se basant sur l'analyse des pics de vitesse des saccades oculaires horizontales. Nous distinguons ainsi les individus ayant une DO marquée de ceux ayant une DO non marquée. La poursuite de nos travaux devrait permettre à court ou moyen terme d'aboutir à la mise en place d'une batterie de tests rapides et relativement simples permettant d'attribuer à chaque patient un degré de DO.

## Remerciements

Nous remercions la Société française d'ophtalmologie (allocation d'une demi-bourse de recherche) et la fondation de France (bourse Berthe Fouassier de neuro-ophtalmologie) pour le soutien financier qu'elles ont apporté à ce projet.

## Déclaration d'intérêts

Les auteurs déclarent ne pas avoir de conflit d'intérêt en relation avec cet article.

## Références

- [1] Porac C, Coren S. The dominant eye. *Psychol Bull* 1976;83:880–97.
- [2] Seijas O, Gómez de Liaño P, Gómez de Liaño R, Roberts CJ, Piedrahita E, Diaz E. Ocular dominance diagnosis and its influence in monovision. *Am J Ophthalmol* 2007;144:209–16.
- [3] Suttle C, Alexander J, Liu M, Ng S, Poon J, Tran T. Sensory ocular dominance based on resolution acuity, contrast sensitivity and alignment sensitivity. *Clin Exp Optom* 2009;92:2–8.
- [4] Coren S, Kaplan CP. Patterns of ocular dominance. *Am J Optom Arch Am Acad Optom* 1973;50:283–92.
- [5] Bourassa DC, McManus IC, Bryden MP. Handedness and eye-dominance: a meta-analysis of their relationship. *Laterality* 1996;1:5–34.
- [6] Mapp AP, Ono H, Barbeito R. What does the dominant eye dominate? A brief and somewhat contentious review. *Percept Psychophys* 2003;65:310–7.
- [7] Coren S, Duckman RH. Ocular dominance and amblyopia. *Am J Optom Physiol Opt* 1975;52:47–50.
- [8] Cheng CY, Yen MY, Lin HY, Hsia WW, Hsu WM. Association of ocular dominance and anisometropic myopia. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 2004;45:2856–60.
- [9] Waheed K, Laidlaw DA. Disease laterality, eye dominance, and visual handicap in patients with unilateral full thickness macular holes. *Br J Ophthalmol* 2003;87:626–8.
- [10] Handa T, Mukuno K, Uozato H, Niida T, Shoji N, Minei R, et al. Ocular dominance and patient satisfaction after monovision induced by intraocular lens implantation. *J Cataract Refract Surg* 2004;30:769–74.
- [11] Evans BJ. Monovision: a review. *Ophthalmic Physiol Opt* 2007;27:417–39.
- [12] Li J, Lam CS, Yu M, Hess RF, Chan LY, Maehara G, et al. Quantifying sensory eye dominance in the normal visual system: a new technique and insights into variation across traditional tests. *IOVS* 2010;51:6875–81.
- [13] Samarawickrama C, Wang JJ, Huynh SC, Wang XY, Burlutsky G, Stapleton F, et al. Macular thickness, retinal thickness, and optic disk parameters in dominant compared with nondominant eyes. *J AAPOS* 2009;13:142–7.
- [14] Ito M, Shimizu K, Amano R, Handa T. Assessment of visual performance in pseudophakic monovision. *J Cataract Refract Surg* 2009;35:710–4.
- [15] Collewijn H, Erkelens CJ, Steinman RM. Voluntary binocular gaze-shifts in the plane of regard: dynamics of version and vergence. *Vision Res* 1995;35:3335–58.
- [16] Minucci PK, Connors MM. Reaction time under three viewing conditions: binocular, dominant eye and non dominant eye. *J Exp Psychol* 1964;67:268–75.
- [17] Seyal M, Sato S, White BG, Porter RJ. Visual evoked potentials and eye dominance. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1981;52:424–8.
- [18] Mendola JD, Conner IP. Eye dominance predicts fMRI signals in human retinotopic cortex. *Neurosci Lett* 2007;414:30–4.
- [19] Shima H, Hasegawa M, Tachibana O, Nomura M, Yamashita J, Ozaki Y, et al. Ocular dominance affects magnitude of dipole moment: an MEG study. *Neuroreport* 2010;21:817–21.
- [20] Poffenberger AT. Reaction time to retinal stimulation with special reference to the time lost in conduction through nerve centers. *Archs Psychol* 1912;23:1–73.
- [21] Braun CMJ. Estimation of interhemispheric dynamics from simple unimanual reaction time to extrafoveal stimuli. *Neuropsychol Rev* 1992;3:321–65.
- [22] Marzi CA, Bisiacchi P, Nicoletti R. Is interhemispheric transfer of visuomotor information asymmetric? Evidence from a meta-analysis. *Neuropsychologia* 1991;29:1163–77.
- [23] Iacoboni M, Zaidel E. Channels of the corpus callosum. Evidence from simple reaction times to lateralized flashes in the normal and the split brain. *Brain* 1995;118:779–88.
- [24] Savazzi S, Fabri M, Rubboli G, Paggi A, Tassinari CA, Marzi CA. Interhemispheric transfer following callosotomy in humans: role of the superior colliculus. *Neuropsychologia* 2007;45:2417–27.

- [25] Hofer S, Frahm J. Topography of the human corpus callosum revisited-Comprehensive fiber tractography using diffusion tensor magnetic resonance imaging. *NeuroImage* 2006;32:989–94.
- [26] Zaidel E, Iacoboni M. The parallel brain: The cognitive neuroscience of the corpus callosum. In: Zaidel E, Iacoboni M, editors. *Sensorimotor integration in the split-brain*. Cambridge, MA: MIT press; 2003. p. 319–36.
- [27] Moes PE, Brown WS, Minnema MT. Individual differences in interhemispheric transfer time (IHTT) as measured by event related potentials. *Neuropsychologia* 2007;45:2626–30.
- [28] Saron CD, Davidson RJ. Visual evoked potential measures of interhemispheric transfer time in humans. *Behav Neurosci* 1989;103:1115–38.
- [29] Vergilino-Perez D, Fayel A, Lemoine C, Senot P, Vergne J, Doré-Mazars K. Are there any left-right asymmetries in saccade parameters? Examination of latency, gain, and peak velocity. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 2012;53:3340–8.
- [30] Collewijn H, Erkelens CJ, Steinman RM. Binocular co-ordination of human horizontal saccadic eye movements. *J Physiol* 1988;404:157–82.
- [31] Fricker SJ. Dynamic measurements of horizontal eye motion, acceleration and velocity matrices. *Invest Ophthalmol* 1971;10:724–32.
- [32] Hyde JE. Some characteristics of voluntary human ocular movements in the horizontal plane. *Am J Ophthalmol* 1959;48:85–94.
- [33] Miles WR. Ocular dominance in human adults. *J Gen Psychol* 1930;3:412–30.
- [34] Babiloni F, Cincotti F, Carducci F, Rossini PM, Babiloni C. Spatial enhancement of EEG data by surface Laplacian estimation: the use of magnetic resonance imaging-based head models. *Clin Neurophysiol* 2001;112:724–7.
- [35] Berman S. The use of event-related potentials for measuring interhemispheric transfer time. In: Zaidel E, Iacoboni M, editors. *The parallel brain: the cognitive neuroscience of the corpus callosum*. Cambridge, MA: MIT Press; 2003. p. 230–1.
- [36] Rugg MD, Lines CR, Milner AD. Visual evoked potentials to lateralized visual stimuli and the measurement of interhemispheric transmission time. *Neuropsychologia* 1984;22:215–22.
- [37] Chaumillon R, Blouin J, Guillaume A. Eye dominance influences triggering action: the Poffenberger paradigm revisited. *Cortex* 2014;58C:86–98.
- [38] Jain S, Arora I, Azar DT. Success of monovision in presbyopes: review of the literature and potential applications to refractive surgery. *Surv Ophthalmol* 1996;40:491–9.
- [39] Sippel KC, Jain S, Azar DT. Monovision achieved with excimer laser refractive surgery. *Int Ophthalmol Clin* 2001;41:91–101.

## Chapitre V : Dominance oculaire et mécanismes de l'attention visuo-spatiale

## Données Supplémentaires III

# Modulation de la quantité de pseudo-négligence par la dominance oculaire

---

Selene SCHINTU<sup>a,b,c,\*</sup>, Romain CHAUMILLON<sup>d,\*</sup>, Romeo SALEMME<sup>a,b,c</sup>,  
Karen T. REILLY<sup>a,b,c</sup>, Alain GUILLAUME<sup>d,e</sup>, Laure PISELLA<sup>a,b,c</sup> &  
Alessandro FARNE<sup>a,b,c</sup>

<sup>a</sup> Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon, équipe ImpAct, INSERM U1028,  
CNRS UMR5292, Lyon, 69000 France

<sup>b</sup> Université de Lyon 1, Lyon, 69000 France

<sup>c</sup> Hospices Civils de Lyon, Neuro-immersion & Mouvement et Handicap, Lyon, 69000  
France

<sup>d</sup> Laboratoire de Neurosciences Cognitives, CNRS et Aix-Marseille Université, UMR  
7291, FR 3C FR 3512, 13331 Marseille cedex 3, France

<sup>e</sup> Department of Psychology, New York University, 6 Washington Place, New York, NY,  
10003, USA

\* Contributions égales

***Financements du projet*** : ANR-11-LABX-0042, la Fondation pour la Recherche Médicale, la Fondation de France (Bourses de Neuro-Ophtalmologie Berthe Fouassier 2011-00020576 et 2012-00031565), la Société Française d'Ophtalmologie (bourse de la recherche) et une bourse de la Fondation James S. McDonnell attribuée à Alessandro Farné.

Objectif de l'expérimentation :

Les réseaux pariéto-frontaux sous-tendant les transformations visuo-motrices et ceux sous-tendant l'attention visuo-spatiale partagent des structures neuronales communes telles que le PPC, FEF et SEF (**Chapitre II.3.4**). Nos expérimentations précédentes nous ayant permis de démontrer que la DO exerce une large influence sur les transformations visuo-motrices, nous nous sommes intéressés à une potentielle influence de la DO sur les mécanismes de l'attention visuo-spatiale. Une façon simple et efficace d'interroger ces mécanismes de l'attention visuo-spatiale réside dans les tâches de bissection de lignes. Bien que certaines expérimentations, menées en condition monoculaire, aient suggéré que le traitement cortical pourrait consacrer plus d'attention aux informations visuelles en provenance de l'OD [Roth et al., 2002; Shneur and Hochstein, 2006, 2008], la potentielle influence de cette latéralisation du système visuel sur les tâches de bissection de lignes n'a, à notre connaissance, jamais été testée. Nous pensons qu'en interrogeant les mécanismes de l'attention visuo-spatiale en condition binoculaire (*e.g.* tâches de bissection de lignes), l'influence de la DO constatée en condition monoculaire devrait se traduire par une allocation supérieure de l'attention vers l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. Pourtant, il a été montré que les droitiers neurologiquement sains montrent un biais attentionnel spatial vers le CVG [Bowers and Heilman, 1980; Jewell and McCourt, 2000; Toba et al., 2011]. Cependant, une forte variabilité interindividuelle a également été observée dans ce type de tâches [Manning et al., 1990; McCourt and Olafson, 1997; Szczepanski and Kastner, 2013]. Nous pensons que ce constat pourrait, en partie, provenir de la surreprésentation des droitiers OD droit dans une population aléatoire [Bourassa et al., 1996] qui, d'après nos hypothèses, devraient montrer un biais attentionnel vers le CVG. Les droitiers OD gauche pourraient, quant à eux, montrer un biais attentionnel différent qui aurait jusqu'alors été masqué par leur sous-représentation dans une population aléatoire.

Participants :

Quarante sujets volontaires ont participé à cette expérimentation. Tous les participants étaient droitiers (d'après le « *Edinburgh Handedness Inventory* » ; Oldfield [1971]) et avaient une vision normale ou corrigée à la normale. Sur la base d'un test du *hole-in-card* [Miles, 1930], répété trois fois, il a été déterminé que 20 participants avaient un OD droit (âge moyen = 26.8 ; SD =  $\pm 4.2$  ; 16 femmes) et que les 20 autres avaient un OD gauche (âge moyen = 28.4 SD =  $\pm 5.3$  ; 11 femmes).

Dispositif expérimental :

L'expérimentation était composée de deux tâches expérimentales :

- La bissection de ligne perceptive (BLP ou « *Landmark task* ») ;
- La bissection de ligne manuelle (BLM) ;

L'ordre de présentation de ces deux tâches était contrebalancé. Les participants étaient confortablement assis et leur tête était maintenue dans une mentonnière afin de s'assurer que la distance entre les yeux du participant et les stimuli reste constante tout au long de l'expérimentation. La tâche BLP était dispensée sur un écran d'ordinateur (22 pouces, résolution de 1680x1050, taux de rafraichissement 60 Hz) qui était positionné à une distance de 35 cm des yeux du participant, et qui était aligné sur l'axe sagittal du corps du participant. La tâche BLM était dispensée sur des feuilles de format A3 qui étaient placées sur le même écran d'ordinateur que celui utilisé pour la tâche BLP, toujours positionné à 35 cm des yeux du participant.

- **Condition BLP :**

La tâche de bissection de lignes perceptive, consistait en une série de lignes pré-bissectées qui apparaissaient au milieu de l'écran. Les participants avaient pour consigne d'inspecter la ligne dans sa globalité et de juger si la marque (ligne verticale), censée représenter le milieu de la ligne, était plus proche de l'extrême gauche ou de l'extrême droite de la ligne. Dans cette tâche de choix forcé à deux alternatives, les participants répondaient par l'intermédiaire de pédales placées sous leurs pieds tandis



que leurs mains étaient placées sous la table, sans qu'ils aient la possibilité de les voir. Lorsqu'ils pensaient que la marque était plus proche de l'extrême gauche de la ligne, ils appuyaient sur la pédale placée sous leur pied gauche et lorsque la marque était perçue comme étant plus proche de l'extrême droite de la ligne ils appuyaient sur la pédale placée sous leur pied droit. Les participants avaient également reçu la consigne de répondre le plus précisément et rapidement possible. Une session de familiarisation, d'un minimum de 10 essais, était proposée préalablement à la tâche afin de s'assurer que les participants avaient bien compris les consignes et qu'ils s'étaient accommodés aux pédales de réponses. Les stimuli correspondaient à des lignes horizontales blanches d'une longueur de 350 mm et d'une épaisseur de 2 mm et étaient présentées sur un écran noir. Les lignes étaient pré-bissectées à 0, 2, 4, 6, 8 ou 10 mm, vers la gauche, ou vers la droite du centre réel de la ligne (*i.e.* 11 lignes possibles). Chacune de ces 11 lignes était présentée 6 fois, dans un ordre aléatoire, pour un total de 66 essais. Les lignes étaient présentées au maximum durant 5 secondes ou jusqu'à ce qu'une réponse soit donnée. Une fois la réponse donnée, la ligne était remplacée par un masque visuel blanc et noir qui perdurait sur l'écran durant une seconde avant que l'essai suivant ne soit présenté. Le logiciel de présentation (Neurobehavioral Systems, Inc., USA) était utilisé pour générer les stimuli, enregistrer les réponses et contrôler la précision temporelle de la présentation des stimuli.

- **Condition BLM :**

La tâche de bissection de lignes manuelle consistait en une série de 10 lignes horizontales noires, d'une longueur de 350 mm et d'une épaisseur de 2 mm (*i.e.* identiques aux lignes utilisées dans la condition BLP) présentées sur des feuilles blanches au format A3. Les participants avaient pour consigne d'inspecter la ligne dans sa globalité et de tracer, avec un stylo tenu dans leur main droite (*i.e.* leur main dominante), une ligne verticale à l'endroit qu'ils pensaient représenter le centre de la ligne. Pour permettre aux participants d'effectuer cette tâche, sans avoir à changer de position, l'expérimentateur tournait chaque page après que la marque eut été placée. Notons que la présence de



l'expérimentateur au sein de cette tâche (à droite ou à gauche du participant) a été contrebalancée. Aucune limite de temps n'avait été donnée et les participants passaient en moyenne une seconde sur chaque ligne.

Mesure des variables :

- **Condition BLP :**

Pour chaque participant, la relation entre le pourcentage de réponses « droite » et la position réelle de la marque était tracée. Les paramètres de cette relation étaient ensuite ajustés par l'intermédiaire d'une fonction sigmoïde. La valeur de l'axe des abscisses correspondant au point auquel le participant répondait « droite » pour 50% des essais était considérée comme représentant le point d'égalité subjective (PES) du participant. Une valeur négative représente une déviation vers la gauche, tandis qu'une valeur positive représente une déviation vers la droite.

- **Condition BLM :**

La distance, en millimètres entre la marque verticale tirée par le participant et le milieu réel de la ligne était mesurée. Les valeurs négatives et positives représentent des déviations vers la gauche et vers la droite, respectivement.

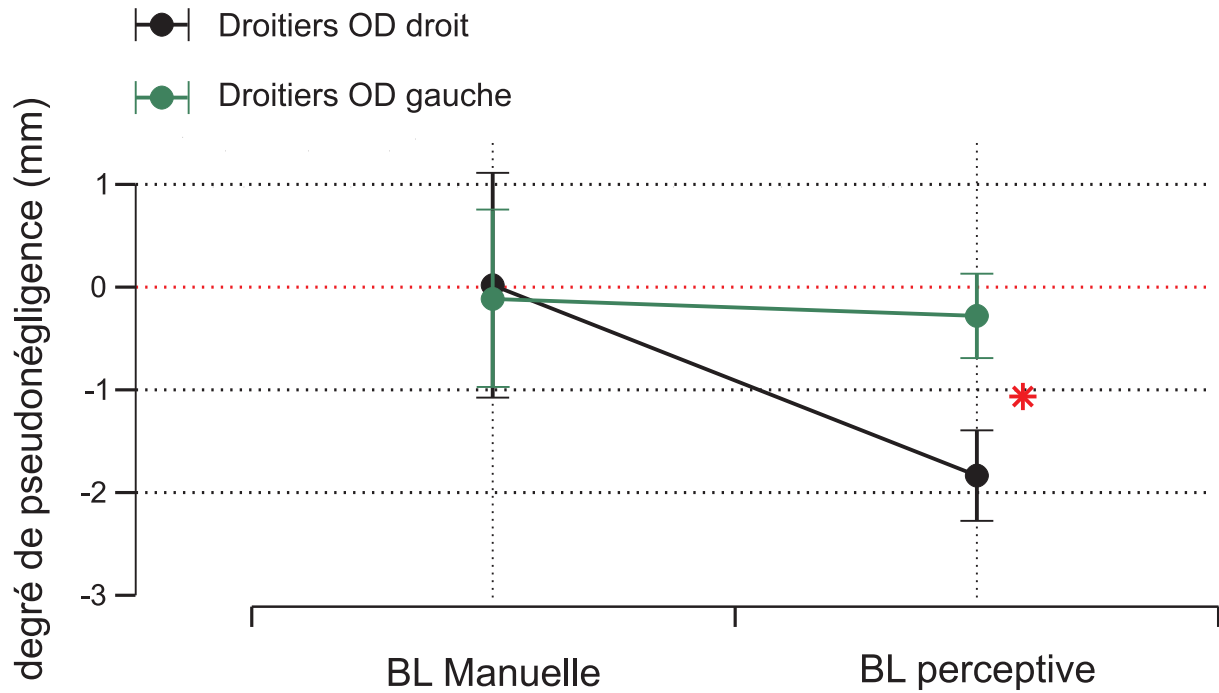
Ces deux mesures permettent de donner un indice du degré de pseudo-négligence.

Résultats et Discussion :

Les données des droitiers OD droit et OD gauche étaient normalement distribuées (test de Shapiro-Wilk) et respectaient l'hypothèse préalable d'homoscédasticité (test de Levene). Cependant, l'équilibre des variances n'était pas respecté entre les tâches BLM et BLP aussi bien pour les droitiers OD droit (test de Levene :  $F = 9.826$  ;  $p = .003$ ) que pour les droitiers OD gauche (test de Levene :  $F = 12.290$  ;  $p = .001$ ). Notons que les méthodes de Bootstrap (**Chapitre V.3.1**) sont efficaces lorsque les variabilités entre les différents groupes ne sont pas homogènes mais que celles-ci sont inaptes lorsque les variabilités entre

les différentes mesures répétées ne sont pas homogènes. En effet, les itérations réalisées lors du tirage aléatoire conservent l'appariement des mesures répétées pour chaque sujet. Ainsi, les éventuelles différences de variabilité entre ces mesures sont conservées. Pour cette raison, les deux tâches ont été analysées séparément.

Une série de tests- $t$  indépendants a donc été conduite. Une correction pour comparaisons multiples, selon la méthode Hochberg [1988] (**Chapitre V.3.3**) a été appliquée et la taille d'effet ( $dr$ ; Algina et al. [2005a,b, 2006]) a été calculée (**Chapitre V.3.4**). Lorsque la quantité de pseudo-négligence était mesurée par l'intermédiaire de la tâche de BLP (*i.e.* PES), les droitiers OD droit (-1.8347 SEM =  $\pm 0.413$  SD =  $\pm 1.847$ ) montraient une perception du milieu subjectif de la ligne dévié vers la gauche plus important que les droitiers OD gauche (-0.2799 SEM =  $\pm 0.440606$  SD =  $\pm 1.9704$ ) [ $t(1,38) = -2.574$ ;  $p = .014$ ;  $\alpha_{crit} = .017$ ;  $dr = .65$ ] (**Figure B.10**). En revanche, dans la tâche de BLM, la quantité de pseudo-négligence observée chez les droitiers OD droit (0.24500 SEM =  $\pm 0.87$  SD =  $\pm 3.893$ ) n'était pas différente de celle observée chez les droitiers OD gauche (-0.1150 SEM =  $\pm 1.097$  SD =  $\pm 4.9083$ ) [ $t(1,38) = .257$ ;  $p = .799$ ;  $\alpha_{crit} = .05$ ;  $dr = .04$ ]. Le test- $t$  indépendant comparant la différence entre les deux tâches à l'intérieur de chaque groupe de DO (delta calculé entre les deux tâches) ne révélait aucune interaction significative entre le type de tâche utilisé et l'OD [ $t(1,38) = -1,383$ ;  $p = .175$ ;  $\alpha_{crit} = .025$ ;  $dr = .43$ ].



**Figure B.10 : Résultats pour les bissections de lignes manuelle et perceptive.** Les barres d'erreurs représentent les SEM. L'astérisque rouge met en évidence une différence significative entre droitiers OD droit et OD gauche observée sur la tâche de bissection de lignes (BL) perceptive.

Les résultats de la présente expérimentation montrent que la DO exerce une influence sur les mécanismes de l'attention visuo-spatiale qui se traduit par une quantité de pseudo-négligence significativement supérieure chez les droitiers OD droit en comparaison aux droitiers OD gauche, dans une tâche de BLP. Etant donné la différence de quantité de pseudo-négligence que nous observons, il est tout d'abord important de noter que nos deux groupes étaient appariés en âge. En effet, cet appariement des groupes est primordial puisque l'effet de l'âge sur la performance dans les tâches de bissection de lignes est clairement établie : les sujets jeunes ont tendance à montrer un biais vers le CVG tandis que les sujets plus âgés ont tendance à montrer un biais vers le CVD [Jewell and McCourt, 2000]. Ainsi la moindre quantité de pseudo-négligence que nous constatons chez les droitiers ayant un OD gauche ne peut pas être reliée à un effet de l'âge.

Cette influence de la DO est observée sur la tâche de BLP mais pas sur la tâche de BLM. Jewell and McCourt [2000], dans une méta-analyse regroupant 2191 sujets répartis dans 73 populations ont effectué la comparaison entre ces deux types de bissection de lignes et ont montré que la quantité de pseudo-négligence observée est systématiquement plus importante lorsque celle-ci est mesurée par l'intermédiaire d'une tâche de BLP en

comparaison à une tâche de BLM. Ces auteurs affirment fermement que cette plus grande quantité de pseudo-négligence constatée sur la BLP est une conséquence de l'élimination, de la minimisation ou du contrôle des facteurs confondants, tels que l'exploration visuelle systématique de la ligne et l'utilisation de réponses motrices manuelles grossières qui sont associées à la BLM [Dellatolas et al., 1996; McCourt and Olafson, 1997; McCourt and Jewell, 1999]. En ce sens, ils prétendent que la BLP permet une mesure plus fine de l'attention visuo-spatiale que la BLM. Cette hypothèse est en parfaite adéquation avec nos résultats qui montrent que l'influence de la DO s'exprime uniquement dans les tâches de BLP et que la variabilité inter-individuelle est plus importante dans la tâche de BLM que dans la tâche de BLP. Par la même, cette hypothèse suggère que les biais induits par la réponse motrice manuelle auraient pu masquer l'influence de la DO au sein de notre tâche de BLM.

De manière intéressante, ces résultats démontrent l'influence de la DO sur les mécanismes de l'attention visuo-spatiale sans toutefois montrer une inversion de l'hémichamp visuel vers lequel la déviation est observée. Cela suggère que la DO puisse interagir fonctionnellement avec les mécanismes sous-tendant les processus attentionnels : chez les droitiers OD droit, la relation privilégiée entre l'OD et l'hémisphère droit serait donc concordante avec l'asymétrie droite des réseaux attentionnels tandis que chez les droitiers OD gauche, la relation privilégiée entre l'OD et l'hémisphère gauche s'opposerait au biais vers le CVG dû à l'asymétrie droite des réseaux attentionnels, résultant ainsi en l'observation d'une quantité moindre de pseudo-négligence. Cette hypothèse d'une interaction entre l'influence exercée par la DO et l'asymétrie fonctionnelle que constitue la latéralisation droite des mécanismes sous-tendant l'attention visuo-spatiale [Mesulam, 1990, 1999] est à rapprocher des rares études s'étant intéressées aux variations de performances visuo-spatiales en fonction d'une autre latéralisation fonctionnelle : la dominance manuelle. Ces études ont démontré que les droitiers, comme les gauchers, montraient un biais vers la gauche mais que celui des droitiers était plus prononcé que celui des gauchers [Scarlsbrick et al., 1987; Luh, 1995]. Ce résultat suggère que les asymétries hémisphériques influencent les performances aux tâches de bissection de ligne et semble démontrer une implication

fonctionnelle de la DO, qui interagirait, à la manière de la dominance manuelle, avec les réseaux neuronaux sous-tendant l'attention visuo-spatiale (**voir Chapitre C.I.4** pour une discussion plus étendue).



# Partie C : Discussion Générale

Il est aujourd'hui bien établi que les mécanismes de prise et d'acheminement des informations visuelles ne se réalisent pas de façon analogue pour les deux capteurs du système visuel que sont les deux yeux [Crider, 1944]. Récemment, une organisation neurophysiologique spécifique de ce phénomène de dominance oculaire (DO) a été mise en évidence : l'OD entretient une relation privilégiée avec l'hémisphère qui lui est ipsilatéral [Erdoğan et al., 2002], par l'intermédiaire de son hémirétine temporale [Shima et al., 2010]. Bien que cette organisation neurophysiologique de la DO n'était pas encore connue, il a déjà été montré que cette latéralisation du système visuel peut avoir une influence sur les processus sensori-moteurs [Walls, 1995; Minucci and Connors, 1964; Shneur and Hochstein, 2006, 2008]. L'investigation systématique de l'influence de la DO sur les étapes ultérieures du traitement de l'information visuelle, et particulièrement lorsque celle-ci est utilisée pour la production de mouvements, constitue donc un enjeu majeur pour la compréhension globale de la latéralisation du cerveau humain.

Les travaux menés au cours de cette thèse nous ont permis de mieux circonscrire le phénomène de DO. L'originalité de ce travail a été de démontrer que la DO exerce une large influence à différentes étapes des transformations visuo-motrices (**Chapitre C.1**). Le constat de cette influence de la DO sur les transformations visuo-motrices apporte des éléments de discussion à la question de l'organisation neurophysiologique de cette latéralisation du système visuel : la DO s'exprime-t-elle uniquement selon des asymétries anatomo-structurelles « pré-cablées » ou subit-elle, induit-elle, également des modulations fonctionnelles (**Chapitre C.2**) ? Le fait que certaines de nos expérimentations aient

été conduites chez des gauchers manuels, et que ceux-ci montrent une expression différente de la DO en comparaison aux droitiers, suggère que cette latéralisation du système visuel puisse interagir avec les autres asymétries fonctionnelles telles que la latéralité manuelle (**Chapitre C.3**). Enfin, dans un cadre plus appliqué, nos travaux présentent également des implications importantes au niveau de la clinique neuro-ophtalmologique et apportent des éléments de réponse à certaines questions soulevées par la surreprésentation des dominances œil/main croisées au plus haut niveau des sports à haute incertitude spatio-temporelle (**Chapitre C.4**). Ces 4 points seront discutés comme suit.

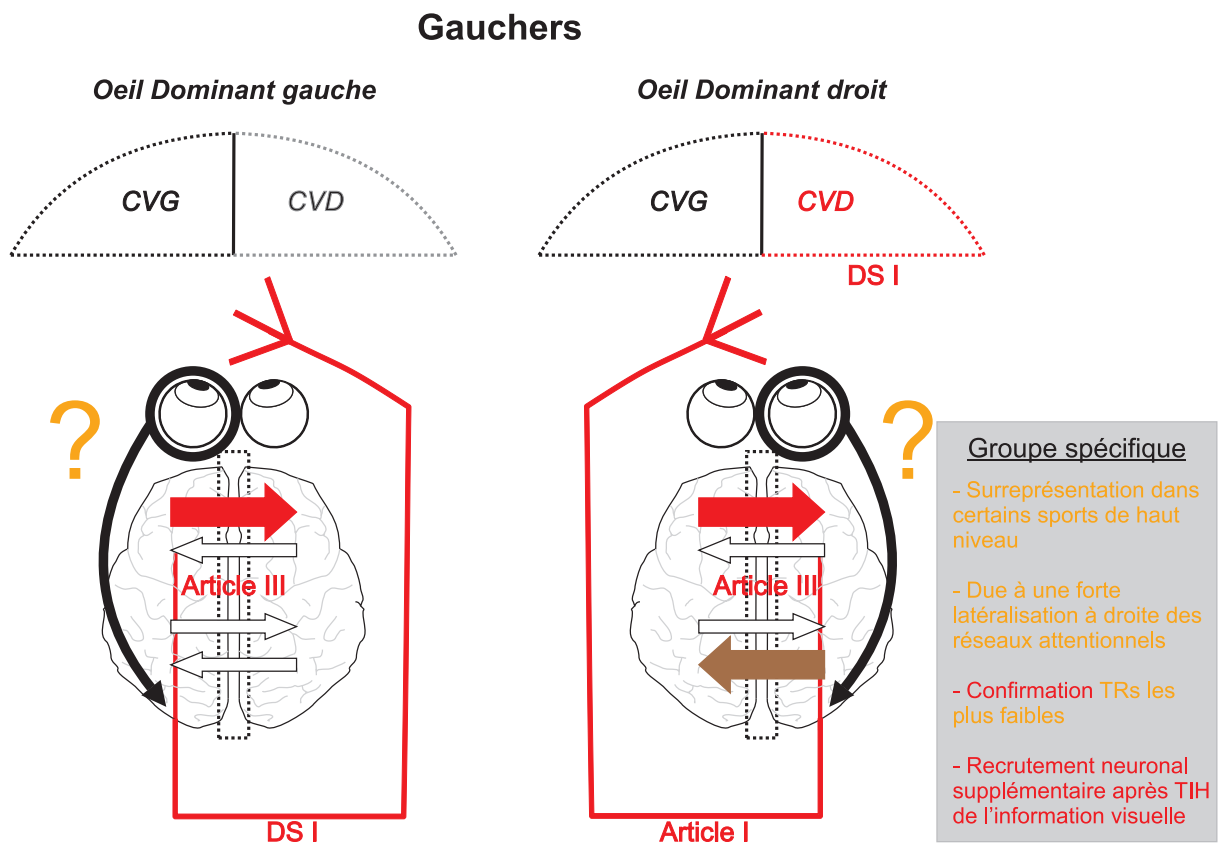
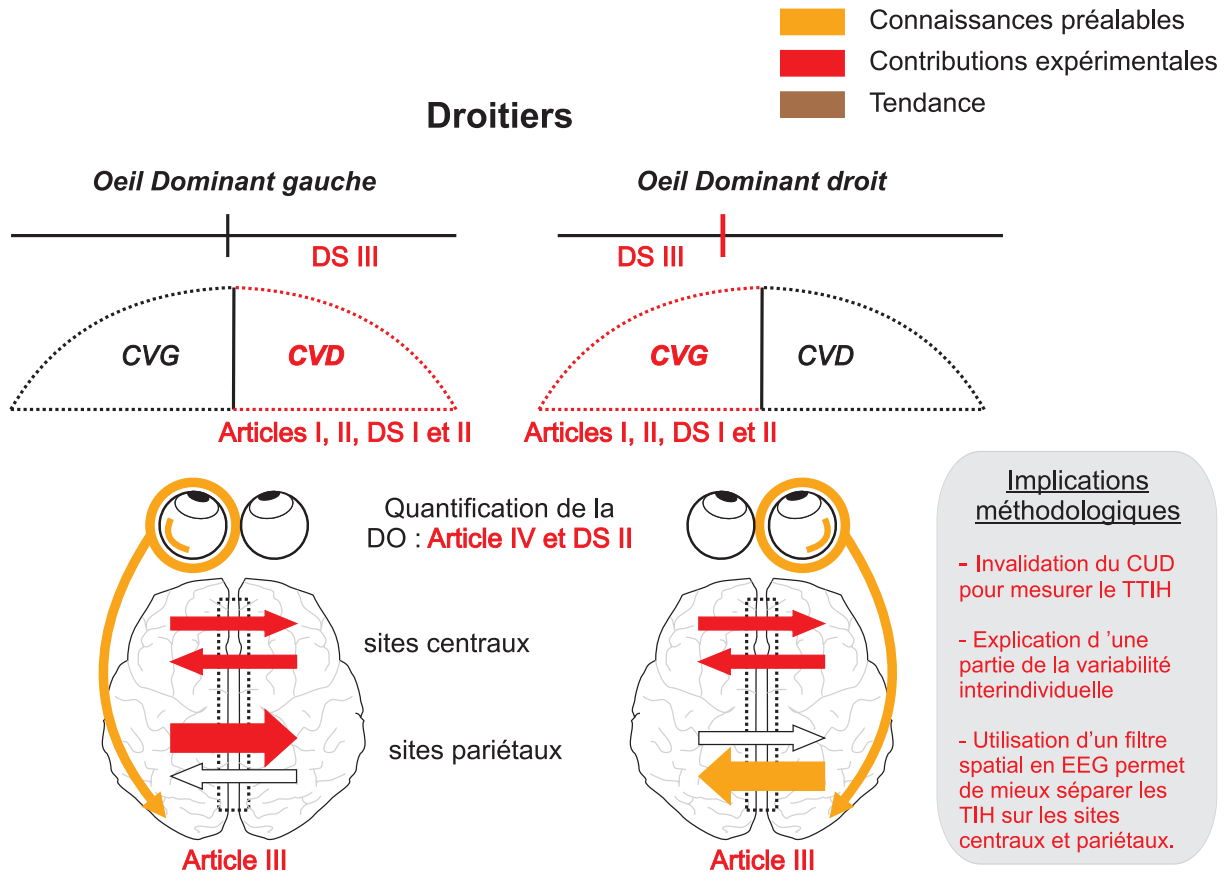
## Chapitre I : La dominance oculaire exerce une large influence sur les transformations visuo-motrices

### I.1. Conséquences de la dominance oculaire au niveau de la visuo-motricité

Chez les droitiers, nous reportons un avantage temporel systématique pour les mouvements manuels en réaction aux stimuli présentés dans l'hémichamp visuel contralatéral à l'OD (**Article I, données supplémentaires I** et groupe DO marquée des **données supplémentaires II**). D'un point de vue général, ces résultats démontrent l'influence de la DO sur le traitement des informations visuelles pour la production de mouvements manuels. Parallèlement, les saccades verticales subissent une déviation de leur trajectoire plus importante et présentent une latence de déclenchement plus tardive lorsqu'un distracteur concurrent est présenté dans l'hémichamp visuel contralatéral à l'OD (**Article II**), montrant ainsi une influence de la DO sur le traitement des informations visuelles pour la production de mouvements oculaires. Considérés conjointement, ces résultats, qui démontrent un avantage temporel (**Article I, données supplémentaires I** et groupe DO marquée des **données supplémentaires II**) ou une perturbation plus importante (**Article II**) pour les stimuli présentés dans l'hémichamp visuel contralatéral à l'OD, sont en adéquation avec la sur-activation de l'hémisphère ipsilatéral à l'OD



(*i.e.* via la stimulation de l'hémirétine temporale de l'OD), démontrée par [Shima et al. \[2010\]](#). En ce sens, l'ensemble de ces expérimentations démontre une large influence de la DO sur les transformations visuo-motrices impliquées dans les motricités de la main et de l'œil (voir **Figure C.1** pour un résumé des résultats).



**Figure C.1 : Schéma rendant compte des résultats de nos travaux de thèse.** Le panneau supérieur représente les résultats observés chez les droitiers œil dominant gauche (à **gauche**) et œil dominant droit (à **droite**). L'encart gris présenté à droite indique les implications méthodologiques émanant des résultats obtenus chez les droitiers. Le panneau inférieur montre les résultats observés chez les gauchers œil dominant gauche (à **gauche**) et œil dominant droit (à **droite**). Le carré gris présenté à droite indique les spécificités notées chez les gauchers œil dominant droit. En se basant sur les connaissances issues de la littérature (en orange) et les nouveaux résultats apportés par nos travaux (en rouge), nous sommes en mesure de mieux circonscrire le phénomène de dominance oculaire. Certains de nos résultats ne montrent qu'une tendance non-significative mais nous paraissent toutefois pertinents à reporter (en marron). Voir le texte pour les détails. DS indique des résultats issus des données supplémentaires de notre partie expérimentale.

### I.1.1. Dominance oculaire et motricité manuelle

La mise en évidence de cette influence large de la DO sur les transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité manuelle entraîne des considérations importantes au niveau des résultats précédemment reportés dans ce domaine de recherche.

Le paradigme de Poffenberger [Poffenberger, 1912] est largement utilisé pour estimer le TTIH de manière comportementale. Cette estimation du TTIH est basée sur le calcul de la différence temporelle entre les TRs obtenus dans les conditions croisées et non-croisées (*i.e.* CUD). Il avait préalablement été démontré que la méthode qui revient à estimer le CUD en comparant les TRs des deux mains pour un même hémichamp visuel de stimulation n'est pas utilisable en raison des biais induits par les différences que présentent les systèmes sensorimoteur et neuromusculaire des deux mains [Annett and Annett, 1979; Barthelemy and Boulinguez, 2001]. Les résultats observés lors de nos travaux mettent en lumière une considération importante à l'égard de ce paradigme : l'avantage temporel pour les cibles présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD (**Article I, données supplémentaires I** et groupe DO marquée des **données supplémentaires II**; voir **Figure C.1**) implique que l'autre méthode de calcul du CUD, qui revient à comparer les TRs des deux hémichamps visuels pour une même main de réponse, est également biaisée. Il semblerait donc que la seule alternative valide du calcul du CUD, à travers le paradigme de Poffenberger, soit celle utilisée par Poffenberger lui-même [Poffenberger, 1912]. Cependant, cette approche se limite à une estimation globale du temps nécessaire au transfert de l'information entre les deux hémisphères sans possibilité de comparaison entre les deux directions du transfert interhémisphérique.

A travers l'interprétation du CUD comme étant le reflet du TTIH, [Marzi et al. \[1991\]](#) avaient suggérés que les résultats classiquement reportés, qui montrent un avantage temporel pour les cibles présentées dans le CVG et un CUD plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite, pourraient être le reflet d'asymétries au niveau des fibres du CC. Cependant, comme développé ci-avant, cette mesure comportementale (*i.e.* CUD) ne reflète pas uniquement le TTIH mais est également affectée par d'autres variables telles que l'influence de la DO (**Article I**). Par ailleurs, les simulations Monte-Carlo [[Mooney, 1997](#)] que nous avons réalisé, suggèrent que l'asymétrie du CUD (*i.e.* un CUD plus rapide de droite à gauche que dans la direction opposée) est très probablement provoquée par la surreprésentation des droitiers OD droit dans les populations testées (voir **Article I**). En effet, lorsque, sur la base de nos résultats, nous simulons la non prise en compte de la DO, en incluant aléatoirement 66% de droitiers OD droit et 34% de droitiers OD gauche (*i.e.* proportions identiques à celles révélées par [[Bourassa et al., 1996](#)]), nous obtenons des résultats en tous points identiques à ceux obtenus dans la méta-analyse de [Marzi et al. \[1991\]](#). Cette simulation supporte l'idée selon laquelle le fait de ne pas prendre en compte la DO introduit un biais en faveur des résultats obtenus par les droitiers OD droit. Par ailleurs, la proportion aléatoire de droitiers OD gauche inclus dans les études ne prenant pas en compte la DO, pourrait expliquer une partie de la variabilité interindividuelle reportée dans les études basées sur le paradigme de Poffenberger [[Hasbroucq et al., 1988](#); [Iacoboni and Zaidel, 2000](#)]. Ainsi, il semblerait que les asymétries du transfert interhémisphérique observées de manière comportementale s'expliquent probablement plus à la lumière de l'influence de la DO plutôt que par des asymétries au niveau du TTIH (voir modèle algébrique proposé dans l'**Article I**).

Les résultats que nous avons obtenus dans l'expérimentation s'intéressant à l'influence de la DO sur la communication interhémisphérique (**Article III**) consolident cette proposition. En effet, il est aujourd'hui bien établi que le transfert interhémisphérique se déroulant au niveau des sites centraux reflète les mêmes processus de l'intégration visuo-motrice que celui mesuré par l'intermédiaire du paradigme de Poffenberger (*i.e.* CUD; [Berlucchi et al. \[1971, 1977\]](#); [Milner and Lines \[1982\]](#); [Lines et al. \[1984\]](#); [Ipata et al. \[1997\]](#);

Saron et al. [2003]; Chapitre A.II.4.2). Tandis que le CUD reflète la sortie d'un grand nombre de processus cognitifs individuels, les enregistrements EEG reflètent une mesure continue des processus intervenant entre l'entrée visuelle et la sortie motrice, faisant de ces mesures électrophysiologiques des mesures plus précises [Luck, 2005] et permettant ainsi de s'affranchir de l'influence des processus neuronaux mis en place avant ou après le transfert interhémisphérique. Chez les droitiers, les enregistrements EEG effectués sur les sites centraux n'ont révélé aucune asymétrie entre les deux directions du transfert interhémisphérique. Ainsi, lorsque l'avantage temporel pour les cibles présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD (*i.e.* influence de la DO) n'intervient pas comme variable confondue dans le calcul du TTIH (*i.e.* ce qui n'est pas le cas pour le calcul du CUD), aucune asymétrie n'est constatée.

Finalement, de par la démonstration d'une influence de la DO sur la rapidité des TRs en réponse à des cibles latéralisées, nos résultats permettent de proposer une hypothèse alternative à celle postulée par Braun et ses collaborateurs [1992; 1994]. Deux grands principes émergent de la méta-analyse de Braun [1992] : 1/ le CUD est toujours plus large sur la main ipsilatérale à l'hémichamp visuel avantagé ; 2/ Lorsqu'une différence significative est présente entre les deux hémichamps visuels, le CUD est négatif sur la main controlatérale à l'hémichamp visuel avantagé (**Chapitre A.II.4.2**). Selon Braun et ses collaborateurs, ces deux principes seraient révélateurs d'une spécialisation hémisphérique induisant le fait que le transfert interhémisphérique serait dissocié en deux voies, une rapide et une lente, qui seraient sélectionnées en fonction de l'hémichamp visuel spécialisé pour la tâche en cours. Nos résultats démontrent que la relation privilégiée entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral [Shima et al., 2010] est suffisante pour expliquer ces deux grands principes et pourrait correspondre à cette spécialisation hémisphérique (voir également le modèle algébrique proposé dans l'**Article I** pour plus de détails).

### I.1.2. Dominance oculaire et motricité oculaire

La DO exerce également une influence sur les transformations visuo-motrices impliquées dans les mouvements oculaires (**Article II**; **Figure C.1**). En effet, nous avons

démontré que, lors de saccades verticales dirigées vers une cible placée  $10^\circ$  au-dessus d'un point de fixation central, la présentation d'un distracteur dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD induit une déviation de la trajectoire de la saccade plus large que lorsque le distracteur est présenté dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'OD. Selon Tipper et collaborateurs, ces déviations saccadiques seraient le reflet d'une compétition entre les activations correspondant aux différents stimuli d'une scène visuelle (ici la cible et le distracteur), sur une carte de saillance commune, lors de l'exécution du mouvement [Tipper et al., 1997, 2000, 2001]. Le paradigme expérimental que nous utilisions permettait d'obtenir une grande majorité de déviations « *toward* ». Classiquement, ces déviations sont interprétées comme étant la résultante d'un échec du système à supprimer entièrement l'activité neurale de la représentation du distracteur sur les cartes de saillance [McPeck, 2006; Jonikaitis and Belopolsky, 2014]. En parallèle, il a été démontré que l'ampleur de la déviation saccadique est associée à l'ampleur de l'activité neurale au niveau du site du distracteur sur les cartes de saillance [McPeck et al., 2003; Port and Wurtz, 2003]. Par conséquent, nos résultats suggèrent fortement que le poids du distracteur présenté dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD – et donc de la représentation de son activité neurale sur la carte de saillance – serait plus important que celui du distracteur présenté dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'OD. Dans la même ligne argumentaire, nous avons observé que la latence de déclenchement des saccades est affectée par la DO : durant la planification d'une saccade, lorsqu'un distracteur est présenté dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD, la latence de déclenchement des saccades est plus longue que lorsque le distracteur est présenté dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'OD. Cet allongement de la latence peut également s'expliquer en regard de l'induction d'un conflit plus important sur les cartes de saillances par les distracteurs présentés dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD.

Cette hypothèse est d'autant plus confortée par les résultats que nous avons observés au moyen de notre condition *double distracteurs*. Lorsque un second distracteur est présenté dans la position miroir du premier et à une distance égale de la cible, cela conduit à l'activation d'une troisième population neuronale codant pour le vecteur de

ce nouveau distracteur sur la carte de saillance. Les rares études qui ont testé cette condition expérimentale proposaient que l'apparition simultanée des deux distracteurs puisse induire le déclenchement d'une saccade ayant une trajectoire rectiligne le long de l'axe vertical (*e.g.* McSorley et al. [2004]). Cependant, lorsque les participants sont séparés sur la base de leur DO, nous observons que la trajectoire de la saccade n'est pas rectiligne mais qu'elle est déviée, dans une moindre mesure que lors de la condition simple distracteur, vers le distracteur placé dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. Puisque nous nous trouvons dans une situation où une grande majorité de saccades « *toward* » était observée, cette déviation vers l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD semble indiquer un déséquilibre entre les activités neurales de la représentation des deux distracteurs. L'activité neurale correspondant au distracteur présenté dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD semble être moins inhibée – et donc plus ample – que celle provoquée par le distracteur de l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'OD.

L'ensemble de ces résultats, qui montre une large influence de la DO sur les transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité manuelle, ainsi que dans la motricité oculaire, pose la question de l'intégration de la DO sur le réseau pariéto-frontal sous-tendant ces transformations visuo-motrices.

### **I.1.3. Mécanismes neuronaux potentiels de la dominance oculaire et réseau pariéto-frontal**

Dans la vie quotidienne, la coordination entre les mouvements oculaires et manuels est essentielle pour la manipulation d'objets. Comme évoqué dans la partie introductive de ce manuscrit, les transformations visuo-motrices impliquées dans cette motricité conjointe semblent reposer sur un réseau pariéto-frontal commun jusqu'à un certain degré (**Chapitre A.II.1**). Ainsi, nos résultats expérimentaux, qui montrent que la DO a une répercussion sur les motricités manuelle (**Article I, données supplémentaires I** et groupe DO marquée des **données supplémentaires II**) et oculaire (**Article II**), suggèrent que l'influence de la DO puisse s'exercer soit sur les structures du réseau

pariéto-frontal sous-tendant les transformations visuo-motrices qui sont communes aux deux effecteurs, soit sur un large réseau de structures neuronales incluant les structures spécifiques à chacun des deux effecteurs. La première hypothèse fait du PPC un candidat anatomique potentiel. En effet, les deux subdivisions fonctionnelles du PPC que sont LIP et PRR ne sont pas spécifiques à l'effecteur mais contiennent des neurones qui répondent lors de la planification de mouvements d'atteinte ainsi que lors de la planification de mouvements oculaires [Andersen and Cui, 2009] et semblent également coder la localisation de la cible à atteindre selon un cadre de référence commun [Henriques et al., 1998; Andersen and Buneo, 2002; Cohen and Andersen, 2002]. Plus précisément, les études de Medendorp et al. [2003, 2005] ont permis de localiser une région bilatérale du PPC, le retIPS, qui montre une représentation topographique des cibles des saccades et des cibles des mouvements de pointage. Si l'influence de la DO s'exprimait dans ce cadre de référence commun aux deux effecteurs, son influence s'exprimerait sur l'ensemble de la visuo-motricité. La seconde hypothèse postule que la DO pourrait s'exprimer sur un vaste réseau de structures neuronales responsables de la transformation de l'information visuelle en commandes motrices, incluant notamment les aires spécifiques à la motricité manuelle (*e.g.* SMA, M1, AIP; Beurze et al. [2009]; Filimon et al. [2009]; Filimon [2010] et celles présentant un degré de spécificité important à l'effecteur œil (*e.g.* FEF, SEF; Beurze et al. [2009]).

Cependant, les expérimentations menées dans le cadre de cette thèse ne nous permettent pas d'aller raisonnablement plus loin dans notre interprétation. Des études ultérieures seront nécessaires afin d'interpréter nos résultats au regard de l'organisation du réseau pariéto-frontal sous-tendant les transformations visuo-motrices et ainsi, de mieux circonscrire les substrats neuronaux montrant une influence de la DO. Il ne fait aucun doute que l'identification de ces substrats neuronaux passera par l'utilisation des techniques d'imagerie. Nous pensons également que l'analyse de la déviation de la trajectoire des mouvements de pointages manuels (enregistrements effectués mais non analysés dans le cadre de la contribution expérimentale présentée dans les **données supplémen-**



**taires I)** constituera une source d'informations importante. Ainsi, nous pourrions comparer la typologie de ces déviations à celle des déviations saccadiques obtenues lors de notre expérimentation sur les mouvements oculaires (**Article II**).

Par ailleurs, les cartes de saillance étant distribuées à travers un large réseau de structures sensori-motrices (voir **Chapitre A.II.3.1**), des études supplémentaires seront nécessaires pour pouvoir interroger plus spécifiquement chaque région impliquée. Notamment, notre expérimentation concernant l'influence de la DO sur les mouvements oculaires pourrait être reconduite en modifiant les paramètres de présentation des distracteurs afin d'obtenir une majorité de déviations « *away* ». Puisque ces déviations sont pensées être la résultante d'une inhibition « *top-down* » endogène [Tipper et al., 2000; Walker et al., 2006; Van der Stigchel et al., 2007] et que les FEFs sont pensés contribuer à ce phénomène [Van der Stigchel et al., 2006], l'étude de ces déviations « *away* » permettra de mieux circonscrire les structures neuronales pouvant être assujetties à une influence de la DO.

#### **I.1.4. Dominance oculaire et attention visuo-spatiale**

De nombreuses études ont mis en évidence le fait que les individus neurologiquement sains montrent de manière consistante un biais attentionnel spatial vers le CVG (*e.g.* Bowers and Heilman [1980]; Jewell and McCourt [2000]; Toba et al. [2011]). Ce biais se déclare, par exemple, par l'intermédiaire de tâches de bissection de lignes dans lesquelles il est demandé au participant d'identifier le milieu subjectif d'une ligne horizontale. La théorie, largement répandue se proposant d'expliquer un tel biais attentionnel (appelé phénomène de pseudo-négligence), repose sur un modèle de dominance de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale [Mesulam, 1990, 1999]. Par ailleurs, au moyen d'expérimentations conduites en condition monoculaire, il a été suggéré que la DO puisse exercer une influence sur les mécanismes de l'attention visuo-spatiale dans le sens où les informations visuelles en provenance de l'OD bénéficieraient d'une allocation supplémentaire de ressources attentionnelles [Roth et al., 2002; Shneor and Hochstein, 2006, 2008]. Nous montrons que cette influence de la DO est effectivement présente et se traduit par une variation de la quantité de pseudo-négligence en situation binoculaire : les droitiers ayant

un OD droit présentent une quantité de pseudo-négligence significativement supérieure aux droitiers ayant un OD gauche (**données supplémentaires III; Figure C.1**). De manière intéressante, ces résultats démontrent l'influence de la DO sur les mécanismes de l'attention visuo-spatiale sans toutefois montrer une inversion de l'hémichamp visuel vers lequel le biais attentionnel est observé. Cela suggère que la DO puisse interagir fonctionnellement avec les mécanismes sous-tendant les processus attentionnels : chez les droitiers OD droit, la relation privilégiée entre l'OD et l'hémisphère droit serait donc concordante avec l'asymétrie droite des réseaux attentionnels tandis que chez les droitiers OD gauche, la relation privilégiée entre l'OD et l'hémisphère gauche s'opposerait au biais vers le CVG induit par l'asymétrie droite des réseaux attentionnels, résultant ainsi en l'observation d'une quantité moindre de pseudo-négligence.

Il est relativement bien admis que les réseaux pariéto-frontaux sous-tendant les transformations visuo-motrices et ceux sous-tendant l'attention visuo-spatiale partagent des structures neuronales communes (**Chapitre A.II.3.4**) telles que le PPC, FEF ou encore SEF [Corbetta et al., 1998; Nobre et al., 2000; Beauchamp et al., 2001; Marshall et al., 2015]. Dans le chapitre précédent, nous nous sommes particulièrement intéressés au PPC qui représente un candidat potentiel au sein duquel la DO pourrait exercer son influence sur les transformations visuo-motrices impliquées dans les motricités manuelle et oculaire (**Chapitre C.I.1.3**). Une récente étude a proposé que l'accroissement de l'activité neurale du PPC (induite par stimulation anodique transcrânienne à courant continu ; tDCS) puisse avoir des répercussions directes sur la quantité de pseudo-négligence observée de manière comportementale (*i.e.* sur une tâche de bissection de ligne ; Ribolsi et al. [2013]). Etant donné la potentielle influence de la DO sur le réseau pariéto-frontal sous-tendant les transformations visuo-motrices et plus précisément sur le PPC, nous suggérons que l'influence de la DO sur les mécanismes de l'attention visuo-spatiale pourrait s'expliquer par l'induction d'une activation neurale supplémentaire du PPC ipsilatéral à l'OD, par l'intermédiaire de la relation privilégiée entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral.

L'influence de la DO sur les mécanismes de l'attention visuelle que nous observons nous invite à considérer les résultats de l'étude de Thiebaut de Schotten et al. [2011] sous

une nouvelle perspective. Ces auteurs ont mis en évidence une corrélation entre le degré de l'asymétrie anatomique droite de SFL II et les performances comportementales dans des tâches mettant en jeu les mécanismes de l'attention visuo-spatiale : plus le volume de SFL II présente une asymétrie droite (*i.e.* plus important dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche), plus la déviation naturelle vers le CVG dans le test de bissection de ligne est importante et plus les temps de détection pour les cibles présentées dans le CVG sont rapides dans un paradigme de Posner (**Chapitre A.III.6**). La majorité des participants était concernée par cette asymétrie droite de SFL II. Cependant, parmi les 20 participants inclus dans cette étude, 5 individus montraient une asymétrie anatomique gauche de SFL II. Cette inversion de l'asymétrie au sein de SFL II était accompagnée de répercussions comportementales qui s'exprimaient par une déviation vers le CVD dans le test de bissection de lignes et à un temps de détection plus rapide pour les cibles présentées dans le CVD dans le paradigme de Posner.

Comme indiqué dans la partie introductive de ce manuscrit (**Chapitre A.III.6**), le paradigme de Posner peut être considéré comme un paradigme de Poffenberger au sein duquel un indice est présenté, au-dessus de la croix de fixation, pour indiquer au participant dans quel hémichamp visuel le stimulus va apparaître. Nous savons désormais que, dans le cadre d'un paradigme de Poffenberger, les droitiers ayant un OD droit montrent un avantage temporel pour le CVG tandis que les droitiers OD gauche présentent un avantage temporel pour les stimuli présentés dans le CVD (**Article I**). Nous savons également que dans une tâche de bissection de lignes perceptive, les droitiers OD gauche montrent une quantité de déviation vers le CVG fortement réduite en comparaison aux droitiers OD droit (**données supplémentaires III**). De plus, la proportion de participants montrant une inversion de SFL II (*i.e.* 25%) n'est pas sans rappeler la proportion de droitiers OD gauche présents au sein d'une population aléatoire (*i.e.* 34%; [Bourassa et al. \[1996\]](#)). Par conséquent, sans constituer une démonstration irréfutable, la considération commune de nos travaux et de ceux de [Thiebaut de Schotten et al. \[2011\]](#) suggère que la DO puisse faire partie des substrats neuronaux qui contribuent à l'inversion de l'asymétrie de SFL II.

## I.2. Conséquences de la dominance oculaire sur la communication interhémisphérique

Le constat de cette influence large de la DO sur les transformations visuo-motrices impliquées dans les motricités manuelle et oculaire nous a conduits à nous poser la question de l'influence que pourrait avoir cette latéralisation sur les mécanismes neuronaux responsables de ces transformations. Notamment, nous nous sommes intéressés à la communication interhémisphérique qui constitue un processus central des transformations visuo-motrices dans les conditions pour lesquelles un stimulus visuel est traité par un hémisphère et que la réponse motrice doit être programmée par l'hémisphère opposé (*e.g.* condition croisée du paradigme de Poffenberger).

La grande majorité des études EEG s'étant intéressées aux processus de la communication interhémisphérique ont reporté une asymétrie entre les deux directions du transfert interhémisphérique, avec un TTIH plus rapide de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche que de l'hémisphère gauche vers l'hémisphère droit au niveau des sites pariétaux [Saron and Davidson, 1989; Brown et al., 1994, 1998; Endrass et al., 2002; Barnett et al., 2005; Barnett and Kirk, 2005; Moes et al., 2007; Patston et al., 2007; Iwabuchi and Kirk, 2009] comme au niveau des sites centraux [Ipata et al., 1997; Saron et al., 2003]. Cependant, la DO n'avait, jusqu'alors, jamais été prise en compte. Les résultats que nous observons, par l'intermédiaire des enregistrements EEG conduits sur les sites pariétaux, constituent une avancée majeure dans la compréhension de la communication interhémisphérique en raison du fait qu'ils démontrent que la direction de cette asymétrie du transfert interhémisphérique est en fait strictement dépendante de l'OD (**Article III**; **Figure C.1**). En effet, nous démontrons que les droitiers OD droit présentent un TTIH plus rapide de droite à gauche que de gauche à droite tandis que les droitiers OD gauche présentent l'asymétrie inverse. Ces résultats totalement opposés suggèrent fortement que l'asymétrie classiquement reportée, avec un TTIH plus rapide de droite à gauche que dans la direction inverse, soit en fait la conséquence de la surreprésentation des droitiers OD droit dans une population aléatoire (66% selon Bourassa et al. [1996]). Cependant, étant

donné que les droitiers OD gauche montrent le schéma totalement opposé, ce transfert interhémisphérique de l'information visuelle plus rapide de droite à gauche n'est pas généralisable à l'ensemble des droitiers et ne reflète donc qu'une partie du schéma global du fonctionnement du transfert interhémisphérique au niveau des sites pariétaux. A notre connaissance, ces résultats apportent la première démonstration de l'influence de la DO sur la communication entre les cortex pariétaux, connus pour être le siège du transfert interhémisphérique de l'information visuelle.

Par l'intermédiaire d'enregistrements DTI, il a été montré que la connectivité spléniale est plus importante de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche que dans la direction opposée. Cependant, dans cette étude qui ne prenait pas en compte la DO, une forte variabilité interindividuelle a également été reportée [Putnam et al., 2010]. Puisque l'interprétation des résultats EEG à la lumière des expérimentations DTI semble être valide (Beaulieu [2002]; Whitford et al. [2011]; Blakemore [2012b]; Horowitz et al. [2014]; **Chapitre A.II.4.3**), l'inversion de l'asymétrie du TTIH en fonction de la DO (**Article III**) suggère que les droitiers OD gauche devraient logiquement montrer une connectivité spléniale plus importante de l'hémisphère gauche vers l'hémisphère droit que dans la direction opposée.

En ce qui concerne les sites centraux, nos résultats ne montrent aucune influence de la DO sur le TTIH chez les droitiers. Cette symétrie, constatée aussi bien pour les droitiers OD droit que pour les droitiers OD gauche, se pose en contradiction aux résultats obtenus par Ipata et al. [1997]. Contrairement à Ipata et al. [1997], nous avons utilisé un filtre spatial qui permet de résoudre un des plus gros problèmes de l'EEG que constitue la diffusion des courants électriques à travers les différentes couches du cortex humain (*i.e.* la conduction volumique). La comparaison entre nos résultats issus des enregistrements bipolaires et ceux obtenus après application du filtre spatial nous a permis de démontrer que l'asymétrie reportée par Ipata et al. [1997] est très probablement due à la diffusion des courants en provenance de l'asymétrie du transfert interhémisphérique intervenant au niveau des sites pariétaux (voir **Article III**). Cette symétrie, constatée au niveau

des sites centraux chez les droitiers, corrobore l'interaction symétrique entre les deux cortex moteurs précédemment démontrée [Nelson et al., 2009] et implique de sérieuses considérations quant à la validité de l'approche comportementale (*i.e.* CUD) pour estimer le TTIH dont nous avons discuté ci-avant (**Chapitre C.I.1.1**).

### **I.3. La dominance oculaire comme facteur explicatif de la large variabilité interindividuelle reportée**

Dans la majorité des domaines auxquels nous nous sommes intéressés au cours de cette thèse, une large variabilité interindividuelle a été systématiquement rapportée. Cette observation a été effectuée dans les études investiguant les transformations visuo-motrices (*e.g.* Hasbroucq et al. [1988]; Iacoboni and Zaidel [2000]; Ballanger and Boulinguez [2009]), celles s'intéressant à la communication interhémisphérique (*e.g.* Brown et al. [1994]) et à l'anatomie du splénium (*e.g.* Putnam et al. [2010]; Horowitz et al. [2014]) ou encore celles étudiant les processus attentionnels (*e.g.* Heilman and Van Den Abell [1980]; Beis et al. [2004]; Thiebaut de Schotten et al. [2011]). De manière intéressante, la grande majorité des études de ces domaines de recherche reportait également des résultats qui se trouvent en totale adéquation avec les résultats que nous avons observés pour les droitiers OD droit :

1. Deux méta-analyses sur le paradigme de Poffenberger [Marzi et al., 1991; Braun, 1992] reportent un avantage temporel pour les stimuli présentés dans le CVG.
2. La méta-analyse de Brown et al. [1994] reporte un TTIH, mesuré en EEG, plus rapide de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche que dans la direction opposée.
3. Putnam et al. [2010] montrent une connectivité spléniale plus importante de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche que dans la direction opposée.
4. Doyle and Walker [2001] indiquent que la déviation saccadique consécutive à l'apparition d'un distracteur latéralisé est significativement plus ample lorsque celui-ci est présenté dans le CVG que lorsqu'il est présenté dans le CVD.
5. Heilman and Van Den Abell [1980] constatent que la dominance de l'hémisphère

droit pour l'attention visuo-spatiale est présente chez la plupart, mais non la totalité, des individus.

A travers nos travaux de thèse, nous démontrons que les droitiers OD droit :

1. présentent un avantage temporel pour les stimuli présentés dans le CVG dans un paradigme de Poffenberger (**Article I**).
2. un TTIH, mesuré en EEG sur les sites pariétaux, plus rapide de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche que dans la direction opposée (**Article III**),
3. laissant supposer que les connexions interhémisphériques au niveau du splénium puissent être plus importantes de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche que de l'hémisphère gauche vers l'hémisphère droit.
4. une déviation saccadique plus ample suite à la présentation d'un distracteur dans le CVG (**Article II**).
5. une quantité de pseudo-négligence supérieure à celle observée chez les droitiers OD gauche (**données supplémentaires III**).

Sachant que les individus ayant un OD droit représentent plus des deux-tiers d'une population aléatoire [Bourassa et al., 1996], nous suggérons que la non prise en compte de la DO ait pu conduire à considérer les résultats des droitiers OD droit comme étant représentatifs de l'ensemble des droitiers. Cependant, les résultats totalement opposés observés chez les droitiers OD gauche montrent que ce schéma est inexact. L'inclusion aléatoire, et non-contrôlée, des droitiers OD gauche dans les études préalables constitue une solide hypothèse explicative d'une partie de la variabilité interindividuelle reportée. De plus, en ce qui concerne les études comportementales et électrophysiologiques du TTIH, la non prise en compte de la DO pourrait également expliquer le fait que certaines études aient reporté une absence ou une inversion de l'asymétrie classiquement observée (*e.g.* Nowicka et al. [1996]; Whitford et al. [2011]; Horowitz et al. [2014]).

Au-delà de l'explication d'une partie de la variabilité interindividuelle, la non prise en compte de la DO, ainsi que l'asymétrie du TTIH dépendante de la DO (**Article**

III), entraînent des considérations dans l'interprétation des substrats neuronaux pouvant être reliés à certaines pathologies. La schizophrénie est régulièrement associée à un dysfonctionnement du transfert interhémisphérique [Beaumont and Dimond, 1973; David, 1987; Mohr et al., 2000] et plus spécifiquement à la réduction, voire à l'absence, de l'asymétrie physiologique entre les deux directions du TTIH [Crow, 2000; Endrass et al., 2002; Barnett et al., 2005; Barnett and Kirk, 2005]. Dans le même temps, il a régulièrement été observé que les droitiers OD gauche sont surreprésentés au sein des populations souffrant de schizophrénie (47.8% selon Dane et al. [2009]) en comparaison aux populations contrôles (31.4% selon Dane et al. [2009]; 34% selon Bourassa et al. [1996]). Etant donné que les droitiers OD droit et les droitiers OD gauche montrent des asymétries du TTIH diamétralement opposées, l'inclusion d'environ 50% de patients en provenance de chaque groupe de DO devrait conduire à une parfaite symétrie entre les deux directions du transfert interhémisphérique. Par conséquent, sans aller jusqu'à proposer que la DO puisse intervenir dans cette pathologie, il semblerait plus circonspect de considérer la DO dans les expérimentations s'intéressant au TTIH chez les patients souffrant de schizophrénie.

De plus, une récente méta-analyse a recensé 12 études qui s'intéressaient à la relation entre pseudo-négligence et schizophrénie [Ribolsi et al., 2014b]. Sur ces 12 études, seulement 3 utilisaient une tâche de bissection de lignes perceptive. Ces 3 études ont montré que les schizophrènes présentaient des résultats très variables dans ce type de tâches : aucune différence avec la population contrôle et donc un biais vers l'hémichamp visuel gauche [Cavézian et al., 2011], une absence du biais vers l'hémichamp visuel gauche en comparaison à la population contrôle [McCourt et al., 2008], ou un biais vers l'hémichamp visuel droit [Ribolsi et al., 2013]. En prenant en considération nos résultats, qui ont montré que les droitiers OD gauche présentent une quantité de déviation significativement inférieure aux droitiers OD droit dans une tâche de bissection de lignes perceptive (**données supplémentaires III**), le même raisonnement, que celui développé ci-avant pourrait être avancé. Notons, cependant, que ce raisonnement ne



permet pas d'apporter une hypothèse explicative à la déviation vers l'hémichamp visuel droit reportée par [Ribolsi et al. \[2013\]](#).

L'ensemble de ces résultats apporte la preuve que la DO constitue un important aspect de la latéralisation du cerveau humain et que son influence doit être soigneusement considérée dans les expérimentations mettant en jeu des stimuli latéralisés.

## **Chapitre II : la dominance oculaire : simple organisation anatomo-structurelle fixe ou modulations fonctionnelles ?**

Les bases neurophysiologiques de l'organisation en DO sont loin d'être clairement établies. Notamment, la question de savoir si cette latéralisation du système visuel est uniquement sous-tendue par une organisation anatomo-structurelle fixe ou si elle s'exprime également selon des modulations fonctionnelles reste à ce jour sans réponse simple et univoque.

### **II.1. Organisation anatomo-structurelle fixe**

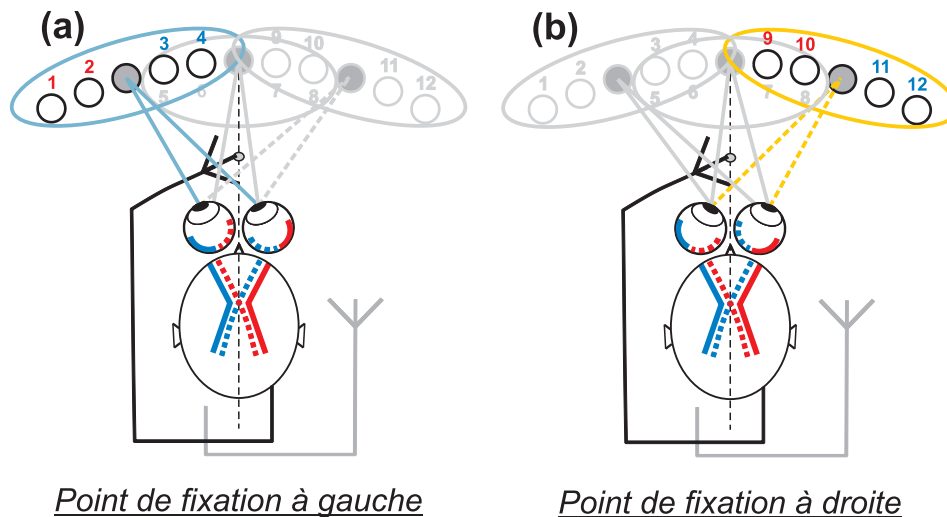
De prime abord, le peu de connaissances disponibles sur l'organisation neurophysiologique de la DO laisse à penser que ce phénomène puisse être basé sur un réseau anatomo-structurel fixe. Actuellement, la principale connaissance au sujet de l'organisation neurophysiologique de la DO est l'activation plus large de l'hémisphère ipsilatéral à l'OD suite à la stimulation de l'hémirétine temporale de l'OD, en comparaison à l'activation provoquée par l'hémirétine temporale de l'œil non-dominant [[Shima et al., 2010](#)]. Cette sur-activation est interprétée comme étant révélatrice d'une relation privilégiée entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral. En considérant les résultats que nous avons obtenus concernant l'influence de la DO sur les mouvements manuels (**Article I, données supplémentaires I et II**) et oculaires (**Article II**), cette relation privilégiée entre l'OD et son

hémisphère ipsilatéral semble être suffisante pour expliquer l'avantage temporel (**Article I, données supplémentaires I et II**) et la déviation de la trajectoire de la saccade plus importante (**Article II**) subséquentes à la présentation de stimuli dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD. Il est alors tentant de résumer l'organisation neurophysiologique de la DO à une relation privilégiée et pré-câblée, entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral. Cependant, les résultats de nos autres expérimentations (**Article III, données supplémentaires III**) suggèrent que l'influence de la DO pourrait s'exprimer de manière bien plus complexe (voir également [Khan and Crawford \[2001\]](#); [Carey and Hutchinson \[2013\]](#)).

## II.2. Modulations fonctionnelles

Bien qu'il fut traditionnellement suggéré que la DO s'exprime selon un système neuronal fixe [[Porac and Coren, 1976](#); [Osburn and Klingsporn, 1998](#)], il a été démontré que sa détermination est en fait dépendante de l'orientation horizontale du regard [[Khan and Crawford, 2001](#); [Carey and Hutchinson, 2013](#)]. Lorsque le regard est dévié de plus de 20 degrés dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD, la DO s'inverse. Cependant, les conséquences visuo-motrices de cette inversion de la DO n'ont jamais été testées. La considération de ce constat, ainsi que les résultats que nous avons obtenus dans l'expérimentation I (**Article I**), nous invitent à penser que la déviation du regard dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD puisse être associée avec un changement de l'hémichamp visuel pour lequel un avantage temporel est observé. Si l'influence de la DO s'exprime uniquement selon la relation anatomo-structurelle privilégiée entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral [[Shima et al., 2010](#)], alors l'inversion de la DO, lorsque le regard est dévié de plus de 20 degrés dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD, ne devrait pas être accompagnée d'un changement de l'hémichamp visuel avantage. A l'inverse, si la DO s'exprime également selon des modulations fonctionnelles, un changement de l'hémichamp visuel avantage devrait être observé. Afin d'apporter de la consistance au débat sur l'organisation neurophysiologique de la DO, nous avons directement adressé cette question dans un jeu de données préliminaires.

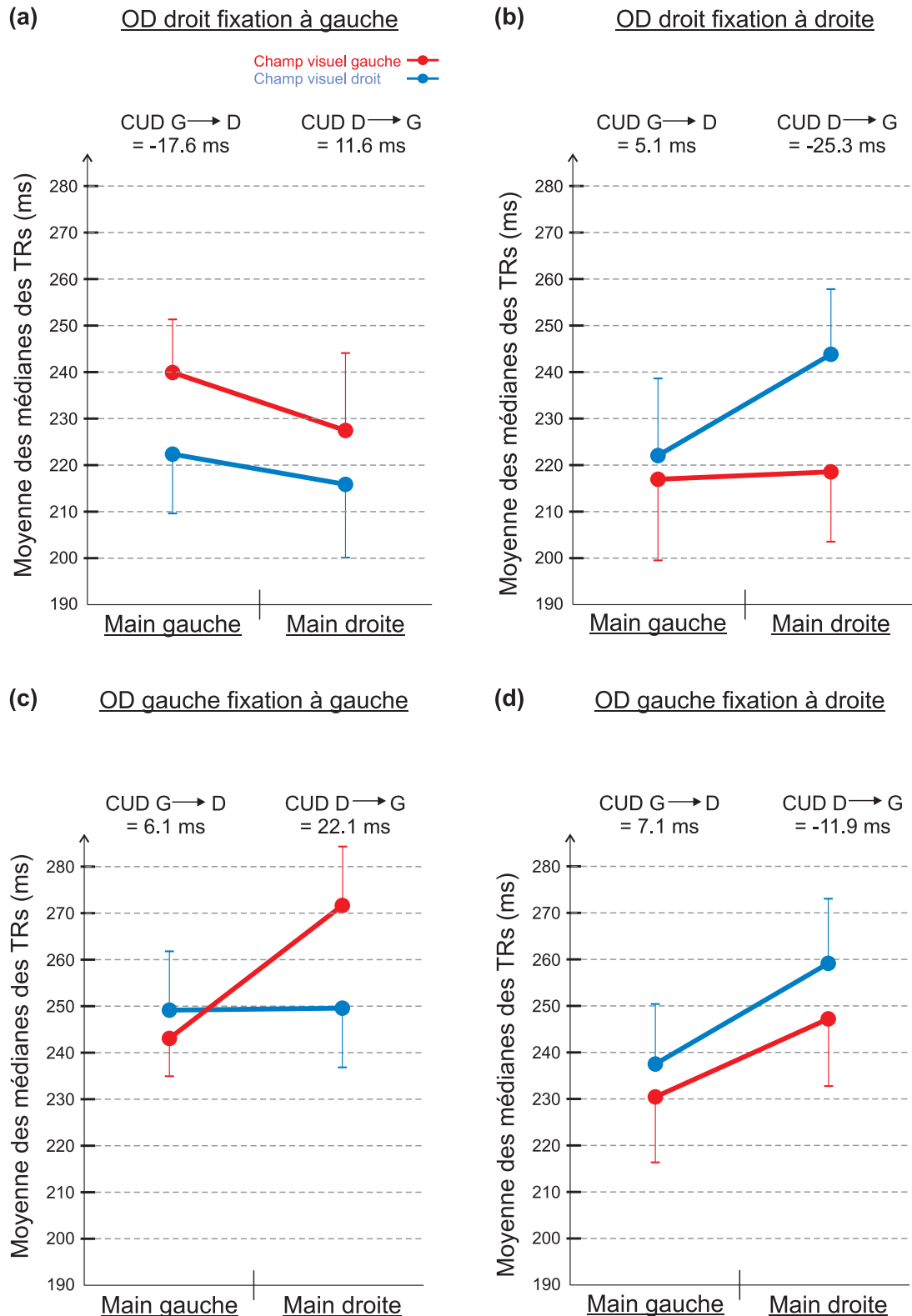
Parmi les 22 droitiers impliqués dans l'expérimentation s'intéressant à l'influence de la DO sur les mouvements de pointage manuels (**données complémentaires I**), 9 (âge moyen = 26.4 ans, SD=  $\pm 5.9$ ; 3 femmes; 4 OD droit) ont également participé à une condition « *fixation excentrée* ». Pour cette condition, le point de fixation était décalé de  $25^\circ$ , à gauche (**Figure C.2.a**) ou à droite (**Figure C.2.b**), de l'axe sagittal du participant. Cette excentricité supérieure à  $20^\circ$  nous permettait de nous assurer d'un changement de DO lorsque les participants fixaient dans l'hémichamp visuel contralatéral à leur OD [Khan and Crawford, 2001; Carey and Hutchinson, 2013]. Quatre cibles étaient possibles : deux dans chaque hémichamp visuel, placées à une excentricité de  $10^\circ$  (cibles 2, 3 et 10, 11) ou de  $20^\circ$  (cibles 1, 4 et 9, 12).



**Figure C.2 : Déviation de l'angle horizontal du regard et pointage manuel : dispositif expérimental.** (a) Condition fixation à  $25^\circ$  dans l'hémichamp visuel gauche. (b) Condition fixation à  $25^\circ$  dans l'hémichamp visuel droit. Les numéros de cibles rouges et bleus représentent les cibles présentées dans l'hémichamp visuel gauche et dans l'hémichamp visuel droit du participant, respectivement.

En raison des faibles échantillons testés pour le moment (*i.e.* 4 OD droit et 5 OD gauche), nous nous restreindrons à une analyse descriptive des résultats. Tout d'abord, intéressons-nous aux patrons de résultats observés lorsque l'angle horizontal du regard des participants est dévié de  $25^\circ$  dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'OD (**Figures C.3.b** et **C.3.c**). Les patrons de résultats obtenus ressemblent fortement aux patrons de résultats observés précédemment (**Article I** et condition *fixation centrale* des **données complémentaires I**) : un avantage temporel pour les cibles présentées dans l'hémichamp visuel contralatéral à l'OD. Lorsque l'angle horizontal du regard des participants est dé-

vié de  $25^\circ$  dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD (**Figures C.3.a** et **C.3.d**), les patrons de résultats semblent s'inverser et montrer un avantage pour les cibles présentées dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à l'OD (l'OD déterminé en fixation centrale). Cependant, puisque la DO s'inverse à une excentricité supérieure à  $20^\circ$  dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD [[Khan and Crawford, 2001](#); [Carey and Hutchinson, 2013](#)], ces résultats doivent être interprétés à la lumière de cette inversion de la DO et semblent donc montrer, de nouveau, un avantage temporel pour les cibles présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD (*i.e.* l'opposé de celui déterminé en fixation centrale).



**Figure C.3 : Déviation de l'angle horizontal du regard et pointage manuel : résultats observés.** Moyenne des médianes des temps de réaction pour les droitiers OD droit lorsque l'angle horizontal de leur regard est excentré de 25° dans l'hémichamp visuel (a) controlatéral ou (b) ipsilatéral à leur OD. Moyenne des médianes des temps de réaction pour les droitiers OD gauche lorsque l'angle horizontal de leur regard est excentré de 25° dans l'hémichamp visuel (c) ipsilatéral ou (d) controlatéral à leur OD. Les CUD de gauche à droite (G→D) et de droite à gauche (D→G) sont donnés à titre indicatif mais ne seront pas discutés en raison de notre précédente démonstration de leur non-validité. Les barres d'erreurs représentent les SEM.

Ces patrons de résultats sont en accord avec les travaux de [Khan and Crawford \[2001\]](#); [Carey and Hutchinson \[2013\]](#) qui ont montré que la DO est renforcée lorsque les participants fixent dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à leur OD et que celle-ci change lorsque les participants fixent dans l'hémichamp visuel controlatéral à leur OD. De manière primordiale, ces résultats préliminaires suggèrent que ce changement de DO s'accompagne de répercussions visuo-motrices. En effet, l'avantage temporel pour les cibles présentées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD suit le changement de DO (*e.g.* un droitier ayant un OD droit, qui montrait un avantage pour le CVG en fixation centrale montre un avantage pour le CVD lorsqu'il fixe dans son hémichamp visuel gauche). Par conséquent, la relation privilégiée entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral, démontrée par [Shima et al. \[2010\]](#), semble être dépendante de la position des yeux dans leurs orbites. Ainsi, le postulat d'une organisation anatomo-structurelle pré-câblée de la DO n'est pas suffisant pour expliquer l'organisation de ce phénomène de latéralisation du système visuel.

Chez l'être humain, de nombreuses aires corticales montrent une modulation de la réponse neuronale en fonction de la position horizontale du regard. Cette modulation a été démontrée pour des aires purement visuelles (V1; [Trotter and Celebrini \[1999\]](#)) mais également pour des aires pariétales telles que IPS [[DeSouza et al., 2000](#)] et SPL [[Bédard et al., 2008](#)] ainsi que pour des aires frontales (*i.e.* M1, ACC et SMA; [Bédard et al. \[2008\]](#); voir également [Boussaoud et al. \[1998\]](#); [Boussaoud and Bremmer \[1999\]](#); [Jouffrais and Boussaoud \[1999\]](#) pour une influence au sein de PMd chez le primate) faisant partie du réseau pariéto-frontal sous-tendant les transformations visuo-motrices impliquées dans la motricité manuelle. Ces résultats montrent que la position du regard exerce des modulations sur un large réseau pariéto-frontal. Puisque la DO, ainsi que l'influence qu'elle exerce sur les transformations visuo-motrices semblent être également dépendantes de la position horizontale du regard, nos résultats confortent l'idée selon laquelle l'influence de la DO s'intégrerait sur un large réseau pariéto-frontal et serait, à l'instar de ce réseau pariéto-frontal, modulée par des considérations fonctionnelles.

La question de l'existence de modulations fonctionnelles a également été posée pour la communication interhémisphérique. Tandis que certains groupes de recherches proposaient que l'asymétrie du TTIH puisse être le reflet d'asymétries au niveau des fibres calleuses [Marzi et al., 1991], d'autres proposaient que celle-ci soit le reflet d'une interaction entre le transfert interhémisphérique et la spécialisation hémisphérique [Braun, 1992; Braun and Daigneault, 1994]. D'après cette dernière proposition, le transfert interhémisphérique serait soit plus rapide de l'hémisphère spécialisé vers l'hémisphère non-spécialisé pour la tâche en cours [Marzi, 2010] soit, à l'inverse, plus rapide de l'hémisphère non-spécialisé vers l'hémisphère spécialisé [Nowicka et al., 1996; Nowicka and Tacikowski, 2011]. Récemment, la vision dichotomique entre ces deux hypothèses explicatives de l'asymétrie du TTIH a évolué vers une interaction entre organisation anatomo-structurelle fixe et modulation fonctionnelle. Putnam et al. [2010] ont, par exemple, proposé que la connectivité spléniale asymétrique (*i.e.* organisation anatomo-structurelle fixe) ainsi que l'asymétrie du TTIH mesurée en EEG, puissent étayer la supériorité de l'hémisphère droit pour les traitements perceptifs de haut niveau (*i.e.* modulation fonctionnelle). Les résultats que nous avons obtenus dans l'expérimentation concernant la communication interhémisphérique (**Article III**) permettent d'apporter une hypothèse alternative à cette suggestion. En effet, cette hypothèse que le TTIH asymétrique puisse interagir fonctionnellement avec la supériorité de l'hémisphère droit pour les traitements perceptifs de haut niveau est en contradiction avec l'inversion de l'asymétrie du TTIH constatée chez les droitiers OD gauche. En se basant sur la plus large activation des aires visuelles après la stimulation de l'hémirétine temporale de l'OD [Shima et al., 2010], nous proposons que le TTIH puisse être plus rapide de l'hémisphère au sein duquel la sur-activation visuelle intervient (*i.e.* l'hémisphère ipsilatéral à l'OD) vers l'hémisphère opposé (*i.e.* l'hémisphère contralatéral à l'OD) que dans la direction inverse. Ainsi, en poussant cette interprétation à son paroxysme, il serait possible de postuler que l'asymétrie droite des traitements perceptifs de haut-niveau pourrait ne pas être vérifiable chez les droitiers OD gauche.

Les données issues de nos travaux de thèse suggèrent également que la latéralisation du système visuel que constitue la DO pourrait interagir avec les autres asymétries hémisphériques telles que l'asymétrie droite de l'attention visuo-spatiale et la latéralité manuelle.

En effet, la plus grande quantité de pseudo-négligence observée chez les droitiers OD droit en comparaison aux droitiers OD gauche (**données supplémentaires III**) plaide en faveur d'une interaction fonctionnelle entre la DO et les processus attentionnels. Ces résultats s'inscrivent dans la droite lignée de la récente démonstration de l'influence exercée, à la fois par la latéralité manuelle et par la DO sur l'asymétrie droite du réseau dorsal de l'attention visuo-spatiale [Petit et al., 2014]. A ce sujet, notons que des études ultérieures permettant de tester la bissection de lignes chez les gauchers manuels, tout en considérant la DO, permettra d'investiguer les potentielles implications comportementales de la plus forte latéralisation droite du réseau dorsal de l'attention visuo-spatiale observée chez les gauchers manuels [Petit et al., 2014].

Enfin, il est important de noter que des gauchers manuels ont été testés dans certains de nos paradigmes expérimentaux (**Articles I et III, données supplémentaires I**) et montrent une expression de la DO différente de celle constatée chez les droitiers manuels. Sans constituer une démonstration irréfutable, cette différence d'expression de la DO en fonction de la latéralité manuelle est un argument de plus en faveur de l'hypothèse selon laquelle la DO s'exprimerait selon un modèle dynamique en interaction avec les autres asymétries hémisphériques.

## Chapitre III : La dominance oculaire s'exprime différemment chez les gauchers

Dans l'objectif d'acquérir une compréhension plus globale de l'influence de la DO sur les transformations visuo-motrices, nous avons inclus des gauchers manuels dans trois de nos expérimentations (**Articles I, et III, données supplémentaires I**). Les résultats



que nous avons observés démontrent que l'influence de la DO est moins claire et plus faible chez les gauchers que chez les droitiers manuels. Notamment, certaines influences de la DO qui s'exprimaient chez les droitiers ne semblent plus s'exprimer chez les gauchers. Par exemple, dans le paradigme de Poffenberger, les gauchers, contrairement aux droitiers, ne montrent pas d'avantage temporel pour l'hémichamp visuel controlatéral à l'OD (**Article I; Figure C.1**). L'absence de cet avantage temporel est majoritairement induite par les gauchers ayant un OD droit. Les gauchers ayant un OD gauche montrent une tendance à un avantage temporel pour les cibles présentées dans le CVD (*i.e.* leur hémichamp visuel controlatéral) et un patron de résultats relativement similaire à celui observé chez les droitiers OD gauche (voir **Figure 4** de l'**Article I**). Un résultat issu d'une autre de nos expérimentations est alors à considérer. En effet, il est possible que le transfert interhémisphérique plus rapide de gauche à droite que de droite à gauche, observé sur les sites centraux chez les gauchers (**Article III**), ait pu masquer une potentielle influence de la DO. Comme développé dans le **Chapitre C.I.1**, le CUD est une mesure sensible au TTIH mais également à d'autres processus cognitifs tels que l'influence de la DO. Chez les gauchers OD gauche, le transfert interhémisphérique plus rapide de gauche à droite ne présente pas une incidence particulière sur les résultats puisque celui-ci est en accord avec les prédictions d'une potentielle influence de la DO (*i.e.* un CUD plus rapide de gauche à droite provoqué par un avantage temporel pour les cibles présentées dans le CVG). En revanche, chez les gauchers OD droit, pour lesquels une éventuelle influence de la DO devrait se traduire par l'obtention d'un CUD plus rapide de droite à gauche (*i.e.* provoqué par un avantage temporel pour les cibles présentées dans le CVG), le transfert interhémisphérique plus rapide de gauche à droite aurait pu contrecarrer l'observation d'une influence de la DO.

Notons que cette asymétrie reportée sur les sites centraux chez les gauchers a également été constatée dans nos expérimentations comportementales (*i.e.* CUD plus rapide de gauche à droite; **Article I** et **données comportementales I**). Cette nouvelle concordance entre enregistrements sur les sites centraux et CUD observé (voir résultats des droitiers; **Chapitre C.I.1**) renforce d'autant plus l'idée selon laquelle le CUD relève

d'un transfert interhémisphérique dépendant de l'intégration visuo-motrice et non d'un transfert de l'information visuelle.

A l'inverse, de nouvelles influences de la DO, qui n'étaient pas observées chez les droitiers, sont mises en évidence chez les gauchers manuels. Par exemple, dans la tâche de mouvements de pointage manuels en direction de cibles latéralisées (**données complémentaires I**), les gauchers montrent un avantage temporel pour la main controlatérale à l'OD. Cet avantage temporel est en accord avec l'hypothèse soulevée par Azémar [2003; 2008]. Le fait que cet avantage s'exprime uniquement chez les gauchers est relativement intéressant. Chez les droitiers, l'avantage pour la main gauche dans une tâche de mouvements de pointages manuels, quel que soit leur OD (**données complémentaires I**), peut être interprété comme étant le reflet de la latéralisation hémisphérique privilégiant l'hémisphère droit pour les domaines de la sensori-motricité et de l'attention spatiale [Carson et al., 1995; Mieschke et al., 2001; Boulinguez et al., 2001b; Barthelemy and Boulinguez, 2001]. Par ailleurs, il est connu que les gauchers manuels montrent, généralement, une latéralisation hémisphérique plus faible que les droitiers manuels pour le contrôle des habiletés visuo-spatiales [Hécaen et al., 1981; Hellige et al., 1994; Eviatar et al., 1997]. Par conséquent, chez les gauchers, l'influence de la DO pourrait s'exprimer et donner lieu à un avantage temporel pour la main controlatérale à l'OD, en raison de l'absence de l'asymétrie hémisphérique droite pour les habiletés visuo-spatiales tandis que cette asymétrie hémisphérique pourrait masquer une potentielle influence de la DO chez les droitiers.

Cependant, ces hypothèses doivent être considérées avec prudence, notamment en raison du fait que la relation privilégiée entre l'OD et son hémisphère ipsilatéral [Shima et al., 2010] n'ait, à notre connaissance, jamais été testée chez les gauchers.

Enfin, un effet de la DO sur l'amplitude des ondes avant et après le transfert interhémisphérique de l'information visuelle, dont l'évocation trouvera mieux sa place

dans le **Chapitre C.IV**, a été observé uniquement chez les gauchers OD droit, suggérant, une fois de plus, que la latéralité manuelle puisse interagir avec l'expression de la DO.

## **Chapitre IV : Implications dans les domaines de la clinique neuro-ophtalmologique et du sport de haut-niveau**

### **IV.1. Retombées cliniques : vers une quantification de la DO**

Au sein de nos expérimentations, quelques participants montraient une influence de la DO plus faible, voire absente, en comparaison à la majorité des participants (**Articles I, II, III** et **données supplémentaires I**). Ce constat rejoint l'idée selon laquelle la DO ne serait pas un phénomène binaire (droite ou gauche) mais qu'elle s'exprimerait plutôt selon différents degrés d'intensité (*e.g.* [Khan and Crawford \[2001\]](#); [Vergilino-Perez et al. \[2012\]](#)). Nous avons démontré qu'une catégorisation plus fine de la DO, permettant de classer les participants en deux sous-groupes (*i.e.* DO marquée/ non marquée), peut d'ores et déjà être effectuée par l'intermédiaire d'un test basé sur la dynamique des saccades horizontales (**données supplémentaires II**).

Cette nouvelle catégorisation présente un enjeu majeur dans le domaine de la clinique neuro-ophtalmologique. En effet, bien que jusqu'à ce jour manquante, la quantification de la DO semble être un facteur primordial dans la réussite et la tolérance de certaines techniques chirurgicales, telles que la technique monovision [[Jain et al., 1996](#); [Handa et al., 2004](#); [Ito et al., 2012](#)]. Cette technique de la monovision permet de remédier à des problèmes de suppression du flou interoculaire et est de plus en plus utilisée dans la prise en charge de la presbytie. Sachant que, théoriquement, les patients ayant une faible DO devraient mieux tolérer cette technique chirurgicale, notre méthode de catégorisation en DO marquée ou non-marquée aidera à la décision prise par le praticien et sera, à terme, bénéfique pour le confort du patient.

Cependant, cette catégorisation en DO marquée ou non-marquée n'est pas tota-

lement satisfaisante. L'objectif final, serait de pouvoir attribuer un degré précis de DO à chaque patient. Dans le **Chapitre C.II.1**, nous suggérons que la DO pourrait s'exprimer selon des modulations fonctionnelles. Par conséquent, il nous semble important de proposer une quantification de la DO en effectuant des mesures dynamiques, basées sur les conséquences visuo-motrices de la DO. Pour ce faire, il sera important de reproduire nos expérimentations sur, les mouvements de pointage manuels (**données complémentaires I**), la déviation saccadique (**Article II**) et le transfert interhémisphérique de l'information visuelle (**Article III**), en ayant, au préalable, séparé les participants selon l'intensité de leur DO (*i.e.* marquée ou non-marquée). De manière identique à ce que nous avons observé dans le paradigme de Poffenberger (**données supplémentaires II**), nous nous attendons à ce que les participants ayant une DO marquée montrent une influence de la DO et à ce que les participants ayant une DO non marquée ne présentent aucune influence de la DO. Si tel est le cas, il sera alors envisageable de proposer des versions réduites de ces protocoles expérimentaux afin de constituer un protocole préopératoire permettant d'attribuer un degré de DO à chaque patient. L'idée serait alors que le degré de DO serait déterminé par l'intensité de l'influence de la DO observée chez le patient dans chacun de ces protocoles expérimentaux.

Ainsi, la poursuite de nos travaux devrait permettre, à court ou moyen terme, d'aboutir à la mise en place d'une batterie de tests rapides et relativement simples permettant d'attribuer à chaque patient un degré précis de DO.

## IV.2. Gauchers œil dominant droit : des sportifs à part

« *Moscou, Août 1980. Les Jeux Olympiques se déroulent depuis déjà quelques jours [...]* A la fin des présentations, avant de quitter la piste pour que puisse commencer le premier assaut, il est d'usage, pour les finalistes encore alignés, d'effectuer le salut traditionnel de l'escrimeur avec son arme. Le public ne manque pas d'être surpris ce soir-là, par un aspect singulier de ce mouvement d'ensemble : les six finalistes saluent de leur main gauche ! » (**Guy Azémar** dans *l'homme asymétrique* [2003]). Tel est le constat effectué par Azémar il y a déjà plus de 30 ans. Depuis, par l'intermédiaire de

données empiriques et expérimentales supplémentaires, Azémar a établi que ce constat d'une surreprésentation des gauchers dans les sports de haut-niveau à haute incertitude spatio-temporelle (*e.g.* l'escrime) ne concernait pas l'ensemble des gauchers mais très majoritairement ceux ayant l'OD droit. Cette population a été testée dans trois de nos expérimentations. Les résultats que nous avons obtenus renforcent l'idée selon laquelle cette population puisse mettre en jeu des transformations visuo-motrices atypiques.

Premièrement, lorsque les gauchers OD droit utilisent leur main gauche dans une tâche de TR simple en réponse à des cibles latéralisées, ils montrent les TRs les plus rapides tous groupes (*i.e.* droitiers OD droit et gauche, gauchers OD droit et gauche) et toutes conditions confondues (stimulation de l'hémichamp visuel droit et gauche; **Article I**). Ce résultat pourrait expliquer la surreprésentation des gauchers OD droit au plus haut niveau des sports impliquant de fortes contraintes spatio-temporelles et une haute incertitude évènementielle.

Deuxièmement, les gauchers OD droit sont les seuls parmi tous les groupes de dominance main/œil possibles à montrer une onde P100-N160 plus ample, après le transfert interhémisphérique (*i.e.* sur l'hémisphère ipsilatéral à la stimulation) que lors de l'activation directe (*i.e.* sur l'hémisphère contralatéral à la stimulation) au niveau des sites pariétaux (**Article III**). A notre connaissance, ce phénomène n'avait jamais été reporté et se trouve en totale contradiction par rapport à ce qui est classiquement observé (*e.g.* [Rugg et al. \[1984, 1985\]](#); [Brown and Jeeves \[1993\]](#)) ainsi que par rapport aux résultats que nous avons obtenus au sein des 3 autres populations testées (*i.e.* droitiers OD droit et gauche et gauchers OD gauche). Bien que l'explication neurophysiologique précise de ce recrutement neuronal supplémentaire après le transfert interhémisphérique ne pourra être résolue que par l'intermédiaire d'expérimentations supplémentaires, une récente étude d'imagerie [[Petit et al., 2014](#)] nous invite à considérer la spécificité de cette population en regard des mécanismes attentionnels. Selon [Petit et al. \[2014\]](#), la supériorité des gauchers OD droit dans les sports d'opposition pour lesquels les deux participants se font directement face (*e.g.* escrime, tennis de table, boxe; *e.g.* voir [Grouios et al. \[2000\]](#); [Grouios \[2004\]](#)) proviendrait de la forte latéralisation hémisphérique droite du réseau attentionnel

dorsal observée chez cette population (voir **Chapitre C.I.4**). En effet, les traitements effectués au sein de l'hémisphère droit des gauchers OD droit bénéficient de ce que l'on pourrait considérer comme un triple avantage dans le sens où celui-ci présente un rôle dominant dans la motricité manuelle (*i.e.* il déclenche la motricité de la main dominante; [Serrien et al. \[2006\]](#)), dans les afférences visuelles (*i.e.* l'hémisphère ipsilatéral à l'OD; [Shima et al. \[2010\]](#)) et dans l'attention visuo-spatiale (*i.e.* forte latéralisation hémisphérique droite du réseau attentionnel dorsal; [Petit et al. \[2014\]](#)). Ce triple avantage pourrait expliquer le fait que les gauchers OD droit soient plus rapides que les autres populations à déclencher des mouvements manuels en réponse à des stimuli externes.

## Chapitre V : Conclusion

En conclusion, les travaux expérimentaux présentés dans cette thèse démontrent une large influence de la dominance oculaire sur les transformations visuo-motrices impliquées dans les motricités de la main et de l'œil, sur la communication interhémisphérique, ainsi que sur le contrôle de l'attention visuo-spatiale. En ce sens, cette latéralisation du système visuel constitue un aspect important de la latéralisation du cerveau humain qui a été relativement négligé jusqu'à présent. Les expérimentations futures qui s'attacheront à mieux circonscrire les bases neurophysiologiques, le rôle fonctionnel et l'influence de la dominance oculaire sur les traitements cognitifs apporteront des connaissances primordiales dans le domaine des Neurosciences et de nombreuses implications cliniques dans le domaine de la Neuro-ophtalmologie.

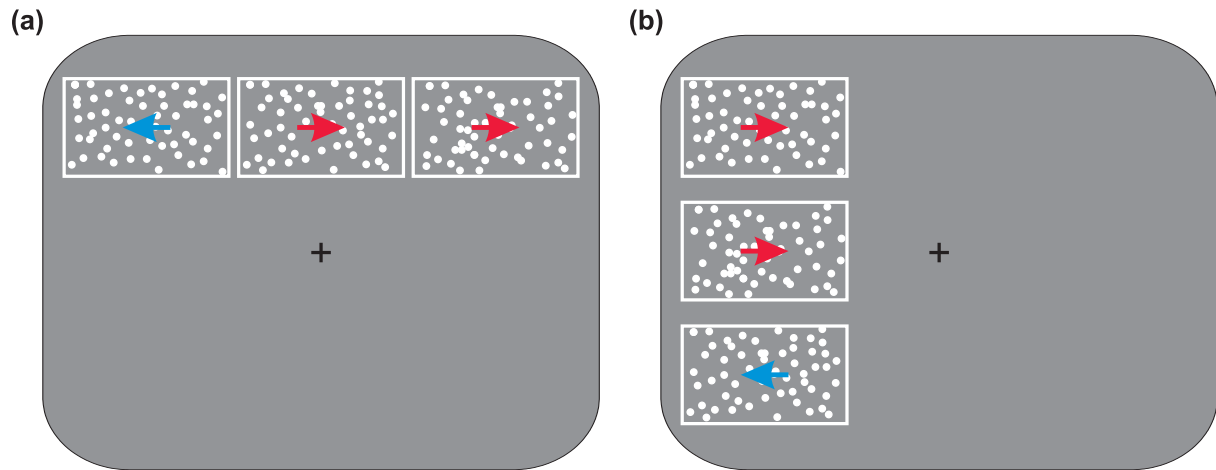
## Chapitre VI : Perspectives

Au sein de chacun des axes développés dans cette discussion, plusieurs perspectives expérimentales ont été proposées afin d'améliorer notre compréhension du phénomène de DO. Bien que la compréhension globale du fonctionnement de la latéralisation du cerveau humain bénéficiera des résultats apportés par ces expérimentations, nous pensons qu'un axe particulièrement important, sera à développer en priorité. En effet, nos

travaux de thèse démontrent que la DO a de nombreuses conséquences au niveau de la visuo-motricité. Cependant, nos expérimentations ne nous permettent pas de circonscrire précisément l'influence de la DO sur l'organisation du réseau pariéto-frontal sous-tendant ces transformations visuo-motrices. L'étape ultérieure de nos travaux consistera donc à définir plus avant les substrats neurophysiologiques sous-tendant cette latéralisation du système visuel.

Récemment, de nouvelles méthodes d'IRMf ont été proposées afin d'analyser, plus précisément que jamais, la multitude de cartes rétinotopiques qui composent le système visuel humain. Ces méthodes consistent à déterminer, les populations de champs récepteurs (méthode pRF ; pour « *population receptive field* ») pour chacun des voxels enregistrés en IRMf [Dumoulin and Wandell, 2008; Wandell et al., 2015] et permettent d'étudier les cartes visuelles des cortex occipitaux, pariétaux et frontaux [Jerde et al., 2012; Curtis et al., 2014].

En utilisant ces nouvelles techniques d'imagerie, l'objectif sera alors de comparer la représentation du champ visuel au sein des différentes cartes rétinotopiques du réseau pariéto-frontal, lorsque chaque œil est stimulé séparément (*i.e.* l'OD ou l'œil non-dominant). Pour ce faire, nous utiliserons une stimulation visuelle qui est connue pour être coûteuse sur les plans attentionnels et mnésiques, permettant ainsi une implication accrue des cartes visuelles des cortex pariétaux et frontaux [Curtis et al., 2014]. Cette stimulation consiste en une barre (alternativement verticale et horizontale), composée de 3 rectangles dans lesquels des points bougent aléatoirement mais présentent un mouvement global dirigé dans une direction donnée (**Figure C.4**). Cette barre balaye l'écran de part en part. Tout en gardant la fixation centrale, la tâche du participant est alors de déterminer lequel des deux rectangles extérieurs présente un mouvement d'ensemble des points qui le composent (*i.e.* la direction du mouvement) différent du rectangle central.



**Figure C.4 : Stimulation utilisée pour estimer les populations de champs récepteurs sur chaque voxel.** La barre composée de 3 rectangles, qui balaye l'écran de part en part, est présentée alternativement de manière (a) horizontale et (b) verticale.

Ce dispositif expérimental nous permettra d'étudier précisément les circuits visuels impliqués par la stimulation de l'OD et de l'œil non-dominant. Nous nous attendons à ce que les paramètres des populations de champs récepteurs, tels que leurs tailles et leurs positions, diffèrent entre stimulation de l'OD et de l'œil non dominant. Ainsi, en étudiant les différences observées au sein de chaque structure neuronale, nous aurons une meilleure compréhension de la fonction de la DO et de l'organisation générale du système visuel humain.



## *Valorisation de la thèse*

### **•Publications scientifiques**

**Chaumillon R.**, Blouin J. & Guillaume A. (2014) Eye dominance influences triggering action: the Poffenberger paradigm revisited. *Cortex*, 58: 86-98.  
doi:10.1016j.cortex.2014.05.009

**Chaumillon R.**, Alahyane N., Senot P., Vergne J., Lemoine C., Doré-Mazars K., Blouin J, Vergilino-Perez D., & Guillaume A. (2015). Ocular dominance for better management of eye diseases. *Journal Français d'Ophthalmologie (in press)*. doi:10.1016j.jfo.2014.10.009

**Chaumillon R.**, Blouin J. & Guillaume A. Interhemispheric transfer time asymmetry of visual information depends on eye dominance: an electrophysiological study. *soumis à Cerebral Cortex*

**Chaumillon R.**, Alahyane N., Senot P., Vergne J., Lemoine C., Doré-Mazars K., Blouin J, Vergilino-Perez D., & Guillaume A. Distractor modulation of saccadic curvature and latency vary according to the eye dominance. *en préparation*.

### **•Communications orales et affichées**

**Chaumillon R.**, Blouin J., Alahyane N., Senot P., Vergne J., Lemoine C., Doré-Mazars K., Vergilino-Perez D., & Guillaume A. Widespread influence of eye dominance on visuo-motor transformations: evidences from behavioral and electrophysiological studies. International Multisensory Research Forum (IMRF). June 13-16, Pise, Italie, 2015.  
*Présentation affichée*

**Chaumillon R.**, Alahyane N., Senot P., Vergne J., Lemoine C., Doré-Mazars K., Blouin J, Vergilino-Perez D., & Guillaume A. Toward an eye dominance quantification for better management of eye diseases. Congrès de la Société Française d’Ophtalmologie (SFO). May 10-13, Paris, France, 2014. *Présentation orale*

**Chaumillon R.**, Blouin J. & Guillaume A. Eye dominance influences triggering action and interhemispheric transfer time: a Behavioral and Electrophysiological study. Conférence de la SFR Sciences du Cerveau et de la Cognition. Jan 16, Marseille, France, 2014. *Présentation affichée*

**Chaumillon R.**, Blouin J. & Guillaume A. Eye dominance influences triggering action and interhemispheric transfer time: a Behavioural and Electrophysiological study. Society For Neurosciences (SFN). Nov 9-13, San-Diego, USA, 2013. *Présentation affichée*

Vergilino-Perez D., **Chaumillon R.**, Alahyane N., Senot P., Vergne J., Lemoine C., Doré-Mazars K. & Guillaume A. Influence of eye dominance on perception and action. International symposium Vision Action and concepts. Oct 28-30, Lille, France, 2013. *Présentation affichée*

**Chaumillon R.**, & Guillaume A. The Poffenberger Paradigm revisited: Behavioural and Electrophysiological data in favour of an impact of Ocular Dominance. 21<sup>th</sup> annual meeting of Congrès de l’Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé (EDSVS). May. 30-31, Marseille, France, 2013. *Présentation affichée*

**Chaumillon R.** & Guillaume A. Dominance oculaire : substrats neurophysiologiques et conséquences au niveau de la visuo-motricité. 119<sup>ème</sup> congrès de la Société Française d’Ophtalmologie (SFO). May 11-14, Paris, France, 2013. *Présentation orale*

Guillaume A. & **Chaumillon R.** Influence de la dominance oculaire au niveau de la visuo-motricité : données comportementales et électrophysiologiques. Séminaire sur invitation au Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon. 21 Mars, Lyon, France, 2013. *Présentation orale*

**Chaumillon R.**, & Guillaume A. The Poffenberger Paradigm revisited: Behavioural and Electrophysiological data in favour of an impact of Ocular Dominance. Groupe de Recherche Vision (GDR Vision). Nov. 14, Marseille, France, 2012. *Présentation affichée*

Guillaume A. & **Chaumillon R.** Le paradigme de Poffenberger revisité : données comportementales et électrophysiologiques en faveur d'un impact de la dominance oculaire. Séminaire sur invitation au Laboratoire Vision Action Cognition, Université Paris-Descartes. 8 Novembre, Paris, France, 2012. *Présentation orale*

**Chaumillon R.**, Blouin J. & Guillaume A. Influence of eye dominance on inter-hemispheric transfer time: behavioral and electrophysiological studies. Journée du Laboratoire de Neurosciences Cognitives. 8 Juin, Marseille, France, 2012. *Présentation orale*

**Chaumillon R.**, Veillet K. & Guillaume A. Influence of the eye dominance on hand reaction time and on interhemispheric transfer time. 1<sup>st</sup> European Society for Cognitive and Affective Neuroscience (ESCAN). May. 9-12, Marseille, France, 2012. *Présentation affichée*

Veillet K., **Chaumillon R.**, & Guillaume A. Eye dominance influences differently hand reaction time in left and right-handers. 16<sup>th</sup> European Conference on Eye Movements (ECEM 16): Aug. 21-25, Marseille, France, 2011. *Présentation affichée*

---

# Bibliography

- Aboitiz, F. and Montiel, J. (2003). One hundred million years of interhemispheric communication: the history of the corpus callosum. *Braz. J. Med. Biol. Res.*, 36(4):409–420. [Citée page(s) [238](#), [239](#)]
- Aboitiz, F., Scheibel, A. B., Fisher, R. S., and Zaidel, E. (1992). Fiber composition of the human corpus callosum. *Brain Res.*, 598(1-2):143–153. [Citée page(s) [59](#), [238](#)]
- Adrian, E. and Matthews, B. (1934). The berger rhythm: Potential changes from the occipital lobes in man. *Brain*, 57:355–385. [Citée page(s) [120](#)]
- Aglioti, S., Berlucchi, G., Pallini, R., Rossi, G. F., and Tassinari, G. (1993). Hemispheric control of unilateral and bilateral responses to lateralized light stimuli after callosotomy and in callosal agenesis. *Exp Brain Res*, 95(1):151–165. [Citée page(s) [62](#), [214](#)]
- Aglioti, S., Dall’Agnola, R., Girelli, M., and Marzi, C. A. (1991). Bilateral hemispheric control of foot distal movements: evidence from normal subjects. *Cortex*, 27(4):571–581. *Citée Article I*. [Citée page(s) ]
- Aglioti, S., DeSouza, J. F., and Goodale, M. A. (1995). Size-contrast illusions deceive the eye but not the hand. *Curr. Biol.*, 5(6):679–685. [Citée page(s) [18](#)]
- Algina, J., Keselman, H. J., and Penfield, R. D. (2005a). An alternative to Cohen’s standardized mean difference effect size: a robust parameter and confidence interval in the two independent groups case. *Psychol Methods*, 10(3):317–328. [Citée page(s) [150](#), [193](#), [222](#), [280](#)]
- Algina, J., Keselman, H. J., and Penfield, R. D. (2005b). Effect Sizes and their Intervals: The Two-Level Repeated Measures Case. *Educational and Psychological Measurement*, 65(2):241–258. [Citée page(s) [150](#), [193](#), [222](#), [280](#)]
- Algina, J., Keselman, H. J., and Penfield, R. D. (2006). Confidence Interval Coverage for Cohen’s Effect Size Statistic. *Educational and Psychological Measurement*, 66(6):945–960. [Citée page(s) [150](#), [193](#), [222](#), [280](#)]
- Allman, J. M. and Kaas, J. H. (1971). A representation of the visual field in the caudal third of the middle temporal gyrus of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*). *Brain Res.*, 31(1):85–105. [Citée page(s) [21](#)]
- Andersen, R. (1987). *Inferior parietal lobule in spatial perception and visuomotor integration*. In *The Handbook of Physiology, Section I: The Nervous System, Volume V. Higher Functions of the Brain Part 2*. Plum, F. Mountcastle, V.B. Geiger, S.R. and Bethesda, MD. American Physiological Society (pp. 483-518). [Citée page(s) [23](#)]
- Andersen, R. A. and Buneo, C. A. (2002). Intentional maps in posterior parietal cortex. *Annu. Rev. Neurosci.*, 25:189–220. [Citée page(s) [33](#), [34](#), [294](#)]

- Andersen, R. A. and Cui, H. (2009). Intention, action planning, and decision making in parietal-frontal circuits. *Neuron*, 63(5):568–583. [Citée page(s) [32](#), [294](#)]
- Andersen, R. A., Snyder, L. H., Bradley, D. C., and Xing, J. (1997). Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annu. Rev. Neurosci.*, 20:303–330. [Citée page(s) [31](#)]
- Andersen, R. A., Snyder, L. H., Li, C. S., and Stricanne, B. (1993). Coordinate transformations in the representation of spatial information. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 3(2):171–176. [Citée page(s) [30](#)]
- Andreassi, J. L., Okamura, H., and Stern, M. (1975). Hemispheric asymmetries in the visual cortical evoked potential as a function of stimulus location. *Psychophysiology*, 12(5):541–546. [Citée page(s) [66](#), [130](#), [214](#)]
- Andrews, T. J., Halpern, S. D., and Purves, D. (1997). Correlated size variations in human visual cortex, lateral geniculate nucleus, and optic tract. *J. Neurosci.*, 17(8):2859–2868. [Citée page(s) [14](#)]
- Annett, M. (1972). The distribution of manual asymmetry. *Br J Psychol*, 63(3):343–358. [Citée page(s) [92](#)]
- Annett, M. (1999). Eye dominance in families predicted by the right shift theory. *Laterality*, 4(2):167–172. [Citée page(s) [92](#), [93](#)]
- Annett, M. (2000). Predicting combinations of left and right asymmetries. *Cortex*, 36(4):485–505. [Citée page(s) [92](#)]
- Annett, M. and Annett, J. (1979). Individual differences in right and left reaction time. *Br J Psychol*, 70(3):393–404. [Citée page(s) [65](#), [67](#), [289](#)]
- Annett, M. and Manning, M. (1989). The disadvantages of dextrality for intelligence. *Br J Psychol*, 80 ( Pt 2):213–226. [Citée page(s) [91](#)]
- Anstey, K. J., Mack, H. A., Christensen, H., Li, S.-C., Reglade-Meslin, C., Maller, J., Kumar, R., Dear, K., Eastel, S., and Sachdev, P. (2007). Corpus callosum size, reaction time speed and variability in mild cognitive disorders and in a normative sample. *Neuropsychologia*, 45(8):1911–1920. [Citée page(s) [83](#), [239](#)]
- Aswathappa, J., Kutty, K., and Annamalai, N. (2011). Relationship between handedness and ocular dominance in healthy young adults – a study. *Int J Pharm Biomed Res*, 2(2):76–78. [Citée page(s) [92](#)]
- Averbuch-Heller, L., Lewis, R. F., and Zee, D. S. (1999). Disconjugate adaptation of saccades: contribution of binocular and monocular mechanisms. *Vision Res.*, 39(2):341–352. [Citée page(s) [102](#)]
- Azémar, G. (2003). *L'homme asymétrique*. Paris, France, CNRS Eds. [Citée page(s) [1](#), [87](#), [91](#), [99](#), [101](#), [104](#), [109](#), [174](#), [176](#), [237](#), [312](#), [314](#)]
- Azémar, G., Stein, J., and H., R. (2008). Effects of ocular dominance on eye–hand coordination in sporting duels. *Sci Sports*, 23:263–277. [Citée page(s) [99](#), [101](#), [109](#), [111](#), [174](#), [176](#), [237](#), [312](#)]
- Babar, S., Khare, G. D., Vaswani, R. S., Irsch, K., Mattheu, J. S., Walsh, L., and Guyton, D. L. (2010). Eye dominance and the mechanisms of eye contact. *J AAPOS*, 14(1):52–57. [Citée page(s) [261](#)]

- Babiloni, F., Cincotti, F., Carducci, F., Rossini, P. M., and Babiloni, C. (2001). Spatial enhancement of EEG data by surface Laplacian estimation: the use of magnetic resonance imaging-based head models. *Clin Neurophysiol*, 112(5):724–727. [Citée page(s) [135](#), [216](#), [220](#)]
- Ballanger, B. and Boulinguez, P. (2009). EMG as a key tool to assess motor lateralization and hand reaction time asymmetries. *J. Neurosci. Methods*, 179(1):85–89. [Citée page(s) [102](#), [111](#), [115](#), [178](#), [300](#)]
- Banks, M. S., Ghose, T., and Hillis, J. M. (2004). Relative image size, not eye position, determines eye dominance switches. *Vision Res.*, 44(3):229–234. [Citée page(s) [98](#)]
- Barlow, H. B. (1953). Summation and inhibition in the frog’s retina. *J. Physiol. (Lond.)*, 119(1):69–88. [Citée page(s) [10](#)]
- Barnett, K. J., Corballis, M. C., and Kirk, I. J. (2005). Symmetry of callosal information transfer in schizophrenia: a preliminary study. *Schizophr. Res.*, 74(2-3):171–178. [Citée page(s) [67](#), [70](#), [71](#), [82](#), [235](#), [241](#), [298](#), [302](#)]
- Barnett, K. J. and Kirk, I. J. (2005). Lack of asymmetrical transfer for linguistic stimuli in schizophrenia: an ERP study. *Clin Neurophysiol*, 116(5):1019–1027. [Citée page(s) [67](#), [70](#), [71](#), [82](#), [131](#), [235](#), [241](#), [298](#), [302](#)]
- Barthelemy, S. and Boulinguez, P. (2001). Manual reaction time asymmetries in human subjects: the role of movement planning and attention. *Neurosci. Lett.*, 315(1-2):41–44. [Citée page(s) [65](#), [67](#), [102](#), [180](#), [289](#), [312](#)]
- Barthélémy, S. and Boulinguez, P. (2002). Orienting visuospatial attention generates manual reaction time asymmetries in target detection and pointing. *Behav. Brain Res.*, 133(1):109–116. [Citée page(s) [102](#), [174](#)]
- Bashore, T. R. (1981). Vocal and manual reaction time estimates of interhemispheric transmission time. *Psychol Bull*, 89(2):352–368. *Citée Article I*. [Citée page(s) ]
- Batista, A. P. and Andersen, R. A. (2001). The parietal reach region codes the next planned movement in a sequential reach task. *J. Neurophysiol.*, 85(2):539–544. [Citée page(s) [31](#)]
- Baynes, K. (2002). *Corpus Callosum*. Encyclopedia of the Human Brain, vol. 2 (pp. 51-64). Elsevier Science. [Citée page(s) [1](#)]
- Bédard, P., Thangavel, A., and Sanes, J. N. (2008). Gaze influences finger movement-related and visual-related activation across the human brain. *Exp Brain Res*, 188(1):63–75. [Citée page(s) [308](#)]
- Beaton, A. A. (1997). The relation of planum temporale asymmetry and morphology of the corpus callosum to handedness, gender, and dyslexia: a review of the evidence. *Brain Lang*, 60(2):255–322. [Citée page(s) [99](#)]
- Beauchamp, M. S., Petit, L., Ellmore, T. M., Ingeholm, J., and Haxby, J. V. (2001). A parametric fMRI study of overt and covert shifts of visuospatial attention. *Neuroimage*, 14(2):310–321. [Citée page(s) [56](#), [104](#), [296](#)]
- Beaulieu, C. (2002). The basis of anisotropic water diffusion in the nervous system - a technical review. *NMR Biomed*, 15(7-8):435–455. [Citée page(s) [78](#), [299](#)]
- Beaumont, J. G. and Dimond, S. J. (1973). Brain disconnection and schizophrenia. *Br J Psychiatry*, 123(577):661–662. [Citée page(s) [82](#), [241](#), [302](#)]

- Behan, M. and Appell, P. P. (1992). Intrinsic circuitry in the cat superior colliculus: projections from the superficial layers. *J. Comp. Neurol.*, 315(2):230–243. [Citée page(s) 43]
- Beis, J.-M., Keller, C., Morin, N., Bartolomeo, P., Bernati, T., Chokron, S., Leclercq, M., Louis-Dreyfus, A., Marchal, F., Martin, Y., Perennou, D., Pradat-Diehl, P., Prairial, C., Rode, G., Rousseaux, M., Samuel, C., Sieroff, E., Wiart, L., Azouvi, P., and French Collaborative Study Group on Assessment of Unilateral Neglect (GEREN/GRECO) (2004). Right spatial neglect after left hemisphere stroke: qualitative and quantitative study. *Neurology*, 63(9):1600–1605. [Citée page(s) 55, 115, 300]
- Belopolsky, A. and Theeuwes, J. (2011). Selection within visual memory representations activates the oculomotor system. *Neuropsychologia*, 49(6):1605–1610. [Citée page(s) 201]
- Ben Hamed, S., Duhamel, J. R., Bremmer, F., and Graf, W. (2001). Representation of the visual field in the lateral intraparietal area of macaque monkeys: a quantitative receptive field analysis. *Exp Brain Res*, 140(2):127–144. [Citée page(s) 31, 43]
- Benjamini, Y. and Hochberg, Y. (1995). Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 57(1):289–300. [Citée page(s) 149]
- Benson, N. C., Butt, O. H., Datta, R., Radoeva, P. D., Brainard, D. H., and Aguirre, G. K. (2012). The retinotopic organization of striate cortex is well predicted by surface topology. *Curr. Biol.*, 22(21):2081–2085. [Citée page(s) 16]
- Berger, H. (1929). Ueber das elektrenkephalogramm des menschen. *Archives for Psychiatric Nervenkrankheiten*, 87:527–570. [Citée page(s) 120]
- Berlucchi, G. (1972). Anatomical and physiological aspects of visual functions of corpus callosum. *Brain Res.*, 37(2):371–392. [Citée page(s) 216, 223]
- Berlucchi, G. (2014). Visual interhemispheric communication and callosal connections of the occipital lobes. *Cortex*, 56C:1–13. [Citée page(s) 74, 76]
- Berlucchi, G., Aglioti, S., Marzi, C. A., and Tassinari, G. (1995). Corpus callosum and simple visuomotor integration. *Neuropsychologia*, 33(8):923–936. [Citée page(s) 73]
- Berlucchi, G., Crea, F., Di Stefano, M., and Tassinari, G. (1977). Influence of spatial stimulus-response compatibility on reaction time of ipsilateral and contralateral hand to lateralized light stimuli. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 3(3):505–517. [Citée page(s) 73, 236, 238, 290]
- Berlucchi, G., Heron, W., Hyman, R., Rizzolatti, G., and Umiltà, C. (1971). Simple reaction times of ipsilateral and contralateral hand to lateralized visual stimuli. *Brain*, 94(3):419–430. [Citée page(s) 73, 236, 238, 290]
- Berman, S. (2003). *The Use of Event-Related Potentials for Measuring Interhemispheric Transfer Time*. In E. Zaidel and M. Iacoboni (Eds.), *The parallel Brain: The cognitive neuroscience of the corpus callosum* (pp. 230-231). Cambridge, MA: MIT press. *Citée Article IV*. [Citée page(s) ]
- Bernstein, I. H., Amundson, V. E., and Schurman, D. L. (1973). Metacontrast inferred from reaction time and verbal report: replication and comments on the Fehrer-Biederman experiment. *J Exp Psychol*, 100(1):195–201. [Citée page(s) 18, 19]



- Bestelmeyer, P. E. G. and Carey, D. P. (2004). Processing biases towards the preferred hand: valid and invalid cueing of left- versus right-hand movements. *Neuropsychologia*, 42(9):1162–1167. [Citée page(s) [90](#)]
- Beurze, S. M., de Lange, F. P., Toni, I., and Medendorp, W. P. (2009). Spatial and effector processing in the human parietofrontal network for reaches and saccades. *J. Neurophysiol.*, 101(6):3053–3062. [Citée page(s) [33](#), [35](#), [294](#)]
- Beurze, S. M., Van Pelt, S., and Medendorp, W. P. (2006). Behavioral reference frames for planning human reaching movements. *J. Neurophysiol.*, 96(1):352–362. [Citée page(s) [34](#)]
- Binsted, G., Brownell, K., Vorontsova, Z., Heath, M., and Saucier, D. (2007). Visuomotor system uses target features unavailable to conscious awareness. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 104(31):12669–12672. [Citée page(s) [18](#)]
- Bishop, D. (1990). *Handedness and Developmental Disorder*. London: Lawrence Erlbaum. [Citée page(s) [1](#), [91](#)]
- Bishop, P. O., Jeremy, D., and Lance, J. W. (1953). The optic nerve; properties of a central tract. *J. Physiol. (Lond.)*, 121(2):415–432. [Citée page(s) [12](#)]
- Bisiacchi, P., , C. A., Nicoletti, R., Carena, G., Mucignat, C., and Tomaiuolo, F. (1994). Left-right asymmetry of callosal transfer in normal human subjects. *Behav. Brain Res.*, 64(1-2):173–178. [Citée page(s) [69](#), [77](#)]
- Bisley, J. W. and Goldberg, M. E. (2010). Attention, intention, and priority in the parietal lobe. *Annu. Rev. Neurosci.*, 33:1–21. [Citée page(s) [45](#)]
- Blakemore, S.-J. (2012a). Imaging brain development: the adolescent brain. *Neuroimage*, 61(2):397–406. [Citée page(s) [78](#)]
- Blakemore, S.-J. (2012b). Imaging brain development: the adolescent brain. *Neuroimage*, 61(2):397–406. [Citée page(s) [299](#)]
- Blatt, G. J., Andersen, R. A., and Stoner, G. R. (1990). Visual receptive field organization and cortico-cortical connections of the lateral intraparietal area (area LIP) in the macaque. *J. Comp. Neurol.*, 299(4):421–445. [Citée page(s) [90](#)]
- Bloom, J. S. and Hynd, G. W. (2005). The role of the corpus callosum in interhemispheric transfer of information: excitation or inhibition? *Neuropsychol Rev*, 15(2):59–71. [Citée page(s) [79](#), [112](#)]
- Bocci, T., Pietrasanta, M., Cerri, C., Restani, L., Caleo, M., and Sartucci, F. (2014). Visual callosal connections: role in visual processing in health and disease. *Rev Neurosci*, 25(1):113–127. [Citée page(s) [80](#), [84](#), [85](#)]
- Bompas, A., Sterling, T., Rafal, R. D., and Sumner, P. (2008). Naso-temporal asymmetry for signals invisible to the retinotectal pathway. *J. Neurophysiol.*, 100(1):412–421. *Citée Article I*. [Citée page(s) ]
- Bompas, A. and Sumner, P. (2009). Temporal dynamics of saccadic distraction. *J Vis*, 9(9):17.1–14. [Citée page(s) [187](#)]
- Bonferroni, C. (1936). Teoria statistica delle classi e calcolo delle probabilità. *Pubbl. d. R. Ist. Super. di Sci. Econom. e Commerciali di Firenze*, 8:1–62. [Citée page(s) [149](#)]



- Boulinguez, P., Nougier, V., and Velay, J. L. (2001a). Manual asymmetries in reaching movement control. I: Study of right-handers. *Cortex*, 37(1):101–122. [Citée page(s) 102, 174]
- Boulinguez, P., Velay, J. L., and Nougier, V. (2001b). Manual asymmetries in reaching movement control. II: Study of left-handers. *Cortex*, 37(1):123–138. [Citée page(s) 312]
- Bourassa, D. C., McManus, I. C., and Bryden, M. P. (1996). Handedness and eye-dominance: a meta-analysis of their relationship. *Laterality*, 1(1):5–34. [Citée page(s) 5, 89, 90, 92, 97, 101, 111, 114, 115, 146, 202, 215, 235, 237, 276, 290, 297, 298, 301, 302]
- Boussaoud, D. and Bremmer, F. (1999). Gaze effects in the cerebral cortex: reference frames for space coding and action. *Exp Brain Res*, 128(1-2):170–180. [Citée page(s) 308]
- Boussaoud, D., Jouffrais, C., and Bremmer, F. (1998). Eye position effects on the neuronal activity of dorsal premotor cortex in the macaque monkey. *J. Neurophysiol.*, 80(3):1132–1150. [Citée page(s) 32, 308]
- Bowers, D. and Heilman, K. M. (1980). Pseudoneglect effects of hemispace on a tactile line bisection task. *Neuropsychologia*, 18(4-5):491–498. [Citée page(s) 55, 106, 114, 276, 295]
- Braun, C. M. (1992). Estimation of interhemispheric dynamics from simple unimanual reaction time to extrafoveal stimuli. *Neuropsychol Rev*, 3(4):321–365. [Citée page(s) 37, 62, 63, 64, 66, 69, 72, 73, 213, 214, 291, 300, 309]
- Braun, C. M. J. and Daigneault, S. (1994). Effects of a right hemifield advantage on crossed-uncrossed differentials in simple reaction time: Toward a new model of interhemispheric relay. *Acta Psychologica*, 85(2):91–98. [Citée page(s) 64, 65, 69, 291, 309]
- Brighina, F., Bisiach, E., Piazza, A., Oliveri, M., La Bua, V., Daniele, O., and Fierro, B. (2002). Perceptual and response bias in visuospatial neglect due to frontal and parietal repetitive transcranial magnetic stimulation in normal subjects. *Neuroreport*, 13(18):2571–2575. [Citée page(s) 56]
- Brown, W. S., Bjerke, M. D., and Galbraith, G. C. (1998). Interhemispheric transfer in normals and acallosals: latency adjusted evoked potential averaging. *Cortex*, 34(5):677–692. [Citée page(s) 235, 298]
- Brown, W. S. and Jeeves, M. A. (1993). Bilateral visual field processing and evoked potential interhemispheric transmission time. *Neuropsychologia*, 31(12):1267–1281. [Citée page(s) 132, 216, 221, 225, 226, 230, 236, 237, 315]
- Brown, W. S., Jeeves, M. A., Dietrich, R., and Burnison, D. S. (1999). Bilateral field advantage and evoked potential interhemispheric transmission in commissurotomy and callosal agenesis. *Neuropsychologia*, 37(10):1165–1180. [Citée page(s) 66, 130, 214]
- Brown, W. S., Larson, E. B., and Jeeves, M. A. (1994). Directional asymmetries in interhemispheric transmission time: evidence from visual evoked potentials. *Neuropsychologia*, 32(4):439–448. [Citée page(s) 67, 69, 77, 81, 115, 210, 214, 216, 235, 298, 300]
- Bruce, C. and Goldberg, M. (1984). Physiology of the frontal eye fields. *Trends Neurosci*, 7:436–441. [Citée page(s) 42]
- Bruce, C. J. and Goldberg, M. E. (1985). Primate frontal eye fields. I. Single neurons discharging before saccades. *J. Neurophysiol.*, 53(3):603–635. [Citée page(s) 42, 43]

- Bruce, C. J., Goldberg, M. E., Bushnell, M. C., and Stanton, G. B. (1985). Primate frontal eye fields. II. Physiological and anatomical correlates of electrically evoked eye movements. *J. Neurophysiol.*, 54(3):714–734. [Citée page(s) 90]
- Brysbaert, M., Cai, Q., and Van der Haegen, L. (2012). *Brain asymmetry and visual word recognition: Do we have a split fovea?* In J.S. Adelman (Ed.), *Visual word recognition, Volume 1: Models and methods, orthography and phonology* (pp. 139-158). Hove: Psychology Press. [Citée page(s) 12]
- Buckingham, G. and Carey, D. P. (2009). Rightward biases during bimanual reaching. *Exp Brain Res*, 194(2):197–206. [Citée page(s) 90]
- Bullier, J. (1998). *Architecture fonctionnelle du système visuel*. In M. Boucard, M.A. Hénaff, and C. Belin (Eds.), *Vision: Aspects perceptifs et cognitifs* (pp. 11-41). Marseille: Solal. [Citée page(s) 17]
- Bullier, J. (2001). Feedback connections and conscious vision. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)*, 5(9):369–370. [Citée page(s) 25]
- Bullier, J., Hupé, J. M., James, A. C., and Girard, P. (2001). The role of feedback connections in shaping the responses of visual cortical neurons. *Prog. Brain Res.*, 134:193–204. [Citée page(s) 25]
- Bullock, D., Grossberg, S., and Guenther, F. H. (1993). A self-organizing neural model of motor equivalent reaching and tool use by a multijoint arm. *J Cogn Neurosci*, 5(4):408–435. [Citée page(s) 30]
- Burnod, Y., Baraduc, P., Battaglia-Mayer, A., Guigon, E., Koehlin, E., Ferraina, S., Lacquaniti, F., and Caminiti, R. (1999). Parieto-frontal coding of reaching: an integrated framework. *Exp Brain Res*, 129(3):325–346. [Citée page(s) 29, 30]
- Calton, J. L., Dickinson, A. R., and Snyder, L. H. (2002). Non-spatial, motor-specific activation in posterior parietal cortex. *Nat. Neurosci.*, 5(6):580–588. [Citée page(s) 32]
- Caminiti, R., Ferraina, S., and Mayer, A. B. (1998). Visuomotor transformations: early cortical mechanisms of reaching. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 8(6):753–761. [Citée page(s) 30]
- Caparelli-Dáquer, E. M. and Schmidt, S. L. (1991). Absence of population cerebral asymmetries in mice with callosal defects induced by prenatal gamma irradiation. *Braz. J. Med. Biol. Res.*, 24(12):1233–1238. [Citée page(s) 79]
- Cardoso-Leite, P. and Gorea, A. (2009). Comparison of perceptual and motor decisions via confidence judgments and saccade curvature. *J. Neurophysiol.*, 101(6):2822–2836. [Citée page(s) 19]
- Carey, D. P. (2001). Vision research: losing sight of eye dominance. *Curr. Biol.*, 11(20):R828–830. [Citée page(s) 88, 89, 98]
- Carey, D. P. and Hutchinson, C. V. (2013). Looking at eye dominance from a different angle: is sighting strength related to hand preference? *Cortex*, 49(9):2542–2552. [Citée page(s) 90, 93, 97, 98, 100, 304, 305, 306, 308]
- Carey, D. P., Smith, D. T., Martin, D., Smith, G., Skriver, J., Rutland, A., and Shepherd, J. W. (2009). The bi-pedal ape: plasticity and asymmetry in footedness. *Cortex*, 45(5):650–661. [Citée page(s) 90]

- Carson, R. G., Chua, R., Goodman, D., Byblow, W. D., and Elliott, D. (1995). The preparation of aiming movements. *Brain Cogn*, 28(2):133–154. [Citée page(s) [102](#), [174](#), [312](#)]
- Cavézian, C., Michel, C., Rossetti, Y., Danckert, J., d’Amato, T., and Saoud, M. (2011). Visuospatial processing in schizophrenia: does it share common mechanisms with pseudoneglect? *Laterality*, 16(4):433–461. [Citée page(s) [302](#)]
- Cegarra, M. J., Izquierdo, J. C., Tejada, T. H. G. d., Sanchis-Gimeno, J. A., and Alonso, L. (2001). Consolidating the anatomical relationship between ocular axial length and spherical equivalent refraction. *European Journal of anatomy*, 5(3):145–150. [Citée page(s) [94](#)]
- Celeghin, A., Barabas, M., Mancini, F., Bendini, M., Pedrotti, E., Prior, M., Cantagallo, A., Savazzi, S., and Marzi, C. A. (2014). Speeded manual responses to unseen visual stimuli in hemianopic patients: What kind of blindsight? *Conscious Cogn*. [Citée page(s) [62](#), [73](#), [213](#)]
- Chao, Y.-P., Cho, K.-H., Yeh, C.-H., Chou, K.-H., Chen, J.-H., and Lin, C.-P. (2009). Probabilistic topography of human corpus callosum using cytoarchitectural parcellation and high angular resolution diffusion imaging tractography. *Hum Brain Mapp*, 30(10):3172–3187. [Citée page(s) [74](#), [76](#)]
- Chaumillon, R., Alahyane, N., Senot, P., Vergne, J., Lemoine, C., Doré-Mazars, K., Blouin, J., Vergilino-Perez, D., and Guillaume, A. (2015). Quantification of ocular dominance for better management of eye disease [in french]. *J Fr Ophthalmol*, in press. [Citée page(s) [113](#)]
- Chaumillon, R., Blouin, J., and Guillaume, A. (2014). Eye dominance influences triggering action: The Poffenberger paradigm revisited. *Cortex*, 58C:86–98. [Citée page(s) [99](#), [109](#), [111](#), [184](#), [186](#), [187](#), [201](#), [215](#), [216](#), [217](#), [234](#), [236](#), [238](#)]
- Cheng, C.-Y., Yen, M.-Y., Lin, H.-Y., Hsia, W.-W., and Hsu, W.-M. (2004). Association of ocular dominance and anisometric myopia. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 45(8):2856–2860. [Citée page(s) [93](#), [261](#)]
- Chia, A., Jaurigue, A., Gazzard, G., Wang, Y., Tan, D., Stone, R. A., and Saw, S. M. (2007). Ocular dominance, laterality, and refraction in Singaporean children. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 48(8):3533–3536. [Citée page(s) [94](#)]
- Choi, J. A., Park, H.-Y. L., Shin, H.-Y., and Park, C. K. (2014). Optic Disc Characteristics in Patients With Glaucoma and Combined Superior and Inferior Retinal Nerve Fiber Layer Defects. *JAMA Ophthalmol*. [Citée page(s) [94](#)]
- Chouinard, P. A. and Paus, T. (2006). The primary motor and premotor areas of the human cerebral cortex. *Neuroscientist*, 12(2):143–152. [Citée page(s) [30](#)]
- Clark, V. P. and Hillyard, S. A. (1996). Spatial selective attention affects early extrastriate but not striate components of the visual evoked potential. *J Cogn Neurosci*, 8(5):387–402. [Citée page(s) [132](#)]
- Clarke, J. M. and Zaidel, E. (1989). Simple reaction times to lateralized light flashes. Varieties of interhemispheric communication routes. *Brain*, 112 ( Pt 4):849–870. [Citée page(s) [62](#), [81](#), [214](#)]
- Clarke, J. M. and Zaidel, E. (1994). Anatomical-behavioral relationships: corpus callosum morphometry and hemispheric specialization. *Behav. Brain Res.*, 64(1-2):185–202. [Citée page(s) [59](#), [83](#), [239](#)]

- Clarke, S., Maeder, P., Meuli, R., Staub, F., Bellmann, A., Regli, L., de Tribolet, N., and Assal, G. (2000). Interhemispheric transfer of visual motion information after a posterior callosal lesion: a neuropsychological and fMRI study. *Exp Brain Res*, 132(1):127–133. [Citée page(s) [22](#)]
- Clarke, S. and Miklossy, J. (1990). Occipital cortex in man: organization of callosal connections, related myelo- and cytoarchitecture, and putative boundaries of functional visual areas. *J. Comp. Neurol.*, 298(2):188–214. [Citée page(s) [22](#)]
- Coello, Y., Danckert, J., Blangero, A., and Rossetti, Y. (2007). Do visual illusions probe the visual brain? Illusions in action without a dorsal visual stream. *Neuropsychologia*, 45(8):1849–1858. [Citée page(s) [18](#)]
- Cohen, J. (1965). *Some statistical issues in psychological research*. In B. B. Wolman (Ed.), *Handbook of clinical psychology* (pp. 95–121). New York: Academic Press. [Citée page(s) [150](#)]
- Cohen, J. (1988). *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. Routledge, Hillsdale, N.J., 2 edition edition. [Citée page(s) [150](#), [193](#), [223](#)]
- Cohen, Y. E. and Andersen, R. A. (2002). A common reference frame for movement plans in the posterior parietal cortex. *Nat. Rev. Neurosci.*, 3(7):553–562. [Citée page(s) [294](#)]
- Cohen, Y. E., Batista, A. P., and Andersen, R. A. (2002). Comparison of neural activity preceding reaches to auditory and visual stimuli in the parietal reach region. *Neuroreport*, 13(6):891–894. [Citée page(s) [31](#)]
- Colby, C. L. and Goldberg, M. E. (1999). Space and attention in parietal cortex. *Annu. Rev. Neurosci.*, 22:319–349. [Citée page(s) [31](#), [33](#), [56](#)]
- Collewijn, H., Erkelens, C., and Steinman, R. (1995). Voluntary binocular gaze-shifts in the plane of regard: dynamics of version and vergence. *Vision Res*, 35:3335–3358. *Citée Article IV*. [Citée page(s) ]
- Collewijn, H., Erkelens, C. J., and Steinman, R. M. (1988). Binocular co-ordination of human horizontal saccadic eye movements. *J. Physiol. (Lond.)*, 404:157–182. *Citée Article IV*. [Citée page(s) ]
- Connolly, J. D., Goodale, M. A., Cant, J. S., and Munoz, D. P. (2007). Effector-specific fields for motor preparation in the human frontal cortex. *Neuroimage*, 34(3):1209–1219. [Citée page(s) [32](#)]
- Corballis, M. (1991). *The Lopsided Ape*. New York: Oxford University Press. [Citée page(s) [91](#)]
- Corballis, M. and Beale, I. (1976). *The psychology of right and left*. Oxford, UK: Erlbaum. [Citée page(s) [1](#)]
- Corballis, M. C. (2002). Hemispheric interactions in simple reaction time. *Neuropsychologia*, 40(4):423–434. [Citée page(s) [37](#)]
- Corballis, M. C. (2009). The evolution and genetics of cerebral asymmetry. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.*, 364(1519):867–879. [Citée page(s) [95](#)]
- Corbetta, M., Akbudak, E., Conturo, T. E., Snyder, A. Z., Ollinger, J. M., Drury, H. A., Linenweber, M. R., Petersen, S. E., Raichle, M. E., Van Essen, D. C., and Shulman, G. L. (1998). A common network of functional areas for attention and eye movements. *Neuron*, 21(4):761–773. [Citée page(s) [56](#), [104](#), [296](#)]

- Coren, S. (1992). *The Left-Hander Syndrome: The Causes and Consequences of Left-Handedness*. New York: The Free Press. [Citée page(s) 91]
- Coren, S. and Duckman, R. H. (1975). Ocular dominance and amblyopia. *Am J Optom Physiol Opt*, 52(1):47–50. [Citée page(s) 93]
- Coren, S. and Kaplan, C. P. (1973). Patterns of ocular dominance. *Am J Optom Arch Am Acad Optom*, 50(4):283–292. [Citée page(s) 87, 214]
- Coren, S. and Mah, K. B. (1993). Prediction of physiological arousability: a validation of the Arousal Predisposition Scale. *Behav Res Ther*, 31(2):215–219. [Citée page(s) 176]
- Cotti, J., Guillaume, A., Alahyane, N., Pelisson, D., and Vercher, J.-L. (2007). Adaptation of voluntary saccades, but not of reactive saccades, transfers to hand pointing movements. *J. Neurophysiol.*, 98(2):602–612. [Citée page(s) 32]
- Cotti, J., Panouilleres, M., Munoz, D. P., Vercher, J.-L., Pélisson, D., and Guillaume, A. (2009). Adaptation of reactive and voluntary saccades: different patterns of adaptation revealed in the antisaccade task. *J. Physiol. (Lond.)*, 587(Pt 1):127–138. [Citée page(s) 32]
- Courage, M. L. and Adams, R. J. (1996). Infant peripheral vision: the development of monocular visual acuity in the first 3 months of postnatal life. *Vision Res.*, 36(8):1207–1215. [Citée page(s) 12]
- Cowey, A. (1964). Projection of the retina onto striate and prestriate cortex in the squirrel monkey, (*samiri sciureus*). *J. Neurophysiol.*, 27:366–393. [Citée page(s) 21]
- Cowey, A. and Perry, V. H. (1980). The projection of the fovea to the superior colliculus in rhesus monkeys. *Neuroscience*, 5(1):53–61. [Citée page(s) 43]
- Cowey, A. and Rolls, E. T. (1974). Human cortical magnification factor and its relation to visual acuity. *Exp Brain Res*, 21(5):447–454. [Citée page(s) 16]
- Cowey, A., Stoerig, P., and Bannister, M. (1994). Retinal ganglion cells labelled from the pulvinar nucleus in macaque monkeys. *Neuroscience*, 61(3):691–705. [Citée page(s) 12]
- Crammond, D. J. and Kalaska, J. F. (2000). Prior information in motor and premotor cortex: activity during the delay period and effect on pre-movement activity. *J. Neurophysiol.*, 84(2):986–1005. [Citée page(s) 28]
- Crawford, J. D., Henriques, D. Y. P., and Medendorp, W. P. (2011). Three-dimensional transformations for goal-directed action. *Annu. Rev. Neurosci.*, 34:309–331. [Citée page(s) 30]
- Crawford, J. D., Medendorp, W. P., and Marotta, J. J. (2004). Spatial transformations for eye-hand coordination. *J. Neurophysiol.*, 92(1):10–19. [Citée page(s) 29]
- Cressman, E. K., Franks, I. M., Enns, J. T., and Chua, R. (2007). On-line control of pointing is modified by unseen visual shapes. *Conscious Cogn*, 16(2):265–275. [Citée page(s) 18, 19]
- Crider, B. (1944). A battery of tests for the dominant eye. *J. Gen. Psychol.*, 31:179–190. [Citée page(s) 2, 86, 285]
- Crow, T. J. (2000). Schizophrenia as the price that homo sapiens pays for language: a resolution of the central paradox in the origin of the species. *Brain Res. Brain Res. Rev.*, 31(2-3):118–129. [Citée page(s) 82, 241, 302]

- Crow, T. J. (2013). The XY gene hypothesis of psychosis: origins and current status. *Am. J. Med. Genet. B Neuropsychiatr. Genet.*, 162B(8):800–824. [Citée page(s) 82]
- Culham, J. C., Cavina-Pratesi, C., and Singhal, A. (2006). The role of parietal cortex in visuomotor control: what have we learned from neuroimaging? *Neuropsychologia*, 44(13):2668–2684. [Citée page(s) 30]
- Curtis, C., Mackey, W., and Winawer, J. (2014). Visual field maps in human association cortices. *SfN Abstract 332.06/DD31, Washington, Nov 15-19*. [Citée page(s) 317]
- Curtis, H. (1940). Intercortical connections of the corpus callosum as indicated by evoked potentials. *J Neurophys*, 3:414–422. [Citée page(s) 66, 130, 213]
- Cusick, C. G. (1988). Anatomical organization of the superior colliculus in monkeys: corticocortical pathways for visual and visuomotor functions. *Prog. Brain Res.*, 75:1–15. [Citée page(s) 43]
- Cutting, J. (1990). *The right cerebral hemisphere and psychiatric disorders*. Oxford: Oxford University Press. [Citée page(s) 82]
- Cynader, M. and Berman, N. (1972). Receptive-field organization of monkey superior colliculus. *J. Neurophysiol.*, 35(2):187–201. [Citée page(s) 43]
- Dahmen, R. and Fagard, J. (2005). The effect of explicit cultural bias on lateral preferences in Tunisia. *Cortex*, 41(6):805–815. [Citée page(s) 91]
- Dal Molin, A., Marzi, C. A., Banich, M. T., and Girelli, M. (2013). Interhemispheric transfer of spatial and semantic information: electrophysiological evidence. *Psychophysiology*, 50(4):377–387. [Citée page(s) 72]
- Dancey, C. P., Attree, E. A., Bãrdos, G., and Kovacs, A. (2005). Is there a link between Irritable Bowel Syndrome and left-handedness?: An exploratory study. *Integr Physiol Behav Sci*, 40(1):55–59. [Citée page(s) 91]
- Dane, S., Yildirim, S., Ozan, E., Aydin, N., Oral, E., Ustaoglu, N., and Kirpinar, I. (2009). Handedness, eyedness, and hand–eye crossed dominance in patients with schizophrenia: sex-related lateralisation abnormalities. *Laterality*, 14(1):55–65. [Citée page(s) 241, 302]
- Daniel, P. M. and Whitteridge, D. (1961). The representation of the visual field on the cerebral cortex in monkeys. *J. Physiol. (Lond.)*, 159:203–221. [Citée page(s) 16]
- Darvas, F., Pantazis, D., Kucukaltun-Yildirim, E., and Leahy, R. M. (2004). Mapping human brain function with MEG and EEG: methods and validation. *Neuroimage*, 23 Suppl 1:S289–299. [Citée page(s) 139]
- David, A. S. (1987). Tachistoscopic tests of colour naming and matching in schizophrenia: evidence for posterior callosum dysfunction? *Psychol Med*, 17(3):621–630. [Citée page(s) 82, 241, 302]
- David, O., Kilner, J. M., and Friston, K. J. (2006). Mechanisms of evoked and induced responses in MEG/EEG. *Neuroimage*, 31(4):1580–1591. [Citée page(s) 127]
- de Haan, B., Morgan, P. S., and Rorden, C. (2008). Covert orienting of attention and overt eye movements activate identical brain regions. *Brain Res.*, 1204:102–111. [Citée page(s) 56]



- de Lacoste, M. C., Kirkpatrick, J. B., and Ross, E. D. (1985). Topography of the human corpus callosum. *J. Neuropathol. Exp. Neurol.*, 44(6):578–591. [Citée page(s) [59](#), [239](#)]
- de Lafuente, V. and Romo, R. (2005). Neuronal correlates of subjective sensory experience. *Nat. Neurosci.*, 8(12):1698–1703. [Citée page(s) [25](#)]
- Dellatolas, G., Coutin, T., and De Agostini, M. (1996). Bisection and perception of horizontal lines in normal children. *Cortex*, 32(4):705–715. [Citée page(s) [282](#)]
- Dellatolas, G., Curt, F., Dargent-Paré, C., and De Agostini, M. (1998). Eye dominance in children: a longitudinal study. *Behav. Genet.*, 28(3):187–195. [Citée page(s) [91](#)]
- Delorme, A., Sejnowski, T., and Makeig, S. (2007). Enhanced detection of artifacts in EEG data using higher-order statistics and independent component analysis. *Neuroimage*, 34(4):1443–1449. [Citée page(s) [126](#)]
- Denenberg, V., Hofmann, M., Rosen, G., and Yutzey, D. (1984). *Cerebral asymmetry and behavioral laterality: Some psychobiological considerations*. In N. A. Fox and R. J. Davidson (Eds.). The psychobiology of affective development (pp. 77-117). Hillsdale, NJ: Erlbaum. [Citée page(s) [61](#)]
- Denenberg, V. H., Kertesz, A., and Cowell, P. E. (1991). A factor analysis of the human's corpus callosum. *Brain Res.*, 548(1-2):126–132. [Citée page(s) [83](#), [239](#)]
- Deplancke, A., Madelain, L., Chauvin, A., Cardoso-Leite, P., Gorea, A., and Coello, Y. (2010). Influence of near threshold visual distractors on perceptual detection and reaching movements. *J. Neurophysiol.*, 104(4):2249–2256. [Citée page(s) [18](#), [19](#)]
- Deplancke, A., Madelain, L., Gorea, A., and Coello, Y. (2013). Perception-action dissociations depend on the luminance contrast of the stimuli. *J. Neurophysiol.*, 110(8):1974–1983. [Citée page(s) [19](#)]
- Desimone, R. and Schein, S. J. (1987). Visual properties of neurons in area V4 of the macaque: sensitivity to stimulus form. *J. Neurophysiol.*, 57(3):835–868. [Citée page(s) [22](#), [23](#)]
- Desmurget, M., Pélisson, D., Rossetti, Y., and Prablanc, C. (1998). From eye to hand: planning goal-directed movements. *Neurosci Biobehav Rev*, 22(6):761–788. [Citée page(s) [29](#)]
- DeSouza, J. F., Dukelow, S. P., Gati, J. S., Menon, R. S., Andersen, R. A., and Vilis, T. (2000). Eye position signal modulates a human parietal pointing region during memory-guided movements. *J. Neurosci.*, 20(15):5835–5840. [Citée page(s) [308](#)]
- Deubel, H., Wolf, W., and Hauske, G. (1984). *The evaluation of the oculomotor error signal*. In Gale, A. et Johnson, F. (Eds.) Theoretical and Applied Aspects of Eye Movement Research (pp. 55-62). North Holland: Elsevier Science. [Citée page(s) [46](#), [185](#)]
- DeYoe, E. A., Carman, G. J., Bandettini, P., Glickman, S., Wieser, J., Cox, R., Miller, D., and Neitz, J. (1996). Mapping striate and extrastriate visual areas in human cerebral cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 93(6):2382–2386. [Citée page(s) [21](#)]
- Di Russo, F., Martínez, A., Sereno, M. I., Pitzalis, S., and Hillyard, S. A. (2002). Cortical sources of the early components of the visual evoked potential. *Hum Brain Mapp*, 15(2):95–111. [Citée page(s) [132](#)]

- Di Russo, F., Pitzalis, S., Spitoni, G., Aprile, T., Patria, F., Spinelli, D., and Hillyard, S. A. (2005). Identification of the neural sources of the pattern-reversal VEP. *Neuroimage*, 24(3):874–886. [Citée page(s) [132](#)]
- Di Russo, F., Stella, A., Spitoni, G., Strappini, F., Sdoia, S., Galati, G., Hillyard, S. A., Spinelli, D., and Pitzalis, S. (2012). Spatiotemporal brain mapping of spatial attention effects on pattern-reversal ERPs. *Hum Brain Mapp*, 33(6):1334–1351. [Citée page(s) [221](#)]
- Di Stefano, M., Sauerwein, H. C., and Lassonde, M. (1992). Influence of anatomical factors and spatial compatibility on the stimulus-response relationship in the absence of the corpus callosum. *Neuropsychologia*, 30(2):177–185. [Citée page(s) [62](#), [214](#)]
- DiCarlo, J. J., Zoccolan, D., and Rust, N. C. (2012). How does the brain solve visual object recognition? *Neuron*, 73(3):415–434. [Citée page(s) [22](#)]
- Dodge, R. (1917). The laws of relative fatigue. *Psychological review*, 24:89–113. [Citée page(s) [191](#)]
- Doricchi, F., Thiebaut de Schotten, M., Tomaiuolo, F., and Bartolomeo, P. (2008). White matter (dis)connections and gray matter (dys)functions in visual neglect: gaining insights into the brain networks of spatial awareness. *Cortex*, 44(8):983–995. [Citée page(s) [55](#)]
- Doron, K. W. and Gazzaniga, M. S. (2008). Neuroimaging techniques offer new perspectives on callosal transfer and interhemispheric communication. *Cortex*, 44(8):1023–1029. [Citée page(s) [79](#), [84](#)]
- Dorris, M. C., Olivier, E., and Munoz, D. P. (2007). Competitive integration of visual and preparatory signals in the superior colliculus during saccadic programming. *J. Neurosci.*, 27(19):5053–5062. [Citée page(s) [44](#)]
- Doyle, M. and Walker, R. (2001). Curved saccade trajectories: voluntary and reflexive saccades curve away from irrelevant distractors. *Exp Brain Res*, 139(3):333–344. [Citée page(s) [47](#), [48](#), [53](#), [54](#), [112](#), [182](#), [185](#), [186](#), [202](#), [300](#)]
- Doyle, M. C. and Walker, R. (2002). Multisensory interactions in saccade target selection: curved saccade trajectories. *Exp Brain Res*, 142(1):116–130. [Citée page(s) [48](#), [185](#), [186](#)]
- Driesen, N. and Raz, N. (1995). The influence of sex, age, and handedness on corpus callosal morphology: a meta-analysis. *Psychobiology*, 23:240–247. [Citée page(s) [83](#), [239](#)]
- Duara, R., Kushch, A., Gross-Glenn, K., Barker, W. W., Jallad, B., Pascal, S., Loewenstein, D. A., Sheldon, J., Rabin, M., and Levin, B. (1991). Neuroanatomic differences between dyslexic and normal readers on magnetic resonance imaging scans. *Arch. Neurol.*, 48(4):410–416. [Citée page(s) [59](#)]
- Duhamel, J. R., Colby, C. L., and Goldberg, M. E. (1992). The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science*, 255(5040):90–92. [Citée page(s) [31](#)]
- Dumoulin, S. and Wandell, B. (2008). Population receptive field estimates in human visual cortex. *Neuroimage*, 39(2):647–660. [Citée page(s) [317](#)]
- Durand, A. and Gould, G. (1910). A method of determining ocular dominance. *J AMA*, 55:369–370. [Citée page(s) [88](#)]



- Edwards, S. (1980). *The deep layers of the superior colliculus: their reticular characteristics and structural organization*. In J.A Hobson and M.A.B. Brazier (eds.). *The Reticular Formation Revisited* (pp. 193-209). New York: Raven Press. [Citée page(s) [26](#)]
- Efron, B. (1979). Bootstrap methods: another look at the jackknife. *Ann Statist*, 7:1–26. [Citée page(s) [141](#)]
- Elberger, A. J. (1984). The existence of a separate, brief critical period for the corpus callosum to affect visual development. *Behav. Brain Res.*, 11(3):223–231. [Citée page(s) [84](#)]
- Endrass, T., Mohr, B., and Rockstroh, B. (2002). Reduced interhemispheric transmission in schizophrenia patients: evidence from event-related potentials. *Neurosci. Lett.*, 320(1-2):57–60. [Citée page(s) [82](#), [235](#), [241](#), [298](#), [302](#)]
- Engel, S. A., Glover, G. H., and Wandell, B. A. (1997). Retinotopic organization in human visual cortex and the spatial precision of functional MRI. *Cereb. Cortex*, 7(2):181–192. [Citée page(s) [21](#)]
- Erceg-Hurn, D. M. and Mirosevich, V. M. (2008). Modern robust statistical methods: an easy way to maximize the accuracy and power of your research. *Am Psychol*, 63(7):591–601. [Citée page(s) [142](#), [150](#), [192](#), [193](#), [222](#)]
- Erdoğan, A. R., Ozdikici, M., Aydin, M. D., Aktaş, O., and Dane, S. (2002). Right and left visual cortex areas in healthy subjects with right- and left-eye dominance. *Int. J. Neurosci.*, 112(5):517–523. [Citée page(s) [2](#), [96](#), [285](#)]
- Erickson, T. (1940). Spread of the epileptic discharge. an experimental study of the after discharge induced by electrical stimulation of the cerebral cortex. *Arch Neurol Psych*, 43:429–452. [Citée page(s) [59](#)]
- Evans, A., Collins, D., and Milner, B. (1992a). An mri-based stereotaxic atlas from 250 young normal subjects. *Proc 22nd Annual Symposium, Society for Neuroscience*, 18(408). [Citée page(s) [223](#)]
- Evans, A. C., Marrett, S., Neelin, P., Collins, L., Worsley, K., Dai, W., Milot, S., Meyer, E., and Bub, D. (1992b). Anatomical mapping of functional activation in stereotactic coordinate space. *Neuroimage*, 1(1):43–53. [Citée page(s) [223](#)]
- Evans, B. J. W. (2007). Monovision: a review. *Ophthalmic Physiol Opt*, 27(5):417–439. [Citée page(s) [113](#), [261](#)]
- Eviatar, Z., Hellige, J. B., and Zaidel, E. (1997). Individual differences in lateralization: effects of gender and handedness. *Neuropsychology*, 11(4):562–576. [Citée page(s) [74](#), [83](#), [312](#)]
- Fabri, M., Pierpaoli, C., Barbaresi, P., and Polonara, G. (2014). Functional topography of the corpus callosum investigated by DTI and fMRI. *World J Radiol*, 6(12):895–906. [Citée page(s) [238](#)]
- Fecteau, J. H. and Munoz, D. P. (2006). Saliency, relevance, and firing: a priority map for target selection. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)*, 10(8):382–390. [Citée page(s) [44](#)]
- Felleman, D. J. and Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb. Cortex*, 1(1):1–47. [Citée page(s) [25](#)]
- Ferraina, S., Paré, M., and Wurtz, R. H. (2000). Disparity sensitivity of frontal eye field neurons. *J. Neurophysiol.*, 83(1):625–629. [Citée page(s) [31](#)]

- Ferraina, S., Paré, M., and Wurtz, R. H. (2002). Comparison of cortico-cortical and cortico-collicular signals for the generation of saccadic eye movements. *J. Neurophysiol.*, 87(2):845–858. [Citée page(s) 31]
- ffytche, D. H., Howseman, A., Edwards, R., Sandeman, D. R., and Zeki, S. (2000). Human area V5 and motion in the ipsilateral visual field. *Eur. J. Neurosci.*, 12(8):3015–3025. [Citée page(s) 22]
- Fierro, B., Brighina, F., Oliveri, M., Piazza, A., La Bua, V., Buffa, D., and Bisiach, E. (2000). Contralateral neglect induced by right posterior parietal rtms in healthy subjects. *Neuroreport*, 11(7):1519–1521. [Citée page(s) 56]
- Filimon, F. (2010). Human cortical control of hand movements: parietofrontal networks for reaching, grasping, and pointing. *Neuroscientist*, 16(4):388–407. [Citée page(s) 34, 35, 294]
- Filimon, F., Nelson, J. D., Huang, R.-S., and Sereno, M. I. (2009). Multiple parietal reach regions in humans: cortical representations for visual and proprioceptive feedback during on-line reaching. *J. Neurosci.*, 29(9):2961–2971. [Citée page(s) 34, 35, 294]
- Findlay, J. (1983). *Visual information for saccadic eye movements*. A. Hein, M. Jeannerod (Eds.), Spatially oriented behavior (pp. 281–303). Springer, NewYork. [Citée page(s) 185]
- Findlay, J. and Harris, L. (1984). *Small saccades to double-stepped targets moving in two dimensions*. In: Theoretical and Applied Aspects of Eye Movement Research (pp. 71-78). Gale A.G. and Johnson F. (eds.). Amsterdam: Elsevier. [Citée page(s) 46, 185]
- Findlay, J. M. and Walker, R. (1999). A model of saccade generation based on parallel processing and competitive inhibition. *Behav Brain Sci*, 22(4):661–674; discussion 674–721. [Citée page(s) 45, 46, 185, 186]
- Fink, G. R., Frackowiak, R. S., Pietrzyk, U., and Passingham, R. E. (1997). Multiple nonprimary motor areas in the human cortex. *J. Neurophysiol.*, 77(4):2164–2174. [Citée page(s) 35]
- Fischer, B. and Weber, H. (1993). Express saccades and visual attention. *Behavioral and Brain Sciences*, 16(03):553–567. [Citée page(s) 44]
- Fishman, R. S. (1997). Gordon Holmes, the cortical retina, and the wounds of war. The seventh Charles B. Snyder Lecture. *Doc Ophthalmol*, 93(1-2):9–28. [Citée page(s) 16]
- Flanders, M., Tillery, S., and Soechting, J. (1992). Early stages in a sensorimotor transformation. *Behav Brain Sci*, 15(2):309–320. [Citée page(s) 30]
- Fogassi, L. and Luppino, G. (2005). Motor functions of the parietal lobe. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 15(6):626–631. [Citée page(s) 30]
- Forster, B. and Corballis, M. C. (1998). Interhemispheric transmission times in the presence and absence of the forebrain commissures: effects of luminance and equiluminance. *Neuropsychologia*, 36(9):925–934. [Citée page(s) 239]
- Forster, B. and Corballis, M. C. (2000). Interhemispheric transfer of colour and shape information in the presence and absence of the corpus callosum. *Neuropsychologia*, 38(1):32–45. [Citée page(s) 239]
- Fox, P. T., Miezin, F. M., Allman, J. M., Van Essen, D. C., and Raichle, M. E. (1987). Retinotopic organization of human visual cortex mapped with positron-emission tomography. *J. Neurosci.*, 7(3):913–922. [Citée page(s) 20]

- Fox, P. T., Mintun, M. A., Raichle, M. E., Miezin, F. M., Allman, J. M., and Van Essen, D. C. (1986). Mapping human visual cortex with positron emission tomography. *Nature*, 323(6091):806–809. [Citée page(s) 20]
- Fricker, S. J. (1971). Dynamic measurements of horizontal eye motion. I. Acceleration and velocity matrices. *Invest Ophthalmol*, 10(9):724–732. [Citée page(s) 102]
- Fries, W. (1984). Cortical projections to the superior colliculus in the macaque monkey: a retrograde study using horseradish peroxidase. *J. Comp. Neurol.*, 230(1):55–76. [Citée page(s) 43]
- Fu, Q. G., Suarez, J. I., and Ebner, T. J. (1993). Neuronal specification of direction and distance during reaching movements in the superior precentral premotor area and primary motor cortex of monkeys. *J. Neurophysiol.*, 70(5):2097–2116. [Citée page(s) 28]
- Fujii, N., Mushiake, H., and Tanji, J. (2000). Rostrocaudal distinction of the dorsal premotor area based on oculomotor involvement. *J. Neurophysiol.*, 83(3):1764–1769. [Citée page(s) 32]
- Galletti, C., Fattori, P., Gamberini, M., and Kutz, D. F. (1999). The cortical visual area V6: brain location and visual topography. *Eur. J. Neurosci.*, 11(11):3922–3936. [Citée page(s) 23]
- Gattass, R., Nascimento-Silva, S., Soares, J. G. M., Lima, B., Jansen, A. K., Diogo, A. C. M., Farias, M. F., Botelho, M. M. E. P., Mariani, O. S., Azzi, J., and Fiorani, M. (2005). Cortical visual areas in monkeys: location, topography, connections, columns, plasticity and cortical dynamics. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.*, 360(1456):709–731. [Citée page(s) 21]
- Gazzaniga, M. S. (2000). Cerebral specialization and interhemispheric communication: does the corpus callosum enable the human condition? *Brain*, 123 ( Pt 7):1293–1326. [Citée page(s) 35, 58, 79, 90, 109, 213, 238, 239]
- Gazzaniga, M. S. (2005). Forty-five years of split-brain research and still going strong. *Nat. Rev. Neurosci.*, 6(8):653–659. [Citée page(s) 80]
- Gazzaniga, M. S., Bogen, J. E., and Sperry, R. W. (1965). Observations on visual perception after disconnexion of the cerebral hemispheres in man. *Brain*, 88(2):221–236. [Citée page(s) 80]
- Gazzaniga, M. S. and Young, E. D. (1967). Effects of commissurotomy on the processing of increasing visual information. *Exp Brain Res*, 3(4):368–371. [Citée page(s) 80]
- Gentilucci, M., Chieffi, S., Deprati, E., Saetti, M. C., and Toni, I. (1996). Visual illusion and action. *Neuropsychologia*, 34(5):369–376. [Citée page(s) 18]
- Gevins, A., Leong, H., Smith, M. E., Le, J., and Du, R. (1995). Mapping cognitive brain function with modern high-resolution electroencephalography. *Trends Neurosci.*, 18(10):429–436. [Citée page(s) 135]
- Gibbs, F., Davis, H., and Lennox, W. (1935). The electro-encephalogram in epilepsy and in conditions of impaired consciousness. *Arch Neurology and Psychiatry*, 34:1133–1148. [Citée page(s) 120]
- Giotakos, O. (2002). Crossed hand-eye dominance in male psychiatric patients. *Percept Mot Skills*, 95(3 Pt 1):728–732. [Citée page(s) 241]

- Gitelman, D. R., Alpert, N. M., Kosslyn, S., Daffner, K., Scinto, L., Thompson, W., and Mesulam, M. M. (1996). Functional imaging of human right hemispheric activation for exploratory movements. *Ann. Neurol.*, 39(2):174–179. [Citée page(s) 55]
- Gnadt, J. W. and Andersen, R. A. (1988). Memory related motor planning activity in posterior parietal cortex of macaque. *Exp Brain Res*, 70(1):216–220. [Citée page(s) 56]
- Gnadt, J. W. and Beyer, J. (1998). Eye movements in depth: What does the monkey’s parietal cortex tell the superior colliculus? *Neuroreport*, 9(2):233–238. [Citée page(s) 31]
- Godijn, R. and Theeuwes, J. (2002). Programming of endogenous and exogenous saccades: evidence for a competitive integration model. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 28(5):1039–1054. [Citée page(s) 53]
- Godijn, R. and Theeuwes, J. (2004). The relationship between inhibition of return and saccade trajectory deviations. *J Exp Psychol Hum Percept Perform.*, 30(3):538–554. [Citée page(s) 201]
- Goldberg, M. E. and Segraves, M. A. (1987). Visuospatial and motor attention in the monkey. *Neuropsychologia*, 25(1A):107–118. [Citée page(s) 56]
- Goldberg, M. E. and Wurtz, R. H. (1972). Activity of superior colliculus in behaving monkey. I. Visual receptive fields of single neurons. *J. Neurophysiol.*, 35(4):542–559. [Citée page(s) 26]
- Gomez Gonzalez, C. M., Clark, V. P., Fan, S., Luck, S. J., and Hillyard, S. A. (1994). Sources of attention-sensitive visual event-related potentials. *Brain Topogr*, 7(1):41–51. [Citée page(s) 132]
- Goodale, M. (1990). *Brain asymmetries in the control of reaching*. In Goodale M.A. (Ed), *Vision and Action: The Control of Grasping* (pp. 14-32). Norwood, NJ: Intellect Books. [Citée page(s) 90]
- Goodale, M. A. (1998). Visuomotor control: where does vision end and action begin? *Curr. Biol.*, 8(14):R489–491. [Citée page(s) 20]
- Goodale, M. A. (2008). Action without perception in human vision. *Cogn Neuropsychol*, 25(7-8):891–919. [Citée page(s) 18]
- Goodale, M. A., Króliczak, G., and Westwood, D. A. (2005). Dual routes to action: contributions of the dorsal and ventral streams to adaptive behavior. *Prog. Brain Res.*, 149:269–283. [Citée page(s) 18]
- Goodale, M. A. and Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci.*, 15(1):20–25. [Citée page(s) 18]
- Gottlieb, J. P., Kusunoki, M., and Goldberg, M. E. (1998). The representation of visual salience in monkey parietal cortex. *Nature*, 391(6666):481–484. [Citée page(s) 31]
- Gove, A., Grossberg, S., and Mingolla, E. (1995). Brightness perception, illusory contours, and corticogeniculate feedback. *Vis. Neurosci.*, 12(6):1027–1052. [Citée page(s) 25]
- Graham, J. (1982). Some topographical connections of the striate cortex with subcortical structures in *Macaca fascicularis*. *Exp Brain Res*, 47(1):1–14. [Citée page(s) 43]
- Gramfort, A., Papadopoulos, T., Olivi, E., and Clerc, M. (2010). OpenMEEG: open source software for quasistatic bioelectromagnetics. *Biomed Eng Online*, 9:45. [Citée page(s) 139]

- Gratton, G., Coles, M. G., and Donchin, E. (1983). A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 55(4):468–484. [Citée page(s) [126](#)]
- Groh, J. M. and Sparks, D. L. (1996). Saccades to somatosensory targets. I. behavioral characteristics. *J. Neurophysiol.*, 75(1):412–427. [Citée page(s) [42](#)]
- Grouios, G. (2004). Motoric dominance and sporting excellence: training versus heredity. *Percept Mot Skills*, 98(1):53–66. [Citée page(s) [315](#)]
- Grouios, G., Tsorbatzoudis, H., Alexandris, K., and Barkoukis, V. (2000). Do left-handed competitors have an innate superiority in sports? *Percept Mot Skills*, 90(3 Pt 2):1273–1282. [Citée page(s) [315](#)]
- Guillaume, A. and Pélisson, D. (2001). Gaze shifts evoked by electrical stimulation of the superior colliculus in the head-unrestrained cat. I. Effect of the locus and of the parameters of stimulation. *Eur. J. Neurosci.*, 14(8):1331–1344. [Citée page(s) [42](#)]
- Gur, M. and Snodderly, D. M. (1997). Visual receptive fields of neurons in primary visual cortex (V1) move in space with the eye movements of fixation. *Vision Res.*, 37(3):257–265. [Citée page(s) [45](#), [185](#)]
- Guérit, J. M. (1991). *Les potentiels évoqués*. Masson, Paris. [Citée page(s) [127](#)]
- Habib, M., Gayraud, D., Oliva, A., Regis, J., Salamon, G., and Khalil, R. (1991). Effects of handedness and sex on the morphology of the corpus callosum: a study with brain magnetic resonance imaging. *Brain Cogn*, 16(1):41–61. [Citée page(s) [83](#), [239](#)]
- Hagler, D. J., Riecke, L., and Sereno, M. I. (2007). Parietal and superior frontal visuospatial maps activated by pointing and saccades. *Neuroimage*, 35(4):1562–1577. [Citée page(s) [32](#)]
- Han, Y., Seideman, M., and Lennerstrand, G. (1995). Dynamics of accommodative vergence movements controlled by the dominant and non-dominant eye. *Acta Ophthalmol Scand*, 73(4):319–324. [Citée page(s) [102](#)]
- Handa, T., Mukuno, K., Uozato, H., Niida, T., Shoji, N., and Shimizu, K. (2004). Effects of dominant and nondominant eyes in binocular rivalry. *Optom Vis Sci*, 81(5):377–383. [Citée page(s) [88](#), [313](#)]
- Hanes, D. P. and Wurtz, R. H. (2001). Interaction of the frontal eye field and superior colliculus for saccade generation. *J. Neurophysiol.*, 85(2):804–815. [Citée page(s) [38](#)]
- Hasbroucq, T., Kornblum, S., and Osman, A. (1988). A new look at reaction time estimates of interhemispheric transfer transmission time. *Current Psychology of Cognition*, 8:207–221. [Citée page(s) [67](#), [115](#), [290](#), [300](#)]
- Hausmann, M., Hamm, J. P., Waldie, K. E., and Kirk, I. J. (2013). Sex hormonal modulation of interhemispheric transfer time. *Neuropsychologia*, 51(9):1734–1741. [Citée page(s) [216](#), [221](#)]
- Haynes, J.-D., Deichmann, R., and Rees, G. (2005). Eye-specific effects of binocular rivalry in the human lateral geniculate nucleus. *Nature*, 438(7067):496–499. [Citée page(s) [14](#), [15](#), [17](#), [18](#)]
- Hécaen, H., De Agostini, M., and Monzon-Montes, A. (1981). Cerebral organization in left-handers. *Brain Lang*, 12(2):261–284. [Citée page(s) [74](#), [83](#), [312](#)]



- He, B. J., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Epstein, A., Shulman, G. L., and Corbetta, M. (2007). Breakdown of functional connectivity in frontoparietal networks underlies behavioral deficits in spatial neglect. *Neuron*, 53(6):905–918. [Citée page(s) 85]
- Heilman, K. M., Bowers, D., Coslett, H. B., Whelan, H., and Watson, R. T. (1985). Directional hypokinesia: prolonged reaction times for leftward movements in patients with right hemisphere lesions and neglect. *Neurology*, 35(6):855–859. [Citée page(s) 56]
- Heilman, K. M. and Van Den Abell, T. (1980). Right hemisphere dominance for attention: the mechanism underlying hemispheric asymmetries of inattention (neglect). *Neurology*, 30(3):327–330. [Citée page(s) 56, 115, 300]
- Hellige, J. B., Bloch, M. I., Cowin, E. L., Eng, T. L., Eviatar, Z., and Sergent, V. (1994). Individual variation in hemispheric asymmetry: multitask study of effects related to handedness and sex. *J Exp Psychol Gen*, 123(3):235–256. [Citée page(s) 74, 83, 312]
- Helmholtz, H. (1853). Ueber einige gesetze der vertheilung elektrischer ströme in körperlichen leitern, mit anwendung auf die thierisch elektrischen versuche. *Ann Phys Chem*, 89:211–233. [Citée page(s) 139]
- Helms, M. C., Ozen, G., and Hall, W. C. (2004). Organization of the intermediate gray layer of the superior colliculus. I. Intrinsic vertical connections. *J. Neurophysiol.*, 91(4):1706–1715. [Citée page(s) 43]
- Henriques, D. Y., Klier, E. M., Smith, M. A., Lowy, D., and Crawford, J. D. (1998). Gaze-centered remapping of remembered visual space in an open-loop pointing task. *J. Neurosci.*, 18(4):1583–1594. [Citée page(s) 294]
- Herron, J., Galin, D., Johnstone, J., and Ornstein, R. E. (1979). Cerebral specialization, writing posture, and motor control of writing in left-handers. *Science*, 205(4412):1285–1289. [Citée page(s) 75]
- Hervé, P.-Y., Zago, L., Petit, L., Mazoyer, B., and Tzourio-Mazoyer, N. (2013). Revisiting human hemispheric specialization with neuroimaging. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)*, 17(2):69–80. [Citée page(s) 89]
- Hilgetag, C. C., Kötter, R., and Young, M. P. (1999). Inter-hemispheric competition of subcortical structures is a crucial mechanism in paradoxical lesion effects and spatial neglect. *Prog. Brain Res.*, 121:121–141. [Citée page(s) 85]
- Hilgetag, C. C., Théoret, H., and Pascual-Leone, A. (2001). Enhanced visual spatial attention ipsilateral to rTMS-induced 'virtual lesions' of human parietal cortex. *Nat. Neurosci.*, 4(9):953–957. [Citée page(s) 56, 85]
- Hines, M., Chiu, L., McAdams, L. A., Bentler, P. M., and Lipcamon, J. (1992). Cognition and the corpus callosum: verbal fluency, visuospatial ability, and language lateralization related to midsagittal surface areas of callosal subregions. *Behav. Neurosci.*, 106(1):3–14. [Citée page(s) 83, 239]
- Hjorth, B. (1975). An on-line transformation of EEG scalp potentials into orthogonal source derivations. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 39(5):526–530. [Citée page(s) 135]
- Hochberg, Y. (1988). A sharper Bonferroni procedure for multiple tests of significance. *Biometrika*, 75(4):800–802. [Citée page(s) 149, 193, 280]

- Hofer, S. and Frahm, J. (2006). Topography of the human corpus callosum revisited—comprehensive fiber tractography using diffusion tensor magnetic resonance imaging. *Neuroimage*, 32(3):989–994. [Citée page(s) [58](#), [59](#), [60](#), [61](#), [74](#), [76](#), [81](#), [238](#)]
- Hoffmann, S. and Falkenstein, M. (2008). The correction of eye blink artefacts in the EEG: a comparison of two prominent methods. *PLoS ONE*, 3(8):e3004. [Citée page(s) [126](#), [220](#)]
- Holmes, G. (1918). Disturbances of vision by cerebral lesions. *Br J Ophthalmol*, 2(7):353–384. [Citée page(s) [16](#)]
- Holmes, G. (1945). The representation of the visual field in human striate cortex. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 132:348–361. [Citée page(s) [16](#)]
- Homan, R. W., Herman, J., and Purdy, P. (1987). Cerebral location of international 10-20 system electrode placement. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 66(4):376–382. [Citée page(s) [131](#)]
- Honda, H. (2002). Idiosyncratic left-right asymmetries of saccadic latencies: examination in a gap paradigm. *Vision Res.*, 42(11):1437–1445. *Citée Article I*. [Citée page(s) ]
- Hoptman, M., Davidson, R., Gudmundsson, A., Schreiber, R., and Ershler, W. (1996). Age differences in visual evoked potential estimates of interhemispheric transfer. *Neuropsychologia*, 10:263–271. [Citée page(s) [73](#)]
- Horowitz, A., Barazany, D., Tavor, I., Bernstein, M., Yovel, G., and Assaf, Y. (2014). In vivo correlation between axon diameter and conduction velocity in the human brain. *Brain Struct Funct*. [Citée page(s) [79](#), [115](#), [221](#), [235](#), [239](#), [299](#), [300](#), [301](#)]
- Hsu, J. (1996). *Abuses and misconceptions in multiple comparisons. In Multiple comparisons: Theory and methods*. New York, USA: Chapman and Hall. [Citée page(s) [226](#)]
- Hubel, D. H. (1959). Single unit activity in striate cortex of unrestrained cats. *J. Physiol. (Lond.)*, 147:226–238. [Citée page(s) [17](#)]
- Hubel, D. H., LeVay, S., and Wiesel, T. N. (1975). Mode of termination of retinotectal fibers in macaque monkey: an autoradiographic study. *Brain Res.*, 96(1):25–40. [Citée page(s) [43](#)]
- Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat’s visual cortex. *J. Physiol. (Lond.)*, 160:106–154. [Citée page(s) [17](#)]
- Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. (1965). Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat. *J. Neurophysiol.*, 28:229–289. [Citée page(s) [21](#)]
- Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J. Physiol. (Lond.)*, 195(1):215–243. [Citée page(s) [17](#)]
- Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. (1972). Laminar and columnar distribution of geniculo-cortical fibers in the macaque monkey. *J. Comp. Neurol.*, 146(4):421–450. [Citée page(s) [16](#)]
- Huerta, M. F. and Kaas, J. H. (1990). Supplementary eye field as defined by intracortical microstimulation: connections in macaques. *J. Comp. Neurol.*, 293(2):299–330. [Citée page(s) [43](#)]
- Hughes, H. C., Reuter-Lorenz, P. A., Fendrich, R., and Gazzaniga, M. S. (1992). Bidirectional control of saccadic eye movements by the disconnected cerebral hemispheres. *Exp Brain Res*, 91(2):335–339. [Citée page(s) [90](#)]

- Hyde, J. E. (1959). Some characteristics of voluntary human ocular movements in the horizontal plane. *Am. J. Ophthalmol.*, 48(1, Part 1):85–94. [Citée page(s) 102]
- Iacoboni, M. and Zaidel, E. (1995). Channels of the corpus callosum. Evidence from simple reaction times to lateralized flashes in the normal and the split brain. *Brain*, 118 ( Pt 3):779–788. [Citée page(s) 62, 214]
- Iacoboni, M. and Zaidel, E. (2000). Crossed-uncrossed difference in simple reaction times to lateralized flashes: between- and within-subjects variability. *Neuropsychologia*, 38(5):535–541. [Citée page(s) 67, 115, 290, 300]
- Iacoboni, M. and Zaidel, E. (2004). Interhemispheric visuo-motor integration in humans: the role of the superior parietal cortex. *Neuropsychologia*, 42(4):419–425. [Citée page(s) 74]
- Innocenti, G. (1986). *General organization of callosal connections in the cerebral cortex*. In Cerebral Cortex. E. G. Jones and A. Peters, eds. (Vol. 5; pp. 291-353). New York: Plenum. [Citée page(s) 84]
- Innocenti, G. M. (1994). Some new trends in the study of the corpus callosum. *Behav. Brain Res.*, 64(1-2):1–8. [Citée page(s) 84]
- Inouye, T. (1909). *Die Sehstörungen bei Schussverletzungen der kortikalen Sehphäre nach Beobachtungen an Verwundeten der letzten japanischen Kriege*. Leipzig: W Engelmann. [Citée page(s) 16]
- Ipata, A., Girelli, M., Miniussi, C., and Marzi, C. A. (1997). Interhemispheric transfer of visual information in humans: the role of different callosal channels. *Arch Ital Biol*, 135(2):169–182. [Citée page(s) 71, 72, 73, 131, 133, 216, 221, 236, 290, 298, 299]
- Ipata, A. E., Gee, A. L., Goldberg, M. E., and Bisley, J. W. (2006). Activity in the lateral intraparietal area predicts the goal and latency of saccades in a free-viewing visual search task. *J. Neurosci.*, 26(14):3656–3661. [Citée page(s) 45, 185]
- Isa, T. (2002). Intrinsic processing in the mammalian superior colliculus. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 12(6):668–677. [Citée page(s) 43, 44]
- Isa, T., Endo, T., and Saito, Y. (1998). The visuo-motor pathway in the local circuit of the rat superior colliculus. *J. Neurosci.*, 18(20):8496–8504. [Citée page(s) 43]
- Isa, T. and Saito, Y. (2001). The direct visuo-motor pathway in mammalian superior colliculus; novel perspective on the interlaminar connection. *Neurosci. Res.*, 41(2):107–113. [Citée page(s) 43]
- Ito, M., Shimizu, K., Amano, R., and Handa, T. (2009). Assessment of visual performance in pseudophakic monovision. *J Cataract Refract Surg*, 35:710–714. *Citée Article IV*. [Citée page(s) ]
- Ito, M., Shimizu, K., Iida, Y., and Amano, R. (2012). Five-year clinical study of patients with pseudophakic monovision. *J Cataract Refract Surg*, 38(8):1440–1445. [Citée page(s) 313]
- Itti, L. and Koch, C. (2000). A saliency-based search mechanism for overt and covert shifts of visual attention. *Vision Res.*, 40(10-12):1489–1506. [Citée page(s) 45, 47]
- Iwabuchi, S. J. and Kirk, I. J. (2009). Atypical interhemispheric communication in left-handed individuals. *Neuroreport*, 20(2):166–169. [Citée page(s) 67, 75, 76, 214, 216, 235, 237, 298]



- Jain, S., Arora, I., and Azar, D. T. (1996). Success of monovision in presbyopes: review of the literature and potential applications to refractive surgery. *Surv Ophthalmol*, 40(6):491–499. [Citée page(s) [313](#)]
- Jasper, H. (1958). Report of the committee on methods of clinical examination in electroencephalography. *Electroenceph Clin Neurophysiol*, 10:370–375. [Citée page(s) [125](#)]
- Jasper, H. and Carmichael, L. (1935). Electrical potentials from the intact human brain. *Science*, 81:51–53. [Citée page(s) [120](#)]
- Jay, M. F. and Sparks, D. L. (1987). Sensorimotor integration in the primate superior colliculus. II. Coordinates of auditory signals. *J. Neurophysiol.*, 57(1):35–55. [Citée page(s) [42](#)]
- Jensen, A. (2006). *Clocking the mind: mental chronometry and individual differences*. In The measurement of chronometric variables. Oxford, UK: Elsevier. [Citée page(s) [177](#), [257](#)]
- Jerde, T. A., Merriam, E. P., Riggall, A. C., Hedges, J. H., and Curtis, C. E. (2012). Prioritized maps of space in human frontoparietal cortex. *J. Neurosci.*, 32(48):17382–17390. [Citée page(s) [21](#), [317](#)]
- Jewell, G. and McCourt, M. E. (2000). Pseudoneglect a review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. *Neuropsychologia*, 38(1):93–110. [Citée page(s) [55](#), [114](#), [276](#), [281](#), [295](#)]
- Jóhannesson, O. I., Asgeirsson, A. G., and Kristjánsson, A. (2012). Saccade performance in the nasal and temporal hemifields. *Exp Brain Res*, 219(1):107–120. *Citée Article I*. [Citée page(s) ]
- Jäncke, L., Staiger, J. F., Schlaug, G., Huang, Y., and Steinmetz, H. (1997). The relationship between corpus callosum size and forebrain volume. *Cereb. Cortex*, 7(1):48–56. [Citée page(s) [83](#), [239](#)]
- Johnson, P. B., Ferraina, S., Bianchi, L., and Caminiti, R. (1996). Cortical networks for visual reaching: physiological and anatomical organization of frontal and parietal lobe arm regions. *Cereb. Cortex*, 6(2):102–119. [Citée page(s) [31](#)]
- Johnston, J. M., Vaishnavi, S. N., Smyth, M. D., Zhang, D., He, B. J., Zempel, J. M., Shimony, J. S., Snyder, A. Z., and Raichle, M. E. (2008). Loss of resting interhemispheric functional connectivity after complete section of the corpus callosum. *J. Neurosci.*, 28(25):6453–6458. [Citée page(s) [238](#)]
- Jones, E. G. and Powell, T. P. (1970). An anatomical study of converging sensory pathways within the cerebral cortex of the monkey. *Brain*, 93(4):793–820. [Citée page(s) [31](#)]
- Jonikaitis, D. and Belopolsky, A. (2014). Target-distractor competition in the oculomotor system is spatiotopic. *J Neurosci*, 34(19):6687–6691. [Citée page(s) [292](#)]
- Josse, G., Seghier, M. L., Kherif, F., and Price, C. J. (2008). Explaining function with anatomy: language lateralization and corpus callosum size. *J. Neurosci.*, 28(52):14132–14139. [Citée page(s) [83](#), [239](#)]
- Jouffrais, C. and Boussaoud, D. (1999). Neuronal activity related to eye-hand coordination in the primate premotor cortex. *Exp Brain Res*, 128(1-2):205–209. [Citée page(s) [308](#)]
- Jáskowski, P., Skalska, B., and Verleger, R. (2003). How the self controls its "automatic pilot" when processing subliminal information. *J Cogn Neurosci*, 15(6):911–920. [Citée page(s) [19](#)]

- Jung, T., Makeig, S., McKeown, M., Bell, A., Lee, T., and Sejnowski, T. (2001). Imaging brain dynamics using independent component analysis. *Proc IEEE*, 89(7):1107–1122. [Citée page(s) [126](#), [220](#)]
- Kakei, S., Hoffman, D. S., and Strick, P. L. (2003). Sensorimotor transformations in cortical motor areas. *Neurosci. Res.*, 46(1):1–10. [Citée page(s) [30](#)]
- Kalaska, J. F., Scott, S. H., Cisek, P., and Sergio, L. E. (1997). Cortical control of reaching movements. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 7(6):849–859. [Citée page(s) [31](#)]
- Kastner, S. and Ungerleider, L. G. (2000). Mechanisms of visual attention in the human cortex. *Annu. Rev. Neurosci.*, 23:315–341. [Citée page(s) [55](#)]
- Keller, E. L. and Heinen, S. J. (1991). Generation of smooth-pursuit eye movements: neuronal mechanisms and pathways. *Neurosci. Res.*, 11(2):79–107. [Citée page(s) [41](#)]
- Kertesz, A., Polk, M., Howell, J., and Black, S. E. (1987). Cerebral dominance, sex, and callosal size in MRI. *Neurology*, 37(8):1385–1388. [Citée page(s) [83](#), [239](#)]
- Keselman, H., Cribbie, R., and Holland, B. (1999). The pairwise multiple comparison multiplicity problem: An alternative approach to familywise and comparisonwise type I error control. *Psychological Methods*, 4:58–69. [Citée page(s) [149](#)]
- Keselman, H. J., Algina, J., Lix, L. M., Wilcox, R. R., and Deering, K. N. (2008). A generally robust approach for testing hypotheses and setting confidence intervals for effect sizes. *Psychol Methods*, 13(2):110–129. [Citée page(s) [150](#), [193](#), [222](#)]
- Khan, A. Z. and Crawford, J. D. (2001). Ocular dominance reverses as a function of horizontal gaze angle. *Vision Res.*, 41(14):1743–1748. [Citée page(s) [97](#), [98](#), [304](#), [305](#), [306](#), [308](#), [313](#)]
- Kim, Y. H., Gitelman, D. R., Nobre, A. C., Parrish, T. B., LaBar, K. S., and Mesulam, M. M. (1999). The large-scale neural network for spatial attention displays multifunctional overlap but differential asymmetry. *Neuroimage*, 9(3):269–277. [Citée page(s) [55](#)]
- Kitayama, S., Fujikake, H., Kokubu, M., and Higuchi, T. (2015). The relationship between spatial cognition and walking trajectory for passing through a doorway: evident in individuals with dominant right eye? *Exp Brain Res*, 233(3):797–807. [Citée page(s) [105](#)]
- Künzle, H. and Akert, K. (1977). Efferent connections of cortical, area 8 (frontal eye field) in *Macaca fascicularis*. A reinvestigation using the autoradiographic technique. *J. Comp. Neurol.*, 173(1):147–164. [Citée page(s) [43](#)]
- Künzle, H., Akert, K., and Wurtz, R. H. (1976). Projection of area 8 (frontal eye field) to superior colliculus in the monkey. An autoradiographic study. *Brain Res.*, 117(3):487–492. [Citée page(s) [43](#)]
- Koch, C. and Ullman, S. (1985). Shifts in selective visual attention: towards the underlying neural circuitry. *Hum Neurobiol*, 4(4):219–227. [Citée page(s) [45](#)]
- Koch, G., Cercignani, M., Bonni, S., Giacobbe, V., Bucchi, G., Versace, V., Caltagirone, C., and Bozzali, M. (2011). Asymmetry of parietal interhemispheric connections in humans. *J. Neurosci.*, 31(24):8967–8975. [Citée page(s) [81](#), [85](#)]
- Koessler, L., Maillard, L., Benhadid, A., Vignal, J. P., Felblinger, J., Vespignani, H., and Braun, M. (2009). Automated cortical projection of EEG sensors: anatomical correlation via the international 10-10 system. *Neuroimage*, 46(1):64–72. [Citée page(s) [221](#)]

- Konen, C. S., Kleiser, R., Bremmer, F., and Seitz, R. J. (2007). Different cortical activations during visuospatial attention and the intention to perform a saccade. *Exp Brain Res*, 182(3):333–341. [Citée page(s) 55]
- Kozobolis, V., Konstantinidis, A., and Labiris, G. (2013). Recognizing a Glaucomatous Optic Disc. In Rumelt, S., editor, *Glaucoma - Basic and Clinical Aspects*. InTech. [Citée page(s) 95]
- Kravitz, D., Saleem, K., Baker, C., and Mishkin, M. (2011). A new neural framework for visuospatial processing. *Nat Rev Neurosci*, 12(4):217–230. [Citée page(s) 23]
- Kristjánsson, A., Vandenberghe, M. W. G., and Driver, J. (2004). When pros become cons for anti- versus prosaccades: factors with opposite or common effects on different saccade types. *Exp Brain Res*, 155(2):231–244. *Citée Article I*. [Citée page(s) ]
- Króliczak, G., Heard, P., Goodale, M. A., and Gregory, R. L. (2006). Dissociation of perception and action unmasked by the hollow-face illusion. *Brain Res.*, 1080(1):9–16. [Citée page(s) 18]
- Krynicky, V. E. and Nahas, A. D. (1979). Differing lateralized perceptual-motor patterns in schizophrenic and non-psychotic children. *Percept Mot Skills*, 49(2):603–610. [Citée page(s) 241]
- Kuffler, S. W. (1953). Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *J. Neurophysiol.*, 16(1):37–68. [Citée page(s) 10]
- Kusunoki, M., Gottlieb, J., and Goldberg, M. E. (2000). The lateral intraparietal area as a salience map: the representation of abrupt onset, stimulus motion, and task relevance. *Vision Res.*, 40(10-12):1459–1468. [Citée page(s) 56]
- Kybic, J., Clerc, M., Abboud, T., Faugeras, O., Keriven, R., and Papadopoulos, T. (2005). A common formalism for the integral formulations of the forward EEG problem. *IEEE Trans Med Imaging*, 24(1):12–28. [Citée page(s) 139]
- Laidlaw, K. E. W. and Kingstone, A. (2010). The time course of vertical, horizontal and oblique saccade trajectories: Evidence for greater distractor interference during vertical saccades. *Vision Res.*, 50(9):829–837. [Citée page(s) 46, 185, 203]
- Lamme, V. A. and Roelfsema, P. R. (2000). The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends Neurosci.*, 23(11):571–579. [Citée page(s) 25]
- Larsen, J., Høien, T., and Ödegaard, H. (1992). Magnetic resonance imaging of the corpus callosum in developmental dyslexia. *Cogn Neuropsychol*, 9:123–134. [Citée page(s) 59]
- Larson, E. B. and Brown, W. S. (1997). Bilateral field interactions, hemispheric specialization and evoked potential interhemispheric transmission time. *Neuropsychologia*, 35(5):573–581. [Citée page(s) 70, 132]
- Lassonde, M., Sauerwein, H., McCabe, N., Laurencelle, L., and Geoffroy, G. (1988). Extent and limits of cerebral adjustment to early section or congenital absence of the corpus callosum. *Behav. Brain Res.*, 30(2):165–181. [Citée page(s) 62, 214]
- Law, S. K., Rohrbaugh, J. W., Adams, C. M., and Eckardt, M. J. (1993). Improving spatial and temporal resolution in evoked EEG responses using surface Laplacians. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 88(4):309–322. [Citée page(s) 135, 216, 220]

- Lawrence, B. M. and Snyder, L. H. (2006). Comparison of effector-specific signals in frontal and parietal cortices. *J. Neurophysiol.*, 96(3):1393–1400. [Citée page(s) [32](#)]
- Le Bihan, D., Mangin, J. F., Poupon, C., Clark, C. A., Pappata, S., Molko, N., and Chabriat, H. (2001). Diffusion tensor imaging: concepts and applications. *J Magn Reson Imaging*, 13(4):534–546. [Citée page(s) [59](#), [77](#)]
- Ledlow, A., Swanson, J. M., and Kinsbourne, M. (1978). Differences in reaction times and average evoked potentials as a function of direct and indirect neural pathways. *Ann. Neurol.*, 3(6):525–530. [Citée page(s) [66](#), [130](#)]
- Lee, S.-H., Blake, R., and Heeger, D. J. (2005). Traveling waves of activity in primary visual cortex during binocular rivalry. *Nat. Neurosci.*, 8(1):22–23. [Citée page(s) [17](#)]
- Lee, T. W., Girolami, M., and Sejnowski, T. J. (1999). Independent component analysis using an extended infomax algorithm for mixed subgaussian and supergaussian sources. *Neural Comput*, 11(2):417–441. [Citée page(s) [127](#)]
- Lehmann, D. (1987). *Principles of spatial analysis*. In: Handbook of Electroencephalography and Clinical Neurophysiology: Methods of Analysis of Brain Electrical and Magnetic Signals (Vol. 1; pp. 309-354). Gevins, A.S. and Rémond, A. (Eds.). Amsterdam: Elsevier. [Citée page(s) [126](#), [134](#)]
- Levy, I., Schluppeck, D., Heeger, D. J., and Glimcher, P. W. (2007). Specificity of human cortical areas for reaches and saccades. *J. Neurosci.*, 27(17):4687–4696. [Citée page(s) [32](#), [33](#), [34](#)]
- Levy, J. and Reid, M. (1976). Variations in writing posture and cerebral organization. *Science*, 194(4262):337–339. [Citée page(s) [75](#)]
- Levy, J. and Reid, M. (1978). Variations in cerebral organization as a function of handedness, hand posture in writing, and sex. *J Exp Psychol Gen*, 107(2):119–144. [Citée page(s) [75](#)]
- Levy, J. and Wagner, N. (1984). Handwriting posture, visuomotor integration, and lateralized reaction-time parameters. *Hum Neurobiol*, 3(3):157–161. [Citée page(s) [74](#)]
- Li, J., Lam, C., Yu, M., Hess, R., Chan, L., and Maehara, G. (2010). Quantifying sensory eye dominance in the normal visual system: a new technique and insights into variation across traditional tests. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 51:6875–6881. *Citée Article IV*. [Citée page(s) ]
- Lines, C. R., Rugg, M. D., and Milner, A. D. (1984). The effect of stimulus intensity on visual evoked potential estimates of interhemispheric transmission time. *Exp Brain Res*, 57(1):89–98. [Citée page(s) [64](#), [73](#), [216](#), [236](#), [290](#)]
- Lock, T. M., Baizer, J. S., and Bender, D. B. (2003). Distribution of corticotectal cells in macaque. *Exp Brain Res*, 151(4):455–470. [Citée page(s) [43](#)]
- Lopes-Ferreira, D., Neves, H., Queiros, A., Faria-Ribeiro, M., Peixoto-de Matos, S. C., and González-Méijome, J. M. (2013). Ocular dominance and visual function testing. *Biomed Res Int*, 2013:238943. [Citée page(s) [88](#)]
- Luck, S. (2014). *An Introduction to the Event-Related Potential Technique*. Second Edition. Cambridge, MA: MIT Press. [Citée page(s) [122](#)]
- Luck, S., Woodman, G., and Vogel, E. (2000). Event-related potential studies of attention. *Trends Cogn Sci*, 4(11). [Citée page(s) [134](#)]

- Luck, S. J. (2005). *An Introduction to the Event-Related Potential Technique*. MIT Press, Cambridge, Mass. [Citée page(s) [291](#)]
- Luders, E., Rex, D. E., Narr, K. L., Woods, R. P., Jancke, L., Thompson, P. M., Mazziotta, J. C., and Toga, A. W. (2003). Relationships between sulcal asymmetries and corpus callosum size: gender and handedness effects. *Cereb. Cortex*, 13(10):1084–1093. [Citée page(s) [83](#), [239](#)]
- Ludwig, C. J. H. and Gilchrist, I. D. (2002). Measuring saccade curvature: a curve-fitting approach. *Behav Res Methods Instrum Comput*, 34(4):618–624. [Citée page(s) [119](#), [191](#)]
- Ludwig, C. J. H. and Gilchrist, I. D. (2003). Target similarity affects saccade curvature away from irrelevant onsets. *Exp Brain Res*, 152(1):60–69. [Citée page(s) [50](#), [187](#)]
- Luh, K. E. (1995). Line bisection and perceptual asymmetries in normal individuals: What you see is not what you get. *Neuropsychology*, 9(4):435–448. [Citée page(s) [282](#)]
- Luppino, G., Murata, A., Govoni, P., and Matelli, M. (1999). Largely segregated parietofrontal connections linking rostral intraparietal cortex (areas AIP and VIP) and the ventral premotor cortex (areas F5 and F4). *Exp Brain Res*, 128(1-2):181–187. [Citée page(s) [31](#)]
- Lynch, J. C., Graybiel, A. M., and Lobeck, L. J. (1985). The differential projection of two cytoarchitectonic subregions of the inferior parietal lobule of macaque upon the deep layers of the superior colliculus. *J. Comp. Neurol.*, 235(2):241–254. [Citée page(s) [43](#)]
- MacKay, D. M. (1983). On-line source-density computation with a minimum of electrodes. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 56(6):696–698. [Citée page(s) [135](#)]
- Macknik, S. and Martinez-Conde, S. (2009). *The role of feedback in visual attention and awareness*. In *The cognitive neurosciences*(4th; pp. 1165-1175.). Cambridge, MA, US: Massachusetts Institute of Technology. [Citée page(s) [25](#)]
- Madden, D. J., Whiting, W. L., Huettel, S. A., White, L. E., MacFall, J. R., and Provenzale, J. M. (2004). Diffusion tensor imaging of adult age differences in cerebral white matter: relation to response time. *Neuroimage*, 21(3):1174–1181. [Citée page(s) [79](#)]
- Makeig, S., Bell, A., Jung, T., and Sejnowski, T. (1996). *Independent component analysis of electroencephalographic data*. In: Touretzky D, Mozer M, Hasselmo M, editors. *Adv Neural Inf Process Syst* (pp. 145-151). [Citée page(s) [126](#), [220](#)]
- Manahilov, V., Riemslog, F. C., and Spekreijse, H. (1992). The laplacian analysis of the pattern onset response in man. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 82(3):220–224. [Citée page(s) [236](#)]
- Mangun, G. R. (1995). Neural mechanisms of visual selective attention. *Psychophysiology*, 32(1):4–18. [Citée page(s) [132](#)]
- Manly, B. (1997). *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*. In Chapman and Hall (eds.). 2nd edition. London: England. *Citée Article I*. [Citée page(s) ]
- Manning, L., Halligan, P. W., and Marshall, J. C. (1990). Individual variation in line bisection: a study of normal subjects with application to the interpretation of visual neglect. *Neuropsychologia*, 28(7):647–655. [Citée page(s) [276](#)]
- Mapp, A. P., Ono, H., and Barbeito, R. (2003). What does the dominant eye dominate? A brief and somewhat contentious review. *Percept Psychophys*, 65(2):310–317. [Citée page(s) [86](#), [90](#), [110](#)]



- Marshall, T. R., O'Shea, J., Jensen, O., and Bergmann, T. O. (2015). Frontal eye fields control attentional modulation of alpha and gamma oscillations in contralateral occipitoparietal cortex. *J. Neurosci.*, 35(4):1638–1647. [Citée page(s) 56, 104, 296]
- Marzi, C. A. (2010). Asymmetry of interhemispheric communication. *WIREs Cogn Sci*, 1(3):433–438. [Citée page(s) 5, 63, 70, 84, 85, 210, 214, 216, 237, 240, 309]
- Marzi, C. A., Bisiacchi, P., and Nicoletti, R. (1991). Is interhemispheric transfer of visuomotor information asymmetric? Evidence from a meta-analysis. *Neuropsychologia*, 29(12):1163–1177. [Citée page(s) 38, 62, 63, 64, 65, 69, 73, 74, 77, 81, 112, 213, 214, 216, 236, 239, 290, 300, 309]
- Matelli, M. and Luppino, G. (2001). Parietofrontal circuits for action and space perception in the macaque monkey. *Neuroimage*, 14(1 Pt 2):S27–32. [Citée page(s) 31]
- Mattingley, J. B., Husain, M., Rorden, C., Kennard, C., and Driver, J. (1998). Motor role of human inferior parietal lobe revealed in unilateral neglect patients. *Nature*, 392(6672):179–182. [Citée page(s) 56]
- Mauguière, F. and Fischer, C. (2007). *Potentiels évoqués en neurologie: réponses normales*. EMC Neurol (pp. 1-38). Elsevier Masson SAS. [Citée page(s) 123]
- Mayfrank, L., Mobashery, M., Kimmig, H., and Fischer, B. (1986). The role of fixation and visual attention in the occurrence of express saccades in man. *Eur Arch Psychiatry Neurol Sci*, 235(5):269–275. [Citée page(s) 49, 189]
- McCourt, M. E. and Jewell, G. (1999). Visuospatial attention in line bisection: stimulus modulation of pseudoneglect. *Neuropsychologia*, 37(7):843–855. [Citée page(s) 282]
- McCourt, M. E. and Olafson, C. (1997). Cognitive and perceptual influences on visual line bisection: psychophysical and chronometric analyses of pseudoneglect. *Neuropsychologia*, 35(3):369–380. [Citée page(s) 276, 282]
- McCourt, M. E., Shpaner, M., Javitt, D. C., and Foxe, J. J. (2008). Hemispheric asymmetry and callosal integration of visuospatial attention in schizophrenia: a tachistoscopic line bisection study. *Schizophr. Res.*, 102(1-3):189–196. [Citée page(s) 302]
- McCulloch, W. and Garol, H. (1941). Cortical origin and distribution of corpus callosum and anterior commissure in the monkey (*macaca mulatta*). *J Neurophys*, 4:555–563. [Citée page(s) 66, 130]
- McDowell, J. E., Kissler, J. M., Berg, P., Dyckman, K. A., Gao, Y., Rockstroh, B., and Clementz, B. A. (2005). Electroencephalography/magnetoencephalography study of cortical activities preceding prosaccades and antisaccades. *Neuroreport*, 16(7):663–668. [Citée page(s) 15]
- McIlwain, J. (1986). Point images in the visual system: new interest in an old idea. *Trends Neurosci*, 9:354–358. [Citée page(s) 186]
- McIntosh, R. D., Mulroue, A., Blangero, A., Pisella, L., and Rossetti, Y. (2011). Correlated deficits of perception and action in optic ataxia. *Neuropsychologia*, 49(1):131–137. [Citée page(s) 23]
- McKeefry, D. J. and Zeki, S. (1997). The position and topography of the human colour centre as revealed by functional magnetic resonance imaging. *Brain*, 120 ( Pt 12):2229–2242. [Citée page(s) 23]

- McKeever, W. and Hoff, A. (1983). Further evidence of the absence of measurable interhemispheric transfer time in left-handers who employ an inverted handwriting posture. *Bull Psychon Soc*, 21(4):255–258. [Citée page(s) 74]
- McKeever, W. F. (2000). A new family handedness sample with findings consistent with X-linked transmission. *Br J Psychol*, 91 ( Pt 1):21–39. [Citée page(s) 92]
- McKeever, W. F. and Hoff, A. L. (1979). Evidence of a possible isolation of left hemisphere visual and motor areas in sinistrals employing an inverted handwriting posture. *Neuropsychologia*, 17(5):445–455. [Citée page(s) 74]
- McKeever, W. F. and VanDeventer, A. D. (1980). Inverted handwriting position, language laterality, and the Levy-Nagyaki genetic model of handedness and cerebral organization. *Neuropsychologia*, 18(1):99–102. [Citée page(s) 75]
- McManus, I. C., Porac, C., Bryden, M. P., and Boucher, R. (1999). Eye-dominance, writing hand, and throwing hand. *Laterality*, 4(2):173–192. [Citée page(s) 92, 93]
- McPeck, R. M. (2006). Incomplete suppression of distractor-related activity in the frontal eye field results in curved saccades. *J. Neurophysiol.*, 96(5):2699–2711. [Citée page(s) 48, 201, 203, 292]
- McPeck, R. M., Han, J. H., and Keller, E. L. (2003). Competition between saccade goals in the superior colliculus produces saccade curvature. *J. Neurophysiol.*, 89(5):2577–2590. [Citée page(s) 47, 48, 49, 185, 186, 201, 203, 292]
- McPeck, R. M. and Keller, E. L. (2001). Short-term priming, concurrent processing, and saccade curvature during a target selection task in the monkey. *Vision Res.*, 41(6):785–800. [Citée page(s) 46, 47, 185]
- McSorley, E., Cruickshank, A. G., and Inman, L. A. (2009). The development of the spatial extent of oculomotor inhibition. *Brain Res.*, 1298:92–98. [Citée page(s) 49, 50, 51, 185, 186, 187, 192, 196, 201]
- McSorley, E., Haggard, P., and Walker, R. (2004). Distractor modulation of saccade trajectories: spatial separation and symmetry effects. *Exp Brain Res*, 155(3):320–333. [Citée page(s) 47, 48, 52, 53, 54, 112, 119, 182, 185, 186, 191, 192, 202, 293]
- McSorley, E., Haggard, P., and Walker, R. (2006). Time course of oculomotor inhibition revealed by saccade trajectory modulation. *J. Neurophysiol.*, 96(3):1420–1424. [Citée page(s) 49, 50, 185, 186, 192, 196, 201]
- Medendorp, W. P., Goltz, H. C., Crawford, J. D., and Vilis, T. (2005). Integration of target and effector information in human posterior parietal cortex for the planning of action. *J. Neurophysiol.*, 93(2):954–962. [Citée page(s) 32, 294]
- Medendorp, W. P., Goltz, H. C., Vilis, T., and Crawford, J. D. (2003). Gaze-centered updating of visual space in human parietal cortex. *J. Neurosci.*, 23(15):6209–6214. [Citée page(s) 32, 294]
- Melhem, E. R., Mori, S., Mukundan, G., Kraut, M. A., Pomper, M. G., and van Zijl, P. C. M. (2002). Diffusion tensor MR imaging of the brain and white matter tractography. *AJR Am J Roentgenol*, 178(1):3–16. [Citée page(s) 59, 77]
- Mendola, J. D. and Conner, I. P. (2007). Eye dominance predicts fMRI signals in human retinotopic cortex. *Neurosci. Lett.*, 414(1):30–34. [Citée page(s) 95]

- Meredith, M. A. and Ramoa, A. S. (1998). Intrinsic circuitry of the superior colliculus: pharmacophysiological identification of horizontally oriented inhibitory interneurons. *J. Neurophysiol.*, 79(3):1597–1602. [Citée page(s) 48]
- Meredith, M. A. and Stein, B. E. (1983). Interactions among converging sensory inputs in the superior colliculus. *Science*, 221(4608):389–391. [Citée page(s) 42]
- Meredith, M. A. and Stein, B. E. (1985). Descending efferents from the superior colliculus relay integrated multisensory information. *Science*, 227(4687):657–659. [Citée page(s) 42]
- Merigan, W. H. and Katz, L. M. (1990). Spatial resolution across the macaque retina. *Vision Res.*, 30(7):985–991. [Citée page(s) 12]
- Mesulam, M. M. (1981). A cortical network for directed attention and unilateral neglect. *Ann. Neurol.*, 10(4):309–325. [Citée page(s) 55]
- Mesulam, M. M. (1990). Large-scale neurocognitive networks and distributed processing for attention, language, and memory. *Ann. Neurol.*, 28(5):597–613. [Citée page(s) 6, 55, 282, 295]
- Mesulam, M. M. (1999). Spatial attention and neglect: parietal, frontal and cingulate contributions to the mental representation and attentional targeting of salient extrapersonal events. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.*, 354(1387):1325–1346. [Citée page(s) 6, 55, 282, 295]
- Metropolis, N. and Ulam, S. (1949). The monte carlo method. *J Am Statist Assoc*, 44(247):335–341. [Citée page(s) 145]
- Mieschke, P. E., Elliott, D., Helsen, W. F., Carson, R. G., and Coull, J. A. (2001). Manual asymmetries in the preparation and control of goal-directed movements. *Brain Cogn*, 45(1):129–140. [Citée page(s) 102, 174, 312]
- Miles, W. (1930). Ocular dominance in human adults. *J Gen Psychol*, 3:412–430. [Citée page(s) 88, 176, 188, 217, 256, 277]
- Milner, A. and Goodale, M. (1995). *The Visual Brain in Action*. Oxford, UK: Oxford Univ. Press. [Citée page(s) 18]
- Milner, A. D. and Goodale, M. A. (2008). Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia*, 46(3):774–785. [Citée page(s) 18]
- Milner, A. D., Jeeves, M. A., Silver, P. H., Lines, C. R., and Wilson, J. (1985). Reaction times to lateralized visual stimuli in callosal agenesis: stimulus and response factors. *Neuropsychologia*, 23(3):323–331. [Citée page(s) 62, 214]
- Milner, A. D. and Lines, C. R. (1982). Interhemispheric pathways in simple reaction time to lateralized light flash. *Neuropsychologia*, 20(2):171–179. [Citée page(s) 73, 216, 223, 236, 238, 290]
- Minucci, P. K. and Connors, M. M. (1964). Reaction time under three viewing conditions: binocular, dominant eye, and nondominant eye. *J Exp Psychol*, 67:268–275. [Citée page(s) 101, 285]
- Mitchell, R. L. C. and Crow, T. J. (2005). Right hemisphere language functions and schizophrenia: the forgotten hemisphere? *Brain*, 128(Pt 5):963–978. [Citée page(s) 82, 241]



- Moes, P. E., Brown, W. S., and Minnema, M. T. (2007). Individual differences in interhemispheric transfer time (IHTT) as measured by event related potentials. *Neuropsychologia*, 45(11):2626–2630. [Citée page(s) [67](#), [68](#), [214](#), [216](#), [221](#), [230](#), [235](#), [298](#)]
- Moffat, S. D., Hampson, E., and Lee, D. H. (1998). Morphology of the planum temporale and corpus callosum in left handers with evidence of left and right hemisphere speech representation. *Brain*, 121 ( Pt 12):2369–2379. [Citée page(s) [83](#), [239](#)]
- Mohr, B., Pulvermüller, F., Cohen, R., and Rockstroh, B. (2000). Interhemispheric cooperation during word processing: evidence for callosal transfer dysfunction in schizophrenic patients. *Schizophr. Res.*, 46(2-3):231–239. [Citée page(s) [82](#), [241](#), [302](#)]
- Mooney, C. (1997). *Monte Carlo simulation*. Sage University paper series on quantitative applications in the social sciences (pp. 7-116). Thousand Oaks, CA: Sage. [Citée page(s) [145](#), [216](#), [290](#)]
- Moscovitch, M. and Smith, L. C. (1979). Differences in neural organization between individuals with inverted and noninverted handwriting postures. *Science*, 205(4407):710–713. [Citée page(s) [74](#), [75](#)]
- Mountcastle, V. B., Lynch, J. C., Georgopoulos, A., Sakata, H., and Acuna, C. (1975). Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space. *J. Neurophysiol.*, 38(4):871–908. [Citée page(s) [23](#), [56](#)]
- Mulckhuyse, M., Van der Stigchel, S., and Theeuwes, J. (2009). Early and late modulation of saccade deviations by target distractor similarity. *J. Neurophysiol.*, 102(3):1451–1458. [Citée page(s) [50](#), [51](#), [186](#), [187](#), [192](#), [196](#), [201](#)]
- Munoz, D. P. and Istvan, P. J. (1998). Lateral inhibitory interactions in the intermediate layers of the monkey superior colliculus. *J. Neurophysiol.*, 79(3):1193–1209. [Citée page(s) [48](#)]
- Murphy, D. and Cutting, J. (1990). Prosodic comprehension and expression in schizophrenia. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatr.*, 53(9):727–730. [Citée page(s) [82](#)]
- Mushiake, H., Tanatsugu, Y., and Tanji, J. (1997). Neuronal activity in the ventral part of premotor cortex during target-reach movement is modulated by direction of gaze. *J. Neurophysiol.*, 78(1):567–571. [Citée page(s) [28](#)]
- Mutha, P. K., Sainburg, R. L., and Haaland, K. Y. (2011). Left parietal regions are critical for adaptive visuomotor control. *J. Neurosci.*, 31(19):6972–6981. [Citée page(s) [23](#)]
- Myers, R. (1956). Function of corpus callosum in interocular transfer. *Brain*, 79(2):358–363. [Citée page(s) [59](#)]
- Myers, R. E. (1962). Commissural connections between occipital lobes of the monkey. *J. Comp. Neurol.*, 118:1–16. [Citée page(s) [78](#)]
- Narang, H. K. (1977). Right-left asymmetry of myelin development in epiretinal portion of rabbit optic nerve. *Nature*, 266(5605):855–856. [Citée page(s) [93](#)]
- Nelson, A. J., Hoque, T., Gunraj, C., Ni, Z., and Chen, R. (2009). Bi-directional interhemispheric inhibition during unimanual sustained contractions. *BMC Neurosci*, 10:31. [Citée page(s) [300](#)]
- Nobre, A. C., Gitelman, D. R., Dias, E. C., and Mesulam, M. M. (2000). Covert visual spatial orienting and saccades: overlapping neural systems. *Neuroimage*, 11(3):210–216. [Citée page(s) [56](#), [104](#), [296](#)]

- Nobre, A. C., Sebestyen, G. N., Gitelman, D. R., Mesulam, M. M., Frackowiak, R. S., and Frith, C. D. (1997). Functional localization of the system for visuospatial attention using positron emission tomography. *Brain*, 120 ( Pt 3):515–533. [Citée page(s) [55](#)]
- Nougier, V., Stein, J., and Azemar, G. (1990). Covert orienting of attention and motor preparation processes as a factor of success in fencing. *J Hum Mov Stud*, 19:251–272. [Citée page(s) [109](#)]
- Nowicka, A., Grabowska, A., and Fersten, E. (1996). Interhemispheric transmission of information and functional asymmetry of the human brain. *Neuropsychologia*, 34(2):147–151. [Citée page(s) [67](#), [69](#), [70](#), [73](#), [112](#), [214](#), [235](#), [236](#), [301](#), [309](#)]
- Nowicka, A. and Tacikowski, P. (2011). Transcallosal transfer of information and functional asymmetry of the human brain. *Laterality*, 16(1):35–74. [Citée page(s) [69](#), [79](#), [81](#), [85](#), [112](#), [210](#), [240](#), [309](#)]
- Nunez, P. (1981). *Electric Fields of the Brain*. Oxford Univ. Press, New York. [Citée page(s) [134](#)]
- Nunez, P. (1995). *Neocortical dynamics and human EEG rhythms*. New York: Oxford University Press. [Citée page(s) [135](#)]
- Nunez, P. (2006). *Electric Fields of the Brain: The Neurophysics of EEG*. 2nd Ed. Oxford University Press, New York. [Citée page(s) [138](#)]
- Nunez, P. L. (2000). Toward a quantitative description of large-scale neocortical dynamic function and EEG. *Behav Brain Sci*, 23(3):371–398; discussion 399–437. [Citée page(s) [72](#), [135](#)]
- Nunez, P. L., Silberstein, R. B., Cadusch, P. J., Wijesinghe, R. S., Westdorp, A. F., and Srinivasan, R. (1994). A theoretical and experimental study of high resolution EEG based on surface Laplacians and cortical imaging. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 90(1):40–57. [Citée page(s) [135](#), [236](#)]
- O’Brien, R. (1979). A general anova method for robust test of additive models for variance. *JAMA*, 74:877–880. *Citée Article I*. [Citée page(s) ]
- Ocklenburg, S., Arning, L., Hahn, C., Gerding, W. M., Epplen, J. T., Güntürkün, O., and Beste, C. (2011). Variation in the NMDA receptor 2b subunit gene GRIN2b is associated with differential language lateralization. *Behav. Brain Res.*, 225(1):284–289. [Citée page(s) [95](#)]
- Odom, J. V., Bach, M., Barber, C., Brigell, M., Marmor, M. F., Tormene, A. P., Holder, G. E., and Vaegan, n. (2004). Visual evoked potentials standard (2004). *Doc Ophthalmol*, 108(2):115–123. [Citée page(s) [128](#), [129](#)]
- Odom, J. V., Bach, M., Brigell, M., Holder, G. E., McCulloch, D. L., Tormene, A. P., and Vaegan, n. (2010). ISCEV standard for clinical visual evoked potentials (2009 update). *Doc Ophthalmol*, 120(1):111–119. [Citée page(s) [128](#)]
- Oehler, R. (1985). Spatial interactions in the rhesus monkey retina: a behavioural study using the Westheimer paradigm. *Exp Brain Res*, 59(2):217–225. [Citée page(s) [12](#)]
- Ogawa, S. and Lee, T. M. (1990). Magnetic resonance imaging of blood vessels at high fields: in vivo and in vitro measurements and image simulation. *Magn Reson Med*, 16(1):9–18. [Citée page(s) [20](#)]

- Ogawa, S., Lee, T. M., Kay, A. R., and Tank, D. W. (1990a). Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on blood oxygenation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 87(24):9868–9872. [Citée page(s) 20]
- Ogawa, S., Lee, T. M., Nayak, A. S., and Glynn, P. (1990b). Oxygenation-sensitive contrast in magnetic resonance image of rodent brain at high magnetic fields. *Magn Reson Med*, 14(1):68–78. [Citée page(s) 20]
- Ogmen, H., Breitmeyer, B. G., and Melvin, R. (2003). The what and where in visual masking. *Vision Res.*, 43(12):1337–1350. [Citée page(s) 18, 19]
- Oishi, A., Tobimatsu, S., Arakawa, K., Taniwaki, T., and Kira, J.-i. (2005). Ocular dominance in conjugate eye movements at reading distance. *Neurosci. Res.*, 52(3):263–268. [Citée page(s) 102]
- O’Kusky, J., Strauss, E., Kosaka, B., Wada, J., Li, D., Druhan, M., and Petrie, J. (1988). The corpus callosum is larger with right-hemisphere cerebral speech dominance. *Ann. Neurol.*, 24(3):379–383. [Citée page(s) 83, 239]
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1):97–113. [Citée page(s) 188, 217, 277]
- Olejniczak, P. (2006). Neurophysiologic basis of EEG. *J Clin Neurophysiol*, 23(3):186–189. [Citée page(s) 122]
- Oliveri, M., Bisiach, E., Brighina, F., Piazza, A., La Bua, V., Buffa, D., and Fierro, B. (2001). rTMS of the unaffected hemisphere transiently reduces contralesional visuospatial hemineglect. *Neurology*, 57(7):1338–1340. [Citée page(s) 85]
- Oliveri, M., Rossini, P. M., Filippi, M. M., Traversa, R., Cicinelli, P., Palmieri, M. G., Pasqualetti, P., and Caltagirone, C. (2000). Time-dependent activation of parieto-frontal networks for directing attention to tactile space. A study with paired transcranial magnetic stimulation pulses in right-brain-damaged patients with extinction. *Brain*, 123 ( Pt 9):1939–1947. [Citée page(s) 85]
- Oliveri, M., Rossini, P. M., Traversa, R., Cicinelli, P., Filippi, M. M., Pasqualetti, P., Tomaiuolo, F., and Caltagirone, C. (1999). Left frontal transcranial magnetic stimulation reduces contralesional extinction in patients with unilateral right brain damage. *Brain*, 122 ( Pt 9):1731–1739. [Citée page(s) 85]
- Olivier, E., Dorris, M. C., and Munoz, D. P. (1999). Lateral Interactions in the Superior Colliculus, Not an Extended Fixation Zone, Can Account for the Remote Distractor Effect. *Behavioral and Brain Sciences*, 22(4):694–695. [Citée page(s) 44]
- Omura, K., Tsukamoto, T., Kotani, Y., Ohgami, Y., Minami, M., and Inoue, Y. (2004). Different mechanisms involved in interhemispheric transfer of visuomotor information. *Neuroreport*, 15(18):2707–2711. [Citée page(s) 74]
- Onwuegbuzie, A. and Levin, J. (2003). Without supporting statistical evidence, where would reported measures of substantive importance lead us? to no good effect. *J Mod Appl Stat Methods*, 2:131–151. [Citée page(s) 150]
- Oristaglio, J., Schneider, D. M., Balan, P. F., and Gottlieb, J. (2006). Integration of visuospatial and effector information during symbolically cued limb movements in monkey lateral intraparietal area. *J. Neurosci.*, 26(32):8310–8319. [Citée page(s) 32]

- Osburn, D. M. and Klingsporn, M. J. (1998). Consistency of performance on eyedness tasks. *British Journal of Psychology*, 89(1):27–37. [Citée page(s) [304](#)]
- Osterberg, G. (1935). Topography of the layer of rods and cones in the human retina. *Acta Ophthalmologica*, 6:1–102. [Citée page(s) [8](#), [9](#)]
- Ottes, F. P., Van Gisbergen, J. A., and Eggermont, J. J. (1986). Visuomotor fields of the superior colliculus: a quantitative model. *Vision Res.*, 26(6):857–873. [Citée page(s) [43](#), [44](#), [185](#)]
- Palmer, S. E. (1999). *Vision science photons to phenomenology*. MIT Press, Cambridge, Mass. [Citée page(s) [11](#)]
- Pandya, D. and Rosene, D. (1985). *Some observations on trajectories and topography of commissural fibers*. In Reeves AG. (Ed.), *Epilepsy and the corpus callosum* (pp. 21-39). New York: Plenum Press. [Citée page(s) [131](#), [221](#), [223](#)]
- Pandya, D. and Seltzer, B. (1986). *The topography of commissural fibers*. In Lepore F, Ptito M, Jasper HH (Eds.). *Two hemispheres-one brain: Functions of the corpus callosum* (pp. 47-73). New York: Liss. [Citée page(s) [76](#), [78](#), [131](#), [221](#), [223](#)]
- Pandya, D. N., Karol, E. A., and Heilbronn, D. (1971). The topographical distribution of inter-hemispheric projections in the corpus callosum of the rhesus monkey. *Brain Res.*, 32(1):31–43. [Citée page(s) [239](#)]
- Park, H.-J., Kim, J. J., Lee, S.-K., Seok, J. H., Chun, J., Kim, D. I., and Lee, J. D. (2008). Corpus callosal connection mapping using cortical gray matter parcellation and DT-MRI. *Hum Brain Mapp*, 29(5):503–516. [Citée page(s) [74](#), [76](#)]
- Pascual-Marqui, R., Esslen, M., Kochi, K., and Lehmann, D. (2002). Functional imaging with low-resolution brain electromagnetic tomography (LORETA): a review. *Methods Find Exp Clin Pharmacol*, 24 Suppl C:91–95. [Citée page(s) [140](#)]
- Pascual-Marqui, R. D. (2002). Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): technical details. *Methods Find Exp Clin Pharmacol*, 24 Suppl D:5–12. [Citée page(s) [139](#)]
- Pascual-Marqui, R. D., Michel, C. M., and Lehmann, D. (1994). Low resolution electromagnetic tomography: a new method for localizing electrical activity in the brain. *Int J Psychophysiol*, 18(1):49–65. [Citée page(s) [139](#), [223](#)]
- Patston, L. L. M., Kirk, I. J., Rolfe, M. H. S., Corballis, M. C., and Tippett, L. J. (2007). The unusual symmetry of musicians: musicians have equilateral interhemispheric transfer for visual information. *Neuropsychologia*, 45(9):2059–2065. [Citée page(s) [235](#), [298](#)]
- Payne, B. R., Lomber, S. G., Rushmore, R. J., and Pascual-Leone, A. (2003). Cancellation of visuoparietal lesion-induced spatial neglect. *Exp Brain Res*, 150(3):395–398. [Citée page(s) [85](#)]
- Pekel, G., Acer, S., Ozbakis, F., Yagci, R., and Sayin, N. (2014). Macular asymmetry analysis in sighting ocular dominance. *Kaohsiung J. Med. Sci.*, 30(10):531–536. [Citée page(s) [93](#)]
- Pellicano, A., Barna, V., Nicoletti, R., Rubichi, S., and Marzi, C. A. (2013). Interhemispheric vs. stimulus-response spatial compatibility effects in bimanual reaction times to lateralized visual stimuli. *Front Psychol*, 4:362. *Citée Article I*. [Citée page(s) ]

- Penfield, W. and Bordley, E. (1937). Somatic motor and sensory representation in the cortex as studied by electrical stimulation. *Brain*, 60:389–443. [Citée page(s) [28](#)]
- Perrett, D. I., Oram, M. W., Harries, M. H., Bevan, R., Hietanen, J. K., Benson, P. J., and Thomas, S. (1991). Viewer-centred and object-centred coding of heads in the macaque temporal cortex. *Exp Brain Res*, 86(1):159–173. [Citée page(s) [22](#)]
- Perrin, F., Bertrand, O., and Pernier, J. (1987b). Scalp current density mapping: value and estimation from potential data. *IEEE Trans Biomed Eng*, 34:283–288. [Citée page(s) [135](#)]
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., and Echallier, J. (1990). Corrigenda: Eeg 02274. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 76:565. [Citée page(s) [135](#)]
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., and Echallier, J. F. (1989a). Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 72(2):184–187. [Citée page(s) [135](#)]
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., and Echallier, J. F. (1989b). Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 72(2):184–187. [Citée page(s) [220](#)]
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., Giard, M. H., and Echallier, J. F. (1987). Mapping of scalp potentials by surface spline interpolation. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 66(1):75–81. [Citée page(s) [135](#), [220](#)]
- Perry, V. H. and Cowey, A. (1984). Retinal ganglion cells that project to the superior colliculus and pretectum in the macaque monkey. *Neuroscience*, 12(4):1125–1137. *Citée Article I*. [Citée page(s) ]
- Petit, L., Zago, L., Mellet, E., Jobard, G., Crivello, F., Joliot, M., Mazoyer, B., and Tzourio-Mazoyer, N. (2014). Strong rightward lateralization of the dorsal attentional network in left-handers with right sighting-eye: An evolutionary advantage. *Hum Brain Mapp*. [Citée page(s) [99](#), [108](#), [109](#), [230](#), [238](#), [310](#), [315](#), [316](#)]
- Pfurtscheller, G., Neuper, C., Brunner, C., and da Silva, F. L. (2005). Beta rebound after different types of motor imagery in man. *Neurosci. Lett.*, 378(3):156–159. [Citée page(s) [71](#), [131](#), [221](#)]
- Picard, N. and Strick, P. L. (2001). Imaging the premotor areas. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 11(6):663–672. [Citée page(s) [30](#)]
- Pisella, L., Gréa, H., Tilikete, C., Vighetto, A., Desmurget, M., Rode, G., Boisson, D., and Rossetti, Y. (2000). An 'automatic pilot' for the hand in human posterior parietal cortex: toward reinterpreting optic ataxia. *Nat Neurosci*, 3(7):729–736. [Citée page(s) [19](#)]
- Pisella, L. and Mattingley, J. B. (2004). The contribution of spatial remapping impairments to unilateral visual neglect. *Neurosci Biobehav Rev*, 28(2):181–200. [Citée page(s) [23](#)]
- Pitts, W. and McCulloch, W. S. (1947). How we know universals; the perception of auditory and visual forms. *Bull Math Biophys*, 9(3):127–147. [Citée page(s) [46](#), [185](#)]
- Pitzalis, S., Galletti, C., Huang, R.-S., Patria, F., Committeri, G., Galati, G., Fattori, P., and Sereno, M. I. (2006). Wide-field retinotopy defines human cortical visual area v6. *J. Neurosci.*, 26(30):7962–7973. [Citée page(s) [22](#)]



- Pitzalis, S., Sereno, M. I., Committeri, G., Fattori, P., Galati, G., Patria, F., and Galletti, C. (2010). Human v6: the medial motion area. *Cereb. Cortex*, 20(2):411–424. [Citée page(s) [22](#), [24](#)]
- Poffenberger, A. (1912). Reaction time to retinal stimulation with special reference to the time lost in conduction through nerve centers. *Archives of Psychology*, 23:1–73. [Citée page(s) [4](#), [12](#), [36](#), [61](#), [186](#), [213](#), [289](#)]
- Pointer, J. S. (2001). Sighting dominance, handedness, and visual acuity preference: three mutually exclusive modalities? *Ophthalmic Physiol Opt*, 21(2):117–126. [Citée page(s) [88](#)]
- Pointer, J. S. (2007). The absence of lateral congruency between sighting dominance and the eye with better visual acuity. *Ophthalmic Physiol Opt*, 27(1):106–110. [Citée page(s) [88](#)]
- Pointer, J. S. (2012). Sighting versus sensory ocular dominance. *Journal of Optometry*, 5(2):52–55. [Citée page(s) [88](#)]
- Porac, C. and Coren, S. (1976). The dominant eye. *Psychol Bull*, 83(5):880–897. [Citée page(s) [86](#), [87](#), [214](#), [304](#)]
- Porac, C. and Coren, S. (1977). *Lateral Preferences and Human Behavior*. New York: Springer-Verlag. [Citée page(s) [91](#)]
- Port, N. L. and Wurtz, R. H. (2003). Sequential activity of simultaneously recorded neurons in the superior colliculus during curved saccades. *J. Neurophysiol.*, 90(3):1887–1903. [Citée page(s) [48](#), [49](#), [186](#), [203](#), [292](#)]
- Porta, G. (1593). *De refractione. Optics Parte. Libri Novem*. Ex Officina Horatij Salvania. Naples: Apud Io Iacobum Carlinum and Anotinium Pacem. [Citée page(s) [87](#)]
- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Q J Exp Psychol*, 32(1):3–25. [Citée page(s) [55](#), [106](#)]
- Posner, M. I., Walker, J. A., Friedrich, F. J., and Rafal, R. D. (1984). Effects of parietal injury on covert orienting of attention. *J. Neurosci.*, 4(7):1863–1874. [Citée page(s) [56](#)]
- Potvin, C., Braun, C., and Achim, A. (1995). Distinct functional channels in interhemispheric relay: Experimental evidence. *J Int Neuropsychological Soc*, 1:184–206. [Citée page(s) [73](#)]
- Pouget, A. and Snyder, L. H. (2000). Computational approaches to sensorimotor transformations. *Nat. Neurosci.*, 3 Suppl:1192–1198. [Citée page(s) [30](#)]
- Prablanc, C. and Jeannerod, M. (1975). Corrective saccades: dependence on retinal reafferent signals. *Vision Res.*, 15(4):465–469. [Citée page(s) [116](#)]
- Preuss, U. W., Meisenzahl, E. M., Frodl, T., Zetzsche, T., Holder, J., Leinsinger, G., Hegerl, U., Hahn, K., and Möller, H.-J. (2002). Handedness and corpus callosum morphology. *Psychiatry Res*, 116(1-2):33–42. [Citée page(s) [83](#), [239](#)]
- Purves, D., Augustine, G., Fitzpatrick, D., Hall, W., LaMantia, A.-S., McNamara, J., and White, L. (2004). *Neurosciences*. 3rd edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc. [Citée page(s) [13](#), [40](#), [44](#)]
- Putnam, M. C., Steven, M. S., Doron, K. W., Riggall, A. C., and Gazzaniga, M. S. (2010). Cortical projection topography of the human splenium: hemispheric asymmetry and individual differences. *J Cogn Neurosci*, 22(8):1662–1669. [Citée page(s) [58](#), [77](#), [78](#), [81](#), [115](#), [239](#), [299](#), [300](#), [309](#)]

- Quiñan Quiroga, R., Snyder, L. H., Batista, A. P., Cui, H., and Andersen, R. A. (2006). Movement intention is better predicted than attention in the posterior parietal cortex. *J. Neurosci.*, 26(13):3615–3620. [Citée page(s) [31](#)]
- Rachel, R. and Reese, B. (2009). *Optic nerve, optic chiasm, and optic tracts*. In: LR, Squire (Ed), Encyclopedia of Neuroscience (pp. 249-254). Oxford: Academia Press. [Citée page(s) [11](#)]
- Rafal, R., Henik, A., and Smith, J. (1991). Extrageniculate contributions to reflex visual orienting in normal humans: a temporal hemifield advantage. *J Cogn Neurosci*, 3:322–328. *Citée Article I*. [Citée page(s) ]
- Rafal, R., Smith, J., Krantz, J., Cohen, A., and Brennan, C. (1990). Extrageniculate vision in hemianopic humans: saccade inhibition by signals in the blind field. *Science*, 250(4977):118–121. *Citée Article I*. [Citée page(s) ]
- Rains, J. D. (1963). signal luminance and position effects in human reaction time. *Vision Res.*, 61:239–251. [Citée page(s) [12](#)]
- Rajapakse, J., Giedd, J., Rumsey, J., Vaituzis, A., Hamburger, S., and Rapoport, J. (1996). Regional mri measurements of the corpus callosum: a methodological and developmental study. *Brain Dev*, 18:379–388. [Citée page(s) [59](#)]
- Ramadhani, M. K., Koomen, I., Grobbee, D. E., van Donselaar, C. A., Marceline van Furth, A., and Uiterwaal, C. S. P. M. (2006). Increased occurrence of left-handedness after severe childhood bacterial meningitis: support for the pathological left-handedness hypothesis. *Neuropsychologia*, 44(12):2526–2532. [Citée page(s) [91](#)]
- Reinhard, J. and Trauzettel-Klosinski, S. (2003). Nasotemporal overlap of retinal ganglion cells in humans: a functional study. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 44(4):1568–1572. [Citée page(s) [12](#)]
- Reiss, M. R. (1997). Ocular dominance: some family data. *Laterality*, 2(1):7–16. [Citée page(s) [92](#)]
- Ribolsi, M., Daskalakis, Z. J., Siracusano, A., and Koch, G. (2014a). Abnormal asymmetry of brain connectivity in schizophrenia. *Front Hum Neurosci*, 8:1010. [Citée page(s) [82](#), [241](#)]
- Ribolsi, M., Di Lorenzo, G., Lisi, G., Niolu, C., and Siracusano, A. (2014b). A critical review and meta-analysis of the perceptual pseudoneglect across psychiatric disorders: is there a continuum? *Cogn Process*, 16(1):17–25. [Citée page(s) [302](#)]
- Ribolsi, M., Lisi, G., Di Lorenzo, G., Koch, G., Oliveri, M., Magni, V., Pezzarossa, B., Saya, A., Rociola, G., Rubino, I. A., Niolu, C., and Siracusano, A. (2013). Perceptual pseudoneglect in schizophrenia: candidate endophenotype and the role of the right parietal cortex. *Schizophr Bull*, 39(3):601–607. [Citée page(s) [296](#), [302](#), [303](#)]
- Riehle, A. and Requin, J. (1995). Neuronal correlates of the specification of movement direction and force in four cortical areas of the monkey. *Behav. Brain Res.*, 70(1):1–13. [Citée page(s) [28](#)]
- Robinson, D. A. (1972). Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Res.*, 12(11):1795–1808. [Citée page(s) [26](#), [42](#), [43](#), [44](#), [185](#), [186](#)]

- Robinson, D. L., Goldberg, M. E., and Stanton, G. B. (1978). Parietal association cortex in the primate: sensory mechanisms and behavioral modulations. *J. Neurophysiol.*, 41(4):910–932. [Citée page(s) 56]
- Rockland, K. S. and Pandya, D. N. (1986). Topography of occipital lobe commissural connections in the rhesus monkey. *Brain Res.*, 365(1):174–178. [Citée page(s) 76]
- Rom, D. M. (1990). A sequentially rejective test procedure based on a modified Bonferroni inequality. *Biometrika*, 77(3):663–665. [Citée page(s) 149]
- Rombouts, S. A., Barkhof, F., Sprenger, M., Valk, J., and Scheltens, P. (1996). The functional basis of ocular dominance: functional MRI (fMRI) findings. *Neurosci. Lett.*, 221(1):1–4. [Citée page(s) 2, 95, 187]
- Roser, M. and Corballis, M. C. (2002). Interhemispheric neural summation in the split brain with symmetrical and asymmetrical displays. *Neuropsychologia*, 40(8):1300–1312. [Citée page(s) 239]
- Ross, W. (1927). *The works of Aristotle*. Vol 7. Oxford: Clarendon. [Citée page(s) 87]
- Rotarska-Jagiela, A., van de Ven, V., Oertel-Knöchel, V., Uhlhaas, P. J., Vogeley, K., and Linden, D. E. J. (2010). Resting-state functional network correlates of psychotic symptoms in schizophrenia. *Schizophr. Res.*, 117(1):21–30. [Citée page(s) 82]
- Roth, H. L., Lora, A. N., and Heilman, K. M. (2002). Effects of monocular viewing and eye dominance on spatial attention. *Brain*, 125(Pt 9):2023–2035. [Citée page(s) 104, 114, 276, 295]
- Rozzi, S., Ferrari, P. F., Bonini, L., Rizzolatti, G., and Fogassi, L. (2008). Functional organization of inferior parietal lobule convexity in the macaque monkey: electrophysiological characterization of motor, sensory and mirror responses and their correlation with cytoarchitectonic areas. *Eur. J. Neurosci.*, 28(8):1569–1588. [Citée page(s) 23]
- Rugg, M. D., Lines, C. R., and Milner, A. D. (1984). Visual evoked potentials to lateralized visual stimuli and the measurement of interhemispheric transmission time. *Neuropsychologia*, 22(2):215–225. [Citée page(s) 67, 73, 214, 225, 226, 236, 237, 315]
- Rugg, M. D., Lines, C. R., and Milner, A. D. (1985). Further investigation of visual evoked potentials elicited by lateralized stimuli: effects of stimulus eccentricity and reference site. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 62(2):81–87. [Citée page(s) 66, 130, 214, 225, 226, 236, 237, 315]
- Rushton, W. a. H. (1951). A theory of the effects of fibre size in medullated nerve. *J. Physiol. (Lond.)*, 115(1):101–122. [Citée page(s) 238]
- Salinas, E. and Abbott, L. F. (1995). Transfer of coded information from sensory to motor networks. *J. Neurosci.*, 15(10):6461–6474. [Citée page(s) 30]
- Samarawickrama, C., Huynh, S. C., and Mitchell, P. (2009). Thickness of the retinal nerve fiber layer in amblyopia. *Am. J. Ophthalmol.*, 148(6):951; author reply 951–952. [Citée page(s) 93]
- Saron, C., Foxe, J., Simpson, G., and HG, V. (2003). *Interhemispheric visuomotor activation: spatiotemporal electrophysiology related to reaction time*. In *The Parallel Brain: The Cognitive Neuroscience of the Corpus Callosum* (pp. 171–219). Zaidel, E. and Iacoboni, M. (Eds.). Cambridge, MA: MIT Press. [Citée page(s) 65, 66, 67, 71, 72, 73, 130, 131, 134, 135, 213, 220, 221, 225, 227, 235, 236, 237, 291, 298]



- Saron, C. D. and Davidson, R. J. (1989). Visual evoked potential measures of interhemispheric transfer time in humans. *Behav. Neurosci.*, 103(5):1115–1138. [Citée page(s) [66](#), [67](#), [73](#), [84](#), [131](#), [214](#), [216](#), [221](#), [235](#), [236](#), [298](#)]
- Saslow, M. (1967). Effects of components of displacement-step stimuli upon latency for saccadic eye movement. *J Opt Soc Am*, 57(8):1024–1029. [Citée page(s) [187](#)]
- Savage, C. R. and Thomas, D. G. (1993). Information processing and interhemispheric transfer in left- and right-handed adults. *Int. J. Neurosci.*, 71(1-4):201–219. [Citée page(s) [75](#), [237](#)]
- Savazzi, S., Fabri, M., Rubboli, G., Paggi, A., Tassinari, C. A., and Marzi, C. A. (2007). Interhemispheric transfer following callosotomy in humans: role of the superior colliculus. *Neuropsychologia*, 45(11):2417–2427. [Citée page(s) [37](#), [62](#)]
- Scarlsbrick, D. J., Tweedy, J. R., and Kuslansky, G. (1987). Hand preference and performance effects on line bisection. *Neuropsychologia*, 25(4):695–699. [Citée page(s) [282](#)]
- Schall, J. D. and Hanes, D. P. (1993). Neural basis of saccade target selection in frontal eye field during visual search. *Nature*, 366(6454):467–469. [Citée page(s) [48](#)]
- Schall, J. D. and Thompson, K. G. (1999). Neural selection and control of visually guided eye movements. *Annu. Rev. Neurosci.*, 22:241–259. [Citée page(s) [48](#)]
- Schiller, P. H. and Tehovnik, E. J. (2005). Neural mechanisms underlying target selection with saccadic eye movements. *Prog. Brain Res.*, 149:157–171. [Citée page(s) [48](#)]
- Schiller, P. H., True, S. D., and Conway, J. L. (1979). Paired stimulation of the frontal eye fields and the euperior colliculus of the rhesus monkey. *Brain Res.*, 179(1):162–164. [Citée page(s) [42](#)]
- Schintu, S., Hadj-Bouziane, F., Dal Monte, O., Knutson, K., Pardini, M., Wassermann, E., Grafman, J., and Krueger, F. (2014). Object and space perception is it a matter of hemisphere? *Cortex*, 57:244–253. [Citée page(s) [56](#), [104](#)]
- Schmahmann, J. and Pandya, D. (2006). *Fiber Pathways of the Brain*. Oxford Univ. Press, New York. [Citée page(s) [106](#)]
- Schnitzler, A., Kessler, K. R., and Benecke, R. (1996). Transcallosally mediated inhibition of interneurons within human primary motor cortex. *Exp Brain Res*, 112(3):381–391. [Citée page(s) [80](#)]
- Scholz, J. and Schönner, G. (1999). The uncontrolled manifold concept: identifying control variables for a functional task. *Exp Brain Res*, 126(3):289–306. [Citée page(s) [33](#)]
- Seijas, O., Gómez de Liaño, P., Gómez de Liaño, R., Roberts, C. J., Piedrahita, E., and Diaz, E. (2007). Ocular dominance diagnosis and its influence in monovision. *Am. J. Ophthalmol.*, 144(2):209–216. [Citée page(s) [88](#), [113](#), [261](#)]
- Sereno, M. I., Dale, A. M., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Belliveau, J. W., Brady, T. J., Rosen, B. R., and Tootell, R. B. (1995). Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science*, 268(5212):889–893. [Citée page(s) [21](#)]
- Sergent, J. and Holzer, B. A. (1982). Influence of luminance on hemispheric processing. *Bull. Psychon. Soc.*, 20(4):221–223. [Citée page(s) [64](#)]

- Sergent, J. and Myers, J. J. (1985). Manual, blowing, and verbal simple reactions to lateralized flashes of light in commissurotomed patients. *Percept Psychophys*, 37(6):571–578. [Citée page(s) [62](#), [214](#)]
- Serrien, D. J., Ivry, R. B., and Swinnen, S. P. (2006). Dynamics of hemispheric specialization and integration in the context of motor control. *Nat. Rev. Neurosci.*, 7(2):160–166. [Citée page(s) [109](#), [316](#)]
- Seyal, M., Sato, S., White, B. G., and Porter, R. J. (1981). Visual evoked potentials and eye dominance. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 52(5):424–428. [Citée page(s) [2](#), [95](#), [131](#), [187](#)]
- Sharbrough, F., Chatrian, G., Lesser, R., Luders, H., Nuwer, M., and Picton, T. (1991). American Electroencephalographic Society guidelines for standard electrode position nomenclature. *J. Clin. Neurophysiol.*, 8:200–202. [Citée page(s) [125](#), [219](#)]
- Sheliga, B. M., Riggio, L., and Rizzolatti, G. (1994). Orienting of attention and eye movements. *Exp Brain Res*, 98(3):507–522. [Citée page(s) [48](#), [186](#)]
- Sheliga, B. M., Riggio, L., and Rizzolatti, G. (1995). Spatial attention and eye movements. *Exp Brain Res*, 105(2):261–275. [Citée page(s) [48](#), [186](#)]
- Sherman, S. M. and Guillery, R. W. (1996). Functional organization of thalamocortical relays. *J. Neurophysiol.*, 76(3):1367–1395. [Citée page(s) [13](#)]
- Shima, H., Hasegawa, M., Tachibana, O., Nomura, M., Yamashita, J., Ozaki, Y., Kawai, J., Higuchi, M., and Kado, H. (2010). Ocular dominance affects magnitude of dipole moment: an MEG study. *Neuroreport*, 21(12):817–821. [Citée page(s) [2](#), [84](#), [96](#), [97](#), [101](#), [109](#), [110](#), [182](#), [187](#), [202](#), [214](#), [215](#), [234](#), [240](#), [285](#), [287](#), [291](#), [303](#), [304](#), [308](#), [309](#), [312](#), [316](#)]
- Shneur, E. and Hochstein, S. (2006). Eye dominance effects in feature search. *Vision Res.*, 46(25):4258–4269. [Citée page(s) [101](#), [105](#), [114](#), [276](#), [285](#), [295](#)]
- Shneur, E. and Hochstein, S. (2008). Eye dominance effects in conjunction search. *Vision Res.*, 48(15):1592–1602. [Citée page(s) [101](#), [105](#), [114](#), [276](#), [285](#), [295](#)]
- Shook, B. L., Schlag-Rey, M., and Schlag, J. (1990). Primate supplementary eye field: I. Comparative aspects of mesencephalic and pontine connections. *J. Comp. Neurol.*, 301(4):618–642. [Citée page(s) [43](#)]
- Simon, J. (1969). *Basic Research Methods in Social Science*. Random House, New York. [Citée page(s) [141](#)]
- Sippel, K., Jain, S., and Azar, D. (2001). Monovision achieved with excimer laser refractive surgery. *Int Ophthalmol Clin*, 41:91–101. *Citée Article IV*. [Citée page(s) ]
- Smith, M. A. and Crawford, J. D. (2005). Distributed population mechanism for the 3-D oculomotor reference frame transformation. *J. Neurophysiol.*, 93(3):1742–1761. [Citée page(s) [30](#), [90](#)]
- Snyder, L. H., Batista, A. P., and Andersen, R. A. (1997). Coding of intention in the posterior parietal cortex. *Nature*, 386(6621):167–170. [Citée page(s) [31](#), [32](#)]
- Snyder, L. H., Batista, A. P., and Andersen, R. A. (1998). Change in motor plan, without a change in the spatial locus of attention, modulates activity in posterior parietal cortex. *J. Neurophysiol.*, 79(5):2814–2819. [Citée page(s) [31](#)]

- Snyder, L. H., Batista, A. P., and Andersen, R. A. (2000). Intention-related activity in the posterior parietal cortex: a review. *Vision Res.*, 40(10-12):1433–1441. [Citée page(s) 56]
- Soechting, J. F. and Flanders, M. (1992). Moving in three-dimensional space: frames of reference, vectors, and coordinate systems. *Annu. Rev. Neurosci.*, 15:167–191. [Citée page(s) 29]
- Solodkin, A., Hlustik, P., Chen, E. E., and Small, S. L. (2004). Fine modulation in network activation during motor execution and motor imagery. *Cereb. Cortex*, 14(11):1246–1255. [Citée page(s) 71, 131, 221]
- Sparks, D. and Hartwich-Young, R. (1989). *The deep layers of the superior colliculus*. In R. H. Wurtz and M. E. Goldberg (Eds.), *The neurobiology of saccadic eye movements* (pp. 213-255). Amsterdam: Elsevier. [Citée page(s) 42, 48]
- Sparks, D. L. (1978). Functional properties of neurons in the monkey superior colliculus: coupling of neuronal activity and saccade onset. *Brain Res.*, 156(1):1–16. [Citée page(s) 26, 42]
- Sparks, D. L. (1986). Translation of sensory signals into commands for control of saccadic eye movements: role of primate superior colliculus. *Physiol. Rev.*, 66(1):118–171. [Citée page(s) 30]
- Sperry, R. (1974). *Lateral specialization in the surgically separated hemispheres*. In: F. Schmitt and F. Worden (Eds.), *Neurosciences Third Study Program*, (Ch. I, Vol. 3, pp. 5- 19). Cambridge: MIT Press. [Citée page(s) 55]
- Sperry, R., Gazzaniga, M., and Bogen, J. (1969). *Interhemispheric relationships: The neocortical commissures; syndromes of hemispheric disconnection*. In Vinken P.J. and Bruyn G.W. (Eds), *Handbook of Clinical Neurology* (pp. 273-290). Amsterdam: Elsevier. [Citée page(s) 59]
- Sperry, R. W. (1961). Cerebral Organization and Behavior: The split brain behaves in many respects like two separate brains, providing new research possibilities. *Science*, 133(3466):1749–1757. [Citée page(s) 59]
- Spillmann, L., Ransom-Hogg, A., and Oehler, R. (1987). A comparison of perceptive and receptive fields in man and monkey. *Hum Neurobiol*, 6(1):51–62. [Citée page(s) 12]
- Sprague, J. M. (1975). Mammalian tectum: intrinsic organization, afferent inputs, and integrative mechanisms. Anatomical substrate. *Neurosci Res Program Bull*, 13(2):204–213. [Citée page(s) 26]
- Stanton, G. B., Bruce, C. J., and Goldberg, M. E. (1995). Topography of projections to posterior cortical areas from the macaque frontal eye fields. *J. Comp. Neurol.*, 353(2):291–305. [Citée page(s) 43]
- Stanton, G. B., Goldberg, M. E., and Bruce, C. J. (1988). Frontal eye field efferents in the macaque monkey: II. Topography of terminal fields in midbrain and pons. *J. Comp. Neurol.*, 271(4):493–506. [Citée page(s) 43]
- Stein, B. and Meredith, M. (1993). *The Merging of the Senses*. Cambridge, MA: MIT Press. [Citée page(s) 42]
- Steinmetz, H., Jäncke, L., Kleinschmidt, A., Schlaug, G., Volkmann, J., and Huang, Y. (1992). Sex but no hand difference in the isthmus of the corpus callosum. *Neurology*, 42(4):749–752. [Citée page(s) 83, 239]

- Steinmetz, H., Staiger, J. F., Schlaug, G., Huang, Y., and Jäncke, L. (1995). Corpus callosum and brain volume in women and men. *Neuroreport*, 6(7):1002–1004. [Citée page(s) [83](#), [239](#)]
- Stone, J. and Freeman, J. A. (1971). Synaptic organisation of the pigeon’s optic tectum: a golgi and current source-density analysis. *Brain Res.*, 27(2):203–221. [Citée page(s) [135](#), [216](#), [220](#)]
- Sugishita, M., Hamilton, C. R., Sakuma, I., and Hemmi, I. (1994). Hemispheric representation of the central retina of commissurotomized subjects. *Neuropsychologia*, 32(4):399–415. [Citée page(s) [12](#)]
- Sullivan, E. V., Adalsteinsson, E., Hedehus, M., Ju, C., Moseley, M., Lim, K. O., and Pfefferbaum, A. (2001). Equivalent disruption of regional white matter microstructure in ageing healthy men and women. *Neuroreport*, 12(1):99–104. [Citée page(s) [79](#)]
- Supèr, H. and Lamme, V. A. F. (2007). Altered figure-ground perception in monkeys with an extra-striate lesion. *Neuropsychologia*, 45(14):3329–3334. [Citée page(s) [25](#)]
- Suttle, C., Alexander, J., Liu, M., Ng, S., Poon, J., and Tran, T. (2009). Sensory ocular dominance based on resolution acuity, contrast sensitivity and alignment sensitivity. *Clin Exp Optom*, 92(1):2–8. [Citée page(s) [93](#)]
- Sylvester, R., Josephs, O., Driver, J., and Rees, G. (2006). Visual fmri responses in human superior colliculus show a temporal-nasal asymmetry that is absent in lateral geniculate and visual cortex. *J Neurophysiol*, 97:1495–1502. [Citée page(s) [203](#)]
- Szczepanski, S. and Kastner, S. (2013). Shifting attentional priorities: control of spatial attention through hemispheric competition. *J Neurosci.*, 33(12):5411–5421. [Citée page(s) [56](#), [276](#)]
- Tadel, F., Baillet, S., Mosher, J. C., Pantazis, D., and Leahy, R. M. (2011). Brainstorm a user-friendly application for MEG/EEG analysis. *Comput Intell Neurosci*, 2011:879716. [Citée page(s) [138](#), [223](#)]
- Taghavy, A. and Kügler, C. F. (1987). Pattern reversal visual evoked potentials (white-black- and colour-black-PVEPs) in the study of eye dominance. *Eur Arch Psychiatry Neurol Sci*, 236(6):329–332. [Citée page(s) [95](#), [188](#), [217](#)]
- Talbot, S. (1940). Arrangement of visual field on cat’s cortex. *Am J Physiol*, 129:477–478. [Citée page(s) [21](#)]
- Talbot, S. (1942). A lateral localization in the cat’s visual cortex. *Federation Proceedings*, 1:84. [Citée page(s) [21](#)]
- Talbot, S. and Marshall, W. (1941). Physiological studies on neural mechanisms of visual localization and discrimination. *Am J Ophthalmol*, 24:1255–1263. [Citée page(s) [21](#)]
- Tallon-Baudry, C. and Bertrand, O. (1999). Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)*, 3(4):151–162. [Citée page(s) [127](#)]
- Tanaka, K. (1996). Inferotemporal cortex and object vision. *Annu. Rev. Neurosci.*, 19:109–139. [Citée page(s) [22](#)]
- Tandonnet, C., Burle, B., Hasbroucq, T., and Vidal, F. (2005). Spatial enhancement of EEG traces by surface Laplacian estimation: comparison between local and global methods. *Clin Neurophysiol*, 116(1):18–24. [Citée page(s) [135](#)]

- Tankus, A. and Fried, I. (2012). Visuomotor coordination and motor representation by human temporal lobe neurons. *J Cogn Neurosci*, 24(3):600–610. [Citée page(s) 23]
- Tanné-Gariépy, J., Rouiller, E. M., and Boussaoud, D. (2002). Parietal inputs to dorsal versus ventral premotor areas in the macaque monkey: evidence for largely segregated visuomotor pathways. *Exp Brain Res*, 145(1):91–103. [Citée page(s) 31]
- Taylor, J. L. and McCloskey, D. I. (1990). Triggering of preprogrammed movements as reactions to masked stimuli. *J. Neurophysiol.*, 63(3):439–446. [Citée page(s) 18, 19]
- Teasdale, T. W. and Owen, D. R. (2001). Cognitive abilities in left-handers: writing posture revisited. *Neuropsychologia*, 39(9):881–884. [Citée page(s) 75]
- Tenke, C. E. and Kayser, J. (2012). Generator localization by current source density (CSD): implications of volume conduction and field closure at intracranial and scalp resolutions. *Clin Neurophysiol*, 123(12):2328–2345. [Citée page(s) 135, 236]
- Tettamanti, M., Paulesu, E., Scifo, P., Maravita, A., Fazio, F., Perani, D., and Marzi, C. A. (2002). Interhemispheric transmission of visuomotor information in humans: fMRI evidence. *J. Neurophysiol.*, 88(2):1051–1058. [Citée page(s) 74, 236, 238]
- Teuber, H., Battersby, W., and Bender, M. (1960). *Visual Field Defects After Penetrating Missile Wounds of the Brain*. Cambridge, MA: Harvard University Press. [Citée page(s) 16]
- Theeuwes, J. and Godijn, R. (2004). Inhibition-of-return and oculomotor interference. *Vision Res.*, 44(12):1485–1492. [Citée page(s) 49, 192, 196]
- Thiebaut de Schotten, M., Dell’Acqua, F., Forkel, S. J., Simmons, A., Vergani, F., Murphy, D. G. M., and Catani, M. (2011). A lateralized brain network for visuospatial attention. *Nat. Neurosci.*, 14(10):1245–1246. [Citée page(s) 106, 107, 115, 240, 296, 297, 300]
- Thomas, N. W. D. and Paré, M. (2007). Temporal processing of saccade targets in parietal cortex area LIP during visual search. *J. Neurophysiol.*, 97(1):942–947. [Citée page(s) 45, 185]
- Thompson, J. M., Woolsey, C. N., and Talbot, S. A. (1950). Visual areas I and II of cerebral cortex of rabbit. *J. Neurophysiol.*, 13(4):277–288. [Citée page(s) 21]
- Thompson, K. G. and Bichot, N. P. (2005). A visual salience map in the primate frontal eye field. *Prog. Brain Res.*, 147:251–262. [Citée page(s) 45, 185]
- Thura, D., Hadj-Bouziane, F., Meunier, M., and Boussaoud, D. (2008). Hand position modulates saccadic activity in the frontal eye field. *Behav. Brain Res.*, 186(1):148–153. [Citée page(s) 32]
- Tigges, J. and Tigges, M. (1981). Distribution of retinofugal and corticofugal axon terminals in the superior colliculus of squirrel monkey. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 20(2):149–158. [Citée page(s) 43]
- Tipper, S., Howard, L., and Houghton, G. (2000). *Behavioral consequences of selection from population codes*. In S. Monsell and J. Driver(Eds.), *Attention and performance*(Vol. 18, pp. 223–245). Cambridge: MIT Press. [Citée page(s) 46, 48, 186, 292, 295]
- Tipper, S., Howard, L., and Jackson, S. (1997). Selective reaching to grasp: Evidence for distractor interference effects. *Vis Cogn*, 4:1–38. [Citée page(s) 46, 48, 292]



- Tipper, S. P., Howard, L. A., and Paul, M. A. (2001). Reaching affects saccade trajectories. *Exp Brain Res*, 136(2):241–249. [Citée page(s) [46](#), [47](#), [48](#), [185](#), [186](#), [292](#)]
- Toba, M.-N., Cavanagh, P., and Bartolomeo, P. (2011). Attention biases the perceived midpoint of horizontal lines. *Neuropsychologia*, 49(2):238–246. [Citée page(s) [55](#), [114](#), [276](#), [295](#)]
- Tootell, R. B., Mendola, J. D., Hadjikhani, N. K., Liu, A. K., and Dale, A. M. (1998). The representation of the ipsilateral visual field in human cerebral cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 95(3):818–824. [Citée page(s) [22](#)]
- Tootell, R. B., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Malach, R., Born, R. T., Brady, T. J., Rosen, B. R., and Belliveau, J. W. (1995). Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging. *J. Neurosci.*, 15(4):3215–3230. [Citée page(s) [22](#)]
- Trappenberg, T. P., Dorris, M. C., Munoz, D. P., and Klein, R. M. (2001). A model of saccade initiation based on the competitive integration of exogenous and endogenous signals in the superior colliculus. *J Cogn Neurosci*, 13(2):256–271. [Citée page(s) [44](#)]
- Trotter, Y. and Celebrini, S. (1999). Gaze direction controls response gain in primary visual-cortex neurons. *Nature*, 398(6724):239–242. [Citée page(s) [308](#)]
- Tuncer, M. C., Hatipoğlu, E. S., and Ozateş, M. (2005). Sexual dimorphism and handedness in the human corpus callosum based on magnetic resonance imaging. *Surg Radiol Anat*, 27(3):254–259. [Citée page(s) [83](#), [239](#)]
- Tusa, R. J., Palmer, L. A., and Rosenquist, A. C. (1978). The retinotopic organization of area 17 (striate cortex) in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 177(2):213–235. [Citée page(s) [21](#)]
- Ungerleider, L. and Mishkin, M. (1982). *Two Cortical Visual Systems*. In: Analysis of Visual Behavior, edited by Ingle DJ, Goodale MA, and Manseld RJ (pp. 549-586). Cambridge, MA: MIT Press. [Citée page(s) [18](#)]
- Valera, E. M., Heller, W., and Berenbaum, H. (1999). A twin study of individual differences in perceptual asymmetry. *Laterality*, 4(3):299–311. [Citée page(s) [92](#)]
- van der Knaap, L. J. and van der Ham, I. J. M. (2011). How does the corpus callosum mediate interhemispheric transfer? A review. *Behav. Brain Res.*, 223(1):211–221. [Citée page(s) [238](#)]
- Van der Stigchel, S. (2010). Recent advances in the study of saccade trajectory deviations. *Vision Res.*, 50(17):1619–1627. [Citée page(s) [49](#), [50](#), [186](#), [192](#), [196](#), [201](#)]
- Van der Stigchel, S., Meeter, M., and Theeuwes, J. (2006). Eye movement trajectories and what they tell us. *Neurosci Biobehav Rev*, 30(5):666–679. [Citée page(s) [46](#), [48](#), [185](#), [295](#)]
- Van der Stigchel, S., Meeter, M., and Theeuwes, J. (2007). Top-down influences make saccades deviate away: the case of endogenous cues. *Acta Psychol (Amst)*, 125(3):279–290. [Citée page(s) [48](#), [295](#)]
- Van Essen, D. C. (1979). Visual areas of the mammalian cerebral cortex. *Annu. Rev. Neurosci.*, 2:227–263. [Citée page(s) [20](#), [24](#)]
- Van Essen, D. C., Newsome, W. T., and Maunsell, J. H. (1984). The visual field representation in striate cortex of the macaque monkey: asymmetries, anisotropies, and individual variability. *Vision Res.*, 24(5):429–448. [Citée page(s) [16](#)]

- van Zoest, W., Donk, M., and Van der Stigchel, S. (2012). Stimulus-salience and the time-course of saccade trajectory deviations. *J Vis*, 12(8):16. [Citée page(s) 187]
- Vanni, S., Warnking, J., Dojat, M., Delon-Martin, C., Bullier, J., and Segebarth, C. (2004). Sequence of pattern onset responses in the human visual areas: an fMRI constrained VEP source analysis. *Neuroimage*, 21(3):801–817. [Citée page(s) 23]
- VanRullen, R. and Thorpe, S. J. (2001). The time course of visual processing: from early perception to decision-making. *J Cogn Neurosci*, 13(4):454–461. [Citée page(s) 23]
- Varela, F. J. and Singer, W. (1987). Neuronal dynamics in the visual corticthalamic pathway revealed through binocular rivalry. *Exp Brain Res*, 66(1):10–20. [Citée page(s) 25]
- Vergilino-Perez, D., Fayel, A., Lemoine, C., Senot, P., Vergne, J., and Doré-Mazars, K. (2012). Are there any left-right asymmetries in saccade parameters? Examination of latency, gain, and peak velocity. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 53(7):3340–3348. [Citée page(s) 102, 104, 113, 255, 313]
- Vidal, F., Burle, B., Bonnet, M., Grapperon, J., and Hasbroucq, T. (2003). Error negativity on correct trials: a reexamination of available data. *Biol Psychol*, 64(3):265–282. [Citée page(s) 135, 216]
- Vitu, F. (2008). About the global effect and the critical role of retinal eccentricity: Implications for eye movements in reading. *J Eye Movement Res*, 2(3):1–18. [Citée page(s) 46, 185]
- Vuilleumier, P. (2013). Mapping the functional neuroanatomy of spatial neglect and human parietal lobe functions: progress and challenges. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1296:50–74. [Citée page(s) 55]
- Wade, N. J. (1998). Early studies of eye dominances. *Laterality*, 3(2):97–108. [Citée page(s) 87]
- Waheed, K. and Laidlaw, D. a. H. (2003). Disease laterality, eye dominance, and visual handicap in patients with unilateral full thickness macular holes. *Br J Ophthalmol*, 87(5):626–628. [Citée page(s) 93, 261]
- Walker, R., Deubel, H., Schneider, W. X., and Findlay, J. M. (1997). Effect of remote distractors on saccade programming: evidence for an extended fixation zone. *J. Neurophysiol.*, 78(2):1108–1119. [Citée page(s) 46, 185, 203]
- Walker, R., Mannan, S., Maurer, D., Pambakian, A. L., and Kennard, C. (2000). The oculomotor distractor effect in normal and hemianopic vision. *Proc. Biol. Sci.*, 267(1442):431–438. *Citée Article I.* [Citée page(s) ]
- Walker, R. and McSorley, E. (2008). The influence of distractors on saccade target selection: Saccade trajectory effect. *J Eye Movement Res*, 2(3):1–13. [Citée page(s) 52, 187]
- Walker, R., McSorley, E., and Haggard, P. (2006). The control of saccade trajectories: direction of curvature depends on prior knowledge of target location and saccade latency. *Percept Psychophys*, 68(1):129–138. [Citée page(s) 48, 50, 51, 186, 187, 189, 295]
- Walls, G. (1995). A theory of ocular dominance. *AMA Arch Ophthalmol*, 45(4):387–412. [Citée page(s) 87, 101, 285]
- Walther, D. and Koch, C. (2006). Modeling attention to salient proto-objects. *Neural Netw*, 19(9):1395–1407. [Citée page(s) 45]

- Wandell, B., Winawer, J., and Kay, K. (2015). *Computational modeling of responses in human visual cortex*. In Brain Mapping: An Encyclopedic Reference; Thompson and Friston (eds.). [Citée page(s) [317](#)]
- Wandell, B. A., Dumoulin, S. O., and Brewer, A. A. (2007). Visual field maps in human cortex. *Neuron*, 56(2):366–383. [Citée page(s) [17](#)]
- Wandell, B. A. and Winawer, J. (2011). Imaging retinotopic maps in the human brain. *Vision Res.*, 51(7):718–737. [Citée page(s) [21](#)]
- Wang, Z., Kruijne, W., and Theeuwes, J. (2012). Lateral interactions in the superior colliculus produce saccade deviation in a neural field model. *Vision Res.*, 62:66–74. [Citée page(s) [49](#)]
- Wang, Z. and Theeuwes, J. (2014). Distractor evoked deviations of saccade trajectory are modulated by fixation activity in the superior colliculus: computational and behavioral evidence. *PLoS One*, 9(12):e116382. [Citée page(s) [50](#), [203](#)]
- Wardrop, J. (1808). *The morbid anatomy of the human eye*. London, England: Churchill (Eds.). Vol 2 (p.245). [Citée page(s) [214](#)]
- Watson, J. D., Myers, R., Frackowiak, R. S., Hajnal, J. V., Woods, R. P., Mazziotta, J. C., Shipp, S., and Zeki, S. (1993). Area V5 of the human brain: evidence from a combined study using positron emission tomography and magnetic resonance imaging. *Cereb. Cortex*, 3(2):79–94. [Citée page(s) [22](#)]
- Weber, B., Treyer, V., Oberholzer, N., Jaermann, T., Boesiger, P., Brugger, P., Regard, M., Buck, A., Savazzi, S., and Marzi, C. A. (2005). Attention and interhemispheric transfer: a behavioral and fMRI study. *J Cogn Neurosci*, 17(1):113–123. [Citée page(s) [74](#), [236](#)]
- Weis, S., M., K., and Wegner, E. (1993). Morphometric analysis of the corpus callosum using mr: correlation of measurements with aging in healthy individuals. *Am J Neuroradiol*, 14:637–645. [Citée page(s) [59](#)]
- Westerhausen, R., Kreuder, F., Dos Santos Sequeira, S., Walter, C., Woerner, W., Wittling, R. A., Schweiger, E., and Wittling, W. (2004). Effects of handedness and gender on macro- and microstructure of the corpus callosum and its subregions: a combined high-resolution and diffusion-tensor MRI study. *Brain Res Cogn Brain Res*, 21(3):418–426. [Citée page(s) [83](#)]
- Westerhausen, R., Kreuder, F., Woerner, W., Huster, R. J., Smit, C. M., Schweiger, E., and Wittling, W. (2006). Interhemispheric transfer time and structural properties of the corpus callosum. *Neurosci. Lett.*, 409(2):140–145. [Citée page(s) [83](#)]
- White, B. and Munoz, D. (2011). *The superior colliculus*. In L. Liversedge, I. D. Gilchrist, and S. Everling (Eds.), Oxford Handbook of Eye Movements (1st ed., Vol. 1, pp. 195–213). Oxford: Oxford University Press. [Citée page(s) [42](#), [44](#)]
- White, B. J., Theeuwes, J., and Munoz, D. P. (2012). Interaction between visual- and goal-related neuronal signals on the trajectories of saccadic eye movements. *J Cogn Neurosci*, 24(3):707–717. [Citée page(s) [48](#), [49](#)]
- Whitford, T. J., Kubicki, M., Ghorashi, S., Schneiderman, J. S., Hawley, K. J., McCarley, R. W., Shenton, M. E., and Spencer, K. M. (2011). Predicting inter-hemispheric transfer time from the diffusion properties of the corpus callosum in healthy individuals and schizophrenia patients: a combined ERP and DTI study. *Neuroimage*, 54(3):2318–2329. [Citée page(s) [78](#), [235](#), [239](#), [299](#), [301](#)]



- Whitteridge, D. (1965). *Area 18 and the vertical meridian of the visual field*. In Ettliger E.T.(Ed.), *Functions of the corpus callosum* (pp. 115-120). Boston: Little Brown. [Citée page(s) [76](#)]
- Wilcox, R. (2010). *Fundamentals of Modern Statistical Methods*. Springer New York: New York. [Citée page(s) [141](#)]
- Wilcox, R. (2011). *Chapter XIII: Comparing Multiple Dependent Groups*. In *Modern Statistics for the Social and Behavioral Sciences: A Practical Introduction* (pp. 379-440). CRC Press. [Citée page(s) [142](#), [149](#), [192](#), [193](#), [222](#)]
- Wilcox, R. (2012). *Chapter XII: Bootstrap Methods*. In *Introduction to Robust Estimation and Hypothesis Testing, Third Edition* (3 edition; pp. 265-311) Amsterdam; Boston: Academic Press. [Citée page(s) [142](#), [192](#), [193](#), [222](#)]
- Williams, C., Azzopardi, P., and Cowey, A. (1995). Nasal and temporal retinal ganglion cells projecting to the midbrain: implications for "blindsight". *Neuroscience*, 65(2):577–586. *Citée Article I*. [Citée page(s) ]
- Wilson, H. R., Blake, R., and Lee, S. H. (2001). Dynamics of travelling waves in visual perception. *Nature*, 412(6850):907–910. [Citée page(s) [17](#)]
- Wise, S. P., Boussaoud, D., Johnson, P. B., and Caminiti, R. (1997). Premotor and parietal cortex: corticocortical connectivity and combinatorial computations. *Annu. Rev. Neurosci.*, 20:25–42. [Citée page(s) [30](#), [31](#)]
- Witelson, S. F. (1985). The brain connection: the corpus callosum is larger in left-handers. *Science*, 229(4714):665–668. [Citée page(s) [83](#), [239](#)]
- Witelson, S. F. (1989). Hand and sex differences in the isthmus and genu of the human corpus callosum. A postmortem morphological study. *Brain*, 112 ( Pt 3):799–835. [Citée page(s) [59](#), [60](#), [83](#), [239](#)]
- Witelson, S. F. and Goldsmith, C. H. (1991). The relationship of hand preference to anatomy of the corpus callosum in men. *Brain Res.*, 545(1-2):175–182. [Citée page(s) [83](#), [239](#)]
- Wunderlich, K., Schneider, K. A., and Kastner, S. (2005). Neural correlates of binocular rivalry in the human lateral geniculate nucleus. *Nat. Neurosci.*, 8(11):1595–1602. [Citée page(s) [15](#)]
- Wurtz, R. (2009). *Superior Colliculus*. In LR, Squire (Ed), *Encyclopedia of Neuroscience* (pp. 627-634). Oxford: Academia Press. [Citée page(s) [12](#)]
- Wurtz, R. H. and Albano, J. E. (1980). Visual-motor function of the primate superior colliculus. *Annu. Rev. Neurosci.*, 3:189–226. [Citée page(s) [42](#), [90](#)]
- Wurtz, R. H. and Goldberg, M. E. (1971). Superior colliculus cell responses related to eye movements in awake monkeys. *Science*, 171(3966):82–84. [Citée page(s) [26](#), [42](#)]
- Wurtz, R. H., Goldberg, M. E., and Robinson, D. L. (1982). Brain mechanisms of visual attention. *Sci. Am.*, 246(6):124–135. [Citée page(s) [31](#)]
- Wurtz, R. H., Sommer, M. A., Paré, M., and Ferraina, S. (2001). Signal transformations from cerebral cortex to superior colliculus for the generation of saccades. *Vision Res.*, 41(25-26):3399–3412. [Citée page(s) [30](#)]

- Yan, S. M., Flor-Henry, P., Chen, D. Y., Li, T. G., Qi, S. G., and Ma, Z. X. (1985). Imbalance of hemispheric functions in the major psychoses: a study of handedness in the People's Republic of China. *Biol. Psychiatry*, 20(8):906–917. [Citée page(s) 241]
- Yarbus, A. (1967). *Eye movements and vision*. Plenum Press, New York. [Citée page(s) 191]
- Zaidel, E. and Iacoboni, M. (2003). *Sensorimotor integration in the split-brain*. In E. Zaidel and M. Iacoboni (Eds.), *The parallel Brain: The cognitive neuroscience of the corpus callosum* (pp. 319-336). Cambridge, MA: MIT press. *Citée Articles I et IV*. [Citée page(s) ]
- Zarei, M., Johansen-Berg, H., Smith, S., Ciccarelli, O., Thompson, A. J., and Matthews, P. M. (2006). Functional anatomy of interhemispheric cortical connections in the human brain. *J. Anat.*, 209(3):311–320. [Citée page(s) 74, 76, 77]
- Zeki, S. (1983). Colour coding in the cerebral cortex: the reaction of cells in monkey visual cortex to wavelengths and colours. *Neuroscience*, 9(4):741–765. [Citée page(s) 21]
- Zeki, S., Watson, J. D., Lueck, C. J., Friston, K. J., Kennard, C., and Frackowiak, R. S. (1991). A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *J. Neurosci.*, 11(3):641–649. [Citée page(s) 22]
- Zeki, S. M. (1969). The secondary visual areas of the monkey. *Brain Res.*, 13(2):197–226. [Citée page(s) 20, 21]
- Zeki, S. M. (1971). Convergent input from the striate cortex (area 17) to the cortex of the superior temporal sulcus in the rhesus monkey. *Brain Res.*, 28(2):338–340. [Citée page(s) 21]
- Zeki, S. M. (1976). The projections to the superior temporal sulcus from areas 17 and 18 in the rhesus monkey. *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.*, 193(1111):199–207. [Citée page(s) 21]
- Zivotofsky, A. Z. (2004). The Duncker illusion: intersubject variability, brief exposure, and the role of eye movements in its generation. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 45(8):2867–2872. [Citée page(s) 18]