

Activations cérébrales liées à l'intégration des indices locaux lors de la perception de la transparence : Investigation basée sur l'imagerie fonctionnelle cérébrale

THÈSE

présentée et soutenue publiquement le 13 septembre 2007

pour l'obtention du grade de

Docteur de l'Université Lumière – Lyon II
en Sciences Cognitives
(Mention Neurosciences)

par

Romain Bouet

Composition du jury

Directeurs de thèse : Dojat M.
Knoblauch K.

Président : Koenig O.

Rapporteurs : Hadjikhani N.
Kiper D.

Examineur : Vienot F.

Résumé

La perception de la couleur d'une surface nécessite l'intégration globale des informations de contrastes locaux contenues dans une image. Cette intégration permet de différencier les caractéristiques spectrales intrinsèques d'une surface et les modifications induites sur celles-ci par une ombre, un changement d'éclairage ou une surface transparente. Nous utilisons le phénomène de transparence pour déterminer les aires corticales impliquées dans ces intégrations qui mènent à l'extraction des caractéristiques globales de l'image. La distribution des activités observée montre l'implication d'un réseau médio-ventro-occipital lors de la perception de la transparence. Ces activations sont différentes de celles impliquées classiquement dans le traitement d'informations chromatiques. Le parahippocampe semble faire le lien entre l'extraction du filtre transparent et les régions corticales impliquées dans le traitement des propriétés des objets. Ceci suggère que l'intégration d'indices locaux nécessite un niveau de codage où le stimulus est transformé en une représentation d'objet. Les processus impliqués peuvent être révélateurs de mécanismes mis en place dans la perception des surfaces pour distinguer les changements de surfaces des changements d'éclairage.

Mots-clés

IRMf, perception de la transparence, cohérence globale, distinction matériel-éclairage

Abstract

Surface color perception requires the global integration of local tristimulus contrasts to differentiate shadows, illuminance gradients and transparent layers from the intrinsic spectral characteristics of the surface. We exploit the phenomenon of transparency to identify cortical areas involved in the integration of local contrasts to extract global surface characteristics. The distribution of activity observed supports a role for a medio-ventro-occipital network in transparency perception. Activated areas are separable from those differentially activated when subjects view color patterns. The parahippocampus links the extraction of a transparent layer with a site activated by object-related properties of an image. This suggests that the integration of local color differences involves a coding stage at which the stimulus is transformed into a representation of an object. The processes involved may be exemplary of general mechanisms used in the brain in surface perception to disambiguate material from illuminant changes.

Keywords

fMRI, transparency perception, global coherence, material-illuminant disambiguation

Table des matières

Préambule	1
-----------	---

Partie I Introduction	8
-----------------------	---

Chapitre 1

Perception de la couleur

1.1	Rétrospective	9
1.2	Les phénomènes chromatiques	11
1.2.1	Le contraste chromatique	11
1.2.2	L'effet de McCollough	13
1.2.3	Le Water Color Effect (WCE)	13
1.2.4	Le Neon Color Spreading (NCS)	14
1.3	Propriétés des surfaces	16
1.3.1	La constance chromatique	16
1.3.2	Mécanismes de la constance	21

Chapitre 2

Perception de la transparence

2.1	Propriétés géométriques (les jonctions)	27
2.2	Propriétés photométriques	29
2.2.1	Le modèle physique soustractif	29
2.2.2	Les modèles additifs	32
2.2.3	Évolution vers la couleur	34
2.2.4	Extension de l'épiscotister vers un modèle soustractif	34
2.3	Modèle de convergence généralisé	35
2.3.1	Translation	35

2.3.2	Convergence	37
2.3.3	Translation et convergence	38
2.3.4	Le modèle des rapports de cône	39
2.3.5	Scaling modèle	40
2.3.6	Tests des modèles	41
2.4	Les substrats neuronaux de la transparence	43
2.4.1	Le bas-niveau	44
2.4.2	Le niveau intermédiaire	45
2.4.3	Le haut-niveau	46

Chapitre 3

Organisation anatomo-fonctionnelle du système visuel

3.1	L'oeil, un appareil optique	50
3.2	L'oeil, structure neuronale	51
3.2.1	Les photorécepteurs	52
3.2.2	L'intégration	54
3.3	Le corps géniculé latérale	60
3.4	Le cortex	63
3.4.1	L'aire V1	64
3.4.2	L'aire V2	65
3.4.3	L'aire V4	65
3.4.4	L'aire IT	67
3.4.5	Le principe de la rétinotopie	67
3.4.6	Les connexions	68
3.5	L'intégration globale	69
3.5.1	Approche anatomique de la cohérence	70

Chapitre 4

Imagerie par résonance magnétique (RMN)

4.1	Principe de la RMN	73
4.2	Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf)	76
4.3	Remarques	79

Synthèse

Chapitre 1**Matériel et méthodes**

1.1	Stimulus	83
1.1.1	Organisation spatiale	83
1.1.2	Espace couleur de travail	85
1.1.3	Modulations chromatiques	85
1.2	Équipements	88
1.2.1	IRM	88
1.2.2	Affichage des stimulus	88
1.3	Procédure	89
1.4	Prétraitements	90
1.4.1	Réalignement intra-modalités	90
1.4.2	Correction des distorsions géométriques	91
1.4.3	Le réalignement inter-modalités	91
1.4.4	Lissage	91
1.4.5	Normalisation spatiale	92
1.5	Analyse	93
1.5.1	Modèle Linéaire Général	93
1.5.2	Analyse statistique	97

Chapitre 2**Mécanismes corticaux impliqués dans le traitement de la cohérence chromatique**

2.1	Matériel et méthodes	100
2.1.1	Procédure	100
2.1.2	Stimulus	102
2.1.3	Participants	103
2.2	Résultats	104
2.2.1	Homogénéité	104
2.2.2	Analyse de la cohérence	104
2.2.3	Traitement de la saillance des stimulus	107

Chapitre 3**Analyses statistiques spécifiques**

3.1	Extraction des données	112
3.2	LME (Linear Mixed-Effects Models)	114
3.3	Estimation d'un modèle statistique	116
3.4	Résultats	122
3.4.1	Analyse des facteurs aléatoires	123
3.4.2	Analyse des facteurs fixes	123

Chapitre 4**Évaluation d'égalisation des contrastes locaux**

4.1	Matériel et méthodes	130
4.1.1	Stimulus	130
4.1.2	Procédure	132
4.1.3	Participants	133
4.2	Résultats	133
4.2.1	Modulations achromatiques	133
4.2.2	Cohérence	134

Chapitre 5**Régions corticales impliquées dans le traitement de la cohérence achromatique**

5.1	Matériel et méthodes	137
5.1.1	Stimulus	137
5.1.2	Procédure	139
5.1.3	Participants	140
5.2	Résultats	140

Chapitre 6**Analyse dans le gyrus parahippocampique**

6.1	Région d'intérêt (ROI)	145
6.2	Matériel et méthodes	147
6.2.1	Stimulus	147
6.2.2	Participants	147
6.2.3	Procédure	148

6.3	Résultats	148
6.3.1	ROI sur la première expérience	150
6.3.2	ROI sur le contrôle du contraste spatial	151

Chapitre 7 Analyse dans le complexe occipito-latéral (LOC)

7.1	Matériel et méthodes	153
7.2	Résultats	154
7.2.1	ROI sur la première expérience	154
7.2.2	ROI sur le contrôle du contraste spatial	156
7.2.3	ROI sur le contrôle achromatique	156

Chapitre 8 Analyse rétinotopique

8.1	Matériel et méthodes	158
8.1.1	Stimulus	158
8.1.2	Acquisition	160
8.2	Résultats	160
8.2.1	Projections sur la première expérience	161
8.2.2	Projections sur le contrôle du contraste spatial	162
8.2.3	Projections sur le contrôle achromatique	162
8.3	V4	164

Partie III	Discussion et conclusion	166
-------------------	---------------------------------	------------

Bibliographie	188
----------------------	------------

Annexe A Espaces de travail
--

A.1	Espace CIE	215
A.2	Espace LMS	218
A.3	Espace DKL	221

Annexe B

Modulations

B.1 Chapitre 2 224
B.2 Chapitre 5 225

Annexe C

Analyses statistiques spécifiques

C.1 Construction du modèle 226
C.2 Analyses statistiques spécifiques 241

Annexe D

Region d'interet

Annexe E

Rétinotopie

Préambule

Le système visuel humain identifie les objets avec une précision, une stabilité et une rapidité remarquable. Pour un objet donné, sa forme, les orientations et les couleurs de ses surfaces nous paraissent stables. Pourtant, cette perception est soumise à de nombreuses ambiguïtés induites par l'environnement et les différents points de vue. De ce fait, il apparaît que la perception ne résulte pas d'une simple analyse des informations locales qui se projettent sur la rétine mais d'une intégration globale de l'ensemble de la scène perçue. Une table rectangulaire projettera sur la rétine une forme de trapèze ou de losange selon le point de vue et la perspective. Le système visuel compense cette distorsion pour nous faire percevoir la forme de la table. Cependant la forme d'un objet repose sur des propriétés géométriques stables et mesurables, longueur, angle... Tout le monde s'accordera pour définir la forme d'un objet. De la même façon, on peut s'interroger concernant la perception des propriétés des surfaces. Quels sont les attributs spécifiques que nous recherchons pour définir une surface ? Pour l'attribution d'une couleur, c'est délicat. La couleur n'est pas une propriété physique liée aux objets qui nous entourent. L'interprétation des sensations de l'oeil sous forme de couleurs se passe au niveau cérébral. Là où il n'y a pas de lumière, il n'y a pas de couleurs. Les couleurs n'ont pas d'existence par elles-mêmes, un stimulus étant constitué uniquement de rayonnements d'intensité et de longueur d'onde différentes. À l'instar des formes dessinées sur la rétine, les lumières projetées ne sont pas directement révélatrices de la surface. Le caractère invariant et mesurable de cette surface est sa réflectance, sa capacité à réfléchir la lumière. La longueur d'onde de la lumière réfléchi par une surface est mesurable mais comment le système visuel parvient-il à déduire la réflectance ?

Pour bien comprendre les problèmes liés au traitement des surfaces et notamment à la perception de leurs couleurs, reconcentrons notre attention sur l'observation d'une table. Même si on a la sensation qu'elle est homogène, de même couleur en toutes ses parties, celles qui réfléchissent la lumière paraissent beaucoup plus colorées que les autres et certaines paraissent blanches par un effet de réflexion spéculaire différent. Nous savons aussi que si on se déplace, ce seront d'autres parties qui réfléchiront la lumière. D'après ce que

nous venons de constater, il est évident que les lumières provenant de cette table peuvent être extrêmement variables. Il n'y a aucune raison, *a priori*, de considérer telle ou telle lumière comme étant celle qui révèle véritablement les propriétés de la table. Et même à supposer qu'on la regarde sous un angle donné fixe, d'autres variations peuvent se produire. Nous savons qu'un éclairage artificiel ou que des verres teintés peuvent influencer les lumières provenant d'un objet et que l'obscurité supprime les couleurs. La couleur n'est donc pas inhérente à la table, mais dépend à la fois de la table, de celui qui la voit, de la façon dont la lumière arrive sur la table et de toutes autres modifications que la lumière réfléchie peut subir avant de parvenir à l'observateur.

De ce fait, lorsque le système visuel est confronté à une tâche perceptive, il doit résoudre au moins deux catégories de problèmes : premièrement, il doit réduire les nombreuses ambiguïtés contenues dans les informations qui atteignent la rétine. Et deuxièmement, il doit rapporter à un seul et même objet les propriétés qui le caractérisent. Dans ce travail nous cherchons à comprendre comment le système visuel parvient à extraire les attributs invariants des surfaces. La perception de ces propriétés dépend de deux indices, la façon dont la surface renvoie la lumière (la réflectance) et la façon dont elle est éclairée (l'éclairage). Par exemple, une feuille blanche éclairée par une lumière rouge projetée sur la rétine la même lumière qu'une feuille rouge éclairée par une lumière blanche. De plus, de nombreux éléments externes peuvent la modifier (ombre, filtre transparent) et rendre d'autant plus difficile l'extraction des propriétés d'une surface. Comment le système visuel parvient-il à faire la différence entre un changement de réflectance et toute autre modification de l'environnement ? Les contrastes chromatiques peuvent être aussi abrupts dans les deux cas, il faut donc envisager des traitements de l'information plus complexes et globaux pour rendre compte de cette discrimination.

Dans les études portant sur la perception des couleurs, l'effet du contexte a régulièrement été mis en évidence. Les contrastes locaux ont été largement étudiés. Cependant l'illusion de Kofka montre la capacité à percevoir une surface stable malgré les modifications entraînées par l'environnement (Delahunt et Brainard, 2004). Cette stabilité est révélatrice du fait que l'analyse locale et notamment les contrastes locaux sont insuffisants pour rendre compte des phénomènes de constance achromatique. De même, la constance chromatique montre que dans certaines situations les changements colorimétriques sont plus importants que les changements chromatiques perçus. Dans la figure 1, la pierre qui constitue la fenêtre projette deux lumières très différentes à cause de l'ombre. Nous voyons que la couleur est un percept extrêmement sensible à l'influence des informations globales conte-

nues dans une image. Une analyse des contrastes locaux conduira à découper les pierres en deux surfaces différentes (Figure 1).

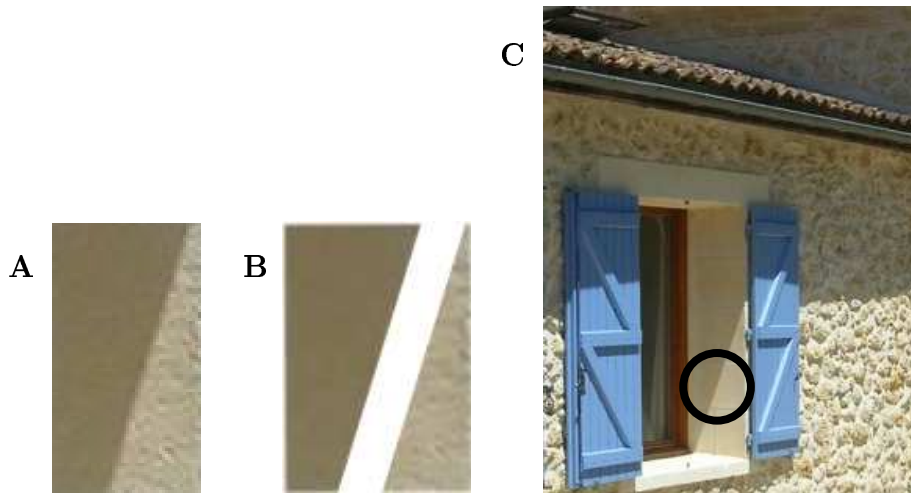


FIG. 1: **A** semble être constituée de deux surfaces différentes que l'on peut segmenter comme le montre **B**. Mais si on ajoute un contexte (**C**), on se rend compte qu'il s'agit de la même surface dont les informations lumineuses sont modifiées par l'ombre du toit.

Dans les scènes naturelles, il n'existe pas de situations où les caractéristiques chromatiques intrinsèques d'une surface ne sont pas modifiées par l'environnement. En permanence nous sommes confrontés à ce que Adelson (2000) nomme les phénomènes d'atmosphère. Ces derniers peuvent faire référence à des phénomènes multiplicatifs illustrés par de simples changements d'éclairage, d'ombre (D'Zmura et al., 2000; Kingdom et al., 2004) ou bien des phénomènes additifs que l'on rencontre dans le cadre de surfaces vues à travers d'autres matières comme le brouillard, la fumée, une vitre colorée ... (Hagedorn et D'Zmura, 2000). Dans cette étude, nous avons fait le choix d'utiliser le phénomène de transparence chromatique afin de mettre en évidence le traitement global des informations locales d'une image. En effet, la transparence illustre bien un contraste brusque qui est habituellement significatif d'un changement de matière mais que le système visuel interprète différemment dans ce cas précis. Dans la figure 2, si on considère uniquement les changements locaux de lumière qui se projettent sur la rétine, on ne détecte pas la présence du filtre transparent que seule la vue globale de l'image induit. La transparence ne peut être perçue que si on considère l'image dans sa globalité. Elle modifie les lumières provenant objectivement des surfaces couvertes par le filtre, pourtant il est montré que les observateurs sont capables de percevoir les propriétés intrinsèques de ces mêmes surfaces ainsi que celle du filtre (D'Zmura et al., 2000; Robilotto et Zaidi, 2004). Quels sont les mécanismes impliqués dans

la perception de ces deux surfaces? Pour un point de l'espace, il n'y a qu'une lumière projetée sur la rétine, pourtant nous parvenons à extraire deux informations. Quels sont les indices utilisés par le système visuel pour dissocier les deux, et surtout pour détecter qu'il y a deux surfaces superposées? Afin de donner de nouveaux éléments de réponse sur ces questions, nous chercherons à mettre en évidence les corrélats neuronaux impliqués dans ces mécanismes de traitement global des surfaces.

Nous faisons l'hypothèse que les processus visuels sont liés à la taille des champs récepteurs des neurones impliqués. Par conséquent l'intégration globale d'une image exige des champs récepteurs de grandes tailles. En effet, le codage de bas-niveau (V1 ou inférieur) ne peut opérer des intégrations que dans de petits champs récepteurs ou par des interactions neuronales latérales (communication entre neurones voisins d'une même aire). De nombreuses études montrent que même si l'activité des neurones de V1 est modulée par des stimulations contextuelles en dehors de leurs champs récepteurs, l'intégration à longue-distance ne peut être expliquée que par des mécanismes de feedback (Angelucci et al., 2002; Angelucci et Bressloff, 2006). Donc une intégration globale, comme celle qui est présente pour la transparence, exige des neurones à grands champs récepteurs. En effet, la taille des champs récepteurs des neurones visuels augmente au fur et à mesure que l'on progresse hiérarchiquement dans les voies du système visuel, à contrario des fonctions qui sont, elles, de plus en plus spécifiques. Nous pouvons donc imaginer l'existence d'un mécanisme capable de détecter les indices cohérents présents dans une scène. Par exemple nous savons que la disparité binoculaire et l'extraction de la forme par le mouvement nécessitent que certaines informations soient liées pour parvenir à la création d'une entité qui ne pourrait pas l'être si on ne considérait que le codage local. L'intégration des composantes d'un objet en un percept unique crée un objet cohérent qui lui permet d'émerger du contexte. Quel circuit neuronal en est responsable?

Objectifs

L'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) nous permettra de déterminer les substrats neuronaux impliqués dans le traitement des surfaces chez l'humain. Notamment l'intégration globale des informations chromatiques locales mises en évidence par des effets de transparence. Nous utiliserons le modèle de transparence décrit par D'Zmura et al. (1997) pour produire artificiellement la perception d'une surface transparente proche de celle que l'on peut trouver dans les scènes naturelles. Grâce à ce modèle nous pourrions isoler uniquement le traitement global des indices lumineux locaux. En effet il existe de nombreux modèles produisant de la transparence en manipulant des indices

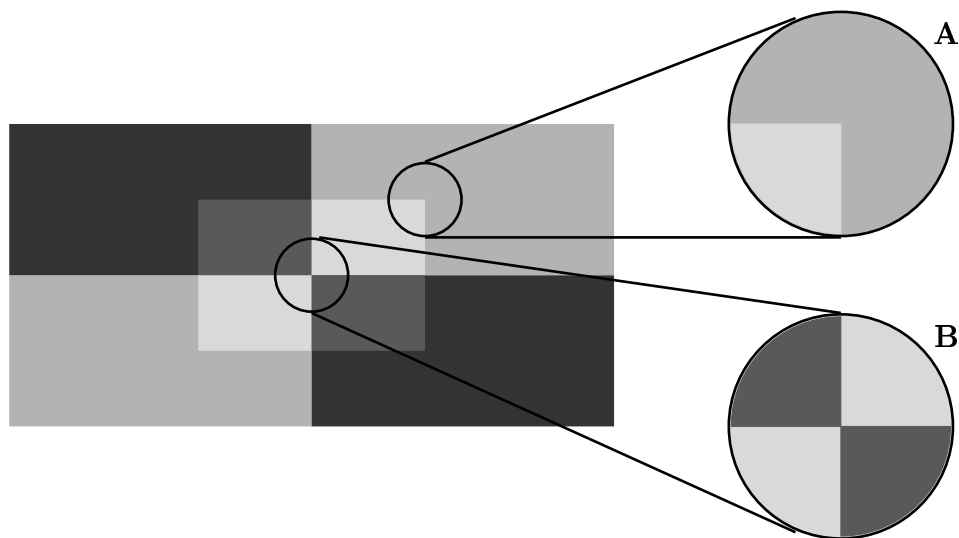


FIG. 2: Le traitement global de cette figure nous fait percevoir quatre surfaces recouvertes d'un filtre transparent, alors que les contrastes locaux (**A** et **B**) nous indiquent huit surfaces.

divers (dans la figure 2 la manipulation de la luminance induit la perception d'un filtre transparent). Le modèle de D'Zmura et al. (1997) se focalise sur l'organisation globale des indices chromatiques locaux. Il permet de produire deux types de conditions avec les mêmes informations de lumières locales tout en manipulant l'organisation globale. Ceci produira ou non un effet de transparence colorée. Ainsi, grâce aux réseaux neuronaux mis en évidence dans ce traitement et aux fonctions correspondantes connues, nous pourrions inférer les moyens que le système met en place pour extraire les informations nécessaires à la construction de ce que Barrow et Tenenbaum (1978) nomment les images intrinsèques d'une surface.

Plan

la première partie a pour vocation d'éclairer le lecteur sur les connaissances actuelles concernant la vision des couleurs pour nous mener aux questions qui restent en suspens et notamment introduire la problématique de ce travail de thèse.

Dans le premier chapitre nous montrons que la perception de la couleur doit être induite par des processus plus complexes que de simples traitements locaux et peut faire intervenir des intégrations globales de l'image. Deux surfaces d'apparence identique peuvent projeter

des lumières différentes sur la rétine, de même que des lumières identiques peuvent provenir de surfaces perceptivement différentes. Ce paradoxe s'explique par un conflit entre traitement local et global menant tous deux à la perception de surfaces différentes.

Dans le deuxième chapitre, nous focaliserons notre attention sur les travaux portant sur les phénomènes de transparence. Nous présenterons dans quelle mesure certains indices visuels peuvent induire la perception de la transparence et quelle est la validité de ces modèles pour rendre compte du traitement des surfaces (filtrées et filtrantes). Notamment le modèle décrit par D'Zmura et al. (1997) qui propose de manipuler la cohérence des informations chromatiques comme inducteur de l'effet de transparence. C'est ce modèle que nous utilisons dans ce travail.

Dans le troisième chapitre, nous verrons comment l'information lumineuse est traitée par le système en terme de réponse neuronale. Pour cela nous remonterons hiérarchiquement les voies visuelles. Nous verrons de quelle façon l'oeil transforme l'information lumineuse en information neuronale pour ensuite coder localement et ensuite globalement ces informations en propriétés de plus en plus spécifiques au fur et à mesure que l'on progresse le long du traitement du système. Cette description nous permettra de mettre en évidence la différence entre codage et perception. Cependant, ces traitements ne suffisent pas pour décrire les phénomènes exposés dans le chapitre 1. De même, il ne permettent pas de rendre compte de la transparence, un phénomène visuel particulièrement adapté à l'illustration de l'ambiguïté locale dont nous parlons.

Pour mieux comprendre les mécanismes sous-jacents au traitement de la transparence, nous cherchons à mettre en évidence ses substrats neuronaux. Dans le quatrième chapitre nous exposerons les détails de la technique d'imagerie fonctionnelle (IRM) que nous utilisons pour isoler les régions cérébrales impliquées dans la perception de la transparence.

La deuxième partie de cette thèse est consacrée à la description des méthodes expérimentales mise en place, des résultats obtenus et de la discussion relative à ceux-ci constituera la troisième et dernière partie. L'effet de transparence est subtile et la confection des stimulus est une étape importante afin de produire un effet robuste et mesurable par IRMf. En s'appuyant sur le modèle de transparence de D'Zmura et al. (1997), nous construisons des stimulus transparents et non-transparentes partageant les mêmes propriétés locales (donc les mêmes activations d'encodage) mais différents par leurs propriétés globales. En contrastant ces deux conditions, la technique d'imagerie par résonance magnétique nous

permet d'isoler les substrats neuronaux sensibles aux indices globaux d'une image dans le traitement des surfaces. Après une première localisation des régions corticales impliquées dans le traitement de la transparence, nous contrôlons quelques phénomènes tels que la saillance, le contraste chromatique et l'achromaticité. Afin de mieux identifier les régions isolées, nous localisons certaines aires corticales décrites dans la littérature et évaluons leurs implications dans la perception de la transparence. Enfin nous discutons nos résultats.

Première partie

Introduction

Chapitre 1

Perception de la couleur

Les bases anatomiques du traitement de bas-niveau de l'information chromatique sont relativement bien connues. Nous les redéfinirons plus précisément dans le chapitre 3. Même si les processus sont relativement bien définis, l'intégration des signaux des cônes L, M et S dans les voies post-réceptrices reste sujet à débat. La perception des couleurs ne répond pas à des mécanismes rigides. Dans ce sens, la mise en évidence des métamères a été un premier indice de la complexité de la perception des couleurs.

Historiquement la colorimétrie a procédé au raisonnement inverse, l'observation des phénomènes colorés a amené à des inférences d'ordre anatomique. Le grand physicien anglais, Newton, dans son traité *Opticks* en 1704, comprend que les lumières colorées ne sont pas des modifications de la lumière blanche, mais plutôt ses éléments constitutifs originels. La lumière blanche est constituée de lumières colorées. C'est un premier pas vers l'identification des attributs auxquels le système visuel est sensible et donc la compréhension des mécanismes qui le définissent.

1.1 Rétrospective

Avant d'aller plus en avant dans le récit des découvertes concernant la perception des surfaces colorées, il paraît utile de préciser un point de vocabulaire portant souvent à confusion. La trichromatie est une description comportementaliste de la vision des couleurs qui repose sur l'observation qu'un mélange de trois lumières bien définies peut générer une lumière identique en apparence à n'importe quelle autre lumière. Cependant le terme de trichromatie ne décrit en rien le mode de codage du système visuel. Nous parlerons de trivariance pour qualifier le système visuel humain et l'existence, dans la

rétine, des trois pigments différemment sensibles à la lumière qui interviennent dans le traitement de l'information chromatique (Chapitre 3). Le principe de trichromatie peut impliquer une trivariance à l'encodage mais d'autres modèles sont possibles. Nous pouvons par exemple concevoir l'intégration de quatre photopigments pour former trois voies (Knoblauch, 1999).

Young décrit le modèle ondulatoire de la lumière et, de fait, le principe d'interférence lorsque des faisceaux cohérents se rencontrent. Cependant, l'existence dans la rétine d'un récepteur sensible à chaque type d'ondulation est inconcevable. C'est pourquoi Young (1802) fait l'hypothèse que seulement trois mécanismes peuvent être suffisants, à l'instar des observations physiques décrivant un mélange de seulement trois composantes pour produire toute la gamme de couleur. Young ne détermine pas le nombre de récepteurs nécessaires. De plus, ici on ne parle que de couleur "primitive" ou "simple", des sensations que Young ne définit pas clairement. Young était également un précurseur de l'idée que la perception d'une sensation colorée dépend de l'environnement. Ses idées furent reprises plus tard sous le nom de constance chromatique, où une surface peut être perçue de façon identique malgré les modifications induites par l'environnement (éclairage). Cependant, il se place à un niveau perceptif qui n'est pas révélateur de l'encodage. Young ne fait pas encore la distinction entre les deux. Il laissera comme bilan que la trichromatie n'est pas le fait qu'il existe seulement trois différentes sortes de lumières physiques mais que la perception des couleurs est représentée par trois composantes quelque part dans le système visuel. La trichromatie n'est donc pas un phénomène physique mais physiologique (Knoblauch, 2002; Mollon, 2003).

Sur la base d'études psychologiques, Hering (1920) observe qu'il n'existe pas trois mais quatre composantes qui ne peuvent pas être décomposées perceptuellement par les autres, le jaune, le bleu, le rouge et le vert (auxquels Hering ajoutait le noir et le blanc qu'il considérait comme des couleurs). Mais ce qui est innovant dans l'approche de Hering, est le fait que les quatre couleurs peuvent être regroupées en deux paires dont chaque membre est l'antagoniste de l'autre. Il écrit ainsi en 1878 : *"Le jaune peut jouer dans le rouge ou dans le vert, mais non dans le bleu; le bleu, à son tour, dans le rouge ou dans le vert; le rouge dans le jaune ou dans le bleu"*. Hering parle de couleurs antagonistes, de sensations élémentaires de couleur, ou couleurs psychologiques primaires qui codifient notre perception par processus d'opposition, comme nous le formulons aujourd'hui.

Les quelques théories que nous venons de voir sont fondées uniquement sur des études du

comportement. Elles commencent à trouver leur justification biologique bien plus tard : les couleurs antagonistes de Hering nous rappellent, sans pour autant en rendre compte parfaitement, le codage par antagonisme des cellules ganglionnaires (Chapitre 3). Encore aujourd'hui la psychophysique permet d'observer et décomposer des phénomènes chromatiques que la physiologie ne permet pas encore d'expliciter. Dans la section suivante nous évoquerons quelques uns de ces phénomènes chromatiques dont les traitements visuels locaux et stimulus-dépendants décrit dans le chapitre 3 ne peuvent pas rendre compte.

1.2 Les phénomènes chromatiques

1.2.1 Le contraste chromatique

La perception de la couleur d'une surface est influencée par les couleurs qui l'entourent. Ce phénomène est connu sous le nom de "contraste chromatique". La figure 1.1 montre qu'une surface uniforme entourant une cible induit une modification de la perception de la couleur de cette dernière (Ekroll et al., 2004). La configuration la plus simple est un carré gris que l'on perçoit rosâtre lorsqu'il est entouré d'une surface verte.



FIG. 1.1: Contraste chromatique. Les carrés aux centre des images ont des propriétés spectrales identiques. Cependant les surfaces autour sont différentes. Le contraste entre ces surfaces fait que les surfaces cibles sont perçues différemment dans les deux cas.

Il est parfois difficile de faire la différence entre contraste et constance chromatique (phénomène que nous étudierons plus tard). Dans le cas du contraste, ce sont les informations avoisinantes qui induisent une perception différente pour un même stimulus. Dans le cas de la constance, ce sont les informations avoisinantes qui permettent de percevoir de façon identique, deux stimulus différents. Les effets de constance interviennent sur l'interprétation de la réflectance d'une surface. Le système visuel infère un changement d'illumination et garde la perception d'une réflectance identique. Cependant l'effet de contraste est plus

robuste et perdure malgré plusieurs illuminations différentes même si l'effet est atténué (Lotto et Purves, 2000; Albert, 2006). Ceci est révélateur d'un traitement à bas-niveau du contraste chromatique.

Il est important de faire la distinction entre contraste spatial simultané et adaptation temporelle. Parfois on parle de contraste comme d'un phénomène instantané qui ne dépend que des interactions spatiales entre les régions d'une image et non pas des phénomènes à plus grande échelle temporelle qui peuvent s'apparenter à de l'habituation. Cependant il est très difficile de faire la différence entre les deux, car les deux phénomènes se recoupent souvent. Rinner et Gegenfurtner (2000) ont estimé que les mécanismes liés au contraste opéraient dans les 25 millisecondes après l'affichage du stimulus.

Brown et MacLeod (1997) ont montré que le contraste n'est pas l'objet d'un traitement global de la scène mais bien local. Si l'on place deux cibles identiques sur des fonds ayant une moyenne globale identique mais une variance différente, les cibles ne seront pas perçues de façon identique. Donc, non seulement la moyenne des contrastes chromatiques influence la perception d'une cible mais aussi sa variance.

Cependant la distinction entre les effets de contrastes "locaux" et "globaux" ne sont pas toujours clairs (Kraft et Brainard, 1999). En effet, Brenner et al. (2003) montrent que les informations aux bords de la cible ne sont pas plus influentes que celles qui en sont éloignées. Pour autant, d'autres études décrivent une contribution décroissante relative à la distance (Wachtler et al., 2001; Wolf et Hurlbert, 2003). Ce n'est donc pas la moyenne mais la variabilité dans toute l'image, et pas seulement au bord de la région test, qui influe sur le contraste perçu.

Les cellules à antagonisme chromatique semblent être de bons candidats pour traiter le phénomène de contraste chromatique. Cependant le contraste local qu'elles codent entre leur champ récepteur central et périphérique ne dépasse pas 1 ou 2 degrés d'angle visuel en vision centrale. Le codage par les cellules à antagonisme chromatique est trop local pour rendre compte des contrastes chromatiques. Cependant, les études neuropsychologiques et neurophysiologiques montrent que le contraste chromatique est traité à très bas-niveau, V1 ou plus bas (Hurlbert et Wolf, 2004; Wachtler et al., 2003).

Le contraste chromatique semble être un phénomène de bas-niveau et est impliqué dans bon nombre d'autres phénomènes perceptifs colorés.

1.2.2 L'effet de McCollough

Si on regarde alternativement des barres verticales rouges et des barres horizontales vertes chacune pendant quelques secondes et pour une durée totale de quelques minutes, des barres achromatiques apparaîtront verdâtres si elles sont verticales et rougeâtres si elles sont horizontales (Figure 1.2). Des rayures achromatiques apparaissent colorées selon leurs orientations. Cet effet a été découvert par McCollough (1965). Il est extrêmement robuste car si l'adaptation est suffisamment longue, l'effet peut encore être observé 24h plus tard. L'explication de cet effet fait toujours débat. Il peut être attribué à des phénomènes d'adaptation des cellules du CGL et du cortex visuel primaire (McCollough, 2000). Ou bien il peut nécessiter l'implication de régions corticales de haut-niveau (frontales). Cette dernière explication est soutenue par Barnes et al. (1999).

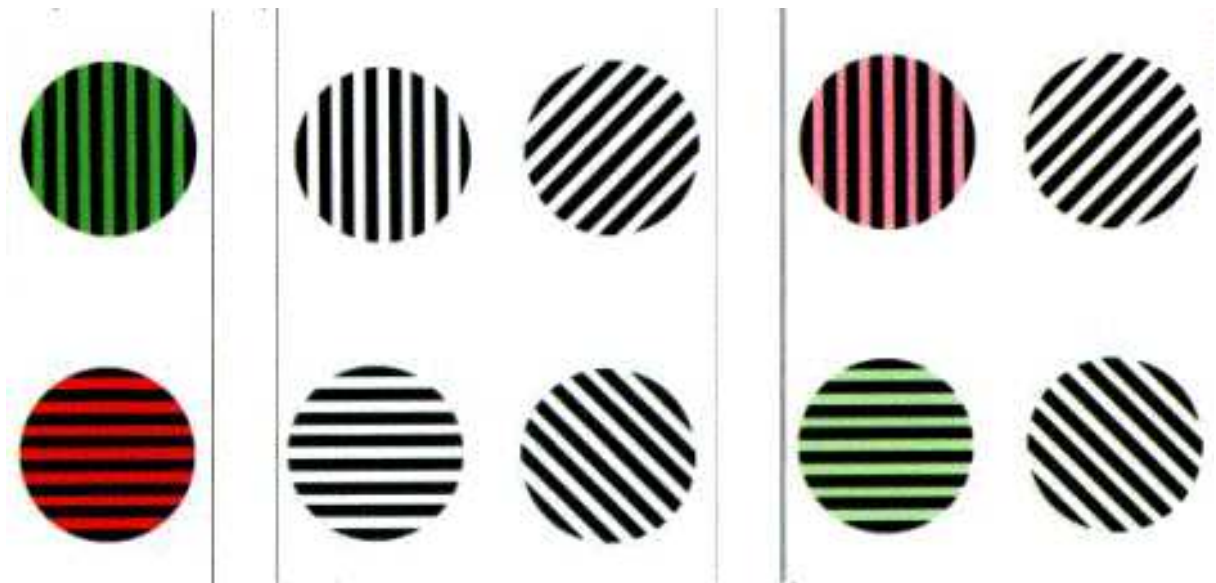


FIG. 1.2: Humphrey et al. (1995). La colonne de gauche regroupe les stimulus à fixer lors de l'habituation. La colonne de droite représente ce que les observateurs perçoivent lorsqu'ils fixent les figures correspondantes de la colonne du milieu.

1.2.3 Le Water Color Effect (WCE)

Le watercolor effect est un phénomène qui a été décrit récemment par Pinna (1987). C'est une assimilation qui apparaît sur la base de fines bandes colorées sur les bords d'une sur-

face. Par exemple, dans la figure 1.3, une surface blanche définie par des bords violets sera perçue dans les tons pastel orangé si on ajoute une fine bande d'orange à l'intérieur des bords. Les travaux de Devinck et al. (2005) décrivent les règles permettant d'optimiser les contrastes des deux bandes qui constituent le bord de leur stimulus. Le WCE n'est pas purement chromatique et nécessite également une intégration globale des contours (Von der Heydt et Pierson, 2006).

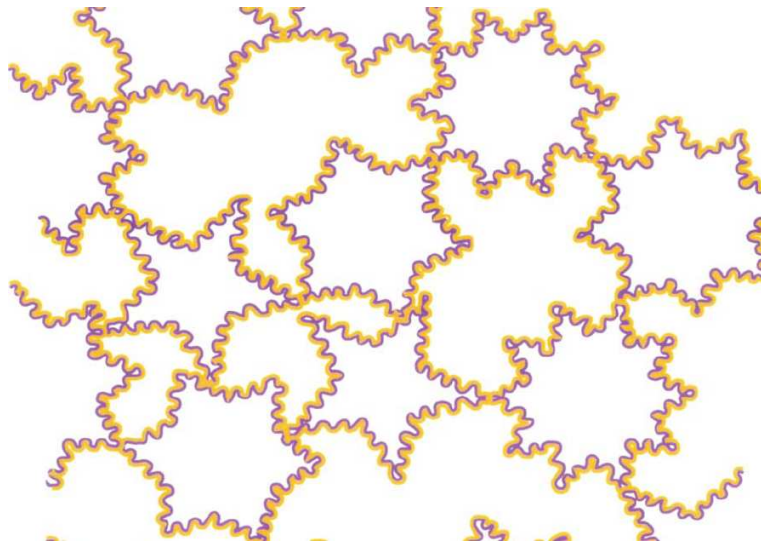


FIG. 1.3: Watercolor effect. Pinna et Grossberg (2005). La configuration des bords induit la perception de surfaces orangées.

1.2.4 Le Neon Color Spreading (NCS)

Si on arrange quatre ensembles de cercles concentriques de couleur partiellement noire et bleue (Figure 1.4), il apparaît une surface translucide colorée suivant la configuration des contrastes des cercles (voir Bressan et al. (1997) pour une revue). Le phénomène est plus fort en condition achromatique, cependant on peut construire des stimulus entièrement chromatiques. Dans ce dernier cas de figure, plus les teintes sont distinctes, plus l'effet sera fort. En condition hybride, si la figure principale est achromatique, alors on percevra un voile transparent de la couleur atténuée qu'on a ajouté. En condition inverse, c'est un voile de couleur opposée qui apparaîtra.

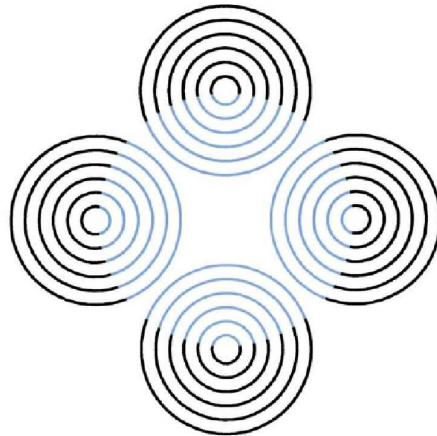


FIG. 1.4: Neon color spreading (Pinna et Grossberg, 2005).

Ces deux derniers effets (WCE et NCS) semblent très proches à cause de cette propagation de la couleur à longue distance. Ils reposent tous les deux sur la même comparaison très locale de deux couleurs. Pourtant c'est dans le traitement global qu'ils diffèrent par complétion d'un segment pour le néon color spreading et par superposition d'au moins deux lignes dans le watercolor. Pinna et Grossberg (2005) ont tenté de modifier ces traitements globaux pour mettre en évidence un mécanisme commun à ces deux phénomènes. La figure 1.5 montre comment ils induisent les deux phénomènes en même temps.

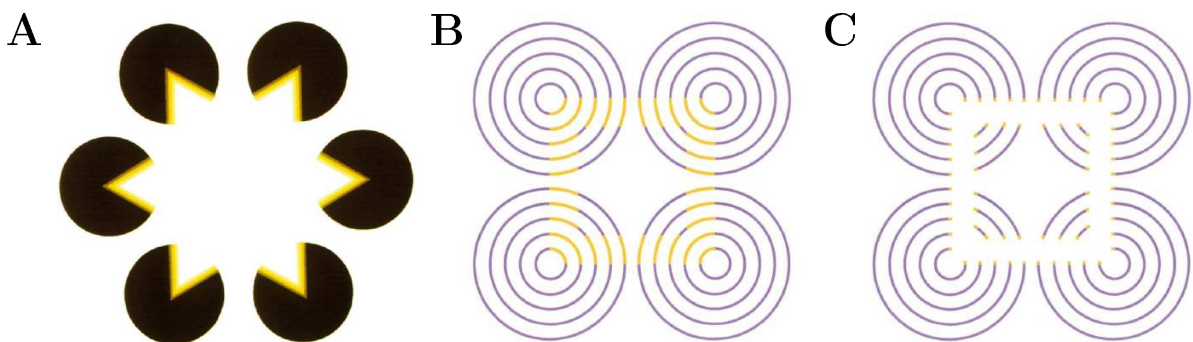


FIG. 1.5: Exemples de conditions hybrides entre Watercolor Effect et Neon Color Spreading (Pinna et Grossberg, 2005). **A** - La perception d'une étoile, classiquement induite par le positionnement des ouvertures des camemberts dans le NCS, apparaît légèrement colorée par la présence de bandes jaunes à l'intérieur de ces ouvertures (paragraphe 1.2.3). Cependant l'effet reste très faible. **B** - L'effet de NCS est défini par la différence de couleur des lignes qui engendre la perception d'une surface jaune. **C** - L'effet de NCS de la figure **B** est provoqué par la continuation des lignes jaunes qui est induite par WCE. L'imbrication de ces deux effets produit la perception d'une surface carrée légèrement jaunâtre.

1.3 Propriétés des surfaces

Dans cette liste non exhaustive des effets chromatiques que nous venons d'énumérer, il apparaît que l'extraction des propriétés des surfaces repose sur la gestion de tous ces phénomènes. Koffka nous montre que la perception d'une surface achromatique ne repose pas seulement sur des relations locales mais que l'organisation globale d'une image est toute aussi importante (Figure 1.6). Ainsi, une surface peut être perçue de façon homogène alors que les contrastes locaux devraient la segmenter. Plutôt que d'interpréter le contraste chromatique comme une conséquence des contraintes imposées par le système visuel précoce, le contraste chromatique peut être interprété comme étant le résultat d'une stratégie visuelle dans laquelle la perception de la couleur est générée en tenant compte d'autres contributions que celle de la seule surface observée. Le contraste chromatique de la figure 1.1 ne serait en fait qu'une constance chromatique avortée ou une estimation de la surface sur une base incomplète.

De nombreux phénomènes peuvent perturber l'homogénéité des lumières réfléchies par une surface alors même que le système visuel n'y est pas sensible. Le phénomène permettant de percevoir une surface stable malgré l'influence de l'environnement se nomme la constance. Voyons maintenant quels phénomènes rendent compte de cette constance et les stratégies que le système visuel peut mettre en place pour les traiter.

1.3.1 La constance chromatique

Avant de poursuivre plus avant dans la description de ce phénomène, il faut définir quelques points de vocabulaire :

- L'**illumination** est la lumière qui éclaire l'objet. Elle est réfléchiée par la surface.
- La **réflectance** (albédo) est la proportion de lumière réfléchiée par la surface. Cette propriété est spécifique aux surfaces. Le système doit l'identifier pour définir une surface.
- La **luminance** ou **chromaticité** sont les deux termes utilisés selon qu'il s'agit d'une lumière achromatique ou chromatique, respectivement. On définit ainsi la lumière qui parvient à l'oeil en provenance de la surface.

La figure 1.7 illustre ces différentes composantes.

D'un point de vue physique, la lumière qui arrive à l'oeil (L) peut se décomposer comme suit :

$$L_{(x,y)} = E_{(x,y)} \cdot R_{(x,y)} \quad (1.1)$$

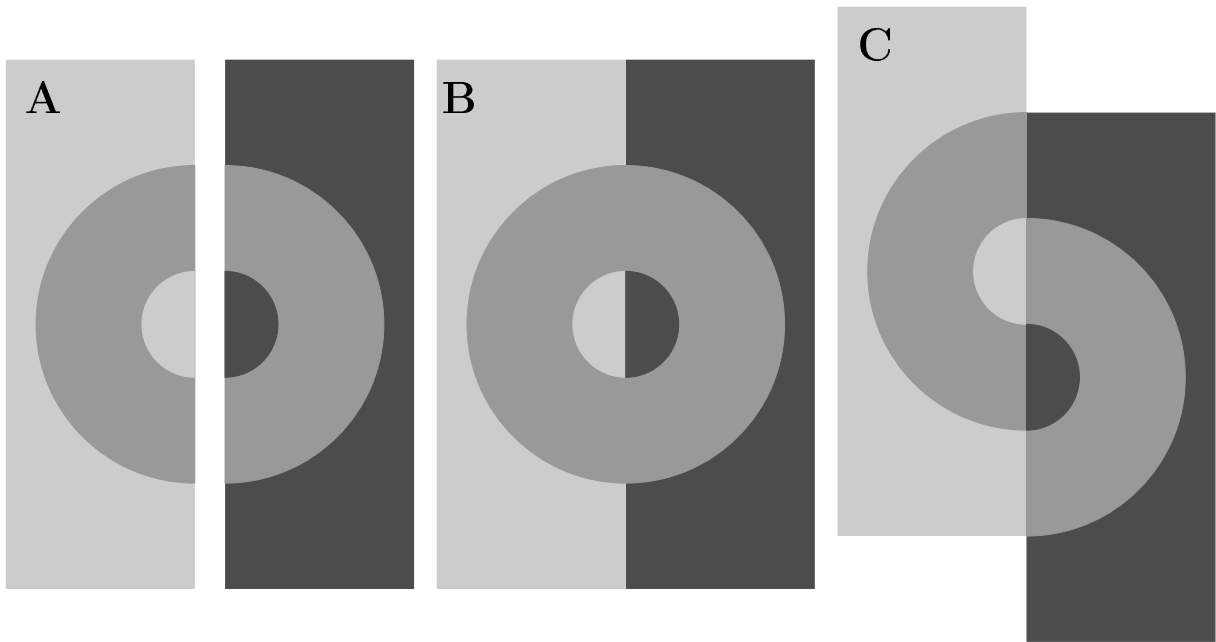


FIG. 1.6: Contraste simultané. Les deux arcs de cercle de la figure **A** ont une luminance égale mais les effets de contraste nous les font percevoir différemment. Lorsque les deux arcs de cercle sont accolés (Figure **B**), les contrastes locaux sont inhibés par la configuration spatiale globale de l'image et les deux surfaces nous apparaissent identiques. Illusion mise en évidence par Koffka (1935). Dans la figure **C** est une variante de l'illusion de Koffka (Adelson, 2000) où nous voyons que cette même organisation globale peut induire la perception de surfaces transparentes si l'on fait coulisser les deux arcs de cercles.

Dans l'équation 1.1, la lumière qui arrive à l'oeil (L) est le produit de l'éclairage (E) avec la réflectance (R) pour chaque point (x, y) de l'espace.

La difficulté que l'on rencontre ici, est que le système visuel ne reçoit que L . Dans ces conditions comment déduit-on R et E ? Pour chaque valeur d'un terme il y a une infinité du second qui répond à l'équation. Cependant il est établi que le système visuel est extrêmement performant pour estimer la réflectance d'un objet et ceci malgré les changements d'illumination. C'est ce qu'on appelle la "constance". Au XVIII^{ème} siècle, Gaspard Monge faisait déjà la démonstration d'effets relatifs à la constance chromatique (Monge, 1789; Mollon, 2006).

Pour rendre compte de la constance chromatique, il ne s'agit pas seulement de rapports locaux comme dans les effets de contrastes. La constance est un phénomène bien plus global (Figure 1.6). À l'instar du phénomène de contraste, l'effet de constance augmente avec le nombre de surfaces qui composent l'image (Zaidi, 1999; Ripamonti et Westland, 2003). En effet, si on présente une seule surface, il est impossible de parvenir à définir si la couleur

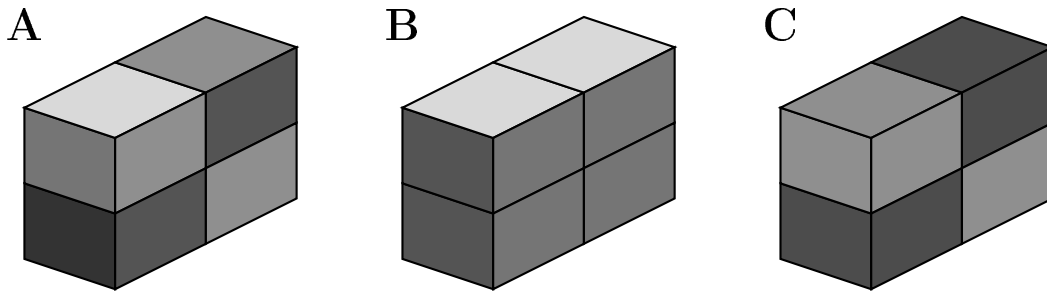


FIG. 1.7: Adelson (2000). Décomposition de l'image **A** en deux propriétés intrinsèques, l'illumination (**B**) et la réflectance (**C**).

qui parvient à l'oeil est due aux propriétés de réflectance de la surface ou bien à l'éclairage.

La "snake illusion" (fig 1.8) permet de voir comment l'effet de contraste peut être influencé à distance, non pas en jouant directement sur le contraste mais en impliquant un nouvel effet (atmosphère) qui va modifier la perception du contraste. Selon Adelson (2000), la notion d'atmosphère complète l'équation 1.1 en ajoutant une composante qui modifie la lumière parvenant à l'oeil en s'interposant sous forme de filtre (verre teinté, brouillard, fumée, rideaux....) entre la source lumineuse et l'objet ou entre l'objet et l'oeil. On peut noter qu'il n'existe pas de situation où il n'y a pas d'atmosphère et où l'oeil est en relation directe avec la lumière réfléchié par la surface observée.

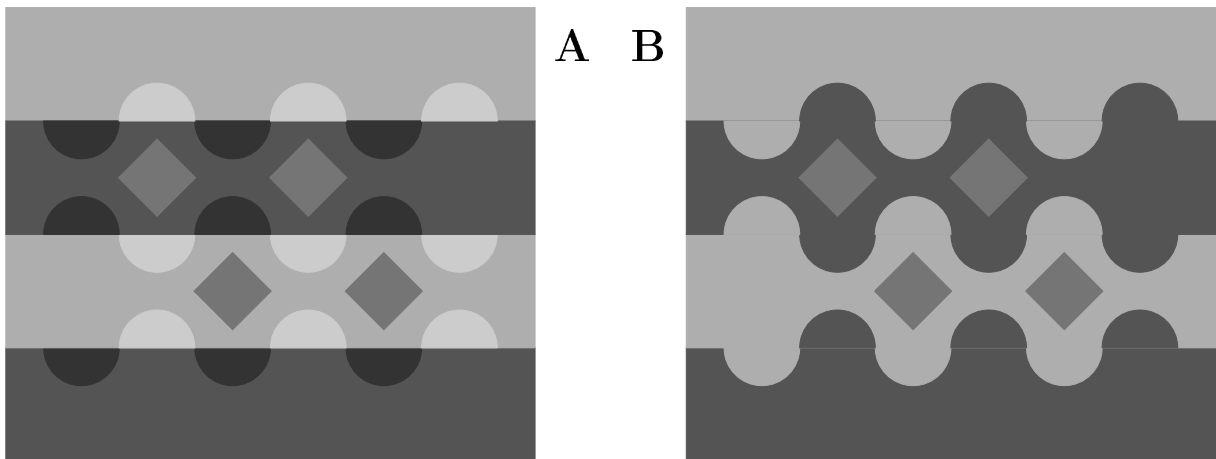


FIG. 1.8: Snake Illusion, Adelson (2000). Les losanges ont tous la même luminance. Le contraste local entre les losanges et le fond sont les mêmes dans les deux figures. Dans la configuration en serpent (**A**) les losanges apparaissent différents. Dans la configuration en anti-serpent (**B**) les losanges apparaissent presque identiques.

Ce phénomène est central dans la vision quotidienne. Par exemple, lorsque l'on regarde de l'herbe verte, celle-ci nous paraît de la même couleur, qu'elle soit éclairée par un soleil de midi, un soleil couchant ou bien même à l'ombre d'un arbre. Cependant les lumières qui parviennent à la rétine dans ces trois cas, ont des spectres très différents. La constance chromatique fait référence à la tendance du système visuel à stabiliser les propriétés d'un objet et ceci indifféremment des perturbations infligées par l'environnement. Historiquement on considérait que la lumière qui parvient à la rétine ne pouvait être influencée que par les variations d'illumination.

Estimation de l'illumination

Les conditions d'éclairage sont un paramètre indispensable et pourtant elles représentent la principale source de perturbation pour percevoir les propriétés intrinsèques de la surface qui les réfléchissent. La figure 1.9 montre que cette influence peut engendrer des situations où une surface peut être perçue de deux couleurs différentes (jaune ou bleue) qui sont elles même différentes de la couleur perçue (grise) si on isole cette surface du contexte. Les caractéristiques de cette chromaticité sont directement liées à celle de l'éclairage. Le paradoxe de la perception est d'avoir fixé ses traitements sur l'analyse d'une surface X dont les propriétés physiques sont largement dépendantes d'une tiers composante Y (l'éclairage). Dès lors, l'un des principaux défis pour le système visuel est de dissocier ces deux composantes.

Maloney (2002) fait une revue des différents travaux qui ont développé l'hypothèse que le système visuel estime les propriétés chromatiques de l'illumination avant d'estimer la réflectance. En effet, si le système connaît les caractéristiques de l'éclairage alors il peut corriger l'information qui parvient à l'oeil pour en inférer la réflectance d'une surface. Cependant Amano et al. (2006) montrent que la connaissance explicite des conditions d'éclairage n'a pas d'effet sur la perception des surfaces. Donc quels sont les indices qui permettent au système de déduire cette illumination ? De même, d'après Khang et Zaidi (2004), le principe qui consiste à faire la moyenne du fond pour en estimer l'éclairage ne reflète pas l'effet de constance. Aussi, Yang et Shevell (2003) mettent en évidence les limites du système lorsque celui ci est en présence de plusieurs sources lumineuses. On observe que l'effet de constance diminue quand on égalise les différentes sources de lumière. Tous ces travaux tendent à montrer que l'estimation de l'illumination est liée à la constance mais sans en être la source.

Aujourd'hui les débats concernant les mécanismes évaluant l'illumination sont encore ouverts. Delahunt et Brainard (2004) ont fait l'hypothèse, infructueuse, que le système traite

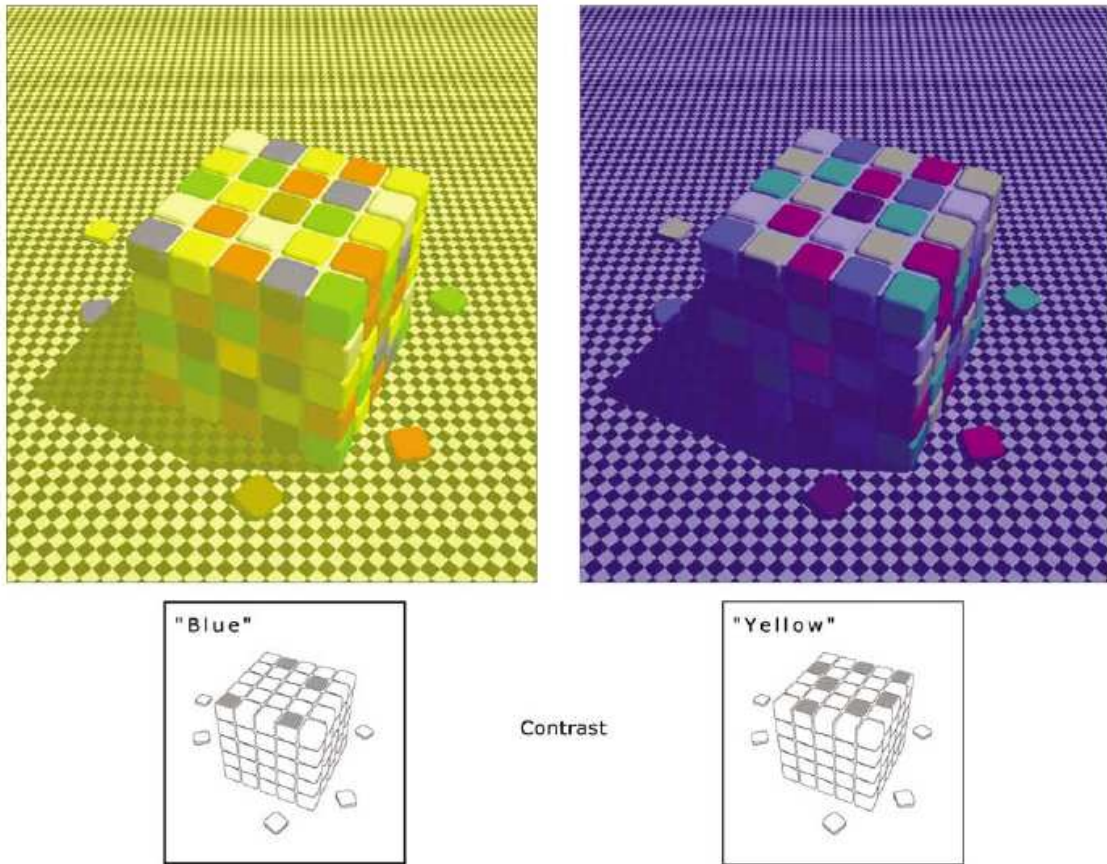


FIG. 1.9: Lotto et Purves (2002). Effet sur la perception des couleurs lorsque des surfaces de réflectance identique sont présentées dans des scènes dont l'éclairage est spectralement différent. Les schémas du bas indiquent les surfaces grises identiques dans les deux figures. Dans la figure de gauche les surfaces grises sont perçues bleues et à droite elles sont perçues jaunes. Il suffit de masquer l'environnement pour se persuader que ces surfaces sont identiques.

le problème d'illumination en considérant que la lumière naturelle du jour est codée et donc la correction est intégrée implicitement pour la perception des réflectance. Golz et MacLeod (2002) estiment que la "luminance-chromaticity" fournit une meilleure estimation de l'éclairage. Alors que certaines études montrent qu'il vaut mieux se fonder sur la brillance des objets pour estimer l'éclairage (Lennie et D'Zmura, 1988; Tominaga et al., 2001). Plus particulièrement, il est naturel d'étendre cette approche à l'estimation de la distribution spatiale de l'illumination (Boyaci et al., 2004), ce qui introduit les études sur l'orientation des surfaces.

Orientation de l'objet

La correction par l'illumination permet d'extraire la réflectance d'une surface, à condition que la surface cible et le fond soient orientés de la même manière. Le cas échéant, le fond permet d'estimer l'illumination mais l'orientation différente de la surface ne conduira pas à une bonne perception de sa réflectance. Une même surface peut également avoir différentes orientations. La plupart des études produisent des stimulus en 2D, pourtant dans les scènes naturelles, nous sommes rarement confrontés à de telles situations. Les surfaces que nous identifions sont définies en 3D. Cette configuration procure plus d'indices que la 2D. Il a été montré que la géométrie d'une scène, d'un objet, influence la perception de la réflectance d'une surface (Boyaci et al., 2003). En relation avec l'orientation, le système incorpore les informations de forme de l'objet dans l'estimation de sa réflectance (Bloj et al., 1999). La stratégie de l'observateur est alors d'évaluer le degré d'incidence des rayons lumineux sur la surface selon son orientation. Une surface peut avoir plusieurs changements d'orientation qui peuvent induire des ombres. Dans ces conditions, l'estimation de l'illumination est difficile.

Est-il nécessaire de bien évaluer l'orientation ? Pour cette tâche, les stratégies utilisées et la précision avec laquelle l'orientation est estimée sont variables (Bloj et al., 2004; Boyaci et al., 2004, 2003; Doerschner et al., 2004; Ripamonti et al., 2004). La question reste ouverte, est-ce l'orientation qui permet l'estimation de l'éclairage ou bien l'inverse ? Et comment ces effets influencent-ils l'estimation de la réflectance ?

La profondeur

La perception de la profondeur affecte la perception de la réflectance d'une surface (Gilchrist et al., 1999). La perception de la réflectance est en relation avec le traitement des autres surfaces du même plan ("the coplanar ratio hypothesis").

S'il est admis que la lumière captée par l'oeil en provenance de l'objet est influencée par les variations d'orientation, de forme et d'illumination, quels sont les mécanismes mis en oeuvre par le système pour estimer ces différents paramètres et parvenir à déduire la réflectance ?

1.3.2 Mécanismes de la constance

Approche psychophysique Dans un premier temps, il faut arriver à comprendre comment le système parvient à faire abstraction des informations chromatiques détectées à

bas-niveau. Quelles sont les étapes computationnelles de la transformation des informations d'entrées en informations intrinsèques liées aux surfaces? Enfin, anatomiquement, où se situent ces mécanismes? La localisation renseigne sur la nature de ces traitements. Deux grandes théories s'opposent pour expliquer les mécanismes sous-jacents à la perception de la constance.

L'approche mécaniste Le modèle de Von Kries (1970) de l'adaptation pose le postulat que le signal issu des cônes est lié à un phénomène d'adaptation qui lui-même est influencé par les activités locales du voisinage (notion de contexte). Cependant ce modèle n'explique relativement bien que la constance successive lorsque l'éclairage d'une surface change. En effet le modèle de von Kries base l'influence du contexte uniquement sur la moyenne des lumières de l'image. Aujourd'hui le débat est centré sur le facteur qui influence le gain des cônes. On s'interroge sur l'effet du contraste (Shevell et Wei, 1998) et de la fréquence spatiale (Bauml et Wandell, 1996).

L'approche computationnelle Cette approche consiste à davantage se focaliser sur les informations contenues dans une image plutôt que sur les opérations spécifiques des mécanismes qui extraient les informations. La plupart de ces théories décomposent le traitement en deux étapes. Tout d'abord estimer l'illumination pour ensuite modifier l'interprétation des informations transmises par les cônes et ainsi avoir une représentation invariante de l'illumination. De nombreux algorithmes ont été proposés pour estimer l'illumination (voir Maloney (1999) pour une revue).

Selon Rutherford et Brainard (2002), le système visuel peut utiliser les deux approches (Mecaniste et Computationnelle). Comme nous l'avons énoncé précédemment, le raisonnement consiste à déduire l'éclairage pour ensuite connaître la réflectance. Pour expliquer ces phénomènes, Adelson (2000), décrit trois niveaux de traitements. Le premier est une analyse locale grâce aux champs récepteurs (habituation et contraste). Le dernier niveau est uniquement lié aux connaissances de l'observateur pour interpréter les propriétés des objets. Il est cependant à noter que pour résoudre l'équation, les explications reposant uniquement sur les connaissances *a priori* de l'observateur concernant les propriétés statistiques du monde ont échoué (Land et McCann, 1971). Et enfin, le niveau intermédiaire est celui qui nous intéresse avec une intégration globale des indices locaux.

Boyaci et al. (2004) montrent que les conditions d'éclairage et l'orientation des objets sont toujours bien estimées malgré les variations. L'estimation des réflectances est plus variable. Ceci semble indiquer que l'estimation de la réflectance est le produit de traitements globaux, autres que l'éclairage et l'orientation.

Ebner (2004) met au point un algorithme qui corrige les effets d'illumination sur la simple base de la moyenne des indices locaux. Il obtient de très bons résultats mais ces derniers ne semblent pas généralisables au phénomène de la constance. Ces résultats ne rendent compte que de variations globales de l'éclairage comme peut l'être la lumière du jour. Il décrit donc des phénomènes plus lents que ceux impliqués dans la constance.

Delahunt et Brainard (2004) ont fait l'hypothèse, que le système traite l'ambiguïté de l'illumination en considérant que la lumière naturelle du jour est codée et donc intégrée implicitement. Grâce à ce modèle, les valeurs possibles du paramètre E , dans l'équation 1.1, sont donc réduites à un intervalle qui facilite la déduction de la réflectance.

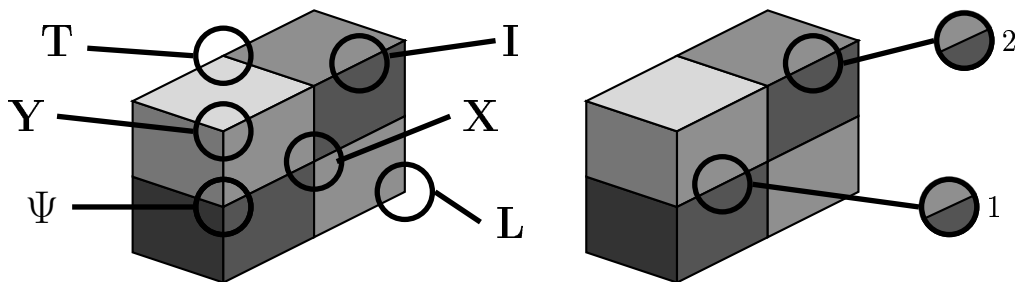


FIG. 1.10: Adelson (2000). L'ambiguïté locale des frontières entre deux surfaces mis en évidence dans la figure de droite (contraste **1** identique au contraste **2**) peut être levée par le traitement global des jonctions. La figure de gauche illustre une grande variété de jonctions (**T**, **Y**, Ψ , **I**, **X** et **L**) procurant chacune plus ou moins d'informations sur la configuration spatiale possible de l'objet.

La compréhension de l'articulation de l'ensemble des jonctions à un niveau global peut permettre de comprendre les règles qui mènent à la constance (Adelson, 2000). Les jonctions permettent de reconnaître un changement d'organisation 3D d'un objet et donc d'en déduire si les changements sont dus à la réflectance ou à l'illumination. Une jonction est le lieu où deux ou plusieurs contours se rejoignent. Il existe plusieurs types de jonction : X, Y, L, T, I et Ψ (Figure 1.10). Une jonction seule ne permet pas de lever l'ambiguïté entre un changement de réflectance et d'illumination. La mise en commun de l'ensemble des règles de changement de contraste décrites par les jonctions permet de décomposer

une forme 3D ou un changement d'illumination.

Pour autant, toutes ces théories ont été construites sur la base de l'observation du comportement. Cependant il est délicat d'étudier un phénomène perceptif tel que la constance. Les techniques utilisées peuvent être discutables :

- Nommer une couleur ne permet pas de rendre compte de la totalité des nuances (même si on entraîne l'observateur pour lui donner un large vocabulaire) et donc de rendre compte d'une possible constance.
- L'égalisation peut être biaisée par la comparaison de certaines zones. Le risque est de s'éloigner du phénomène perceptif.

L'opposition de ces deux approches historiques (traitement local ou global) nous amène à nous poser la question de la physiologie de ces modèles. Les mécanismes sous-jacents à la constance sont-ils de bas ou de haut-niveau? Sont-ils rétiniens ou corticaux? Les modèles développés par la psychophysique n'ont-ils pas tendance à s'affranchir des règles de la biologie?

L'ensemble des illusions et des effets visuels semblent converger vers une capacité du système visuel à stabiliser notre perception des surfaces. Ne pas traiter l'information lumineuse pour ce qu'elle est localement mais l'intégrer globalement pour mieux l'interpréter. La constance chromatique est un effet indispensable en perception. Cette capacité à faire abstraction des modifications liées à l'environnement et à la configuration d'une scène est la pierre angulaire de la perception. Comment identifier un objet si une ombre détériore sa segmentation? Pour donner un regard nouveau sur cette intégration globale des indices chromatiques, nous avons pris le parti de les mettre en évidence par le phénomène de transparence. Dans le chapitre suivant nous verrons comment se définit la transparence, quels sont les modèles qui en rendent compte et la robustesse de cet effet sur la perception des couleurs des surfaces.

Chapitre 2

Perception de la transparence

L'un des problèmes majeurs lorsque l'on s'intéresse à la perception est de parvenir à déterminer les propriétés de surface pertinentes qui génèrent la perception d'un objet. Comme nous l'avons vu dans le premier chapitre, les propriétés de surface dont nous parlons peuvent être interprétées sur la base des conditions d'illumination, de la réflectance et de l'opacité ou bien même de la forme. Ces propriétés se définissent la plupart du temps en 3D bien que l'image traitée par le système visuel soit en 2D. De ce fait, une discontinuité abrupte de luminance ou de chromaticité peut s'expliquer de plusieurs façons, soit par un réel changement de surface, ou bien par un changement d'illumination, par exemple une ombre. Quelles sont les propriétés, les règles et les propriétés insensibles à cette ambiguïté ?

Considérons le codage de la polarité des contrastes le long des bords. On représente le contraste (différence de luminance et/ou de chromaticité) entre les deux surfaces présente de part et d'autre du bord par une polarité (+/-). Par exemple, une ombre provoquera toujours la même polarité le long de ses bords (toujours plus sombre à l'intérieur). À l'inverse, un changement de surface aura des polarités de contraste aléatoire, moins systématique. De même nous pouvons décrire des règles de polarité pour les phénomènes de transparence, de brouillard, de fumée ... Dans tous ces cas, on peut décomposer l'image en plusieurs couches. Anderson (1997) affirme que cette segmentation des images en plusieurs couches (la scission) est le mécanisme de base permettant, par la suite, de faire la différence entre des modifications d'environnement ou de réflectance que nous avons largement évoqué dans le chapitre sur la constance. La scission est donc définie comme étant la décomposition en plusieurs "sources" sans que l'observateur ait conscience de cette décomposition.

Constance chromatique et scission sont donc liées. Un des phénomènes perceptifs rendant

compte de ces deux mécanismes est la transparence. Les contributions de la surface recouverte et de la surface transparente fusionnent en une seule intensité pour chaque point de l'image. Cependant, Helmholtz (1924) constate qu'en présence d'une surface transparente, il est possible d'estimer la couleur de cette surface ainsi que la couleur de la surface située sous le filtre (notion de constance). Helmholtz considère que la déduction de ces deux couleurs sur la base d'un seul stimulus chromatique est uniquement due aux connaissances et l'expérience visuelle passée de l'observateur.

Pour rendre compte de cette transparence et des attributs qui la décrivent, deux grands courants de pensées s'opposent en s'appuyant sur des propriétés différentes. L'un repose sur les propriétés photométriques (Beck et al., 1984; Gerbino et al., 1990; Metelli, 1974; Singh et Anderson, 2006) et l'autre sur les propriétés géométriques (Adelson, 2000; Anderson, 1997; Kaniza, 1979; Singh et Hoffman, 1999). La configuration spatiale requise pour produire un effet de transparence est spécifique et repose sur certaines règles très précises. Son équilibre est très fragile. La figure 2.1 reprend l'idée de Koffka selon laquelle l'organisation globale d'une image influence la perception des surfaces. Deux surfaces adjacentes et de luminance spécifiques induisent la perception d'un filtre transparent. Cependant, le rapprochement de ces deux surfaces et le choix des luminances ne garantissent pas l'effet. Une légère modification spatiale fait disparaître l'effet.

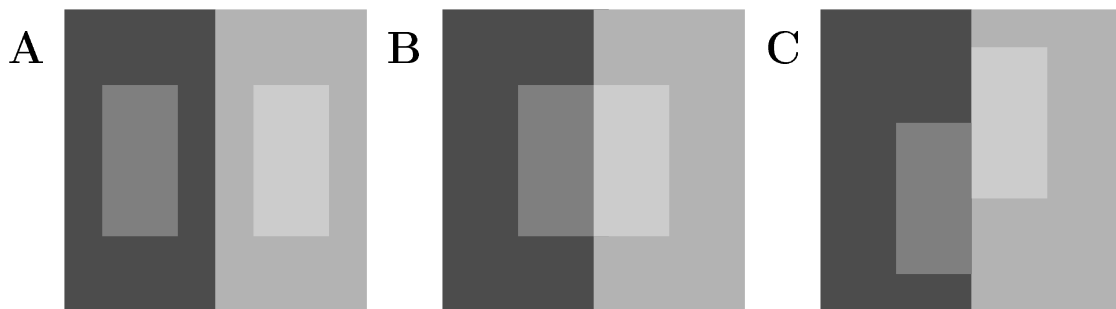


FIG. 2.1: Configuration spatiale nécessaire à la transparence décrite par Metelli (1974); Kaniza (1979). Les deux rectangles gris doivent être adjacents pour produire la perception d'une surface homogène et transparente (B). La continuité des contours est une condition nécessaire à la perception de la transparence (C).

2.1 Propriétés géométriques (les jonctions)

Pour comprendre les mécanismes sous-jacents à la perception de la transparence, la peinture peut nous guider dans la compréhension d'un phénomène. Des artistes tels que Vasily Vasilyevich Kandinsky (1866-1944), considéré comme le fondateur de l'art abstrait, jouaient avec la transparence. Dans la figure 2.2, le peintre crée des situations ambiguës ainsi que de la transparence avec grande maîtrise. En jouant avec l'organisation spatiale des propriétés chromatiques des surfaces, l'artiste illustre l'une des principales règles de la transparence, l'organisation des jonctions.



FIG. 2.2: Kandinsky - Nel Blu - L'organisation spatiale des surfaces provoquent la perception de transparence et des situations ambiguës.

Si on ne considère que les stimulus achromatiques, les jonctions sont les changements abrupts de luminance. L'idée a été développée que le long des contours qui définissent la région transparente, des jonctions suivant des règles bien précises sont formées. Des jonctions X, T et I sont ainsi définies (Figure 1.10 et voire Mackworth (1976) pour une revue). La polarité des contrastes dans ces jonctions est un indice utilisé par le système visuel pour décomposer un stimulus en plusieurs couches de contribution. De nombreuses théories que nous verrons par la suite, décrivent le traitement de la transparence comme une manipulation des données physiques de la lumière, de la réflectance, de la transmittance... Le système doit donc intégrer des propriétés intrinsèques à l'image (Barrow et Tenenbaum, 1978). La manière dont le système a accès à ces informations est toujours obscure. Une approche basée sur des propriétés plus simples de l'image, comme les jonc-

tions, semble donc plus prudente. La figure 2.3 montre une variété d'images générant des jonctions X. L'organisation de leur contraste peut produire la perception de transparence plus ou moins ambiguë dans la superposition des couches. Une surface transparente ne peut que modifier l'amplitude d'un contraste entre deux surfaces sous-jacentes mais ne peut pas changer la polarité.

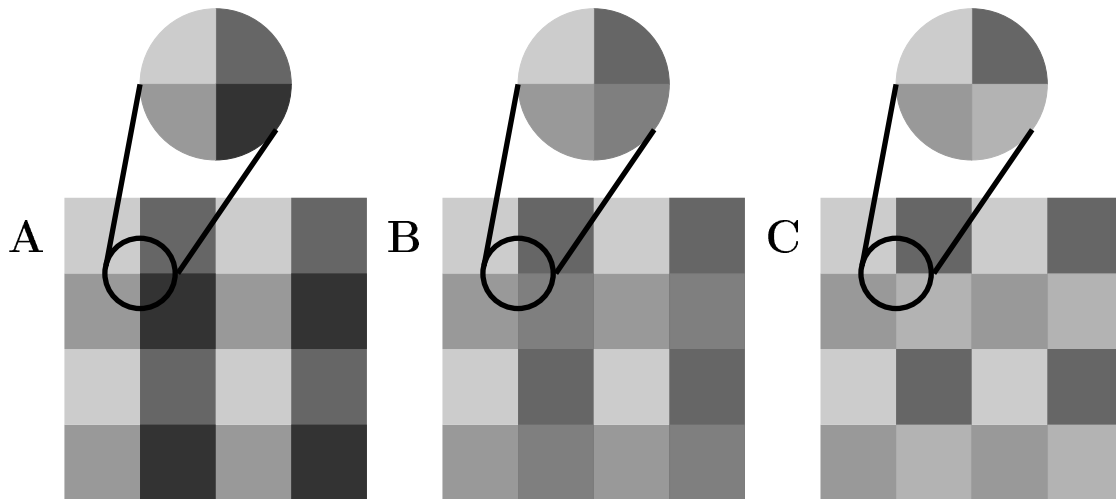


FIG. 2.3: Anderson (1997). Description de trois types de jonction X. **A** - La polarité des contrastes est préservée le long des deux axes. La perception de la transparence est ambiguë car on ne peut pas définir quelle surface se trouve au dessus ou au dessous de l'autre. **B** - Cas simple de transparence, la polarité des contrastes est préservée sur un axe ce qui permet de percevoir une seule organisation spatiale des surfaces. **C** - Aucun effet de transparence, la polarité des contrastes change sur les deux axes.

Anderson (1997) estime que l'étude de la polarité des jonctions est un indice suffisant pour rendre compte de la scission. Il rend ainsi compte de l'illusion de Munker-White (Figure 2.4) sur la simple organisation des jonctions T. Les jonctions T sont habituellement considérées comme des marques d'occlusion. Mais l'affinement des bandes verticales de la figure 2.4 suffit à induire la réduction de la saillance et l'apparition de l'effet de transparence. Les jonctions T deviennent alors des jonctions X implicites. Dans la figure 2.1 nous voyons l'importance de ces jonctions. Deux surfaces adjacentes peuvent produire la perception de transparence ou non sans changer les propriétés de surface.

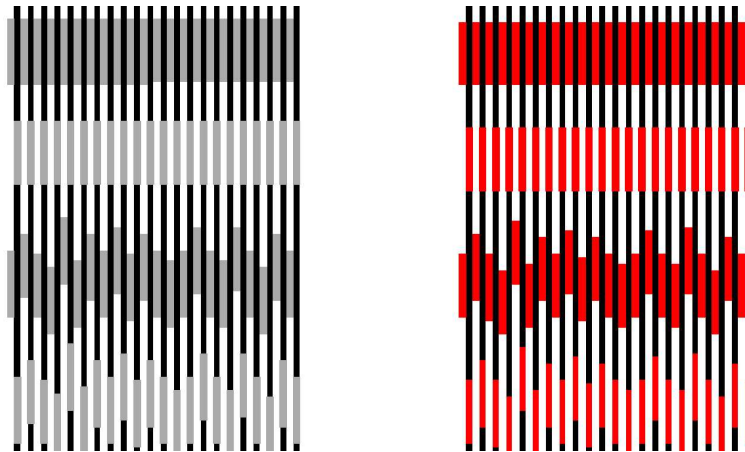


FIG. 2.4: Variante chromatique et achromatique de l'illusion de Munker-White. Ces images ne sont constituées que de jonctions T qui théoriquement ne peuvent pas produire de transparence à elle seules. Cependant le rétrécissement des bandes verticales provoque la perception de transparence.

En principe un observateur utilise les indices géométriques (jonctions) pour identifier un changement d'illumination et les indices de changements chromatiques pour déterminer les propriétés intrinsèques des surfaces et extrinsèques de l'illumination. Les indices géométriques ne participent pas à l'identification des propriétés du filtre dans les phénomènes de transparence (Khang et Zaidi, 2002).

2.2 Propriétés photométriques

Dans certains cas de figure, la présence de transparence peut ne pas être perçue et inversement, des surfaces opaques peuvent être perçues comme transparentes. Quelles conditions induisent la décomposition d'une image pour créer le percept de transparence ? La description physique du phénomène a été faite par de très nombreux modèles qui aujourd'hui encore sont toujours sujets à discussion. Deux grands courants de pensées se distinguent, les modèles additifs et les modèles soustractifs.

2.2.1 Le modèle physique soustractif

Également connu sous le nom de "filter model" (Allen, 1980; Nakauchi et al., 1999), le modèle soustractif est le moins débattu. Il repose sur le principe physique fondamental qu'une surface absorbe le spectre lumineux. Dans des conditions de transparence, le filtre

considéré absorbe une partie de la lumière, une autre partie est réfléchiée par la surface du filtre et enfin une dernière partie le traverse. Nous pouvons donc définir un filtre par trois composantes :

- $m_{(\lambda)}$, l'absorption du spectre
- x , l'épaisseur du filtre
- $n_{(\lambda)}$, l'index de réfraction

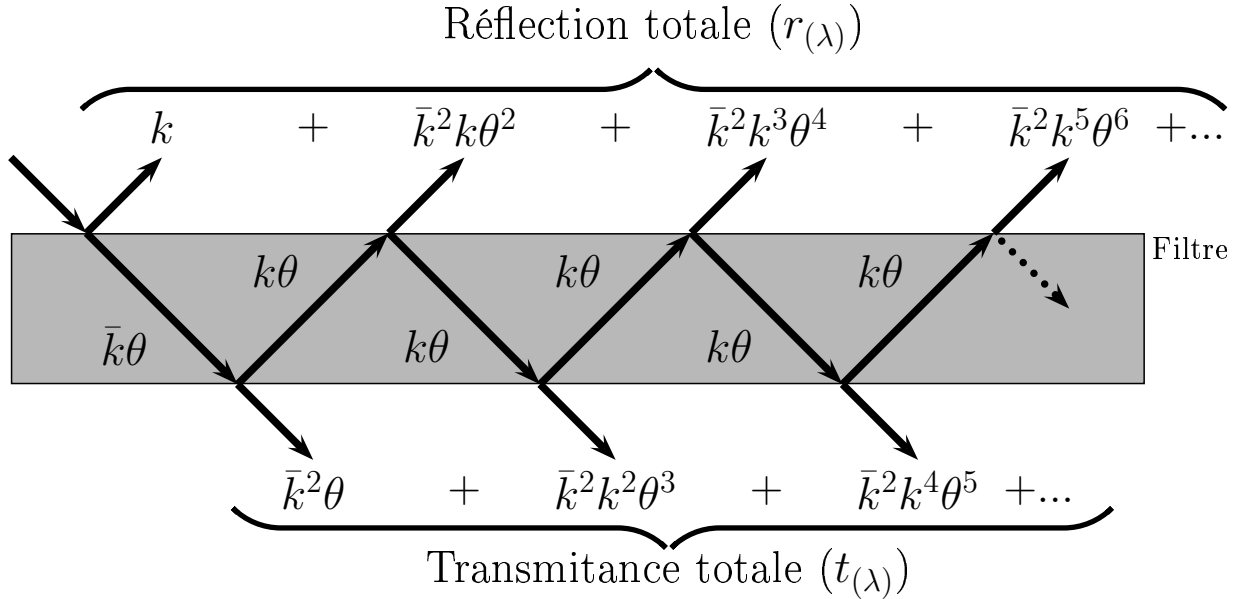


FIG. 2.5: Faul et Ekroll (2002). $\bar{k} = 1 - k$. Description des réflexions internes d'une surface filtrante.

En connaissant l'épaisseur et l'absorption du filtre, grâce à la loi de Bouger, on peut calculer la transmittance interne ($\theta_{(\lambda)}$) de ce dernier :

$$\theta_{(\lambda)} = E^{-m_{(\lambda)}x} \quad (2.1)$$

Lorsque l'index de réfraction est différent de celui de l'aire, une fraction k de la lumière ne passe pas et est réfractée. La loi de Fresnel permet d'évaluer k selon les indices de réfraction des deux médias, l'angle d'incidence et la polarisation de la lumière. En considérant une incidence normale et une non polarisation de la lumière, l'estimation de k peut se réduire selon :

$$k = \frac{(n - 1)^2}{(n + 1)^2} \quad (2.2)$$

La figure 2.5 montre que la réflexion interne est infinie, le calcul de la transmittance totale $t_{(\lambda)}$ est par conséquent une somme infinie en théorie. Cependant cette somme est

convergente et on peut donc évaluer une valeur finie comme suit :

$$t_{(\lambda)} = \frac{(1 - k)^2 \theta_{(\lambda)}}{1 - k^2 \theta_{(\lambda)}^2} \quad (2.3)$$

Sur cette base, on calcule la réflexion totale $r_{(\lambda)}$:

$$r_{(\lambda)} = k + \frac{k(1 - k)^2 \theta_{(\lambda)}^2}{1 - k^2 \theta_{(\lambda)}^2} \quad (2.4)$$

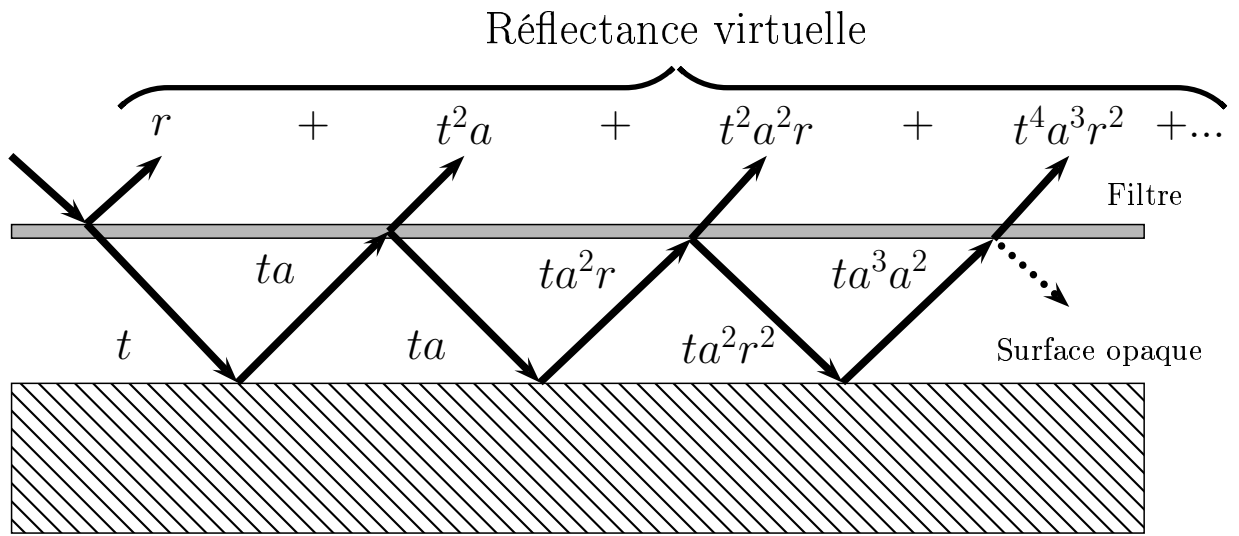


FIG. 2.6: Faul et Ekroll (2002). Réflexions externes avec une surface opaque de réflectance $a_{(\lambda)}$

On peut simplifier ce modèle (Figure 2.6) si on considère que $n = 1$ et par conséquent $k = 0$. Dans ce cas de figure, la transmittance totale est égale à la transmittance interne et la réflectance totale disparaît. Ainsi selon Beck et al. (1984) et Brill (1984), on peut déterminer $P_{(\lambda)}$, la réflectance virtuelle de la région couverte par le filtre en fonction de $\alpha_{(\lambda)}$, la réflectance de la surface opaque. :

$$P_{(\lambda)} = \frac{t_{(\lambda)}^2 \alpha_{(\lambda)}}{1 - r_{(\lambda)} \alpha_{(\lambda)}} + r_{(\lambda)} \quad (2.5)$$

Cependant, il apparaît que la connaissance des propriétés physiques d'une surface transparente ne suffit pas pour prédire le résultat des processus perceptifs de ce phénomène.

2.2.2 Les modèles additifs

Les modèles additifs sont les plus débattus. Historiquement, un grand défenseur de l'importance du principe de la scission était Metelli (1970, 1974, 1985) avec le modèle de l'épiscotister (Figure 2.7). Fondamentalement, les modèles soustractifs considèrent que la transparence est une perte de signal lumineux induit par le filtre alors que les modèles additifs considèrent que la transparence est une décomposition d'un signal lumineux en deux sources. La loi de Talbot et Marshall (1941) décrit la fusion à hautes fréquences de plusieurs couleurs qui donne l'apparence d'une seule couleur. Metelli prend la scission comme point de départ et en généralisant la loi de Talbot il pose les bases d'un modèle qui allait influencer jusqu'à aujourd'hui la recherche sur la transparence.

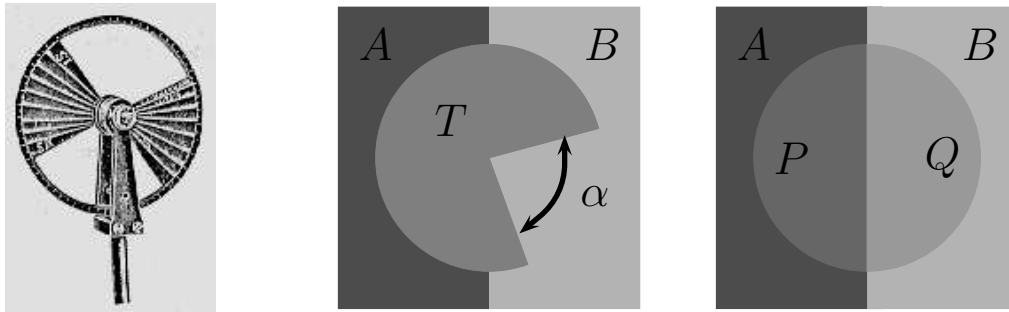


FIG. 2.7: Modèle de l'épiscotister décrit par Metelli, α peut être la taille relative de l'ouverture par rapport au cercle de surface T . Si un épiscotister est en rotation au dessus de deux surfaces A et B , il entraînera la perception de quatre surfaces (A, B, P et Q).

Le modèle de Metelli se limite à décrire deux surfaces achromatiques recouvertes d'une surface transparente de luminance homogène. Pour cette raison ce modèle n'est pas un modèle général de la transparence. Il a été développé sur la base de l'épiscotister. Un disque ouvert en rotation au dessus d'un fond constitué de deux surfaces différentes produit les images de transparence comme on peut le voir dans la figure 2.7. On peut alors exprimer les proportions de chaque surface :

$$\begin{aligned} p &= \alpha a + (1 - \alpha)t \\ q &= \alpha b + (1 - \alpha)t \end{aligned} \tag{2.6}$$

où p et q sont les réflectances des deux surfaces du stimulus, a et b sont les réflectances des surfaces sous le filtre, t est la réflectance du filtre et α et $(1 - \alpha)$ sont les proportions selon lesquelles le stimulus est atténué dans les deux couches. En d'autres termes, les réflectances a et t sont mélangées avec un taux α et $(1 - \alpha)$ respectivement. α et t sont les

seules données inconnues mais, comme leurs valeurs sont égales dans les deux équations précédentes nous pouvons alors les déterminer :

$$\alpha = \frac{p - q}{a - b} \quad (2.7)$$

$$t = \frac{aq - bp}{(a + q) - (b + p)} \quad (2.8)$$

Sur la base de cette description, le modèle de Metelli définit deux contraintes qualitatives :

- La contrainte de polarité. α ne peut pas être négatif, ainsi $p - q$ doit avoir le même signe que $a - b$.

$$p \geq q \iff a \geq b$$

La présence d'un filtre transparent doit donc conserver la polarité des contrastes.

- La contrainte de magnitude. α étant une proportion, elle ne peut dépasser la valeur 1.

La magnitude $|p - q|$ ne doit pas être plus importante que la magnitude $|a - b|$.

$$|p - q| \leq |a - b|$$

Sur la base de l'équation 2.6, Singh et Anderson (2002) ajoute une contrainte dite du contraste de Michelson :

$$\frac{|p - q|}{|p + q|} \leq \frac{|a - b|}{|a + b|} \quad (2.9)$$

Grâce à cette contrainte, le modèle prend en compte le fait que la perception de la transparence n'est pas indépendante de la luminance moyenne. Pour Singh et Anderson, le contraste de Michelson est la variable la plus fiable pour décrire la transparence.

Le modèle de Metelli repose sur la réflectance ; Beck et al. (1984) ainsi que Gerbino et al. (1990) reformulent ce dernier en substituant la luminance à la réflectance. La formulation de l'équation de Metelli par la luminance est plus appropriée d'un point de vue perceptif étant donné que le système visuel ne traite pas des réflectances mais des lumières.

Plus récemment, Singh et Anderson (2002) ont étendu la version intégrant la luminance du modèle de Metelli pour rendre compte des textures hétérogènes. Ces textures sont constituées d'une gamme de luminance à la place des quatre surfaces décrites par les premiers modèles. Les valeurs de α et t sont données par la relation :

$$\alpha = \frac{L_{max} - L_{min}}{A_{max} - A_{min}} = \frac{L_{rang}}{A_{rang}} \quad (2.10)$$

où L fait référence à la luminance dans la région transparente et A à la la luminance des

régions de l'image qui ne sont pas recouvertes par un filtre transparent.

2.2.3 Évolution vers la couleur

Les travaux de Metelli s'intéressent uniquement aux surfaces achromatiques. Cependant cette séparation de deux informations (scission) plutôt qu'une fusion des informations des deux surfaces est également observable avec des stimulus chromatiques. Par exemple, Heider (1932) et Koffka (1935) ont vérifié que deux couleurs complémentaires (i.e. rouge et vert) ne produisaient pas la perception d'un gris neutre (contrairement aux prédictions de la théorie des mécanismes à opposition de couleur) quand elles se chevauchent. Le résultat est une surface rouge vue à travers un filtre vert (ou vice versa). Il doit donc être possible d'appliquer le modèle de Metelli sur des stimulus chromatiques.

La colorimétrie définit chaque couleur par trois valeurs. De nombreux espaces permettent ainsi de représenter les couleurs. Da Pos (1977) adapte le modèle de Metelli en utilisant les valeurs du tristimulus (XYZ) de la Commission Internationale de l'éclairage (CIE). Conventionnellement Y correspond à la luminance. Nous pouvons donc adapter le modèle de Metelli comme suit :

$$\begin{aligned} Y_p &= \alpha Y_a + (1 - \alpha) Y_t \\ Y_q &= \alpha Y_b + (1 - \alpha) Y_t \end{aligned} \tag{2.11}$$

Cependant les valeurs XYZ varient différemment selon la couleur. Par conséquent le modèle est plus complexe et doit donc être complété par la dérivation du modèle selon X et Z :

$$\begin{aligned} X_p &= \alpha X_a + (1 - \alpha) X_t \\ X_q &= \alpha X_b + (1 - \alpha) X_t \end{aligned} \tag{2.12}$$

$$\begin{aligned} Z_p &= \alpha Z_a + (1 - \alpha) Z_t \\ Z_q &= \alpha Z_b + (1 - \alpha) Z_t \end{aligned} \tag{2.13}$$

2.2.4 Extension de l'épiscotister vers un modèle soustractif

Comme nous l'avons vu précédemment avec le modèle du filtre, un filtre placé au dessus d'une surface opaque absorbe (soustrait) la lumière qui s'y réfléchit (Beck et al., 1984). Cette théorie ne remet pas en cause le modèle additif mais considère que bon nombre de cas de transparence de la vie quotidienne découlent d'un modèle soustractif comme voir à travers du plastique, du verre ou un liquide par exemple. En reprenant les annotations utilisées précédemment, on exprime les réflectances p et q des régions P et Q

respectivement :

$$\begin{aligned} p &= \frac{r+(t^2a)}{1-ra} \\ q &= \frac{r+(t^2b)}{1-rb} \end{aligned} \quad (2.14)$$

où r et t sont respectivement la réflectance et la transmittance du filtre. En résolvant les équations précédentes :

$$t = \sqrt{\frac{(c - bcd + bd^2 - d)(b - a - abc + a^2c)}{(b - a + abd - abc)^2}} \quad (2.15)$$

$$r = \frac{bd - ac}{b(1 + ad) - a(1 + bc)} \quad (2.16)$$

De même le filtre possède une certaine réflectance. La lumière ainsi réfléchiée va s'ajouter à la lumière provenant de la surface opaque (Brill, 1984; Knill et Kersten, 1991; Mulligan, 1993). On imagine donc des modèles associant additivité et soustractivité à la fois (Gerbino et al., 1990).

Il faut pourtant garder à l'esprit que toutes ces descriptions n'ont qu'une valeur physique et il est peu probable que le système visuel résolve de telles équations pour résoudre le problème de la transparence. Il est plus concevable que le système utilise des règles plus simples de regroupement et de segmentation. Les modèles reposeraient alors sur des bases qualitatives plutôt que quantitatives. D'autres modèles s'appuient sur des concepts plus proches de la physiologie et de la perception.

2.3 Modèle de convergence généralisé

Les dernières avancées décrivent le phénomène de transparence par des modèles à la fois additifs et soustractifs. D'Zmura et al. (1997) viennent appuyer cette théorie.

2.3.1 Translation

Dans les chapitres précédents, nous avons vu que chaque surface qui compose une scène peut être représentée par un point dans un espace couleur à trois dimensions. De cette façon nous pouvons représenter graphiquement la transformation induite par un filtre sur des propriétés chromatiques de surfaces sous le filtre. La figure 2.8 décrit un exemple de changements dans l'espace CIE 1931 de ce type. Ceci nous montre que les changements chromatiques ne sont pas de longueurs égales suivant les surfaces et que les directions des

vecteurs sont similaires mais pas identiques. L'ensemble de ces changements semble suivre une même direction. D'Zmura et al. (1997) ont proposé qu'une translation soit suffisante pour générer de la transparence.

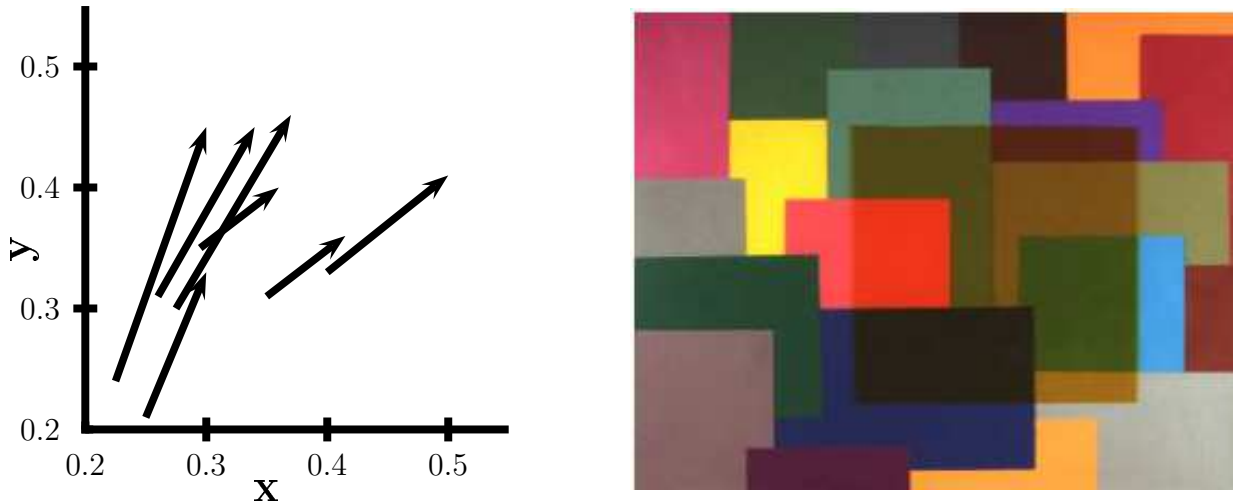


FIG. 2.8: D'après D'Zmura et al. (1997). **à droite** - Le fond du stimulus est un damier de rectangles colorés. Certaines surfaces sont recouvertes d'un filtre en plastique jaune. **à gauche** - Chaque surface est représentée par un point dans l'espace CIE 1931. Ici nous n'avons représenté que les surfaces recouvertes par le filtre. La modulation induite par le filtre est alors représentée par le vecteur reliant le point de la surface du fond et le point de la surface recouverte.

Pour tester cette hypothèse de translation, D'Zmura et al. (1997) ont produit des exemples de translations chromatiques dans l'espace couleur DKL (MacLeod et Boynton, 1979; Krauskopf et al., 1982; Derrington et al., 1984). La figure 2.9 montre un changement uniforme de chromaticité.

Da Pos (1989) montre la voie pour dériver les modèles dans des conditions chromatiques décrites par trois coordonnées. On peut donc exprimer la translation d'une surface A représentée par le vecteur $a = (X_a Y_a Z_a)$:

$$b = a + t \quad (2.17)$$

La translation est représentée par le vecteur $t = (X_t Y_t Z_t)$ et $b = (X_b Y_b Z_b)$ est le nouveau vecteur de valeur produit par la translation de t sur la surface A . Étant donné que les vecteurs parallèles restent parallèles lors d'une transformation linéaire. Knoblauch et D'Zmura (2001) expliquent que ces translations sont invariantes selon les transformations linéaires qui caractérisent les changements d'espace couleur, donc ne dépendent pas de l'espace utilisé. De cette façon on peut appliquer la même translation à toutes les surfaces

du stimulus.

D'Zmura et al. (1997) montrent que quelles que soient les directions des vecteurs, l'effet de transparence apparaît. Ils montrent également que la transparence peut être produite par des transformations purement chromatiques. Il n'est pas nécessaire d'induire une composante de luminance.

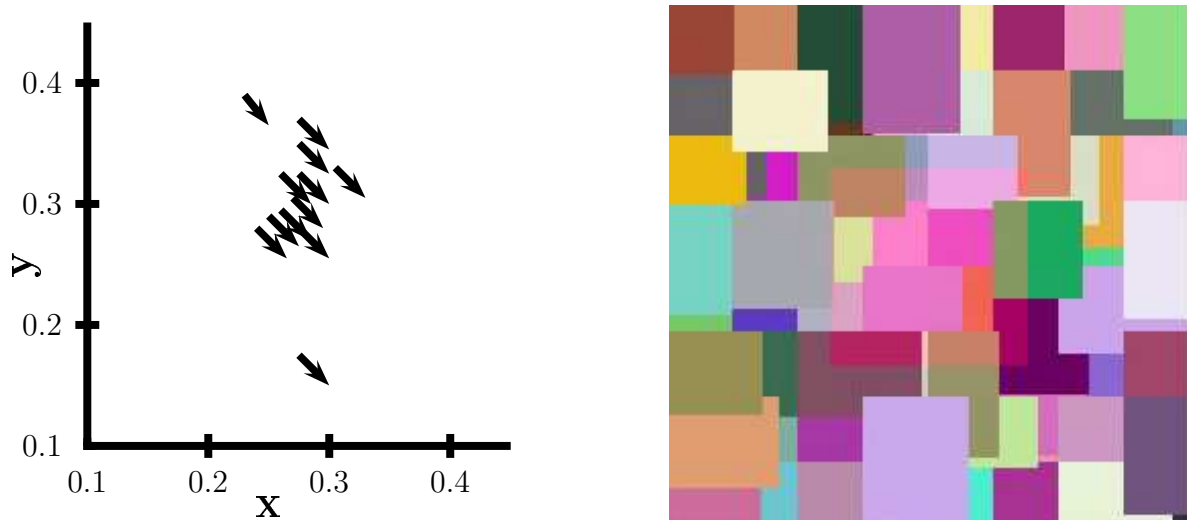


FIG. 2.9: D'après D'Zmura et al. (1997). **à droite** - Les surfaces sont modifiées selon une translation vers le rouge dans l'espace DKL. **à gauche** - Représentation dans l'espace CIE 1931 des lumières du stimulus.

La translation correspond à ce que l'on a décrit dans les études précédentes comme les modèles soustractifs (Beck, 1978). Cependant ces conditions ne sont ni suffisantes ni nécessaires pour produire de la transparence. La translation peut représenter un premier pas vers la production de transparence.

2.3.2 Convergence

Metelli (1974) puis Da Pos (1989) montrent que la transparence peut être induite de façon robuste par des modèles additifs. Géométriquement ces modèles induisent des transformations du type convergence dans un espace couleur. La figure 2.10 montre un exemple de convergence.

En suivant le modèle de Metelli on exprime la convergence des propriétés d'une surface

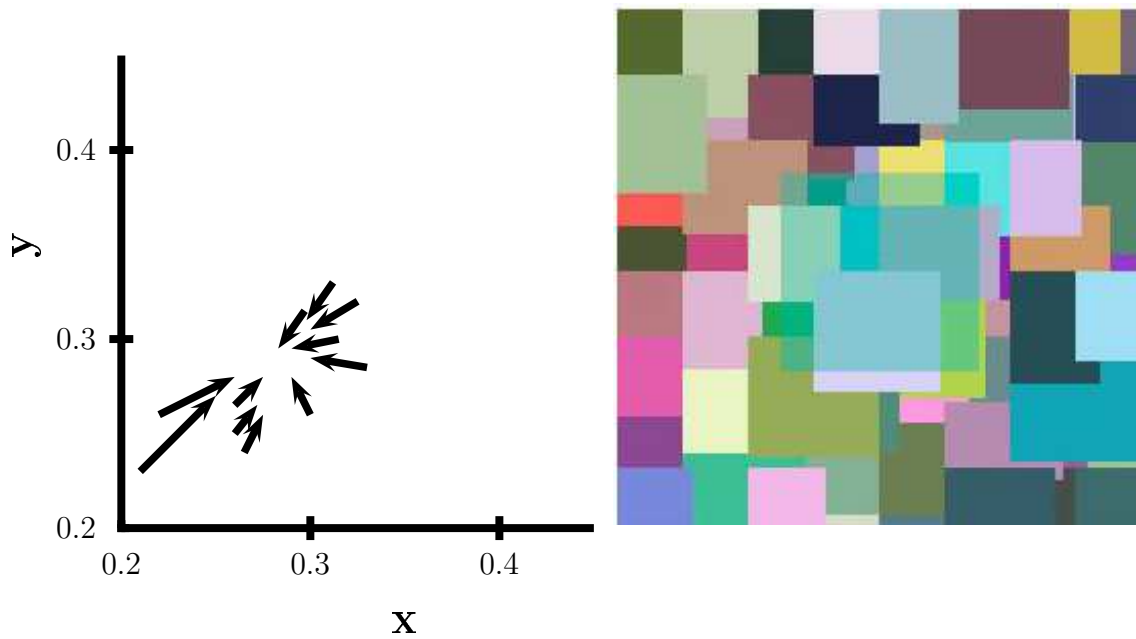


FIG. 2.10: D'après D'Zmura et al. (1997). Convergence vers un point de l'espace couleur.

A vers une cible G représentée par le vecteur $g = (X_g Y_g Z_g)$:

$$b = (1 - \alpha)a + \alpha g \quad 0 \leq \alpha \leq 1 \quad (2.18)$$

Ici, α détermine la force avec laquelle les valeurs b sont changées à partir de a vers g . Si $\alpha = 0$ alors $b = a$ et si $\alpha = 1$ alors $b = g$. La convergence aussi est indépendante des variations de luminance pour produire de la transparence.

2.3.3 Translation et convergence

Il est possible de créer des modulations répondant à la description de la convergence et de la translation en même temps. Si l'on considère la convergence comme elle vient d'être décrite dans l'équation 2.18 à laquelle on ajoute une translation t , la couleur b qui résulte d'une telle transformation sur une surface A est donnée comme suit :

$$b = (1 - \alpha)a + \alpha g + t \quad 0 \leq \alpha \leq 1 \quad (2.19)$$

qui peut être dérivée sous la forme d'une convergence :

$$b = (1 - \alpha)a + \alpha g' \quad (2.20)$$

où le nouveau centre de convergence est g' .

$$g' = g + \frac{1}{\alpha}t \quad (2.21)$$

On considère que la translation est un cas particulier de convergence vers un point situé à une distance infinie. Comme la composition de deux convergences donne une convergence, ces résultats ne sont pas étonnants.

Ce modèle soutient l'idée qu'une région apparaît transparente si les couleurs des surfaces le long de ses bords convergent dans un espace couleur. Comme l'avait déjà fait Hering (1920), leur étude insiste sur l'importance de travailler sur des modèles perceptifs plutôt que des modèles basés sur la physique comme pouvait l'être l'épiscotister. Les modèles physiques ne peuvent pas rendre compte de transformations équiluminantes. Les travaux de D'Zmura et al. (1997); Chen et D'Zmura (1998) montrent que la transparence ne peut être induite sans modulation de la luminance. Ceci est un argument fort pour ne considérer que les modèles perceptifs. Cependant les mêmes auteurs montrent certaines limites de ce modèle de convergence. Certaines combinaisons ne produisent pas de transparence (Chen et D'Zmura, 1998; Khang et Zaidi, 2002). De même que certains stimulus "non-transparents" deviennent transparents avec le mouvement (Gerardin et al., 2006). Ainsi le modèle de convergence généralisé peut être considéré comme trop étendu. C'est pourquoi, les deux modèles que nous décrivons maintenant entreprennent de le préciser.

2.3.4 Le modèle des rapports de cône

Jusqu'à présent, l'approche de modèles basée sur l'activation des cônes se limitait à une comparaison entre le modèle de Von Kries et le modèle de convergence (reconnu comme étant le modèle le plus général décrivant la transparence). Ripamonti et Westland (2003) s'orientent aussi vers les activations des cônes comme indice dans la perception de la transparence. Pour cela ils se sont inspirés du modèle de constance chromatique basé sur l'invariance du rapport des activations des cônes. Ces auteurs font l'analogie entre les mécanismes impliqués dans la gestion des changements d'illumination et les mécanismes impliqués dans la perception de la transparence. Selon ce modèle, le rapport des activités des cônes ne change pas lorsque l'on stimule avec deux surfaces opaques (A et B) ou lorsque l'on stimule avec les deux mêmes surfaces opaques filtrées (P et Q). Ceci peut être

exprimé par l'équation :

$$\frac{e_{i,A}}{e_{i,B}} = \frac{e'_{i,P}}{e'_{i,Q}} \quad (2.22)$$

où, e est l'excitation des cônes pour $i \in L, M, S$. Dans des tâches de discrimination, Ripamonti et Westland (2003) montrent que les cônes S n'apportent pas de contribution dans la perception de la transparence. Un bruit ciblé sur ces cônes n'interfère pas avec la perception de la transparence. Alors qu'un bruitage sélectif sur les cônes L et M induit une perception de la transparence dégradée en rapport avec l'efficacité du bruit ajouté. C'est une des distinctions entre ce modèle et celui de D'Zmura et al. qui montre une transparence sur l'axe des cônes S. Ripamonti et Westland (2001) montrent un avantage de leur modèle sur le modèle de convergence pour certains stimulus. Cependant, ce modèle est lui aussi un cas particulier du modèle généralisé de convergence. Si on applique les contraintes de l'équation 2.22 au modèle généralisé de convergence (D'Zmura et al., 1997), on arrive à l'équation suivante :

$$\begin{aligned} e_P &= (1 - \alpha)e_A \\ e_Q &= (1 - \alpha)e_B \end{aligned} \quad (2.23)$$

2.3.5 Scaling modèle

Pour pallier certaines faiblesses du modèle de D'Zmura et al. (1997), Faul et Ekroll (2002) proposent un nouveau modèle psychophysique décrivant la transparence chromatique. Les quatre régions ABPQ (Figure 2.7) constituant une jonction X, produisent une transparence optimale lorsque les activations des cônes LMS répondent à la relation suivante :

$$\begin{aligned} P_i &= \beta_i(A_i + kI_i) \\ Q_i &= \beta_i(B_i + kI_i) \end{aligned} \quad (2.24)$$

Avec

$$I_i = \frac{(A_i + B_i)}{2} \quad 0 \leq \beta_i \leq 1 \quad k \geq 0 \quad (2.25)$$

Où $i = L, M, S$. Si on connaît A_i , B_i , P_i et Q_i (voir chapitre 1-2-1 pour connaître la relation entre les activations de cônes en fonction des longueurs d'onde) alors on peut déduire les valeurs de k et β_i :

$$\beta_i = \frac{P_i - Q_i}{A_i - B_i} \quad (2.26)$$

$$k = \frac{2(Q_i A_i - P_i B_i)}{(P_i - Q_i)(A_i + B_i)} \quad (2.27)$$

Le Scaling modèle peut être considéré comme une approximation du modèle du filtre présenté précédemment. Le fait que β_i soit corrélé à la perception de la couleur du filtre lui confère des propriétés perceptives. De même que le paramètre k reflète la clarté (haziness) du filtre. Ainsi ce modèle peut rendre compte d'un éventail bien plus large de transparence (équiluminante). Les tests effectués sur ce modèle montrent que les prédictions du Scaling modèle sont comparables à celle des modèles additifs. Ils montrent même une déviation systématique de la réponse des sujets vers le modèle additif. Cependant les auteurs montrent que le Scaling modèle est un cas particulier du modèle généralisé de convergence (D'Zmura et al., 1997) que nous avons vu dans la partie 2.3.

2.3.6 Tests des modèles

Propriétés du filtre

De nombreux travaux ont validé le modèle de Metelli et ses évolutions pour l'estimation de la réflectance (Beck et al., 1984; Gerbino et al., 1990; Chen et D'Zmura, 1998). Pourtant Metelli avait lui-même décrit certaines limites de son modèle. Il observait qu'un épiscotister noir apparaissait moins transmissif qu'un épiscotister blanc ayant la même transmittance physique. En effet sur la figure 2.11 nous observons que l'ajustement de la transmittance demandé aux observateurs est dépendante des conditions d'illumination. La perception de la transmittance diminue avec l'augmentation de la luminance moyenne. Ceci s'explique par le fait qu'ils n'ont pas le même contraste de Michelson évoqué précédemment (Singh et Anderson, 2002, 2006).

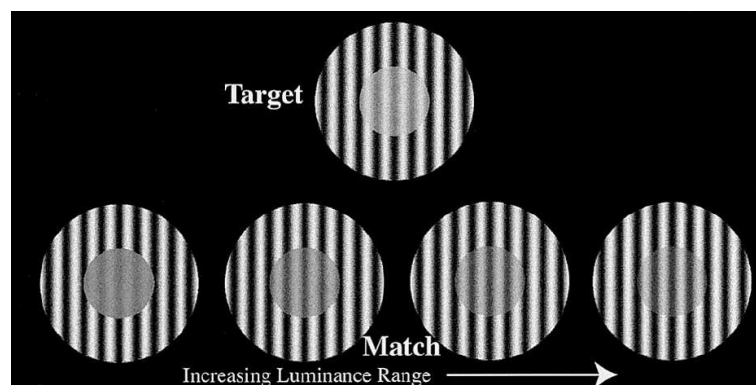


FIG. 2.11: Stimulus utilisé par Singh et Anderson (2002) lors d'une tâche d'ajustement de transmittance. La luminance du disque central est modifiée selon les essais. Les observateurs ignorent les différences de lumière du disque et basent leur ajustement uniquement sur la perception de la transmittance.

Les travaux de Gerardin et al. (2006) confirment que la convergence et la translation évoquent la perception de transparence. Dans ces travaux, ils explorent les limites des changements chromatiques consistants ou non avec le modèle généralisé de convergence (CGM). Pour cela ils testent cinq transformations, la convergence, la translation ainsi que leurs réciproques, la divergence et le cisaillement. La rotation est également testée (Figure 2.12). La magnitude des changements chromatiques ainsi que l'élévation de la luminance sont également manipulées.

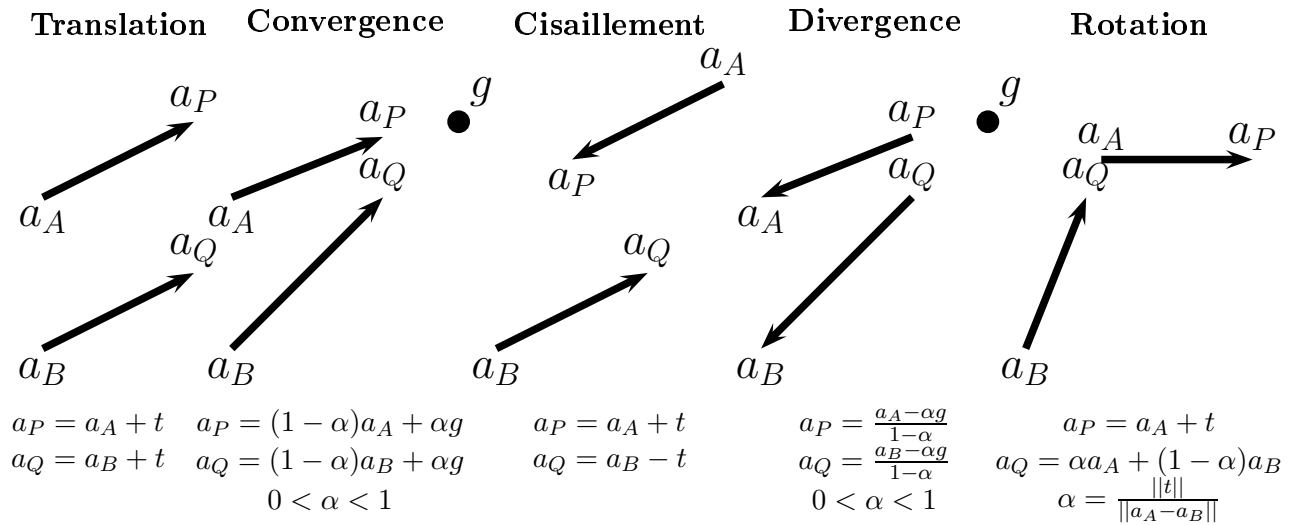


FIG. 2.12: Exemples de chacune des cinq variations chromatiques utilisées dans les tests de Gerardin et al. (2006). Les points a_A et a_B correspondent aux coordonnées (tristimulus) des surfaces du fond qui ne sont pas recouvertes par le filtre. Les points a_P et a_Q sont les surfaces filtrées. t est un vecteur, g les coordonnées du point de convergence et α est une valeur réelle dans l'intervalle $[0 \ 1]$.

Cependant, contrairement aux prédictions du CGM, les transformations extrêmes peuvent apporter des effets inverses aux prédictions. Ainsi Gerardin et al. montrent que dans certaines conditions, la convergence et la translation peuvent ne pas produire de transparence lorsque leurs vecteurs de transformation sont trop grands. De même de petites divergences et de petits cisaillements peuvent être perçus comme des stimulus transparents. Enfin, Gerardin et al. (2006) notent également des incohérences de perception de la transparence pour les translations dans le plan équiluminant. Ces observations apportent l'idée que la transparence est décrite par le modèle de transformation des propriétés chromatiques (tel le CGM) mais également la longueur des vecteurs décrite par les modèles tient une place importante dans la production de la transparence.

Gerardin et al. (2006) testent l'influence du mouvement sur la perception de la trans-

parence produite par le modèle de convergence généralisé (CGM). Des conflits entre la perception de la transparence et le CGM ont été mis en évidence par Khang et Zaidi (2004). Les cisaillements peuvent être perçus comme transparents lorsque du mouvement est ajouté. La combinaison avec le mouvement augmente l'effet de transparence. Toutes ces observations remettent en cause la généralisation du CGM.

Constance de la surface filtrée

Nous l'avons énoncé précédemment, l'une des caractéristiques de la transparence est la constance chromatique (Gilchrist et Jacobsen, 1983; Singh, 2004). Les observateurs sont capables de retrouver les propriétés chromatiques des surfaces filtrées. Nous avons vu que les modèles de transparence produisaient relativement bien la perception d'une surface transparente au dessus d'autres surfaces. On observe donc un effet de scission. Pour déterminer si les modèles sont de bons prédicteurs de la transparence que l'on rencontre dans le monde réel, il reste à déterminer si la constance chromatique est bien respectée dans les stimulus produits grâce à ces modèles. Cette dernière est testée grâce à des tâches d'ajustement des surfaces filtrées. D'Zmura et al. (2000) confrontent six modèles (affine, convergence, translation, CGM, Von-Kries et linéaire) afin de déterminer lequel rend le mieux compte de la constance. Ils concluent que les meilleurs modèles sont ceux qui tiennent compte à la fois d'un changement de chromaticité et de contraste. La convergence et sa généralisation, le CGM, répondent le mieux à cette contrainte.

Ces modèles que nous venons de décrire, mettent en évidence que la transparence dépend des régularités ou des cohérences des contrastes locaux (vecteurs de transformation). Ceci peut nous permettre de contrôler le phénomène en manipulant ces vecteurs.

2.4 Les substrats neuronaux de la transparence

A l'instar des multiples modèles qui décrivent la production de transparence de façon différente, il existe plusieurs théories sur les réseaux neuronaux responsables du traitement de la transparence. Nous avons vu qu'il existe un débat portant sur les représentations et les computations impliquées dans la perception d'une surface dont l'apparence est modifiée par l'environnement. Un point de vue consiste à penser que dans un premier temps, le système segmente l'image en couches, séparant la réflectance et les conditions d'éclairage pour ensuite interpréter les propriétés de la surface (Bergstrom, 1977; Gilchrist, 1979;

Barrow et Tenenbaum, 1978; Anderson, 1997; Anderson et Winawer, 2005). Des théories plus récentes affirment que le système déduit les propriétés des surfaces sans séparation en couches (Gilchrist et al., 1999; Adelson, 2000). La véracité de ces théories est directement liée aux substrats neuronaux sous-jacents à la perception de la transparence.

2.4.1 Le bas-niveau

Dans le cas d'un traitement direct des propriétés des surfaces, sans décomposition en couches, un traitement bas-niveau peut être envisagé. Les travaux de Ripamonti montrent que la perception de la transparence peut être évoquée par l'invariance des taux d'excitations des cônes. Ebner (2004) développe un algorithme basé uniquement sur le traitement local des informations fournies par les cônes. À l'image de la rétine, il développe un réseau de neurones simulant les activités des cônes qui seront modifiées par le moyennage des activités des cônes locaux avoisinants jusqu'à ce que le système se stabilise. Cet algorithme rend parfaitement compte de la constance chromatique (Figure 2.13).



FIG. 2.13: Résultats de 6 traitements de l'algorithme créé par Ebner (2004) de la constance chromatique. La ligne du haut illustre les entrées. La ligne du milieu, la moyenne des lumières dans l'espace. Et la ligne du bas, les sorties de l'algorithme.

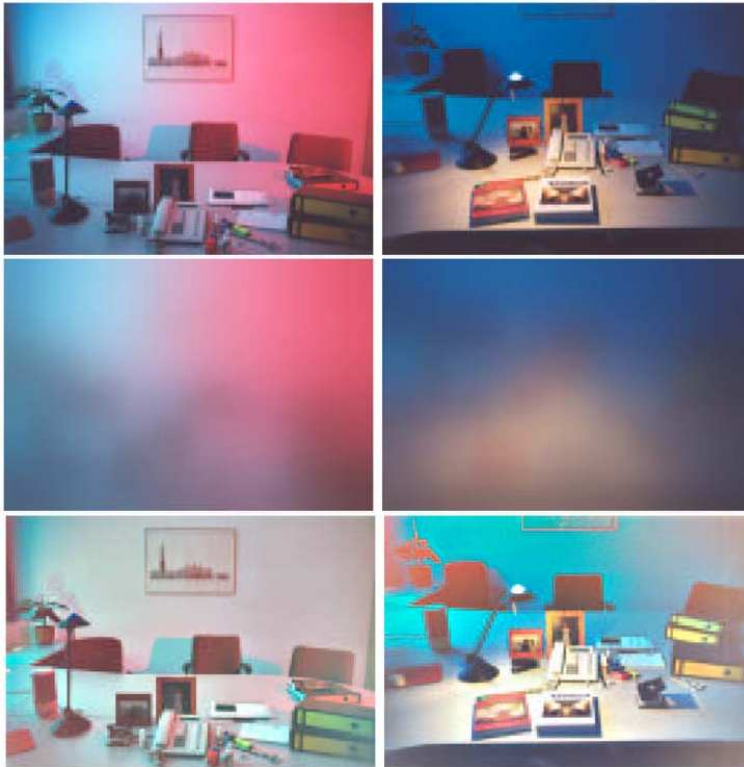


FIG. 2.14: Une scène éclairée par plusieurs sources lumineuses. Même nomenclature que dans la figure 2.13. On constate de nombreuses erreurs, les ombres ne sont pas corrigées et l'algorithme leur attribue des couleurs (Ebner, 2004).

Cependant ce modèle est limité aux changements d'illumination générale (ambiance) et non-partielle. Ainsi, la figure 2.14 illustre les difficultés rencontrées par l'algorithme lorsqu'il y a plusieurs sources d'éclairage d'une scène. Les intégrations locales au niveau de la rétine semblent donc être incomplètes pour rendre compte d'une perception telle que la transparence.

2.4.2 Le niveau intermédiaire

De récentes études montrent que, chez le singe, V1 est activé pour le traitement des surfaces (Tani et al., 2003; Purves et al., 1999; Zipser et al., 1996; Lee et Nguyen, 2001). Ces études suggèrent que l'activation de V1 est sous l'influence de feedback provenant de régions de plus haut-niveau. Un traitement global dans V1 du stimulus a été mis en évidence par Sasaki et Watanabe (2004). En produisant un effet de transparence grâce au néon color spreading (Figure 2.15), ils montrent que V1 est impliquée dans le traitement des surfaces illusoires. Plusieurs interrogations demeurent tout de même. L'étude ne porte que sur les aires rétino-topiques, que se passe-t-il au delà? Est-ce un effet de saillance ou bien de remplissage? Les auteurs ne rejettent pas la possibilité qu'une région plus haute soit impliquée dans ce traitement.

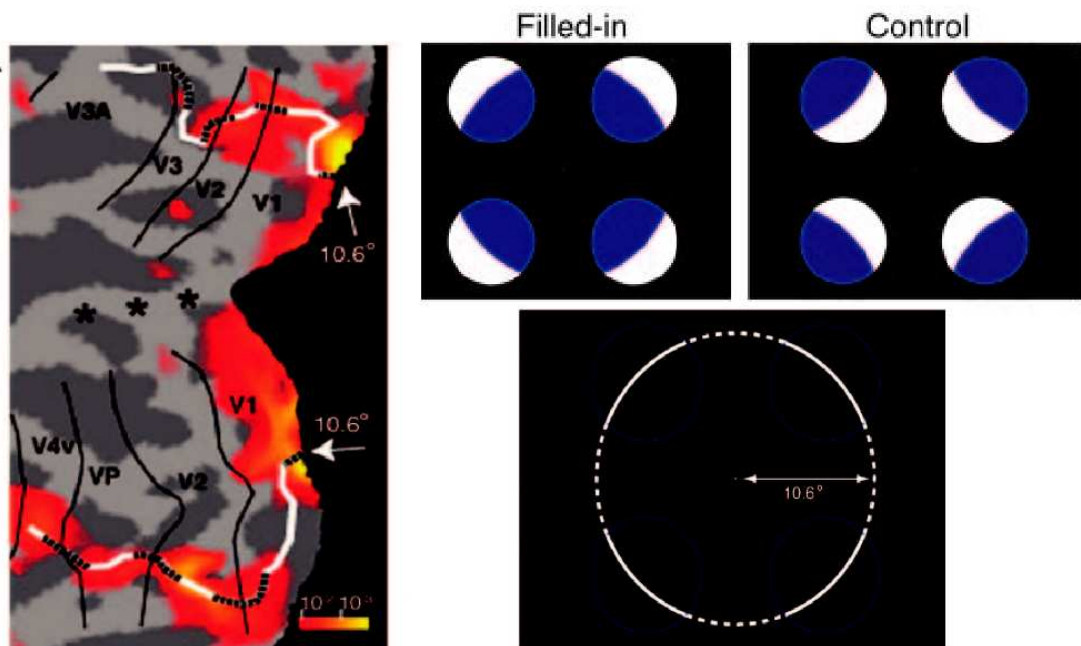


FIG. 2.15: Sasaki et Watanabe (2004). **En haut à droite** - Stimulus induisant une illusion de surface transparente. Un disque transparent bleu apparaît au centre de la figure. **à gauche** - Carte d'activation (IRMf) correspondant au contraste contrôle VS illusion du disque transparent bleu. Les lignes blanches et les pointillés représentent les localisations corticales rétinotopiques correspondant aux contours réels et illusoires respectivement. Lorsque l'attention des sujets est contrôlée, des activations correspondant aux contours (réels et illusoires) se retrouvent dans toutes les aires visuelles observées alors que l'on observe des activations de remplissage uniquement dans V1.

(Zeki et al., 1999) réalisent une étude neuropsychologique sur le patient PB présentant de larges lésions en région occipitale. La perception des couleurs de PB est longueur d'onde dépendante. Les études d'imagerie effectuées sur ce patient montrent une activité dans les aires V1 et peut être V2 lors de présentation de stimulus chromatiques. Ceci montre que les humains peuvent être conscients à partir des activités de V1. De plus, PB présente un déficit dans les tâches de constance chromatique. Ceci indique que V1 et V2 ne sont pas impliquées dans le traitement spécifique de la constance, ou alors sous le contrôle d'une région de plus haut-niveau lésée chez PB.

2.4.3 Le haut-niveau

La perception de la transparence nécessite une intégration globale des indices de surface d'une scène. En terme neuropsychologique cela se traduit par la nécessité d'avoir des champs récepteurs suffisamment larges, susceptibles d'effectuer cette intégration globale.

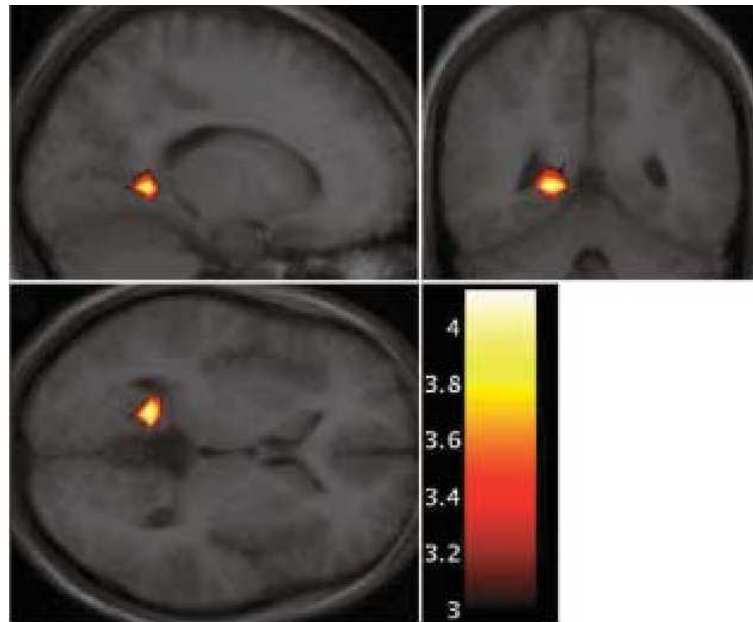


FIG. 2.16: Dojat et al. (2006). Carte des activations correspondant au contraste Translation VS Cisaillement. Une région est mise en évidence dans le gyrus parahippocapique gauche.

Nous avons vu précédemment que les champs récepteurs des neurones de V1 sont petits pour ce traitement. Dojat et al. (2006) font l'hypothèse que le traitement de la transparence se situe dans des aires de plus haut-niveau. Pour le mettre en évidence, ils mettent au point une étude d'IRM fonctionnelle en contrastant une condition de cisaillement avec une condition de translation (voir section sur la transparence). Ainsi les informations locales sont similaires, seule l'organisation globale est modifiée. Les résultats mettent en évidence une activation dans le gyrus parahippocampique (PH) gauche (Figure 2.16). Cette activation ne se situe pas dans le centre "historique" de la couleur, V4, mais est plus antérieure. Cependant quelques remarques relativisent les conclusions de cette étude (la saillance non-contrôlée, le faible nombre de sujets). Néanmoins cette étude est encourageante et laisse présager des résultats plus complets et plus fins lors d'expérimentations futures.

La transparence est un outil prometteur pour rendre compte de l'intégration globale d'une image et produire un effet de scission et de constance chromatique nécessaires au traitement des surfaces. Les approches pour rendre compte de la transparence sont nombreuses, physiques, perceptives, additives, soustractives. Aujourd'hui ces modèles fusionnent parfois. Cependant, tous ces modèles semblent être des cas particuliers du modèle généralisé de convergence (CGM). Ce modèle aussi montre ses limites, ses prédictions de transparence et non-transparence ne sont pas toujours observées expérimentalement en perception. Aujourd'hui encore, concernant les traitements globaux d'une scène, les débats portant sur les mécanismes sous-jacents et leurs origines anatomiques sont toujours d'actualité. Si l'influence du contexte, donc l'intégration globale des informations lumineuses, est clairement mise en évidence dans le traitement de l'information colorée, quels sont les circuits neuronaux capables de produire cette globalité? Le chapitre suivant décrit de quelle façon l'information lumineuse est traitée par le système visuel (codage). En nous intéressant plus particulièrement au codage des informations chromatiques nous verrons quelles sont les propriétés manipulées par le système et dans quelle mesure ces propriétés peuvent être intégrées pour rendre compte des phénomènes globaux que nous avons décrit précédemment.

Chapitre 3

Organisation anatomo-fonctionnelle du système visuel

Afin de compléter la précision de vocabulaire que nous avons fait avec la distinction entre trichromatie et trivariance visuelle, nous rappelons que la couleur est un phénomène uniquement perceptif. En tant que tel c'est une sensation variable difficilement généralisable à tous les individus et toutes les situations. On ne peut pas faire de lien direct entre la perception et les mécanismes de traitement du signal du système visuel. Il ne faut pas confondre perception et codage. Faire la corrélation entre le codage spectral et la perception des couleurs suppose la connaissance a priori d'une connexion entre l'activité neuronale et l'esprit. Nos connaissances sur le système visuel sont aujourd'hui incomplètes et ne permettent pas d'expliquer le substrat neuronal qui soutend la perception. Les thèmes évoqués dans les chapitres précédents ont trait à la perception, sur la base d'études comportementales. Ce chapitre s'intéresse aux bases anatomiques du traitement de l'information visuelle qui sont à l'origine de la vision des couleurs. Pour autant les termes "couleur" et "perception" n'ont pas lieu d'être ici, nous ne pouvons parler que de lumière et de traitements d'informations chromatiques. D'une manière assez concise Viénot (1994) dit avec justesse que les variations de la lumière doivent être captées, analysées et interprétées, avant d'être nommées enfin "couleur". Il est important de faire cet ajustement afin d'expliquer pourquoi nous n'utiliserons pas les appellations colorées que l'on trouve, à tort, trop souvent dans la littérature pour désigner certaines cellules et certains mécanismes.

Ce chapitre expose la structure biologique de l'oeil. Après avoir décrit brièvement les structures optiques de l'oeil, nous étudierons l'organisation neuroanatomique de la rétine. Cette description du substrat neuronal nous permettra d'aborder les aspects intégratio-

nels et fonctionnels de la rétine qui définissent la nature des informations qui se projettent dans les aires corticales.

3.1 L'oeil, un appareil optique

À l'instar des appareils photos et autres caméras, le signal lumineux est projeté de façon stable sur une surface photosensible (la rétine). En effet, l'oeil compense les nombreux mouvements apportés par : les gestes de l'individu, les micro-mouvements très rapides de l'oeil lui-même (les saccades), les variations de luminosité et l'accommodation sur les objets qui sont eux aussi à des distances variables. Ces ajustements permettent entre autre de suivre un objet en mouvement. La motricité oculaire, les saccades et la poursuite permettent de fixer un objet en quelques centaines de millisecondes et de le conserver en vision centrale.

La pupille joue le rôle de diaphragme qui module son ouverture en fonction des conditions lumineuses, comme dans un appareil photographique. Afin de régler la quantité de lumière constante sur la rétine, la pupille se ferme lorsque l'éclairage est fort et s'ouvre lorsque la lumière est faible.

Afin que l'image de l'objet soit nette sur la rétine, la déviation des rayons lumineux est ajustée par l'accommodation selon la distance entre l'objet observé et l'oeil. Le cristallin est une lentille maintenue par de puissants muscles (Zonule de Zinn) qui forment autour de lui trois couronnes. Le relâchement de ces muscles déforment la courbure du cristallin qui modifie aussi sa puissance dioptrique.

On évalue la taille d'un objet par l'angle visuel correspondant à sa projection rétinienne. Deux objets de tailles différentes pourront avoir la même dimension selon leur distance par rapport à l'oeil. Un exemple mnémotechnique est qu'un angle de 1° d'angle visuel correspond à 1 cm vu à 57 cm de distance, ce qui correspond à un index vu à bout de bras.

Le diamètre de la pupille et la courbure du cristallin sont contrôlés par le preectum. L'accommodation est un mécanisme réflexe que nous ne contrôlons pas volontairement contrairement à d'autres mécanismes comme l'exploration du contenu d'une image.

Après avoir subi les transformations optiques adéquates, la lumière est projetée sur la rétine.

3.2 L'oeil, structure neuronale

La comparaison avec tout autre équipement optique manufacturé par l'Homme s'arrête à cette description purement optique. Pour traiter l'image, l'équivalent de la pellicule photosensible que l'on trouve dans les appareils photos serait la rétine mais sa fonction est toute autre. La rétine n'est pas une simple couche de cellules sensibles à la lumière. Elle est la première structure neuronale du système visuel. Embryologiquement, elle est une excroissance du cerveau qui serait venue "voir" ce qui se passe à l'extérieur par la fenêtre que constitue l'oeil.

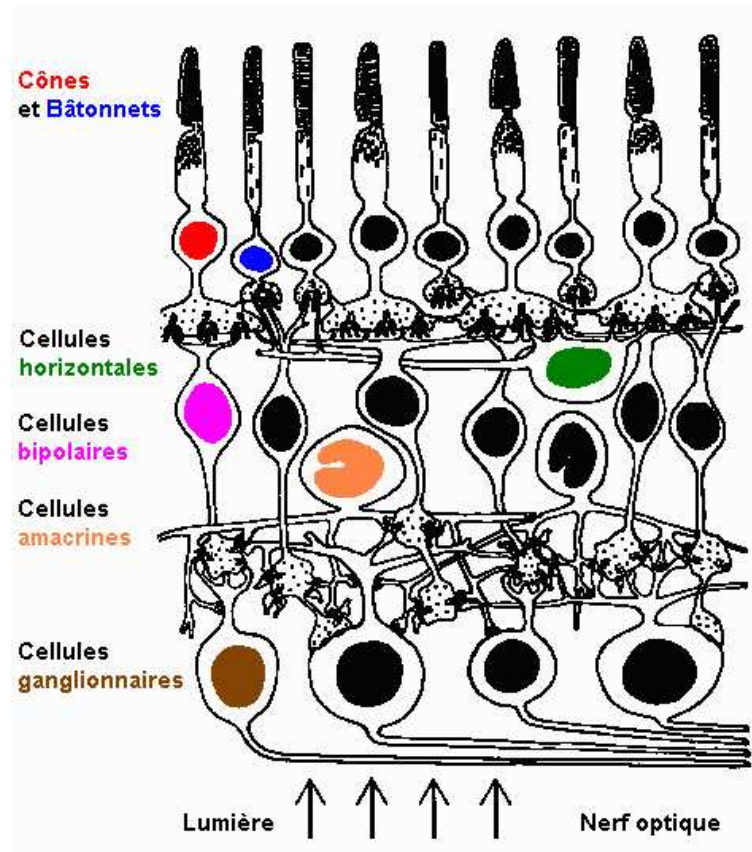


FIG. 3.1: Représentation de l'organisation et connexion des cellules nerveuses constituant la rétine chez l'être humain.

La rétine est un capteur dont les propriétés varient avec l'excentricité. Dans le prolongement de l'axe optique se trouve la fovéa où l'acuité est maximale ; c'est ici que les signaux lumineux subissent le moins de déformations (aberrations). Cette zone représente dans notre champ visuel la taille d'une pièce de deux euros portée à bout de bras. Plus on s'éloigne de la fovéa, plus notre acuité diminue de part la densité des récepteurs et aussi la sommation post-réceptoriale.

3.2.1 Les photorécepteurs

Les cellules sensibles à la lumière dans la rétine sont les photorécepteurs (Figure 3.1). Ce sont eux qui assurent la transduction du signal lumineux en information neuronale (électrochimique). Il existe plusieurs types de photorécepteurs ayant chacun leur sensibilité propre à la lumière. Classiquement, les photorécepteurs se divisent en deux grandes familles chez les vertébrés : les bâtonnets au nombre de 100 millions et les cônes au nombre de 6 millions chez l'humain. Nous pouvons les distinguer par leur fonction et leur structure.

Les bâtonnets sont les plus sensibles à la lumière. Un photon peut suffire à les exciter. Ils sont donc impliqués dans la vision nocturne (parlons plutôt de pénombre puisque nous n'avons pas de vision nocturne) mais leur extrême sensibilité les rend inutiles en vision diurne. Ils se trouvent saturés pour des intensités supérieures à 10 cd/m^2 . De plus, les bâtonnets ne permettent d'encoder que des variations de luminance donc de voir le monde en niveaux d'intensité. La disposition des bâtonnets le long de la rétine, nous fait considérer que la vision nocturne est meilleure en périphérie. elle est par ailleurs achromatique.

Les cônes ont une sensibilité plus faible et sont donc inactifs dans l'obscurité (inférieur à 0.01 cd/m^2). Ils sont responsables de la vision photopique (le jour). On peut également différencier les cônes des bâtonnets par leur implication dans le codage de l'information chromatique. En effet il existe trois types de cônes caractérisés chacun par leur sensibilité spectrale. On différencie ainsi les cônes L, M et S (Long, Medium et Short wavelength). Il est important d'insister ici sur la dénomination de ces cônes. On voit souvent apparaître le nom de cône rouge, vert et bleu en confusion avec l'appellation L, M et S. On peut comprendre le raccourci pédagogique qui mène à cet abus de langage. Cependant il est risqué de garder ces appellations sous peine de se méprendre pour la suite de la compréhension du codage chromatique. Parler de cône bleu, vert et rouge peut conduire à la fausse idée que chacun de ces cônes codent une seule longueur d'onde donnée (une seule couleur) et

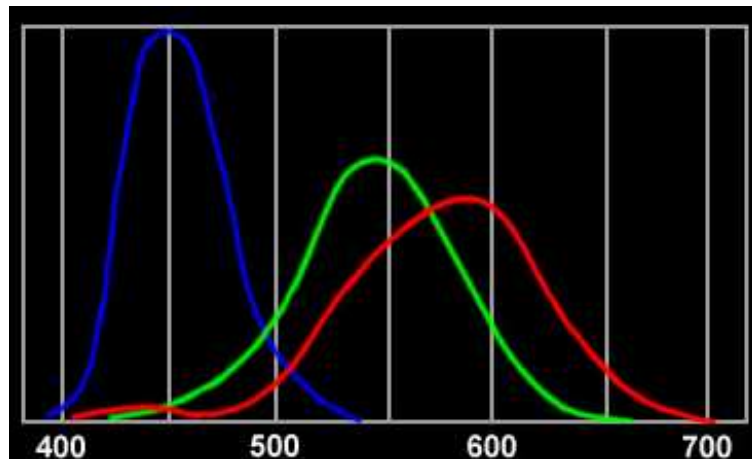


FIG. 3.2: Courbe de sensibilité spectrale des photorécepteurs le long du spectre visible. On peut déterminer par une mesure du courant délivré par le cône, la courbe de sensibilité en fonction de la longueur d'onde (Schnapf et al., 1987). Cette sensibilité dépend des pigments visuels contenus dans le segment externe des cônes (Merbs et Nathans, 1992).

qu'un signal lumineux n'activera qu'un seul type de cône spécifique. La figure 3.2 nous montre, au contraire, qu'un signal lumineux activera différemment les trois types de cônes selon leur sensibilité spectrale sur l'ensemble du spectre visible. Les courbes de sensibilité spectrale de ces récepteurs, $l(\lambda)$, $m(\lambda)$ et $s(\lambda)$, ont été estimées pour la première fois par la psychophysique par König et Dieterici (1886). Plus récemment ces estimations ont été reprises par Stockman et al. (1993). Les valeurs d'excitation des cônes (L , M et S) sont données pour une lumière en multipliant sa distribution d'énergie spectrale $x(\lambda)$ avec la courbe de sensibilité spectrale de chaque cône que l'on intègre sur l'ensemble du spectre visible. Ainsi :

$$\begin{aligned}
 L(x) &= \int l(\lambda)x(\lambda)d\lambda \\
 M(x) &= \int m(\lambda)x(\lambda)d\lambda \\
 S(x) &= \int s(\lambda)x(\lambda)d\lambda
 \end{aligned}
 \tag{3.1}$$

Malgré une certaine homogénéité entre les rétines humaines au niveau de la densité de photorécepteurs en fonction de l'excentricité, les distributions des trois types de cônes dans la rétine sont différentes selon les individus. Sans parler des daltoniens, dichromates avec seulement deux type de cônes, monochromates avec seulement un type de cône ou même trichromates anormaux (sensibilité différente pour les cônes L, M et S). Le rapport entre les cônes peut changer d'un individu à un autre. Par exemple le rapport entre les

cônes L et M peut varier dans la fovéa de 0.3 à 20 d'un individu à l'autre (Rushton, 1964; Roorda et Williams, 1999). Cependant les traitements du système visuel restent relativement silencieux à ce genre de variabilité. Quels que soient les proportions des cônes, les perceptions restent spatialement et chromatiquement comparables.

3.2.2 L'intégration

Ainsi les photorécepteurs codent de façon très locale les propriétés spectrales des lumières qui se projettent sur la rétine. Cette dernière est composée de plusieurs millions de neurones dont les photorécepteurs ne sont qu'une petite partie. La forte interconnexion de ces neurones indique que les informations transmises par les photorécepteurs font l'objet d'intégrations. Grâce aux techniques de coloration (historiquement mises au point en 1875 par Camillo Golgi), nous pouvons décrire la structure de la rétine. Elle est composée de sept couches de neurones distinctes (Figure 3.1) : l'épithélium pigmentaire, la couche des photorécepteurs, la couche nucléaire externe, la couche plexiforme externe, la couche nucléaire interne et la couche plexiforme interne.

Chez les primates, la principale fonction optique de la couche épithélium pigmentaire est d'absorber les photons qui n'auraient pas été absorbés par les photorécepteurs, évitant ainsi leur propagation ou leur réflexion.

La couche nucléaire externe est composée du corps cellulaire des cellules photoréceptrices. Il existe des connexions synaptiques entre les photorécepteurs. Ces connexions réalisent un lissage du signal lumineux pour améliorer le rapport signal sur bruit.

La couche plexiforme externe est le lieu de la triade synaptique, connexion entre les photorécepteurs, les cellules horizontales et les cellules bipolaires. Les cellules horizontales sont comme leur nom l'indique des cellules dont les connexions sont horizontales par rapport au plan de la rétine. On en dénombre trois types dans la rétine humaine, selon les types de cônes et de bâtonnets auxquels elles sont connectées (Ahnelt et Kolb, 1994). La fonction de ces trois types de cellules horizontales est en rapport avec le traitement de la couleur. Le troisième élément de la triade synaptique est composé des cellules bipolaires. Chez l'être humain il existe plusieurs types de cellules bipolaires en fonction de leur taille et de leur type de connexions. Les cellules bipolaires peuvent être hyperpolarisantes ou dépolarisantes. Les bipolaires hyperpolarisantes ont une réponse à champ central OFF

et périphérique ON, alors que les dépolarisantes ont une réponse à champ central ON et périphérique OFF. Pour la vision des couleurs les champs récepteurs des cellules bipolaires sont à antagonisme chromatique. Les cellules horizontales ont une action inverse des photorécepteurs sur les cellules bipolaires. Ce mécanisme engendre une inhibition latérale responsable de l'antagonisme centre-périphérie au sein des bipolaires. Les axones des cellules bipolaires se projettent dans différentes sous-couches de la couche plexiforme interne.

Les intégrations décrites contribuent à la notion de champ récepteur (Figure 3.3). Il est défini par l'ensemble des cellules connectées directement ou indirectement à une cellule. Cette dernière est alors sensible aux stimulations recouvrant une partie de la rétine. Ainsi, le champ récepteur d'une cellule est la zone du champ visuel dans laquelle un stimulus module l'activité de la cellule. La couche nucléaire interne comprend les corps cellulaires de cellules bipolaires et amacrines.

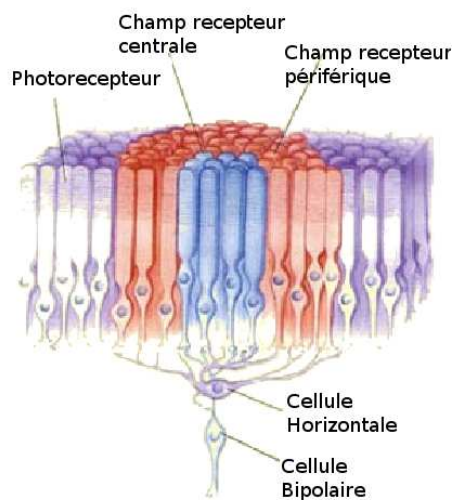


FIG. 3.3: Les cellules bipolaires intègrent les informations délivrées par un ensemble de photorécepteurs définissant ainsi son champ récepteur. En rouge la zone périphérique et en bleu la zone centrale du champ récepteur.

La couche plexiforme interne est le lieu des connexions entre les cellules bipolaires, amacrines et ganglionnaires. Les cellules bipolaires sont chargées de transmettre l'information de la couche externe vers la couche interne. Ces cellules sont reliées à différents types de cellules amacrines, ainsi qu'à diverses cellules ganglionnaires. Les cellules amacrines jouent le même rôle que les cellules horizontales dans la couche externe, elles réalisent un traitement spatial étendu, mais la fonction précise de ces cellules n'est pas bien définie. Trois types de cellules ganglionnaires impliquées dans le codage chromatique sont connus : les cellules ganglionnaires parasol, les cellules ganglionnaires naines et les petites cellules bistratifiées. Elles sont également dénommées P pour les midgets, M pour les parasols et K pour les bistratifiées, conformément à leurs projections respective sur les couches parvo-,

magno- et konio-cellulaire du corps genouillé latéral. Les connexions entre les deux types de cellules bipolaires, dépolarisantes et hyperpolarisantes, et les cellules ganglionnaires de type, ON et OFF, respectent une symétrie. Les bipolaires dépolarisantes sont connectées aux ganglionnaires ON, alors que les bipolaires hyperpolarisantes sont connectées aux ganglionnaires OFF. On trouve alors deux circuits de connexions indépendants, suivant lesquels transitent des signaux opposés ON et OFF.

Les cellules ganglionnaires

Les études psychophysiologiques ont montré le rôle fonctionnel des cellules ganglionnaires. Les cellules de type M qui présentent aussi de plus grands champs récepteurs, propagent les potentiels d'action plus rapidement dans le nerf optique, et sont plus sensibles aux stimulus de faible contraste de luminance. De plus, la réponse d'une cellule M à une stimulation est une brève salve de potentiels d'action, alors que les cellules P ont une réponse plus tonique et maintenue aussi longtemps que le stimulus est présenté.

L'idée la plus couramment admise est que les cellules M sont particulièrement impliquées dans la détection du mouvement du stimulus alors que les cellules P, avec leur petit champ récepteur, sont plus sensibles à la forme et aux détails de celui-ci, notamment impliqué dans le traitement de l'information chromatique. Il existe également des petites cellules bistratifiées (K), plus difficiles à étudier à cause de leur présence sporadique. Le rôle de ces cellules est encore difficile à définir ; elles ont un champ dendritique épars et leur rôle le mieux identifié est leur implication dans le traitement chromatique (Casagrande, 1994; Vital-Durant et Bullier, 1999; Chatterjee et Callaway, 2003; Dacey et al., 2005).

Également, et c'est ce qui nous intéressera dans cette thèse, il existe une autre distinction fonctionnelle essentielle entre ces cellules : leur sensibilité aux différences de longueur d'onde de la lumière. Les cellules ganglionnaires transmettent au cerveau de l'information en partie déjà traitée en ce qui a trait à la comparaison régionale des processus d'opposition de lumière. Attardons nous quelques instants sur cette notion souvent mal comprise. Avec les cellules ganglionnaires nous retrouvons la notion de champ récepteur. C'est à dire la portion du champ visuel à laquelle la cellule est sensible. À ce niveau de traitement la forme des champs récepteurs est concentrique comme on peut le constater sur la figure 3.4. Il existe un gradient entre la taille des champs récepteurs des cellules localisées dans la fovéa et celles de la périphérie. La taille des champs récepteurs augmente avec la distance à la fovéa. Ceci est une des bases de notre forte acuité fovéale.

Les voies d'opposition de lumière

Kuffler (1973) étudie des cellules ganglionnaires du chat pour caractériser les réponses de ces cellules à la lumière avec des stimulus achromatiques. Il trouve que chaque cellule ganglionnaire répond à une petite zone circulaire de la rétine constituant le champ récepteur de cette cellule. Il distingue deux catégories de cellules ganglionnaires, à centre ON et à centre OFF. Comme l'explique la figure 3.4, il existe un antagonisme spatial et chromatique ou achromatique. Une cellule de type ON est préférentiellement activée lorsque le centre de son champ récepteur est éclairé en contraste (chromatique ou achromatique) avec sa périphérie.

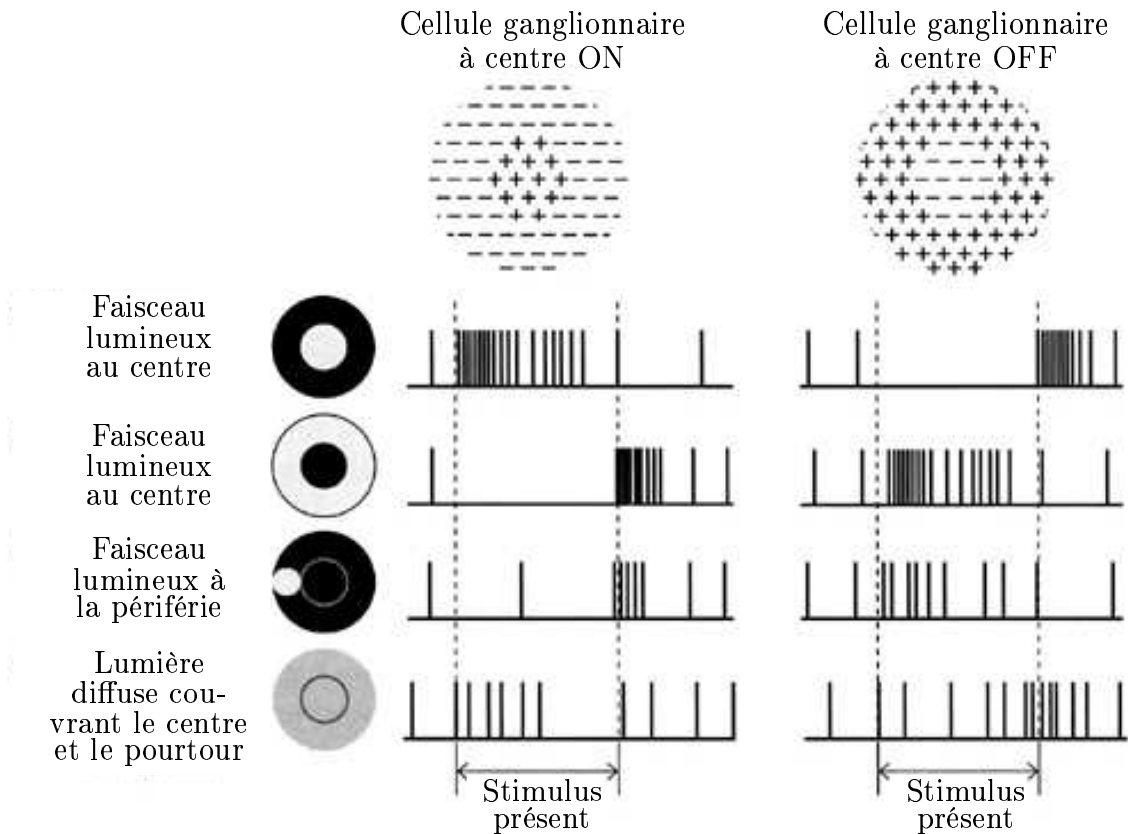


FIG. 3.4: En éclairant le centre du champ récepteur à centre ON/OFF, on déclenche une augmentation/diminution de la fréquence des potentiels d'action (réponse ON/OFF) et vice versa si l'on éclaire la périphérie du champ récepteur.

La plupart des cellules ganglionnaires sont peu sensibles aux stimulus lumineux projetés à la fois sur le centre et la périphérie du champ récepteur. Ainsi, une obscurité totale ou un éclairage uniforme leur fait émettre peu de potentiels d'action. Ces cellules sont sensibles

aux différences locales d'éclairement. L'information portée par les potentiels d'action des cellules ganglionnaires souligne donc davantage les contrastes entre les zones éclairées et obscures plutôt que le degré absolu de luminosité. Le traitement de la lumière n'est donc pas global, mais local.

La théorie des couleurs opposées est attribuée à Hering (1878) qui observe que certaines teintes de couleurs ne peuvent pas être perçues ensemble. Elles ne peuvent pas être mélangées. On ne rencontre jamais de sensation composée de vert et de rouge par exemple, de même pour le jaune-bleu. Alors que les mélanges rouge-bleu (violet) et vert-jaune sont fréquents. De plus Hering observe un certain antagonisme correspondant à cette observation. Il remarque que si on fixe une surface de couleur pendant quelques secondes, puis que l'on pose son regard sur une surface blanche homogène, on perçoit la surface initiale dans une teinte différente (Figure 3.5). Plus tard, la théorie perceptive de Hering est supportée et des éléments d'explication commencent à être apportés par les études sur le codage de l'information lumineuse. Notamment par de DeValois et al. (1966) et de Monasterio et Gouras (1977) qui, grâce aux enregistrements intracellulaires montrent des cellules qui répondent aux modulations chromatiques et d'autres aux contrastes achromatiques : le neurone répond à une modulation entre deux teintes ou entre deux luminances. À ce niveau de traitement, le codage ne reflète pas l'organisation perceptive, on ne peut alors pas parler de couleurs mais d'information de chromaticité ou de luminance. Cependant l'idée de traitement antagoniste nous rappelle, sans l'expliquer pour autant, les oppositions de couleurs de Hering.

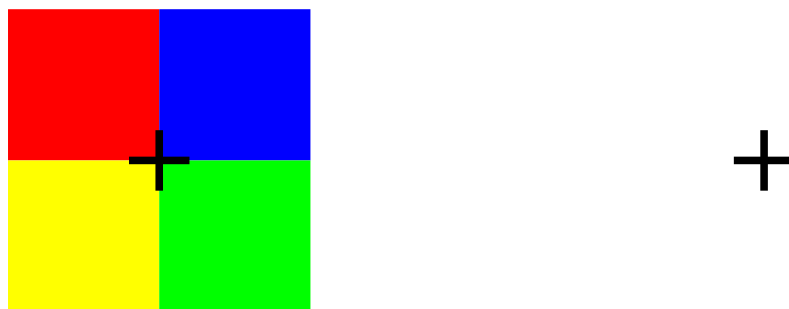


FIG. 3.5: Dans un premier temps, fixer la croix de la figure de gauche pendant une vingtaine de secondes puis fixer la croix de droite. On perçoit les mêmes carrés mais avec des couleurs antagonistes en accord avec la théorie des mécanismes d'opposition.

Boynton a proposé de modéliser les sensibilités des trois classes de cellules ganglionnaire. Pour cela il effectue des combinaisons linéaires de primaires de Smith et Pokorny comme référence pour les courbes de sensibilité L, M et S. Le canal Parvo (cellule P) équivaut

0.5 L-M plus une proportion de S . On réduit de 50% le gain de L pour permettre un bon équilibre avec la sensibilité de M et permettre la différenciation de certaines teintes, comme il est spécifié dans les courbes de Jameson et Hurvich.

Le canal Konio (cellule K) correspond à la soustraction de (L + M) à la composante S. Le canal achromatique, Magno, (cellule M) correspond à l'addition de la composante L et de la composante M.

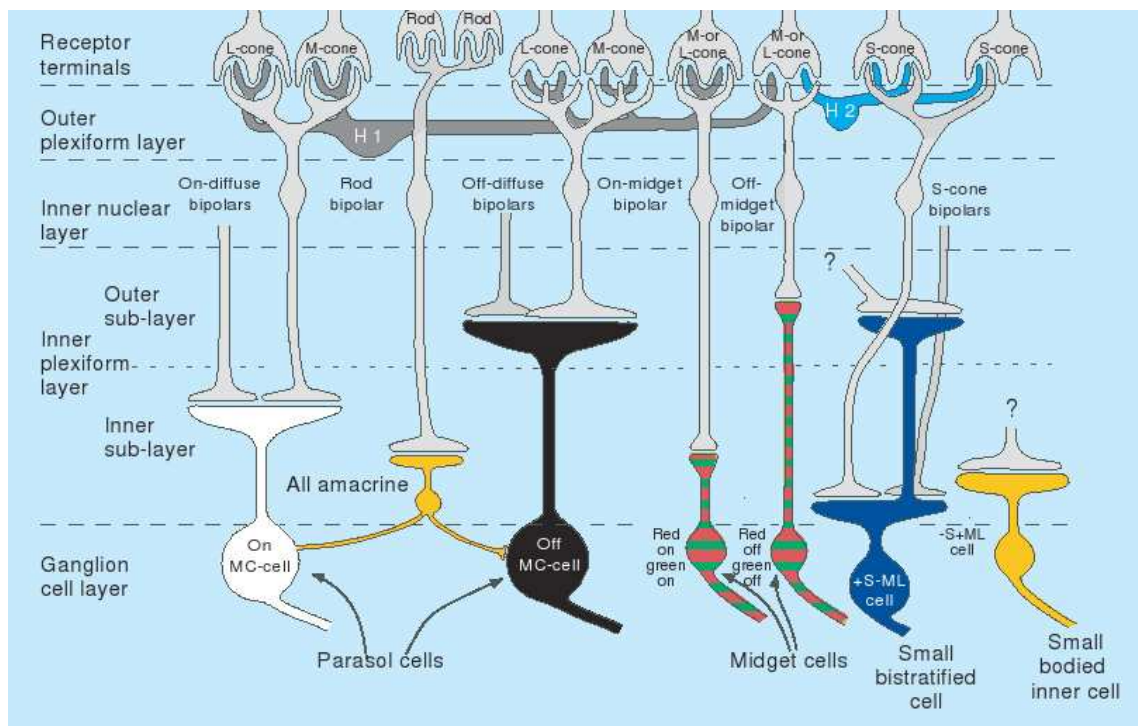


FIG. 3.6: Figure extraite de Lee (2004). Diagramme de la connectivité dans la rétine du primate. Les cellules horizontales (H1 et H2) aussi ont des contacts spécifiques avec les cônes.

On voit ici réapparaître la justification des mises en garde concernant les appellations colorées que l'on a tendance à attribuer aux cônes et aux cellules ganglionnaires, la confusion entre le codage et la perception. Il est impropre, par exemple, d'utiliser le terme cellule ganglionnaire rouge-vert pour les cellules Parvo. Cela accentue l'idée que ces dernières sont en connections directes avec des cônes "rouges" et "verts" selon leur position dans le champ récepteur. Au delà du fait, déjà expliqué précédemment, que les cônes "rouge" et "vert" n'existent pas, les neurones sont incapables de transmettre un signal relatif (positif et négatif). Les synapses ne peuvent être que excitatrices ou inhibitrices. La connection ne peut donc pas être directe entre la perception et les cellules ganglionnaires. Pour pallier cet obstacle fonctionnel, l'information est dupliquée sur deux neurones qui transmettent

chacun soit l'information positive, soit l'information négative. Les cellules bipolaires de types ON sont excitées par les cônes et inhibées par les cellules horizontales. Inversement pour les cellules bipolaires de type OFF. D'après Dacey et al. (1996) il existe deux types de cellules horizontales (Figure 3.6), faisant respectivement synapse avec les cônes L et M (H1) ou indifféremment avec les cônes S et peu avec les cônes L et M (H2). On présume que cette connectivité n'a pas seulement un effet spatial mais elle joue déjà un rôle dans l'intégration chromatique.

3.3 Le corps géniculé latérale

Les axones des cellules ganglionnaires forment le nerf optique et se projettent principalement sur le corps géniculé latéral (CGL). Cette projection n'est pas pour autant absolue, il existe des cellules ganglionnaires dite "à Mélanopsine" (pour une revue, voir Peirson et Foster (2006)). Ces cellules sont impliquées dans les rythmes circadiens qui projettent sur le noyau suprachiasmatique (NSC). Des enregistrements psychophysologiques nous montrent qu'il existe trois grandes voies qui décomposent le signal lumineux en trois composantes.

- La voie Magnocellulaire sur laquelle se projettent les cellules ganglionnaires effectuant une intégration de type L+M/-L-M. Ces cellules réagissent à un contraste de luminance (Derrington et al., 1984; Kaiser et al., 1990; Shapley et Hawken, 1999).
- La voie Parvocellulaire prend sa source dans les cellules ganglionnaires faisant une intégration de type L-M/-L+M (Rodieck et al., 1993).
- Et enfin, la voie Koniocellulaire intègre les informations provenant des cellules ganglionnaires de type S-(L+M) (De Valois et al., 2000).

Cette décomposition du signal en trois voies permet de se représenter une lumière par un point dans un espace à trois dimensions respectant les contraintes physiologiques, l'espace couleur (DKL) de Derrington et al. (1984) (fig 3.7). Chaque axe représente une voie Magno, Parvo ou Konio-cellulaire, et correspond aux axes cardinaux Krauskopf et al. (1982). Il faut cependant faire attention à l'appellation de ces voies, on ne peut en aucun cas les décrire comme un révélateur de l'antagonisme jaune/bleu ou vert/rouge. Ceux-ci évoquent des notions perceptives qu'il faut se garder d'attribuer à ce niveau de traite-

ment. Les antagonismes entre teintes décrit par Hering ne suivent pas les axes cardinaux. Il existe un antagonisme à ce niveau mais indépendant des teintes jaune, bleu, rouge et vert, quel que soit le niveau de traitement. Knoblauch et Shevell (2001) démontrent que lorsque l'on fixe le niveau d'excitation de deux cônes, la variation du troisième n'est pas associée à la modification de la sensation d'une teinte (jaune, bleu ...).

Le rôle de ces différentes voies ne se limite pas à un codage chromatique-achromatique. D'autres informations (mouvement, forme) que nous ne détaillerons pas ici sont intégrées et véhiculées par ces mêmes trois voies.

Les axones des cellules ganglionnaires provenant des champs visuels gauche et droit sont dissociées. On retrouve six couches dans le CGL, trois par hémichamp. Aujourd'hui, le rôle du CGL est mal connu et sujet à controverse. Il semble qu'il n'y ait pas d'intégration des informations provenant des cellules ganglionnaires au niveau du CGL. Cependant celui-ci est plus qu'un simple relais, on observe de très importantes connexions de type feedback provenant des aires cérébrales. Les enregistrements de l'activité de neurones révèlent donc qu'il n'y a pas d'intégration à ce niveau mais on observe des phénomènes suppressifs (Freeman et al., 2002; Bonin et al., 2005). L'activité mesurée ne peut pas être expliquée par la simple théorie des champs récepteurs centre/périphérie car cette activité est plus faible que celle attendue. Les mécanismes doivent être précisés mais la fonction du CGL consiste en un filtre attentionnel atténuant ou augmentant les signaux. Le thalamus est le carrefour des informations sensorielles (excepté l'olfaction). Des intégrations multimodales sont déjà observées dans les aires corticales primaires (importantes projections de l'aire auditive A1 dans l'aire visuelle primaire V1, Clavagnier et al. (2004)). Le CGL peut être le premier lieu d'intégration multimodale, en relation avec sa fonction de filtre.

Les informations se projetant dans la première aire visuelle corticale (V1 ou aire striée) sont donc toujours séparées en trois voies (Parvo, Konio et Magno). Concernant le traitement des informations chromatiques, on peut être conscient de cette décomposition en trois canaux grâce à une simple observation (Figure 3.5). Après habituation le long des axes cardinaux (Krauskopf et al., 1982), on retrouve la même forme mais les teintes sont modifiées selon l'espace DKL. Dans l'exemple illustré, le jaune apparaît bleu, le rouge apparaît vert et inversement. Ceci est la manifestation de la théorie des mécanismes de bas-niveau à opposition de couleurs.

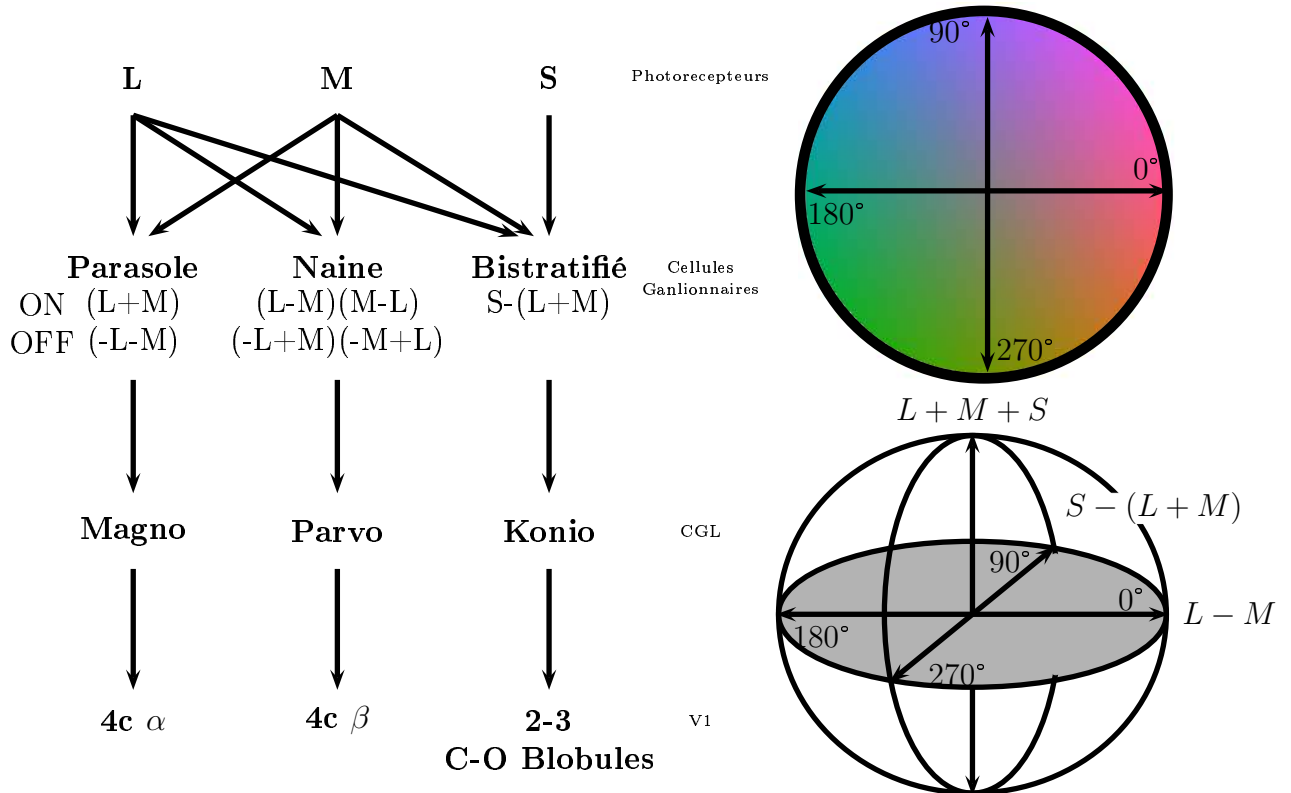


FIG. 3.7: Le diagramme de gauche résume les intégrations des indices locaux issus des photorécepteurs pour former les trois voies post-réceptrices (Magno, Parvo et Konio-cellulaire) qui se projettent chacune sur des couches spécifiques de V1 (Knoblauch, 1999). Cet encodage en trois canaux permet de représenter chaque lumière par un point dans l'espace couleur DKL (à droite). Chaque axe (cardinal) représente une voie post-réceptrice. Le cercle coloré (en haut) est une représentation du plan équiluminant de cet espace.

3.4 Le cortex

Les trois voies du CGL se projettent chacune sur des couches spécifiques de V1. La voie Magnocellulaire projette sur les couches $4C_\alpha$ et 6. La voie Parvo se projette sur les couches $4C_\beta$, 4A et 6, et la voie Konio se projette sur les couches 2 et 3 (Figure 3.7), mais aussi pour une part sur le colliculus supérieur. Il est à noter que l'on trouve des projections de cette dernière voie directement dans l'aire MT (Sincich et al., 2004). À partir de ces projections, de nombreux types d'informations peuvent être transmis, l'orientation, le mouvement, la profondeur ... et la couleur. Dans ce qui suit, nous nous limiterons à la description de cette dernière dans les différentes aires corticales.

Historiquement la recherche sur la vision des couleurs a été animée d'un débat toujours d'actualité qui est de savoir s'il existe une aire extrastriée de la couleur. Une telle aire serait constituée principalement de cellules sensibles à la couleur. La couleur étant un percept, comment définir les cellules sensibles à la couleur ? On parlera de cellules sensibles aux informations chromatiques. Dans la littérature, la définition la plus couramment rencontrée de telles cellules porte sur les entrées de ces dernières. Les cellules dites "chromatiques" soustraient les entrées des cônes L, M ou S (Gegenfurtner, 2003). Les cellules intégrant les entrées des cônes L et M, seulement en les additionnant, sont spécifiques à la luminance. Le problème de cette définition est qu'une modulation chromatique pourra entraîner des réponses différentes des cellules répondant à la luminance. De même pour les cellules chromatiques avec les modulations achromatiques. Selon cette définition, on estime que 50% des cellules sont sensibles aux informations chromatiques dans les aires visuelles de bas-niveau chez le primate. On trouve quelques petites variations entre V1, V2, V3 et V4 (Thorell et al., 1984; Johnson et al., 2001; Kiper et al., 1997). Ces résultats sont en accord avec les travaux réalisés en imagerie chez l'humain (Engel et al., 1997a). Les théories plus récentes plaident en faveur d'un continuum entre les cellules répondant uniquement aux variations de luminance et quelques cellules ne répondant pas du tout aux variations de luminance (Lennie et al., 1990; Shapley et Hawken, 2002).

Classiquement on décrit un traitement de la couleur le long de la voie ventrale dans les aires V1 (Engel et al., 1997a; Conway, 2001; Johnson et al., 2001; Wachtler et al., 2003; Hurlbert et Wolf, 2004; Horwitz et al., 2005), V2 (Engel et al., 1997a; Hubel et Livingstone, 1987; Kiper et al., 1997; Xiao et al., 2003), peut être V3 (Burkhalter et Van Essen, 1986; Gegenfurtner et al., 1997; Zeki, 1978) pour arriver au centre historique de la couleur, V4 (Zeki, 1973, 1977, 1983a). Cependant nous verrons dans la suite de ce chapitre que

bon nombre d'études remettent en cause ce schéma simple.

3.4.1 L'aire V1

Le cortex visuel primaire, se situe en position médio-postérieure du cerveau, autour de la scissure calcarine. Les caractéristiques laminaires de cette aire permettent de la délimiter physiologiquement (Aire 17 de Brodmann). En plus de cette organisation en couches de cellules, on trouve en V1 une organisation en colonnes fonctionnelles. Une organisation en blobules est décrite (Wong-Riley et Carroll, 1984; Livingstone et Hubel, 1984; Tootell et al., 1988; Landisman et Ts'o, 2002; Lennie et al., 1990). Dans ces blobules on trouve des cellules répondant préférentiellement à certaines longueurs d'ondes mais pas aux orientations. Ces cellules ont une sensibilité spectrale avec une largeur de bande comparable à celle observée dans le CGL (Figure 3.8), Cottaris et De Valois (1998). Les cellules de V1 projettent notamment sur V2.

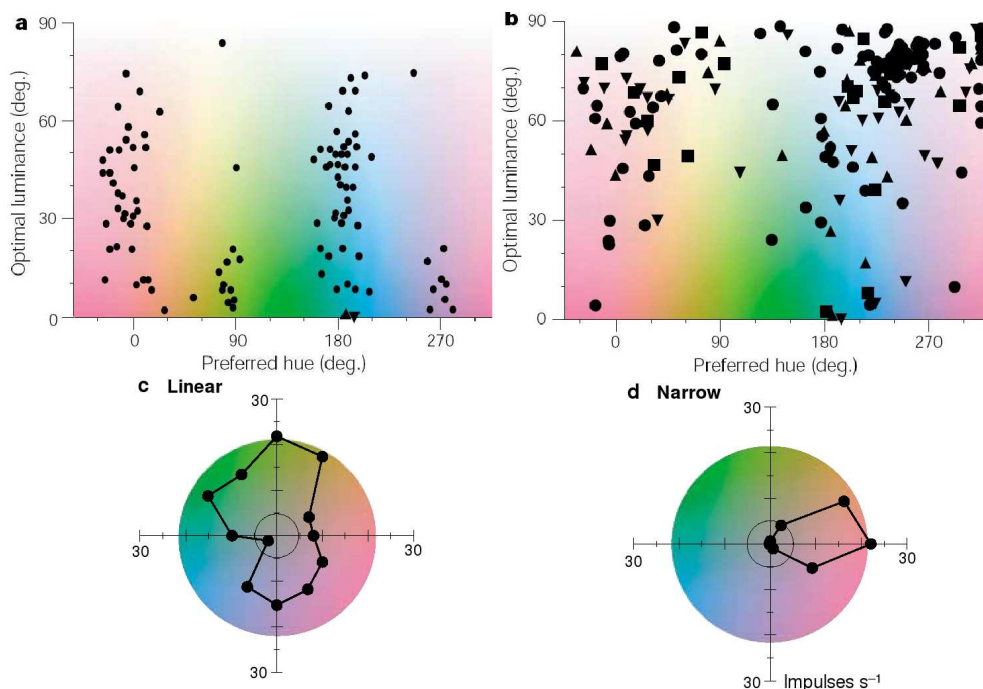


FIG. 3.8: Gegenfurtner (2003). **a** - Distribution des sensibilités spectrales optimales pour les cellules du CGL. **b** - Distribution des sensibilités spectrales optimales pour les cellules de V2 (triangles pointant vers le haut, bandes fines. Triangles pointant vers le bas, bandes fines. Carrés, interbandes) et de V3 (cercles). Les figures **c** et **d** montrent le taux de décharge par seconde) en fonction des stimulus pour les neurones du CGL et de V2 respectivement.

3.4.2 L'aire V2

Comme dans V1, seule une partie de la population des neurones est sélective à la chromaticité. Les bandes minces (DeYoe et Van Essen, 1985; Kiper et al., 1997) sont liées anatomiquement et fonctionnellement aux blobules de V1. La figure 3.8 - b montre que les cellules de V2 et V3 sont préférentiellement sensibles à un plus grand nombre de longueurs d'onde qu'en V1. De plus la figure 3.8 - d nous informe sur la largeur de bande plus fine de ces dernières par rapport à V1 (3.8 - c). Plus on remonte cette voie ventrale, plus on observe un affinement des largeurs de bande tandis que le champ récepteur de ces cellules augmente. On trouve d'importantes projections de V2 sur V4 et V3.

3.4.3 L'aire V4

Zeki a été le pionnier concernant la découverte de l'implication de V4 dans le traitement de la couleur (Essen et Zeki, 1978). Ces enregistrements unicellulaires chez le singe montrent que toutes les cellules réagissent pour une longueur d'onde spécifique ou pas du tout. Chez l'Homme, l'importance du cortex occipital ventral dans le traitement de la couleur a été clairement mis en évidence par des études de lésion (Meadows, 1974). Dans des études de neuroimagerie, Zeki et al. (1991) mettent en évidence des réponses spécifiques à la couleur plutôt qu'aux stimulus achromatiques, ils nommèrent cette région V4. McKeefry et Zeki (1997) montrent qu'une stimulation colorée dans l'hémichamp supérieur et dans le même hémichamp inférieur est codée par deux régions adjacentes dans le cortex occipital ventral. Cette représentation en hémichamp sur la surface ventrale rend compte des observations de patients présentant des cas d'hémi-achromatopsie. Cependant Hadjikhani et al. (1998) s'opposent à cette définition et définissent V4v comme une région adjacente à V3v encodant un quart de champ. Et principalement ils définissent une nouvelle région qu'ils nomment V8. Ils proposent que V8, adjacent à V4v, code un hémichamp avec une représentation fovéale propre et une représentation angulaire perpendiculaire (voir section sur la rétinitopie, partie 3.4.5 de ce chapitre) à celle de V4v (Figure 3.9). L'existence de V8 a fait l'objet d'un grand débat et de nombreux scientifiques représentés par Zeki s'y opposent (Bartels et Zeki, 1998, 2000; Zeki, 2001). Notamment, Wade et Brewer montrent que la région adjacente à V3v représente un hémichamp entier (Wade et al., 2002; Brewer et al., 2005) et non un quart de champ (Hadjikhani et al., 1998). Selon la représentation rétinitopique donné par Gattass et al. (1988), l'homologie avec V4 chez le singe est incertaine.

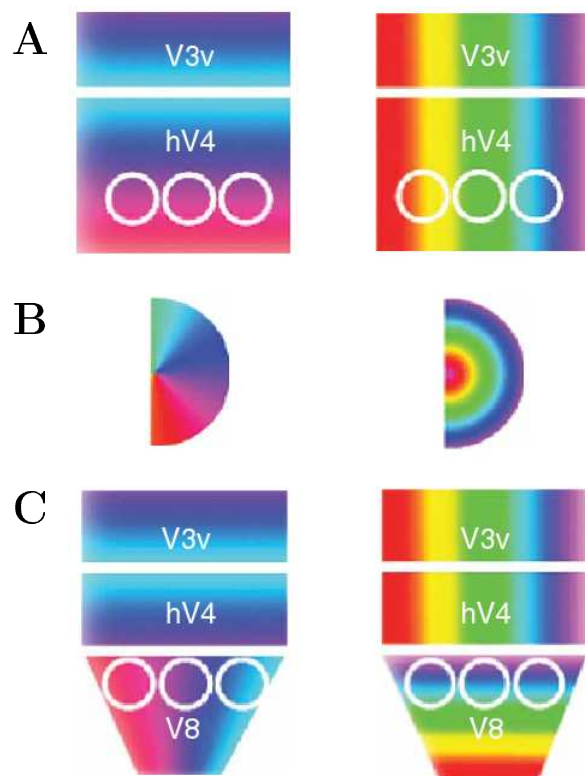


FIG. 3.9: Brewer et al. (2005). **A**- Modèle V4h défendu par Zeki et Wandell, qui définissent une région adjacente et antérieure à V3v avec une représentation d'un hémichamp entier. **C**- Modèle V8 qui définit une région adjacente à V3v ne codant que pour un quart du champ. Contiguë à cette région, le modèle définit l'aire V8 avec une représentation rétinotopique orthogonale à celle de V4h. Les champs visuels en **B** indiquent par les codes couleurs la représentation du codage dans les aires définies par les modèles.

Nous venons de le voir, la délimitation de V4 est sujet à débat mais sa définition fonctionnelle aussi. Une lésion de V4 ne correspond pas forcément à un profond déficit dans la vision des couleurs (Heywood et al., 1992; Schiller, 1993; Walsh et al., 1993; Cowey et al., 2001). Des tâches de discrimination chromatiques sont réalisées par des individus possédant une lésion de V4 et cette fonction n'est pas due aux phénomènes de récupération (Girard et al., 2002). Des déficits dans la discrimination de la forme sont mis en évidence mais sont compensés par ces mêmes phénomènes de récupération, et de plasticité (Walsh et al., 1992; Merigan, 1996; Merigan et Pham, 1998). V4 n'est pas entièrement dédiée au traitement de la couleur mais elle est constituée de sous-régions spécialisées dans le traitement de la couleur (Zeki, 1983a). Ceci suggère que V4 est autant impliquée dans le traitement des couleurs que les autres aires visuelles. La partie dorsale de V4 est impliquée dans le traitement des mouvements aux frontières des surfaces (Mysore et al., 2006).

Grâce aux techniques de contours illusoirs, on peut mettre en évidence le rôle de V4 dans la segmentation des textures. Ses larges champs récepteurs permettent l'intégration entraînant l'illusion de contour et donc la construction d'une texture (Kastner et al., 2000). Schein et Desimone affirment que V4 est une aire aussi impliquée dans le traitement de la forme que dans celui de la couleur (Schein et Desimone, 1990).

D'autres études d'imagerie (McKeefry et Zeki, 1997) délimitèrent également une autre région que V4 jouant un rôle central dans le traitement de la couleur et notamment la constance chromatique, V4- α . On peut donc s'orienter vers un modèle plus distribué du traitement de l'information chromatique, il ne faut pas se confiner à un seul centre de la couleur.

3.4.4 L'aire IT

Dans cette quête à la recherche du centre de la couleur, comme il est aujourd'hui établi que V4 n'est pas le candidat espéré, la littérature se penche sur des aires de plus haut-niveau, plus antérieures que V4. L'aire IT, qui tient son nom du cortex inféro-temporal où elle est située, comprend les aires TEO et TE (dont l'existence est encore débattue aujourd'hui chez l'Homme). Les cellules de l'aire IT reçoivent de nombreuses connexions de l'aire V4 et répondent à une vaste gamme de couleurs et de formes géométriques simples. Les lésions ne touchant pas cette région ne provoquent que de faibles achromatopsies (Covey et al., 2001). S'il en existe un, IT est-il le centre des couleurs ?

3.4.5 Le principe de la rétinotopie

Nous avons décrit le fait qu'une cellule nerveuse était définie entre autres, par son champ récepteur, la région du champ visuel dans laquelle le neurone est sensible à la lumière. Nous avons vu que les cellules ganglionnaires intégraient les informations fournies par de nombreuses cellules. Ainsi, dans la rétine on observe une réduction de l'information. Au niveau cortical on observe le même principe avec des intégrations menant toujours à des champs récepteurs de plus en plus larges quand on remonte hiérarchiquement les voies visuelles (Smith et al., 2001). Dans les aires visuelles, les champs récepteurs ne sont pas répartis aléatoirement. Deux neurones voisins codent des régions du champ visuel adjacentes. La répartition des neurones selon leur champ récepteur respecte la topologie du champ visuel (Talbot et Marshall, 1941; Daniel et Whitteridge, 1961; Cragg, 1969; Zeki, 1969; Allman et Kaas, 1974)(Figure 3.10). En raison du nombre plus important d'informations provenant de la fovéa, cette représentation est non-linéaire et les neurones relatifs à la fovéa représentent 80% des neurones de V1. La figure 3.10 illustre le fait qu'en V1, l'axe antéro-postérieur représente l'excentricité et l'axe dorso-ventral représente l'angle polaire.

Les neurones des aires visuelles ayant des champs récepteurs de plus en plus larges, les

cartes rétinotopiques seront de moins en moins bien définies. Les aires supérieures telle que IT codent pour des hémichamps entiers. Ceci permet d'intégrer des portions du champ visuel très larges.

La rétinotopie est une des propriétés qui permet de déterminer si une région peut être définie comme étant une aire visuelle. "*Human visual cortex is organized into a set of distinct visual field maps ; these are cortical regions in which nearby neurons analyze the properties of nearby points in the visual field*" (Brewer et al., 2005). Cependant, plus on monte dans la hiérarchie des aires corticales, plus cette propriété devient difficile à attribuer. Se pose alors le problème de la définition des limites. À partir de quand considérons-nous qu'une aire ne peut pas être définie comme visuelle ? Une région peut traiter de façon associative des informations visuelles sans pour autant avoir d'organisation rétinotopique. Est-ce une aire visuelle ?

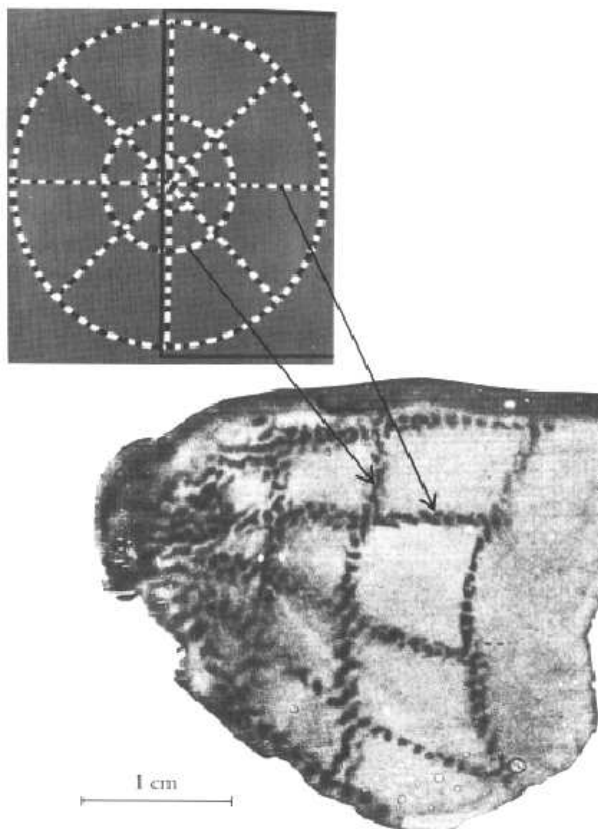


FIG. 3.10: Tootell et al. (1982). Marquage au désoxyglucose de l'aire V1 de l'hémisphère droit du singe. Les neurones codant pour le stimulus de gauche sont marqués en noir.

3.4.6 Les connexions

Nous avons décrit ici un traitement hiérarchique de l'information chromatique de type ascendant (Felleman et Van Essen, 1991), les informations traitées sont de plus en plus

complexes et remontent hiérarchiquement les aires visuelles de la rétine à V4. Cependant il est aujourd'hui admis que le nombre le plus important de connexions entre les neurones n'est pas ascendant mais descendant ou latéral. Par exemple, il n'y a que 2% des connexions de V1 qui proviennent du CGL. Le niveau le plus bas de feedback se situe au niveau du CGL. Il serait tentant de conclure que l'information locale provenant de la rétine est en définitive peu importante ou ne représente pas le plus gros du traitement. Cependant le manque de connaissances sur le poids de chacune de ces connexions incite à la prudence.

Les traitements stimulo-dépendants que nous avons décrit jusqu'à présent ne permettent pas de rendre compte de la perception des couleurs. Une question centrale sur les traitements corticaux du système visuel concerne l'intégration d'informations locales pour générer un percept global. Même s'il est admis qu'un neurone module son activité en fonction de stimulations extérieures à son champ récepteur (Levitt et Lund, 1997), dans quelle mesure les connexions latérales et les feedbacks interviennent-ils dans cette intégration globale ? Les phénomènes horizontaux n'ont un pouvoir d'intégration qu'à courte distance alors que les feedbacks permettent de prendre en compte la globalité de la scène selon la région concernée (Angelucci et al., 2002; Angelucci et Bressloff, 2006).

3.5 L'intégration globale

Le traitement bottom-up (ascendant) est classiquement décrit comme une extraction des indices locaux d'une image dans les aires corticales de bas-niveau pour être par la suite projetés dans des régions de plus haut-niveau. Ainsi se forme une représentation visuelle de l'image (Tanaka, 1996). On a très longtemps laissé de côté les traitements top-down (descendants), plus difficiles à décrire. Quelles bases anatomiques, quel rôles fonctionnels et quels facteurs les déclenchent ?

L'une des problématiques des traitements descendants est liée au temps. Ces traitements doivent être extrêmement rapides, plus rapides que les traitements hiérarchiquement ascendants. Les processus descendants parcourant davantage de régions corticales, ils doivent être plus rapides que les ascendants afin de pouvoir les réguler avant qu'ils ne passent à d'autres aires. Un feedback sur V1 n'aura pas d'intérêt si le traitement de l'information a déjà dépassé ce niveau. Ceci a conduit à l'hypothèse que ces mécanismes reposent sur des informations à basse fréquence spatiale qui sont codées plus rapidement par la

voie Magnocellulaire (Nowak et Bullier, 1997). Différentes fréquences spatiales véhiculent différentes informations sur l'apparence du stimulus. Les hautes fréquences représentent les changements abrupts de l'image, correspondant généralement aux détails. Les basses fréquences représentent les informations à plus large échelle. L'idée est que ces indices portant sur les caractéristiques globales de l'image procurent des indications qui orientent le traitement des indices plus précis de l'image.

Parallèlement à cela, la psychophysique montre que les composantes basses fréquences sont traitées plus rapidement (De Valois et De Valois, 1988). Cette augmentation graduelle de la perception des détails suggère aussi cette antériorité de la globalité. Finalement, les informations globales et locales semblent être traitées différemment.

Bar et Aminoff (2003) suggère l'existence d'un circuit où le cortex préfrontal enverrait des feedbacks sur IT qui régule à son tour les activations ascendantes sur V4.

3.5.1 Approche anatomique de la cohérence

La constance chromatique est un phénomène rapide. L'apparence due au changement de contexte est complète après 25 ms d'adaptation (Rinner et Gegenfurtner, 2000). Il est envisageable que l'adaptation de la sensibilité des cônes puisse jouer un rôle dans les modulations lentes (phénomène d'adaptation à la luminosité). Rinner et Gegenfurtner (2000) montrent que les processus d'adaptation localisés dans la rétine ou les voies d'opposition contribuent aux traitements des changements lents d'apparence et à la diminution lente des effets consécutifs (Figure 3.5), phénomènes que l'on désigne comme étant des contrastes successifs. Par ailleurs, les mécanismes de haut-niveau (certainement après V1), non adaptatifs, sont impliqués dans les traitements qui produisent des changements d'apparence de stimulus présentés simultanément. Mais ils n'ont pas d'influence sur la discrimination. Ces mécanismes sont rapides et pas conséquent résultent d'intégrations corticales situées après les niveaux d'adaptation. Ce modèle est en accord avec les études de Ruttiger et al. (1999) qui trouvent sur 27 patients un déficit sélectif de la constance chromatique mais pas de la discrimination suite à des lésions unilatérales principalement localisées dans le cortex pariéto-temporo-occipital et dans le cortex fronto-pariéto-temporal. De plus il reste difficile d'expliquer les phénomènes de scission sur la base des changements de sensibilité des photorécepteurs.

Ives (1912) fut le premier à suggérer qu'il existait un mécanisme spécifique, autre qu'un simple ratio d'activation de cônes, pour rendre compte du phénomène de la constance. Ceci implique que ce mécanisme soit géré à plus haut-niveau, mais où ?

De récentes études d'enregistrements cellulaires de V1 montrent une influence de la lumière hors du champ récepteur des neurones mesurés (Wachtler et al., 2003; MacEvoy et Paradiso, 2001). On peut regretter que les auteurs ne fassent pas clairement la différence entre effet de contraste (induction) et constance chromatique. Cependant, ces intégrations longue-distance ne peuvent être expliquées que par des mécanismes de feedback (Angelucci et al., 2002; Angelucci et Bressloff, 2006) et non des régulations latérales. Ceci vient appuyer Crick et Koch (1995) qui furent les premiers à dire que V1 ne pouvait pas être impliqué dans le traitement global des lumières lié à la constance chromatique. Les données de la psychophysique, nous indiquent que les neurones qui sont impliqués dans le traitement de la constance doivent être capables de faire des comparaisons entre des informations spatialement éloignées. Ceci ne peut donc être réalisé que par des neurones ayant des champs récepteurs suffisamment larges (Schein et Desimone, 1990).

Zeki (1983a) cherchait des cellules ayant un comportement similaire à notre perception (i.e. une table rouge est perçue de la même façon lorsque l'éclairage change). L'interaction latérale dans les réponses des neurones a été étudiée pour les stimulus colorés dans V1 et V4 chez le singe. L'étude désigne V4 comme ayant une activité davantage liée à la perception qu'aux informations locales, donc la constance.

De façon plus générale, les études utilisant les patterns de Glass nous informent sur le rôle très local de V1/V2 sur l'encodage de l'orientation pour extraire la forme. Pour trouver une intégration globale de ces informations locales il faut remonter à un plus haut-niveau comme V4 (Mandelli et Kiper, 2005).

Grâce aux études de patients, Ruttiger et al. (1999), arrivent à la conclusion que la constance chromatique implique des computations opérées dans des circuits spécialisés et indépendants des réseaux sous-jacents à la discrimination et à l'attribution des couleurs aux objets. Plus spécifiquement ils pensent que la constance chromatique est dirigée par une région autre que V4, sûrement plus antérieure.

Cependant ces études ne permettent pas d'isoler l'origine anatomique de la constance. L'implication de V1 dans la constance est-elle due aux mécanismes de plus bas-niveau, aux feedbacks ou aux connexions horizontales ? De plus, comme nous l'avons vu précédem-

ment, la constance est un phénomène difficile à mesurer. Les enregistrements cellulaires sont fait sur des animaux qu'on ne peut pas interroger sur la perception de la constance. Il est alors difficile de relier les deux. Sur les humains, les études neuropsychologiques montrent un déficit spécifique de la constance lors d'une lésion en V4 (Ruttiger et al., 1999). Ici encore, si on considère les discussions toujours d'actualité sur cette technique (plasticité, "propreté" de la lésion, spécificité d'une lésion avec un déficit), il est difficile de conclure sur la relation anatomo-fonctionnelle.

La lumière est absorbée et intégrée dans la rétine, puis l'intégration se poursuit en cheminant à travers les aires visuelles du cortex. Bartels et Zeki (1998), (Bartels et Zeki, 2000) et (Hadjikhani et al., 1998) montrent que les régions qui répondent préférentiellement aux stimulus colorés commencent en V1 et s'étendent le long de la voie ventrale. L'activation la plus robuste se situant dans V4h. Il est difficile d'isoler un seul centre de la couleur, on s'oriente vers un traitement distribué des informations chromatiques.

Les intégrations ascendantes telles qu'on les décrit dans les voies du système visuel sont basées sur des traitements locaux et donc stimulus-dépendants. Or, comme nous l'avons vu dans le premier chapitre le traitement chromatique ne se définit que dans un contexte. Les traitements stimulus-dépendants ne peuvent donc pas rendre compte des intégrations globales d'une scène nécessaires à la perception. On note ici l'importance de bien différencier le codage et la perception.

En nous reposant sur le modèle décrit dans le chapitre 2, nous produirons de la transparence afin d'isoler les régions corticales impliquées dans le traitement global d'une scène. Pour cela nous utiliserons l'imagerie par résonance magnétique (IRM), une technique de mesure non-invasive de l'activité cérébrale humaine qui séduit de plus en plus de scientifiques. Dans le chapitre suivant nous exposerons les possibilités et les limites de cette technique et les réponses qu'elle peut apporter à nos questions.

Chapitre 4

Imagerie par résonance magnétique (RMN)

De nombreuses techniques d'imagerie sont à la disposition des scientifiques. Chacune reposant sur des principes physiologiques différents, elles présentent chacune des avantages qui dépendront de la question que l'expérimentateur posera. Le caractère invasif orientera vers certaines techniques selon le type de sujets utilisés (singes ou Hommes). Les résolutions spatiales et temporelles sont également spécifiques (Figure 4.1).

Dans ce travail de thèse, nous avons utilisé la technique d'imagerie par résonance magnétique (IRM) qui propose un bon compromis résolution spatiale/temporelle et présente l'avantage d'être non-invasive.

4.1 Principe de la RMN

La RMN permet d'observer les tissus biologiques à travers leurs propriétés magnétiques, notamment celles d'un de leurs constituants majoritaires, le noyau d'hydrogène.

Ampère avait émis l'hypothèse que les propriétés de l'aimantation seraient dues à l'existence de courants électriques microscopiques. Les atomes, nous le savons, sont des corps chargés électriquement. Nous savons également qu'ils tournent du fait de leur moment cinétique (spin). Une particule chargée qui tourne sur elle-même induit un champ magnétique de très faible intensité (un moment magnétique). Pour la RMN biologique, l'intérêt s'est porté principalement sur l'hydrogène. Ce noyau étant composé d'un seul proton qui possède des propriétés magnétiques élevées et bien connues. L'hydrogène rentre dans la composition des 2/3 des atomes de l'organisme. Et enfin, l'hydrogène donne lieu à un phénomène de résonance très net. Nous pouvons donc assimiler le Proton (ou atome d'hy-

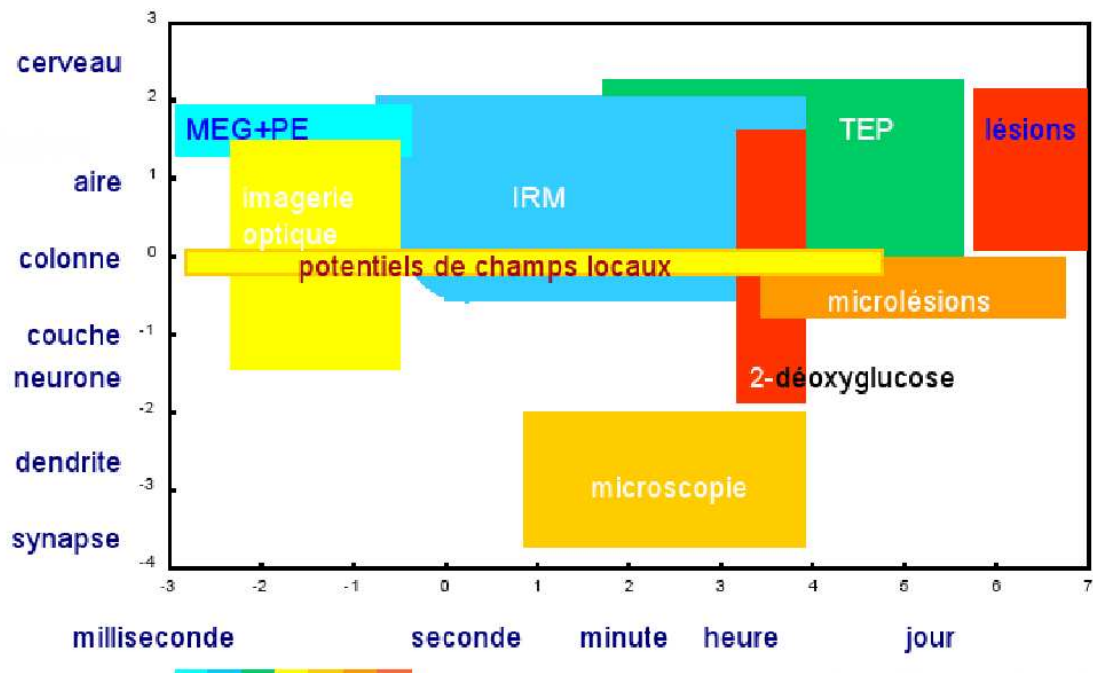


FIG. 4.1: Organisation des différentes techniques d'imagerie selon leur résolution spatiale (ordonnée) et temporelle (abscisse). Le code couleur renseigne sur l'invasivité de celle-ci. Du bleu au rouge pour aller de la moins invasive à la plus invasive, respectivement.

drogène) à un petit aimant microscopique qui, multiplié par un très grand nombre permet une amplification du signal qui rend la technique de RMN plus performante.

Dès notre enfance, nous avons tous compris intuitivement que pour accélérer une balançoire, il faut la pousser à la même fréquence que celle-ci se balance. Il se produit alors un transfert d'énergie entre le pousseur et la balançoire. La résonance est le transfert d'énergie entre deux systèmes oscillant à la même fréquence. Nous venons donc de décrire deux phénomènes essentiels sur lesquels s'appuie la RMN, le magnétisme et la résonance.

L'imageur est un aimant possédant un champ magnétique élevé et homogène. Les plus répandus ont un champ de 1.5 Tesla mais nous trouvons de plus en plus de machines à 3 Tesla. Pour comparaison, la Terre a un champ magnétique de 0.05 Gauss (1 Tesla = 10000 Gauss). Lorsqu'une personne se trouve dans l'IRM, tous ses protons s'alignent et précessent (tournent) le long du champ magnétique de l'imageur (B_0) à la fréquence de Larmor. Nous sommes donc dans un état d'équilibre dynamique (Figure 4.2-A), mais nous n'avons toujours pas de signal à traiter, et encore moins d'image.

Si on applique une onde radio (RF) perpendiculaire à B_0 à la fréquence des protons (fré-

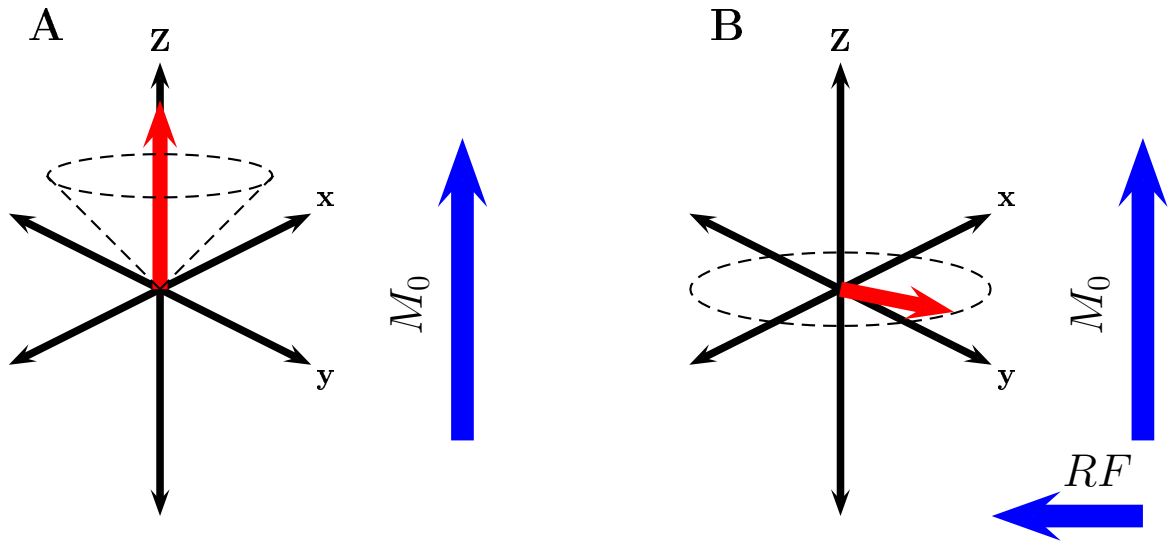


FIG. 4.2: **A** - À l'état d'équilibre, les protons tournent autour de B_0 , formant ainsi un cône de précession (pointillé). La composante M_z est alors mesurable (vecteur rouge) mais pas la composante M_{xy} qui est nulle puisque tous les protons sont asynchrones dans leur rotation. **B** - L'application d'une onde radio (**RF**) perpendiculaire à B_0 entraîne une diminution de M_z et synchronise la rotation des protons. M_{xy} devient non nulle. Après l'arrêt de la stimulation par RF , le système revient à l'équilibre.

quence de Larmor), on produit un effet de résonance entre le proton et la RF . On observe deux phénomènes (Figure 4.2). Tous les protons se mettent à prossupiner en phase donc nous pouvons mesurer une composante transverse. Il y a également disparition de l'excès de protons dans le sens parallèle à B_0 . La résultante longitudinale devient minimale. La combinaison des deux phénomènes fait que le vecteur d'aimantation M_0 effectue une bascule à 90° .

Lorsque l'on arrête la stimulation RF , les composantes transversales et longitudinales vont revenir à leur état d'équilibre dynamique mais avec des délais différents. Ces temps de retour à l'équilibre sont appelés des temps de relaxation. T_1 est le temps de relaxation de la composante longitudinale et T_2 est le temps de relaxation de la composante transverse. Désormais nous avons de l'information car les temps de relaxation sont spécifiques selon les tissus. Ainsi, il est possible de représenter une coupe de l'anatomie d'un organe ou faire de la spectroscopie. En ajoutant des gradients de champ magnétique dans les trois directions, les atomes d'hydrogène vont précesser à des fréquences différentes selon leur localisation spatiale. Cet encodage de l'espace par la fréquence permet de réaliser des images tridimensionnelles. Mais à ce niveau d'explication, on ne peut pas rendre compte

de l'activité cérébrale qui nous intéresse. Quel est le lien entre les atomes d'hydrogène (l'eau) et l'activité neuronale ?

4.2 Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf)

Le cerveau représente 2 % de la masse du corps et entre 15 et 20 % du sang lui est destiné pour lui permettre de consommer 20 % de l'oxygène. Ces caractéristiques métaboliques sont utilisées pour rendre compte de l'activité cérébrale. L'enregistrement d'un signal en IRM nécessite l'utilisation d'un agent de contraste qui modifie la susceptibilité magnétique du sang ou du tissu. Cet agent peut être exogène ou endogène. En IRM fonctionnelle on utilise l'hémoglobine. On mesure ainsi le signal BOLD (Blood Oxygen Level Dependent).

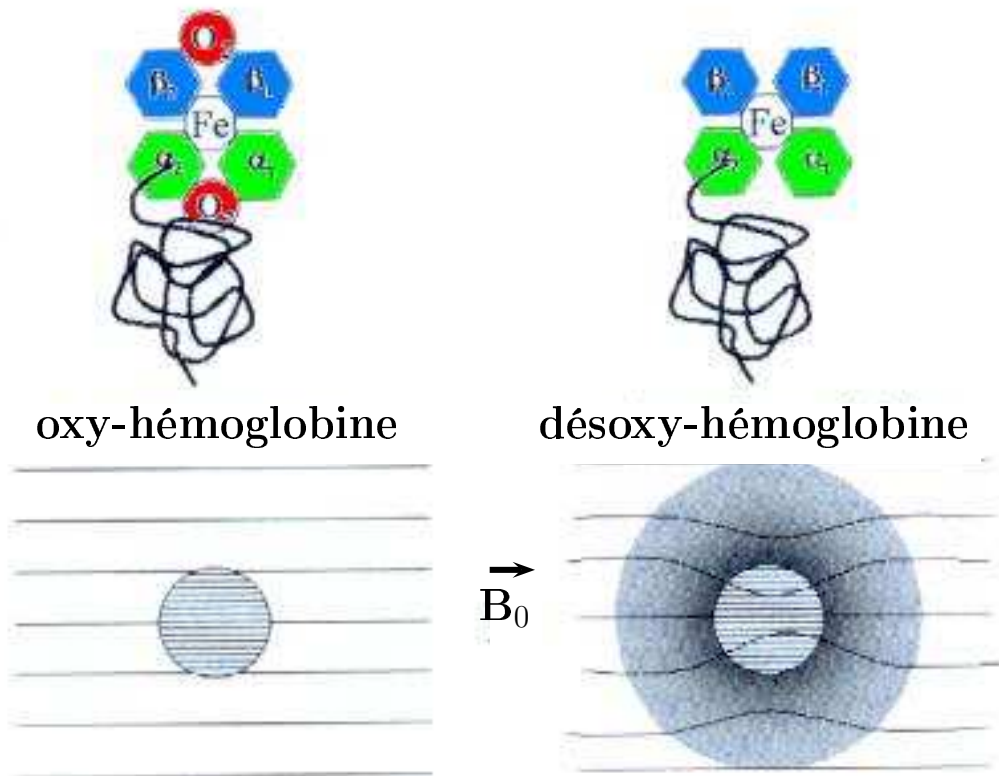


FIG. 4.3: L'hémoglobine contient un atome de fer chargé (Fe^{++}). Les deux atomes d'oxygène contenus dans l'oxy-hémoglobine neutralisent cette charge. La désoxy-hémoglobine a perdu cet oxygène et la charge qui en résulte va perturber localement l'homogénéité de B_0 .

L'oxy-hémoglobine n'a aucune influence sur le champ magnétique local (Figure 4.3). L'oxygène, libéré au niveau des capillaires cérébraux, entraîne la réduction du fer qui se retrouve à l'état d'ion ferreux (Fe^{++}), laissant deux électrons non appariés au sein de la molécule de désoxy-hémoglobine. Ces électrons sont à l'origine du paramagnétisme de cette molécule et génèrent une modification du champ magnétique local (Figure 4.3).

L'activité cérébrale entraîne :

- Une surconsommation d'oxygène et une augmentation du débit sanguin (Figure 4.4).
- Le rapport d'oxy-hémoglobine sur la désoxy-hémoglobine augmente.
- La susceptibilité magnétique diminue.
- Le temps de relaxation T_2 et T_2^* augmente (Figure 4.4).
- Le signal RMN augmente.

Cette technique présente l'avantage de fournir des données sur la dynamique de l'activité cérébrale avec une résolution temporelle de l'ordre de la seconde pour un volume.

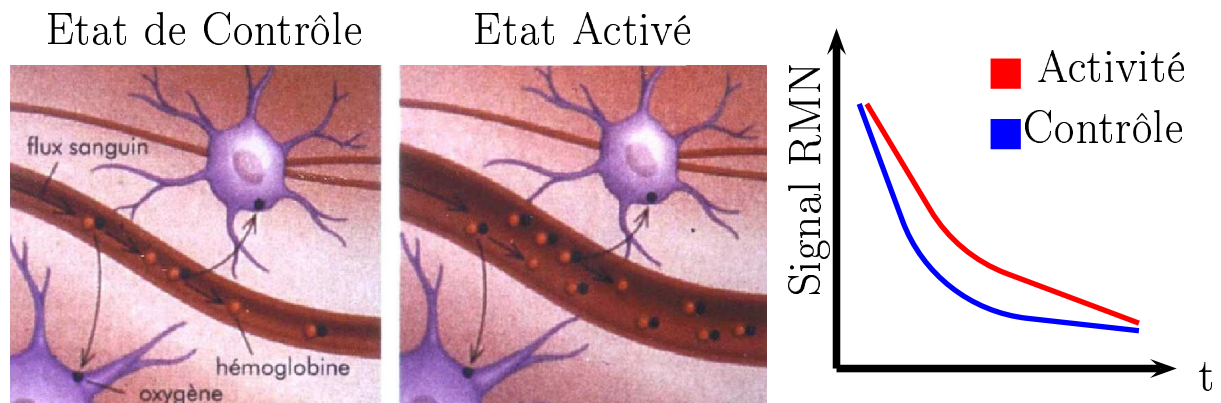


FIG. 4.4: L'activité neuronale entraîne une augmentation du débit sanguin et un apport d'oxy-hémoglobine supérieur à la consommation due à l'activité. Il en résulte une augmentation du taux d'oxy-hémoglobine. Le signal RMN mesuré est lié au temps de relaxation T_2^* (IRM fonctionnelle) qui est le temps nécessaire à la disparition de la composante M_{xy} (Figure 4.2). Ce temps de relaxation est plus important dans un état d'activité neuronale. Ce qui conduit à une augmentation du signal mesuré.

La relation entre le signal IRMf et l'activité neuronale qui la sous-tend (activité synaptique ou potentiel d'action) fait encore l'objet de débats au sein de la communauté scientifique. Si le signal BOLD est bien représentatif de l'activité neuronale, il semble difficile d'établir une corrélation étroite entre ce signal et l'activité physiologique des neurones telle qu'elle peut être enregistrée par des méthodes électrophysiologiques (Figure 4.5).

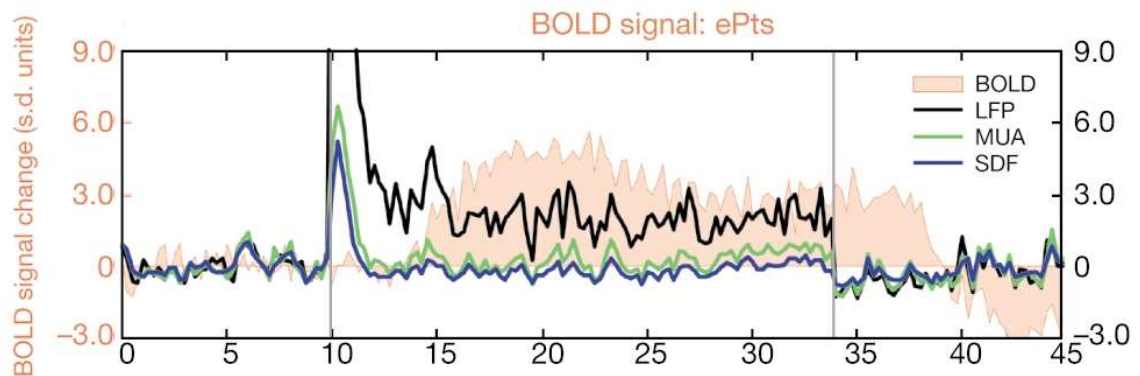


FIG. 4.5: Enregistrements simultanés d'activités neuronales et du signal BOLD de l'IRMf au niveau du cortex visuel de singe pour un stimulus visuel de 24 s (Logothetis et al., 2001). L'activité neuronale électrique est évaluée sous forme de champ local de potentiel (LFP, activité d'une population de neurones située à quelques millimètres de l'électrode d'enregistrement) ou d'activité électrique unitaire ou multi-unitaire, SDF et MUA respectivement.

D'un point de vue temporel, l'information électrique est transmise à travers les axones, les synapses et les dendrites en quelques millisecondes ; alors que le changement vasculaire intervient en quelques secondes. La fonction qui décrit la réponse BOLD dans le temps pour un stimulus, est la fonction hémodynamique, la HRF (Hemodynamic Response Function). On observe que le pic de la HRF est retardé en moyenne de 5 secondes par rapport au pic d'activité neuronale. Le fait que le signal BOLD soit essentiellement corrélé au champ local de potentiel suggère que la réponse hémodynamique mesurée par l'IRMf résulte plutôt des activités synaptiques plutôt que de l'activité électrique unitaire ou multiple (potentiels d'action) produite par les neurones. Logothetis et al. (2001) et (Bandettini et Ungerleider, 2001) en concluent que le signal BOLD reflète plus les entrées dans une région donnée que les sorties en terme de potentiel d'action.

Il est par ailleurs important de noter que, le signal utilisé par l'IRMf est faible, seulement 2 à 3% au dessus du bruit de fond. Pour augmenter ce contraste signal/bruit, on multiplie les essais et donc les mesures que l'on moyenne par la suite et on utilise des champs magnétiques de plus en plus intenses (jusqu'à 7 voire 10 Tesla).

4.3 Remarques

La mesure de la variation du flux sanguin local est décalée par rapport à celle de l'activité neuronale. Décalée dans l'espace puisque ces techniques enregistrent essentiellement une augmentation du métabolisme dans la région du neurone riche en synapses (les dendrites) et non au niveau de l'axone. Décalée dans le temps, puisque les modifications de débit sanguin cérébral local sont consécutives à l'augmentation du métabolisme des neurones et constituent donc des réponses retardées de quelques secondes.

Pour pallier ces points négatifs, de nouvelles techniques sont mises au point. L'imagerie de diffusion présente une meilleure résolution temporelle et spatiale que le signal BOLD (Song et al., 2003). Elle mesure la diffusion des molécules d'eau dans les tissus, dans une certaine direction. Elle semble ainsi sensible à la micro-organisation des tissus ce qui permet de détecter un changement de la conformation des neurones corticaux lors de l'activation cérébrale (par exemple un gonflement des cellules).

Le prix Nobel de médecine attribué à Paul Lauterbur et Peter Mansfield en 2003 pour leur travaux portant sur l'imagerie par résonance magnétique illustre bien la place que cette technique occupe aujourd'hui en médecine et dans la recherche. Le compromis entre sa résolution spatiale et temporelle ainsi que son caractère non-invasif en font une technique des plus utilisée en neurosciences. Cette technique nous semble donc tout indiquée pour explorer l'ensemble du cerveau et mettre en évidence les régions corticales impliquées dans le traitement de la transparence colorée.

Synthèse

La perception des couleurs, et des propriétés d'une surface sont des phénomènes extrêmement stables mais reposent sur des informations extrêmement variables. Nous avons décrit l'importance de considérer une scène dans son ensemble. Le contexte joue un rôle aussi important que l'information locale. Pour comprendre les mécanismes mis en place par le système visuel pour traiter ces aspects globaux, nous utilisons un angle d'approche issu de la physiologie. Nous décrivons les circuits neuronaux impliqués dans le traitement global de l'information. Nous faisons l'hypothèse que le traitement du contexte d'une scène ne peut se faire que par des neurones à large champ récepteur, donc nécessairement situés dans des aires corticales de haut-niveau. La transparence et l'imagerie par résonance magnétique sont les outils disponibles pour répondre à cette question. La transparence est un phénomène souvent étudié et qui a été validé comme bon révélateur des modifications apportées par le contexte sur le traitement des informations locales. Les avancées techniques nous permettent aujourd'hui de posséder des techniques comme l'IRMf qui révèle l'activité cérébrale avec une très grande précision spatiale.

Rares sont les études qui se sont intéressées aux bases anatomiques de la perception de la transparence. Une étude préliminaire a montré que ce phénomène était mesurable par des techniques d'imagerie cérébrale par résonance magnétique (Dojat et al., 2006). Cette dernière a isolé une région unilatérale impliquée dans le traitement de la transparence colorée et différente des aires responsables du traitement strict de la couleur habituellement citées (notamment V4). La transparence produite par Dojat et al. (2006) était le résultat d'une translation des coordonnées chromatiques dans l'espace tristimulus des surfaces d'un stimulus de type Mondrian. Dans ce travail nous nous appuyons sur cette étude pour tester plus finement les substrats neuronaux impliqués dans le traitement de la transparence. Le signal mis en évidence par la transparence était faible et l'étude de Dojat et al. (2006) a nécessité une analyse statistique non-paramétrique pour isoler une réponse significative. L'utilisation d'un imageur à 3 Tesla permettra de capter des modifications de signal plus faibles qu'avec l'aimant à 1.5 Tesla utilisé dans la précédente étude. Des

tests contrôlés plus importants sur les stimulus, une plus grande population de sujets et un imageur dont le rapport signal/bruit est plus élevé nous permettrons d'approfondir le travail effectué par Dojat et al. (2006). En suivant le modèle de transparence du CGM, nous construirons nos stimulus dans l'espace DKL. Le CGM n'est pas dépendant de cet espace couleur mais nous désirons travailler dans un espace décrivant les informations en termes d'entrées dans le cortex. Ceci nous permettra de tester des effets de modulation et de mécanismes d'encodage chromatique.

La partie suivante est consacrée à la description de nos protocoles, techniques d'analyses et des résultats observés.

Deuxième partie

Expérimentation

Chapitre 1

Matériel et méthodes

Afin de nous dispenser de répétitions, dans ce premier chapitre nous exposons les aspects méthodologiques communs à nos expériences. Puis dans les chapitres suivants nous ajusterons rapidement les spécificités différenciant chacune de nos expériences.

1.1 Stimulus

1.1.1 Organisation spatiale

Les stimulus de type Mondrian sont des motifs très répandus dans les études concernant la perception des couleurs. Cette configuration a été introduite par Land (1977) lors de démonstrations concernant l'indépendance de la perception de la couleur d'un objet selon l'éclairage. Elles consistent en une superposition aléatoire de rectangles de couleurs et de tailles variables. Notre étude réclame une complexité spatiale des stimulus qui nous conduit à produire des images de structure spatiale comparable aux Mondrian. Nous superposons aléatoirement des cercles de taille identique (Figure 1.1). Une forme circulaire de la zone transparente a été choisie dans l'objectif éventuel de tester la rétinitopie des aires corticales impliquées dans la transparence. En effet, les paradigmes de rétinitopie utilisent classiquement des formes circulaires (voir chapitre sur la Rétinitopie). Pour que les contours courbes de la zone transparente ne tranchent pas avec les contours linéaires d'un fond de type Mondrian, nous optons pour un fond constitué de cercles (Figure 1.1). Zaidi et al. (1991) et Zaidi (1999) montrent que plus il y a de variations chromatiques spatiales (damier avec de petits éléments), plus l'induction chromatique est faible et plus la constance chromatique est élevée. Cette idée nous a inspiré pour déterminer la taille des cercles constituant le fond, 0.6 degrés d'angle visuel. Ceci permet d'avoir un nombre conséquent d'éléments constitutifs du fond.

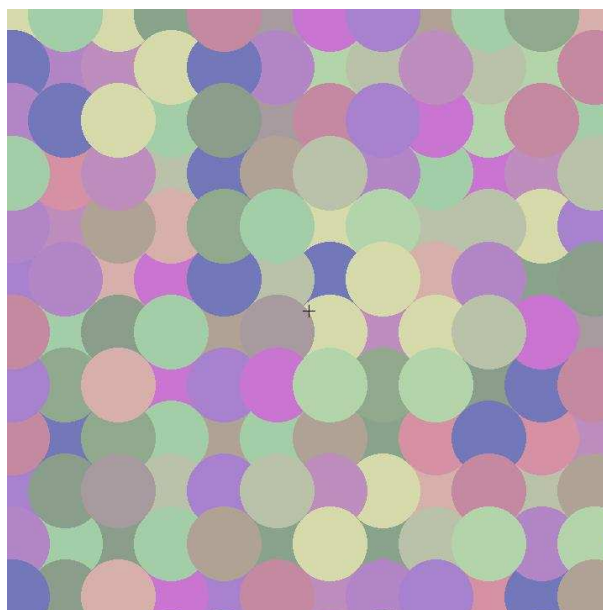


FIG. 1.1: Exemple de fond utilisé pour une session entière d'acquisition.

La transparence est induite par des transformations pixel par pixel des caractéristiques chromatiques des surfaces du fond. Nous définissons une zone (zone de Modulation : ZM) de ce dernier dans laquelle nous appliquerons les modifications. L'effet de transparence est relatif à la longueur de la frontière entre les surfaces filtrées et non filtrées. La ZM est donc en forme d'anneau pour avoir des frontières internes et aussi externes. Cette configuration donne la possibilité d'avoir des frontières en vision centrale avec un diamètre interne de l'anneau de 1 degré d'angle visuel, et en vision périphérique, avec un diamètre externe de l'anneau de 6.9 degrés d'angle visuel. La taille globale des stimulus est de 10 degrés d'angle visuel.

La configuration spatiale du fond aléatoire est produite par un algorithme de notre conception. Ce programme construit une multitude de configurations spatiales possibles. Nous en choisissons une qui répond à certaines contraintes imposées pour produire un bon effet de transparence :

- Règle n°1 : Un cercle ne doit pas être totalement recouvert par ses quatre voisins.
- Règle n°2 : Un cercle non recouvert ne doit pas se situer au centre de l'image. La taille des cercles étant comparable à celle du diamètre interne de l'anneau, les deux peuvent être confondus si cette règle n'est pas respectée.

Une croix noire de fixation est insérée au centre de l'image.

1.1.2 Espace couleur de travail

La transparence est un phénomène qui peut être prédit en manipulant différents indices (Chapitre 2) et dans cette étude nous avons fait le choix d'utiliser le modèle de D'Zmura et al. (1997). Ce modèle décrit des modulations dans l'espace couleur DKL. Il n'est pas dépendant de cet espace. Cependant nous travaillons également dans l'espace DKL et, en Appendix de ce document se trouve la description des méthodes que nous utilisons pour projeter les coordonnées RGB d'affichage de l'écran dans un espace CIE puis LMS pour enfin arriver à l'espace DKL. En définissant les matrices de passage entre chacun de ces espaces, la transformation des coordonnées d'un point de l'espace DKL à un espace RGB se fait en utilisant les matrices de passage inverse. DKL est un espace inspiré de la physiologie dont l'objectif est de s'accorder aux mécanismes présents dans le CGL. Il correspond aux voies visuelles issues de la rétine qui constituent les entrées dans le cortex. Il représente le codage chromatique de l'information visuelle et s'avère rendre compte de la discrimination (LeGrand, 1949; Knoblauch et Boyton, 1994) et non de la perception (Krauskopf et al., 1982).

1.1.3 Modulations chromatiques

Le choix des coordonnées dans l'espace couleur du damier (fond) se fait aléatoirement, de même que l'arrangement de la superposition des cercles. Afin de limiter la variation entre les conditions, un seul fond est défini que nous utiliserons pour toutes les conditions. Nous choisissons une configuration spatiale et chromatique optimale pour avoir le meilleur contraste possible pour ce fond (Figure 1.1). En effet, la détermination du contraste des surfaces qui composent le fond n'est pas triviale. Nous devons tenir compte des futures modulations que nous appliquerons. Si les modulations provoquent une sortie des limites de l'espace couleur, les canaux d'affichage seront saturés et seront donc néfastes à la perception de la transparence. Ceci a pour effet de réduire le volume de l'espace couleur dans lequel nous pouvons définir les surfaces du fond. Comme cet espace est centré sur un gris neutre, cette réduction ternit quelque peu l'aspect du fond. Nous choisissons donc une configuration qui optimise le contraste possible entre les surfaces. Il est également intéressant d'éviter les situations où deux surfaces voisines ont des coordonnées dans l'espace couleur similaires ou proches.

Nous définissons 28 coordonnées trichromatiques de surface différentes qui constituent le fond (Tableau 1.2). Nous sommes limités à ce nombre pour deux raisons : la première est un souci d'optimiser le contraste du fond, l'augmentation du nombre de surfaces dif-

férentes diminue le contraste possible entre chacune de ces surfaces. Deuxièmement, le logiciel de présentation des stimulus nous limite. En effet, pour chaque session de présentation, le logiciel stocke en mémoire toutes les images à présenter et ne peut stocker que 256 coordonnées RGB. Il faut donc diviser ces possibilités en fonction du nombre de surfaces et des futures conditions que l'on veut tester.

x	y	Y	x	y	Y
0.365	0.343	432.68	0.388	0.452	606.76
0.372	0.494	951.43	0.308	0.408	533.53
0.357	0.498	843.36	0.356	0.498	897.68
0.369	0.456	928.74	0.372	0.364	565.33
0.332	0.443	472.49	0.394	0.381	419.39
0.325	0.433	764.22	0.362	0.438	797.16
0.345	0.490	801.91	0.379	0.485	751.99
0.299	0.373	505.15	0.321	0.453	780.32
0.301	0.357	429.03	0.351	0.439	516.29
0.339	0.488	910.94	0.383	0.360	525.56
0.312	0.347	423.99	0.327	0.399	490.29
0.377	0.331	449.01	0.408	0.382	462.27
0.359	0.453	538.63	0.341	0.496	670.39
0.380	0.421	631.01	0.334	0.443	877.32

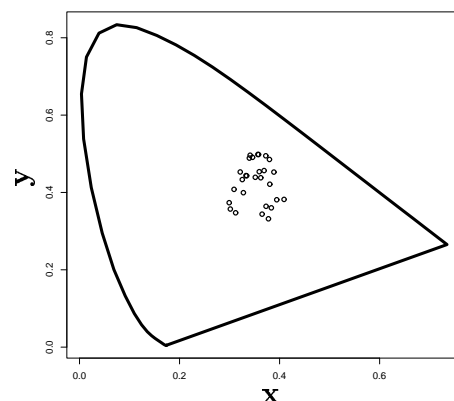


FIG. 1.2: Tableau regroupant les coordonnées dans l'espace CIE xyY des 28 surfaces qui composent le damier de fond et leurs représentations dans le plan équiluminant.

Chaque surface du fond est définie par un point dans l'espace couleur DKL (Figure 1.3-A). À l'intérieur de la région définie (anneau), les coordonnées de ces surfaces vont être modifiées selon le modèle décrit par D'Zmura et al. (1997). Ce modèle décrit une convergence des modulations pour produire la perception d'une surface filtrante. Cependant, pour isoler les activités cérébrales liées au traitement global de la transparence plutôt qu'aux stimulations locales, il est primordial de construire des conditions de transparence et de non-transparence produisant les mêmes activités locales à travers le temps. Cette condition est la base de toute expérience d'IRMf mais la convergence et sa réciproque, la divergence, ne permettent pas de respecter cette exigence. En considérant le cas particulier d'une convergence vers un point situé à l'infini, la convergence devient une translation. Et cette dernière permet de respecter les contraintes des analyses d'IRMf (opposition de stimulus ne se différenciant que par une condition). Les longueurs des vecteurs de translation sont caractéristiques de la force de l'effet de transparence. De petits vecteurs produiront des surfaces transparentes extrêmement translucides alors que de longs vecteurs produi-

ront des surfaces opaques (Chen et D’Zmura, 1998). Cependant Gerardin et al. (2006) montrent que les effets sont limités dans les cas extrêmes, les très grands ou petits vecteurs. La direction des vecteurs définit la teinte de la surface filtrante.

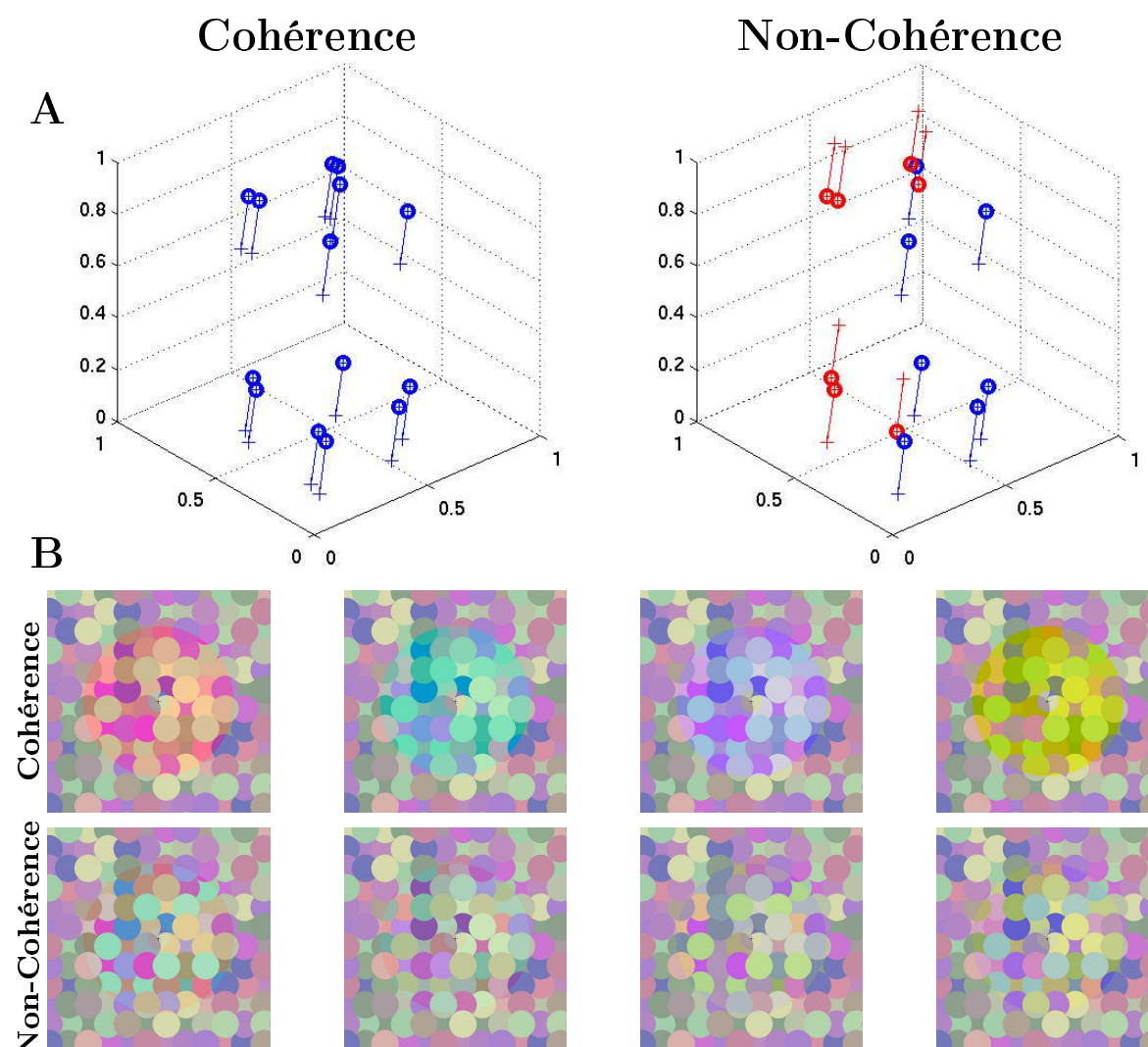


FIG. 1.3: **A**- Graphique représentant l'espace 3D couleur DKL. Les cercles représentent les propriétés de surface des disques du fond des stimulus. Les vecteurs représentent les transformations que l'on opère sur les propriétés du fond pour produire ou non l'effet de transparence. La direction des vecteurs désigne la teinte du filtre transparent et la longueur des vecteurs contrôle l'opacité des filtres. Dans la condition de cohérence, tous les vecteurs ont la même direction et la même longueur. Dans la condition de non-cohérence, tous les vecteurs ont la même longueur mais deux surfaces adjacentes du fond sont transformées par des vecteurs de directions opposées (les couleurs des vecteurs indiquent leurs directions). **B**- Exemples de stimulus en condition de cohérence (1^{er} ligne) et de non-cohérence (2^{eme} ligne) avec des transformations le long de l'axe L-M (deux premières images) et S (deux dernières images).

1.2 Équipements

1.2.1 IRM

Nous utilisons l'imageur Brüker 3 Tesla de l'IFR1 de Grenoble. Le recueil des données se fait en deux étapes, acquisitions fonctionnelles et anatomiques. On mesure l'activité BOLD grâce aux séquences de type EPI (Echo planar Imaging) en écho de gradient avec un contraste pondéré en $T2^*$. Avec, $TR = 3$ s, $TE = 14$ ms et un angle de basculement = 80 deg. Nous réalisons des acquisitions avec une résolution de $3 \times 3 \times 3$ mm et après reconstruction la résolution de nos images est de $1.69 \times 1.69 \times 3$ mm. Les coupes sont alignées selon l'axe CA-CP (Commissure Antérieure - Commissure Postérieure). On réalise une acquisition structurale 3D haute résolution grâce à une séquence MPRage avec un contraste pondéré en $T1$. Cette méthode permet d'obtenir un contraste entre la matière blanche et la matière grise suffisamment bon pour effectuer la segmentation du cortex. Pour cette séquence on a $TR = 12$ ms, $TE = 4.6$ ms et les voxels ont une résolution de 1 mm^3 .

1.2.2 Affichage des stimulus

L'affichage des stimulus est toujours un souci dans les études IRMf car la nature magnétique du principe d'acquisition interdit toute présence d'objet magnétique et métallique. Ceci pourrait entraîner des problèmes évidents de mouvement du matériel, également des phénomènes de perturbations. Le signal mesuré est très faible et le champ magnétique homogène, le système en est d'autant plus sensible. Nous utilisons donc un système de rétroprojection sur un écran se trouvant à la sortie du tunnel (Figure 1.4). Le projecteur se trouve à l'extérieur de la salle de l'imageur. La surface visible de l'écran mesure 930×700 mm avec une résolution de 957×721 pixels. Ceci nous permet d'afficher des pixels de 0.97×0.97 mm. L'observateur situé dans l'aimant est en position couchée sur le dos et voit l'écran grâce à un miroir placé devant ses yeux (Figure 1.4). Ainsi la distance calculée écran-œil est de 1920 mm.

La projection de nos stimulus est programmée grâce au logiciel Présentation. Ce dernier est un programme de contrôle de l'affichage de stimulus multimodal (visuel, auditif). Grâce à sa précision de l'ordre de la milliseconde, il peut être utilisé dans de nombreux types d'expérimentations tels que la psychophysique, l'imagerie, l'enregistrement unicellulaire de neurone et bien d'autre. NeuroBehavioral Systems (NBS) assure le développement de ce programme (<http://www.neurobs.com/>).

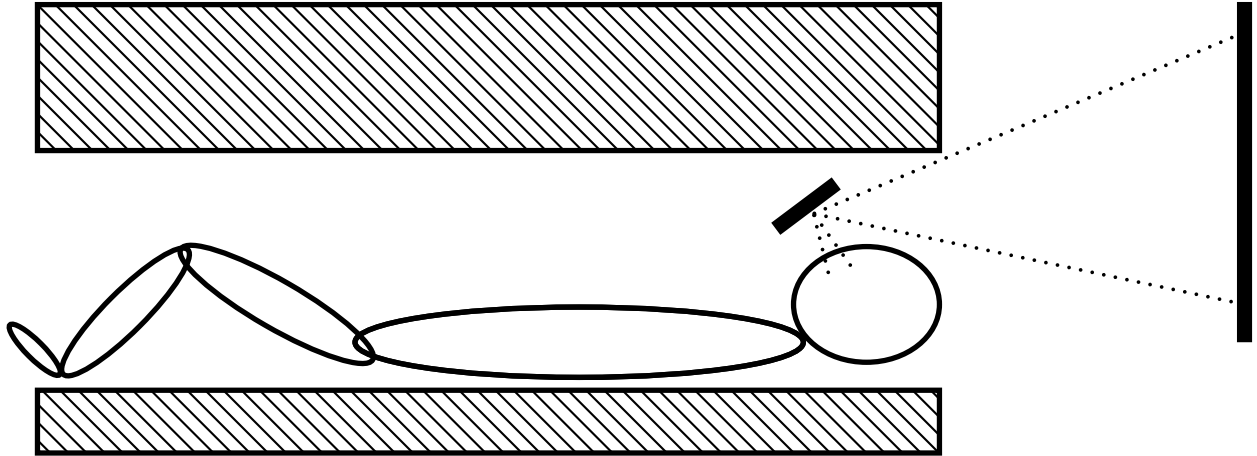


FIG. 1.4: Position des sujets dans l'IRM. Les images sont projetées sur un écran derrière le sujet qui les regarde par le biais d'un miroir.

1.3 Procédure

Avant de tester les observateurs, nous leur expliquons comment se déroulera la phase d'enregistrement et nous leur faisons découvrir des exemples de stimulus auxquels ils seront confrontés. Ceci permet de tester deux choses : leur acuité visuelle, ne sont acceptées dans l'imageur que les corrections de type lentilles, nous nous assurons donc de l'acuité visuelle des sujets en leur demandant s'ils perçoivent la croix au centre des images dont la définition est inférieure à tous autres éléments de l'image. De la sorte nous sommes assurés que l'observateur voit bien le stimulus. De plus, nous testons les capacités des sujets à détecter nos stimulus selon les axes cardinaux. Ainsi nous vérifions la vision chromatique des sujets.

Chaque sujet suit une session de quatre séries d'acquisition fonctionnelle (runs) avec une période de repos après deux runs durant laquelle les sujets sont dans l'obscurité pour qu'ils se reposent. Nous profitons de cette période pour faire un examen anatomique (15 minutes).

La tâche du sujet pendant les runs est de fixer la croix noire qui se trouve au centre de l'image. L'effet de transparence est un phénomène perceptiblement faible. Les travaux

précédents de Dojat et al. (2006) montrent que le signal spécifique aux traitements de la transparence est très difficile à mettre en évidence. Les auteurs avaient été contraints de mettre en place des outils d'analyse statistique non-paramétrique. Contrairement à cette pré-étude en événementiel, nous choisissons d'employer un protocole en bloc. Les blocs sont des répétitions de stimulus d'une même condition (Cohérent ou Non-Cohérent). L'IRM scanne un volume entier du cerveau pour chaque bloc. Les protocoles en blocs ont une efficacité statistique plus forte mais sont sensibles aux phénomènes d'habituation, contrairement aux protocoles événementiels.

1.4 Prétraitements

Les prétraitements des images fournies par l'IRM nécessitent l'installation de quelques logiciels afin d'être compatibles avec SPM2. PVCONV permet de convertir les données fournies par la machine Brüker à un format lisible par SPM2 (Analyse ou MINC). Ce programme a été développé par Matthew Brett sur la base du convertisseur de Andrew Janke (<http://pvconv.sourceforge.net/>).

Pour généraliser l'utilisation de PVCONV à un grand nombre d'images, le laboratoire UM INSERM-UJF U594 de Grenoble a développé le script en matlab `preanalyze.m`.

1.4.1 Réalignement intra-modalités

Le réalignement permet de corriger les mouvements de tête du sujet durant le temps d'acquisition. On réaligne toutes les images sur une image de référence. Traditionnellement, on réaligne toutes les images fonctionnelles sur une image fonctionnelle de référence qu'on choisira la plus proche dans le temps de l'acquisition anatomique. Ceci corrigera les mouvements par des transformations rigides, translations et rotations. Certains décident de se passer de cette opération. En effet si les mouvements sont inférieurs à 1 mm, on peut s'interroger sur le bénéfice de ce traitement si on considère la taille des voxels (3 mm^3 dans ce travail).

Nous utilisons la boîte à outils Unwarp pour réduire la variabilité que l'on rencontre dans le temps provenant des mouvements du sujet et les distortions spatiales (déterminées sur la base de la carte établie par Fieldmap). Comme de nombreuses boîtes à outils SPM2, Unwarp est développée par le FIL (<http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/toolbox/unwarp/>).

1.4.2 Correction des distorsions géométriques

Les séquences EPI (Echo Planar Imaging) très rapides sont utilisées en IRM fonctionnelle pour obtenir une résolution temporelle suffisante pour pouvoir observer les activations dans le cerveau. Par contre, les inhomogénéités du champ et des gradients de l'IRM introduisent des distorsions géométriques beaucoup plus fortes que pour les séquences d'acquisition d'images anatomiques, en particulier dans les lobes temporaux et le cortex orbito-frontal. Ceci pose un problème important pour la localisation anatomique précise des activations. Ce problème de distorsion devient de plus en plus important avec l'augmentation du champ magnétique utilisé. La correction des images fonctionnelles se fait en tenant compte de la carte de champ mesurée à l'aide de séquences adaptées et des paramètres d'acquisition (temps d'écho, bande passante). Pour cela on utilise la boîte à outils *Fieldmap* sous SPM2 qui peut être pilotée par la boîte à outils *Realign and Unwarp* qui exécute également le réalignement.

La boîte à outils Fieldmap sous SPM2 résout les problèmes de distorsions géométriques des images EPI induites par les inhomogénéités du champ magnétique. Elle calcule une carte de déplacement spatial sur la base de la mesure de cartes de champ magnétique. Ce programme est également développé par le FIL (<http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/toolbox/fieldmap/>).

1.4.3 Le réalignement inter-modalités

Le sujet a pu bouger entre l'acquisition anatomique et les acquisitions fonctionnelles. On limite ce décalage en plaçant l'acquisition anatomique au milieu des acquisitions fonctionnelles et en recalant toutes les fonctionnelles sur celle qui est la plus proche de l'anatomie. Le recalage permet de bien superposer les fonctionnelles et l'anatomie. Cette opération est nécessaire en vue de la normalisation.

1.4.4 Lissage

Le lissage des données permet d'augmenter la probabilité d'identifier des points communs dans l'activation entre les sujets (au dépend de la spécificité anatomique). En effet, les données d'IRM fonctionnelle présentent des corrélations spatiales, le signal acquis dans

un voxel donné n'est pas indépendant du signal acquis dans les voxels voisins. On lisse les données avec un filtre passe-bas (qui coupe les hautes fréquences), de type Gaussien. Cette opération augmente le rapport signal sur bruit pour les analyses inter-sujets. Elle réduit l'influence des différences fonctionnelles et/ou anatomiques entre les sujets qui persistent après la normalisation.

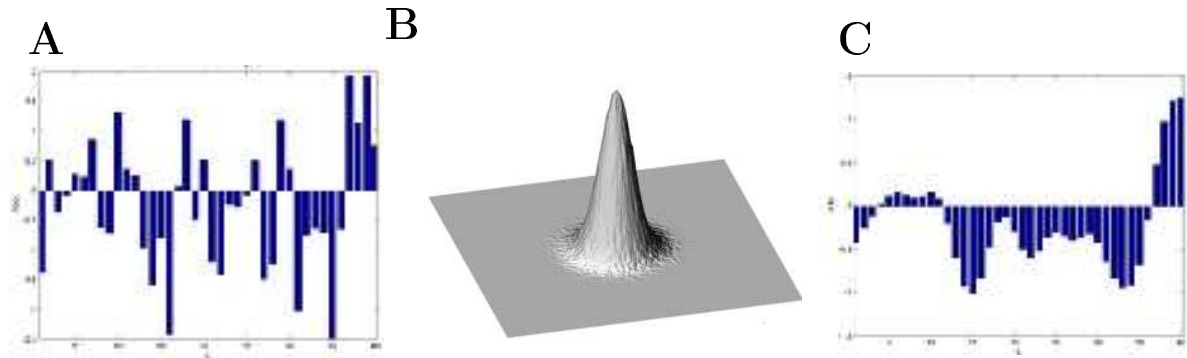


FIG. 1.5: Sur les cartes d'activités enregistrées par l'imageur (A), nous appliquons un filtre de type Gaussien (B) pour obtenir des cartes dont les activations sont lissées (C).

Nous venons de voir tous les prétraitements nécessaires à effectuer sur les données individuelles, cependant il faut pouvoir généraliser une analyse à l'ensemble d'une population. Il faut donc que les enregistrements soient dans un volume commun. Le regroupement de toutes ces données sujet par sujet pose différents problèmes.

1.4.5 Normalisation spatiale

Les étapes successives que nous venons de décrire correspondent aux prétraitements qu'il faut réaliser pour analyser les données d'un seul sujet. Or, pour généraliser des résultats il est nécessaire de regrouper les enregistrements de plusieurs sujets. Cependant, nous le constatons quotidiennement, chaque individu est physiquement différent de son voisin et on retrouve d'aussi grandes variations morphologiques entre les cerveaux. La solution pour pallier ces différences est de représenter les données individuelles dans un volume commun (normalisation) (Ashburner et Friston, 1999). Pour ce faire, le logiciel SPM permet un recalage de l'image structurelle du sujet sur un gabarit anatomique. L'algorithme effectue une transformation affine suivie d'une transformation non-linéaire afin de faire correspondre les deux volumes. Le choix du gabarit est donc primordial. Les gabarits fréquemment utilisés sous SPM sont ceux du MNI (repère du Montreal Neurological Institute) à ne pas confondre avec le référentiel de Talairach qui est utilisé classiquement dans la publication des données. La qualité de la définition de l'acquisition anatomique

du sujet influence la qualité de la normalisation. Une matrice de normalisation est calculée et appliquée aux images fonctionnelles de ce même sujet. Le traitement du Coregister assure de la correspondance entre l'anatomie et les acquisitions fonctionnelles. En procédant à une normalisation sur chaque sujet, toutes les images fonctionnelles se retrouvent dans un repère commun. Les modifications invoquées dans la normalisation ne sont pas des transformations simples (rotation, translation), l'image peut être contractée et étirée suivant les zones. Ceci implique des modifications de l'espace structural de l'image. Par conséquent, cette étape doit être effectuée avant celle du lissage précédemment expliquée sans quoi l'application d'un filtre Gaussien n'aurait plus de sens spatial. La forme Gaussienne se trouverait dégradée par les modifications dues à la normalisation.

La méthode de normalisation que nous avons décrite est la plus répandue mais comporte encore quelques imprécisions de recalage qui peuvent atteindre plusieurs millimètres. Le lissage spatial compense ces imprécisions au prix d'une perte de résolution. D'autres techniques de normalisation plus fines telle que le recalage sulcal commencent à émerger. Selon la question cognitive posée par l'étude, une approche par région d'intérêt (ROI) peut être préférable.

1.5 Analyse

L'hypothèse de base est que chaque stimulation induit localement une réponse BOLD (Figure 1.6). On veut déterminer quelles stimulations ont principalement influencé la réponse BOLD au cours de l'expérience. On doit donc modéliser la relation stimulus-réponse BOLD. Pour représenter la réponse hémodynamique et chercher les corrélations avec le paradigme, on fait le choix d'utiliser le Modèle Linéaire Général, dont nous rappellerons la théorie générale ci-dessous. Pour cela, on introduit l'information a priori que l'on possède sur le paradigme, en choisissant une fonction de la réponse hémodynamique (HRF) pour modéliser la réponse du système. Le modèle linéaire va permettre de résumer et de réduire la masse d'informations.

1.5.1 Modèle Linéaire Général

Le signal mesuré en IRMf n'est pas uniquement dû au signal BOLD induit par le paradigme. Les sources de variabilité sont multiples : instabilité de la machine, bruit thermique, respiration, battements cardiaques, mouvement de la tête et activité au repos.

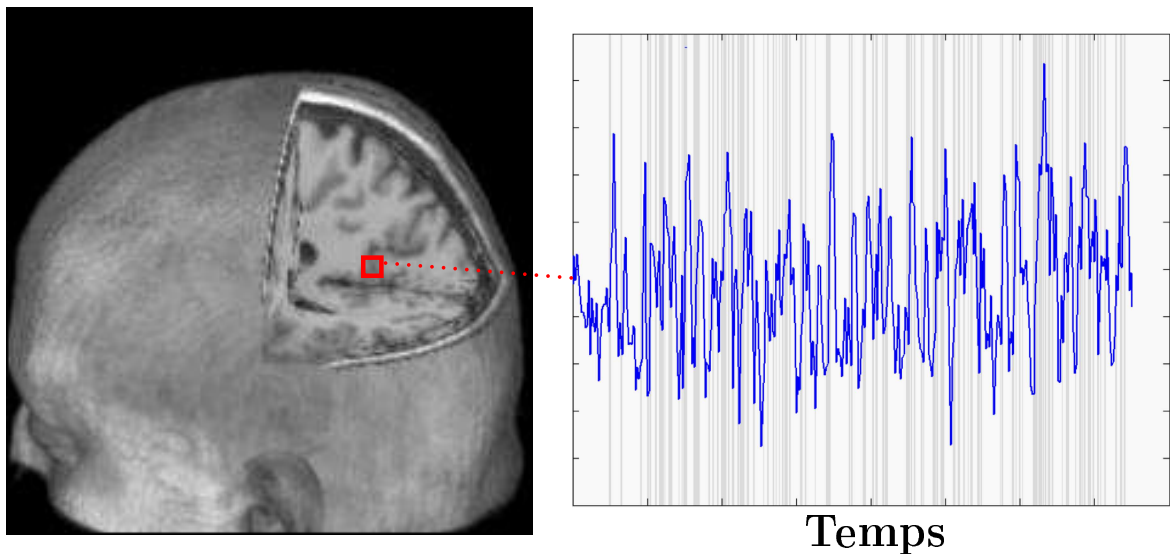


FIG. 1.6: Pour chaque voxel défini par les plans de coupe (carré rouge), on enregistre le signal BOLD dans le temps.

Un scan est constitué de coupes, chacune divisée en petits volumes élémentaires, dénommés voxels (on pourra faire l'analogie avec la division d'une image en pixels à la différence que les voxels sont des volumes 3D). On s'intéresse à l'évolution temporelle d'un voxel, que l'on représente par un vecteur colonne y de longueur n , correspondant aux n instants d'acquisitions de l'image. On peut représenter en un seul ensemble l'évolution au cours du temps de tout un volume cérébral en rassemblant ces vecteurs colonne dans une matrice Y de taille $n \times m$, où m est le nombre total de voxels dans un volume cérébral. On peut alors écrire le modèle linéaire général sous la forme :

$$Y = X\beta + \varepsilon \quad (1.1)$$

Où $Y = y_{ij}$ est la matrice des données fournies par l'imageur composée de m vecteurs y_i représentant l'évolution temporelle du voxel j . X est la matrice d'expérience (design matrix). Elle contient l'information connue a priori sur le protocole. X est de taille $n \times p$ où p est généralement très inférieur à n et m . La dimension p est proportionnelle au nombre de conditions considérées dans l'étude. β est le vecteur contenant les valeurs β_i que l'on souhaite estimer. Enfin, ε est le vecteur contenant les résidus (erreurs) ε_i . On les suppose indépendants et identiquement distribués selon une loi normale $N(0, \sigma^2)$. On cherche donc à s'approcher de la décomposition exacte de :

$$Y = X\beta \quad (1.2)$$

La matrice de design X reflète l'influence du paradigme expérimental sur les données. Sa construction requiert un peu de subjectivité. Elle se base sur la description que l'on fait *a priori* de la réponse du système à une stimulation. Une vision simpliste des choses décrit la forme de la réponse en créneau (Figure 1.7 - A) où les effets produits par différents événements sont identiques pour des stimulations semblables (effet de stationnarité) et s'additionnent (effet de linéarité). Cependant ce modèle en créneau est peu réaliste biologiquement et le logiciel SPM propose d'appliquer un modèle plus fin (Figure 1.7 - B), qui décrit la HRF.

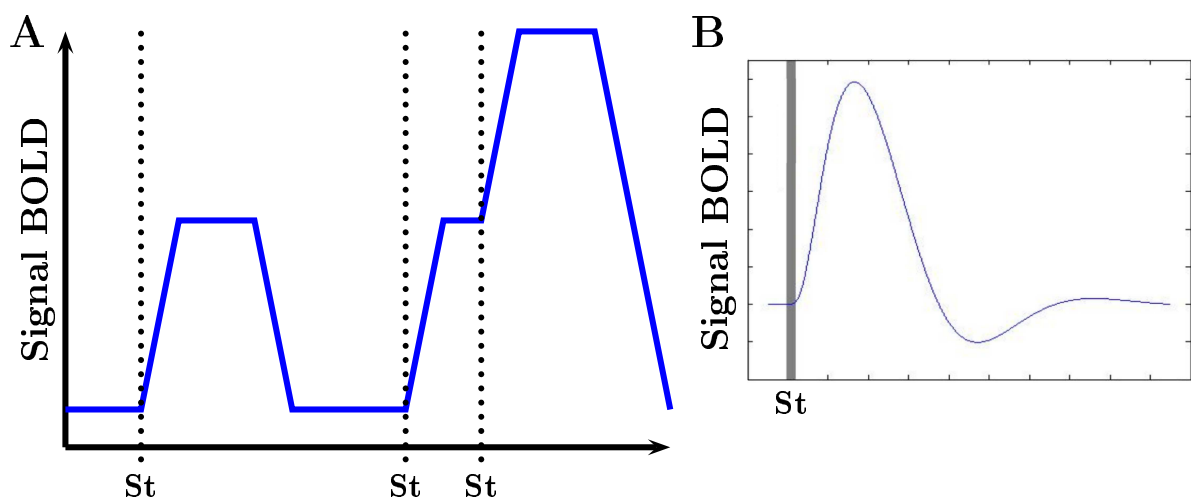


FIG. 1.7: Estimation du signal BOLD en fonction du temps à partir de la présentation du stimulus (St). Une première description rudimentaire représente un signal en forme de créneau (**A**), les propriétés de stationnarité et de linéarité sont respectées. La biologie décrit une réponse hémodynamique, la HRF (**B**), répondant aux mêmes propriétés de stationnarité et de linéarité que nous n'avons pas représenté dans cette figure.

Sur la base de ce modèle nous pouvons construire le régresseur (la réponse BOLD estimée) associé à une condition en faisant la convolution du signal de stimulation (onset) par la fonction de la réponse hémodynamique (Figure 1.8). Le terme "général" de ce modèle se réfère au cas où le modèle contient au moins deux régresseurs en plus du régresseur constant.

Cette convolution découle des principes de stationnarité et linéarité. Cependant la linéarité est illusoire, la réponse hémodynamique atteint rapidement une limite pour atteindre un plateau (Figure 1.9). Si nous envoyons des stimulus d'une même condition par salves, l'amplitude de la réponse sera donc saturée et donc peu sensible aux défauts de sommation. Ce type de présentation est le paradigme en bloc; utilisé dans ce travail. Une autre

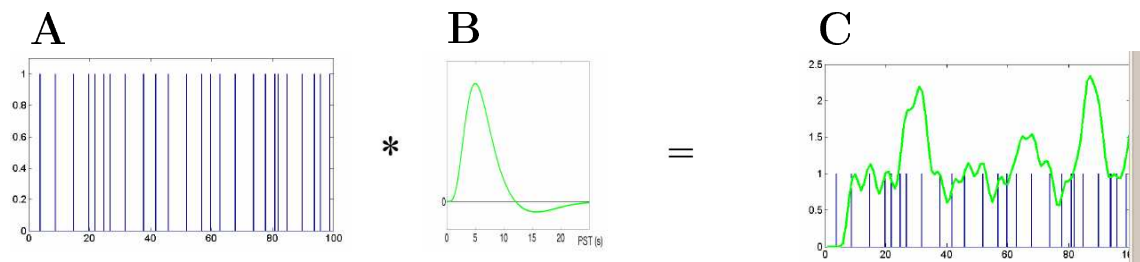


FIG. 1.8: Sur la base des propriétés de stationnarité et de linéarité de la réponse hémodynamique (B) on convolue cette dernière avec le protocole de stimulation (A), et on estime la réponse BOLD attendue (régresseur, C).

technique, événementielle, consiste à présenter aléatoirement des stimulus de courte durée.

En situation événementielle, la déconvolution du signal spécifique à une condition est un épineux problème qui peut rendre difficile la détection d'un signal. Pour autant, les protocoles de type bloc ne sont pas toujours la meilleure solution. En effet, si le sujet réalise la même tâche pendant un long moment, on peut s'interroger sur l'invariabilité de l'activité du système (effet d'habituation). Aussi, certaines tâches nécessitent une présentation des stimulus aléatoire ou imprévisible. Le bloc ne donne pas accès à la forme de la réponse hémodynamique. Le choix du protocole doit donc répondre aux questions : Quelles tâches tester et quelles activations mettre en évidence ? Il existe un autre protocole, périodique, que nous décrirons plus tard, et qui est notamment utilisé pour mettre en évidence le caractère rétinotopique des aires visuelles. Une fois le type de régresseur spécifié, nous pouvons estimer les paramètres β_i à partir des données Y . Pour cela, nous minimiserons l'erreur ε grâce à la méthode des moindres carrés.

Cette estimation est implémentée dans les traitements de SPM (Statistical Parametric Mapping). SPM est développé par le laboratoire d'imagerie fonctionnelle (FIL) du Wellcome Department of Imaging Neuroscience dans l'institut de neurologie de l'université de Londres, UCL (<http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/software/spm2/>).

Nous exploitons la version 2 de SPM. Elle est développée sous l'environnement Matlab 6.0 et nécessite donc une version équivalente ou supérieure. Pour exploiter SPM2 nous utilisons Matlab 6.5 qui a été développé par la société MathWorks, Inc. Natick, MA, USA (<http://www.mathworks.fr/>).

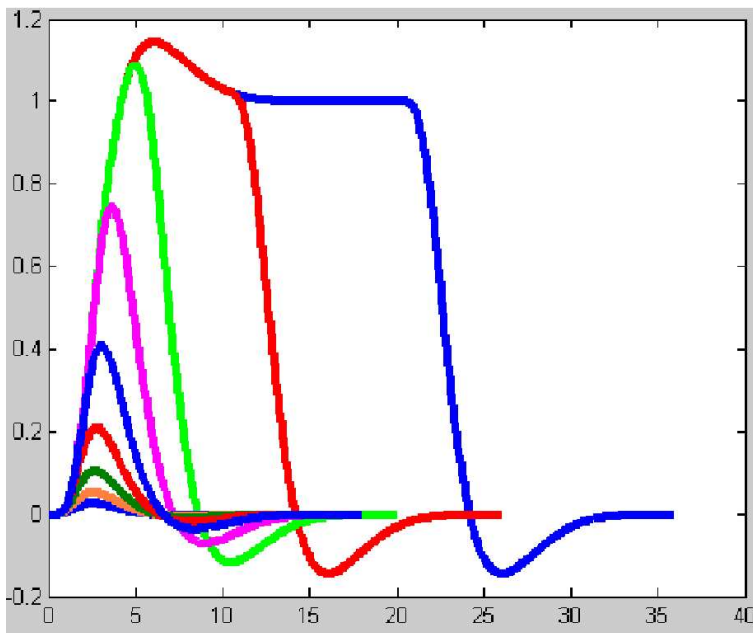


FIG. 1.9: L'amplitude de la réponse BOLD augmente avec la présentation de stimulus rapprochés jusqu'à atteindre un plateau. On retrouve en bleu l'estimation de la réponse hémodynamique dans un protocole de type Bloc.

1.5.2 Analyse statistique

Un point important de l'analyse statistique des cartes fonctionnelles repose sur la connaissance précise des propriétés statistiques de ces images. La détection des aires activées suppose que l'on connaisse les propriétés des images fonctionnelles sous l'hypothèse nulle (c'est à dire en présence de bruit seul). De façon générale, les analyses statistiques supposent que le volume 3D à analyser est correctement modélisé par un champ gaussien 3D dont la fonction d'autocorrélation spatiale est directement influencée par des facteurs instrumentaux ou physiologiques (cardiaque, respiration ...) sur l'ensemble du volume du cerveau.

Le but est de faire apparaître une carte d'activation des zones cérébrales. Pour cela SPM travaille sur les valeurs de β_i déterminées précédemment qui sont le reflet de l'amplitude de la réponse hémodynamique. On s'intéresse aux contrastes entre les conditions. Dans chaque condition on trouvera des activations dans l'ensemble de la matière grise. Il ne s'agit donc pas de trouver les régions activées dans une condition spécifique mais de pointer les régions selon un contraste entre des conditions. Quelles sont les régions dont l'activité est modulée spécifiquement par le stimulus ? On opère donc des combinaisons linéaires de paramètres et on ne peut répondre que de façon statistique à l'émergence d'une différence dans les contrastes testés.

SPM propose deux familles de tests statistiques, le test de Student (t) et le test de Fisher (F). Le test F n'est pas signé (ne distingue pas effet positif et un effet négatif) car dans

le cas présent, il est l'équivalent d'un carré du test t . Le test F permet de tester une combinaison de contrastes et de définir si au moins un contraste est actif, mais ne permet pas de désigner lequel.

Significativité statistique

Avec une analyse à effets fixes (FFX) on peut conclure sur un groupe de sujets étudiés (échantillon) mais on ne peut pas généraliser à toute la population à laquelle appartient ce groupe d'individus. Les effets observés sont affectés par deux sources de variabilité : la variabilité intra-sujet déjà vue précédemment et la variabilité inter-sujets. Les réponses enregistrées peuvent être intrinsèquement différentes pour chaque sujet. La FFX ne tient compte que de la variabilité intra-sujet.

Après avoir testé l'homogénéité du groupe de sujets, il faut faire une analyse à effet aléatoire (Random Effect analysis, RFX) pour déterminer si cet échantillon est représentatif de la population. Dans l'analyse RFX, on peut facilement voir l'effet d'une condition contre l'hypothèse nulle, comparer 2 conditions sur un groupe de sujets, ou n conditions sur un groupe de sujets (ANOVA), ou encore faire une régression dans un groupe de sujets avec une variable comportementale ou l'âge par exemple ou même comparer les réponses pour deux groupes de sujets. L'analyse se fait alors en deux étapes, la première consiste en une analyse individuelle comme on l'a décrite précédemment puis on rentre ces résultats individuels comme base d'un deuxième niveau d'analyse. La variation intra est donc traitée en premier niveau et la variation inter en deuxième niveau.

Correction

Pour obtenir une carte d'activation, on doit tester simultanément plusieurs voxels. Supposons que l'on ajuste le seuil sur t pour que le risque de première espèce en chaque voxel soit $\alpha = 0.05$. Sous l'hypothèse nulle globale, le nombre de faux positifs attendu est $N_{\text{voxels}} \cdot \alpha$. On s'attend donc à des centaines de faux positifs. Pour pallier cette difficulté on utilise la correction de Bonferroni qui revient à multiplier chaque p -value par N_{voxel} . Ce seuillage réduit la probabilité d'avoir au moins un faux positif (Family-Wise Error Rate, FWER) et garantit 95% de chance de n'avoir aucun faux positif. Cependant il existe un certain degré de corrélation spatiale entre les valeurs statistiques des cartes d'activation (accentué par le lissage spatial que l'on effectue dans les prétraitements). Le nombre de valeurs indépendantes se trouve alors inférieur au nombre de voxels. Ceci fait que la cor-

rection de Bonferroni est généralement trop conservatrice.

D'autres techniques permettent un seuillage adaptatif des p -values non-corrigées. Le seuillage dépend des données. Le FDR (False Discovery Rate) est l'espérance du ratio entre faux positifs et vrais positifs. La notion de p -value corrigée dépend du volume étudié. Plus le volume est grand, moins les p -value corrigées sont significatives.

Nous venons de détailler l'aspect méthodologique général de nos expériences. Certains ajustements concernant les stimulus, les participants et les procédures seront réalisés pour chacune de nos expériences à venir.

Chapitre 2

Mécanismes corticaux impliqués dans le traitement de la cohérence chromatique

Dans un premier temps nous cherchons à isoler les sites cérébraux impliqués dans l'intégration des cohérences chromatiques. En effet, nous faisons l'hypothèse qu'un tel traitement global des propriétés d'une image doit précéder la perception de phénomènes perceptifs tels que la transparence colorée. Pour cela nous contrastons des conditions où les informations locales sont les mêmes contrairement à leur organisation globale qui peut être cohérente ou non-cohérente. Nous examinerons également le rôle de la saillance qui avait été pointé dans l'étude de Dojat et al. (2006).

2.1 Matériel et méthodes

2.1.1 Procédure

La tâche du sujet pendant les acquisitions est de fixer la croix noire qui se trouve au centre de l'image. Chaque run est constitué de 180 scans de 3 secondes pendant lesquels l'IRM scanne le volume entier du cerveau. Chaque session comprend 20 blocs de 9 scans chacun. Les scans ont une durée de 3 secondes donc chaque bloc dure 27 secondes et une session, 9 minutes.

À l'intérieur d'un bloc, on attribue différents temps d'affichage aux images que l'on projette (Figure 2.1). Dans un run, la fréquence moyenne de projection est de 0.67 Hz. Dans un scan nous présentons des modulations produites uniquement le long d'un seul axe cardinal de l'espace couleur. On projette pendant 610 millisecondes une image, M_1 , dont les propriétés de certaines surfaces ont été modulées dans une direction. Puis on projette

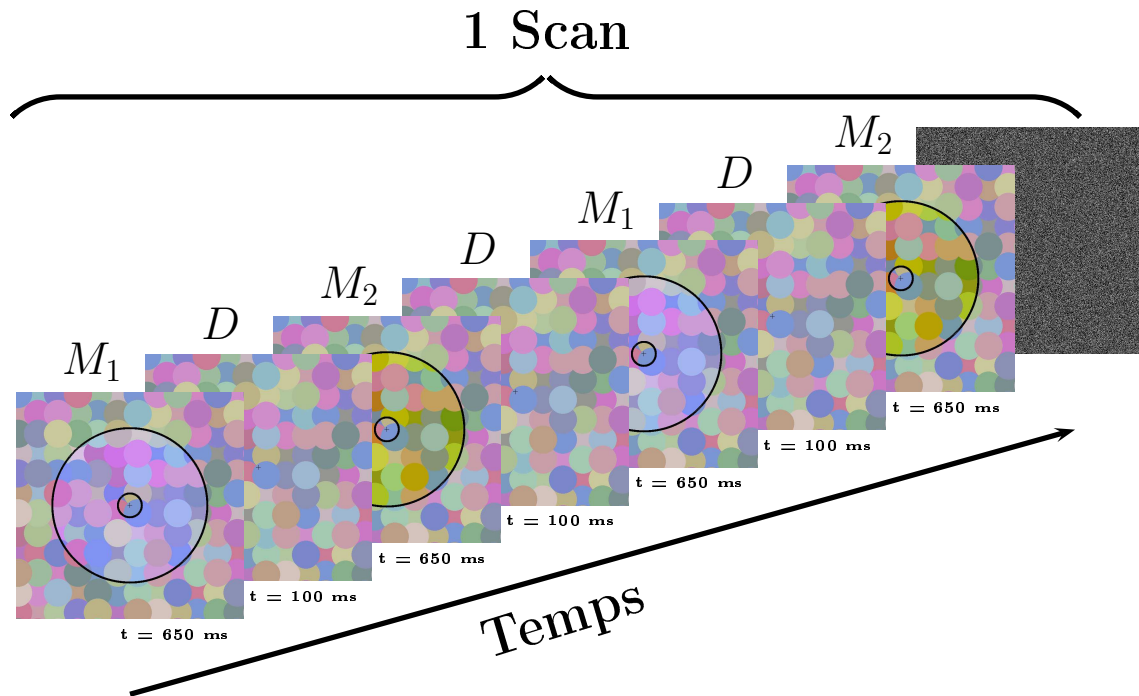


FIG. 2.1: Détail des images projetées dans un scan. Exemple de stimulus en condition de cohérence avec contour. On alterne la présentation d'image de fond (**D**) et d'images transformées (**M_i**) selon les modulations définies. Dans un scan on présente des modulations dans deux directions opposées (**M₁** et **M₂**). La liaison entre chaque scan se fait par la présentation d'une image de bruit contenant toutes les fréquences spatiales et toutes les propriétés chromatiques des images précédentes.

pendant 100 millisecondes une image du fond sans transformation, *Bgd*. Ensuite, pendant 610 millisecondes, on présente une image, M_2 , contenant des modulations le long du même axe que M_1 mais dans la direction opposée. Ainsi de suite, comme le montre la figure 2.1. Nous projetons M_1 et M_2 à l'intérieur du même bloc, ainsi, pour une surface du *Bgd*, les contrastes temporels seront exactement les mêmes quelle que soit la condition (Cohérent ou Non-Cohérent). À la fin du bloc on projette une image de bruit contenant toutes les propriétés chromatiques rencontrées dans les images projetées dans la session. La présentation des damiers entre M_1 et M_2 instaure une pause qui évite des phénomènes perceptifs de mouvements apparents ou de rotations des surfaces. Le temps de présentation est déterminé dans le but de faire disparaître ces mouvements qui apparaissent uniquement en condition de non-cohérence. Ceci produirait des activations cérébrales liées à la perception du mouvement au lieu d'un traitement de la cohérence chromatique. L'image de bruit faisant la liaison entre les blocs permet une sorte de rafraîchissement du système visuel qui rend l'enchaînement de l'expérience plus agréable aux sujets. Nous avons remarqué une certaine rémanence en absence de cette image bruit.

2.1.2 Stimulus

Nous produisons deux types de transformations le long des deux axes cardinaux qui définissent le plan équiluminant de l'espace DKL. Afin d'augmenter considérablement la longueur de nos vecteurs, nous ajoutons une composante de luminance. Les longueurs des vecteurs de modulation sont identiques en condition Cohérent et Non-Cohérent. Ainsi, suivant le protocole de projection des stimulus (section 2.1.1), à l'intérieur d'un bloc et pour une surface donnée, le sujet est stimulé par exactement les mêmes informations chromatiques dans les deux conditions (Figure 2.2).

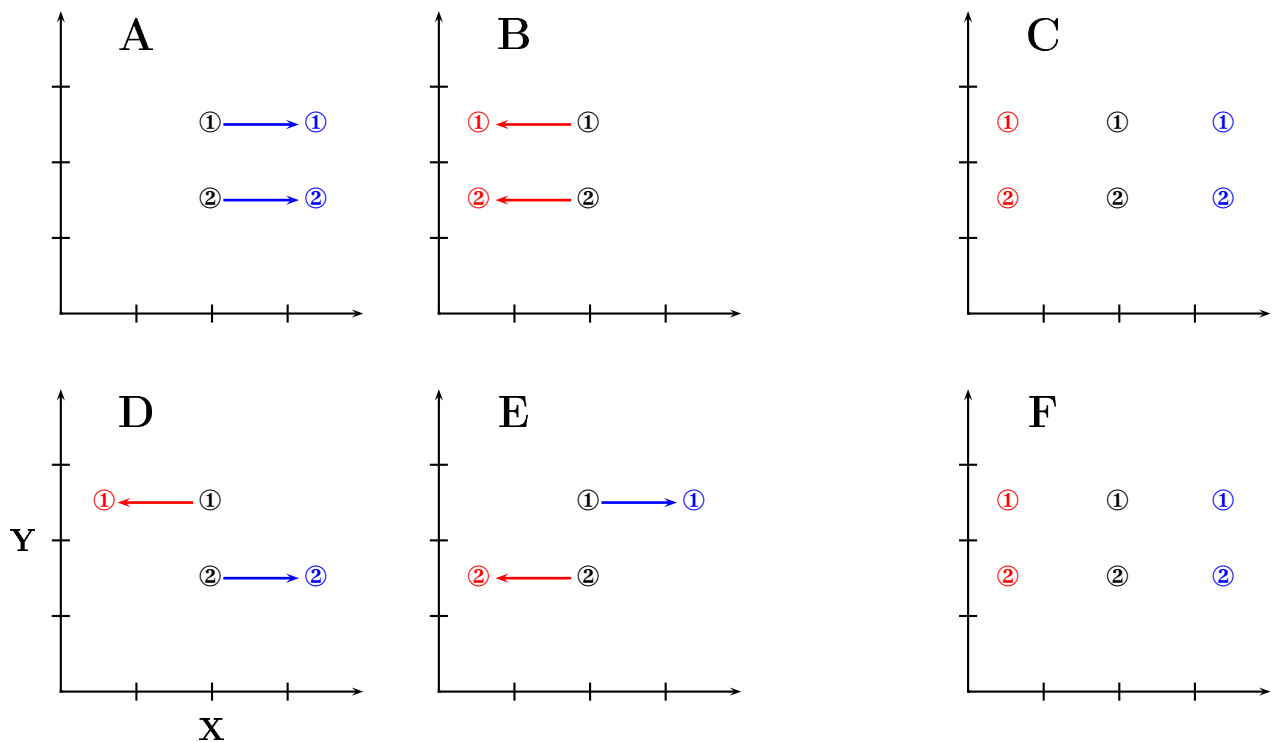


FIG. 2.2: Schémas des modulations dans un espace couleur XY. Les coordonnées de deux surfaces ① et ② du fond sont représentées en noir. Leur nouvelles coordonnées, après modulation, sont de couleur rouge ou bleu selon la direction de la modulation. Les modulations cohérentes **A** et **B** contenues dans un même bloc, conduisent à une projection des six informations chromatiques représentées dans **C**. De même avec deux modulations non-cohérentes, **D** et **E**, qui projettent **F**. Il apparaît clairement que les deux conditions projettent dans un bloc les mêmes informations chromatiques.

Les modulations sont définies le long d'un axe cardinal, L-M ou S comme nous l'avons vu précédemment, et selon un niveau de modulation (une longueur de vecteur). Nous

produisons trois niveaux de modulation dont les longueurs dans l'espace CIE xyY (voir le chapitre A en appendix) correspondantes sont présentées dans le tableau 2.1. Chaque surface du fond est représentée par un point (P_f) dans l'espace, les modulations effectuées sur ces surfaces déterminent de nouvelles coordonnées (P_m) selon l'axe et le niveau de modulation. La distance entre P_f et P_m dans le plan xy exprime la modulation de chromaticité (Équation 2.1). La distance entre P_f et P_m le long de l'axe Y exprime la modulation de luminance.

$$|P_f P_m|_{xy} = \sqrt{(P_{fx} - P_{mx})^2 + (P_{fy} - P_{my})^2} \quad (2.1)$$

Axe	Niveau	plan xy	Y
L-M	1	0.0846	113.3
	2	0.0582	75.5
	3	0.0301	37.3
S	1	0.1381	113.3
	2	0.0896	75.5
	3	0.0455	37.3

TAB. 2.1: Selon les deux axes de modulations (L-M et S) et les trois niveaux de modulation (Fort (1), Intermédiaire (2) et Faible (3)). Modulations dans le plan xy (chromaticité) de l'espace CIE xyY calculées selon l'équation 2.1. Modulations le long de l'axe Y de l'espace CIE xyY.

Les modulations sont exprimées dans un espace plus proche de la physiologie, l'espace LMS, en Appendix (Chapite B). Les modulations sont exprimés selon le contraste de Michelson (Michelson, 1927). Ce contraste est particulièrement approprié pour caractériser les variations périodiques.

Contour

Dans 50 % des stimulus projetés, nous ajoutons un contour noir sur les bords internes et externes de l'anneau. Le trait de ces contours a une épaisseur de 2.6 minutes d'angle visuel.

2.1.3 Participants

Dix-huit volontaires sains ont participé à cette étude. Sans déficit de la vision des couleurs ni pathologie visuelle handicapant la perception des stimulus. Certains participants portaient leurs lentilles de contact non teintées. Sept femmes et onze hommes âgés de 23 à 56 ans (moyenne = 30.4 ans). Les données de seulement quatorze participants ont été conservées. Les problèmes d'acquisition de signal et les mouvements du sujet (supérieur à 5 mm) sont les raisons de l'exclusion de certains. Un questionnaire sur leurs antécédents

médicaux et un entretien avec un médecin attestent de l'absence de contre-indication à l'examen d'IRM. Les participants signent un formulaire de consentement. Le déroulement de l'étude ainsi que les moyens mis en oeuvre pour le respect des participants sont garantis par l'approbation du projet par le comité d'éthique (CCPPRB).

2.2 Résultats

2.2.1 Homogénéité

Dans un premier temps il s'agit de vérifier l'hypothèse d'homogénéité des sujets faite par l'analyse statistique de SPM. Pour cela nous utilisons le logiciel Distance qui nous indique les sujets dont les résultats sont significativement différents de l'ensemble des autres participants (outliers). En effet, des problèmes d'acquisition ou de compréhension de la tâche peuvent être à l'origine de différences qui nous auraient échappées dans les prétraitements. Le logiciel Distance s'appuie sur des tests de permutations pour estimer les distances de Cook pour chaque sujet. La distance de Cook d'un sujet est une mesure de l'influence d'une observation sur l'ensemble de l'analyse globale. Le principe étant de regarder l'effet d'une observation si on la retire de l'analyse globale. Le tableau 2.2 indique que l'ensemble de nos 14 sujets retenus répond à notre hypothèse d'homogénéité.

Nous utilisons le programme Distance 1.0 pour tester l'homogénéité de nos données. Ce logiciel a été développé par Sébastien Meriaux et Ferath Kherif (CEA / SHFJ / MADIC, Orsay, France) (http://www.madic.org/download/DISTTBx/DISTTBx_main.html).

2.2.2 Analyse de la cohérence

En préambule de l'exposé de nos résultats il est important de rappeler que comme décrit dans le chapitre 4, l'imagerie fonctionnelle n'enregistre pas directement une activité nerveuse. Les signaux enregistrés sont relatifs aux différences hémodynamiques liées aux activités nerveuses. Ceci étant, dans un souci de clarté du discours, nous parlerons d'activité en désignant les signaux enregistrés par l'imageur.

Une première analyse sur l'ensemble du volume cérébral consiste à contraster les signaux enregistrés dans les conditions Cohérent (**C**) avec ceux de Non-Cohérence (**NC**). En soustrayant les activités liées à la condition **C** avec celles de la condition **NC**, on isole les régions suractivées en condition **C**. Avec le contraste inverse, nous délimiterons les régions activées préférentiellement dans les conditions **NC**. L'analyse en RFX de nos 14

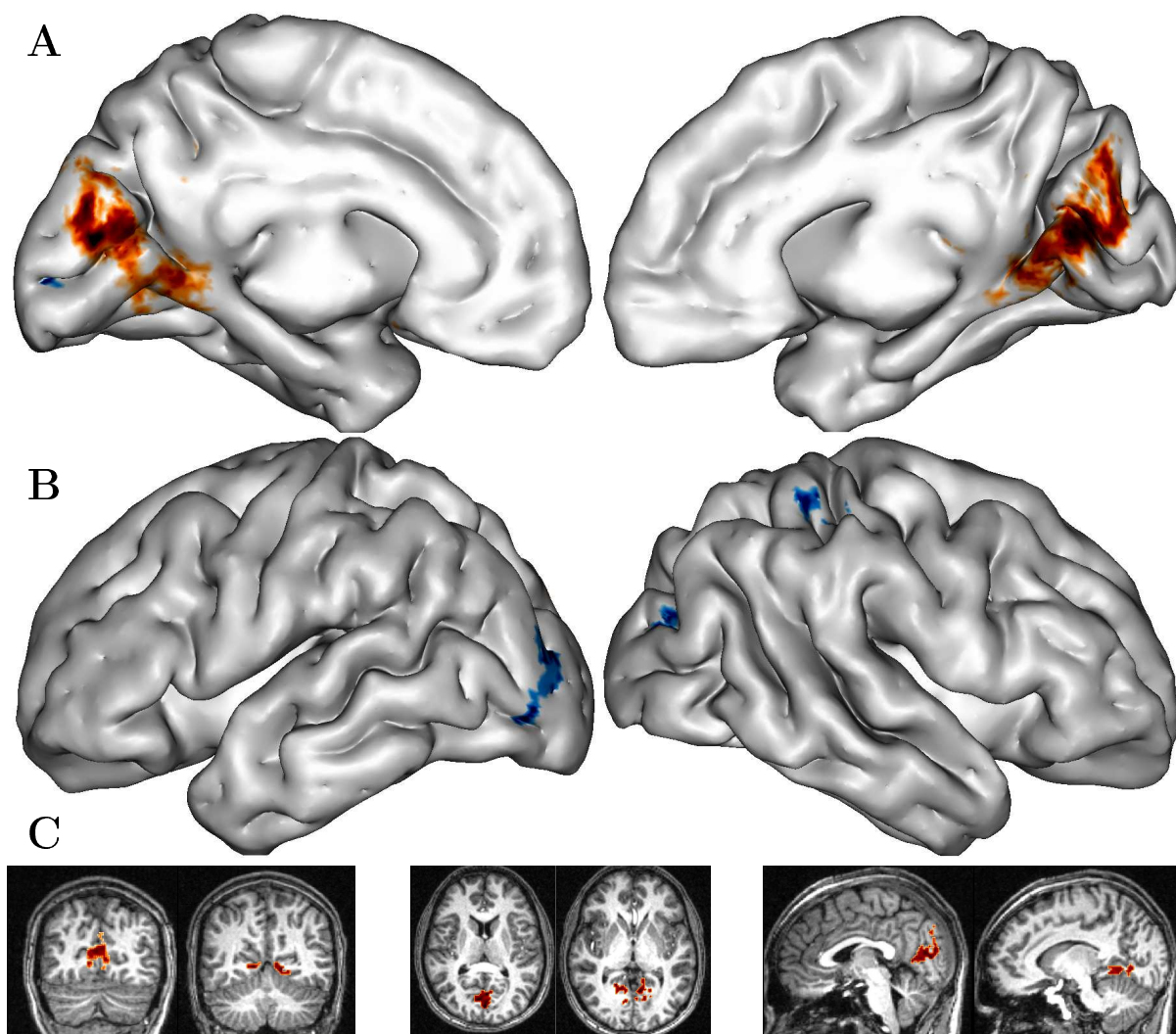


FIG. 2.3: En haut - Reconstruction 3D d'un cerveau normalisé sur lequel les gyrus ont été légèrement gonflés. Cette opération est réalisée par le logiciel BrainVISA/Anatomist qui est un ensemble d'outils de traitement d'image développés au SHFJ (Service Hospitalier Frederic Joliot). <http://brainvisa.info/>. Hémisphère gauche sur la gauche de la figure et hémisphère droit sur la droite. Analyse RFX, 14 observateurs, $p = 0.05$ en FDR. **A** - Superposition en rouge des activations ressortant d'un contraste C VS NC . **B** - En bleu les activations ressortant du contraste NC VS C . Les coordonnées des pics d'activité de ces activations sont répertoriées dans les tableaux 2.3 et 2.4. **C** - Quelques coupes coronales, frontales et sagittales (de gauche à droite) de ces mêmes activations.

Sujet	test de Cook	distance de Cook
MR	0.0053	1.4091
RC	0.1369	1.4091
MD	0.0077	1.3006
CDM	0.0075	1.4127
BS	0.0015	1.4125
BC	0.1369	1.4008
BK	0.0002	1.3006
CE	0.0048	1.3951
CB	0.0050	1.4082
JP	0.0039	1.4065
SC	0.0046	1.4079
MB	0.0006	1.3975
BB	0.0080	1.4132
CN	0.0028	1.4042

TAB. 2.2: Extrait du logiciel Distance. Les sujets ayant une valeur du test de Cook supérieur à 0.5 et une distance de Cook non similaire aux autres sujets, sont considérés comme des outliers. La distance de Cook est la moyenne des distances entre le sujet évalué et tous les autres sujets. Aucun de nos 14 sujets ne répond à ces critères.

observateurs à un seuil corrigé en FDR de $p = 0.05$ donne les résultats illustrés par la figure 2.3. Le dégradé de rouge délimite les régions suractivées lors de la présentation des stimulus de type **C** (les teintes les plus sombres indiquant les niveaux d'activation les plus élevés). De façon analogue, le dégradé de bleu délimite les régions suractivées lors de la présentation des stimulus de type **NC**.

La condition de cohérence (C - NC) fait apparaître bilatéralement de multiples aires visuelles occipitales ventrales striées et non striées. Ces activations s'étendent jusqu'aux limites antérieures ventrales de très haut-niveau. Les activations le long, et dans la sissure calcarine nous permettent de conclure à l'implication de la première aire visuelle V1. L'étendue des activations de part et d'autre de ce sillon révèle l'activation de l'aire visuelle V2. On note que les activations se situent en position antérieure de ces aires visuelles. Cependant une étude rétinotopique reste nécessaire pour déduire le rôle d'autres aires visuelles. L'identification des activations ventrales implique également une étude fonctionnelle de ces régions qui s'étendent jusqu'au gyrus parahyppocampique (PH) (tableau 2.3).

La condition de non-cohérence (NC - C) fait apparaître des activations différentes situées dans des régions latérales (Figure 2.3 en bleu et tableau 2.4). Là encore l'identification de

xyz (MNI)	xyz (Tal)	Localisation	T	Z
0 -86 16	0 -83 19	Occipital, Cuneus, Aire 18	10.50	5.32
-2 -70 14	-2 -67 16	Cingulaire Postérieur, Aire 31	8.01	4.73
10 -76 16	10 -73 18	Occipital, Cuneus, Aire 18	7.84	4.69
16 -48 -8	16 -47 -4	gyrus Parahippocampique, Aire 19	6.94	4.41
20 -50 -18	20 -49 -13	gyrus Parahippocampique, Aire 37	6.57	4.29
-10 -90 32	-10 -86 34	Occipital, Cuneus, Aire 19	6.62	4.30
18 -58 -10	18 -57 -6	Occipital, gyrus Lingual, Aire 19	4.65	3.50

TAB. 2.3: Coordonnées (x,y et z) MNI et Talairach des pics d'activité liés à la présentation de stimulus de type Cohérent illustrés dans la figure 2.3, avec leurs valeurs de T, leurs Z scores et leurs localisations respectives (les aires indiquées correspondent à la classification de Brodmann). Ce tableau n'a pas vocation à faire la liste exhaustive des régions activées. Ici sont pointés uniquement les pics d'activité. Ils ne peuvent pas révéler toutes les régions impliquées lorsque celles-ci ne sont pas isolées mais accolées comme nous pouvons le constater sur la figure 2.3.

xyz (MNI)	xyz (Tal)	Localisation	T	Z
44 -38 60	44 -34 57	Pariétal, gyrus Postcentral, Aire 40	7.29	4.52
-40 -88 -12	-40 -85 -15	gyrus Occipital Médian, Aire 19	6.83	4.38
-14 -96 8	-14 -93 12	gyrus Occipital Médian, Aire 18	5.46	3.87
38 -82 24	38 -78 26	gyrus Temporal Médian, Aire 19	4.92	3.64

TAB. 2.4: Coordonnées (x,y et z) MNI et Talairach des pics d'activité liés à la présentation de stimulus de type Non-Cohérent illustrés dans la figure 2.3, avec leurs valeurs de T, leurs Z scores et leurs localisations respectives (le numéro des aires indiquées correspondent à la classification faite par Brodmann).

ces aires nécessite une étude fonctionnelle (la rétinotopie).

2.2.3 Traitement de la saillance des stimulus

Les activations observées dans la figure 2.3 s'étendent jusqu'au parahippocampe. L'implication de cette région dans le traitement de la transparence avait été mise en évidence dans une étude précédente par Dojat et al. (2006). Dans ces travaux, la translation cohérente des propriétés chromatiques des surfaces avait également été utilisée pour produire l'effet de transparence. Un contrôle de la saillance du stimulus n'était pas effectué. En effet il peut exister une différence de saillance entre les stimulus transparents et les stimulus non-transparentes. Einhauser et König (2003) montrent l'influence de la saillance sur les traitements par des mécanismes de type bottom-up. Comme nous l'avons défini dans la section 2.1.2, nous avons construit les stimulus pour égaliser les modulations locales. Cependant la saillance pourrait apparaître en fonction de la cohérence. La perception d'un

anneau transparent augmente la saillance de cette région annulaire. On suppose que la présence de contours rend la région saillante également en condition de non-cohérence. Il s'agit désormais de tester si la présence ou non des contours délimitant l'anneau de nos images induit des activations différentes dans le réseaux que nous venons d'isoler. Pour cela il faut procéder en deux temps :

- Tester l'interaction entre les facteurs de cohérence et les facteur de contour.
- Tester la significativité de l'effet de contour seul.

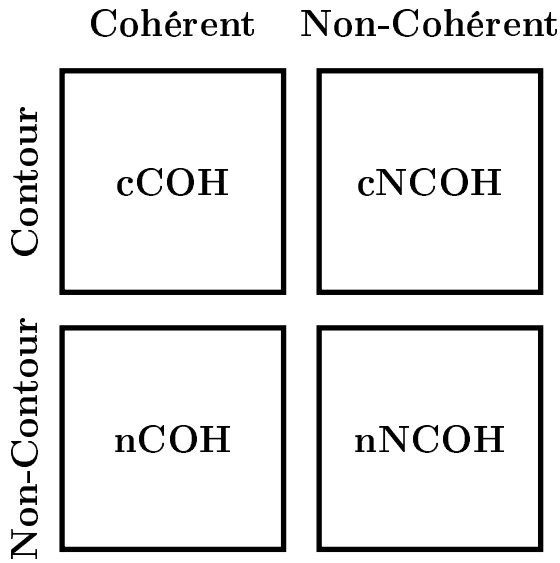


FIG. 2.4: Grâce à notre protocole, nous avons autant de stimulus présentés en condition cohérente avec contour (**cCOH**) et sans contour (**nCOH**) que de condition non-cohérente avec contour (**cNCOH**) et sans contour (**nNCOH**). Nous pouvons donc comparer les données enregistrées pour chacune de ces conditions en appliquant le contraste exprimé dans l'équation 2.2.

Le premier point peut être discuté grâce à notre protocole qui permet d'effectuer une analyse statistique de type factoriel (Friston et al., 1999) en croisant les différentes conditions de cohérence avec celles de contours (Figure 2.4). Ainsi, avec l'aide du logiciel SPM, nous pouvons extraire les voxels significativement activés selon cette interaction en utilisant le contraste :

$$\begin{aligned}
 & (cCOH - cNCOH) - (nCOH - nNCOH) \\
 \Rightarrow & cCOH - cNCOH - nCOH + nNCOH
 \end{aligned} \tag{2.2}$$

Nous faisons ainsi ressortir les régions suractivées spécifiquement lors de la présentation de stimulus Cohérents dont cette suractivation est accrue par la présence de contour. L'analyse de nos 14 sujets ne nous permet pas de mettre en évidence des activations spécifiques à cette interaction. Il faut descendre au seuil de 0.05 en non corrigé pour voir apparaître quelques traces d'activations mais leur répartition et la puissance statistique de ce seuil les rend négligeables. En effet on observe de petits points d'activation diffus sur tout le scalp (Figure 2.5) qui disparaissent lorsque nous utilisons un seuil moins conservateur.

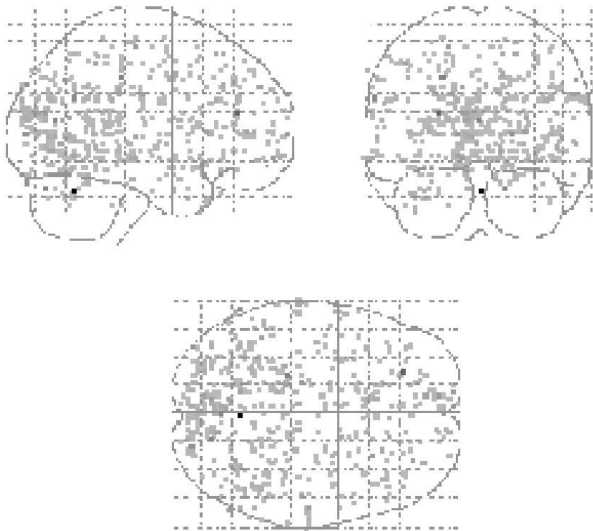


FIG. 2.5: Carte d'activation obtenue avec le contraste croisant les conditions de cohérence et de contour. En RFX avec $p = 0.05$ non corrigé. Nous illustrons les résultats de cette analyse à ce niveau de seuil pour montrer que les seules traces d'activation que nous pouvons trouver, même en baissant le seuil, ne sont pas pertinentes.

Dans un deuxième temps, nous regardons plus finement dans les régions déjà mises en évidence dans la première analyse de la cohérence. Le logiciel SPM nous permet, grâce à la fonction "plot", d'extraire le décours dans le temps des valeurs estimées des activations pour un voxel donné. Dans l'estimation de ces valeurs, on ne tient pas compte de toutes les variances qui peuvent être induites par d'autres événements que le contraste COH VS NCOH. Par exemple, on élimine les variations dues à la fatigue durant la session. On extrait ainsi les valeurs correspondantes à la présentation de stimulus avec (Y_c) et sans contour (Y_{nc}). À chaque sujet correspond un Y_c et un Y_{nc} qui sont des vecteurs à 360 valeurs. En effet nous avons vu précédemment que nous présentions 4 runs de 180 scans par sujets. Pour chaque sujet 50 % des scans correspondent à la présentation d'une image avec contour. Nous savons également que chaque bloc Cohérent ou Non-Cohérent est présenté durant 9 blocs. Par conséquent, nous découperons des portions toutes les 18 valeurs de Y_i et moyennons ces fragments (Figure 2.6). On obtient ainsi la moyenne des décours temporel des activations estimées par SPM pour les blocs Cohérents et pour les blocs Non-Cohérents (Figure 2.7). Nous étudions ce décours temporel dans deux régions en extrayant les valeurs pour un voxel pris dans les aires visuelles (une région de la scissure calcarine révélateur de V1) mise en évidence dans l'analyse de la cohérence.

Dans les deux régions étudiées, la forme des courbes et leurs délais sont en accord avec les propriétés hémodynamiques du système vasculaire. L'analyse ne révèle pas de différences significatives entre les activations consécutives à la présentation de stimulus avec ou sans contours.

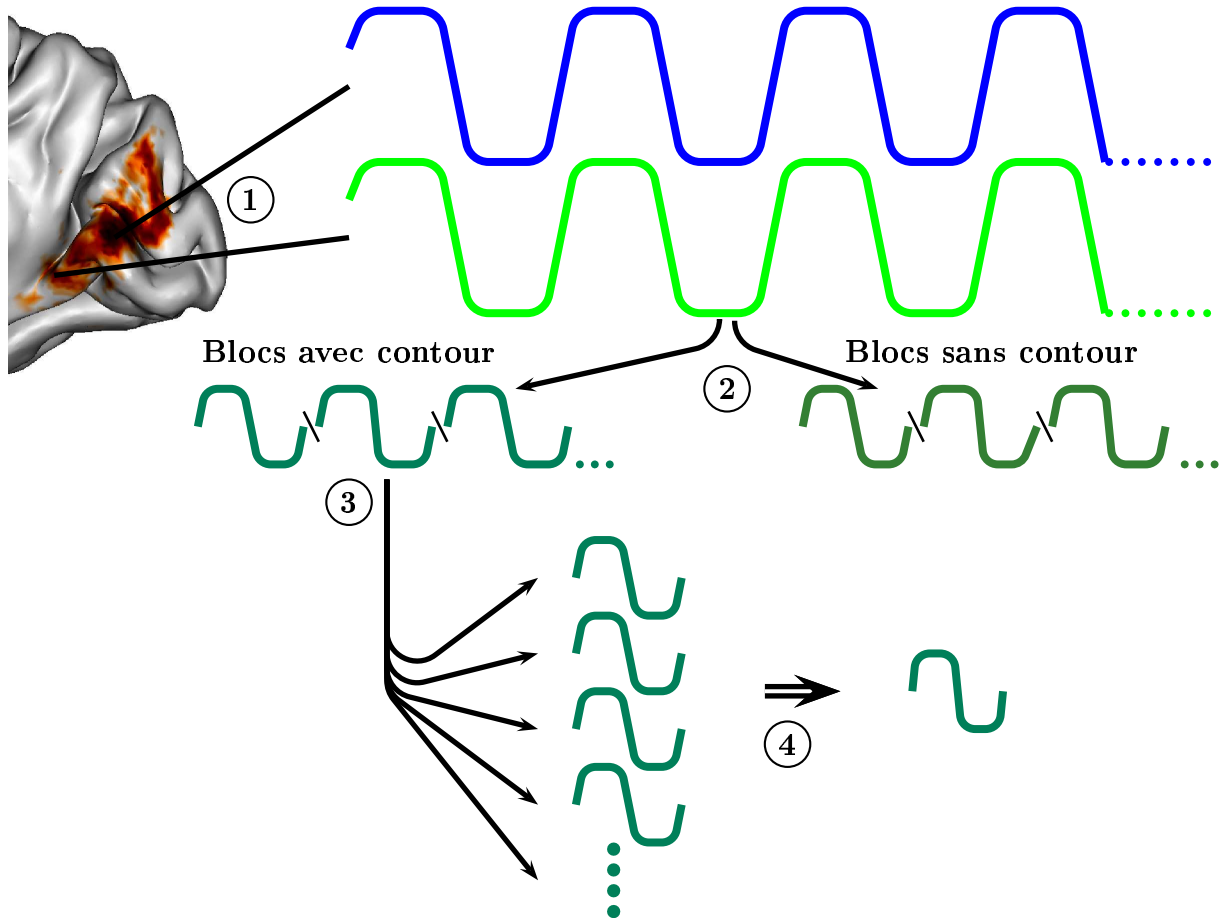


FIG. 2.6: Schéma des étapes de construction des résultats de la figure 2.7. ① Extraction du décours temporel des valeurs d'activation (schématiquement représenté en créneaux en référence à notre protocole en bloc) des deux régions ciblées. ② Séparations des valeurs correspondant à la présentation de stimulus avec contour et sans contour pour chaque région. ③ Les décours temporels sont segmentés tous les deux blocs. ④ Ces fragments sont moyennés entre eux.

Ce chapitre nous a permis de mettre en évidence un réseau d'activations cérébrales en cause dans le traitement de la cohérence chromatique dont la sensibilité est indépendante de la saillance des formes présentées.

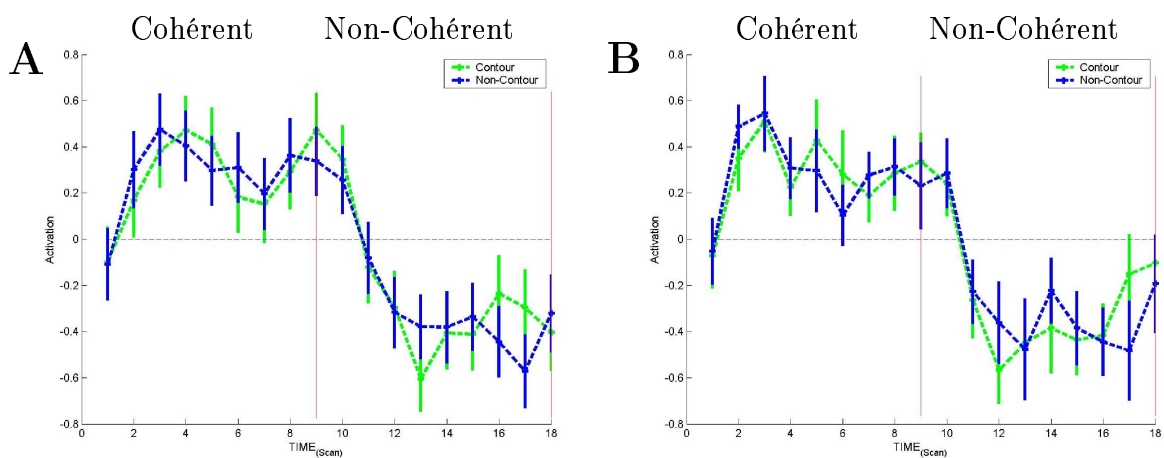


FIG. 2.7: Réponse mesurée par IRMf selon la présentation des deux différents blocs (Cohérent et Non-Cohérent). Chaque courbe est la moyenne de la réponse dans le temps moyennée selon les cycles de répétition des blocs. Moyennage des activations sur deux blocs (18 scans) de nos 14 sujets (explications Figure 2.6) extraites dans le voxel dont les coordonnées sont définies par le pic d'activité mesuré dans les aires visuelles (**A**) et dans le parahippocampe (**B**). Les courbes vertes représentent les valeurs correspondantes à la présentation de stimulus avec contours et les bleues aux stimulus sans contours en fonction du temps. La valeur zéro est l'activité moyenne mesurée au cours de l'expérimentation. Les barres verticales sont les erreurs standard.

Chapitre 3

Analyses statistiques spécifiques

Un réseau cortical impliqué dans le traitement de la cohérence chromatique, préalable à la perception de la transparence, a été mis en évidence par les analyses du chapitre 2. Désormais nous désirons connaître l'influence des variations des conditions liées à la transparence dans ce réseau.

Les stimulus énoncés dans la première expérience sont définis par d'autres facteurs que la cohérence. Nous l'avons vu, les stimulus sont construits selon des variations le long d'axes de modulation et des niveaux différents. Cependant le protocole en bloc que nous utilisons ne permet pas d'isoler les activités liées à ces différentes conditions. Ces dernières se trouvent noyées dans les blocs. Effectivement, l'analyse SPM estime une réponse hémodynamique pour l'ensemble du bloc et est aveugle aux variations internes dans ce même bloc. Le temps de projection des stimulus limite une analyse plus fine qui nécessite des temps de latence plus longs entre chaque présentation d'image au lieu d'une présentation rapide comme la notre. Ceci permet à la réponse hémodynamique de retourner à une relative ligne de base. Si ces conditions ne sont pas respectées, l'estimation de paramètres associés à chaque condition devient risquée. Le risque essentiel étant de ne pas détecter un signal spécifique qui se trouverait modulé par une réponse hémodynamique camouflée dans le flot d'activité. Néanmoins nous avons souhaité utiliser cette matière pour mettre en avant d'éventuels phénomènes qui nous renseigneront sur le mode de fonctionnement du réseau que nous avons mis en évidence précédemment.

3.1 Extraction des données

La base du travail statistique de SPM se fait sur les coefficients betas (β), voir l'équation 1.1 du chapitre 1. Les betas sont les paramètres associés à la présentation de nos

stimulus qui rendent compte de la réponse hémodynamique mesurée. Ces paramètres permettent de quantifier la réponse hémodynamique d'un voxel ou d'une région pour une condition donnée. Nous bâtissons l'analyse statistique de ce chapitre sur l'étude de ces variables.

Une première étape consiste à extraire les valeurs β . Pour chaque voxel, SPM estime des valeurs de β associées à chaque condition du protocole. Dans les expériences que nous avons décrites précédemment, nous ne définissions que deux conditions réparties en blocs Cohérent et Non-Cohérent. Ici nous désirons analyser les effets de toutes les conditions :

- La cohérence ; 2 conditions : Cohérent et Non-Cohérent
- La direction des modulations ; 2 conditions : L-M et S
- la longueur des vecteurs de transformation, le niveau de modulation ; 3 conditions : selon les contrastes de cônes

Ainsi, chaque enregistrement est relatif à un stimulus défini par ces trois conditions. Pour chaque voxel de chaque sujet on estime donc 12 β (2 conditions de cohérence \times 2 directions \times 3 niveaux).

Chantal Delon-Martin (Inserm U594) a développé un logiciel, HrfCanDer, nous permettant d'extraire des valeurs de β pour une région ou un voxel donné. Dans l'expérience précédente, le contraste Cohérent VS Non-Cohérent nous a permis de mettre en évidence un réseau d'activation s'étalant des premières aires visuelles jusqu'au parahippocampe (Figure 2.3). Nous concentrons notre analyse sur les propriétés de traitement du parahippocampe et des aires visuelles en fonction des caractéristiques de nos stimulus. Le parahippocampe étant défini anatomiquement, nous pouvons donc l'isoler pour chaque sujet. À l'inverse, l'identification des aires visuelles ne peut se faire que de façon fonctionnelle, ce qui nécessite une étude rétinotopique individuelle que nous n'avons pas pour tous les sujets.

À l'aide de Marsbar, nous construisons des régions d'intérêt de forme cubique de 5mm^3 que nous centrons sur les pics d'activité situés dans le parahippocampe (PH) et dans les aires visuelles précoces (AV). Nous centrons les volumes sur les pics d'activité pour avoir le meilleur rapport Cohérent/Non-Cohérent. Comme nous l'avons spécifié, le parahippocampe est localisable anatomiquement. Cependant, sans rétinotopie nous ne pouvons pas centrer notre région d'intérêt précisément sur V1 ou V2. Nous choisissons de centrer notre région cubique sur le pic des activités qui englobent ces régions.

Le logiciel HrfCanDer extrait la moyenne des β contenus dans ces volumes sur les quatre sessions d'enregistrements de chaque sujet. Nous disposons ainsi pour chaque sujet de 12 moyennes de β (2 conditions de cohérence \times 2 directions de modulations \times 3 niveaux de modulations) pour chacune des deux régions définies des deux hémisphères, soit 48 valeurs.

En considérant les trois facteurs déjà cités (Cohérent, Axe et Modulation) auxquels on ajoute les facteurs :

- les régions; 2 conditions : PH et AV,
- les hémisphères; 2 conditions : droit et gauche,

on obtient un protocole à cinq facteurs (six si on considère les observateurs comme un facteur de variabilité). L'implémentation de facteurs covariés est possible avec SPM et l'étude des interactions est envisageable comme nous l'avons vu dans la section 2.2.3. Cependant, à un tel niveau de complexité les interactions de nos cinq facteurs sont extrêmement délicates à analyser sous SPM. Pour cette raison nous avons développé notre propre analyse d'un modèle statistique spécifique.

Nous cherchons à modéliser un phénomène a posteriori. Pour cela on détermine un modèle linéaire pour décrire les variations de nos observations (activations) qui varient selon des facteurs et des covariées. Un modèle est avant tout un moyen de relier des variables à expliquer Y aux variables explicatives X , par une relation fonctionnelle F :

$$Y = F(X) + \varepsilon \quad (3.1)$$

Le paramètre ε représente les erreurs du modèle entre ses estimations et les observations mesurées.

3.2 LME (Linear Mixed-Effects Models)

Les modèles linéaires jouent un rôle central en statistique. Ces modèles se composent de deux parties :

- Des effets fixes. Ce sont des paramètres qui associent une population entière à certains facteurs expérimentaux.
- Des effets aléatoires. La plupart des modèles se contentent de décrire les données uniquement grâce à ces effets fixes. Cependant il peut exister des effets individuels de facteurs variant au sein d'une population. On définit ces effets comme étant aléatoires. Classiquement, dans tous les modèles on décrit un facteur d'erreur (ε) qui est source de

variations aléatoires qu'on ne peut décrire mais qui demeure indispensable pour décrire les observations. Le facteur d'erreur regroupe tous les facteurs inconnus qui agissent sur la description des données. Un objectif de la modélisation est de réduire ce facteur d'erreur. Dans certains cas de figure nous pouvons décrire des facteurs aléatoires connus. Typiquement les sujets d'une expérience sont une source de variation aléatoire. On ne peut pas prévoir l'effet qu'ils produisent sur les mesures mais nous savons qu'elles peuvent varier d'un sujet à l'autre sans être prévisibles.

Il existe des modèles capables de rendre compte à la fois des effets fixes et des effets aléatoires (autre que ε), les modèles à effets mixtes (mixed-effects models, LME). Ne pas tenir compte de ces variabilités aléatoires peut altérer la détection d'une différence significative expérimentale que l'on recherche. Nous avons énoncé ce principe lors des analyses faites par le logiciel SPM en RFX (Random Effects) qui prend en compte la variabilité intersujets.

Une description simple du LME est exposée par Laird et Ware (1982) où ils décrivent le vecteur d'observations y_i avec n_i dimensions :

$$\begin{aligned}
 y_i &= X_i\Phi + Z_ib_i + \epsilon_i & \text{avec} & & i &= 1, \dots, M \\
 & & & & b_i &\sim \mathcal{N}(0, \Psi) \\
 & & & & \epsilon_i &\sim \mathcal{N}(0, \sigma^2 I)
 \end{aligned} \tag{3.2}$$

où, Φ est un vecteur à p dimensions des effets fixes, b_i est un vecteur à q dimensions des effets aléatoires centré sur zéro et de variance Ψ (matrice de variance-covariance, matrice carrée caractérisant les interactions linéaires entre les variables aléatoires), X_i est une matrice de taille $[n_i \ p]$ des régresseurs associés aux effets fixes, Z_i matrice de taille $[n_i \ q]$ sont les régresseurs associés aux effets aléatoires, Ψ est la matrice de variance-covariance et ϵ_i est le vecteur d'erreur à n_i dimensions. Les effets aléatoires b_i et les erreurs sont différents selon les groupes et indépendants entre eux à l'intérieur d'un groupe.

Les effets aléatoires b_i suivent une distribution Normale (ou Gaussienne) centrée sur zéro. Si un terme aléatoire a une moyenne différente de zéro, il doit être exprimé dans les effets fixes. Par conséquent, les composantes de la matrice Z_i peuvent être considérées comme des sous-ensembles de la matrice X_i . Pour une description plus exhaustive des modèles LME, se référer au livre de Pinheiro et Bates (2000).

On comprend dans l'équation 3.2 que ces modèles séparent les sources de variance provenant des facteurs fixes de ceux des facteurs aléatoires. Cela nous permet de pratiquer des analyses de variances plus spécifiques sur les effets fixes qui nous intéressent. L'estimation de ces modèles et l'analyse statistique ont été réalisés sous le langage R (R Development Core Team, 2005). R est un environnement de calcul statistique et de graphique dérivé du langage S développé dans le laboratoire Bell (anciennement AT&T, récemment Lucent Technologies) par John Chambers et ses collègues (<http://www.r-project.org/>). R est un logiciel libre selon les termes de la licence publique générale GNU de la Free Software Foundation.

3.3 Estimation d'un modèle statistique

La construction d'un modèle se fait par étapes pour ajuster le modèle décrivant le mieux les données tout en ne multipliant pas les facteurs. Ceci aurait pour effet de rendre le modèle trop spécifique à nos données et non pas à une population plus large (overfitting). Notre modèle LME est donc constitué de deux parties, les facteurs fixes et les facteurs aléatoires. Les observateurs peuvent être raisonnablement considérés comme des facteurs aléatoires et nous considérons les cinq autres facteurs comme fixes. Ces derniers sont les facteurs dont nous cherchons à analyser le lien avec la réponse corticale mesurée. Nous savons que chaque observateur est caractérisé par un niveau d'activité spécifique mais notre modèle doit estimer cette variabilité sans en tenir compte dans l'analyse de nos facteurs fixes. La figure 3.1 illustre un exemple où deux sujets ont des réponses Y différentes selon un même niveau de la covariée X . En modélisant une fonction linéaire expliquant ces données pour chaque sujet par une droite ($Y = aX + b$), on conclut à deux fonctions différentes. Or elles ont les mêmes pentes (a). La covariée X a donc le même effet sur les deux sujets qui ne se différencient que par leurs interceptes (b). C'est cette intercepte que l'on modélise dans les modèles LME lorsque le facteur Observateur est défini comme aléatoire. L'estimation des interceptes ne se fait pas indépendamment pour chaque observateur. Dans un premier temps le modèle va estimer une valeur moyenne de tous les observateurs, puis un intervalle de confiance autour de cette valeur moyenne. Enfin, une valeur d'intercepte est calculée pour chaque observateur dans cet intervalle de confiance afin de modéliser la fonction la plus proche des observations sans être trop spécifique aux observations au détriment du pouvoir de prédictibilité.

Pour justifier cette hypothèse, pour chaque observateur nous ajustons un modèle linéaire à

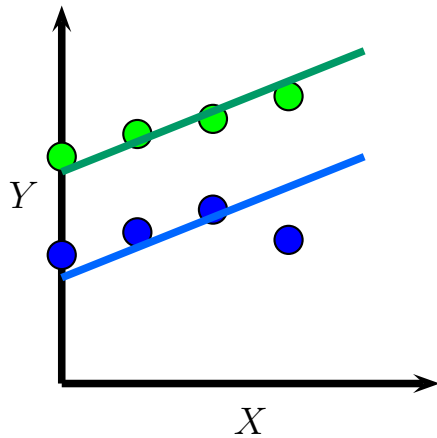


FIG. 3.1: Exemple de l'effet d'une covariée X sur une variable Y . Les points bleus et verts sont les mesures selon X sur deux observateurs différents. La réponse de chaque sujet modélisée par une droite spécifique.

cinq effets fixes (*Coherence*, *Axe*, *Modulation*, *Region* et *Hemisphere*) en interaction entre eux. Le langage R permet cela grâce à la fonction *lmList* dans le package *nlme* comme suit :

```
mod1.lis - lmList(X ~ Coherence * Modulation * Axe * Hemisphere * Region
| Observateur, donne)
```

avec :

- *mod1.lis* : nom du modèle
- X : paramètre définissant les observations
- *Coherence * Modulation * Axe * Hemisphere * Aire* : paramètres définissant les facteurs fixes et leurs interactions
- *donne* : paramètre définissant la matrice contenant les observations reliées à leurs facteurs

Le paramètre *Observateur* est défini de façon que la fonction *lmList* définisse un modèle pour chacune de ses composantes (i.e. pour chaque sujet). La figure 3.2 représente les paramètres associés aux modèles estimés de *mod1.lis* avec un intervalle de confiance de 95%. Cette représentation nous permet d'apprécier le caractère aléatoire d'un paramètre. La variabilité inter-sujet est clairement mise en évidence par le non-chevauchement d'un grand nombre d'intervalles de confiance de la colonne *Intercept*. Les autres colonnes expriment les effets simples et les interactions estimés selon les paramètres associés. Nous constatons de la même façon que pour la variabilité des observateurs, une certaine variabilité pour les paramètres *Hemisphere* et *Region*. Ces indices nous guiderons lors de la construction hiérarchique de notre modèle.

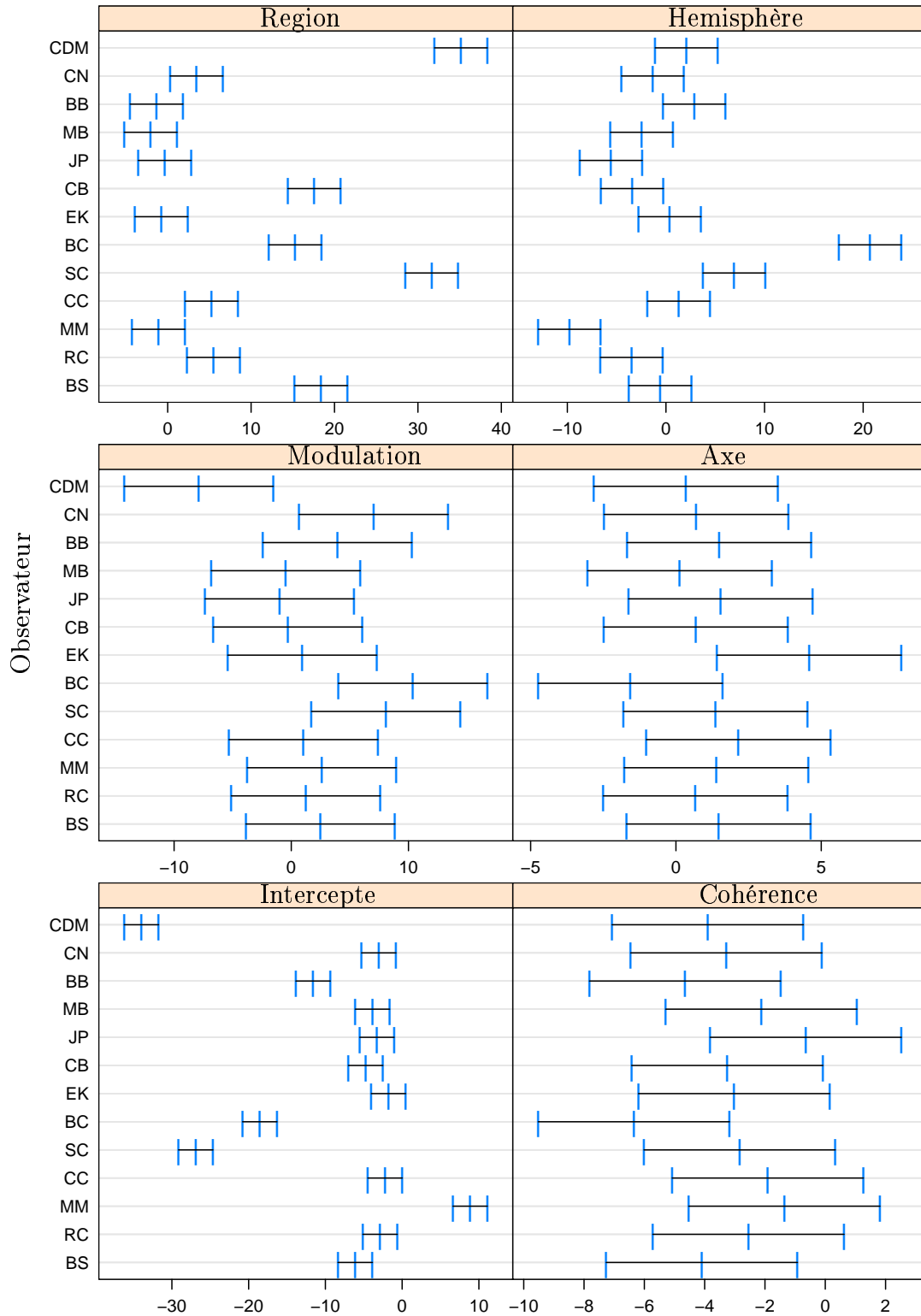


FIG. 3.2: Ce tableau représente les intervalles de confiance de 95% sur les estimations des différences des facteurs et les coefficients des pentes des covariées définis dans un modèle linéaire pour chaque observateur. Ici nous ne représentons que les effets simples et pas les interactions entre les facteurs que nous trouvons en Appendix (Figure C.8). La colonne **Intercepte** indique les valeurs d'interceptes associées à chaque observateur. La colonne **Coh** indique les différences entre la condition Cohérent et Non-Cohérent pour chaque observateur. La colonne **Mod** indique les pentes estimées selon les niveaux de modulation pour chaque observateur. La colonne **Ax** indique les différences entre les modulations le long de l'axe L-M et le long de l'axe S pour chaque observateur. La colonne **Region** indique les différences entre la région PH et AV pour chaque observateur. La colonne **Hemis** indique les différences entre l'hémisphère droit et l'hémisphère gauche pour chaque observateur.

Il est maintenant avéré que les différences inter-observateurs sont source de grandes variabilités indépendamment des autres facteurs étudiés. Nous définissons donc un modèle mixte prenant en compte la variabilité aléatoire de nos sujets. Dans le langage R, ce modèle est codé par :

```
mod1.lme <- lme(X ~ Coherence * Modulation * Axe * Hemisphere * Region,
donne, random = ~1 | Observateur, method="REML")
```

avec :

- *mod1.lme* : nom du modèle
- *X* : paramètre définissant les observations
- *Coherence * Modulation * Axe * Hemisphere * Aire* : paramètres définissant les facteurs fixes et leurs interactions
- *random = ~1 | Obs* : paramètre définissant un intercepte aléatoire associé à chaque observateur
- *donne* : paramètre définissant la matrice contenant les observations reliées à leurs facteurs

Il existe deux méthodes sous R, l'estimation par maximisation de la vraisemblance (Maximum Likelihood, ML) ou de la vraisemblance restreinte (Restricted Maximum Likelihood, REML). Ces méthodes diffèrent sur leur estimation de la déviation standard résiduelle. En général l'estimation des effet fixes et des paramètres de dispersion dans les modèles linéaires mixtes (Hartley et Rao, 1967) est préférable par la méthode ML. Pour les études où l'on s'intéresse à l'estimation des résiduelles des facteurs aléatoires, la méthode REML est meilleure.

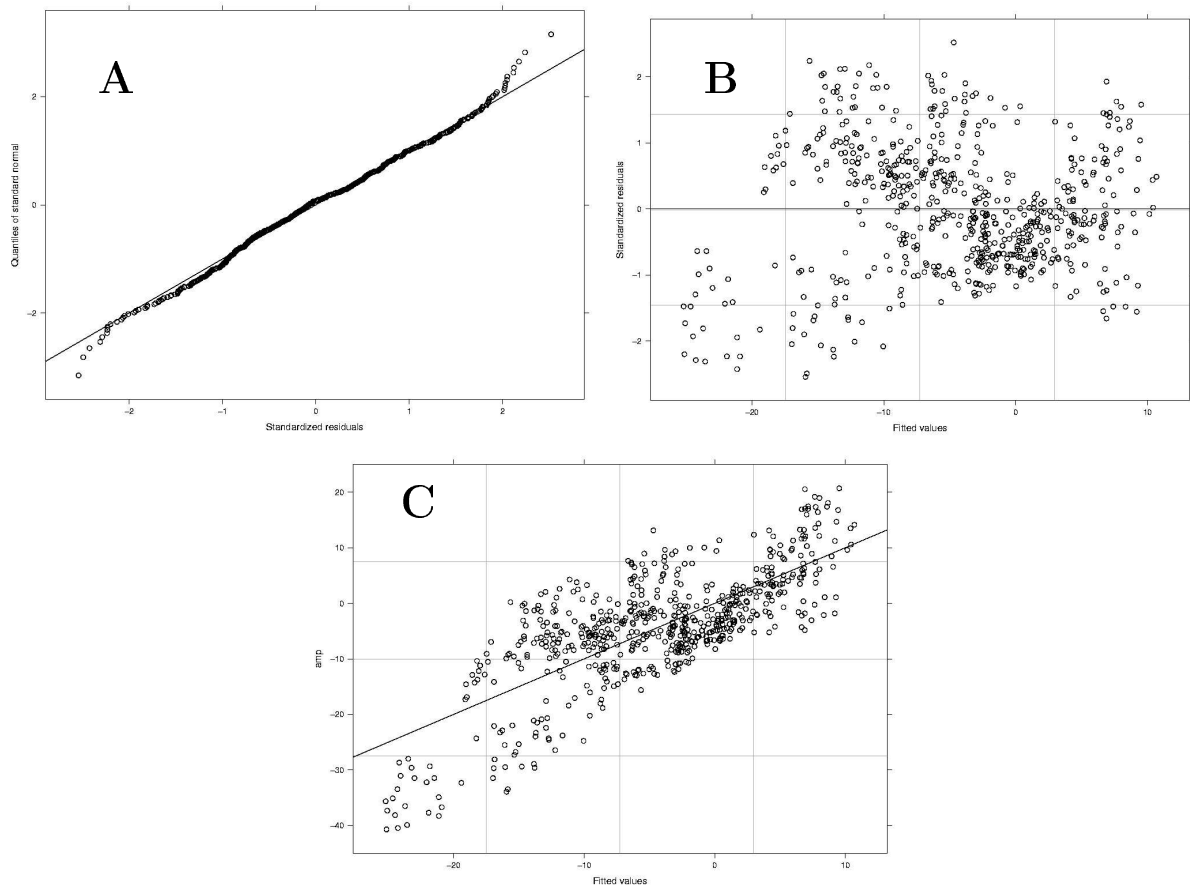


FIG. 3.3: **A-** Test de normalité du modèle *mod1.lme*. **B-** Représentation des résiduelles en fonction des ajustements du modèle *c*. **C-** Affichage des points mesurés par rapport aux points ajustés par le modèle *mod1.lme*. L'ensemble de ces graphiques pour tous les modèles se trouve en Appendix (Figures C.10, C.14 et C.15 respectivement).

Le choix d'un modèle reste *a priori*. L'une des réponses apportée par les statisticiens au problème de la sélection des modèles est la minimisation d'un critère pénalisé : le critère d'Akaike (AIC) ou critère Bayésien de Schwarz (BIC). Ces deux critères permettent de construire un classement des modèles statistiques en tenant compte du principe de parcimonie (qui consiste à n'utiliser que le minimum de changements pour expliquer les relations entre un modèle et les observations). Ces critères donnent une indication du ratio entre le nombre de paramètres par rapport à l'ajustement du modèle. Les meilleurs modèles correspondent aux plus faibles valeurs. Ces critères ne reflètent pas la notion de "vrai modèle" par rapport aux données. Il n'existe pas de valeur seuil pour laquelle on accepte, ou non, un modèle. Ils fournissent uniquement un indice permettant la comparaison entre les modèles estimés.

AIC et BIC ont des efficacités différentes selon le contexte (Akaike, 1974). BIC semble plus pénalisant. Les différences conceptuelles permettant de choisir entre ces deux critères sont encore obscures pour nous. Nous observerons donc si la tendance suit ces deux critères.

Pour le modèle *mod1.lme*, on note $AIC = 4202$ et $BIC = 4351$. Ces valeurs ne nous permettent pas de statuer sur la validité du modèle. Cependant le relatif respect de la normalité (Figure 3.3-A), l'inhomogénéité des variances (Figure 3.3-B) et l'imperfection des points estimés (Figure 3.3-C) donnent une idée de la crédibilité de notre modèle pour décrire les observations. Le pouvoir descriptif et prédictif de ce modèle semble perfectible. De même que les conditions nécessaires à l'application de tests statistiques ne sont pas respectées.

Guidé par la figure 3.2 qui nous indique les facteurs qui induisent des observations variant aléatoirement (facteur Region et Hemisphere), nous examinons spécifiquement les sources de variabilité du modèle *mod1.lme* puis des modèles qui en découlent (*mod2.lme* et *mod3.lme*). Le détail des démarches et du raisonnement que nous avons suivi pour construire les modèles sont décrits en Appendix (Section C.1). L'ensemble des modifications apportées au modèle *mod1.lme* aboutissent à la construction du modèle *mod4.lme* :

```
mod4.lme <- lme(X ~ Coherence * Modulation * Axe * Hemisphere * Region,
donne, random = ~1 | Observateur/Hemisphere/Region, method="REML", weights =
varIdent(form = ~1 | Observateur * Region))
```

L'association *Observateur/Hemisphere/Region* des paramètres aléatoires permet l'estimation d'un modèle qui tient compte des variations inter-hémisphérique des aires corticales de même nature en fonction de chaque sujet. L'option *weights = varIdent(form = ~1 | Observateur * region)* spécifie différents paramètres de variances pour chaque combinaison des observateurs par rapport aux régions.

Un $AIC = 2926$ et un $BIC = 3193$ indiquent une amélioration importante de ce modèle par rapport au modèle *mod1.lme*. Le respect de la normalité (Figure 3.4-A), l'homogénéité des variances (Figure 3.4-B) et la qualité des points estimés (Figure 3.4-C) donnent une idée de la crédibilité de notre modèle pour décrire les observations. Nous arrêtons notre modélisation sur le modèle *mod4.lme* pour procéder à l'analyse statistique de l'interaction des facteurs fixes définis.

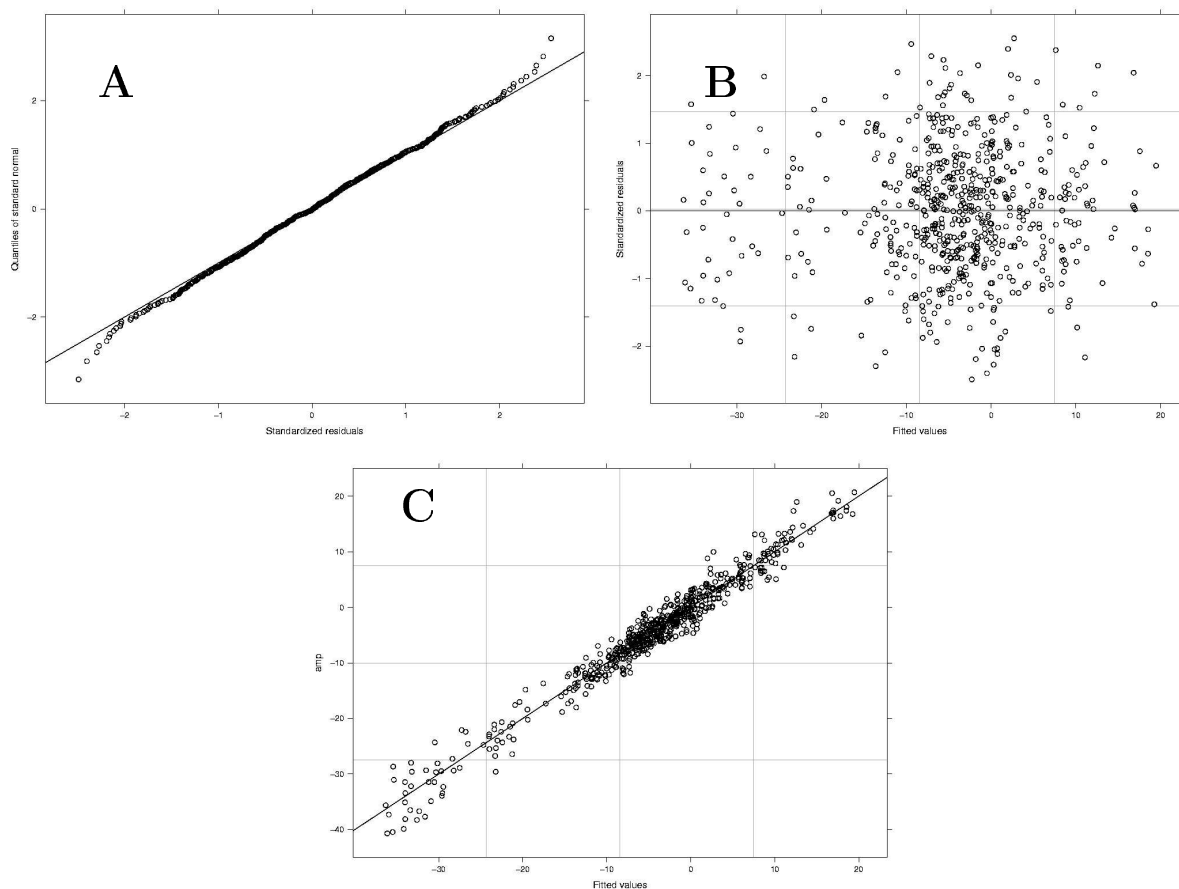


FIG. 3.4: **A**- Test de normalité du modèle *mod4.lme*. **B**- Représentation des résiduelles en fonction des ajustements du modèle *c*. **C**- Affichage des points mesurés par rapport aux points ajustés par le modèle *mod4.lme*. L'ensemble de ces graphiques pour tous les modèles se trouve en Appendix (Figures C.10, C.14 et C.15 respectivement).

3.4 Résultats

L'analyse statistique repose sur certaines hypothèses concernant la distribution de notre modèle qui impliquent des contraintes d'utilisation : l'indépendance des facteurs, la normalité de ces distributions et enfin l'hypothèse très forte et moins évidente d'homoscédasticité doit être respectée. Il est en effet nécessaire que la variance soit semblable dans les différents groupes. Le respect de ces conditions pour notre modèle a été explicité dans la section précédente.

3.4.1 Analyse des facteurs aléatoires

L'estimation de ces quatre modèles avec la méthode ML nous permet de tester le rapport de vraisemblance entre les modèles. La très haute significativité des tests statistiques confirme l'influence des termes aléatoires ajoutés (Tableau 3.1).

Modèle	df	logLik	Test	L. Ratio	p-value
mod1.lme	34	-2113			
mod2.lme	35	-1751	1 vs 2	722	<.0001
mod3.lme	60	-1533	2 vs 3	437	<.0001
mod4.lme	61	-1422	3 vs 4	221	<.0001

TAB. 3.1: Tableau récapitulatif des quatre modèles hiérarchiques. À chaque modèle correspondent les degrés de liberté (**df**) et la vraisemblance (**logLik**). On teste les modèles deux à deux selon la hiérarchie de la complexité des modèles. Le tableau indique la valeur de p donnée par un test comparant le rapport des vraisemblances (Likelihood ratio test) des modèles. Les tests montrent que les modèles ont des vraisemblances significativement différentes deux à deux.

3.4.2 Analyse des facteurs fixes

Les facteurs aléatoires de notre modèle sont maintenant déterminés. Nous pouvons nous pencher sur la principale question de cette étude qui consiste à savoir s'il existe des différences significatives parmi les effets fixes. Une analyse de la variance nous renseignera sur les effets des facteurs et sur leurs interactions pour prédire les données observées.

Nous débutons par une analyse sur un modèle comprenant toutes les interactions possibles entre nos facteurs d'ordre cinq. Ce modèle est défini comme le modèle *mod45.lme* avec comme facteurs fixes :

$$Coherence * Modulation * Axe * Hemisphere * Region$$

Le signe $*$ symbolise l'interaction des facteurs. Ce modèle contient tous les modèles les plus simples (i.e. les modèles avec les effets fixes simples et les interactions d'ordre inférieurs) mais son pouvoir prédictif et explicatif peut être réduit par sa complexité. Pour une meilleure acuité du modèle nous devons trouver celui qui utilise le minimum de paramètres pour expliquer les données. Venables et Ripley (2002) ainsi que Pinheiro et Bates (2000) décrivent une méthode qui consiste à débiter l'analyse avec le modèle le plus complexe (*mod45.lme*) et à retirer le terme de plus haut degré (l'interaction d'ordre le plus important) s'il n'a pas d'effet significatif. Ainsi on détermine le modèle optimum, allégé de tous ses termes marginaux, en descendant hiérarchiquement la complexité du modèle

selon la statistique.

L'analyse n'a pas révélé d'effet d'interaction d'ordre cinq (le détail de l'analyse se trouve en Appendix dans le tableau C.2). Nous pouvons alors retirer cette interaction de l'analyse et exprimer un nouveau modèle avec des interactions d'ordre quatre (*mod44.lme*). De même, nous ne trouvons pas d'effet des interactions d'ordre quatre (le détail de l'analyse se trouve en Appendix dans le tableau C.3). Nous réduisons par conséquent le nombre d'interactions des facteurs fixes à celles d'ordre trois :

```
mod43.lme <- lme(X ~ (Coherence + Modulation + Axe + Hemisphere + Region)3,
donne, random = ~1 | Observateur/Hemisphere/Region, method="ML", weights = va-
rIdent(form = ~1 | Observateur * Region))
```

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	558	6.493	0.011*
Coherence	1	558	314.763	<.0001*
Modulation	1	558	59.851	<. 0001*
Axe	1	558	16.471	0.001*
Hemisphere	1	12	0.018	0.894
Region	1	24	17.377	0.001*
Coherence :Modulation	1	558	33.856	<.0001*
Coherence :Axe	1	558	0.763	0.382
Coherence :Hemisphere	1	558	0.437	0.508
Coherence :Region	1	558	18.103	<.0001*
Modulation :Axe	1	558	0.028	0.865
Modulation :Hemisphere	1	558	1.921	0.166
Modulation :Region	1	558	0.145	0.702
Axe :Hemisphere	1	558	0.036	0.848
Axe :Region	1	558	10.508	0.001*
Hemisphere :Region	1	24	0.065	0.800
Coherence :Hemisphere :Region	1	558	2.918	0.088
Coherence :Modulation :Region	1	558	4.533	0.033*

TAB. 3.2: Test du Modèle *Modulation42.lme* avec tous les facteurs fixes croisés d'ordre deux + deux interactions d'ordre trois (*Coherence :Hemisphere :Region* et *Coherence :Modulation :Region*).

Une analyse effectuée sur ce modèle donne une valeur significative pour les interactions *Coherence :Modulation :Region* avec une valeur de $p = 0.03$. Également, une interaction semble intéressante, *Coherence :Hemisphere :Region*, avec une valeur de $p = 0.08$ au

dessus des 5% classiquement utilisés comme seuil mais on peut tout de même prendre en considération cette tendance. Le détail de l'analyse se trouve en Appendix dans le tableau C.4. Nous réduisons par conséquent le nombre d'interactions des facteurs fixes à celles d'ordre deux en ajoutant les deux interactions que nous venons d'isoler d'ordre trois :

```
mod42.lme <- lme(X ~ (Coherence + Modulation + Axe + Hemisphere + Region)^2 +
  Coherence :Modulation :Region + Coherence :Hemisphere :Region, donne, random =
  ~1 | Observateur/Hemisphere/Region, method="ML", weights = varIdent(form = ~1
  | Observateur * Region))
```

Le tableau 3.2 reprend les résultats de l'analyse de variance faite sur le modèle *mod42.lme*. Il ressort huit tests significatifs. On ne s'intéresse pas aux effets portant sur les facteurs ou les interactions de facteurs lorsque ces derniers sont imbriqués dans des interactions d'ordre plus élevé. Par exemple il n'est pas pertinent de considérer l'interaction *Coherence :Region* qui a pourtant une valeur de p très faible, étant donné qu'elle est imbriquée dans l'interaction *Coherence :Modulation :Region*. Si la significativité d'une interaction des facteurs *Coherence*, *Modulation* et *Region* est mise en évidence, alors l'interaction de la *Cohérence* et de la *Region* est implicite. Il se dégage donc trois interactions significatives :

- *Coherence :Modulation :Region* avec $p = 0.03$
- *Axe :Region* avec $p = 0.001$
- *Coherence :Hemisphere :Region* avec $p = 0.09$

Modèle	df	logLik	Test	L.Ratio	p-value
mod45.lme	61	-1422			
mod44.lme	60	-1422	45 vs 44	0.03	0.85
mod43.lme	55	-1424	44 vs 43	3.63	0.60
mod42.lme	47	-1427	43 vs 42	7.25	0.50
			45 vs 44	10.92	0.69

TAB. 3.3: Tableau récapitulatif des quatre modèles hiérarchiques. À chaque modèle correspondent les degrés de liberté (**df**) et la vraisemblance (**logLik**). On teste les modèles deux à deux selon la hiérarchie de la complexité des modèles. Le tableau indique la valeur de p donnée par un test comparant le rapport des vraisemblances (Likelihood ratio test) des modèles. Les tests montrent que les modèles n'ont pas de vraisemblances significativement différentes deux à deux. Le dernier test (4 vs 44) indique que le modèle le plus simple (mod42.lme) et le modèle le plus complexe (mod4.lme) ne sont pas différents non plus.

À la différence du travail qui consistait à définir les facteurs aléatoires où les modèles devaient être significativement différents entre eux (Tableau 3.1), l'élimination hiérarchique de certaines interactions que nous avons faite afin d'augmenter le pouvoir prédictif et explicatif ne doit pas être au détriment du pouvoir descriptif du modèle. Le tableau 3.3 rassemble les résultats des tests que nous avons fait entre les modèles. Il n'en ressort aucune différence significative. Le pouvoir descriptif de notre modèle reste donc inchangé, nous pouvons conserver le modèle *mod42.lme* pour notre analyse.

La significativité des interactions est instructive, elle nous renseigne sur les effets des facteurs entre eux, mais ne donne aucune indication sur le sens à donner à ces dépendances. Grâce à l'estimation de notre modèle, nous pouvons ressortir les valeurs des pentes ou des différences selon les niveaux de nos facteurs. En effet, notre modèle est constitué de facteurs (*Coherence*, *Axe*, *Hemisphere* et *Region*) et d'une covariée (*Modulation*). Une covariée est un terme de différents niveaux d'une variable discontinue. La pente de la fonction décrivant le mieux les observations selon ces niveaux peut alors être estimée. Contrairement aux facteurs où il est impossible de parler d'estimation de pente si on considère qu'ils sont composés de seulement deux termes non-numériques. Dans ce cas, on estimera alors des différences entre les termes.

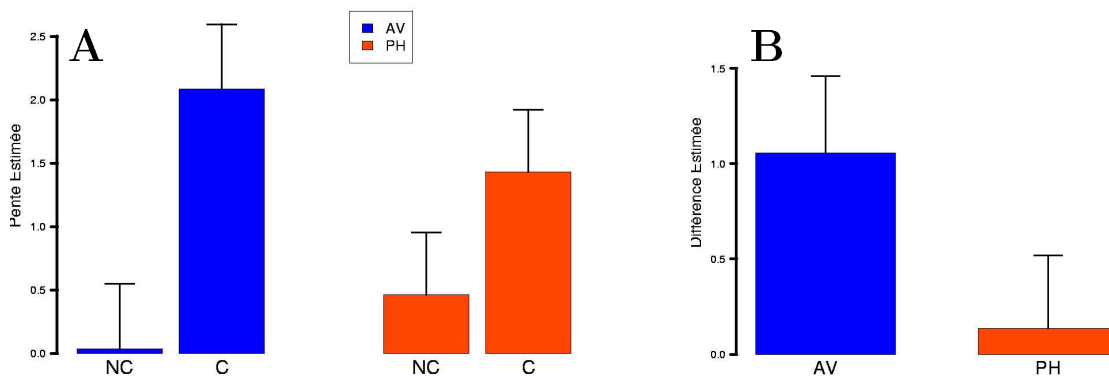


FIG. 3.5: Pour chaque région corticale ciblée (bleu et orange pour le AV et PH respectivement). **A-** Graphique de l'interaction *Coherence : Modulation : Region*. Les activations selon les niveaux de modulations définissent une pente que l'on exprime pour chaque condition de cohérence. **B-** Expose les différences d'activations entre les axes de modulation (S VS LM) en fonction des aires corticales. Les intervalles de confiance sont calculés en fonction des erreurs standard (196%).

Dans la figure 3.5-**A**, on constate que selon les deux aires corticales isolées, les activations sont définies par une fonction dont la pente est plus importante en condition de cohérence

qu'en non-cohérence. Cette interaction est d'ordre trois et la différence de pente varie selon les aires corticales, la sensibilité aux modulations cohérentes est plus importante dans AV.

Dans la figure 3.5-B, la différence entre les activations liées aux modulations le long de l'axe S et celles liées aux modulations le long de l'axe L-M est significative dans les aires corticales AV et pas dans le PH. Cet effet est indépendant de la cohérence.

Enfin, nous avons évoqué un résultat suggérant l'interaction *Cohérence : Hemisphere : Region*. Même si les résultats donnés par les tests n'ont pas atteint le seuil de significativité, la figure 3.6 nous renseigne sur une tendance. On remarque que le PH semble avoir une différence de traitement hémisphérique uniquement en condition de cohérence. Cette différence est dans le sens d'une hyperactivité de l'hémisphère gauche par rapport au droit. L'analyse des AV évoque une certaine prévalence de l'hémisphère droit, surtout en condition de cohérence.

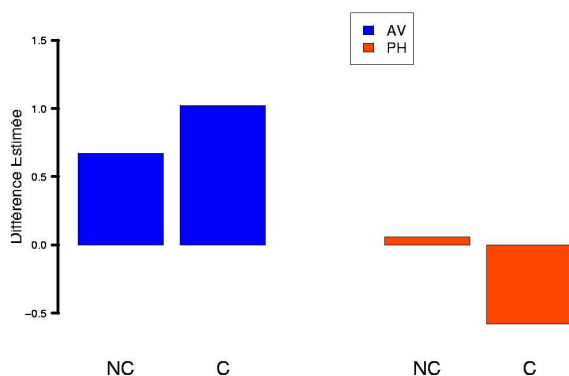


FIG. 3.6: Régions corticales ciblées (bleu et orange pour le AV et PH respectivement). Graphique de l'interaction *Cohérence : Hemisphere : Region*. Différences d'activations entre les hémisphères (droit VS gauche) en fonction des aires corticales. Les intervalles de confiance ne sont pas affichés étant donné que l'interaction n'est pas significative, cela serait non-pertinent.

La transparence est un bon support pour étudier les mécanismes liés aux traitements de la cohérence globale. Elle a permis de mettre en évidence un ensemble de régions et d'en supposer une dynamique. Les travaux de Dojat et al. (2006) ont montré la voie et nous inspirent également pour procéder à des tests de contrôle, notamment celui du contraste spatial. En effet, comme il est détaillé dans le chapitre suivant, le contraste spatial n'est pas égalisé entre les stimulus Cohérent et les stimulus Non-Cohérent. Cette différence de contraste spatial doit entraîner une activation plus importante des aires visuelles de bas-niveau en condition de non-cohérence. La différence de contraste spatial varie avec les niveaux des modulations. Pourtant les pentes associées à la condition de non-cohérence ne sont pas significatives (Figure 3.5-A). Les pentes ne reflètent donc pas d'effet du contraste spatial aux bords des surfaces. Néanmoins cela ne suffit pas pour conclure à une

absence d'effet du contraste spatial. Les pentes peuvent être similaires mais à des niveaux différents. C'est cette question qui motive le chapitre suivant.

Chapitre 4

Évaluation d'égalisation des contrastes locaux

Dans l'expérience précédente, nous avons pris le parti de construire deux conditions dont les propriétés chromatiques locales des surfaces projetaient exactement les mêmes contrastes à travers le temps (Figure 4.1-A). Ainsi nous voulions contrôler l'encodage local de bas-niveau afin que les seules différences exploitables par le système visuel se situent dans le traitement global des stimulus par conséquent à un haut-niveau de traitement de l'information. Cependant, ce qui est vrai à un bas-niveau de traitement, ne l'est pas forcément à un niveau supérieur. Ainsi l'équivalence très locale de nos stimulus dans le temps n'est pas exacte spatialement. Certains modèles décrivent les neurones du système visuel comme des filtres qui ne répondent pas aux illuminations uniformes (Daugman, 1985; Itti et al., 2000). Les réponses concernant les bords sont plus fortes que les réponses concernant l'intérieur d'une surface. La manière dont est encodé l'intérieur des surfaces, particulièrement celles qui sont uniformes, est encore mal étudiée. On postule que la perception des surfaces se fait par "remplissage" (Cohen et Grossberg, 1984; Neumann et al., 2001). Cependant, certains travaux plaident pour l'encodage des surfaces uniformes par les cellules du cortex visuel primaire (Sasaki et Watanabe, 2004; Devinck et al., 2001; Press et al., 2001; Rossi et al., 1996; MacEvoy et al., 1998). Quoi qu'il en soit, chez l'humain il y existe une étroite relation entre la perception du contraste et les réponses du cortex visuel primaire (Boynton et al., 1999; Williams et al., 2003). Les transformations chromatiques de l'expérience précédente généraient des contrastes spatiaux plus forts en condition de non-cohérence et par conséquent on peut s'attendre à des activations plus importantes dans cette condition dans les aires visuelles primaires (Boynton et al., 1996). L'expérience qui suit va examiner l'influence de cette différence en réduisant les contrastes spatiaux locaux (Figure 4.1-B).

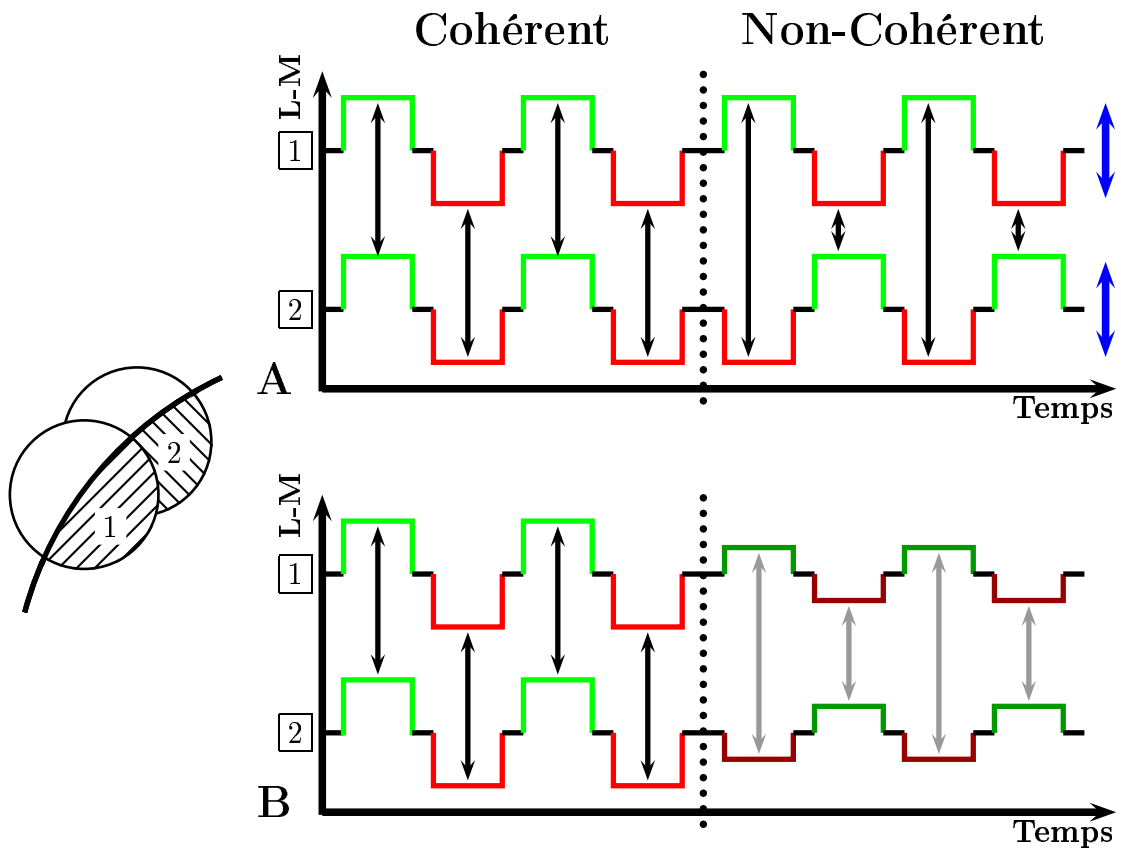


FIG. 4.1: Exemple schématique des modulations dans le temps de deux surfaces adjacentes du fond (1 et 2 représentées à gauche) le long de l'axe cardinal L-M. Dans la première expérience du chapitre 2 (**A**), les modulations étaient les mêmes en condition de cohérence et de non-cohérence. Ainsi, les contrastes chromatiques présentés dans un bloc étaient comparables dans les deux conditions (doubles flèches bleues). Il apparaît que le contraste chromatique spatial entre ces deux surfaces adjacentes (doubles flèches noires) est variable selon la condition. Dans les tests de contrôle du contraste spatial (**B**), nous réduisons les amplitudes des modulations en condition de non-cohérence. Ainsi, les contrastes locaux (doubles flèches grises) sont plus proches des contrastes locaux de la condition de cohérence.

4.1 Matériel et méthodes

4.1.1 Stimulus

Le contraste entre deux régions adjacentes de nos stimulus dépend de la longueur des vecteurs de transformation. La figure 4.1 permet d'appréhender schématiquement cette idée de contrastes locaux définis temporellement (doubles flèches bleues) ou spatialement (doubles flèches grises). On constate que dans la première expérience les contrastes tem-

pores sont égalisés à travers les blocs au dépens des contrastes spatiaux qui eux sont très variables entre les blocs Cohérent et les blocs Non-Cohérent. Dans les tests contrôle les contrastes spatiaux sont modifiés pour les rendre davantage similaires à travers les blocs. La figure 4.2 replace précisément cela dans le contexte 3D de nos stimulus. Lorsque les surfaces sont modifiées selon des vecteurs de la même couleur, on produit de la transparence et inversement avec des transformations de vecteurs de couleurs différentes. Les lignes discontinues et en pointillés représentent le contraste en condition non-cohérente et en condition cohérente respectivement. On remarque immédiatement l'importante différence de longueur entre ces lignes. Pour réduire ce contraste, nous diminuons la longueur des vecteurs de transformation uniquement en condition de non-cohérence tout en gardant la même direction.

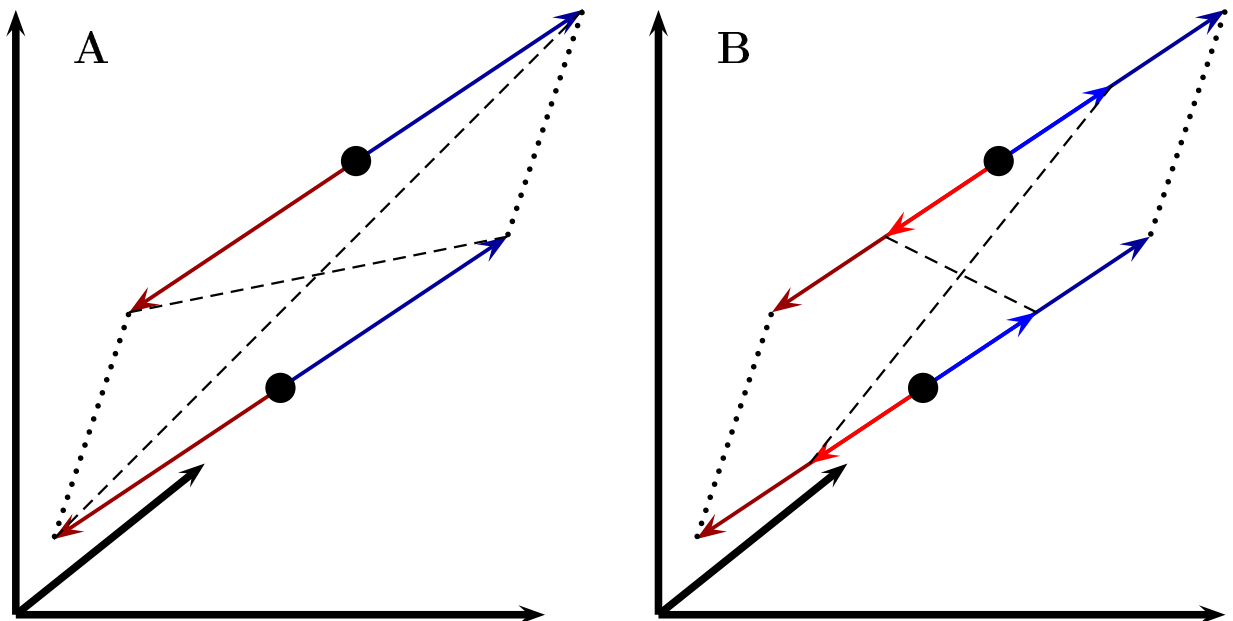


FIG. 4.2: Représentation des coordonnées de deux surfaces adjacentes de nos stimulus dans un espace couleur 3D (points noirs). Dans l'expérience précédente (**A**) les transformations appliquées dans la condition de non-cohérence produisaient des contrastes (- - -) plus importants que ceux de la condition de cohérence (. . .). En réduisant la longueur des vecteurs de transformation (bleu et rouge clair) en condition non-cohérente (**B**), on diminue le contraste pour le rendre comparable à celui produit initialement en condition de cohérence.

Dans cette figure, la longueur des traits discontinus et en pointillés représentent quantitativement le contraste. Cependant, les études psychophysiques de discrimination montrent une corrélation entre la perception du contraste et les réponses neuronales du cortex visuel primaire par IRMf (Boynton et al., 1999; Haynes et al., 2003) et par enregistrement cellulaire (Geisler et Albrecht, 1997). Pour équilibrer les activations neuronales dues au

contraste dans nos deux conditions, il faut donc équilibrer qualitativement le contraste. Il ne s'agit donc pas d'égaliser strictement l'amplitude des contrastes mais d'estimer les transformations qui apportent des contrastes perceptivement comparables en cohérence et en non-cohérence. L'objectif n'étant pas d'estimer avec précision les niveaux de contraste, nous n'avons pas égalisé les contrastes pour chaque sujet individuellement. Les expérimentateurs ont évalué perceptivement qu'une diminution de 50% de la longueur des vecteurs de transformation produisait des contrastes équivalents selon les conditions et pour les trois directions de modulation.

L'organisation spatiale, les espaces de couleurs et les propriétés de surfaces des stimulus sont identiques à celles décrites pour les stimulus du chapitre 2, excepté ce qui concerne l'ajout de contours. Ici, nous ne testons pas la saillance. Nous produisons des modulations le long des deux axes cardinaux S et L-M ainsi que des modulations achromatiques le long de l'axe L+M. Contrairement à la première expérimentation, nous n'affichons qu'un seul niveau de modulation, la plus importante pour avoir l'effet de transparence le plus fort. De plus, le niveau de modulation le plus faible utilisé précédemment ne produirait aucune modulation visible en condition Non-Cohérente lorsque l'on réduit de 50% les niveaux de modulations pour contrôler le contraste dans cette expérience.

4.1.2 Procédure

Nous appliquons le même type de procédure que dans l'expérience précédente. Chaque sujet suit une session de quatre séries d'acquisitions fonctionnelles (runs) avec une période de repos après deux runs durant laquelle nous plongeons le sujet dans l'obscurité pour qu'il se repose. Nous mettons cette période à profit pour effectuer un examen anatomique (15 minutes).

La tâche du sujet pendant les run est de fixer la croix noire qui se trouve au centre de l'image. Chaque run est constitué de 160 scans de 3 secondes pendant lesquels le volume entier du cerveau est enregistré. Nous employons un protocole en bloc. Les blocs sont des séries de stimulus d'une même condition (Cohérent ou Non-Cohérent). Les modulations chromatiques et achromatiques sont présentées dans des blocs distincts. Chaque session comprend 20 blocs de 8 scans chacun. Les scans ont une durée de 3 secondes donc chaque bloc dure 24 secondes et une session, 8 minutes.

A l'intérieur d'un bloc on attribue différents temps d'affichage aux images que l'on projette

(Figure 2.1 du chapitre 2). Dans un run, la fréquence moyenne de projection est de 0.67 Hz. Dans un scan nous présentons des modulations produites uniquement le long d'un seul axe cardinal de l'espace couleur. On projette pendant 610 millisecondes une image, M_1 , dont les propriétés de certaines surfaces ont été modulées dans une direction. Puis on projette pendant 100 millisecondes une image du fond sans transformation, Bgd . Ensuite, pendant 610 millisecondes, on présente une image, M_2 , contenant des modulations le long du même axe mais dans la direction opposée. Ainsi de suite comme le montre la figure 2.1. À la fin du bloc on projette une image de bruit contenant toutes les propriétés chromatiques rencontrées dans les images du run. Le déroulement temporel de la présentation des images à l'intérieur d'un bloc est le même que celui décrit dans le chapitre 2.

4.1.3 Participants

Parmi les 14 sujets ayant participé aux tests évoqués précédemment, cinq ont participé à cette étude. Ils sont par conséquent sans déficit de la vision des couleurs trichromatiques et ne présentent aucune pathologie visuelle handicapant la perception des stimulus. Une femme et quatre hommes âgés de 23 à 46 ans (moyenne = 32.6 ans).

4.2 Résultats

4.2.1 Modulations achromatiques

Dans un premier temps nous étudions les différences d'activation entre les modulations chromatiques et les modulations achromatiques dans le traitement de la cohérence. Nous réalisons donc une analyse où nous croisons les conditions Cohérent/Non-Cohérent avec celles de modulation chromatique/achromatique.

On n'observe aucune différence entre modulation chromatique et achromatique. Mais si on abaisse les seuils à 0.001 non corrigé, quelques activations apparaissent dont une dans le PH droit (22 -28 -12, xyz Talairach) alors qu'une certaine préférence dans le PH gauche avait été mise en évidence pour la cohérence. On note également une petite activation dans les aires visuelles primaires gauches (10 -95 5). Ces hyperactivations sont corrélées à la présentation de modulations chromatiques. Cependant on peut s'interroger sur la pertinence de celles-ci si en considérant qu'elles ont les mêmes poids statistiques (faible) que d'autres activations situées dans des régions étrangères à notre champ d'étude.

Il est cependant avéré que les modulations achromatiques ne modifient pas le pattern

d'activité mis en évidence précédemment. Nous pouvons, tout au plus, évoquer une augmentation des niveaux d'activité liées à la cohérence pour les modulations chromatiques.

4.2.2 Cohérence

Les différences produites par les modulations achromatiques étant nulles, nous globalisons les données obtenues dans les deux conditions (modulations chromatiques et achromatiques). Nous augmentons ainsi la possibilité statistique d'isoler des régions intègres. La figure 4.3 reprend les codes couleur utilisés dans le chapitre 2 avec, en orangé les régions impliquées dans le traitement de la cohérence. On trouve des activation médio-occipitales qui s'étendent antérieurement jusqu'au parahippocampe. Également, de petites activations liées à la non-cohérence (en bleu) sont en position latérale occipitale.

La comparaison avec les activations précédemment citées dans la première expérimentation (Chapitre 2) est évidente concernant la non-cohérence. Les activations situées dans les aires visuelles (Figure 4.4) ont disparu et on conserve celles situées latéralement. Pour comparer les activations, nous réduisons l'analyse de la première expérimentation (Chapitre 2) aux cinq mêmes sujets qui ont passé les tests de contrôle du contraste spatial. Le nombre de sujet est trop faible pour conclure définitivement sur ce que cette analyse met en avant. Cependant, la figure 4.5 montre que les régions qui ressortent pour la cohérence de notre première expérience sans contrôle du contraste spatial (en bleu) sont comparables à celles trouvées dans la figure 2.3 du chapitre 2 avec un échantillon de sujets plus important. Nos cinq sujets sont donc représentatifs des premiers résultats obtenus précédemment. On superpose (en rouge) à ces activations ce qui ressort en condition contrôle pour le contraste Cohérent *VS* Non-Cohérent. On trouve que les aires visuelles jusqu'au parahippocampe sont activées dans les deux cas (chevauchement en noir). On remarque qu'en condition contrôle, les activations s'étendent davantage sur toutes les aires visuelles et notamment ventralement où on note une nette augmentation.

Dans ce chapitre nous avons contrôlé l'influence du contraste spatial sur les activations mises en évidence dans la première expérience (Chapitre 2). Les résultats indiquent un effet de ce contraste spatial sur les activations liées à la non-cohérence mais ne perturbe pas le réseau que nous avons défini.

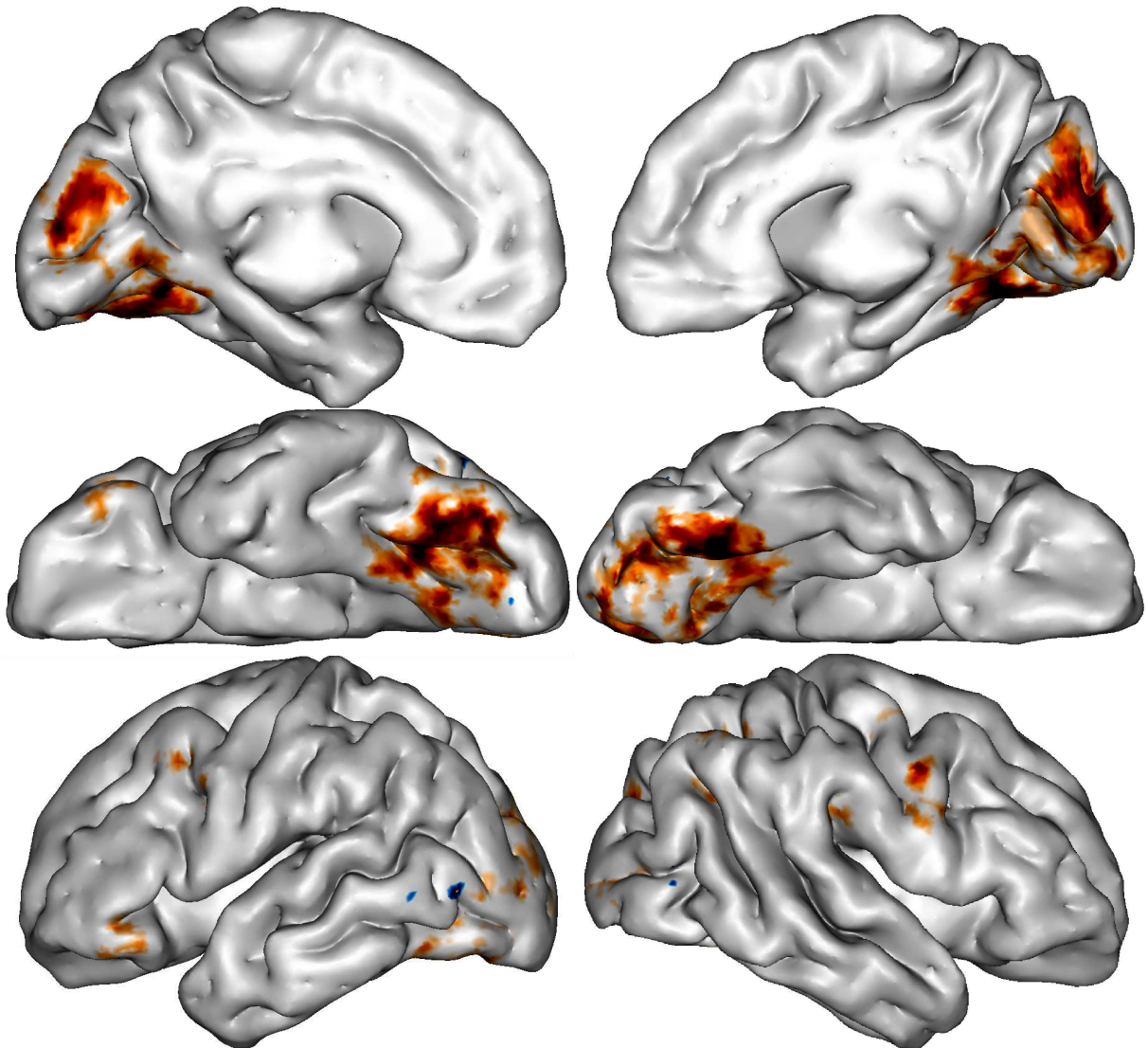


FIG. 4.3: Projection des activations liées à la cohérence (dégradé orange) et la non-cohérence (dégradé bleu) en condition contrôle sur des cerveaux 3D normalisés légèrement gonflés. Hémisphères droit et gauche en vue latérale (en haut), ventrale (au milieu) et médiane (en bas). Les activations proviennent d'analyses sur 5 sujets en FFX avec $p = 0.001$ non corrigé.

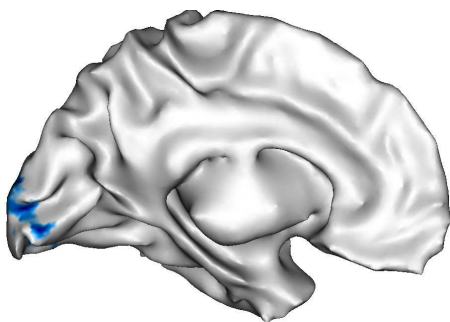


FIG. 4.4: Projection des activations liées à la non-cohérence obtenues dans l'expérimentation du chapitre 2 ($p=0.05$ corrigé en FDR). L'analyse ne porte que sur les cinq même sujets qui ont passé l'expérience de contrôle du contraste spatial.

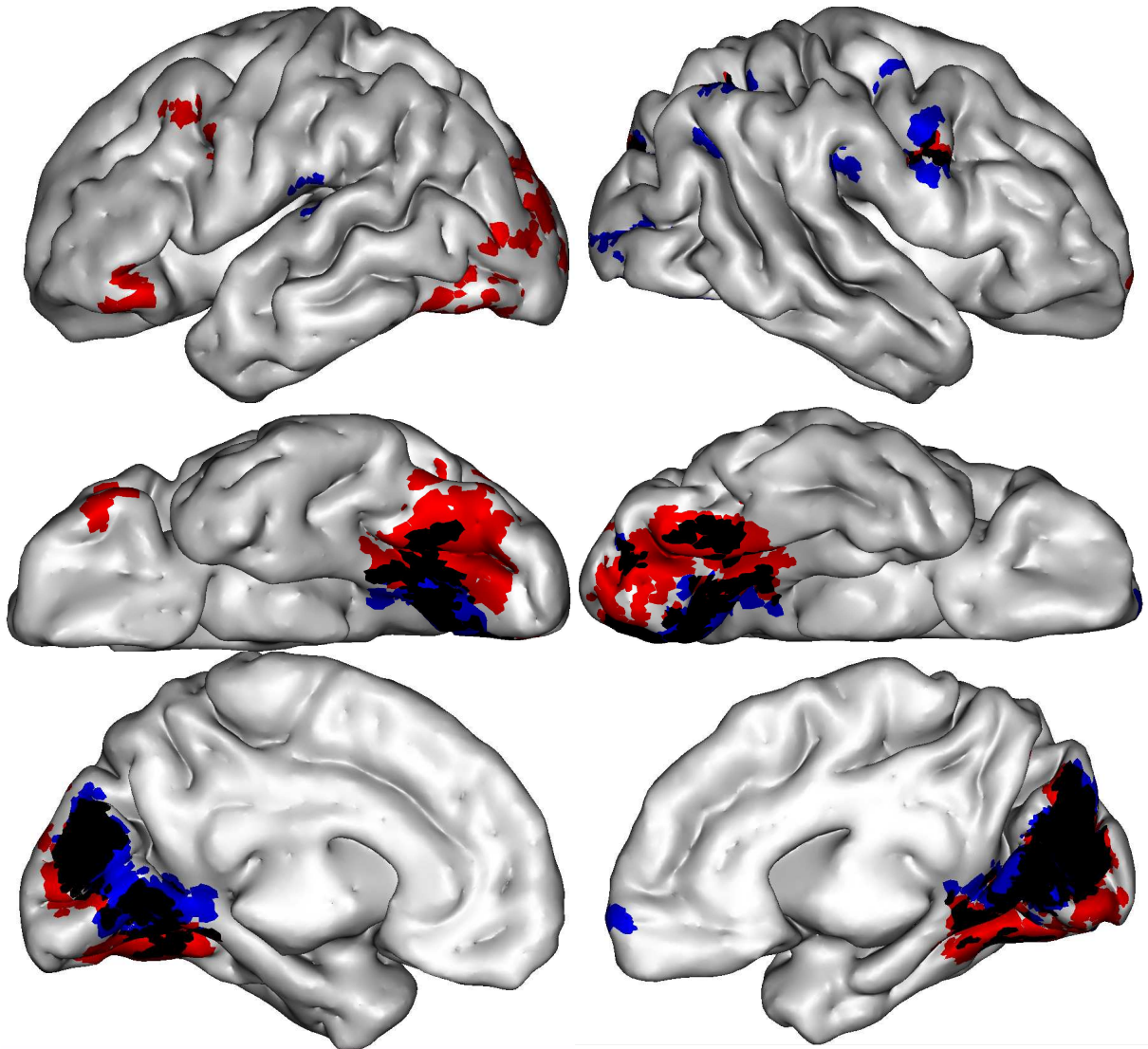


FIG. 4.5: Activations provenant d'analyses sur 5 sujets en FFX avec $p = 0.001$ en non corrigé. Projection des activations liées à la cohérence (contraste : Cohérent VS Non-Cohérent) pour la première expérience où le contraste spatial n'était pas contrôlé (bleu) et en condition contrôle (rouge) sur des cerveaux 3D normalisés légèrement gonflés. Hémisphères droit et gauche en vue latérale (en haut), ventrale (au milieu) et médiane (en bas). Les régions noires sont le chevauchement des deux conditions.

Chapitre 5

Régions corticales impliquées dans le traitement de la cohérence achromatique

Dans l'expérience contrôle précédente (Chapitre 4), nous avons testé des modulations de luminance (le long de l'axe cardinal L+M) pour produire ou non de la transparence. L'analyse n'avait pas permis de conclure sur des variations significativement différentes des activités par rapport aux variations chromatiques. Cependant, nous avons décelé une légère tendance de baisse d'activité. Est-ce un épiphénomène? Est-ce la manifestation de mécanismes singuliers au traitement de la transparence chromatique? En étudiant la transparence achromatique, peut-on retrouver des invariants qui nous renseigneraient sur la nature même du traitement des informations globales d'un stimulus?

5.1 Matériel et méthodes

5.1.1 Stimulus

L'organisation spatiale, les espaces de couleurs et les propriétés de surfaces des stimulus sont identiques à celles décrites pour les stimulus du chapitre 2, excepté ce qui concerne l'ajout de contours. Ici, nous ne testons pas la saillance, le chapitre 2 nous a déjà renseigné sur l'indépendance de nos régions activées avec le traitement de la saillance. Le damier constituant le fond du stimulus sur lequel sont appliquées les transformations cohérentes ou non-cohérentes est achromatique (Tableau 5.1). Nous produisons des modulations achromatiques uniquement le long de l'axe cardinal L+M. Ne testant qu'une seule direction de modulation, nous ne pouvons construire que deux images différentes

par condition (Cohérente/Non-Cohérente). Dans un souci de confort pour les sujets (projections moins répétitives), nous ne pouvons pas concevoir de présenter quatre images différentes sur l'ensemble des sessions. C'est la raison pour laquelle, contrairement à la première expérimentation, nous affichons quatre niveaux de modulation. Ainsi, nous présentons autant d'images différentes que dans les expérimentations précédentes.

x	y	Y			
0.321	0.401	870.47	860.09	341.93	429.09
		946.82	687.93	349.65	516.17
		648.15	686.65	550.54	1156.35
		1104.82	1124.23	446.14	449.57
		338.46	874.39	1091.33	1090.25
		544.40	972.35	543.87	389.55
		534.27	830.90	1000.59	687.93

TAB. 5.1: Tableau regroupant les coordonnées dans l'espace CIE xyY des 28 surfaces qui composent le damier de fond. Les valeurs de xy sont les mêmes pour toutes les surfaces, seule la valeur de Y change.

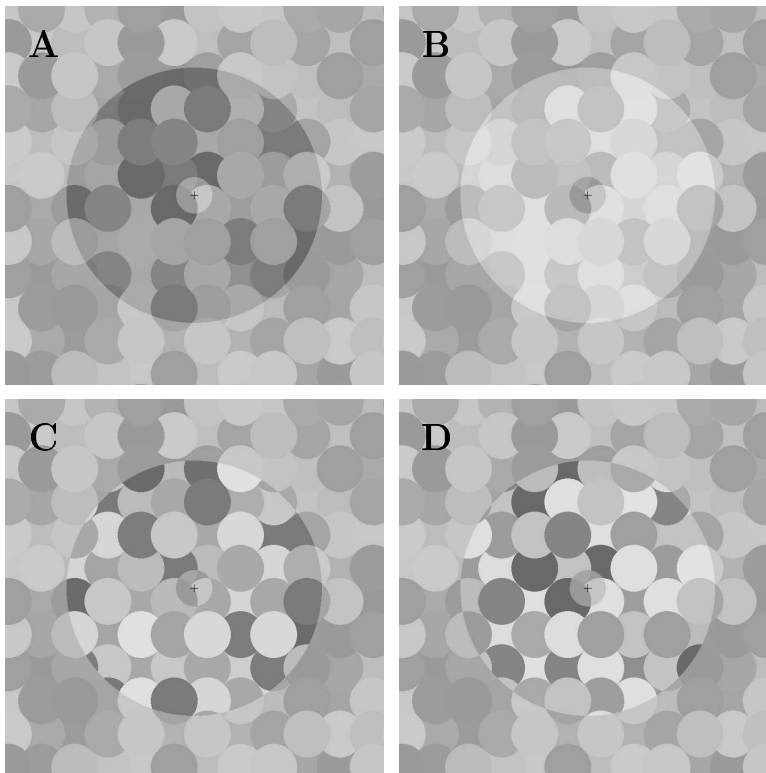


FIG. 5.1: Exemples de stimulus en condition achromatique. Le fond est un ensemble de disques achromatiques disposés aléatoirement. L'effet de transparence (**A** et **B**) est obtenu par des modulations cohérentes le long de l'axe cardinal Magnocellulaire. L'effet de non-transparence (**C** et **D**) est obtenu par des modulations non-cohérentes le long de ce même axe.

Les modulations sont définies le long de l'axe cardinal L+M selon un niveau de modu-

lation (une longueur de vecteur). Nous produisons quatre niveaux de modulations dont les longueurs dans l'espace CIE xyY (voire le chapitre A en appendix) correspondantes sont dans le tableau 5.2. Chaque surface du fond est représentée par un point (P_f) dans l'espace, les modulations effectuées sur ces surfaces déterminent de nouvelles coordonnées (P_m) selon le niveau de modulation. La distance entre P_f et P_m le long de l'axe Y exprime la modulation de luminance.

Niveau	Y
1	453.3
2	340
3	226.6
4	113.3

TAB. 5.2: Quatre niveaux de modulation (Décroissants de 1 à 4) le long de l'axe L+M. Modulations le long de l'axe Y de l'espace CIE xyY.

Les modulations sont exprimées dans un espace plus proche de la physiologie, l'espace LMS, en Appendix (Chapite B). Les modulations sont exprimés selon le contraste de Michelson (Michelson, 1927).

5.1.2 Procédure

Nous appliquons le même type de procédure que dans l'expérience précédente. Chaque sujet suit une session de quatre séries d'acquisitions fonctionnelles (runs) avec une période de repos après deux runs durant laquelle nous plongeons le sujet dans l'obscurité pour qu'il se repose. Nous mettons cette période à profit pour effectuer un examen anatomique (15 minutes).

La tâche du sujet pendant les run est de fixer la croix noire qui se trouve au centre de l'image. Chaque run est constitué de 180 scans de 3 secondes pendant lesquels l'IRM scanne le volume entier du cerveau. Nous employons un protocole en bloc. Les blocs sont des séries de stimulus d'une même condition (Cohérent ou Non-Cohérent). Chaque session comprend 20 blocs de 9 scans chacun. Les scans ont une durée de 3 secondes donc chaque bloc dure 27 secondes et une session, 9 minutes.

À l'intérieur d'un bloc on attribue différents temps d'affichage aux images que l'on projette (Figure 2.1 du chapitre 2). Dans un run, la fréquence moyenne de projection est de 0.67 Hz. Dans un scan nous présentons des modulations produites uniquement le long d'un

seul axe cardinal (L+M) de l'espace couleur. On projette pendant 610 millisecondes une image, M_1 , dont les propriétés de certaines surfaces ont été modulées dans une direction. Puis on projette pendant 100 millisecondes une image du fond sans transformations, Bgd . Ensuite, pendant 610 millisecondes, on présente une image, M_2 , contenant des modulations le long du même axe mais dans la direction opposée. À la fin du bloc on projette une image de bruit contenant toutes les propriétés de luminance rencontrées dans les images projetées dans la session. Le déroulement temporel de la présentation des images à l'intérieur d'un bloc est le même que celui décrit dans le chapitre 2.

5.1.3 Participants

Parmi les 14 sujets ayant participé aux tests évoqués dans le chapitre 2), quatre ont participé à cette étude. Il sont par conséquent sans déficit de la vision des couleurs trichromatique et ne présentent aucune pathologie visuelle handicapant la perception des stimulus. Une femme et quatre hommes âgés de 26 à 46 ans (moyenne = 35 ans).

5.2 Résultats

Une analyse sur l'ensemble du volume cérébral est effectuée en contrastant les conditions de cohérence et de non-cohérence. Le faible nombre de sujets ne nous autorise qu'à une analyse en FFX. Avec un $p = 0.05$ corrigé en FDR nous obtenons les cartes d'activations illustrées dans la figure 5.2. En rouge-orangé, les activations résultantes du contraste Cohérent *VS* Non-Cohérent. En bleu, les activations résultantes du contraste Non-Cohérent *VS* Cohérent. On note de nombreuses activations sur l'ensemble du cortex mais nous pouvons les attribuer au nombre peu élevé de nos sujets. Nous retrouvons le réseau d'activations isolé dans la première expérimentation (Chapitre 2) et confirmé dans les tests contrôlant le contraste (Chapitre 4). Des activations médio-occipitales qui s'étendent antérieurement, pour l'hémisphère droit, jusqu'au parahippocampe. Les activations de la non-cohérence sont restreintes aux aires visuelles en position postérieure et aux activations latérales.

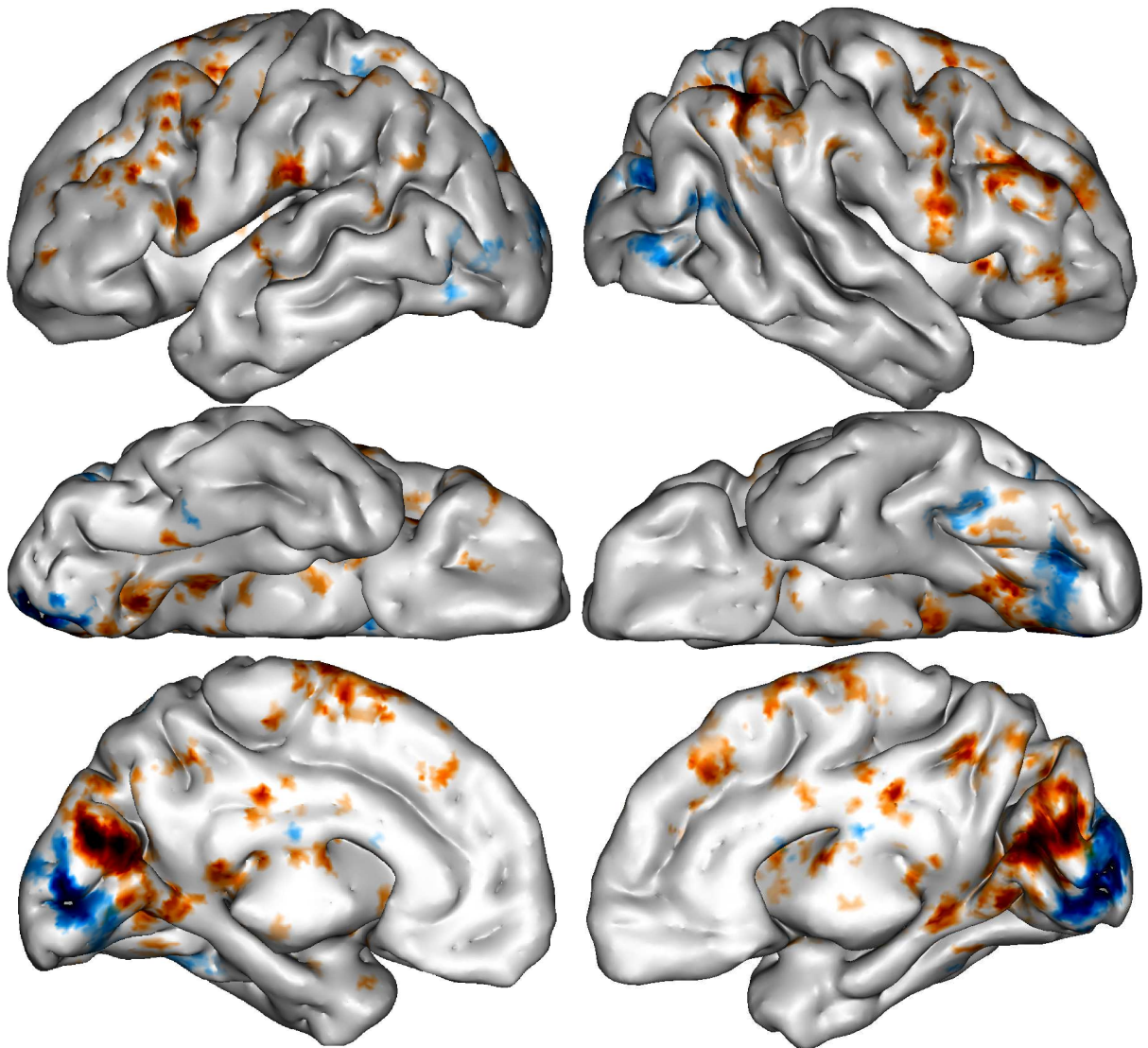


FIG. 5.2: Projection des activations liées à la cohérence (dégradé orange) et la non-cohérence (dégradé bleu) en condition achromatique sur des cerveaux 3D normalisés légèrement gonflés. Hémisphères droit et gauche en vue latérale (en haut), ventrale (au milieu) et médiane (en bas). Les activations proviennent d'analyses sur 4 sujets en FFX avec $p = 0.05$ corrigé en FDR.

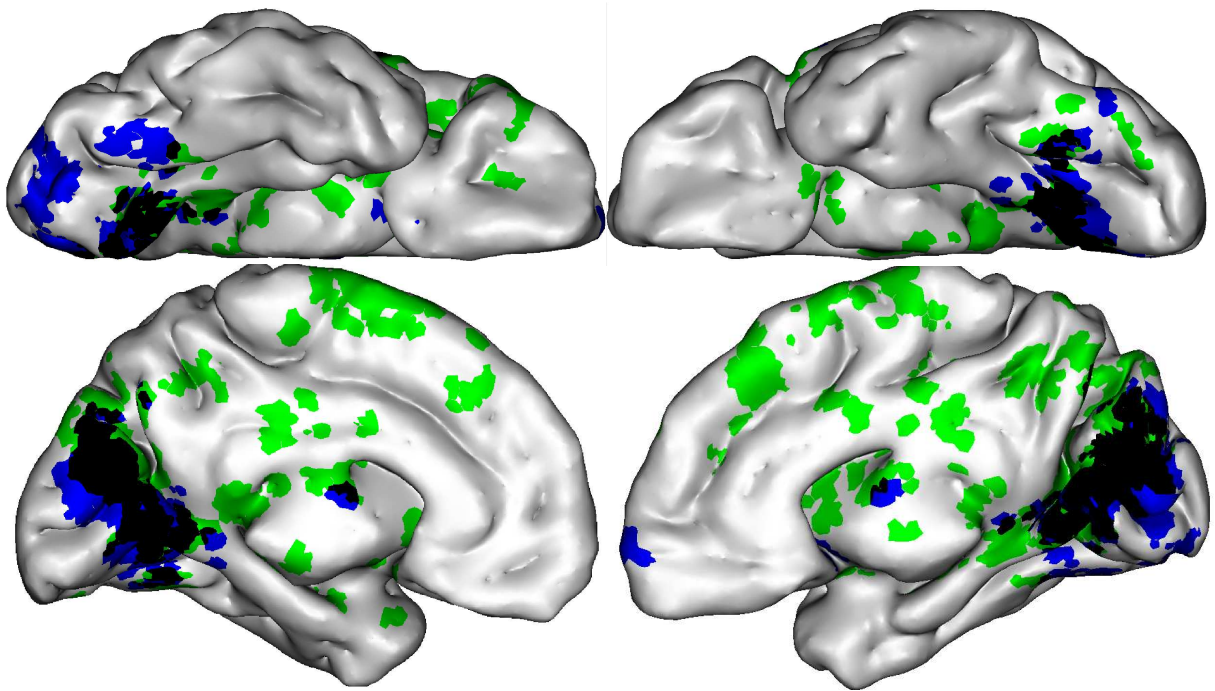


FIG. 5.3: Projection des activations liées à la cohérence (contraste : Cohérent *VS* Non-Cohérent) pour la première expérience où le contraste spatial n'était pas contrôlé (bleu) et en condition Achromatique (vert) sur des cerveaux 3D normalisés légèrement gonflés. Hémisphères droit et gauche en vue ventrale (en haut), médiane (au milieu). Les régions noires sont le chevauchement des deux conditions. Les activations proviennent d'analyses sur 4 sujets en FFX avec $p = 0.05$ corrigé en FDR.

Pour comparer les activations, nous réduisons l'analyse de la première expérimentation aux mêmes quatre sujets. Le nombre de sujets est trop faible pour conclure définitivement sur ce que cette analyse met en avant. Cependant, dans la figure 5.3 nous projetons en bleu les activations qui ressortent pour le contraste Cohérent *VS* Non-Cohérent de la première expérience (Chapitre 2) pour seulement quatre sujets qui ont passé également le tests achromatique. Ainsi, nous montrons que les régions qui ressortent en bleu sont comparables à celles trouvées dans la figure 2.3 du chapitre 2. Par conséquent, une analyse basée seulement sur ces quatre sujets est déjà représentative des résultats obtenus sur un échantillon plus grand. On superpose à ces activations ce qui ressort en condition Achromatique pour le contraste Cohérent *VS* Non-Cohérent (en vert). On trouve que les aires visuelles sont activées dans les deux cas (chevauchement en noir). Cependant on note que les activations sont moins étendues en condition achromatique qu'en condition chromatique. On remarque qu'en condition achromatique, les activations ventrales sont présentes, dans l'hémisphère droit, même si elles sont moins importantes. Dans l'hémisphère gauche, ventralement on trouve très peu de traces d'activations, là où dans la

première expérimentation (Chapitre 2) certaines activations apparaissaient. La comparaison avec les activations précédemment citées dans la première expérimentation concernant la non-cohérence montre que les activations situées dans les aires visuelles (Figure 5.4) sont retrouvées et sont plus étendues.

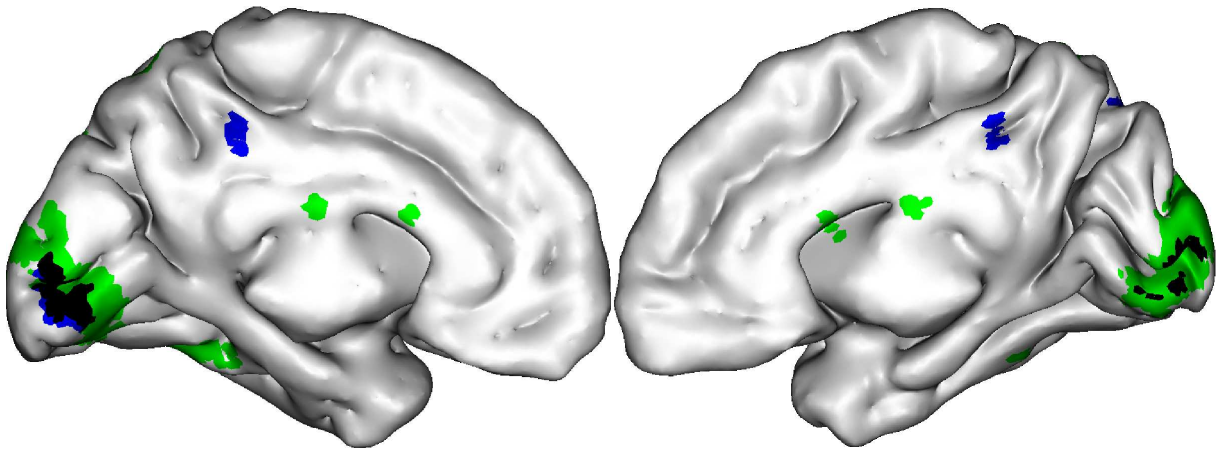


FIG. 5.4: Activations provenant d'analyses sur 4 sujets en FFX avec $p = 0.05$ corrigé en FDR. Projection des activations liées à la non-cohérence (contraste : Non-Cohérent VS Cohérent) pour la première expérience où le contraste spatial n'était pas contrôlé (bleu) et en condition Achromatique (vert) sur des cerveaux 3D normalisés légèrement gonflés. Hémisphères droit et gauche en vue médiane. Les régions noires sont le chevauchement des deux conditions.

Dans ce chapitre nous avons contrôlé l'influence des propriétés achromatiques sur les activations mises en évidence dans la première expérience (Chapitre 2). Les résultats indiquent que l'on retrouve un réseau similaire excepté dans les aires ventrales qui se trouvent moins activées en condition achromatique.

Chapitre 6

Analyse dans le gyrus parahippocampique

Les expériences précédentes nous ont permis de mettre en évidence un réseau d'activation lié au traitement de la cohérence chromatique. Anatomiquement nous avons situé des activations dans le gyrus parahippocampique (PH) comme elles avaient déjà été révélées dans l'étude de Dojat et al. (2006). Désormais nous désirons identifier fonctionnellement ces activations antérieures. La littérature indique que les coordonnées du PPA sont comparables à nos activations. En effet, la figure 6.1 montre le chevauchement entre les localisations de nos activations individuelles dans le parahippocampe (en jaune) et les localisations du PPA que l'on peut trouver dans la littérature (en bleu). Nos activités isolées dans le parahippocampe reflètent-elles une activation du PPA ? Le PPA est-il impliqué dans le traitement de la transparence ?

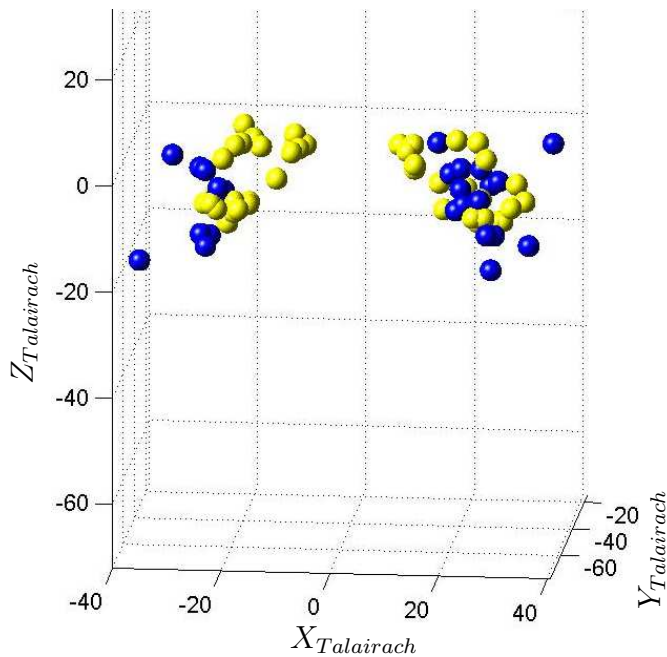


FIG. 6.1: Localisation des coordonnées dans un espace 3D XYZ de Talairach des activations individuelles dans le parahippocampe pour la cohérence (sphères jaunes). Ainsi que les coordonnées des PPA répertoriés dans la littérature (sphères bleues, Aguirre et al. (1998), Bar et Aminoff (2003), Claeys et al. (2004), Epstein et Kanwisher (1998), Epstein et al. (1999), Grill-Spector (2003), Ishai et al. (1999), Levy et al. (2001), Marois et al. (2004), Peelen et Downing (2005), Spiridon et al. (2006) et Steeves et al. (2004).

Le PPA est une région définie fonctionnellement ; sa localisation est donc spécifique à chaque sujet. Les indices anatomiques ne permettent pas de le délimiter. Pour savoir si les activations observées dans le parahippocampe de nos sujets sont dans leur PPA, une normalisation du volume cérébral ne suffit pas. Une délimitation individuelle est nécessaire pour chaque sujet.

6.1 Région d'intérêt (ROI)

L'analyse par région d'intérêt (Region of Interest, ROI) est une technique qui consiste à borner l'analyse statistique dans une région définie indépendamment et non pas sur l'ensemble du volume cérébral. Elle ne permet donc pas de conclure sur le traitement cérébral d'un phénomène donné mais sur l'implication de la région étudiée pour ce phénomène. Ce que l'on perd en vision générale d'un traitement, on le gagne en résolution statistique. Un débat extrêmement d'actualité portant sur l'utilisation de la technique d'analyse par ROI est cristallisé par les échanges entre Friston et al. (2006) et Saxe et al. (2006). Ce dernier justifie l'utilisation des ROI par deux arguments :

- Premièrement la précision de la localisation. Le but des neurosciences est, non pas de faire le listing d'un ensemble d'observations mais de généraliser des phénomènes à l'ensemble des individus. Sachant que l'anatomie est très variable selon les individus, elle ne propose donc pas un repère satisfaisant pour rassembler les données. La définition de ROI permet de limiter les erreurs liées à la standardisation des volumes cérébraux. Les ROI peuvent être définies anatomiquement, stéréotaxiquement ou fonctionnellement.

Ces régions fonctionnelles (fROI) peuvent être définies par des protocoles expérimentaux déjà éprouvés dans des études précédentes. Ou bien, de façon aveugle à la fonction, on commence par étudier la connectivité des neurones pour définir les régions fonctionnelles (Johansen-Berg et al., 2004). Les comparaisons fondées sur les propriétés fonctionnelles sont plus robustes que celles fondées sur les localisations dans l'espace stéréotaxique standard (Talairach et Tournoux, 1988). Ceci confère un avantage aux analyses par ROI.

- Deuxièmement, le pouvoir statistique augmente du fait que l'analyse repose sur quelques voxels plutôt que sur le cerveau dans sa globalité. Les analyses du cerveau entier produisent des comparaisons multiples qui nécessitent des corrections pour éviter l'apparition de faux-positifs (Nichols et Hayasaka, 2003). Cependant ces corrections sont fréquemment considérées comme trop sévères et ne sont pas systématiquement appliquées. Par exemple, la base de données Brede des articles publiés en neuroimagerie (Nielsen, 2003) note que 49% des 1705 articles localisant des activités ne corrigent pas leurs valeurs de p . Les analyses ROI s'affranchissent d'analyses statistiques complexes pour diminuer l'apparition d'activations des faux-positifs tout en augmentant la possibilité de mettre en évidence des activités infraliminaires lorsqu'elles étaient comparées à l'ensemble des activités du volume cérébral.

Cependant Friston et al. (2006) considèrent que les motivations et les besoins liés à l'utilisation des ROI fonctionnelles (fROI) sont contestables. En effet, l'identification de région par le croisement de deux conditions est réalisable par des protocoles de type factoriel. Alors que l'on ne peut pas conclure sur l'interaction de deux conditions lorsque l'on utilise les fROI. De plus, l'augmentation de la puissance statistique des ROI repose sur l'hypothèse d'homogénéité des activations à l'intérieur de la région d'intérêt. Ce postulat n'a aucune raison d'être valide. On peut citer par exemple les inhibitions dans les champs récepteurs qui rendent inhomogènes les activations d'une même région pour un même stimulus. Et enfin, si Friston et al. (2006) reconnaissent que les analyses ROI informent sur la sélectivité fonctionnelle des régions, ils dénoncent l'usage illicite que l'on en fait pour conclure sur leur spécialisation fonctionnelle.

Malgré ces remarques de Friston, les fROI restent pertinentes si on considère les contraintes des protocoles factoriels. Car ces protocoles nécessitent de nombreuses acquisitions pour avoir suffisamment de données. Cela a pour effet d'augmenter le travail de recalage anatomique, ce qui est, nous le savons, une source de variabilité importante. Enfin, certaines conditions ne peuvent pas être croisées.

L'utilisation de fROI est donc techniquement moins controversée à condition de garder à l'esprit ses limitations explicatives. Ici, nous utilisons la technique de ROI afin de déterminer si nos régions d'intérêt sont impliquées dans le traitement de la cohérence ou bien si les résultats obtenus dans le chapitre 2 reflètent la contamination induite par l'activation d'une région voisine. En d'autres termes, elle permet uniquement de tester plus finement la question : "Est-ce que cette région est impliquée dans le traitement de notre effet?". Nous pourrions alors faire le lien avec les propriétés fonctionnelles mises en évidence pour le PPA, traitement des lieux, de l'organisation spatiale.

Dans ce travail, l'analyse ROI est effectuée par deux logiciels :

MarsBaR (MARSeille Boîte À Région d'Intérêt) est une boîte à outils pour SPM qui fournit une routine pour l'analyse statistique dans des régions d'intérêt (ROI). Cette boîte à outils est développée par Matthew Brett (<http://marsbar.sourceforge.net/>).

WFU Pickatlas est une boîte à outils d'SPM permettant de générer des ROI construites sur la base de coordonnées de Talairach. Ce projet a été développé par Maldjian et al. (2003) (<http://www.fmri.wfubmc.edu/download.htm>).

6.2 Matériel et méthodes

6.2.1 Stimulus

Nous utilisons le protocole défini par Epstein et Kanwisher (1998). La différence d'activation est maximale dans le PPA lorsque l'on contraste une présentation de photos de bâtiments et une présentation de photos d'objets (Figure 6.2). Steeves et al. (2004) indiquent que le PPA semble davantage sensible aux stimulus achromatiques, nous présentons donc des photos en niveaux de gris. Les images projetées représentent 7.6° d'angle visuel. Nous utilisons 32 images de chaque condition.

6.2.2 Participants

Parmi les 14 sujets ayant participé aux tests évoqués précédemment, cinq ont participé à cette étude. Il sont par conséquent sans déficits de la vision trichromatique et ne présentent aucune pathologie visuelle handicapant la perception des stimulus. Une femme et quatre hommes âgés de 23 à 46 ans (moyenne = 32.6 ans).

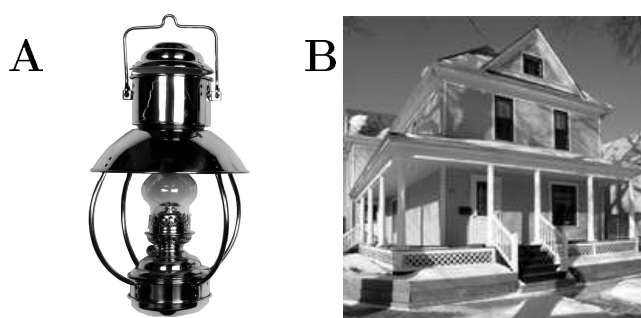


FIG. 6.2: Exemples d'images projetées pour isoler le PPA selon Epstein et Kanwisher (1998). Deux conditions, objet (**A**) et scène (**B**).

6.2.3 Procédure

Chaque sujet suit une session de deux séries d'acquisitions fonctionnelles (runs). Dans chaque run le sujet est confronté à des séries d'images différentes. Chaque run est constitué de 160 scans de 2 secondes pendant lesquels l'IRM scanne le volume entier du cerveau. Nous choisissons d'employer un protocole en bloc. Les blocs sont des séries de stimulus d'une même condition (Objet ou Scène). Chaque session comprend 10 blocs de 16 scans chacun. Les scans ont une durée de 2 secondes donc chaque bloc dure 32 secondes et une session, 5 minutes et 20 secondes.

Dans chaque run, nous présentons 16 images de chaque condition, ainsi chaque image est présentée dix fois à l'intérieur d'un run. Le temps d'affichage d'une image est de 950 ms. Entre chaque image est présenté un fond gris avec un point rouge au centre de l'écran pendant 50 ms. L'ordre d'affichage des images est aléatoire dans les blocs. Le logiciel Présentation génère un ordre aléatoire à chaque session.

Un boîtier réponse est donné au sujet. La tâche du sujet pendant les run est de fixer le point rouge qui se trouve sur un fond gris au centre de l'image. La consigne étant d'actionner le bouton réponse lorsque une image est présentée deux fois à la suite. Cette tâche garantit que le sujet reste attentif aux images projetées.

6.3 Résultats

Avant d'étudier le traitement de la cohérence dans les régions que nous avons définies, nous devons nous assurer que notre localisation du PPA est de bonne qualité. Nous analysons individuellement nos cinq sujets en contrastant les activités mesurées lors de présentation des blocs de stimulus "Scène" avec les activités liées à la présentation des blocs de stimulus "Objet". Nous obtenons de larges activations en position médio-occipito-ventral qui

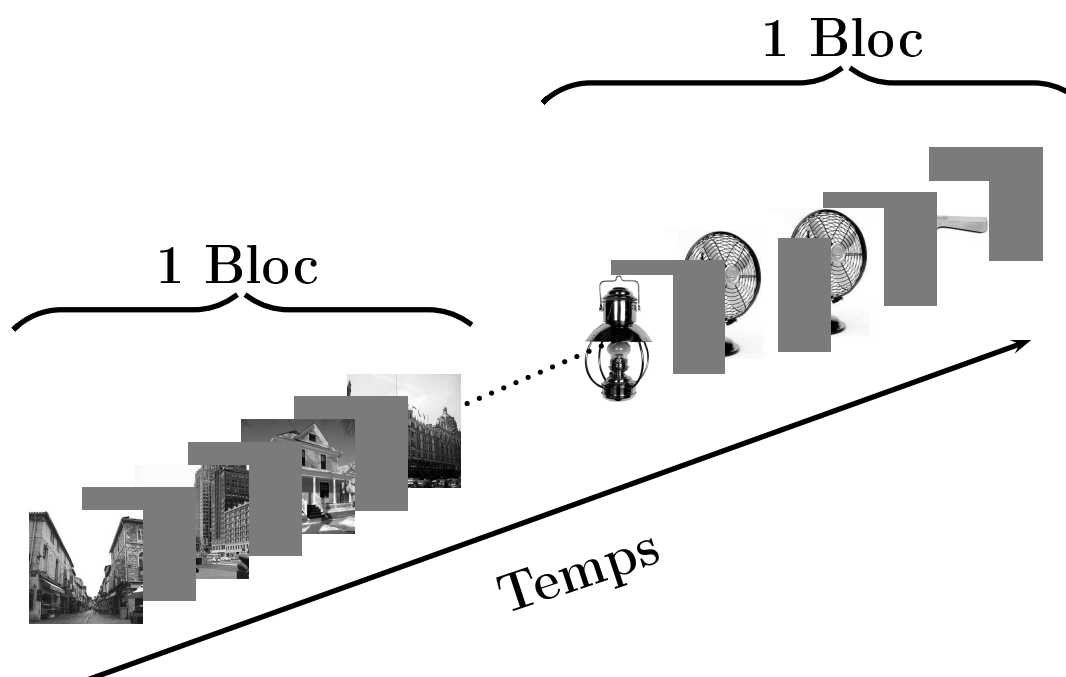


FIG. 6.3: Dans un run, on répète alternativement un bloc de la condition "objet" et un bloc de la condition "Scène". Chaque image est séparée par un écran gris. La tâche consiste à détecter la présentation de deux images identiques à la suite l'une de l'autre (exemple, les deux ventilateurs).

s'étendent jusqu'au parahippocampe (Figure 6.4-A). En effet le contraste des deux conditions n'isole pas uniquement le PPA. De nombreuses propriétés telles que la luminance, les fréquences spatiales et le contraste ne sont pas contrôlées. Ces différences induisent des activations dans les aires visuelles. La région que nous recherchons est anatomiquement définie dans le parahippocampe.

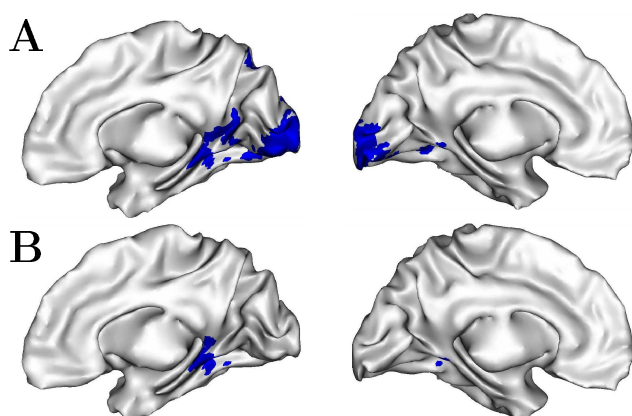


FIG. 6.4: Exemple d'activations sur les deux hémisphères du sujet BS obtenue pour le contraste "Scène" VS "Objet", avec $p = 0.05$ corrigé en FWE (A). En B on trouve les mêmes activations obtenues avec une analyse ROI dans le parahippocampe défini anatomiquement.

La boîte à outils WFU Pickatlas de SPM fournit une méthode pour générer des masques de ROI définis anatomiquement. Cette boîte à outils fait appel aux fonctions de SPM qui réduisent et corrigent l'analyse à la région sélectionnée (Small Volume Correction, SVC).

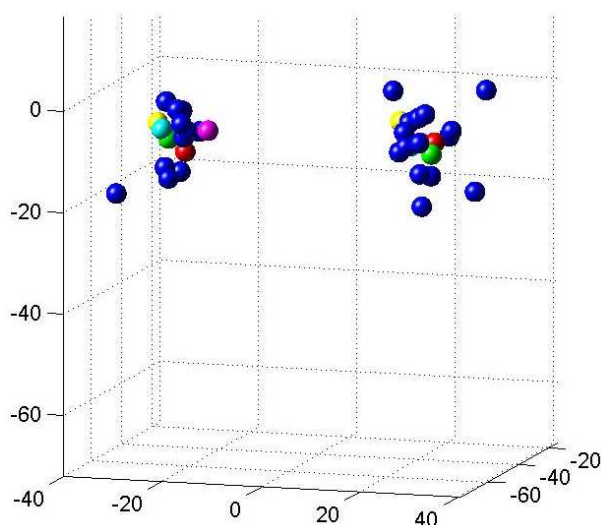


FIG. 6.5: . Localisation des coordonnées dans un espace 3D XYZ de Talairach des activations individuelles de nos cinq sujets dans le PPA obtenue par ROI dans le parahippocampe (sphères jaunes, rouges, mauves, vertes et turquoise dont les coordonnées se trouvent en Appendix dans le tableau D.1). Ainsi que les coordonnées de quelques PPA de la littérature (sphères bleues, selon les articles cités dans la figure 6.1).

Cette méthode permet de répondre à la question : *"Est-ce qu'une zone de la ROI est activée ?"* Ainsi l'analyse se fait sur la moyenne des activations de la ROI. Classiquement on l'utilise lorsque la ROI est plus large que la région activée que l'on veut mettre en évidence (contrairement aux méthodes proposés par Marsbar que nous verrons plus tard). La figure 6.4-B illustre un exemple de la localisation du PPA que nous obtenons pour un sujet. La figure 6.5 montre que les localisations des PPA de nos cinq sujets (sphères jaunes, rouges, mauves, vertes et turquoise dont les coordonnées se trouvent en Appendix dans le tableau D.1) sont consistantes avec celles que l'on peut trouver dans la littérature (sphères bleues).

6.3.1 ROI sur la première expérience

Dans la section précédente, nous avons utilisé la boîte à outils WFU Pickatlas car nous cherchions à mettre en évidence les activations du PPA au sein d'une région plus large, le PH. Marsbar ne permet pas de faire de distinctions locales si fines. Les méthodes de Marsbar permettent de répondre à la question : *"En moyenne, est-ce que cette ROI est activée ?"* On peut considérer le cas où une petite région de la ROI possède un pic d'activité significatif. En moyenne, ce pic ne suffira peut être pas pour conclure que la ROI est activée pour cette condition. L'analyse Marsbar ne conclura donc pas à une activation.

Désormais notre question a évolué, nous avons isolé le PPA dans le PH et nous voulons savoir si le PPA est activé dans nos conditions de cohérence. Nous procédons donc à une analyse ROI du contraste Cohérent VS Non-Cohérent sur les enregistrements obtenus dans notre première expérience (Chapitre 2). À l'aide du logiciel Marsbar nous obtenons les

résultats résumés dans la figure 6.6.

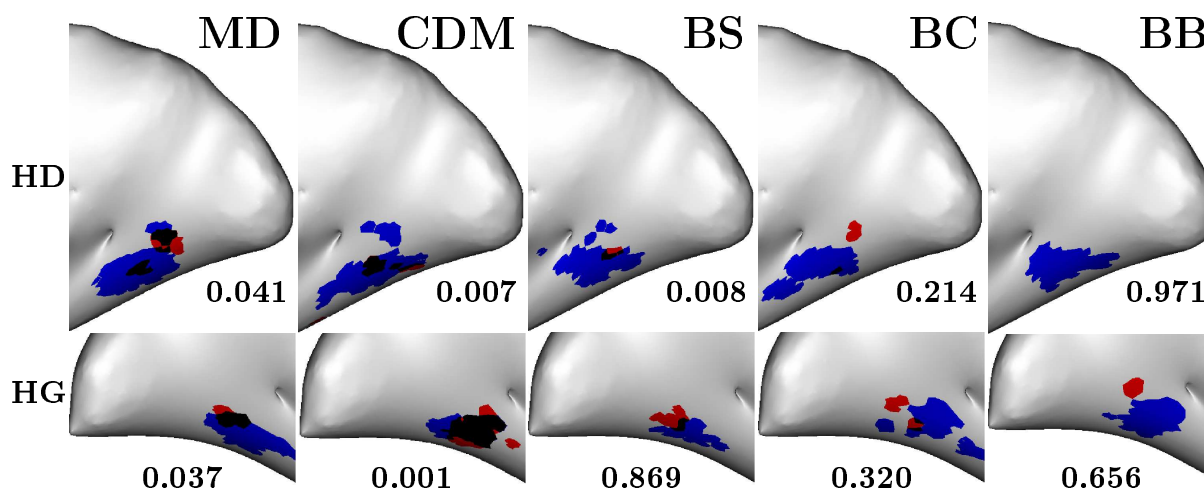


FIG. 6.6: Représentation 3D des lobes occipitaux droit et gauche gonflés. Pour chaque sujet, on projette les activations du PPA (bleu) et les activations liées au traitement de la cohérence dans le parahippocampe (rouge). Les régions noires correspondent à la superposition de ces deux activités. L'analyse de la cohérence dans les régions d'intérêt (PPA) fournissent des valeurs de p pour l'hémisphère droit (HD) et pour l'hémisphère gauche (HG).

Les résultats obtenus pour une analyse ROI individuelle sont contrastés d'un individu à l'autre. Une étude globale des analyses en ROI individuelles permettrait de mieux répondre à la question posée. Le PPA est-il impliqué dans le traitement de la cohérence? Les outils classiques (SPM, Marsbar et WFU Pickatlas) ne permettent pas d'effectuer une telle analyse. Comme dans le chapitre 3, nous utilisons le logiciel HrfCanDer pour extraire la moyenne des β dans le PPA défini pour chaque sujet. Les données ne sont pas assez nombreuses pour développer un modèle comme dans le chapitre 3. Nous recourons au test de Wilcoxon. Ce test non-paramétrique permet d'étudier la différence entre deux échantillons appariés dont on ne connaît pas la forme de la distribution. Classiquement, ce test est utilisé lorsque deux mesures sont répétées sur un sujet correspondant à deux conditions et que l'on souhaite tester la différence d'influence de ces deux conditions.

Ici, pour nos cinq sujets dont le PPA a été délinéé, nous comparons les β de la condition Cohérent avec ceux de la condition Non-Cohérent. Le test de Wilcoxon conclut à une différence des deux conditions avec une valeur de $p = 0.03$.

6.3.2 ROI sur le contrôle du contraste spatial

Nous utilisons les PPA définis précédemment pour faire une analyse de type ROI sur les données obtenues pour les tests de contrôle du contraste spatial dans le Chapitre 4.

Le tableau 6.1 expose les valeurs de p obtenues pour chaque sujet, dans chaque hémisphère, avec une analyse ROI dans leur PPA respectif pour le contraste Cohérent *VS* Non-Cohérent dans les conditions de contrôle du contraste spatial. Même si toutes les valeurs ne sont pas significatives, on note pourtant une implication plus importante du PPA dans nos activations impliquées dans le traitement de la cohérence. Il n'y a qu'un sujet pour qui le PPA ne chevauche pas du tout (BB).

	MD	CDM	BS	BC	BB
Hémisphère Gauche	0.001	0.029	0.042	0.001	0.993
Hémisphère Droit	0.007	0.001	0.001	0.001	0.989

TAB. 6.1: Analyse de la cohérence dans les régions d'intérêt des PPA individuels pour les cinq sujets. Le tableau indique les valeurs de p pour chaque hémisphère.

Une analyse globale de ces ROI décrite dans la section précédente permet de conclure à l'implication du PPA dans le traitement de la cohérence. Le test de Wilcoxon conclut à une différence des β associés à la présentation de stimulus Cohérent par rapport aux β associés à la non-cohérence avec une valeur de $p = 0.002$.

Les analyses de type ROI nous ont permis de regarder plus spécifiquement l'implication du PPA dans le traitement de la cohérence à travers les différentes conditions de tests. De même, dans le chapitre suivant, nous allons nous intéresser aux activations situées latéralement mises en évidence en condition de non-cohérence.

Chapitre 7

Analyse dans le complexe occipito-latéral (LOC)

Dans la condition de non-cohérence, il apparaît des activations spécifiques dans les aires visuelles primaires ainsi qu'en position occipito-latérale (Figure 2.3). De façon analogue aux activations dans le PH, nous cherchons à identifier ces activations. Le complexe occipito-latéral nous apparaît être un bon candidat du fait de la position de nos activations et le rôle de cette région dans le traitement de la forme des objets (Malach et al., 1995; Grill-Spector et al., 2001). Cette région fonctionnelle est étendue et variable selon les individus. Anatomiquement, Moore et Engel (2001) la définissent dans le gyrus occipital inférieur et médian, ainsi que dans le sulcus occipital latéral et inférieur.

7.1 Matériel et méthodes

Les activations obtenues lors de la présentation d'objets contrastées avec celles acquises avec la présentation d'objets décomposés permettent d'isoler le LOC .

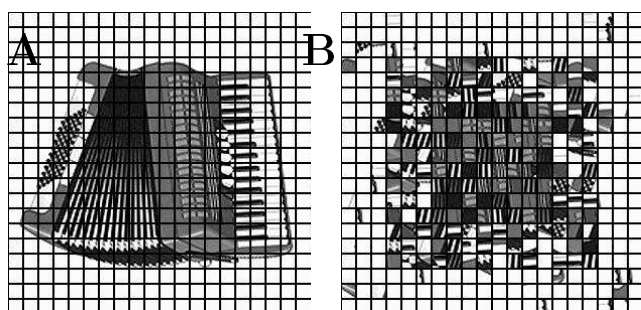


FIG. 7.1: Exemples d'images projetées pour isoler le LOC. Deux conditions, Objet (A) et Objet décomposé (B).

Le protocole et la tâche demandée aux sujets pour isoler le LOC sont en tous points identiques à ce qui a été employé pour extraire le PPA. L'analyse révèle un ensemble

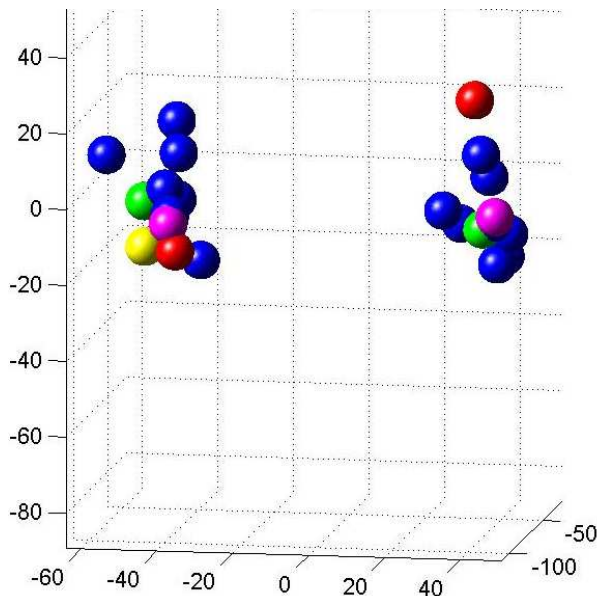


FIG. 7.2: . Localisation des coordonnées dans un espace 3D XYZ de Talairach du LOC individuel de nos quatre sujets (sphères rouges, vertes, mauves et jaunes, pour MD, CDM, BS et CE respectivement dont les coordonnées se trouve en Appendix dans le tableau D.2). Ainsi que les coordonnées de quelques LOC de la littérature (sphères bleues, Malach et al. (1995); Grill-Spector et al. (1999); Avidan et al. (2002); Kourtzi et al. (2002, 2003); Lerner et al. (2002); Murray et al. (2002)).

d'aires cérébrales activées qui semblent définir un réseau. Cependant, à la différence de l'isolation du PPA, le LOC est facilement distinguable. Sa localisation ne nécessite donc pas d'analyse ROI anatomique préalable. Quatre sujets parmi les quatorze de l'expérience initiale ont participé à ce test.

7.2 Résultats

Avant d'étudier le traitement de la non-cohérence dans les régions que nous avons définies, nous devons nous assurer que notre localisation du LOC est de bonne qualité. Nous analysons individuellement nos quatre sujets en contrastant les activités mesurées lors de présentation des blocs de stimulus "Objet" avec les activités liées à la présentation des blocs de stimulus "Objet Décomposé". Nous obtenons des activations en positions latérales. La figure 7.2 montre que les localisations des LOC de nos quatre sujets (sphères jaunes, rouges, mauves et vertes dont les coordonnées se trouvent en Appendix dans le tableau D.2) sont consistantes avec celles que l'on peut trouver dans la littérature (sphères bleues).

7.2.1 ROI sur la première expérience

Dans la figure 7.3 nous projetons en rouge pour chaque sujet les cartes d'activations résultantes du contraste Non-Cohérent *VS* Cohérent de notre première expérience (Chapitre 2) à $p = 0.001$ non corrigé. Sur ces mêmes figures sont projetées en bleu les cartes d'activations obtenues selon les contrastes spécifiques à l'isolation du LOC. La méthode d'isolation du

LOC est robuste, les cartes sont obtenues avec de valeurs de $p = 0.05$ corrigé en FWE. Nous constatons un certain chevauchement mais l'analyse ROI individuelle ne reflète pas d'implication du LOC dans la non-cohérence.

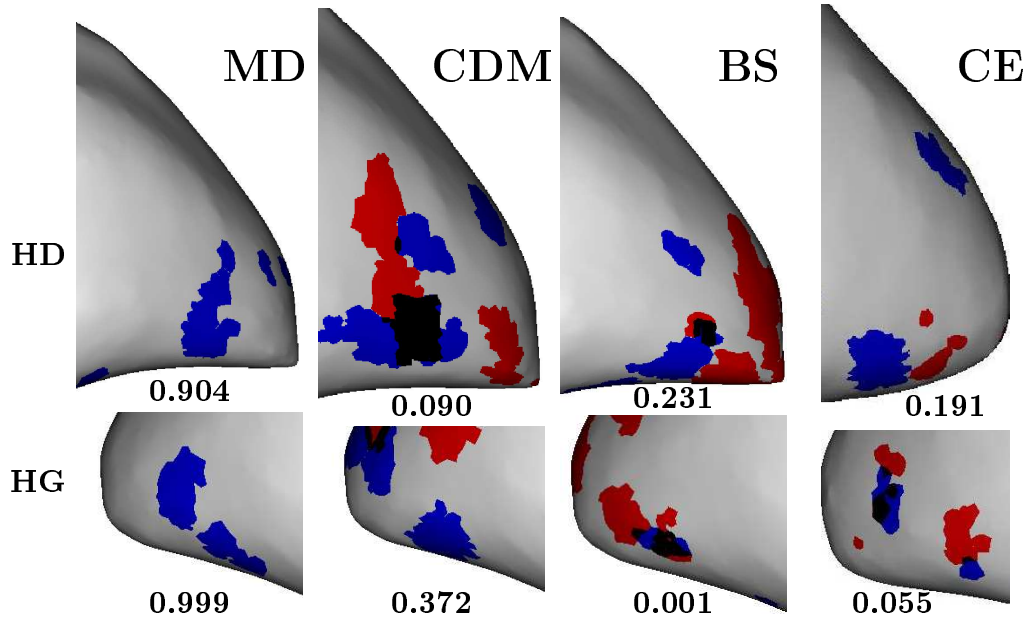


FIG. 7.3: Représentation 3D des lobes occipitaux droit et gauche gonflés. Pour chaque sujet, on projette les activations du LOC (bleu) et les activations liées au traitement de la cohérence (rouge). Les régions noires correspondent à la superposition de ces deux activités. L'analyse de la cohérence dans les régions d'intérêt (LOC) fournissent des valeurs de p pour l'hémisphère droit (HD) et pour l'hémisphère gauche (HG).

Les résultats obtenus pour une analyse ROI individuelle sont relativement homogènes d'un individu à l'autre (excepté pour l'hémisphère droit des sujets BS et CE) en indiquant une non-implication du LOC dans le traitement de la non-cohérence. De plus, une étude globale des analyses en ROI individuelles permet de répondre définitivement à la question posée : Le LOC est-il impliqué dans le traitement de la non-cohérence ? Les outils classiques (SPM, Marsbar et WFU Pickatlas) ne permettent pas d'effectuer une telle analyse. Comme dans le chapitre 2, nous utilisons le logiciel HrfCanDer pour extraire la moyenne des β dans le LOC défini pour chaque sujet. Les données ne sont pas assez nombreuses pour développer un modèle comme dans le chapitre 2. C'est pourquoi nous recourons au test de Wilcoxon que nous avons exploité dans le chapitre 6. Ici, pour les quatre sujets dont le LOC a été délinéé, nous comparons les β de la condition Cohérent avec ceux de la condition Non-Cohérent. Le test de Wilcoxon conclut à une équivalence des deux conditions avec une valeur de $p = 0.61$.

7.2.2 ROI sur le contrôle du contraste spatial

Nous utilisons les LOC définis précédemment pour faire une analyse de type ROI sur les données obtenues lors des tests de contrôle du contraste spatial dans le Chapitre 4. Seul trois sujets dont on a délimité le LOC ont participé aux tests de contrôle du contraste spatial. Le tableau 7.1 expose les valeurs de p obtenu pour chaque sujet, dans chaque hémisphère, avec une analyse ROI dans leur LOC respectif pour le contraste Non-Cohérent *VS* Cohérent pour les données du contrôle de contraste spatial.

	MD	CDM	BS
Hémisphère Gauche	0.999	0.636	0.262
Hémisphère Droit	0.990	0.530	0.049

TAB. 7.1: Analyse de la non-cohérence dans les régions d'intérêt des LOC individuels pour les trois sujets. Le tableau indique les valeurs de p pour chaque hémisphère.

L'analyse individuelle laisse penser que le LOC n'est pas impliqué dans le traitement de la non-cohérence. De même l'analyse ROI réalisée sur l'ensemble des trois sujets décrite dans la section précédente, ne permet pas de conclure à l'implication du LOC dans le traitement de la non-cohérence. Le test de Wilcoxon conclut à une similitude des β associés à la présentation de stimulus Cohérent par rapport aux β associés à la non-cohérence avec une valeur de $p = 0.09$.

7.2.3 ROI sur le contrôle achromatique

Seul trois sujets dont on a délimité le LOC ont participé aux tests achromatiques. Le test de Wilcoxon réalisé sur l'ensemble de ces sujets permet de conclure à une non-implication du LOC dans le traitement de la non-cohérence en condition achromatique. Le test conclut à une similitude des β associés à la présentation de stimulus Cohérent par rapport aux β associés à la non-cohérence avec une valeur de $p = 0.23$.

Par ailleurs, cette non-significativité systématique du LOC quelque soit les conditions, nous interpelle. C'est pourquoi, en cantonnant l'analyse sur les quatre sujets de l'ensemble des expériences, nous étudions leurs activations dans le cortex occipital latéral avec un contraste Non-Cohérent *VS* Cohérent. Nous comparons ces dernières lorsqu'elles sont obtenues en condition chromatique avec celles obtenues en condition achromatique (Figure 7.4). Il est à noter que nous utilisons les observations des tests contrôle du contraste spatial pour représenter la condition chromatique. Nous avons montré précédemment que

leurs activités sont plus robustes et donc plus représentatives. On constate que le cortex occipital latéral est activé différemment selon ces deux conditions. Les activations lors de la présentation des stimulus achromatiques (-42 -79 6; 48 -79 6; xyz Talairach) sont davantage postérieures que lors des stimulus chromatiques (-53 -70 7; 53 -73 9; xyz Talairach). Ceci semble mettre en évidence une distinction entre les activations latérales induites par des stimulus chromatiques et achromatiques. Dans ces conditions on s'interroge sur la véracité des tests comparant les activités liées à la non-cohérence avec celles du LOC obtenues grâce à des stimulus achromatiques. Nos délimitations du LOC sont-elles appropriées ?

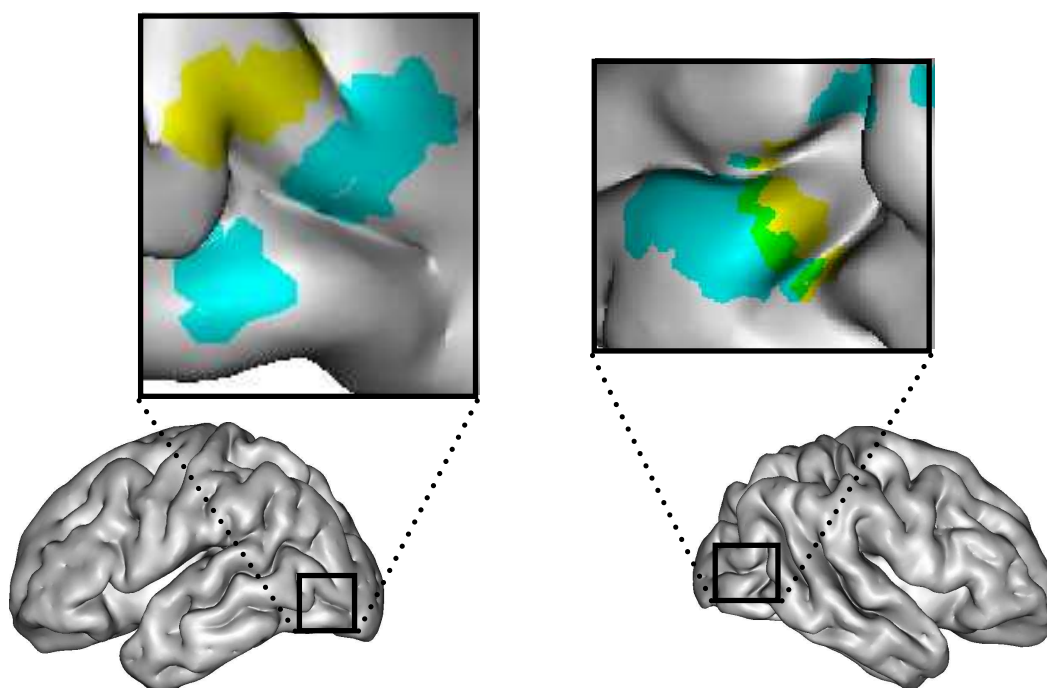


FIG. 7.4: Projection des activations liées à la non-cohérence (contraste : Cohérent *VS* Non-Cohérent) en condition Contrôle (jaune) et en condition Achromatique (cyan) sur des cerveaux 3D normalisés légèrement gonflés. Hémisphères droit et gauche en vue latérale. Les régions vertes sont le chevauchement des deux conditions. Les activations proviennent d'analyses sur 4 sujets en FFX avec $p = 0.001$ non corrigé.

Les analyses de type ROI nous ont permis de regarder plus spécifiquement l'implication du PPA et du LOC dans le traitement de la cohérence et la non-cohérence à travers les différentes conditions de tests. Cependant la majorité des activations que nous avons mises en évidence se situent dans les aires visuelles précoces. Les propriétés de rétinotopie de ces dernières permettent de localiser ces activités.

Chapitre 8

Analyse rétinotopique

Les plus importantes activations liées aux traitements de la cohérence sont situées dans les aires visuelles (Figure 2.3). La délimitation des aires visuelles est cependant impossible anatomiquement. Pour cela on utilise classiquement la propriété fonctionnelle de la rétinotopie de ces aires pour les délimiter. Le principe de la rétinotopie a été explicitée dans le chapitre 3.4.5. Pour nommer les aires activées dans notre étude, nous avons cartographié les aires visuelles de quatre sujets parmi les quatorze de l'étude initiale.

8.1 Matériel et méthodes

8.1.1 Stimulus

La distribution spatiale des neurones sur la surface corticale des aires visuelles fait que deux neurones voisins ont un champ récepteur qui correspond à deux régions voisines dans le champ visuel. La rétinotopie établit une relation bijective et continue entre une partie du champ visuel et sa représentation sur les aires visuelles corticales.

Les stimulus visuels utilisés en IRMf rétinotopique (ou IRMf Fourier) sont conçus pour encoder la position de l'activité neuronale dans le champ visuel par un décours temporel spécifique. On utilise des stimulus visuels périodiques où chaque point de la surface corticale des aires visuelles rétinotopiques sera alors activé périodiquement à la fréquence du stimulus. La phase de cette fréquence reflète le moment où le stimulus se trouve dans la portion du champ visuel qui correspond au champ récepteur des neurones sous-jacents. Ainsi en faisant la transformée de Fourier de la réponse neuronale à la fréquence du stimulus, on obtient des cartes de phase d'activation qui permettent de visionner la projection du champ visuel sur les aires corticales (d'où le nom de cette méthode).

Pour donner la position d'un point dans le champ visuel, il faut connaître son excentricité et son angle polaire. Ces deux informations sont acquises indépendamment. On utilise donc deux types de stimulus (Figure 8.1). Ce sont soit des anneaux concentriques en expansion ou en contraction (révélateur de l'excentricité) et centrés sur le point de fixation, soit un seul ou deux secteurs opposés tournant autour du point de fixation (révélateur de l'angle polaire). Ces stimulus associent chaque position dans le champ visuel à un délai de réponse neuronale qui correspond à la phase de la réponse fonctionnelle du stimulus. L'amplitude et la phase du signal peuvent être calculées pour une fréquence de stimulation grâce à une transformée de Fourier (Engel et al., 1997b).

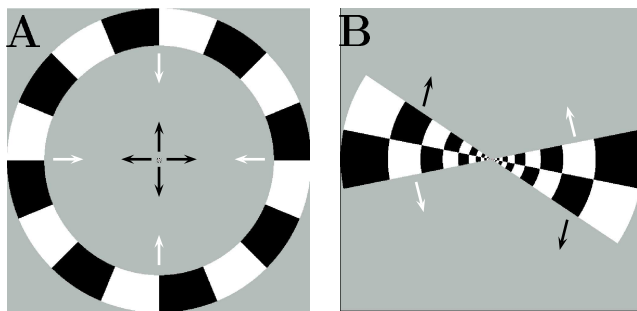


FIG. 8.1: Stimulus utilisés pour encoder les paramètres du champ visuel. **A** Anneaux en expansion (flèches noires), ou contraction (flèches blanches), pour l'excentricité. **B** Secteur en rotation, dans le sens des aiguilles d'une montre (flèches noires) et inverse (flèches blanches), pour l'angle polaire.

Dans la grande majorité des études IRMf (bloc, événementielle), on s'intéresse à l'amplitude du signal BOLD. Dans ce paradigme de Fourier, c'est le paramètre de phase de la réponse neuronale mesurée qui est importante (la variation d'amplitude peut être très importante entre les voxels). Le délai hémodynamique qui sépare l'activation neuronale de la réponse mesurée par l'IRM devient un paramètre plus important. Les caractéristiques exactes de ce délai n'étant pas connues et variables selon la position dans le cortex (Kastrup et al., 1999), elles compliquent l'étude des phases de la réponse mesurée. Pour corriger cette incertitude en éliminant le délai hémodynamique, nous combinons les réponses de deux stimulus de même type mais de sens opposé. La combinaison de deux délais identiques mais de sens opposé se neutralisent.

La période des stimulus est de 32 secondes et les images sont projetées à 4Hz. Les stimulus sont des damiers noirs et blancs afin de maximiser le contraste de la stimulation et donc l'activation des neurones. L'excentricité des stimulus couvre de 0.2° à 8.5° d'angle visuel. La consigne donnée aux participants était de fixer le point au centre de l'image tout en fixant leur attention sur le stimulus. L'analyse repose sur la qualité de cette fixation.

8.1.2 Acquisition

Les acquisitions anatomiques sont les mêmes que celles exposées précédemment.

Pour les acquisitions fonctionnelles, nous utilisons de séquences EPI avec un $TR = 2$ s, $TE = 30$ ms et un angle de flip = 77° . La résolution des voxels est de $3 \times 3 \times 3$ mm à l'acquisition et $3 \times 3 \times 1.69$ à la reconstruction.

8.2 Résultats

Il s'agit de faire la correspondance entre la phase de stimulation dans le champ visuel et celle de la réponse neuronale voxel par voxel. Ce travail a été possible grâce à la participation de Flor Vasseur de l'Inserm, U594 (Vasseur, 2005). Pour faciliter la visualisation des activités neuronales, les activités de chaque modalité (excentricité, angle polaire) sont projetées sur un modèle déplié de la surface du cortex occipital (Figure 8.2-A et B). Le code couleur utilisé permet de faire le lien entre les zones du champ visuel et les régions corticales activées pour celle-ci. L'excentricité est encodée dans la direction antéro-postérieure. La direction de la représentation de l'angle polaire est perpendiculaire à la direction de l'excentricité. Cette direction est inversée dans les aires visuelles adjacentes.

La délimitation des aires visuelles rétinotopiques est basée sur la différence des orientations des représentations du champ visuel entre les aires adjacentes. La rétinotopie au sein de l'aire V2 et V3 est séparée en deux quarts de champ, les aires dorsales et ventrales représentant les quarts de champ controlatéral inférieur et supérieur, respectivement. La représentation de l'angle polaire au sein de l'aire V2 est inversée par rapport à celle de l'aire V1 et celle de l'aire V3 (Serenio et al., 1995)). Nous pouvons alors dessiner les frontières de ces aires en recherchant les zones d'inversion de la représentation du champ visuel (Figure 8.2-C). En ce sens, les informations apportées par l'excentricité sont moins importantes pour la délimitation. Les algorithmes que nous avons expliqués permettent uniquement d'automatiser la délimitation des aires V1, V2d/v et V3d/v. Toutes ces étapes de traitement sont rassemblées dans un environnement logiciel, dénommé *Brain à la carte* (BALC), développé à l'Inserm U594, qui fédère les outils provenant principalement de SPM et également des outils originaux développés par le laboratoire (Warnking et al., 2002).

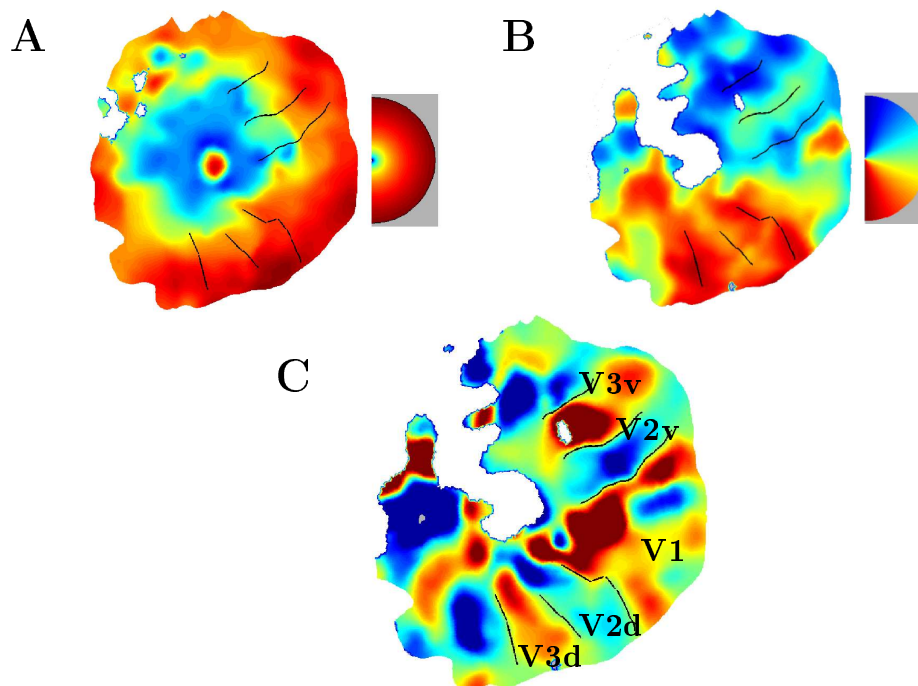


FIG. 8.2: Exemple de représentation 2D de l'hémisphère occipital droit pour le sujet BS. **A** Activations des aires visuelles par une mire constituée d'anneaux en expansion. **B** Activations des aires visuelles par une mire constituée de secteurs tournants. **C** Regroupement des informations (calcul du VFS, Visual Field Sign; Warnking et al. (2002) et Sereno et al. (1994)), les couleurs indiquent le signe du VFS signant une représentation directe ou miroir du stimulus. Le changement des couleurs révèle le changement d'aire visuelle, on peut ainsi déliméner (traits noirs) les frontières entre ces aires.

8.2.1 Projections sur la première expérience

La localisation des aires visuelles étant effectuée pour chaque sujet, nous projetons les activations respectives sur ces cartes. L'analyse faite sur les données d'un seul sujet produit des résultats moins bien définis que pour l'ensemble de la population. Un exemple est donné dans la figure 8.3 qui illustre la projection des activations relatives au traitement de la cohérence pour le sujet BS. Les activations bleues sont spécifiques au traitement de la non-cohérence. Elles s'étendent sur l'ensemble des aires visuelles. Les activations liées au traitement de la cohérence (en rouge) sont, elles, plus localisées en V1 et V2 dorsal. On remarque également une différenciation antéro-postérieur évidente. Les activations liées à la non-cohérence sont situées plus fovéalement que les activations liées à la cohérence. On trouve en appendix les rétinotopies de nos quatre sujets qui présentent le même type de résultats (Figure E.1).

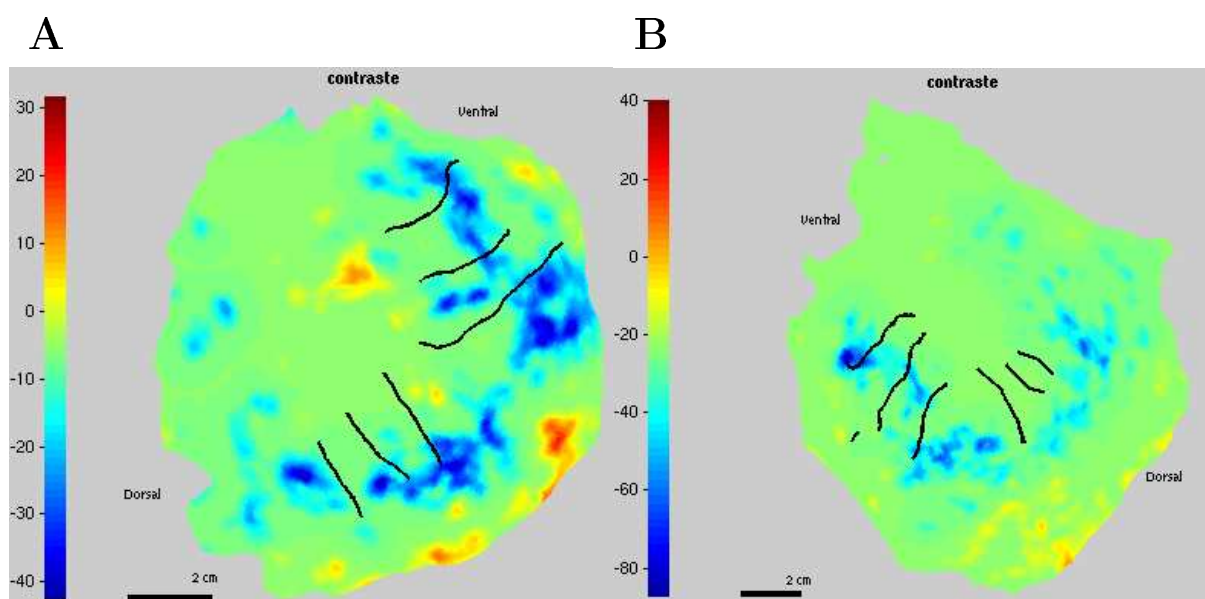


FIG. 8.3: Projections des activations du sujet BS sur ses cartes rétinotopiques (**A** hémisphère gauche et **B** hémisphère droit). Le dégradé de bleu indique les hyperactivations liées à la non-cohérence. Le dégradé de rouge indique les hyperactivations liées à la cohérence.

8.2.2 Projections sur le contrôle du contraste spatial

Dans les tests de contrôle du contraste spatial, d'importantes modifications des activations liées à la cohérence ont été mises en évidence dans les aires visuelles. Ceci nous amène à nous interroger plus précisément sur les régions fonctionnelles impliquées dans ces changements. Les rétinotopies que nous avons délinées précédemment serviront pour trois des sujets qui ont testé la condition contrôle du contraste spatial. La figure 8.4 est un exemple qui illustre la projection des activations relatives au traitement de la cohérence pour le sujet BS. Par rapport à la première expérimentation, la réduction des activations dues à la non-cohérence dans les aires visuelles est nette. À l'inverse on trouve une implication plus importante de V2 et V3 ventrale dans la condition de cohérence. Et enfin, V4 (défini comme au delà de V3) suit également une augmentation en condition contrôle pour la cohérence. On trouve en appendix les rétinotopies de ces trois sujets qui présentent le même type de résultats (Figure E.2).

8.2.3 Projections sur le contrôle achromatique

Dans les tests achromatiques, d'importantes modifications des activations liées à la cohérence ont été mises en évidence dans les aires visuelles. Comme dans les paragraphes

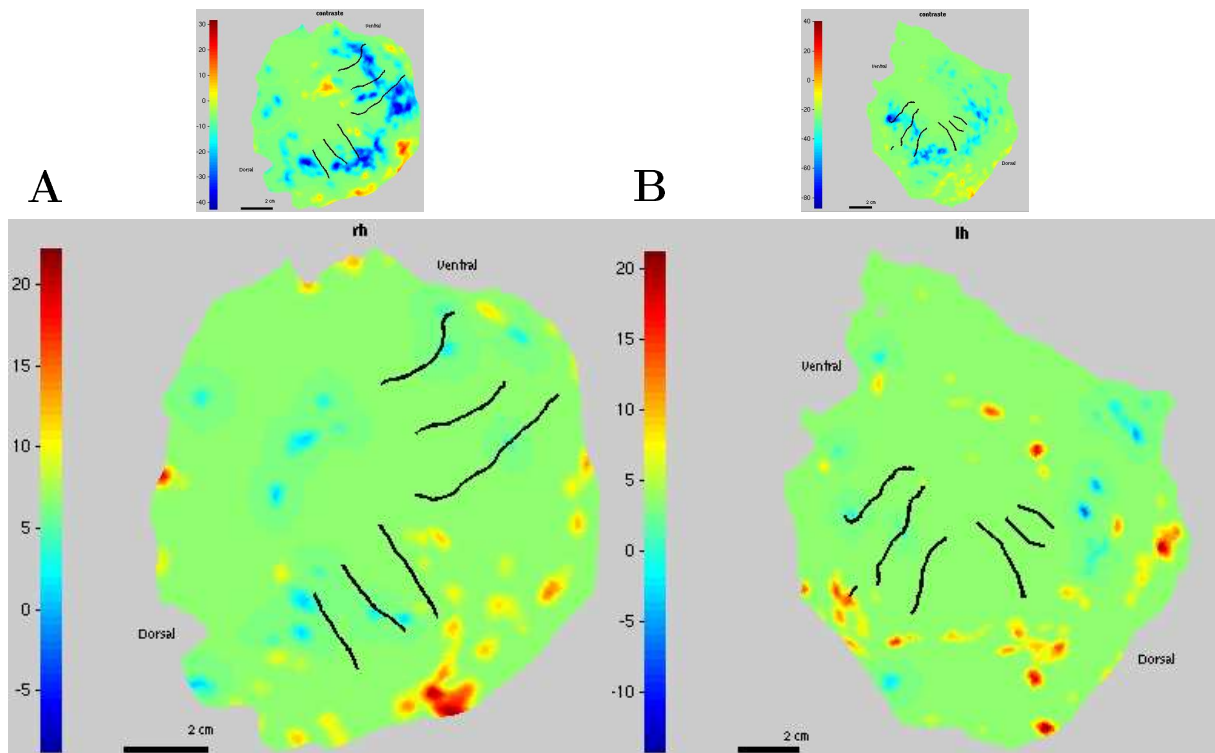


FIG. 8.4: Projections des activations du sujet BS sur ses cartes rétinotopiques (**A** hémisphère gauche et **b** hémisphère droit). Le dégradé de bleu indique les hyperactivations liées à la non-cohérence. Le dégradé de rouge indique les hyperactivations liées à la cohérence. Les petites figures du haut rappelle les cartes d'activation de ce sujet dans la première expérimentation.

précédents, on s'interroge plus précisément sur les régions fonctionnelles impliquées dans ces changements. Les rétinotopies que nous avons délinées précédemment serviront pour trois des sujets qui ont testé la condition achromatique ainsi que les deux conditions précédentes. Dans ce chapitre nous avons toujours illustré nos propos en suivant l'exemple du sujet BS. Pour la condition achromatique, ce sujet ne met pas extrêmement en valeur les caractéristiques des résultats apportés par cette condition. Le sujet CDM présente les points que nous voulons exposer. La figure 8.5 illustre la projection des activations relatives au traitement de la cohérence achromatique pour le sujet CDM. Le contraste spatial n'étant pas ajusté pour les stimulus achromatiques, on retrouve de larges activations liées à la non-cohérence tout le long des aires visuelles (V1, V2 et V3). Ces activations se trouvent dans les portions de champs visuels plus centrales par rapport aux activations liées à la cohérence. Ces dernières semblent se limiter aux aires V1 et V2 dorsale. Enfin, la disparition d'activation des aires ventrales au-delà de V3 est nette et se retrouve pour tous les sujets (Figure E.3 en Appendix).

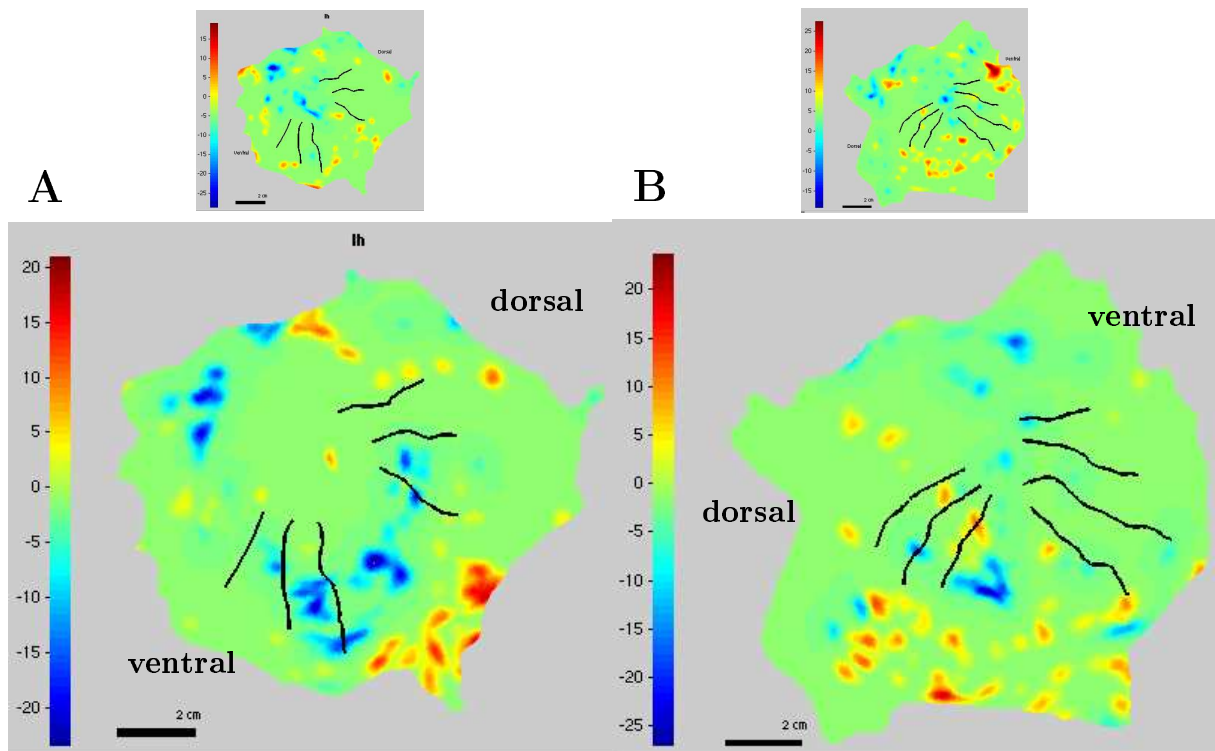


FIG. 8.5: Projections des activations du sujet CDM sur ses cartes rétinotopiques (**A** hémisphère gauche et **B** hémisphère droit). Le dégradé de bleu indique les hyperactivations liées à la non-cohérence. Le dégradé de rouge indique les hyperactivations liées à la cohérence. Les petites figures du haut rappelle les cartes d'activation de ce sujet dans la première expérimentation.

Les propriétés rétinotopiques sont une des caractéristiques qui nous permettent de définir certaines aires visuelles. Malgré le fait que le PPA soit une aire visuelle, les techniques de rétinotopie ont leurs limites et permettent difficilement de remonter antérieurement plus loin que V3 avec les techniques que nous avons exploitées. La propriété rétinotopique est plus faible plus la région est antérieure.

8.3 V4

Nous venons de le voir, la rétinotopie permet de délimiter les aires visuelles V1, V2 et V3. Les aires visuelles de plus haut-niveau sont plus complexes à mettre en évidence de part la taille de leur champ récepteur. Les régions sont plus petites et encodent des portions de champ visuel importantes (Desimone et Schein, 1987). Cependant certains travaux parviennent à délimiter V4 chez le singe (Fize et al., 2003) mais aussi chez l'humain (Hadjikhani et al., 1998; Brewer et al., 2005). Pourtant nos rétinotopies ne permettent pas d'isoler suffisamment les propriétés de codage de l'aire V4 qui pourraient nous per-

mettre de l'isoler.

Le comportement de V4 dans le traitement de la cohérence semble néanmoins intéressant à soulever. Pour se faire nous avons défini une région représentative de V4 selon la littérature afin d'étudier spécifiquement ses réponses en fonction de nos conditions par analyse ROI. Pour se faire, nous avons moyenné les coordonnées fournies par 13 articles (Bartels et Zeki, 2000, 2004; Claeys et al., 2004; Clark et al., 1996; Dojat et al., 2006; Hadjikhani et al., 1998; Howard et al., 1998; McKeefry et Zeki, 1997; Morita et al., 2004; Nunn et al., 2002; Sakai et al., 1995; Zeki et al., 1991). Nous construisons ainsi une sphère de 8mm de diamètre centrée sur les coordonnées $\pm 26 - 68 - 12$ (Talairach).

À l'aide du logiciel Marsbar, nous faisons une analyse ROI sur l'ensemble des données des quatre sujets (BS, CDM, MD et BB) qui ont participé à l'ensemble des études. Le tableau 8.1 reprend les résultats de ces trois analyses pour les deux hémisphères.

Expérience	H. Droit	H. Gauche
C VS NC, Chromatique	0.001	0.011
C VS NC, Chromatique, Contrôle spatial	0.000	0.000
C VS NC, Achromatique	0.103	0.056

TAB. 8.1: Analyse ROI dans un V4 défini par une sphère de 8mm de diamètre centrée sur la moyenne de coordonnées données par 13 articles (voir texte). Valeurs de p des deux hémisphères pour les trois conditions (Première expérience, contrôle du contraste spatial et contrôle achromatique).

Dans la première expérimentation et dans le contrôle du contraste spatial, on note une activation liée à la cohérence significative dans V4. L'activation semble renforcée en condition contrôle du contraste spatial. À l'inverse, on ne trouve pas d'activation significative dans V4 en condition achromatique. Cependant on peut remarquer une tendance à l'activation dans l'hémisphère gauche. Ceci montre que les activations en V4 sont davantage liées à la chromaticité de nos stimulus plutôt que la cohérence. Excepté dans l'hémisphère gauche où une activité semble émerger en condition achromatique.

Troisième partie

Discussion et conclusion

Pour mieux comprendre les mécanismes sous-jacents aux traitements des surfaces et de l'éclairage, particulièrement l'influence de l'intégration globale de l'image, nous avons exploité le phénomène de transparence produit par des modifications cohérentes des propriétés chromatiques des images. L'objectif de cette première étude est d'optimiser les stimulus et le protocole permettant de mettre en évidence les substrats neuronaux en cause dans le traitement de la cohérence globale des indices chromatiques impliqués dans la perception de la transparence. Notre travail se trouve en continuité de l'étude menée par Dojat et al. (2006). Nous contrôlons davantage certains paramètres de construction des stimulus, nous utilisons un imageur 3 Tesla qui offre un meilleur rapport signal/bruit et nous avons effectué un nombre de contrôles supplémentaires afin d'approfondir notre connaissance. Ces différentes raisons techniques ainsi que le nombre plus important de sujets testés nous laissent présager des résultats plus précis que dans cette étude préliminaire.

Pour cela nous avons mis en place un protocole de type bloc, connu pour être le plus robuste statistiquement. Dans ce protocole nous opposons la présentation de stimulus transparents (Cohérent) et non-transparentes (Non-Cohérent). Le modèle de production de la transparence décrit par D'Zmura et al. (1997) nous a permis de construire ces deux conditions dont les propriétés chromatiques locales restent similaires.

Mise en évidence d'un réseau cortical pour le traitement de la transparence colorée

Dans cette première expérience nous avons étudié un échantillon d'observateurs important, 14 sujets (Chapitre 2). Tous les stimulus que nous avons projeté à l'intérieur d'un bloc étaient définis par les mêmes informations chromatiques locales, seule l'organisation globale des images différencie les deux types de blocs proposés (Cohérent ou Non-Cohérent).

Le contraste des activités liées à la cohérence avec les activités liées à la non-cohérence, nous avait permis de mettre en évidence la localisation des activités cérébrales en relation avec le traitement global de l'image. Contrairement à Dojat et al. (2006) nous n'avons pas isolé un centre unique d'activation dans le gyrus parahippocampique (PH) gauche mais un ensemble d'aires corticales (Figure 2.3). D'autre part, nous sommes en accord avec la prédominance du PH gauche évoquée dans cette précédente étude dans le traitement

de la cohérence. Notre réseau d'activation est bilatéral, en position médiane et s'étend ventralement des aires visuelles V1, V2 et V3 (des rétinitopies individuelles sont nécessaires pour connaître exactement les aires impliquées) jusqu'à des régions antérieures de plus haut-niveau de traitement dans le gyrus parahippocampique (PH). Notre étude a donc approfondi le travail initié par Dojat et al. (2006) en confirmant la participation du PH dans le traitement de la cohérence en remplaçant son rôle fonctionnel dans un réseau d'activation. Le traitement de la cohérence qui mène à la perception de la transparence n'est donc pas le résultat d'un seul centre de contrôle (le PH) sensible à l'organisation globale des images. Ce traitement nécessite la coopération de plusieurs aires corticales. Ceci confirme les résultats de Qiu et von der Heydt (2007) ainsi que ceux de Sasaki et Watanabe (2004) qui imputaient à V1 et V2 le traitement de la transparence illusoire induite par néon color spreading. Cependant ces derniers n'avaient pas investigué les régions non-rétinotopiques telles que le PH. Nous proposons donc un modèle de traitement plus complet.

L'aspect de la saillance n'était pas contrôlé dans l'étude de Dojat et al. (2006). La cohérence pourrait rendre une région de l'image plus saillante indépendamment de sa transparence, ce qui pourrait expliquer les activations observées. Dans le cas de nos stimulus transparents ou non, la saillance n'est pas équilibrée dans les deux conditions, il est possible que les régions transparentes soient plus saillantes. Dans ce cas nous ne pouvons pas exclure que la région mise en évidence par Dojat et al. (2006) était activée par la saillance du stimulus et non pas strictement par la perception de la transparence. Dans ce travail, nous contrôlons ce phénomène en ajoutant un contour noir autour de notre région annulaire dans la moitié des projections d'images. Ainsi la forme est identifiable dans toutes les conditions et nous pouvons étudier la différence de traitement dans les régions impliquées selon la saillance. Il ressort très clairement que les régions mises en évidence ne sont pas sensibles à la saillance.

Un autre contraste consiste à comparer les activités liées à la non-cohérence avec les activités de la cohérence. L'analyse de l'ensemble de nos sujets révèle deux zones d'activités, une dans les aires visuelles de bas-niveau (le long de la scissure calcarine donc probablement V1) et une autre en position temporale (Figure 2.3). Ces activations temporales sont classiquement impliquées dans le traitement d'objets. Il est possible que notre condition de non-cohérence induise des changements de textures, donc un changement de surfaces qui provoque l'interprétation de nos régions annulaires comme étant des objets. À l'inverse, nos stimulus Cohérents où l'objet "damier de fond" apparaît inchangé, ressemble à

des changements de conditions d'éclairage ou d'atmosphère (Adelson, 2000). Cela soulève l'idée qu'une séparation du traitement du matériel par rapport au traitement de l'éclairage se situe dans le cortex latéral. Inversement, le cortex médial serait impliqué dans le traitement des informations liées à l'environnement (éclairage, atmosphère).

Peu d'études se sont intéressées aux corrélats physiologiques de l'interprétation des images en fonction de leur environnement (Albright et Stoner, 2002), notamment de la transparence, et parmi ceux là, la plupart s'appuient uniquement sur la transparence grâce au mouvement (Stoner et Albright, 1992). Les travaux très récents de Qiu et von der Heydt (2007) et ceux de Dojat et al. (2006) sont les seuls avec les nôtres qui s'intéressent aux substrats neuronaux liés à la transparence induite par la modification des propriétés de surfaces. Également, les travaux de Sasaki et Watanabe (2004) s'intéressent à la transparence à travers les contours illusoires. Leurs données décrivent une implication des aires visuelles de bas-niveau dans ces traitements. Le traitement global des images entraîne une activation différentielle des régions corticales rétinotopiquement situées en lieu et place de contours illusoires (l'information locale ne varie pas avec la condition contrôle). Mais ils limitent leur champ d'investigation à ces régions sans étudier les aires de plus haut-niveau. Pourtant, grâce à l'électrophysiologie, Snowden et al. (1991) avaient déjà montré une activité spécifique des neurones de V1 lors de la présentation de deux mouvements en transparence. Cependant, Qian et Andersen (1995) avaient repris cette étude pour montrer que ces activités n'étaient pas liées spécifiquement à la transparence mais était davantage consécutives à une ambiguïté locale due aux deux mouvements. Deux mouvements de points sans perception de transparence produiront les mêmes activations. Les auteurs concluaient que des processus au delà de V1 étaient impliqués dans le traitement global de cette transparence. Les activités de bas-niveau reflètent une ambiguïté entraînée par la transparence qui est détectée et traitée à plus haut-niveau. Notre travail se situe au carrefour de toutes ces études. Nous retrouvons les activités spécifiques des aires visuelles de bas-niveau, notamment dans le PH comme indiqué par Dojat et al. (2006).

Une première exposition à un stimulus facilite la perception de ce même stimulus lorsqu'il est représenté une nouvelle fois. En psychologie, on appelle cela l'amorçage perceptuel. La base neuronale de l'amorçage a été étudiée par de nombreux travaux de neuroimagerie (Maccotta et Buckner, 2004; Buckner et al., 1995, 1998; Grill-Spector et Malach, 2001; Squire et Zola-Morgan, 1991; Yi et al., 2006). Contrairement à la présentation de stimulus nouveaux, la présentation de stimulus répétés entraîne une réduction de l'activité neuronale. Les travaux de Yi et al. (2006) montrent que le PPA répond à cette règle et présente

un comportement d'habituation corrélé à l'attention que les sujets portent à la répétition de stimulus représentant des scènes.

Nous ne l'avons pas testé statistiquement mais la figure 2.7 semble indiquer une tendance au fléchissement de la réponse neuronale dans le PH lors de la présentation de stimulus cohérent. Ce phénomène ne se retrouve pas dans les aires visuelles étudiées. Cela laisse donc à penser que le PH serait uniquement sensible à la cohérence globale de nos stimulus transparents. La présentation répétée de cette cohérence durant les 27 secondes d'un bloc entraînerait une habituation du PH à cette propriété. Contrairement aux aires visuelles qui sont insensibles à cette répétition. En effet leurs suractivations en condition de cohérence est le fruit de feedbacks provenant de régions de plus haut-niveau telles que le PH. Les suractivations observées dans les aires visuelles pourraient révéler une ambiguïté du codage des informations locales engendrées par le filtre transparent (deux propriétés, celle du fond et celle du filtre, pour une seule information). Cette ambiguïté étant modifiée à chaque projection d'image (modulation de direction différente), il ne peut pas y avoir d'habituation. Cette observation plaide donc en faveur de l'hypothèse qui place le PH en responsable du traitement de cohérence qui par la suite module l'encodage au niveau de V1.

Afin d'examiner davantage ce principe de communication entre les régions corticales que nous avons identifiées, nous analysons plus finement certaines variations de nos conditions.

Modulation de l'activation dans le réseau

Nous avons développé dans le chapitre 3 un modèle statistique nous permettant de prendre en compte les variabilités inter- et intra-sujet afin d'être le plus sensible possible aux variations induites par notre protocole. Ainsi nous avons analysé les effets de certains facteurs et de certaines covariées à la Cohérence qui peuvent nous renseigner sur le rôle joué par les régions qui nous intéressent. Nous avons restreint l'analyse à deux régions d'intérêt du réseau, le parahippocampe (PH) et à défaut de localiser précisément les aires visuelles de chaque sujet, nous avons centré notre deuxième région d'intérêt sur le pic d'activité aux sein des aires visuelles de chaque sujet (AV), V1-V2.

Le modèle révèle trois types d'interactions significatives. Une interaction du troisième ordre : *Cohérence :Region :Modulation*. La figure 3.5-A a permis d'interpréter cette inter-

action. On constate que selon les deux aires corticales isolées, les activations sont définies par une fonction dont la pente est plus importante en condition de cohérence qu'en non-cohérence. C'est à dire que nous montrons une différence entre les régions de sensibilité aux changements de niveau de modulation selon les conditions de cohérence ou de non-cohérence. Il faut garder à l'esprit que ce graphique n'illustre pas une simple différence Cohérent *VS* Non-Cohérent. Cette différence de sensibilité varie selon les aires corticales : AV a une activité davantage liée aux niveaux de modulation de la cohérence que le PH.

Nous constatons aussi que dans les deux régions, les pentes associées à la condition de non-cohérence ne sont pas significativement différentes d'une pente nulle. Dans AV et PH, les pentes ne révèlent donc pas le codage local de la modulation des contrastes de cônes. Le codage étant le traitement des informations locales tel que les niveaux de contrastes. Il faut donc être conscient que les différences des contrastes de cônes impliquées par les différents niveaux de modulation ne sont pas révélées par ces pentes. Cela veut dire que les activités observées en condition de cohérence dépendent significativement du niveau de modulation du stimulus, mais que la différence d'amplitude entre Cohérent et Non-Cohérent dépend de la région. Ainsi, nous ne pouvons conclure que sur une différence de sensibilité aux niveaux de modulation de la cohérence.

Également, les activations des régions corticales étaient peu influencées par une augmentation des modulations au bord du stimulus Non-Cohérent qui était plus fort que le Cohérent. C'est un point que nous avons étendu dans les tests de contrôle du contraste spatial.

La deuxième interaction significative est : *Axe :Region*. La figure 3.5-B montre la différence entre les activations liées aux modulations le long de l'axe S et celles liées aux modulations le long de l'axe LM. Cette différence est significative dans les aires corticales AV et pas dans le PH. Cet effet est indépendant du facteur Cohérent. Ceci traduit la différence de sensibilité aux différences liées à l'axe de modulation donc à la différence de codage entre ces deux aires. Les modulations le long de l'axe S induisent des contrastes de cônes deux fois plus importants que les modulations le long de l'axe LM. On peut en conclure que le PH est aveugle à ces contrastes locaux contrairement à AV. Donc le PH n'est pas impliqué dans le codage des niveaux de modulation locale mais il est impliqué dans le traitement de la modulation de la cohérence globale et est indépendant des directions des modulations chromatiques.

On peut s'interroger sur la validité d'une comparaison des comportements de nos deux régions distinctes. Ainsi, en contrastant les activités dans une région, on peut faire ressortir une activation spécifique de cette région selon les conditions testées. Cependant, les niveaux de suractivation qui ressortent de ces contrastes ne sauraient être comparés entre différentes régions. En effet, deux régions peuvent posséder des niveaux d'activités intrinsèquement différents, alors même que leur différence d'activité par rapport à une même modulation ne doit pas impérativement être comparable. Dans le chapitre 3, nous avons introduit dans notre modèle une variance spécifique à chaque région sur l'ensemble des mesures enregistrées de chaque sujet individuellement. Dans une certaine mesure, ceci pondère également les différences de comportements dont nous parlions précédemment mais ne les normalise pas pour autant. Effectivement, la pondération des variances a été estimée sur l'ensemble des données observées (indépendamment des facteurs) pour chaque région. Par conséquent, les variations imbriquées, telles que celles induites par les niveaux de modulation, sont invisibles à la normalisation des variances globales compte tenu que des variations plus importantes sont induites par la condition de cohérence. En effet l'importance de cette variation est la base même de cette analyse car c'est sur elle que l'on s'est fondé pour déterminer les deux régions d'intérêt (AV et PH).

En substance, cette analyse nous permet de démontrer que le parahippocampe n'est pas sensible au codage contrairement aux aires visuelles et suggère qu'il n'est pas sélectif à la chromaticité (Figure 3.5-B). La figure 3.5-A ne rend compte que des différences induites par la présence ou non de la transparence. Donc la significativité des variations d'activité en condition de cohérence dans le PH est uniquement due à l'augmentation de l'effet global de transparence, non pas au codage chromatique qui l'a défini. On ne peut pas avoir le même raisonnement pour AV étant donné que la figure 3.5-B montre une sélectivité chromatique, c'est à dire une sensibilité au codage chromatique dans cette région. L'augmentation observée dans AV peut être induite par l'ambiguïté croissante de l'interprétation des informations locales dans la zone transparente.

L'assignement des propriétés des bords est un mécanisme clé dans l'interprétation d'une image (Adelson, 2000). L'interprétation des bords dans un sens ou dans l'autre selon les contrastes permet de déterminer la forme des objets perçus. Dans ce sens, les cellules des aires visuelles précoces ont un rôle important à jouer grâce à leur champ récepteur spécifique à certaines orientations des bords (Figure 1.1, Zhou et al. (2000)). Au bord des surfaces, les cellules de V2 encodent l'emplacement de l'objet et les cellules de V1 encodent les contrastes locaux. La présence de transparence peut modifier le traitement de

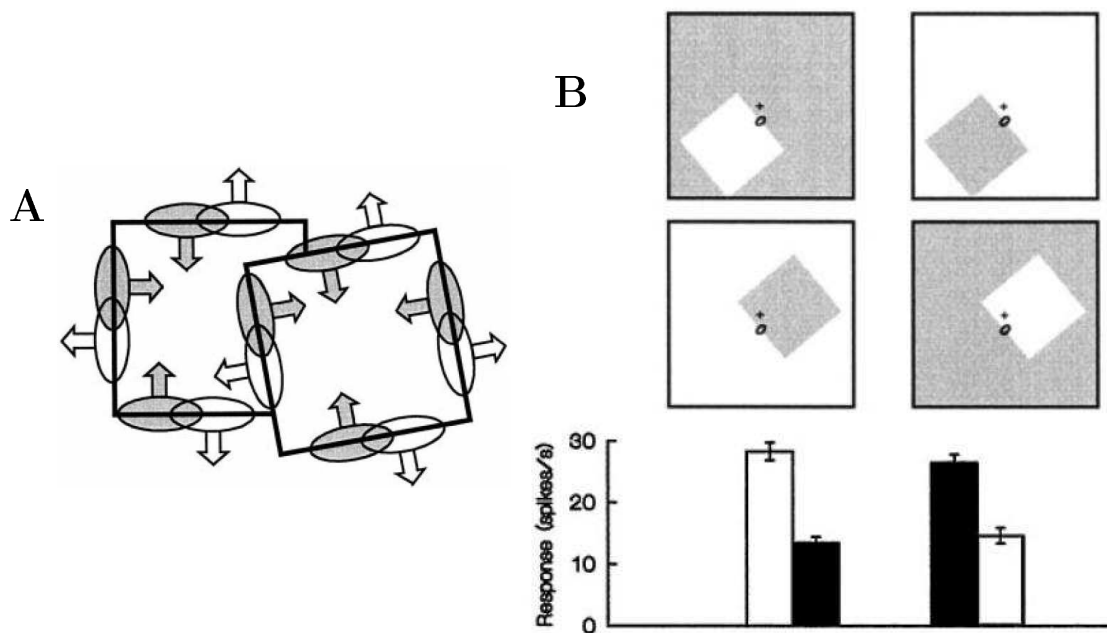


FIG. 1.1: Zhou et al. (2000). **A** - Illustration de la représentation corticale des contrastes des bords pour deux carrés superposés. Les ellipses représentent la localisation et l'orientation des champs récepteurs, les flèches représentent les directions de remplissage des surfaces préférées des neurones en question. Chaque bord est représenté par deux populations de neurones à orientation sélective dont l'activité code le côté du remplissage de la surface. Donc l'information à propos de la localisation, de l'orientation, du gradient chromatique et de luminance et de la direction de ce gradient le long des bords est multiplexée dans les réponses des neurones. **B** - Fréquence de décharge neuronale des cellules de V2 dont le champ récepteur est représenté par une ellipse. Les barres blanches représentent les réponses liées à la présentation des carrés blancs, les barres noires, les carrés noirs. On note que les réponses ne sont pas en fonction du gradient du contraste mais de la position du carré, contrairement aux cellules de V1 qui sont uniquement sélectives à la polarité des contrastes.

ces bords. Dans la figure 1.2, on constate que selon les informations globales de l'image, le système peut détecter le bord du carré gris (**B**) ou bien percevoir de la transparence ce qui a pour effet de faire disparaître la perception du bord du carré gris (**A**) pour laisser place à la perception d'une barre grise. Dans les deux images les contrastes locaux sont identiques.

La dynamique que nous avons suggérée entre les régions activées (PH et AV) trouve un écho dans l'étude de Qiu et von der Heydt (2007) qui illustre le feedback que nous plaçons entre le PH et les aires visuelles avec la figure 1.2. Cette figure montre une activité positive représentant la tendance vers l'activité liée à la condition contrôle (encodage d'un carré gris sur la droite du champ récepteur) sans perception de transparence qui, lorsqu'elle est présente, modifie complètement l'activité des neurones de V2 pour inverser la tendance négativement avec un temps de latence de 100ms. Le bord du carré n'est plus encodé puisque l'on perçoit maintenant une barre. Cette modification et ce délai illustrent par-

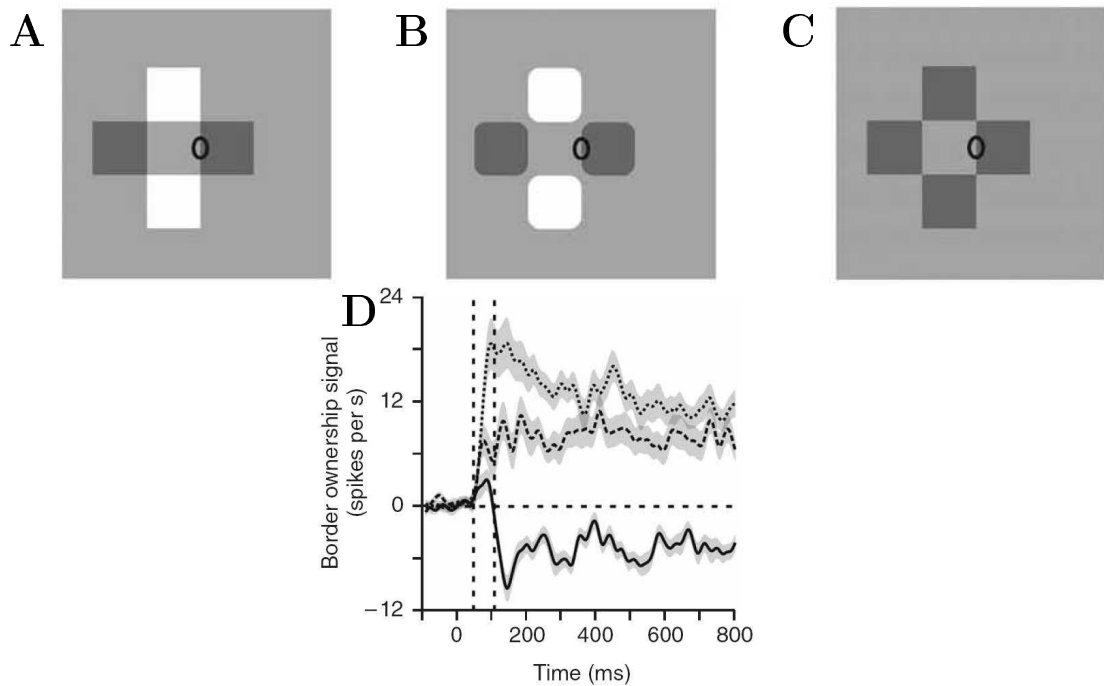


FIG. 1.2: Qiu et von der Heydt (2007). Influence de l'indice de transparence sur la réponse des cellules de V2. Dans **A**, **B** et **C** les ellipses représentent le champ récepteur des neurones étudiés. Les carrés ont la même localisation. Les carrés ont les mêmes propriétés de surface en **A** et **B**. La différence entre ces deux dernières est l'arrondissement des angles des carrés en **B** ce qui a pour effet de faire disparaître le phénomène de transparence sans modifier les informations contenues dans les champs récepteurs étudiés. Le graphique **D** représente la réponse au cours du temps des neurones. On remarque que les conditions **B** (ligne en gras et pointillée) et **C** (ligne en pointillée) induisent une réponse positive. Le carré gris est isolé du fond selon ce bord. Alors que la transparence élimine la perception d'un carré pour une barre traversée d'une surface transparente et cette modification se mesure neuronalement par une modification négative de l'activité après un délai de $110ms$.

faitement l'existence d'un feedback pouvant provenir, selon les résultats de notre étude, du PH.

Enfin, dans cette analyse nous observons une tendance que la statistique ne valide pas avec un $p = 0.08$. Il s'agit de l'interaction de troisième ordre *Coherence : Hemisphere : Region*, ce qui veut dire que la différence Cohérent VS Non-Cohérent dépend des régions mais cette différence est plus importante dans un hémisphère. La figure 3.6 semble indiquer une prédominance du PH de l'hémisphère gauche dans le traitement de la cohérence par rapport au PH de l'hémisphère droit. Cette observation va dans le sens des travaux de Dojat et al. (2006) qui ne trouvaient que des activations dans le PH gauche. On trouve ici une explication potentielle des différences entre notre réseau, mises en évidence dans le chapitre 2, et leur résultat. La multiplication des sujets et les performances de l'IRM 3

Tesla que nous utilisons ont fait émerger des activations infraliminales dans les travaux précédents. L'existence éventuelle de ces activités infraliminales avaient été évoquées par Dojat et al. (2006) et nos résultats viennent conforter cette idée.

Contrôle du contraste spatial

Nous venons de nous étendre sur l'interprétation des régions suractivées pour le traitement de la cohérence. Cependant dans le chapitre 2 nous avons également mis en évidence des activations liées au traitement de la non-cohérence. Notamment des activations dans les aires visuelles. Cependant, si nos stimulus sont égalisés localement, comment expliquer cette différence d'activation. Cette remarque nous amène à nous interroger sur le contrôle des contrastes entre nos deux conditions. Les activations des aires visuelles en condition de non-cohérence (NC - C) font envisager d'autres biais. En effet, la construction des stimulus nous permettait d'afficher localement exactement les mêmes propriétés de surface, mais de ce fait nous apportons une différence de contraste local aux frontières entre les disques qui composent le damier du fond. Dans l'expérimentation du chapitre 4, nous avons modifié ce contraste local pour en évaluer son effet.

La confection du stimulus est toujours un compromis pour mettre en avant tel ou tel phénomène. Les stimulus parfaits opposeraient deux conditions qui ne diffèrent que par le phénomène étudié. Initialement dans notre première expérience, nous avons opposé deux conditions en contrôlant que leurs propriétés locales physiques étaient identiques dans le temps. Ainsi nous étions assurés que les conditions (Cohérent, Non-Cohérent) n'étaient pas traitées différemment à l'intérieur d'un bloc dès les premières opérations du système visuel. Cependant ce contrôle était au détriment des considérations spatiales qui devenaient distinctes. La deuxième série d'expérimentation (Chapitre 4) vise à contrôler cette différence de contraste spatial entre les conditions de cohérence et de non-cohérence.

Le réseau mis en évidence est comparable à celui de la première expérimentation avec des activations plus robustes et plus étendues dans les aires précoces. Dans la première expérience, les images en condition non-cohérence étaient localement plus contrastées que celle de la cohérence, ce qui pouvait induire une suractivité des aires visuelles pour la non-cohérence. De ce fait, si l'augmentation d'activité induite par la cohérence n'est pas significativement plus importante que l'augmentation d'activité apportée par le contraste spatial, alors l'effet de la cohérence pourrait être silencieux à l'analyse (Figure 1.3-A).

Dans les tests Contrôles nous avons tenté d'équilibrer les contrastes locaux. En modérant les activités liées aux contrastes spatiaux, nous rendons l'analyse plus sensible aux effets de la cohérence (Figure 1.3-B). En effet, les résultats montrent que l'ajustement des contrastes locaux ne modifie que les activations dans les aires précoces. Le codage de ce contraste spatial avait donc bien un lien avec les observations mesurées dans les aires visuelles de bas niveaux. Ceci explique pourquoi les activités liées à la non-cohérence de la première expérience ont disparu dans les aires visuelles pour mieux laisser apparaître les activités liées à la cohérence.

Dans ces tests contrôles nous avons utilisé un seul niveau de modulation (maximum) contrairement aux tests initiaux qui utilisaient trois niveaux de modulation. L'utilisation de niveaux de modulation plus importants dans ces tests contrôles est étrangère aux améliorations dans les aires visuelles que nous observons car les effets des niveaux de modulation sont contrebalancés dans les deux conditions (Cohérent, Non-Cohérent).

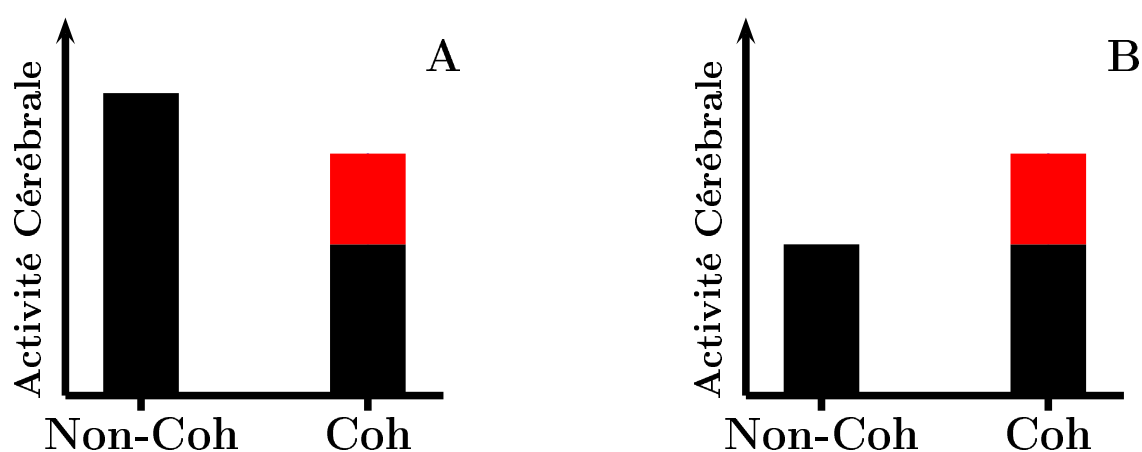


FIG. 1.3: Schéma des activités mesurées en ne considérant uniquement que le traitement des informations locales (barres noires). Le contraste augmente l'activité en condition Non-Cohérente. Pour la première expérience où le contraste spatial n'était pas contrôlé (A) le contraste (↓) Cohérent VS Non-Cohérent peut être négatif (l'activité dû à l'effet de cohérence est masquée). En condition contrôle (B), cette activité est mise en évidence.

Contrôle Achromatique

Les problèmes de contrastes spatiaux perturbaient la lecture des activations dans les aires visuelles. En raisons des contraintes liées aux limites physiques des canaux de notre système de présentation de stimulus, les vecteurs de translation en condition achromatique

peuvent être de plus grande amplitude que ceux utilisés précédemment dans les conditions chromatiques. Nous n'avons pas égalisé les contrastes de luminance entre les stimulus de la première expérimentation (Chapitre 2) et les tests achromatiques (chapitre 5) afin d'utiliser la plus grande gamme de translation possible, de produire la plus large palette de stimulus différents et ainsi de ménager le sujet en rendant l'expérience moins monotone. Ceci a pour conséquence, comme nous l'avons montré dans le chapitre 5, d'augmenter les contrastes spatiaux. De ce fait, en condition achromatique, on retrouve des activations dans les aires visuelles pour le contraste Cohérent *VS* Non-Cohérent bien plus importantes que dans la première expérimentation. Cette suractivation s'explique par les niveaux de modulation et par conséquent des contrastes spatiaux plus importants en condition achromatique que dans la première expérimentation.

Concernant les activations liées à la cohérence (C - NC), nous retrouvons un ensemble d'activations comparables à celles mises en évidence précédemment avec des activations qui s'étendent des aires visuelles jusqu'à des aires de haut-niveau ventral tel que le parahippocampe (Figure 5.2). Ce dernier demeure activé de la même façon que dans la première expérimentation car dans les deux séries de tests leurs activations se recouvrent. Pour autant les activations ne sont pas totalement comparables, les régions ventrales sont peu ou pas activées en condition achromatique. On note que les activités sont plus étendues dans l'hémisphère droit. Cette différence hémisphérique entre traitement chromatique et achromatique rappelle les études de Morita et al. (2004) qui indiquaient une prévalence de l'hémisphère gauche dans le traitement conscient des informations chromatiques. Les aires ventrales correspondantes ne sont donc pas impliquées strictement dans le traitement des informations globales d'une scène. Il peut exister des régions impliquées dans l'intégration globale d'informations chromatiques ou achromatiques. L'ensemble des autres régions que nous avons mises en évidence n'est donc pas lié au traitement des informations globales de l'image indépendamment de la chromaticité.

Implication du PPA

Les activations les plus antérieures, situées dans le gyrus parahippocampique lors de la cohérence chromatique ont déjà été révélées par l'étude de Dojat et al. (2006). Les auteurs concluent sur la relation de cette région avec l'assignation des propriétés des objets. En effet les traitements effectués par cette région sont de haut-niveau et ont été impliqués dans des processus intégratifs. Le lobe temporal médian est reconnu pour être impliqué dans

les tâches mnésiques (Squire et Zola-Morgan, 1991) et de navigation (O'Keefe et Nadel, 1978; Aguirre et al., 1996; Maguire et al., 1997; Ghaem et al., 1997; Aguirre et D'Esposito, 1999). Cependant le rôle très précis que joue cette région dans ces tâches est encore mal défini. De nombreuses régions fonctionnelles sont ainsi délinées (Martin et al., 1997; Downing et al., 2006) et notamment le PPA dont les coordonnées semblent comparables à nos activations (Figure 6.1). Cette région a été baptisée ainsi car elle répond spécifiquement lorsque un sujet voit une image d'un lieu (the Parahippocampal Place Area, PPA). La sensibilité de cette région à la cohérence spatiale de l'environnement d'une scène (Epstein et Kanwisher, 1998), nous amène à faire le parallèle avec le traitement de la globalité d'une scène que nous étudions. Nos activités isolées dans le parahippocampe reflètent-elles une activation du PPA ? Le PPA est-il impliqué dans le traitement de cohérence sous-jacente à la perception de la transparence ?

Les analyses par régions d'intérêt nous montrent que nos activations dans le PH ne sont pas strictement englobées dans le PPA. Elles ne font que le chevaucher. Ce chevauchement pose la question de la définition même du PPA. En effet, on peut s'étonner que cette région ait été baptisée avant même que les traitements qu'elle réalise soient clairement définis. Une région traitant les lieux (Place), comme la définissent Epstein et Kanwisher (1998), semble une caractérisation trop large pour être pertinente. En effet, des dommages dans le gyrus parahippocampique lingual impliquent des déficits de navigation basés sur la reconnaissance de points de repère (Landis et al., 1986; Aguirre et D'Esposito, 1999; Bohbot et al., 1998; Epstein et al., 2001; Habib et Sirigu, 1987); donc impliquent des déficits de l'identification de lieux familiers fondée sur leur apparence et leur structure géométrique. Partant de cette observation, on s'interroge sur le rôle du PPA, soit dans le traitement des surfaces, dans l'encodage en mémoire ou bien les deux (Epstein et al., 1999). Cependant, Epstein et al. (2001) étudient des patients lésés à la suite d'un accident vasculaire. Il ressort de cette étude que le PPA est impliqué sélectivement dans le traitement d'informations géométriques de l'environnement d'une scène (agnosie de topographie). Ils décrivent leurs patients comme étant incapables d'apprécier la globalité d'une scène, même si tous les détails qui la composent sont parfaitement perçus. De plus, ils notent un rôle prépondérant dans l'encodage en mémoire (non l'extraction d'information en mémoire). Ils font le lien avec les processus liés à la navigation. Le PPA chevauche avec des régions activées dans la navigation par Aguirre et al. (1996). Cependant le PPA défini par Epstein et Kanwisher (1998) était mis en évidence dans des enregistrements où le sujet regardait passivement les stimulus sans qu'il lui soit demandé une tâche de navigation ou de reconnaissance.

Nos activations mettent en avant les processus d'intégration globale des informations contenues dans une scène. Le traitement global des surfaces permet de mieux traiter l'homogénéité d'un objet. Les images utilisées par Kanwisher pour isoler le PPA provoquent également une différence dans le traitement des perspectives et des effets d'éclairage (ombrage ...). Par conséquent, notre étude semble plaider pour une division du PPA en unités de traitement plus spécifiques, telle que le traitement de l'homogénéité globale de certains éléments d'une scène. Le traitement de la transparence tout comme les effets d'ombre permet de conserver l'intégrité des surfaces sans les découper selon des variations locales induites par des modifications de l'environnement (éclairage, filtre). Cette explication trouve un écho dans le travail de Ishai et al. (2002) qui explique que les régions telles que le PPA et le FFA sont mal définies fonctionnellement. Il ne faut pas leur attribuer un rôle catégoriel. Dans la littérature, on trouve des régions voisines codant chacune pour des catégories de stimulus bien précises : pour des bâtiments (PPA ; Epstein et Kanwisher (1998)), des visages (FFA ; Kanwisher et al. (1997)), le corps (EBA ; Downing et al. (2001)) et des lettres (WPA ; Polk et Farah (1998); Polk et al. (2002)). La ségrégation peut être poussée encore plus loin. On voit apparaître des régions spécifiques aux traitements des objets manufacturés et des objets du vivant comme les végétaux (Downing et al., 2006). Ces études mènent à la distinction de régions de plus en plus petites et sélectives mais ne nous renseignent pas sur les processus mis en jeu. Ces distinctions catégorielles ne sont définies que sémantiquement et non visuellement. Pouvons nous différencier les réponses induites par un grain de raisin et une bille dans ces régions ? Et qu'en est-il si ces items sont dessinés ? Il semble plus pertinent de s'intéresser à l'encodage des caractéristiques du stimulus, par exemple la cohérence spatiale de certaines informations, comme nous le faisons dans ce travail. L'isolation de régions catégorielles ne reflète que leur sensibilité aux propriétés spécifiques à ces catégories. Dans le cas du PPA, à la différence des visages, le traitement des lieux passe par une sensibilité à la cohérence spatiale afin de former des homogénéités dans la scène. Mais cette représentation des lieux partage des propriétés communes avec d'autres catégories, on trouve une activité spécifique distribuée dans tout le cortex visuel, y compris le FFA, le pic se situant dans le PPA.

Ceci souligne l'importance du choix des stimulus contrastés pour mettre en avant le véritable rôle fonctionnel d'une région corticale. À la différence de la plupart des travaux étudiant le PPA, nos stimulus isolent le traitement d'une propriété de l'image et non pas le traitement catégoriel de l'image. Cependant des récents travaux prennent ces remarques en considération et suggèrent que le PPA représente la structure visuospatiale d'une scène

(Epstein et Higgins, 2006). De plus, l'activité du PPA ne varie pas selon le contenu d'une scène mais selon le point de vue (Epstein et al., 2003). Le chevauchement de nos activités avec le PPA nous permet à la fois de nous conforter dans l'implication de nos activations dans le traitement global d'une image et à la fois de spécifier le rôle du PPA dans la perception des lieux.

Les conditions d'éclairage sont un paramètre à prendre nécessairement en compte pour traiter l'organisation visuospatiale d'une scène. Comme nous l'avons introduit dans la première partie, la notion d'atmosphère joue un rôle dans le traitement des propriétés des surfaces. Le traitement des conditions d'éclairage est une étape qui précède le traitement des surfaces (Maloney, 2002). Ce sont ces indices qui permettent de distinguer un changement spectral résultant d'un changement de surface ou bien d'un changement de condition d'éclairage. La base anatomique de ces traitements a été très peu étudiée. La constance chromatique a été localisée ventralement dans des aires de haut-niveau telles que V4 (Zeki, 1983c,a,b; Wachtler et al., 2003). Dans notre étude, le PH apparaît étroitement lié au traitement des indices globaux d'une scène afin d'analyser les conditions d'éclairage qui se trouvent matérialisées par un filtre transparent, tandis que les changements de matériaux (surfaces) semblent analysés dans des régions latérales.

Non-cohérence : Implication du LOC

À l'instar des activations dans le PH dont les coordonnées nous ont permis de faire le lien avec le PPA défini fonctionnellement, les coordonnées de nos activations latérales liées au traitement de la non-cohérence correspondent au Complexe Latéro-Occipital (LOC). En ne considérant que les pics d'activation qui ressortent de l'analyse du LOC de tous nos sujets, les coordonnées sont comparables à celles décrites dans la littérature pour le LOC (Figure 7.2). Cependant l'analyse ROI que nous avons effectuée ne révèle pas de lien entre nos activités et le LOC. Nous pouvons discuter de ce point. En effet on peut s'interroger sur notre méthode de délimitation du LOC. Celles que l'on rencontre dans la littérature sont plus étendues que les nôtres. Pour autant nous utilisons les mêmes protocoles que les travaux cités dans la figure 7.2.

Contrairement au PPA, le LOC est identifié depuis longtemps (Malach et al., 1995) et ses propriétés sont bien connues. Les études de Grill-Spector et al. (1998) ont montré que le LOC pouvait être activé par toutes sortes d'indices (texture, luminance et mouvement) indifféremment. Mais Self et Zeki (2005) insistent sur le fait que les contrastes de stimu-

lus utilisés masquent les différences d'activation du LOC selon la modalité. Ils démontrent qu'un protocole d'habituation révèle des activations différentes au sein du LOC selon que la forme est définie par le mouvement ou la couleur. Nous pouvons donc faire l'hypothèse que le choix de stimulus formés d'objets complexes en noir et blanc n'étaient peut être pas suffisamment proches pour les comparer à nos stimulus colorés de formes géométriques simples. Conformément à cette possibilité, il est intéressant de noter que les activations latérales mises en évidence lors du traitement de la non-cohérence sont nettement distinctes pour les stimulus chromatiques et achromatiques (Figure 7.4). Ceci confirme les travaux de Self et Zeki (2005) concernant le fractionnement du LOC selon les modalités qui définissent les objets. Cette réflexion peut nous faire considérer l'implication du LOC dans le traitement de la non-cohérence malgré les résultats négatifs de nos analyses statistiques en ROI. Nos stimulus de formes simples et définis chromatiquement peuvent activer le LOC différemment des stimulus complexes achromatiques.

Nous insistons sur l'identification du LOC car c'est la seule aire bien définie qui soit proche de nos activations dorsales. V5 peut aussi être considérée ; mais si on regarde précisément ses coordonnées (tableau 1.2) on note que nos activations sont positionnées plus postérieurement. Ceci nous conforte également sur la construction de notre protocole dans lequel nous avons ajouté un délai (100ms) entre la présentation de chaque modulation afin d'éviter les effets de mouvements. L'indépendance de nos activités avec V5 confirme que ce phénomène de mouvement a été contrôlé de façon appropriée.

H. gauche			H. droit			Références
-47 ±4	-76 ±5	2 ±3	44 ±3	-67 ±3	0 ±5	Dumoulin et al. (2000)
-41 ±6	-69 ±6	2 ±5	41 ±4	-67 ±5	2 ±3	Watson et al. (1993)
-45 ±4	-76 ±8	3 ±3	45 ±4	-76 ±8	3 ±3	Tootell et al. (1995)

TAB. 1.2: Relevé de quelques coordonnées Talairach (x,y et z) d'études précédentes désignant la région V5.

Implication des aires rétinotopiques

L'analyse rétinotopique individuelle de certains sujets révèle une activation assez large de toutes les aires visuelles précoces en condition de cohérence. Il est troublant de constater que les aires visuelles sont activées rétinotopiquement différemment selon la condition. La

non-cohérence active des zones codant des régions fovéales à la différence de la cohérence qui active davantage des régions codant la périphérie (Figure 8.3). En considérant que nos stimulus sont invariants quelle que soit la condition en dehors de la surface de l'anneau, il est difficile d'expliquer cette distinction.

L'analyse rétinotopique des activations isolées lors des tests de contrôle du contraste spatial indique que les activations liées à la cohérence envahissent les régions activées précédemment pour la non-cohérence. La question du contrôle spatial n'était donc pas inutile. En condition achromatique on observe une suractivation des aires visuelles en condition de non-cohérence (Figure 5.4 et Figure E.3). Nous avons explicité le fait que le contrôle du contraste spatial biaisait l'étendue des activations dans les aires visuelles primaires. Ce contraste n'est pas contrôlé en condition achromatique. Cependant, les tests achromatiques semblaient indiquer un désengagement des aires ventrales en l'absence d'informations chromatiques. Les limites de notre méthode de délimitation des aires rétinotopiques ne nous permettent pas d'isoler V4. Cependant une analyse ROI dans un V4 hypothétique défini grâce aux coordonnées recueillies dans la littérature nous renseigne sur la dépendance de l'activité de V4 droit avec la présentation de cohérence chromatique. Les conditions de cohérence achromatique n'activent pas V4 droit. Contrairement à V4 gauche qui semble indiquer une activation (plus faible) en condition de cohérence achromatique. Les activations de V4 seraient par conséquent liées à la présence d'informations chromatiques mais pas strictement à la cohérence. Cependant V4 gauche semble jouer un rôle dans le traitement de la cohérence globale des informations, qu'elles soient chromatiques ou achromatiques. Ceci va dans le sens d'une dichotomie plus fine de V4 permettant d'isoler une sous-région sensible au traitement d'informations spatiales. Les études utilisant les Glass Pattern (Glass, 1969) ont notamment mis en évidence un traitement de la forme globale dans V4 (Tse et al., 2002; Mahler, 2006). Une distinction hémisphérique semble se mettre en place selon le traitement global chromatique ou achromatique.

Conclusion

Dans les environnements naturels, les objets sont incorporés dans des scènes complexes. Très rares sont les situations où ils sont clairement isolés du fond. Le contexte influence notre perception des objets. Par exemple, la détection d'une cible peut être perturbée quand elle apparaît derrière un objet plus ou moins opaque. L'une des tâches les plus importantes du système visuel est la segmentation des éléments de leur contexte et leur intégration comme des objets individuels. De très nombreux travaux se sont intéressés à ces

traitements, depuis les études de la psychologie Gestaltienne (Wertheimer, 1938; Koffka, 1935) jusqu'aux approches computationnelles (Roelfsema et al., 2002; Kelly et Grossberg, 2000; Grossberg, 1994). La psychophysique s'est également intéressée à la question (Hess et Field, 1999; Polat et Bonneh, 2000) ainsi que la neurophysiologie (Fitzpatrick, 2000; Lamme et Roelfsema, 2000) et dernièrement les techniques d'imagerie ont apporté des éléments de réponse (Kourtzi et al., 2003; Altmann et al., 2003; Angelucci et al., 2002). Malgré l'étendue de toutes ces études, nous ne savons que très peu de choses sur les traitements des informations de contexte, leur rôle dans la perception et leur représentation dans le cerveau humain.

Angelucci et Bressloff (2006) décrivent le fait d'un neurone de V1 modulé par des informations pouvant se trouver bien au delà de son champ récepteur. Ils proposent un modèle intégrant des connexions feedforwards, latérales et feedback pour rendre compte de cette influence du global sur le local au niveau de V1. En effet, ils considèrent que les connexions latérales peuvent expliquer certaines intégrations mais seulement à très faible distance. Les intégrations globales d'une scène nécessitent des mécanismes de feedback. Par conséquent, ces intégrations impliquent des aires corticales de plus haut-niveau possédant des champs récepteurs plus larges. C'est la raison pour laquelle, et en accord avec les travaux précédents de Dojat et al. (2006), nous considérons ici que les mécanismes impliqués dans l'intégration globale se placent à un niveau cortical de haut-niveau. Ainsi les techniques d'imagerie fonctionnelle permettent de révéler quelques éléments de réponse concernant cette intégration d'informations globales entraînant la perception de surfaces en s'appuyant sur l'exemple de la transparence.

Dans la présente thèse, nous mettons en évidence l'existence d'un réseau occipito-ventromédian spécifique au traitement de la cohérence globale d'informations. Ce réseau n'est pas spécifique à la saillance, ni à la chromaticité et au contraste spatial et temporel. Nous confirmons ainsi les travaux de Dojat et al. (2006) qui avaient mis en évidence une activation dans le gyrus parahippocampique (PH) gauche lors de présentation de stimulus transparents.

Nous avons fait le lien entre ces activations du PH et la région fonctionnellement dénommée PPA. Le rapprochement entre les deux s'explique par la cohérence spatiale commune aux stimulus qui les révèlent.

La mise en évidence de plusieurs activations entraîne des questions de dynamique sur

l'échange d'informations entre les régions composant ce réseau.

La dynamique du réseau que nous suggérons semble indiquer un contrôle feedback des régions de plus haut-niveau (PH) qui modulent ainsi les activités des aires visuelles (V1 et V2) révélant de la sorte l'ambiguïté induite par la transparence. Cette dynamique reste discutable. On peut se demander comment communiquent les régions qui la compose ? De nombreux travaux adoptent le même type d'interprétation. Ils indiquent que les informations d'environnement provoquent une activation différentielle des aires visuelles V1 et V2 modulées par des feedbacks provenant de régions de plus haut-niveau (Ban et al., 2006; Schwabe et al., 2006; Yoshino et al., 2006). Ces activations ne peuvent pas s'expliquer par les communications latérales à l'intérieur de ces régions.

Si ce modèle est avéré, cela pose un problème de dynamique. En effet, si on considère que l'information remonte hiérarchiquement les voies visuelles, les feedbacks peuvent se produire entre deux régions connectées. Cependant, lorsque l'information parvient au PH les retours que celui-ci peut envoyer arriveront trop tard pour moduler les activations dans V1 qui auront déjà progressé. C'est pourquoi, la dynamique des traitements visuels a été décrite par certains auteurs (Morand et al., 2000; Chen et al., 2006) comme répondant au modèle "Frame and Fill". Dans ce modèle, des informations entrent rapidement dans les régions de haut-niveau du système visuel par le système M et certainement par des projections directes provenant du thalamus. Les entrées rapides structurent les traitements qui seront appliqués aux informations, plus lentes, qui vont entrer dans le système visuel par les voies classiques (V1). De même il a été montré que le FEF répondait plus vite que V2 et V4 (Nowak et Bullier, 1998). À la lumière de tels phénomènes, l'existence de voies parallèles et plus rapides que le traitement ascendant classique, il reste à expliquer la dynamique des régions que nous avons mises en évidence ? L'implication de feedbacks dans le traitement de la transparence suggère des voies de traitements rapides.

Perspectives

Ce travail est pionnier dans le domaine de la transparence et amène nécessairement de nombreuses questions. Certains aspects mériteraient d'être approfondis. Notamment grâce aux techniques de rétino-topie, une des premières analyse à mettre en oeuvre serait de délimiter les aires visuelles de chaque sujet (V1, V2 et V3). Au delà de V3, les résultats diffèrent selon les techniques et le matériel utilisé mais l'aire V4 reste isolable par des contrastes Chromatiques VS Achromatiques. Par la suite il faudra affiner l'étude de la

cohérence dans ces régions (ROI). Ceci nous permettrait également de quantifier plus finement les différences d'activation lors de la présentation de cohérence achromatique et chromatique. Nous pourrions ainsi définir précisément quelles aires sont impliquées ? Comment réagissent-elles selon les variations (axe de modulation, niveau de modulation) ? Existe-il des latéralisations ? Toujours sur ce thème, nous pourrions étudier la rétinotopie de la région que nous avons isolée dans le PH. C'est une expérience que nous avons prévue lors de la construction des stimulus. La forme en anneau de la région modulée a été choisie pour pouvoir adapter les protocoles utilisés pour mettre en évidence le caractère rétinotopique des aires visuelles (expansion et contraction de l'anneau).

La psychophysique tente de déterminer le modèle le plus prédictif de la perception de la transparence. Il est intéressant d'étudier ces différents modèles par l'imagerie cérébrale. Existe-t'il des variations d'intensité des réponses neuronales selon le modèle utilisé ? À l'instar des études de Gerardin et al. (2006), l'imagerie peut comparer les activations selon les différents modèles de transparence décrits. Des analyses ROI dans les régions que nous avons mises en évidence dans ce travail permettront d'évaluer l'influence de chaque modèle.

Nous l'avons vu au travers de nos différents tests contrôles, il est difficile de s'affranchir de toutes les variations de contrastes locaux qui diffèrent selon la condition de cohérence et de non-cohérence. De ce fait il est complexe d'extraire les activités inhérentes au traitement de la cohérence globale. Par analogie aux études des contours illusoires, nous pourrions produire de la transparence illusoire. À l'instar de l'étude de Sasaki et Watanabe (2004), grâce aux phénomènes de Néon Color Spreading nous pourrions produire de la transparence illusoire et observer ce qui se passe spécifiquement dans le PH. Le Watercolor Effect, que nous avons décrit dans la première partie, semble également une matière intéressante pour cet objectif (Pinna, 1987).

Les paradigmes d'habituation sont de bonnes méthodes pour isoler les régions sensibles à un effet et pour composer avec les difficultés de contrôle des contrastes locaux. Une tendance s'est dégagée de notre étude mais il faudrait davantage creuser cet aspect de l'habituation du PH et des aires visuelles.

La dynamique du réseau isolé reste une question essentielle. Mis à part les enregistrements intracrâniens que l'on ne peut réaliser que chez le singe (auquel cas il reste à montrer la correspondance entre notre réseau identifié sur l'Homme et ce qui se passe chez le singe.

La comparaison est loin d'être évidente), deux techniques s'offrent à nous. En restant dans le domaine de l'IRM fonctionnelle, l'application d'un protocole événementiel nous permettrait une analyse plus fine de cette dimension temporelle. Notamment l'ajout de la dérivée première dans la modélisation de la réponse Hrf pourrait permettre cela. Une autre méthode consisterait à utiliser une technique dont la résolution temporelle est plus fine que celle de l'IRM. La MEG rend parfaitement compte des dynamiques qui nous intéressent ainsi que des phénomènes oscillatoires qui peuvent avoir lieu entre les régions de notre réseau.

Cet approfondissement de la dynamique de notre réseau et des connections feedbacks sous-entend peut être l'existence d'une voie parallèle. Nous avons vu dans l'introduction que des projections pouvaient se faire directement du CGL sur MT (Sincich et al., 2004). Les travaux de Chen et al. (2006) ont montré comment la rapide réaction de la voie passant par MT pouvait avoir un rôle sur les activations des aires ventrales de haut-niveau. Nos travaux ne révèlent pas d'activité dans cette région. Cependant il serait intéressant de spécifier une étude sur le rôle de MT dans le traitement de la cohérence. Pour cela nous pouvons imaginer des enregistrements intracrâniens dans MT chez le primate lors de présentations de stimulus transparents sans mouvements. Des études de patients cérébrolésés nous renseigneraient sur la perception des surfaces filtrées lorsque cette voie parallèle est lésée en dehors de tout autre déficit dans les voies visuelles ascendantes classiques. Et enfin, il semble plus facile de réaliser une étude d'imagerie fonctionnelle en analysant, dans la région d'intérêt MT, le comportement lors de la présentation de stimulus transparents. De telles analyses peuvent mettre en évidence des activités que notre étude n'a pas mis en évidence.

Nous avons mis l'accent sur quelques aspects problématiques de notre méthode de délimitation du LOC (stimulus achromatiques). De ce fait, l'implication du LOC est floue dans cette étude, une analyse avec des ROI construites sur la base de stimulus colorés rendraient les résultats plus pertinents.

Cette thèse a permis de différencier des activations liées aux traitements des changements de l'environnement d'une scène (la transparence, changement d'atmosphère) et des activations liées aux changements de surface (condition de non-cohérence). Nous pourrions maintenant tenter d'identifier les activations liées aux traitements des propriétés du fond et à celles du filtre transparent. Le système a des propriétés de scission (détachement de deux surfaces superposées) et est capable d'identifier les propriétés intrinsèques du fond

et du filtre indépendamment. Existe t'il des régions spécifiques au traitement de ces deux propriétés? Sont-ce les mêmes? Pour cela on garde le même filtre transparent faisant varier le fond sous le filtre. De même, on garde le même fond et on fait varier le filtre. Pourrait-on mettre plus en avant la différence entre activations latérales et activations médianes qui correspondraient à la différence objet/environnement (éclairage, filtre)?

En conclusion, la transparence s'avère être un modèle riche pour l'étude des mécanismes visuels impliqués dans le traitement de la cohérence spatiale.

Bibliographie

- Adelson, E. H. (2000). *Lightness perception and lightness illusions*. in The New Cognitive Neurosciences, ed. m gazzaniga (cambridge, ma : mit press) edition.
- Aguirre, G. K. et D'Esposito, M. (1999). Topographical disorientation : a synthesis and taxonomy. *Brain*, 122 (Pt 9) :1613–1628.
- Aguirre, G. K., Detre, J. A., Alsop, D. C., et D'Esposito, M. (1996). The parahippocampus subserves topographical learning in man. *Cereb Cortex*, 6(6) :823–829.
- Aguirre, G. K., Zarahn, E., et D'Esposito, M. (1998). An area within human ventral cortex sensitive to "building" stimuli : evidence and implications. *Neuron*, 21(2) :373–383.
- Ahnelt, P. et Kolb, H. (1994). Horizontal cells and cone photoreceptors in human retina : a Golgi-electron microscopic study of spectral connectivity. *J Comp Neurol*, 343(3) :406–427.
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6) :716–723.
- Albert, M. K. (2006). Lightness and perceptual transparency. *Perception*, 35(4) :433–443.
- Albright, T. D. et Stoner, G. R. (2002). Contextual influences on visual processing. *Annu Rev Neurosci*, 25 :339–379.
- Allen, E. (1980). *Optical Radiation Measurements*, volume 2 : Color Measurement, chapitre Colorant formulation and shading. Academic, N.Y., f. grum and c.j. bartelson, eds. edition.
- Allman, J. M. et Kaas, J. H. (1974). The organization of the second visual area (V II) in the owl monkey : a second order transformation of the visual hemifield. *Brain Res*, 76(2) :247–265.
- Altmann, C. F., Bulthoff, H. H., et Kourtzi, Z. (2003). Perceptual organization of local elements into global shapes in the human visual cortex. *Curr Biol*, 13(4) :342–349.
- Amano, K., Foster, D. H., et Nascimento, S. M. C. (2006). Color constancy in natural scenes with and without an explicit illuminant cue. *Vis Neurosci*, 23(3-4) :351–356.
- Anderson, B. L. (1997). A theory of illusory lightness and transparency in monocular and binocular images : the role of contour junctions. *Perception*, 26(4) :419–453.
- Anderson, B. L. et Winawer, J. (2005). Image segmentation and lightness perception. *Nature*, 434(7029) :79–83.

- Angelucci, A. et Bressloff, P. C. (2006). Contribution of feedforward, lateral and feedback connections to the classical receptive field center and extra-classical receptive field surround of primate V1 neurons. *Prog Brain Res*, 154 :93–120.
- Angelucci, A., Levitt, J. B., Walton, E. J. S., Hupe, J. M., Bullier, J., et Lund, J. S. (2002). Circuits for local and global signal integration in primary visual cortex. *J Neurosci*, 22(19) :8633–8646.
- Ashburner, J. et Friston, K. J. (1999). Nonlinear spatial normalization using basis functions. *Hum Brain Mapp*, 7(4) :254–266.
- Avidan, G., Harel, M., Hendler, T., Ben-Bashat, D., Zohary, E., et Malach, R. (2002). Contrast sensitivity in human visual areas and its relationship to object recognition. *J Neurophysiol*, 87(6) :3102–3116.
- Ban, H., Yamamoto, H., Fukunaga, M., Nakagoshi, A., Umeda, M., Tanaka, C., et Ejima, Y. (2006). Toward a common circle : interhemispheric contextual modulation in human early visual areas. *J Neurosci*, 26(34) :8804–8809.
- Bandettini, P. A. et Ungerleider, L. G. (2001). From neuron to BOLD : new connections. *Nat Neurosci*, 4(9) :864–866.
- Bar, M. et Aminoff, E. (2003). Cortical analysis of visual context. *Neuron*, 38(2) :347–358.
- Barnes, J., Howard, R. J., Senior, C., Brammer, M., Bullmore, E. T., Simmons, A., et David, A. S. (1999). The functional anatomy of the McCollough contingent colour after-effect. *Neuroreport*, 10(1) :195–199. Clinical Trial.
- Barrow, H. G. et Tenenbaum, J. (1978). *in Computer Vision Systems*. Academic, New York, Hanson, A. R. and Riseman, E. M. edition.
- Bartels, A. et Zeki, S. (1998). The theory of multistage integration in the visual brain. *Proc Biol Sci*, 265(1412) :2327–2332.
- Bartels, A. et Zeki, S. (2000). The architecture of the colour centre in the human visual brain : new results and a review. *Eur J Neurosci*, 12(1) :172–193.
- Bartels, A. et Zeki, S. (2004). Functional brain mapping during free viewing of natural scenes. *Hum Brain Mapp*, 21(2) :75–85.
- Bauml, K. H. et Wandell, B. A. (1996). Color appearance of mixture gratings. *Vision Res*, 36(18) :2848–2864.

- Beck, J. (1978). Additive and subtractive color mixture in color transparency. *Percept Psychophys*, 23 :265–267.
- Beck, J., Prazdny, K., et Ivry, R. (1984). The perception of transparency with achromatic colors. *Percept Psychophys*, 35(5) :407–422.
- Bergstrom, S. S. (1977). Common and relative components of reflected light as information about the illumination, colour, and three-dimensional form of objects. *Scand J Psychol*, 18(3) :180–186.
- Bloj, M., Ripamonti, C., Mitha, K., Hauck, R., Greenwald, S., et Brainard, D. H. (2004). An equivalent illuminant model for the effect of surface slant on perceived lightness. *J Vis*, 4(9) :735–746.
- Bloj, M. G., Kersten, D., et Hurlbert, A. C. (1999). Perception of three-dimensional shape influences colour perception through mutual illumination. *Nature*, 402(6764) :877–879.
- Bohbot, V. D., Kalina, M., Stepankova, K., Spackova, N., Petrides, M., et Nadel, L. (1998). Spatial memory deficits in patients with lesions to the right hippocampus and to the right parahippocampal cortex. *Neuropsychologia*, 36(11) :1217–1238.
- Bonin, V., Mante, V., et Carandini, M. (2005). The suppressive field of neurons in lateral geniculate nucleus. *J Neurosci*, 25(47) :10844–10856.
- Boyaci, H., Doerschner, K., et Maloney, L. T. (2004). Perceived surface color in binocularly viewed scenes with two light sources differing in chromaticity. *J Vis*, 4(9) :664–679.
- Boyaci, H., Maloney, L. T., et Hersh, S. (2003). The effect of perceived surface orientation on perceived surface albedo in binocularly viewed scenes. *J Vis*, 3(8) :541–553.
- Boynton, G., Engel, S., Glover, G. H., et Heeger, D. J. (1996). Linear systems analysis of functional magnetic resonance imaging in human V1. *J Neurosci*, 16(13) :4207–4221.
- Boynton, G. M., Demb, J. B., Glover, G. H., et Heeger, D. J. (1999). Neuronal basis of contrast discrimination. *Vision Res*, 39(2) :257–269.
- Brenner, E., Ruiz, J. S., Herraiz, E. M., Cornelissen, F. W., et Smeets, J. B. J. (2003). Chromatic induction and the layout of colours within a complex scene. *Vision Res*, 43(13) :1413–1421.
- Bressan, P., Mingolla, E., Spillmann, L., et Watanabe, T. (1997). Neon color spreading : a review. *Perception*, 26(11) :1353–1366.

- Brewer, A. A., Liu, J., Wade, A. R., et Wandell, B. A. (2005). Visual field maps and stimulus selectivity in human ventral occipital cortex. *Nat Neurosci*, 8(8) :1102–1109.
- Brill, M. H. (1984). Physical And Informational Constraints On The Perception Of Transparency And Translucency. *CVGIP(28)*, pages 356–362.
- Brown, R. O. et MacLeod, D. I. (1997). Color appearance depends on the variance of surround colors. *Curr Biol*, 7(11) :844–849.
- Buckner, R. L., Goodman, J., Burock, M., Rotte, M., Koutstaal, W., Schacter, D., Rosen, B., et Dale, A. M. (1998). Functional-anatomic correlates of object priming in humans revealed by rapid presentation event-related fMRI. *Neuron*, 20(2) :285–296.
- Buckner, R. L., Petersen, S. E., Ojemann, J. G., Miezin, F. M., Squire, L. R., et Raichle, M. E. (1995). Functional anatomical studies of explicit and implicit memory retrieval tasks. *J Neurosci*, 15(1 Pt 1) :12–29.
- Burkhalter, A. et Van Essen, D. C. (1986). Processing of color, form and disparity information in visual areas VP and V2 of ventral extrastriate cortex in the macaque monkey. *J Neurosci*, 6(8) :2327–2351.
- Casagrande, V. A. (1994). A third parallel visual pathway to primate area V1. *Trends Neurosci*, 17(7) :305–310.
- Chatterjee, S. et Callaway, E. M. (2003). Parallel colour-opponent pathways to primary visual cortex. *Nature*, 426(6967) :668–671.
- Chen, C., Lakatos, P., Shah, A., Mehta, A., Givre, S., Javitt, D., et Schroeder, C. (2006). Functional Anatomy and Interaction of Fast and Slow Visual Pathways in Macaque Monkeys. *Cereb Cortex*.
- Chen, V. J. et D’Zmura, M. (1998). Test of a convergence model for color transparency perception. *Perception*, 27(5) :595–608.
- Claeys, K. G., Dupont, P., Cornette, L., Sunaert, S., Van Hecke, P., De Schutter, E., et Orban, G. A. (2004). Color discrimination involves ventral and dorsal stream visual areas. *Cereb Cortex*, 14(7) :803–822.
- Clark, V. P., Keil, K., Maisog, J. M., Courtney, S., Ungerleider, L. G., et Haxby, J. V. (1996). Functional magnetic resonance imaging of human visual cortex during face matching : a comparison with positron emission tomography. *Neuroimage*, 4(1) :1–15.

- Clavagnier, S., Falchier, A., et Kennedy, H. (2004). Long-distance feedback projections to area V1 : implications for multisensory integration, spatial awareness, and visual consciousness. *Cogn Affect Behav Neurosci*, 4(2) :117–126.
- Cohen, M. A. et Grossberg, S. (1984). Neural dynamics of brightness perception : features, boundaries, diffusion, and resonance. *Percept Psychophys*, 36(5) :428–456.
- Conway, B. R. (2001). Spatial structure of cone inputs to color cells in alert macaque primary visual cortex (V-1). *J Neurosci*, 21(8) :2768–2783.
- Cottaris, N. P. et De Valois, R. L. (1998). Temporal dynamics of chromatic tuning in macaque primary visual cortex. *Nature*, 395(6705) :896–900.
- Cowey, A., Heywood, C. A., et Irving-Bell, L. (2001). The regional cortical basis of achromatopsia : a study on macaque monkeys and an achromatopsic patient. *Eur J Neurosci*, 14(9) :1555–1566.
- Cragg, B. G. (1969). The topography of the afferent projections in the circumstriate visual cortex of the monkey studied by the Nauta method. *Vision Res*, 9(7) :733–747.
- Crick, F. et Koch, C. (1995). Are we aware of neural activity in primary visual cortex ? *Nature*, 375(6527) :121–123.
- Da Pos, O. (1977). Contributo teorico-sperimentale alla percezione della trasparenza parziale con colori. Analisi di un effetto paradossale. *osservato da W.Metzger*, 135 :47–70.
- Da Pos, O. (1989). *Trasparenze*. Icones s.r.l, first edition edition.
- Dacey, D. M., Lee, B. B., Stafford, D. K., Pokorny, J., et Smith, V. C. (1996). Horizontal cells of the primate retina : cone specificity without spectral opponency. *Science*, 271(5249) :656–659.
- Dacey, D. M., Liao, H. W., Peterson, B. B., Robinson, F. R., Smith, V. C., Pokorny, J., Yau, K. W., et Gamlin, P. D. (2005). Melanopsin-expressing ganglion cells in primate retina signal colour and irradiance and project to the LGN. *Nature*, 433(7027) :749–754.
- Daniel, P. M. et Whitteridge, D. (1961). The representation of the visual field on the cerebral cortex in monkeys. *J Physiol*, 159 :203–221.

- Daugman, J. G. (1985). Uncertainty relation for resolution in space, spatial frequency, and orientation optimized by two-dimensional visual cortical filters. *J Opt Soc Am A*, 2(7) :1160–1169.
- de Monasterio, F. M. et Gouras, P. (1977). Responses of macaque ganglion cells to far violet lights. *Vision Res.*, 17(10) :1147–1156.
- De Valois, R. et De Valois, K. (1988). *Spatial vision*. New york : Oxford up edition.
- De Valois, R. L., Cottaris, N. P., Elfar, S. D., Mahon, L. E., et Wilson, J. A. (2000). Some transformations of color information from lateral geniculate nucleus to striate cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 97(9) :4997–5002.
- Delahunt, P. B. et Brainard, D. H. (2004). Does human color constancy incorporate the statistical regularity of natural daylight ? *J Vis*, 4(2) :57–81.
- Derrington, A. M., Krauskopf, J., et Lennie, P. (1984). Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *J Physiol*, 357 :241–265.
- Desimone, R. et Schein, S. J. (1987). Visual properties of neurons in area V4 of the macaque : sensitivity to stimulus form. *J Neurophysiol*, 57(3) :835–868.
- DeValois, R. L., Abramov, I., et Jacobs, G. H. (1966). Analysis of response patterns of lgn cells. *J.Opt. Soc. Am.*, 56 :966–977.
- Devinck, F., Delahunt, P. B., Hardy, J. L., Spillmann, L., et Werner, J. S. (2005). The watercolor effect : quantitative evidence for luminance-dependent mechanisms of long-range color assimilation. *Vision Res*, 45(11) :1413–1424.
- Devinck, F., Delord, S., et Knoblauch, K. (2001). Edge and surface contributions to detection. *Perception*, 30 :85–86.
- DeYoe, E. A. et Van Essen, D. C. (1985). Segregation of efferent connections and receptive field properties in visual area V2 of the macaque. *Nature*, 317(6032) :58–61.
- Doerschner, K., Boyaci, H., et Maloney, L. T. (2004). Human observers compensate for secondary illumination originating in nearby chromatic surfaces. *J Vis*, 4(2) :92–105.
- Dojat, M., Pieltre, L., Delon-Martin, C., Pachot-Clouard, M., Segebarth, C., et Knoblauch, K. (2006). Global integration of local color differences in transparency perception : An fMRI study. *Vis Neurosci*, 23(3-4) :357–364.

- Downing, P. E., Chan, A. W.-Y., Peelen, M. V., Dodds, C. M., et Kanwisher, N. (2006). Domain specificity in visual cortex. *Cereb Cortex*, 16(10) :1453–1461.
- Downing, P. E., Jiang, Y., Shuman, M., et Kanwisher, N. (2001). A cortical area selective for visual processing of the human body. *Science*, 293(5539) :2470–2473.
- Dumoulin, S. O., Bittar, R. G., Kabani, N. J., Baker, C. L. J., Le Goualher, G., Bruce Pike, G., et Evans, A. C. (2000). A new anatomical landmark for reliable identification of human area V5/MT : a quantitative analysis of sulcal patterning. *Cereb Cortex*, 10(5) :454–463.
- D’Zmura, M., Colantoni, P., Knoblauch, K., et Laget, B. (1997). Color transparency. *Perception*, 26(4) :471–492.
- D’Zmura, M., Rinner, O., et Gegenfurtner, K. R. (2000). The colors seen behind transparent filters. *Perception*, 29(9) :911–926.
- Ebner, M. (2004). A parallel algorithm for color constancy. *J Para Distr Comp*, 64(1) :79–88.
- Einhauser, W. et Konig, P. (2003). Does luminance-contrast contribute to a saliency map for overt visual attention? *Eur J Neurosci*, 17(5) :1089–97.
- Eisner, A. et MacLeod, D. I. A. (1980). Blue cones do not contribute to luminance. *J Opt Soc Am*, 70 :121–123.
- Ekroll, V., Faul, F., et Niederee, R. (2004). The peculiar nature of simultaneous colour contrast in uniform surrounds. *Vision Res*, 44(15) :1765–1786.
- Engel, S., Zhang, X., et Wandell, B. (1997a). Colour tuning in human visual cortex measured with functional magnetic resonance imaging. *Nature*, 388(6637) :68–71.
- Engel, S. A., Glover, G. H., et Wandell, B. A. (1997b). Retinotopic organization in human visual cortex and the spatial precision of functional MRI. *Cereb Cortex*, 7(2) :181–192.
- Epstein, R., DeYoe, E. A., Press, D. Z., Rosen, A. C., et Kanwisher, N. (2001). Neuropsychological evidence for a topographical learning mechanism in parahippocampal cortex. *Cogn Neuropsy*, 18(6) :481–508.
- Epstein, R., Graham, K. S., et Downing, P. E. (2003). Viewpoint-specific scene representations in human parahippocampal cortex. *Neuron*, 37(5) :865–876.

- Epstein, R., Harris, A., Stanley, D., et Kanwisher, N. (1999). The parahippocampal place area : recognition, navigation, or encoding? *Neuron*, 23(1) :115–125.
- Epstein, R. et Higgins, J. (2006). Differential Parahippocampal and Retrosplenial Involvement in Three Types of Visual Scene Recognition. *Cereb Cortex*.
- Epstein, R. et Kanwisher, N. (1998). A cortical representation of the local visual environment. *Nature*, 392(6676) :598–601.
- Essen, D. C. et Zeki, S. M. (1978). The topographic organization of rhesus monkey prestriate cortex. *J Physiol*, 277 :193–226.
- Faul, F. et Ekroll, V. (2002). Psychophysical model of chromatic perceptual transparency based on subtractive color mixture. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, 19(6) :1084–1095.
- Felleman, D. J. et Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex*, 1(1) :1–47.
- Fitzpatrick, D. (2000). Seeing beyond the receptive field in primary visual cortex. *Curr Opin Neurobiol*, 10(4) :438–443.
- Fize, D., Vanduffel, W., Nelissen, K., Denys, K., Chef d’Hotel, C., Faugeras, O., et Orban, G. A. (2003). The retinotopic organization of primate dorsal V4 and surrounding areas : A functional magnetic resonance imaging study in awake monkeys. *J Neurosci*, 23(19) :7395–7406.
- Freeman, T. C. B., Durand, S., Kiper, D. C., et Carandini, M. (2002). Suppression without inhibition in visual cortex. *Neuron*, 35(4) :759–771.
- Friston, K. J., Holmes, A. P., Price, C. J., Buchel, C., et Worsley, K. J. (1999). Multisubject fMRI studies and conjunction analyses. *Neuroimage*, 10(4) :385–396.
- Friston, K. J., Rotshtein, P., Geng, J. J., Sterzer, P., et Henson, R. N. (2006). A critique of functional localisers. *Neuroimage*, 30(4) :1077–1087.
- Gattass, R., Sousa, A. P., et Gross, C. G. (1988). Visuotopic organization and extent of V3 and V4 of the macaque. *J Neurosci*, 8(6) :1831–1845.
- Gegenfurtner, K. R. (2003). Cortical mechanisms of colour vision. *Nat Rev Neurosci*, 4(7) :563–572.

- Gegenfurtner, K. R., Kiper, D. C., et Levitt, J. B. (1997). Functional properties of neurons in macaque area V3. *J Neurophysiol*, 77(4) :1906–1923.
- Geisler, W. S. et Albrecht, D. G. (1997). Visual cortex neurons in monkeys and cats : detection, discrimination, and identification. *Vis Neurosci*, 14(5) :897–919.
- Gerardin, P., Roud, P., Susstrunk, S., et Knoblauch, K. (2006). Effects of motion and configural complexity on color transparency perception. *Vis Neurosci*, 23(3-4) :591–596.
- Gerbino, W., Stultiens, C. I., Troost, J. M., et de Weert, C. M. (1990). Transparent layer constancy. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 16(1) :3–20.
- Ghaem, O., Mellet, E., Crivello, F., Tzourio, N., Mazoyer, B., Berthoz, A., et Denis, M. (1997). Mental navigation along memorized routes activates the hippocampus, precuneus, and insula. *Neuroreport*, 8(3) :739–744.
- Gilchrist, A., Kossyfidis, C., Bonato, F., Agostini, T., Cataliotti, J., Li, X., Spehar, B., Annan, V., et Economou, E. (1999). An anchoring theory of lightness perception. *Psychol Rev*, 106(4) :795–834.
- Gilchrist, A. L. (1979). The perception of surface blacks and whites. *Sci Am*, 240(3) :112–122.
- Gilchrist, A. L. et Jacobsen, A. (1983). Lightness constancy through a veiling luminance. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 9(6) :936–944.
- Girard, P., Lomber, S. G., et Bullier, J. (2002). Shape discrimination deficits during reversible deactivation of area V4 in the macaque monkey. *Cereb Cortex*, 12(11) :1146–1156.
- Glass, L. (1969). Moiré effect from random dots. *Nature*, 223 :578–580.
- Golz, J. et MacLeod, D. I. A. (2002). Influence of scene statistics on colour constancy. *Nature*, 415(6872) :637–640.
- Grill-Spector, K. (2003). The neural basis of object perception. *Curr Opin Neurobiol*, 13(2) :159–166.
- Grill-Spector, K., Kourtzi, Z., et Kanwisher, N. (2001). The lateral occipital complex and its role in object recognition. *Vision Res*, 41(10-11) :1409–1422.

- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Avidan, G., Itzhak, Y., et Malach, R. (1999). Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex. *Neuron*, 24(1) :187–203.
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Itzhak, Y., et Malach, R. (1998). Cue-invariant activation in object-related areas of the human occipital lobe. *Neuron*, 21(1) :191–202.
- Grill-Spector, K. et Malach, R. (2001). fMR-adaptation : a tool for studying the functional properties of human cortical neurons. *Acta Psychol (Amst)*, 107(1-3) :293–321.
- Grossberg, S. (1994). 3-D vision and figure-ground separation by visual cortex. *Percept Psychophys*, 55(1) :48–121.
- Guild, J. (1931). The colorimetric properties of the spectrum. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, A230 :149–187.
- Habib, M. et Sirigu, A. (1987). Pure topographical disorientation : a definition and anatomical basis. *Cortex*, 23(1) :73–85.
- Hadjikhani, N., Liu, A. K., Dale, A. M., Cavanagh, P., et Tootell, R. B. (1998). Retinotopy and color sensitivity in human visual cortical area V8. *Nat Neurosci*, 1(3) :235–241.
- Hagedorn, J. et D’Zmura, M. (2000). Color appearance of surfaces viewed through fog. *Perception*, 29(10) :1169–1184.
- Hartley, H. O. et Rao, J. N. K. (1967). Maximum likelihood estimation for the mixed analysis of variance model. *Biometrika*, 54 :93–108.
- Haynes, J. D., Roth, G., Stadler, M., et Heinze, H. J. (2003). Neuromagnetic correlates of perceived contrast in primary visual cortex. *J Neurophysiol*, 89(5) :2655–2666.
- Heider, G. (1932). New studies in transparency, form and color. *Psychologische Forschung*, 17 :13–55.
- Helmholtz, H. v. (1924). *The Optical Society of America*, chapitre Helmholtz’s Treatise on Physiological Optics. Rochester, N.Y.
- Hering, E. (1878). *Zur lehre vom Llichtsinne (Wiem : Carl Gerold’s Sohn)*. English translation by Leo M. Hurvich and Dorothea Jameson, *Outlines of a theory of light sense*. Cambridge, Massachusetts : Harvard University Press, 1964.

- Hering, E. (1920). *Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn*. Springer-Verlag, berlin edition.
- Hess, R. et Field, D. (1999). Integration of contours : new insights. *Trends Cogn Sci*, 3(12) :480–486.
- Heywood, C. A., Gadotti, A., et Cowey, A. (1992). Cortical area V4 and its role in the perception of color. *J Neurosci*, 12(10) :4056–4065.
- Horwitz, G. D., Chichilnisky, E. J., et Albright, T. D. (2005). Blue-yellow signals are enhanced by spatiotemporal luminance contrast in macaque V1. *J Neurophysiol*, 93(4) :2263–2278.
- Howard, R. J., ffytche, D. H., Barnes, J., McKeefry, D., Ha, Y., Woodruff, P. W., Bullmore, E. T., Simmons, A., Williams, S. C., David, A. S., et Brammer, M. (1998). The functional anatomy of imagining and perceiving colour. *Neuroreport*, 9(6) :1019–1023.
- Hubel, D. H. et Livingstone, M. S. (1987). Segregation of form, color, and stereopsis in primate area 18. *J Neurosci*, 7(11) :3378–3415.
- Humphrey, G. K., Goodale, M. A., Corbetta, M., et Aglioti, S. (1995). The McCollough effect reveals orientation discrimination in a case of cortical blindness. *Curr Biol*, 5(5) :545–551.
- Hurlbert, A. et Wolf, K. (2004). Color contrast : a contributory mechanism to color constancy. *Prog Brain Res*, 144 :147–160.
- Ishai, A., Haxby, J. V., et Ungerleider, L. G. (2002). Visual imagery of famous faces : effects of memory and attention revealed by fMRI. *Neuroimage*, 17(4) :1729–1741.
- Ishai, A., Ungerleider, L. G., Martin, A., Schouten, J. L., et Haxby, J. V. (1999). Distributed representation of objects in the human ventral visual pathway. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 96(16) :9379–9384.
- Itti, L., Koch, C., et Braun, J. (2000). Revisiting spatial vision : toward a unifying model. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, 17(11) :1899–1917.
- Ives, H. E. (1912). The relation between the color of the. Illuminant and the color of the illuminated object. *Trans Illuminat Eng Soc*, 7 :62–72.
- Johansen-Berg, H., Behrens, T. E. J., Robson, M. D., Drobnjak, I., Rushworth, M. F. S., Brady, J. M., Smith, S. M., Higham, D. J., et Matthews, P. M. (2004). Changes in

- connectivity profiles define functionally distinct regions in human medial frontal cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 101(36) :13335–13340.
- Johnson, E. N., Hawken, M. J., et Shapley, R. (2001). The spatial transformation of color in the primary visual cortex of the macaque monkey. *Nat Neurosci*, 4(4) :409–416.
- Kaiser, P. K., Lee, B. B., Martin, P. R., et Valberg, A. (1990). The physiological basis of the minimally distinct border demonstrated in the ganglion cells of the macaque retina. *J Physiol*, 422 :153–183.
- Kaniza, G. (1979). *Organization in vision*. New York : Praeger.
- Kanwisher, N., McDermott, J., et Chun, M. M. (1997). The fusiform face area : a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *J Neurosci*, 17(11) :4302–4311. Comparative Study.
- Kastner, S., De Weerd, P., et Ungerleider, L. G. (2000). Texture segregation in the human visual cortex : A functional MRI study. *J Neurophysiol*, 83(4) :2453–2457.
- Kastrup, A., Kruger, G., Glover, G. H., Neumann-Haefelin, T., et Moseley, M. E. (1999). Regional variability of cerebral blood oxygenation response to hypercapnia. *NeuroImage*, 10(6) :675–681.
- Kelly, F. et Grossberg, S. (2000). Neural dynamics of 3-D surface perception : figure-ground separation and lightness perception. *Percept Psychophys*, 62(8) :1596–1618.
- Khang, B. G. et Zaidi, Q. (2002). Cues and strategies for color constancy : perceptual scission, image junctions and transformational color matching. *Vision Res*, 42(2) :211–226.
- Khang, B. G. et Zaidi, Q. (2004). Illuminant color perception of spectrally filtered spotlights. *J Vis*, 4(9) :680–692.
- Kingdom, F. A., Beauce, C., et Hunter, L. (2004). Colour vision brings clarity to shadows. *Perception*, 33(8) :907–914.
- Kiper, D. C., Fenstemaker, S. B., et Gegenfurtner, K. R. (1997). Chromatic properties of neurons in macaque area V2. *Vis Neurosci*, 14(6) :1061–1072.
- Knill, D. C. et Kersten, D. (1991). Apparent surface curvature affects lightness perception. *Nature*, 351(6323) :228–230.

- Knoblauch, K. (1999). Vision des couleurs chez les primates. *Primatologie*, 2 :29–59.
- Knoblauch, K. (2002). In *Steven's Handbook of Experimental Psychology, Third Edition, Sensation and Perception*, chapitre Color vision, pages 41–75. John Wiley and Sons.
- Knoblauch, K. et Boyton, R. (1994). Color difference thresholds in Young's theory. *Color Research and Application*, 19 :296–309.
- Knoblauch, K. et D'Zmura, M. (2001). Reply to letter to editor by M.J. Sankeralli and K.T. Mullen published in *Vision Research*, 41, 53-55 : Lights and neural responses do not depend on choice of color space. *Vision Res*, 41(13) :1683–1684.
- Knoblauch, K. et Shevell, S. K. (2001). Relating cone signals to color appearance : Failure of monotonicity in yellow/blue. *Vis Neurosci*, 18(6) :901–906.
- Koffka (1935). *Principles of Gestalt Psychology*, chapitre 1. Lund Humphries, London.
- Konig, A. et Dieterici, C. (1886). Die Grundempfindungen und ihre Intensitätsvertheilung im Spectrum. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Berlin*, pages 805–829.
- Kourtzi, Z., Bulthoff, H. H., Erb, M., et Grodd, W. (2002). Object-selective responses in the human motion area MT/MST. *Nat Neurosci*, 5(1) :17–18.
- Kourtzi, Z., Tolias, A. S., Altmann, C. F., Augath, M., et Logothetis, N. K. (2003). Integration of local features into global shapes : monkey and human fMRI studies. *Neuron*, 37(2) :333–346.
- Kraft, J. M. et Brainard, D. H. (1999). Mechanisms of color constancy under nearly natural viewing. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96(1) :307–312.
- Krauskopf, J., Williams, D. R., et Heeley, D. W. (1982). Cardinal directions of color space. *Vision Res*, 22(9) :1123–1131.
- Kuffler, S. W. (1973). The single-cell approach in the visual system and the study of receptive fields. *Invest Ophthalmol*, 12(11) :794–813.
- Laird, N. M. et Ware, J. H. (1982). Random-effects models for longitudinal data. *Biometrics*, 38 :963–974.
- Lamme, V. A. et Roelfsema, P. R. (2000). The distinct modes of vision offered by feed-forward and recurrent processing. *Trends Neurosci*, 23(11) :571–579.

- Land, E. H. (1977). The retinex theory of color vision. *Sci Am*, 237(6) :108–128.
- Land, E. H. et McCann, J. J. (1971). Lightness and retinex theory. *J Opt Soc Am*, 61(1) :1–11.
- Landis, T., Cummings, J. L., Benson, D. F., et Palmer, E. P. (1986). Loss of topographic familiarity. An environmental agnosia. *Arch Neurol*, 43(2) :132–136.
- Landisman, C. E. et Ts'o, D. Y. (2002). Color processing in macaque striate cortex : relationships to ocular dominance, cytochrome oxidase, and orientation. *J Neurophysiol*, 87(6) :3126–3137.
- Lee, B. B. (2004). Paths to colour in the retina. *Clin Exp Optom*, 87(4-5) :239–248.
- Lee, T. S. et Nguyen, M. (2001). Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 98(4) :1907–1911.
- LeGrand, Y. (1949). Les seuils différentiels de couleurs dans la théorie de Young. *Revue d'Optique*, 28 :261–278.
- Lennie, P. et D'Zmura, M. (1988). Mechanisms of color vision. *Crit Rev Neurobiol*, 3(4) :333–400.
- Lennie, P., Krauskopf, J., et Sclar, G. (1990). Chromatic mechanisms in striate cortex of macaque. *J Neurosci*, 10(2) :649–669.
- Lerner, Y., Hendler, T., et Malach, R. (2002). Object-completion effects in the human lateral occipital complex. *Cereb Cortex*, 12(2) :163–177.
- Levitt, J. B. et Lund, J. S. (1997). Contrast dependence of contextual effects in primate visual cortex. *Nature*, 387(6628) :73–76.
- Levy, I., Hasson, U., Avidan, G., Hendler, T., et Malach, R. (2001). Center-periphery organization of human object areas. *Nat Neurosci*, 4(5) :533–539.
- Livingstone, M. S. et Hubel, D. H. (1984). Specificity of intrinsic connections in primate primary visual cortex. *J Neurosci*, 4(11) :2830–2835.
- Logothetis, N. K., Pauls, J., Augath, M., Trinath, T., et Oeltermann, A. (2001). Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal. *Nature*, 412(6843) :150–157.
- Lotto, R. B. et Purves, D. (2000). An empirical explanation of color contrast. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97(23) :12834–12839.

- Lotto, R. B. et Purves, D. (2002). The empirical basis of color perception. *Conscious Cogn*, 11(4) :609–629.
- Mac Adam, D. L. (1942). Visual sensitivities to color differences in daylight. *J. Opt. Soc. Am.*, 32 :247–274.
- Maccotta, L. et Buckner, R. L. (2004). Evidence for neural effects of repetition that directly correlate with behavioral priming. *J Cogn Neurosci*, 16(9) :1625–1632. Clinical Trial.
- MacEvoy, S. P., Kim, W., et Paradiso, M. A. (1998). Integration of surface information in primary visual cortex. *Nat Neurosci*, 1(7) :616–620.
- MacEvoy, S. P. et Paradiso, M. A. (2001). Lightness constancy in primary visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 98(15) :8827–8831.
- Mackworth, A. K. (1976). Model-driven interpretation in intelligent vision systems. *Perception*, 5(3) :349–370.
- MacLeod, D. I. A. et Boynton, R. M. (1979). Chromaticity diagram showing cone excitation by stimuli of equal luminance. *J Opt Soc Am*, 69(8) :1183–1189.
- Maguire, E. A., Frackowiak, R. S., et Frith, C. D. (1997). Recalling routes around london : activation of the right hippocampus in taxi drivers. *J Neurosci*, 17(18) :7103–7110.
- Mahler, E. (2006). Identification et caractérisation par IRMf des substrats neuronaux impliqués dans la perception de la forme chromatique globale. Mémoire de Master, Université Claude Bernard Lyon 1. Physiologie et Neurosciences.
- Malach, R., Reppas, J. B., Benson, R. R., Kwong, K. K., Jiang, H., Kennedy, W. A., Ledden, P. J., Brady, T. J., Rosen, B. R., et Tootell, R. B. (1995). Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *Proc Nat Ac Sc*, 92 :8135–8139.
- Maldjian, J. A., Laurienti, P. J., Kraft, R. A., et Burdette, J. H. (2003). An automated method for neuroanatomic and cytoarchitectonic atlas-based interrogation of fMRI data sets. *Neuroimage*, 19(3) :1233–1239.
- Maloney, L. T. (1999). *Color vision : From genes to perception*, chapitre Physics-based models of surface color perception, pages 387–418. Cambridge, UK : Cambridge University Press, K R Gegenfurtner & L T Sharpe edition.

- Maloney, L. T. (2002). Illuminant estimation as cue combination. *J Vis*, 2(6) :493–504.
- Mandelli, M. J. F. et Kiper, D. C. (2005). The local and global processing of chromatic Glass patterns. *J Vis*, 5(5) :405–416.
- Marois, R., Yi, D. J., et Chun, M. M. (2004). The neural fate of consciously perceived and missed events in the attentional blink. *Neuron*, 41(3) :465–472.
- Martin, A., Wiggs, C. L., et Weisberg, J. (1997). Modulation of human medial temporal lobe activity by form, meaning, and experience. *Hippocampus*, 7(6) :587–593.
- McCollough, C. (1965). The conditioning of color-perception. *Am Psychol*, 78 :362–378.
- McCollough, C. (2000). Do McCollough effects provide evidence for global pattern processing? *Percept Psychophys*, 62(2) :350–362.
- McKeefry, D. J. et 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.
- Meadows, J. C. (1974). Disturbed perception of colours associated with localized cerebral lesions. *Brain*, 97(4) :615–632.
- Merbs, S. L. et Nathans, J. (1992). Absorption spectra of human cone pigments. *Nature*, 356(6368) :433–435.
- Merigan, W. H. (1996). Basic visual capacities and shape discrimination after lesions of extrastriate area V4 in macaques. *Vis Neurosci*, 13(1) :51–60.
- Merigan, W. H. et Pham, H. A. (1998). V4 lesions in macaques affect both single- and multiple-viewpoint shape discriminations. *Vis Neurosci*, 15(2) :359–367.
- Metelli, F. (1970). An algebraic development of the theory of perceptual transparency. *Ergonomics*, 13(1) :59–66.
- Metelli, F. (1974). The perception of transparency. *Sci Am*, 230(4) :90–98.
- Metelli, F. (1985). Stimulation and perception of transparency. *Psychol Res*, 47(4) :185–202.
- Michelson, A. (1927). *Studies in Optics*. U. of Chicago Press.

- Mollon, J. D. (2003). *Normal and Defective Color Vision*, chapitre Introduction : Thomas Young and the trichromatic theory of colour vision, pages XIX–XXXIII. Cambridge University Press, Cambridge, Mollon J. D., Pokorni J. and Knoblauch K. edition.
- Mollon, J. D. (2006). Monge : The Verriest lecture, Lyon, July 2005. *Vis Neurosci*, 23(3-4) :297–309. Biography.
- Monge, G. (1789). Mémoire sur quelques phénomènes de la vision. *Annales de Chimie*, 3 :131–147.
- Moore, C. et Engel, S. A. (2001). Neural response to perception of volume in the lateral occipital complex. *Neuron*, 29(1) :277–286.
- Morand, S., Thut, G., de Peralta, R. G., Clarke, S., Khateb, A., Landis, T., et Michel, C. M. (2000). Electrophysiological evidence for fast visual processing through the human koniocellular pathway when stimuli move. *Cereb Cortex*, 10(8) :817–825.
- Morita, T., Kochiyama, T., Okada, T., Yonekura, Y., Matsumura, M., et Sadato, N. (2004). The neural substrates of conscious color perception demonstrated using fMRI. *Neuroimage*, 21(4) :1665–1673.
- Mulligan, J. B. (1993). Nonlinear combination rules and the perception of visual motion transparency. *Vision Res*, 33(14) :2021–2030.
- Murray, S. O., Kersten, D., Olshausen, B. A., Schrater, P., et Woods, D. L. (2002). Shape perception reduces activity in human primary visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 99(23) :15164–15169.
- Mysore, S. G., Vogels, R., Raiguel, S. E., et Orban, G. A. (2006). Processing of kinetic boundaries in macaque V4. *J Neurophysiol*, 95(3) :1864–1880.
- Nakauchi, S., Silfsten, P., Parkkinen, J., et Usui, S. (1999). Computational theory of color transparency : recovery of spectral properties for overlapping surfaces. *J Opt Soc Am A*, 16 :2612–2624.
- Neumann, H., Pessoa, L., et Hansen, T. (2001). Visual filling-in computing perceptual surface properties. *Biol Cybern*, 85(5) :355–369.
- Nichols, T. et Hayasaka, S. (2003). Controlling the familywise error rate in functional neuroimaging : a comparative review. *Stat Methods Med Res*, 12(5) :419–446.

- Nielsen, F. A. (2003). The Brede database : a small database for functional neuroimaging. *NeuroImage*, 19(2). 9th International Conference on Functional Mapping of the Human Brain, June 19-22, 2003, New York, NY.
- Nowak, L. et Bullier, J. (1998). *Cerebral Cortex*, chapitre The timing of information transfer in the visual system, pages 205–241. J. H. Kaas, K. Rockland, and A. Peters New York : Plenum.
- Nowak, L. G. et Bullier, J. (1997). *Cerebral cortex : Extrastriate cortex in primate*, chapitre The timing of information transfer in the visual system, pages 205–241. New York : Plenum, In K. Rockland, J. Kaas & A. Peters edition.
- Nunn, J. A., Gregory, L. J., Brammer, M., Williams, S. C. R., Parslow, D. M., Morgan, M. J., Morris, R. G., Bullmore, E. T., Baron-Cohen, S., et Gray, J. A. (2002). Functional magnetic resonance imaging of synesthesia : activation of V4/V8 by spoken words. *Nat Neurosci*, 5(4) :371–375.
- O'Keefe, J. et Nadel, L. (1978). The Hippocampus as a Cognitive Map. *Oxford : Oxford University Press*.
- Peelen, M. V. et Downing, P. E. (2005). Within-subject reproducibility of category-specific visual activation with functional MRI. *Hum Brain Mapp*, 25(4) :402–408.
- Peirson, S. et Foster, R. G. (2006). Melanopsin : another way of signaling light. *Neuron*, 49(3) :331–339.
- Pinheiro, J. et Bates, D. (2000). *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer.
- Pinna, B. (1987). Un effetto di colorazione. page 158. XXI Congresso degli Psicologi Italiani, Il laboratorio e la città.
- Pinna, B. et Grossberg, S. (2005). The watercolor illusion and neon color spreading : a unified analysis of new cases and neural mechanisms. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, 22(10) :2207–2221.
- Polat, U. et Bonneh, Y. (2000). Collinear interactions and contour integration. *Spat Vis*, 13(4) :393–401.
- Polk, T. A. et Farah, M. J. (1998). The neural development and organization of letter recognition : evidence from functional neuroimaging, computational modeling, and behavioral studies. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 95(3) :847–852.

- Polk, T. A., Stallcup, M., Aguirre, G. K., Alsop, D. C., D'Esposito, M., Detre, J. A., et Farah, M. J. (2002). Neural specialization for letter recognition. *J Cogn Neurosci*, 14(2) :145–159.
- Press, W. A., Brewer, A. A., Dougherty, R. F., Wade, A. R., et Wandell, B. A. (2001). Visual areas and spatial summation in human visual cortex. *Vision Res*, 41(10-11) :1321–1332.
- Purves, D., Shimpf, A., et Lotto, R. B. (1999). An empirical explanation of the cornsweet effect. *J Neurosci*, 19(19) :8542–8551.
- Qian, N. et Andersen, R. A. (1995). V1 responses to transparent and nontransparent motions. *Exp Brain Res*, 103(1) :41–50.
- Qiu, F. T. et von der Heydt, R. (2007). Neural representation of transparent overlay. *Nat Neurosci*, 10(3) :283–284.
- R Development Core Team (2005). *R : A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rinner, O. et Gegenfurtner, K. R. (2000). Time course of chromatic adaptation for color appearance and discrimination. *Vision Res*, 40(14) :1813–1826.
- Ripamonti, C., Bloj, M., Hauck, R., Kiran, M., Greenwald, S., Maloney, S. I., et Brainard, D. H. (2004). Measurements of the effect of surface slant on perceived lightness. *J Vis*, 4(9) :747–763.
- Ripamonti, C. et Westland, S. (2001). *Color science : Exploiting digital media*, chapitre Transparency perception, pages 3–22. John Wiley and Sons Limited, 1. w. mcdonald edition.
- Ripamonti, c. et Westland, S. (2003). Prediction of transparency perception based on cone-excitation ratio. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, 20(9) :1673–1680.
- Robilotto, R. et Zaidi, Q. (2004). Limits of lightness identification for real objects under natural viewing conditions. *J. Vis.*, 4(9) :779–797.
- Rodieck, Brening, R. K., et Watanabe, M. (1993). *Contrast sensitivity : the origin of parallel visual pathways*, pages 117–144. Mit press edition.
- Roelfsema, P. R., Lamme, V. A. F., Spekreijse, H., et Bosch, H. (2002). Figure-ground segregation in a recurrent network architecture. *J Cogn Neurosci*, 14(4) :525–537.

- Roorda, A. et Williams, D. R. (1999). The arrangement of the three cone classes in the living human eye. *Nature*, 397(6719) :520–522.
- Rossi, A. F., Rittenhouse, C. D., et Paradiso, M. A. (1996). The representation of brightness in primary visual cortex. *Science*, 273(5278) :1104–1107.
- Rushton, W. (1964). Interpretation of retinal densitometry. *J Opt Soc Am*, 54 :273.
- Ruttherford, M. D. et Brainard, D. H. (2002). Lightness constancy : a direct test of the illumination-estimation hypothesis. *Psychol Sci*, 13(2) :142–149.
- Ruttiger, L., Braun, D. I., Gegenfurtner, K. R., Petersen, D., Schonle, P., et Sharpe, L. T. (1999). Selective color constancy deficits after circumscribed unilateral brain lesions. *J Neurosci*, 19(8) :3094–3106.
- Sakai, K., Watanabe, E., Onodera, Y., Uchida, I., Kato, H., Yamamoto, E., Koizumi, H., et Miyashita, Y. (1995). Functional mapping of the human colour centre with echo-planar magnetic resonance imaging. *Proc Biol Sci*, 261(1360) :89–98.
- Sasaki, Y. et Watanabe, T. (2004). The primary visual cortex fills in color. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 101(52) :18251–18256.
- Saxe, R., Brett, M., et Kanwisher, N. (2006). Divide and conquer : a defense of functional localizers. *Neuroimage*, 30(4) :1088–1096.
- Schein, S. J. et Desimone, R. (1990). Spectral properties of V4 neurons in the macaque. *J Neurosci*, 10(10) :3369–3389.
- Schiller, P. H. (1993). The effects of V4 and middle temporal (MT) area lesions on visual performance in the rhesus monkey. *Vis Neurosci*, 10(4) :717–746.
- Schnapf, J. L., Kraft, T. W., et Baylor, D. A. (1987). Spectral sensitivity of human cone photoreceptors. *Nature*, 325(6103) :439–441.
- Schwabe, L., Obermayer, K., Angelucci, A., et Bressloff, P. C. (2006). The role of feedback in shaping the extra-classical receptive field of cortical neurons : a recurrent network model. *J Neurosci*, 26(36) :9117–9129.
- Self, M. W. et Zeki, S. (2005). The integration of colour and motion by the human visual brain. *Cereb Cortex*, 15(8) :1270–1279.

- Sereno, M. I., Dale, A. M., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Belliveau, J. W., Brady, T. J., Rosen, B. R., et Tootell, R. B. (1995). Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science*, 268(5212) :889–893.
- Sereno, M. I., McDonald, C. T., et Allman, J. M. (1994). Analysis of retinotopic maps in extrastriate cortex. *Cereb Cortex*, 4(6) :601–620.
- Shapley, R. et Hawken, M. (2002). Neural mechanisms for color perception in the primary visual cortex. *Curr Opin Neurobiol*, 12(4) :426–432.
- Shapley, R. M. et Hawken, M. J. (1999). *Parallel retino-cortical channels and luminance. In Color Vision (From genes to perception)*, pages 221–234. Cambridge University Press edition.
- Shevell, K. et Wei, J. (1998). Chromatic induction : border contrast or adaptation to surrounding light ? *Vision Research*, 38 :1561–1566.
- Sincich, L. C., Park, K. F., Wohlgenuth, M. J., et Horton, J. C. (2004). Bypassing V1 : a direct geniculate input to area MT. *Nat Neurosci*, 7(10) :1123–1128.
- Singh, M. (2004). Lightness constancy through transparency : internal consistency in layered surface representations. *Vision Res*, 44(15) :1827–1842.
- Singh, M. et Anderson, B. L. (2002). Toward a perceptual theory of transparency. *Psychol Rev*, 109(3) :492–519.
- Singh, M. et Anderson, B. L. (2006). Photometric determinants of perceived transparency. *Vision Res*, 46(6-7) :879–894.
- Singh, M. et Hoffman, D. D. (1999). Completing visual contours : the relationship between relatability and minimizing inflexions. *Percept Psychophys*, 61(4) :636–660.
- Smith, A. T., Singh, K. D., Williams, A. L., et Greenlee, M. W. (2001). Estimating receptive field size from fMRI data in human striate and extrastriate visual cortex. *Cereb Cortex*, 11(12) :1182–1190.
- Smith, V. C. et Pokorny, J. (1996). The design and use of a cone chromaticity space : a tutorial. *Color Res Appl*, 21 :375–83.
- Snowden, R. J., Treue, S., Erickson, R. G., et Andersen, R. A. (1991). The response of area MT and V1 neurons to transparent motion. *J Neurosci*, 11(9) :2768–2785.

- Song, A. W., Harshbarger, T., Li, T., Kim, K. H., Ugurbil, K., Mori, S., et Kim, D. S. (2003). Functional activation using apparent diffusion coefficient-dependent contrast allows better spatial localization to the neuronal activity : evidence using diffusion tensor imaging and fiber tracking. *Neuroimage*, 20(2) :955–961.
- Spiridon, M., Fischl, B., et Kanwisher, N. (2006). Location and spatial profile of category-specific regions in human extrastriate cortex. *Hum Brain Mapp*, 27(1) :77–89.
- Squire, L. R. et Zola-Morgan, S. (1991). The medial temporal lobe memory system. *Science*, 253(5026) :1380–1386.
- Steeves, J. K. E., Humphrey, G. K., Culham, J. C., Menon, R. S., Milner, A. D., et Goodale, M. A. (2004). Behavioral and neuroimaging evidence for a contribution of color and texture information to scene classification in a patient with visual form agnosia. *J Cogn Neurosci*, 16(6) :955–965.
- Stockman, A., MacLeod, D. I., et Johnson, N. E. (1993). Spectral sensitivities of the human cones. *J. Opt. Soc. Am. A. Opt. Image Sci. Vis.*, 10(12) :2491–2521.
- Stoner, G. R. et Albright, T. D. (1992). Neural correlates of perceptual motion coherence. *Nature*, 358(6385) :412–414.
- Talairach, J. et Tournoux, P. (1988). Co-planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain : 3-Dimensional Proportional System - an Approach to Cerebral Imaging. *Thieme Medical Publishers*.
- Talbot, S. A. et Marshall, W. H. (1941). Physiological studies of neural mechanisms of visual localization and discrimination. *Am J Ophthalmol*, 24 :1255–1264.
- Tanaka, K. (1996). Inferotemporal cortex and object vision. *Annu Rev Neurosci*, 19 :109–139.
- Tani, T., Yokoi, I., Ito, M., Tanaka, S., et Komatsu, H. (2003). Functional organization of the cat visual cortex in relation to the representation of a uniform surface. *J Neurophysiol*, 89(2) :1112–1125.
- Thorell, L. G., De Valois, R. L., et Albrecht, D. G. (1984). Spatial mapping of monkey V1 cells with pure color and luminance stimuli. *Vision Res*, 24(7) :751–769.
- Tominaga, S., Ebisui, S., et Wandell, B. A. (2001). Scene illuminant classification : brighter is better. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, 18(1) :55–64.

- Tootell, R. B., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Malach, R., Born, R. T., Brady, T. J., Rosen, B. R., et Belliveau, J. W. (1995). Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging. *J Neurosci*, 15(4) :3215–3230.
- Tootell, R. B., Silverman, M. S., Hamilton, S. L., Switkes, E., et De Valois, R. L. (1988). Functional anatomy of macaque striate cortex. V. Spatial frequency. *J Neurosci*, 8(5) :1610–1624.
- Tootell, R. B., Silverman, M. S., Switkes, E., et De Valois, R. L. (1982). Deoxyglucose analysis of retinotopic organization in primate striate cortex. *Science*, 218(4575) :902–904.
- Tse, P. U., Smith, M. A., Augath, M., Trinath, T., Logothetis, N. K., et Movshon, J. A. (2002). Using Glass patterns and fMRI to identify areas that process global form in macaque visual cortex [Abstract]. *J Vision*, 2(7) :285a.
- Vasseur, F. (2005). Cartes rétinotopiques des aires visuelles chez l'homme à partir d'IRM fonctionnelles à 3T. Mémoire de Master, Université Joseph Fourier de Grenoble - Institut National Polytechnique de Grenoble. Physique pour les Sciences de la Vie.
- Venables, W. N. et Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition*. R package version 3.1-66.
- Viénot, F. (1994). Couleur et monde vivant. Dans *Revue du Palais de la découverte*, no spécial 44, pages 39–48. Intervention au colloque Couleur et monde vivant, Centre Français de la Couleur, Paris, 14 janvier 1994.
- Vital-Durant, F. et Bullier, J. (1999). Systématisation fonctionnelle des voies optiques. Exploration de la fonction visuelle. *J. F. Risse. Paris, Masson*, pages 37–56.
- Von der Heydt, R. et Pierson, R. (2006). Dissociation of color and figure-ground effects in the watercolor illusion. *Spat Vis*, 19(2-4) :323–340.
- Von Kries, J. (1970). *Sources of Color Vision*, chapitre "Chromatic Adaptation" originally published in Festschrift der Albrecht-Ludwigs-Universitat. MIT Press, Cambridge, In MacAdam, D.L. edition.
- Wachtler, T., Albright, T. D., et Sejnowski, T. J. (2001). Nonlocal interactions in color perception : nonlinear processing of chromatic signals from remote inducers. *Vision Res*, 41(12) :1535–1546.

- Wachtler, T., Sejnowski, T. J., et Albright, T. D. (2003). Representation of color stimuli in awake macaque primary visual cortex. *Neuron*, 37(4) :681–691.
- Wade, A. R., Brewer, A. A., Rieger, J. W., et Wandell, B. A. (2002). Functional measurements of human ventral occipital cortex : retinotopy and colour. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 357(1424) :963–973.
- Walsh, V., Butler, S. R., Carden, D., et Kulikowski, J. J. (1992). The effects of V4 lesions on the visual abilities of macaques : shape discrimination. *Behav Brain Res*, 50(1-2) :115–126.
- Walsh, V., Carden, D., Butler, S. R., et Kulikowski, J. J. (1993). The effects of V4 lesions on the visual abilities of macaques : hue discrimination and colour constancy. *Behav Brain Res*, 53(1-2) :51–62.
- Warnking, J., Dojat, M., Guerin-Dugue, A., Delon-Martin, C., Olympieff, S., Richard, N., Chehikian, A., et Segebarth, C. (2002). fMRI retinotopic mapping—step by step. *Neuroimage*, 17(4) :1665–1683.
- Watson, J. D., Myers, R., Frackowiak, R. S., Hajnal, J. V., Woods, R. P., Mazziotta, J. C., Shipp, S., et 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.
- Wertheimer, M. (1938). *Laws of organization in perceptual forms. A source book of gestalt psychology*. London : Routledge and Kegan Paul.
- Williams, A. L., Singh, K. D., et Smith, A. T. (2003). Surround modulation measured with functional MRI in the human visual cortex. *J Neurophysiol*, 89(1) :525–533.
- Wolf, K. et Hurlbert, A. C. (2003). *Normal and Defective Color Vision*, chapitre The effect of global contrast distribution on colour appearance, pages 239–247. Cambridge University Press, Cambridge, Mollon J. D., Pokorni J. and Knoblauch K. edition.
- Wong-Riley, M. et Carroll, E. W. (1984). Effect of impulse blockage on cytochrome oxidase activity in monkey visual system. *Nature*, 307(5948) :262–264.
- Wright, W. D. (1928). A re-determination of the trichromatic coefficients of the spectral colours. *Transactions of the Optical Society*, 30 :142–164.
- Xiao, Y., Wang, Y., et Felleman, D. J. (2003). A spatially organized representation of colour in macaque cortical area V2. *Nature*, 421(6922) :535–539.

- Yang, J. N. et Shevell, S. K. (2003). Surface color perception under two illuminants : the second illuminant reduces color constancy. *J Vis*, 3(5) :369–379.
- Yi, D.-J., Kelley, T. A., Marois, R., et Chun, M. M. (2006). Attentional modulation of repetition attenuation is anatomically dissociable for scenes and faces. *Brain Res*, 1080(1) :53–62.
- Yoshino, A., Kawamoto, M., Yoshida, T., Kobayashi, N., Shigemura, J., Takahashi, Y., et Nomura, S. (2006). Activation time course of responses to illusory contours and salient region : a high-density electrical mapping comparison. *Brain Res*, 1071(1) :137–144.
- Young, T. (1802). On the theory of light and colours. *Philosophical Transactions*, 92 :12–48.
- Zaidi, Q. (1999). In *Color Vision : From Genes to Perception*, chapitre Color and brightness induction : From Mach bands to 3-D configurations. Cambridge University Press, New York, Gegenfurtner, K. and Sharpe, L. (eds.) edition.
- Zaidi, Q., Yoshimi, B., et Flannigan, I. (1991). Influence of shape and perimeter length on induced color contrast. *J Opt Soc Am A*, 8(11) :1810–1817.
- Zeki, S., Watson, J. D., Lueck, C. J., Friston, K. J., Kennard, C., et Frackowiak, R. S. (1991). A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *J Neurosci*, 11(3) :641–649.
- Zeki, S. M. (1969). Representation of central visual fields in prestriate cortex of monkey. *Brain Res*, 14(2) :271–291.
- Zeki, S. M. (1973). Colour coding in rhesus monkey prestriate cortex. *Brain Res*, 53(2) :422–427.
- Zeki, S. M. (1977). Colour coding in the superior temporal sulcus of rhesus monkey visual cortex. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 197(1127) :195–223.
- Zeki, S. M. (1978). Uniformity and diversity of structure and function in rhesus monkey prestriate visual cortex. *J Physiol*, 277 :273–290.
- Zeki, S. M. (1983a). Colour coding in the cerebral cortex : the reaction of cells in monkey visual cortex to wavelengths and colours. *Neuroscience*, 9(4) :741–765.

- Zeki, S. M. (1983b). Colour coding in the cerebral cortex : the responses of wavelength-selective and colour-coded cells in monkey visual cortex to changes in wavelength composition. *Neuroscience*, 9(4) :767–781.
- Zeki, S. M. (1983c). The distribution of wavelength and orientation selective cells in different areas of monkey visual cortex. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 217(1209) :449–470.
- Zeki, S. M. (2001). Localization and globalization in conscious vision. *A Rev Neurosci*, 24 :57–86.
- Zeki, S. M., Aglioti, S., McKeefry, D., et Berlucchi, G. (1999). The neurological basis of conscious color perception in a blind patient. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 96(24) :14124–14129.
- Zhou, H., Friedman, H. S., et von der Heydt, R. (2000). Coding of border ownership in monkey visual cortex. *J Neurosci*, 20(17) :6594–6611.
- Zipser, K., Lamme, V. A., et Schiller, P. H. (1996). Contextual modulation in primary visual cortex. *J Neurosci*, 16(22) :7376–7389.

Annexe A

Espaces de travail

A.1 Espace CIE

Le but de la colorimétrie est de définir des caractéristiques numériques des lumières calculées à partir des caractéristiques spectrales du stimulus. Il est primordial qu'une couleur ne soit représentée que par une seule valeur. Les systèmes de projection traditionnels génèrent des stimulus en mélangeant trois primaires, par exemple un rouge, un vert et un bleu (RGB). C'est un système de mélange additif (Figure A.1). Il est à noter que le rendu du système RGB dépend du périphérique utilisé. En effet, un rouge RVB (255 ; 0 ; 0) n'aura pas le même rendu sur différents écrans. Pour définir une couleur, on convertit les valeurs RGB en CIE XYZ.

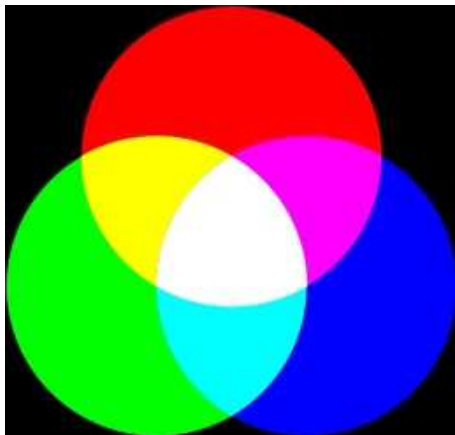


FIG. A.1: Illustration du système de mélange additif de trois composantes.

Le système CIE a pour objectif de fournir aux scientifiques une notation des lumières basée sur la vision humaine. Selon la théorie trichromatique, chaque couleur perçue par l'oeil humain standard peut être décrite par trois coefficients qui quantifient la stimulation des cônes L, M et S. Si deux stimulus de couleurs donnent les mêmes valeurs pour ces trois co-

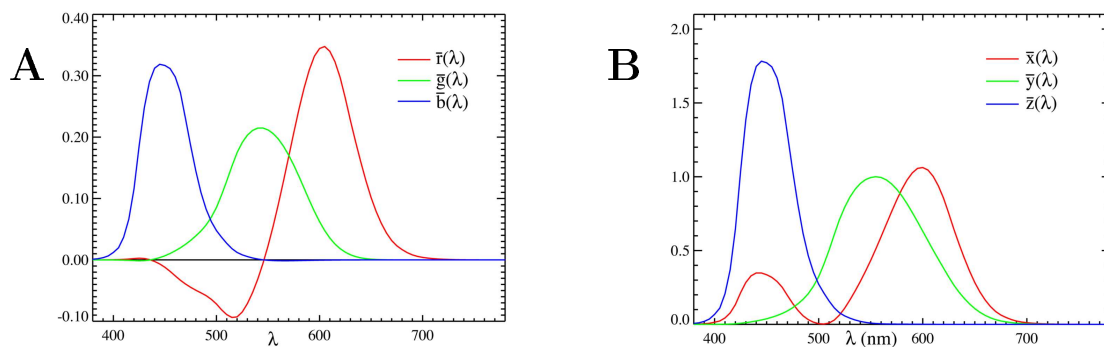


FIG. A.2: Courbes des fonctions colorimétriques RGB. On constate qu'une lumière à 500 nm (cyan) est obtenue par un mélange de bleu et de vert mais aussi avec un peu de rouge négatif (A). Cette valeur négative provient du fait qu'il s'agit de mélanges de couleurs qui peuvent par conséquent produire des valeurs négatives. Pour éviter ce cas de figure, la CIE propose des courbes de sensibilité XYZ telles que définies par l'observateur colorimétrique standard (B).

efficents, ils produisent la même perception de couleur même si leur distribution spectrale est différente. Vers 1930, Wright (1928) et Guild (1931) ont effectué indépendamment des expériences dans lesquelles des observateurs devaient combiner des lumières de telle façon que la perception de couleur résultante corresponde à la perception de couleur produite par une lumière monochromatique d'une certaine longueur d'onde. Les résultats de ces expériences ont pu être comparés et ont conduit à la définition des fonctions colorimétriques RGB normalisées (RGB Color Matching Functions, figure A.2) : $\bar{R}_{(\lambda)}$, $\bar{G}_{(\lambda)}$ et $\bar{B}_{(\lambda)}$. Elles ont été transformées par le CIE en 1931 en fonctions colorimétriques XYZ : $\bar{Z}_{(\lambda)}$, $\bar{Y}_{(\lambda)}$ et $\bar{X}_{(\lambda)}$

Ces fonctions d'appariement des couleurs définissent l'observateur colorimétrique standard CIE 1931 (Figure A.2). Le modèle XYZ, élaboré en 1931, s'appuie sur des primaires imaginaires afin d'élargir l'espace colorimétrique et ne plus nécessiter la manipulation des coordonnées négatives. L'espace XYZ n'est rien d'autre qu'un modèle RGB particulier.

Bien que les fonctions colorimétriques RGB et XYZ puissent être utilisées indifféremment pour définir les trois coefficients dont les valeurs décrivent de façon unique une certaine perception des couleurs, les fonctions d'appariement de couleurs XYZ sont privilégiées car elles ont des valeurs positives pour toutes les longueurs d'onde. Si une source est caractérisée par la composition spectrale $S_{(\lambda)}$, on obtient la paramétrisation du tristimulus

XYZ de cette source par les formules suivantes :

$$\begin{aligned} X &= \int S_{(\lambda)} \bar{X}_{(\lambda)} d\lambda \\ Y &= \int S_{(\lambda)} \bar{Y}_{(\lambda)} d\lambda \\ Z &= \int S_{(\lambda)} \bar{Z}_{(\lambda)} d\lambda \end{aligned} \tag{A.1}$$

Une transformation simple conduit au xyY qui sépare la luminance et les coordonnées trichromatiques. Si on divise par la somme des trois nombres qui caractérisent l'espace XYZ , on obtient les coordonnées x , y et z . Ceux-ci sont reliés par $x + y + z = 1$. Deux de ces nombres (xy) suffisent donc pour donner la même information. En rajoutant la luminance (Y), on obtient le triplet xyY . Y définit la luminance.

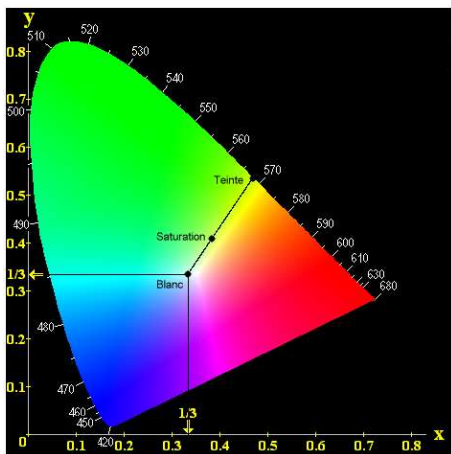


FIG. A.3: Diagramme de chromacité CIE. C'est la représentation au moyen d'un graphique à deux dimensions selon le plan xy (où $x + y + z = 1$) de toutes les couleurs potentiellement perceptibles par l'œil humain. Une troisième dimension perpendiculaire à ce plan représente la luminance.

Le passage des coordonnées RGB d'un ordinateur aux valeurs XYZ de l'espace CIE est spécifique à chaque système de projection des stimulus. Pour connaître l'exacte représentation d'un stimulus dans CIE, il est nécessaire de transformer les valeurs en fonction de la calibration (spectromètre) et du gamma (γ) de l'écran.

A.2 Espace LMS

L'espace CIE 31 respecte le fait que deux couleurs ayant des répartitions spectrales différentes peuvent être perçues de la même façon (métamère). Cependant les courbes obtenues (Figure A.2) sont très différentes des courbes de sensibilité des cônes. En voulant estimer les erreurs de mesures qui ont lieu lors d'expériences d'égalisation de couleur, Mac Adam (1942) mesura pour une lumière donnée, une lumière proche dont la différence est à peine perceptible. L'ensemble des lumières à peine discriminables forme une ellipse autour de la lumière étudiée. La taille et l'orientation des ellipses varient d'un point de mesure à l'autre, ceci montre que l'espace pertinent pour décrire la perception des couleurs est non uniforme à l'espace CIE xy (LeGrand, 1949; Knoblauch et Boyton, 1994).

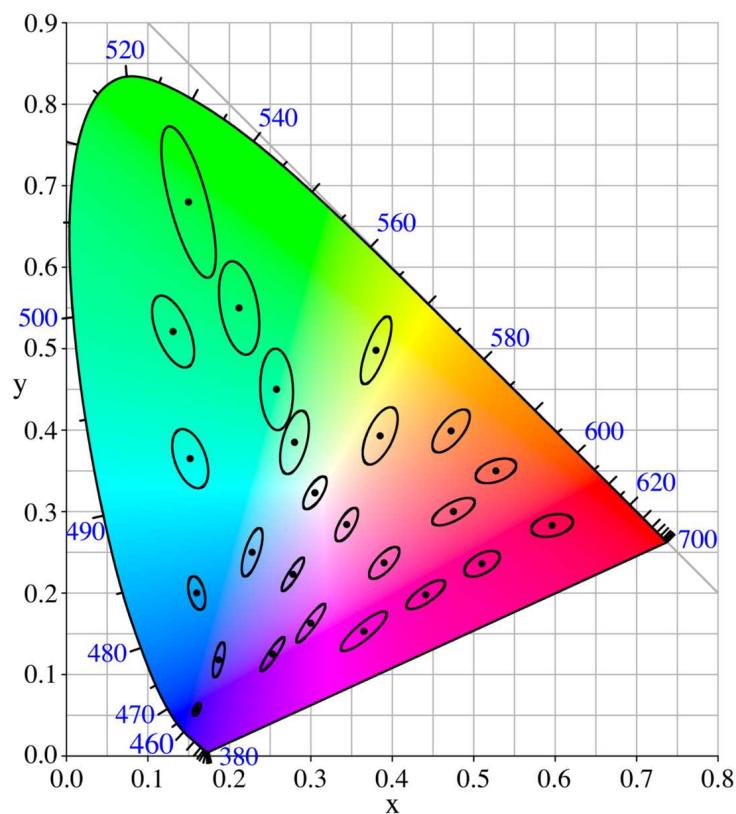


FIG. A.4: Représentation des 25 mesures réalisées par MacAdam en 1942 dans l'espace CIExy.

Même si on réalise les projections des ellipses de MacAdam dans des espaces plus proches de la perception, CIELuv et CIELab, les seuils de discrimination sont encore des ellipses avec différentes tailles et orientations.

On représente alors un espace proche de la physiologie, selon les activations des cônes L, M et S. On peut déterminer une matrice de passage M de l'espace XYZ à l'espace LMS. Une matrice de passage est une opération mathématique commune qui définit pour un espace une transformation linéaire, c'est à dire qu'avec une telle transformation, un triangle deviendra un autre triangle, déformé par rapport au premier mais en aucun cas une figure formée de courbes. Ainsi, l'équation qui définit la transformation d'un tristimulus XYZ vers une réponse LMS est de la forme :

$$\begin{pmatrix} X \\ Y \\ Z \end{pmatrix} = M \begin{pmatrix} L \\ M \\ S \end{pmatrix} \quad (\text{A.2})$$

Pour résoudre cette équation, le but est de savoir quelle coordonnée CIE active un et seul type de cône. En théorie c'est impossible car une lumière active toujours deux ou trois cônes selon leur courbe de sensibilité. Pour cela on utilise des patients déficients en un seul type de cônes (daltoniens). Ces observateurs ne pourront pas différencier deux couleurs dont la variation ne peut être codée que par l'activité de la famille de cône qui leur manque. On peut donc dessiner des lignes de confusion dans l'espace CIE pour chaque type de daltoniens, lignes selon lesquelles ils ne différencieront pas les lumières. Théoriquement ces lignes se rejoignent en un point que l'on appelle le point de confusion. On peut déterminer M selon le point de confusion des trois sortes de dichromates (les protanopes, les deuteranopes et les tritanopes pour lesquels il manque les cônes L, M ou S respectivement). L'équation A.2 devient alors :

$$\begin{pmatrix} X \\ Y \\ Z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} X_{cp} & X_{cd} & X_{ct} \\ Y_{cp} & Y_{cd} & Y_{ct} \\ Z_{cp} & Z_{cd} & Z_{ct} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} k_{cp} & 0 & 0 \\ 0 & k_{cd} & 0 \\ 0 & 0 & k_{ct} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} L \\ M \\ S \end{pmatrix} \quad (\text{A.3})$$

Avec (X_{cp}, Y_{cp}, Z_{cp}) , (X_{cd}, Y_{cd}, Z_{cd}) et (X_{ct}, Y_{ct}, Z_{ct}) qui sont les composantes du point de confusion des protanopes, des deuteranopes et des tritanopes respectivement, k_{cp} , k_{cd} et k_{ct} sont des constantes arbitraires. De même nous pouvons décrire les transformations pour passer de XYZ vers LMS :

$$\begin{pmatrix} L \\ M \\ S \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} k'_{cp} & 0 & 0 \\ 0 & k'_{cd} & 0 \\ 0 & 0 & k'_{ct} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_{cp} & X_{cd} & X_{ct} \\ Y_{cp} & Y_{cd} & Y_{ct} \\ Z_{cp} & Z_{cd} & Z_{ct} \end{pmatrix}^{-1} \begin{pmatrix} X \\ Y \\ Z \end{pmatrix} \quad (\text{A.4})$$

Où $k'_{cp} = \frac{1}{k_{cp}}$, $k'_{cd} = \frac{1}{k_{cd}}$ et $k'_{ct} = \frac{1}{k_{ct}}$. Smith et Pokorny (1996) s'appuient sur le fait physiologique que les cônes S ne contribuent pas à la luminance (Eisner et MacLeod, 1980) pour dériver l'équation A.4 et obtenir :

$$\begin{pmatrix} L \\ M \\ S \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.15514 & 0.54312 & -0.03286 \\ -0.15514 & 0.45684 & 0.03286 \\ 0 & 0 & 0.01608 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X \\ Y \\ Z \end{pmatrix} \quad (\text{A.5})$$

Où les valeurs du tristimulus XYZ sont modifiées par Judd (1951).

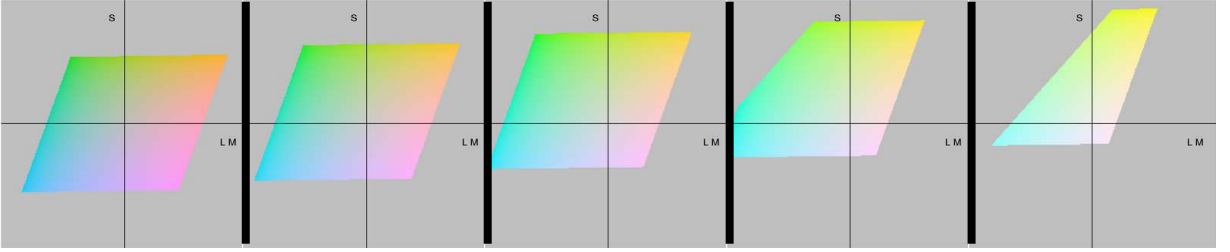


FIG. A.5: Plans équiluminants de l'espace DKL. Représentation de l'espace selon les axes L-M et S à des niveaux de luminances décroissantes.

A.3 Espace DKL

On applique la même logique que pour l'espace LMS pour justifier l'utilisation d'un autre espace qui représente les mécanismes visuels suivants. Derrington et al. (1984) ont défini un autre espace physiologique des couleurs appelé espace d'excitation des cônes DKL. Deux principes sont à la base de la construction de cet espace : premièrement, l'excitation des photopigments est codée en termes de contraste, les informations produites sont relatives et non absolues. Deuxièmement, les signaux provenant de chaque type de cônes sont combinés par trois mécanismes. Un mécanisme codant la luminance ($L + M$) et deux mécanismes antagonistes de cônes ($L - M$ et S). Les réponses de ces trois mécanismes représentent les coordonnées dans l'espace DKL.

On cherche donc à décrire les transformations entre l'espace LMS et DKL par une équation de la forme :

$$\begin{pmatrix} \Delta R_{L+M} \\ \Delta R_{L-M} \\ \Delta R_S \end{pmatrix} = M \begin{pmatrix} \Delta P_L \\ \Delta P_M \\ \Delta P_S \end{pmatrix} \quad (\text{A.6})$$

Où, P_i sont les coordonnées d'activation des cônes pour $i \in L, M, S$. R_i sont les réponses des mécanismes. On remarque que l'on parle ici de différence (Δ) d'activation et de réponse par rapport à un fond. Il faut donc définir la matrice de passage M . Pour cela nous la décomposons en fonction du comportement que l'on connaît des trois mécanismes.

Premièrement, la réponse du mécanisme codant la luminance se décrit comme :

$$\Delta R_{L+M} = k_{L+M}(W_{L+M,L}\Delta P_L + W_{L+M,M}\Delta P_M + W_{L+M,S}\Delta P_S) \quad (\text{A.7})$$

Avec $W_{i,j}$, le poids de chaque mécanisme (ici $i = L + M$) sur la différence d'activation des cônes δP_j ($j \in L, M, S$). Le facteur k_i définit les unités des réponses des mécanismes. En dérivant l'équation A.5 on peut résoudre l'équation A.7 avec :

$$\begin{aligned} W_{L+M,L} &= 1 \\ W_{L+M,M} &= 1 \\ W_{L+M,S} &= 0 \end{aligned}$$

Deuxièmement, la réponse du mécanisme chromatique L-M se décrit de la même façon :

$$\Delta R_{L-M} = k_{L-M}(W_{L-M,L}\Delta P_L + W_{L-M,M}\Delta P_M + W_{L-M,S}\Delta P_S) \quad (\text{A.8})$$

Le comportement de ce mécanisme satisfait deux conditions. Quand le signal a la même chromaticité que le fond, le mécanisme est silencieux. Donc :

$$\Delta R_{L-M} = O \quad \Rightarrow \quad \begin{pmatrix} \Delta P_L \\ \Delta P_M \\ \Delta P_S \end{pmatrix} = g \begin{pmatrix} P_{L0} \\ P_{M0} \\ P_{S0} \end{pmatrix} \quad (\text{A.9})$$

pour toutes constantes g . P_{i0} étant les coordonnées du fond dans LMS. Et les études montrent que ce mécanisme est insensible aux variations des cônes S ($W_{L-M,S} = 0$). Grâce à ces indices, on peut résoudre l'équation A.9 :

$$\begin{aligned} W_{L-M,L} &= 1 \\ W_{L-M,M} &= \frac{-W_{L-M,L}P_{L0}}{P_{M0}} \\ W_{L-M,S} &= 0 \end{aligned}$$

Troisièmement, la réponse du mécanisme chromatique S se décrit également comme suit :

$$\Delta R_S = k_S(W_{S,L}\Delta P_L + W_{S,M}\Delta P_M + W_{S,S}\Delta P_S) \quad (\text{A.10})$$

Le comportement de ce mécanisme satisfait aussi deux conditions. De même que pour le mécanisme LM, quand le signal a la même chromaticité que le fond, le mécanisme est silencieux. De plus, la réponse du mécanisme est également nulle lorsque la différence du signal des cônes S (ΔP_S) et la réponse du mécanisme codant la luminance (ΔR_{L+M}) sont tous deux nuls. En tenant compte de ces conditions, on peut résoudre l'équation A.10 avec :

$$\begin{aligned} W_{S,L} &= -W_{L+M,L} \\ W_{S,M} &= -W_{L+M,M} \\ W_{S,S} &= -\frac{W_{S,L}P_{L0} + W_{S,M}P_{M0}}{P_{S0}} \end{aligned}$$

De cette façon nous pouvons dériver l'équation A.6 et préciser la matrice de passage M

en fonction du fond :

$$\begin{pmatrix} \frac{\Delta R_{L+M}}{k_{L+M}} \\ \frac{\Delta R_{L-M}}{k_{L-M}} \\ \frac{\Delta R_S}{k_S} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 0 \\ 1 & \frac{-P_{L0}}{P_{M0}} & \\ -1 & -1 & -\frac{P_{L0}+P_{M0}}{P_{S0}} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \Delta P_L \\ \Delta P_M \\ \Delta P_S \end{pmatrix} \quad (\text{A.11})$$

Ainsi on représente un espace en fonction du contraste avec le fond (dans cette thèse nous le représenterons en fonction d'un gris neutre) en respectant certaines contraintes physiologiques du codage. La figure A.5 illustre quelques plans de l'espace DKL que nous avons ainsi défini. On constate que cet espace n'est pas de forme homogène.

Annexe B

Modulations

B.1 Chapitre 2

Les modulations utilisées dans le chapitre 2 ont été décrites dans l'espace CIE xyY. Nous les décrivons ici dans un espace proche de la physiologie, l'espace LMS (Tableau B.1). Les modulations sont exprimées selon le contraste de Michelson (Michelson, 1927) exprimé par l'équation :

$$\frac{\frac{\bar{P}_{m1} - \bar{P}_{m2}}{2}}{\bar{P}_f} \quad (\text{B.1})$$

où, \bar{P}_f est la moyenne des propriétés des surfaces du fond, \bar{P}_{m1} la moyenne des propriétés des surfaces après modulation dans une direction, puis son opposée (\bar{P}_{m2}). Le contraste de Michelson est donc le rapport de l'amplitude des modulations (valeur fixe) sur la moyenne.

Axe	Niveau	ΔL	ΔS	ΔLum
L-M	1	0.28		0.19
	2	0.18		0.12
	3	0.09		0.06
S	1		0.56	0.19
	2		0.37	0.12
	3		0.13	0.06

TAB. B.1: Selon les deux axes de modulation (L-M et S de l'espace DKL) et les trois niveaux de modulation (Fort (1), Intermédiaire (2) et Faible (3)). Modulations exprimées par le contraste de Michelson.

Dans l'expérience contrôlant le contraste spatial, les modulations utilisées sont celles exprimées précédemment de niveau 1.

B.2 Chapitre 5

Reprenant le principe de la section précédente, les modulations utilisées dans le chapitre 5 ont été décrites dans l'espace CIE xyY. Nous les décrivons ici (Tableau B.2) dans l'espace LMS selon le contraste de Michelson.

Niveau	ΔLum
1	0.65
2	0.49
3	0.33
4	0.16

TAB. B.2: Selon les modulations (L+M dans l'espace DKL) et les quatre niveaux de modulation. Modulations exprimées par le contraste de Michelson.

Annexe C

Analyses statistiques spécifiques

C.1 Construction du modèle

Dans le chapitre 3 de la partie Expérimentation, nous avons décrit ce qu'était un modèle statistique linéaire à effet mixte et nous avons détaillé la construction du modèle *mod1.lme* :

```
mod1.lme <- lme(X ~ Coherence * Modulation * Axe * Hemisphere * Region,  
donne, random = ~1 | Observateur, method="REML")
```

avec :

- *mod1.lme* : structure qui stocke les résultats du modèle
- *X* : variable définissant les observations
- *Coherence* * *Modulation* * *Axe* * *Hemisphere* * *Aire* : paramètres définissant les facteurs fixes et leurs interactions
- *random* = ~1 | *Obs* : paramètres définissant un intercept aléatoire associé à chaque observateur
- *donne* : structure qui stocke les observations, les facteurs et les covariées

Cependant la description des données de ce modèle appelle quelques modifications pour la rendre plus proche de nos observations. Dans cet appendix, nous expliquons en détails les étapes de la construction et des validations qui vont nous mener, non pas à la description du modèle "parfait", mais à un modèle qui décrit au mieux les observations tout en gardant son pouvoir prédictif (problème d'over fitting). En effet, la figure C.1 nous montre qu'il existe une variabilité entre les aires d'un même observateur. Nous focalisons notre attention sur le sujet BS qui est démonstratif de l'effet que nous voulons mettre en

avant. Nous constatons que les résiduelles des points ajustés pour les données du parahippocampe (PH) sont toutes positives alors que celles des aires visuelles (AV) sont toutes négatives. Nous retrouvons cette variabilité sur l'ensemble des sujets avec plus ou moins d'évidence. Le sens de cette variabilité n'est pas fixe et elle fluctue selon les observateurs (voir la figure C.9). Nous pouvons prendre comme exemple le sujet MB pour qui la différence entre les deux régions est de sens inverse à celle de BS. Par conséquent, et comme cela avait été suggéré dans la figure 3.2 de la partie Expérimentation, le facteur Région doit être modélisé comme facteur aléatoire selon les observateurs.

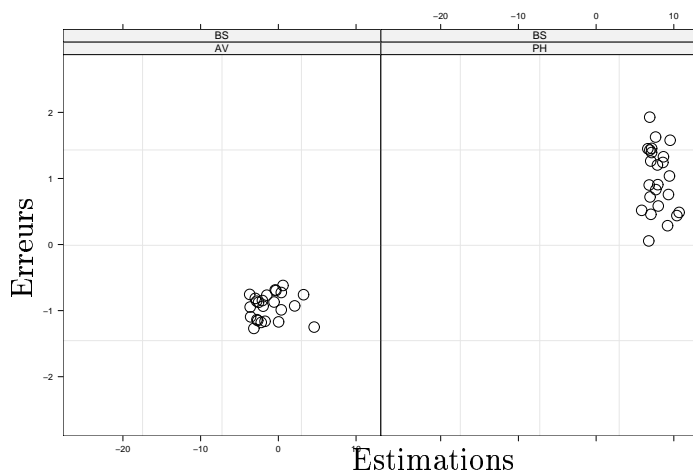


FIG. C.1: Erreurs résiduelles du modèle *mod1.lme* (en ordonnées) pour chaque point ajusté (en abscisse) en fonction des deux aires étudiées (PH et AV) pour un observateur (BS). Les données sur l'ensemble des observateurs se trouvent à la suite de cette section (Figure C.9).

Le modèle *mod2.lme* reprend le modèle *mod1.lme* en modifiant les paramètres aléatoires comme suit :

```
mod2.lme <- lme(X ~ Coherence * Modulation * Axe * Hemisphere * Region,
donne, random = ~1 | Observateur/Region, method="REML")
```

La commande $\sim 1/Region/Observateur$ indique que le modèle a estimé un coefficient pour rendre compte des différences fondamentales d'activations entre les deux régions différemment pour chaque observateur.

Toutefois nous conservons le facteur Région en facteur fixe car l'estimation du caractère aléatoire des régions corticales est effectuée, pour chaque observateur, sur l'ensemble des valeurs observées dans ces aires indépendamment des autres conditions. Ainsi, nous pouvons toujours observer une différence d'activation entre les aires selon la cohérence, l'axe de modulation ou le niveau de modulation de nos stimulus. La détection de ces différences se trouvera plus fine si on considère qu'elles auraient été moyennées par la variabilité in-

trinsèque et différente pour chaque observateur entre ces aires.

Cette bonification par rapport au modèle *mod1.lme* se mesure concrètement par les critères $AIC = 3516$ et $BIC = 3670$ en diminution du modèle *mod2.lme*. Donc, l'ajout de ce paramètre aléatoire provoque une amélioration importante de la modélisation. Cette tendance se vérifie également pour la répartition des erreurs résiduelles qui sont maintenant mieux centrées. Cependant on observe encore des variabilités importantes (figure C.2).

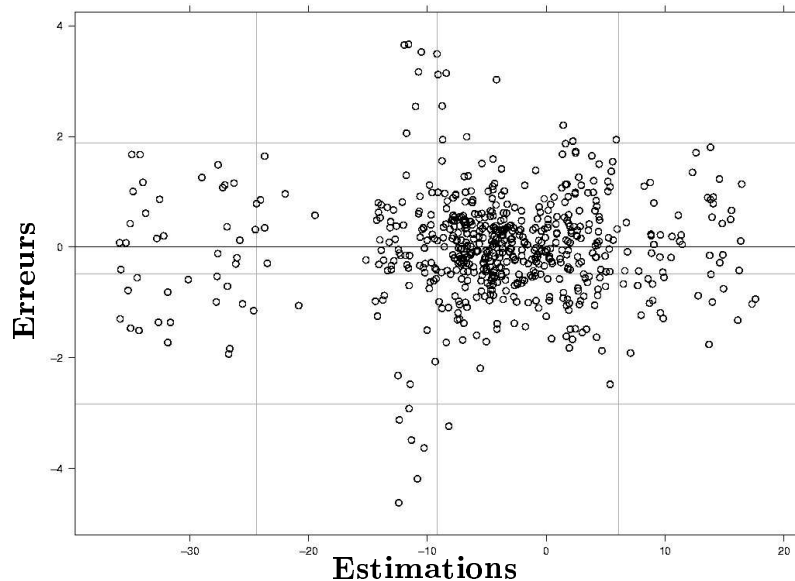


FIG. C.2: Erreurs résiduelles du modèle *mod2.lme* (en ordonnées) pour chaque point ajusté (en abscisse).

Cette modification du modèle *mod1.lme* n'est pas sans détérioration. La distribution normale des ajustements du modèle *mod2.lme* est discutable et moins bonne que pour le modèle *mod1.lme* (Figure C.3). La condition de normalité est nécessaire à l'utilisation des modèle LME. Le modèle *mod2.lme* doit donc être modifié. La figure C.4 indique que les résiduelles sont centrées entre les aires corticales d'un même sujet mais on constate qu'il y a une variance différente intrasujet entre les résiduelles des deux aires (PH et AV). On voit que dans cette figure il existe une plus grande variabilité des erreurs résiduelles dans le PH que dans AV. Une nouvelle fois, nous prenons l'exemple du sujet BS qui est représentatif de ce que l'on trouve chez tous les sujets. On dit que l'hypothèse d'homoscédasticité n'est pas respectée. Cette variance différente entre les aires est un biais dans notre analyse de la variance. Nous estimons que cette variance est une caractéristique propre à chaque aire.

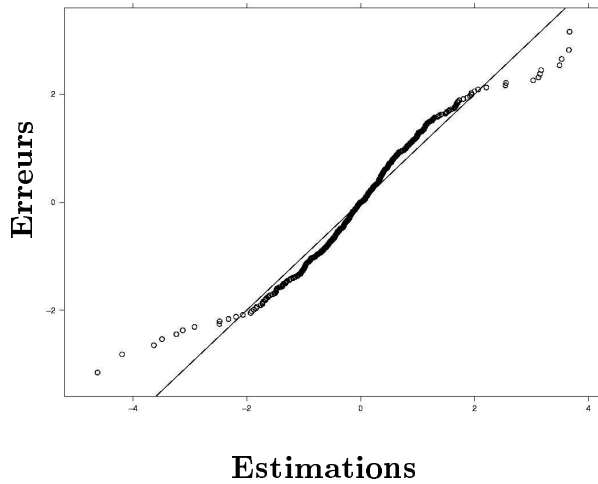


FIG. C.3: Test de normalité pour le modèle *mod2.lme*. L'ensemble des tests de normalité de tous les modèles se trouve à la suite de cette section (Figure C.10).

Elles ont une variabilité d'amplitude de réponse différente indépendamment des conditions que nous testons.

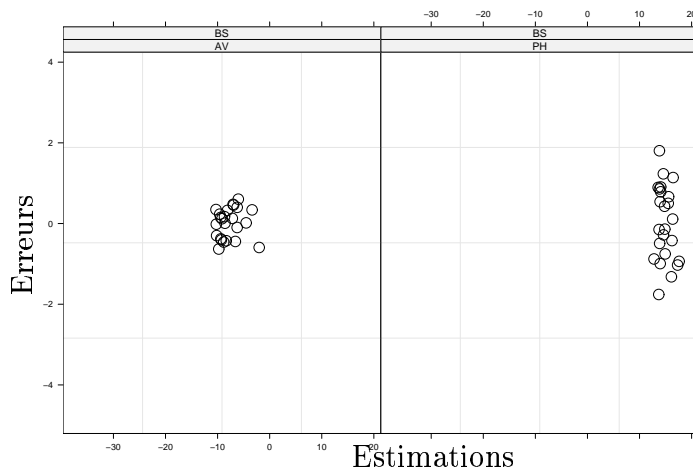


FIG. C.4: Erreurs résiduelles du modèle *mod2.lme* (en ordonnées) pour chaque point ajusté (en abscisse) en fonction des deux aires étudiées (PH et AV) pour un observateur (BS). Les données sur l'ensemble des observateurs se trouvent en Appendix (Figure C.11).

Il est possible de modéliser cette hétéroscédasticité lorsque les variances sont centrées sur zéro (condition remplie, figure C.9). Le modèle correspondant diffère du modèle *mod2.lme* par l'introduction d'une fonction de variance :

```
mod3.lme <- lme(X ~ Coherence * Modulation * Axe * Hemisphere * Region,
donne, random = ~1 | Observateur/Region, method="REML", weights = varIdent(form
= ~1 | Observateur * region))
```

Par défaut, les paramètres associés aux variances sont initialisés à 1. L'option *weights = varIdent(form = ~1 | Observateur * region)* spécifie différents paramètres de variance

pour chaque combinaison d'observateurs et de régions. Le tableau C.1 indique les paramètres de variance. Après estimation du modèle, on note des valeurs allant de 0.57 à 7.58. Cette estimation n'est donc pas anodine. Les effets sont visibles sur la figure C.5 où les variances des aires de chaque sujet sont maintenant comparables.

BS*AV	BS*PH	RC*AV	RC*PH	MM*AV	MM*PH	CC * AV
1.00	1.85	1.02	1.29	2.49	2.96	1.43
CC*PH	SC*AV	SC*PH	BC*AV	BC*PH	EK*AV	EK*PH
0.99	2.75	1.57	7.58	0.88	1.68	0.94
CB*AV	CB*PH	JP*AV	JP*PH	MB*AV	MB*PH	BB*AV
1.28	1.77	1.69	1.30	0.57	0.85	1.75
BB*PH	CN*AV	CN*PH	CDM*AV	CDM*PH		
1.04	1.50	0.95	2.68	2.29		

TAB. C.1: Paramètres de variance pour les combinaisons Observateur * Region. Ce sont les coefficients estimés par le modèle pour que les variances des deux régions corticales (PH, AV) intra-sujet soient comparables.

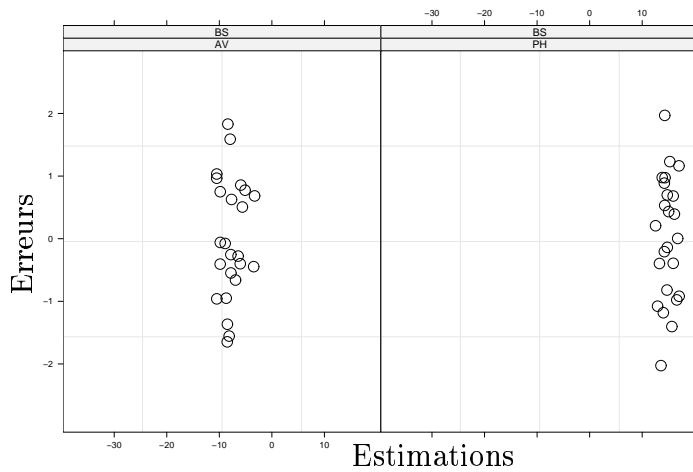


FIG. C.5: Erreurs résiduelles du modèle *mod3.lme* (en ordonnées) pour chaque point ajusté (en abscisse) en fonction des deux aires étudiées (PH et AV) pour un observateur (BS). Les données sur l'ensemble des observateurs se trouvent à la suite de cette section (Figure C.12).

Le modèle *mod3.lme* est plus proche des observations et la diminution des critères $AIC = 3165$ et $BIC = 3428$ indique que le modèle est davantage corrélé aux données que le précédent modèle tout en conservant un fort pouvoir prédictif. Cependant, une distinction entre les observations des deux hémisphères apparaît pour les sujets BC et MM (Figure C.6). Encore une fois, nous appuyons notre raisonnement sur ces deux sujets car la différence entre les deux hémisphères est évidente et nous retrouvons ce phénomène sur les autres sujets.

Cette variation inter-hémisphérique se retrouve avec plus ou moins d'amplitude sur tous les sujets (Appendix Figure C.13). Le fait que le sens de cette variation (prévalence d'un

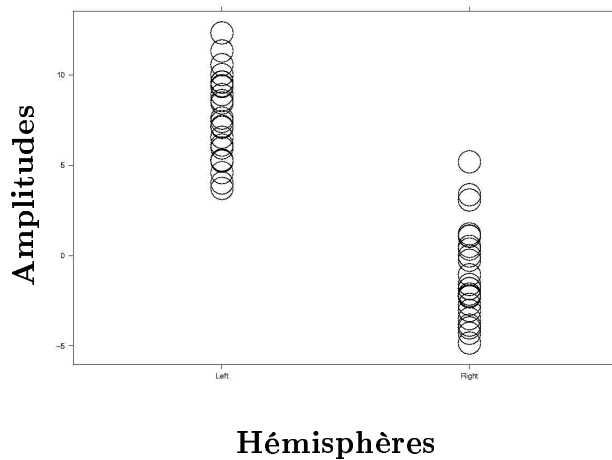


FIG. C.6: Sujet MM, observations mesurées en fonction de l'hémisphère droit et gauche. Les données sur l'ensemble des observateurs se trouvent à la suite de cette section (Figure C.13).

hémisphère sur l'autre) ne soit pas systématique informe de son caractère aléatoire. Ce phénomène avait été suggéré dans la figure 3.2. Ces informations nous conduisent à faire évoluer le modèle *mod3.lme* vers un modèle aléatoire à trois niveaux :

```
mod4.lme <- lme(X ~ Coherence * Modulation * Axe * Hemisphere * Region,
donne, random = ~1 | Observateur/Hemisphere/Region, method="REML", weights =
varIdent(form = ~1 | Observateur * Region))
```

L'association *Observateur/Hemisphere/Region* (effet *Region* emboîté dans l'effet *Hemisphere* lui même emboîté dans l'effet *Observateur*) des paramètres aléatoires permet l'estimation d'un modèle qui tient compte des variations inter-hémisphériques des aires corticales de même nature en fonction de chaque sujet. Un AIC = 2926 et un BIC = 3193 indiquent une amélioration importante de ce modèle. Le respect de la normalité (Figure C.7-A), l'homogénéité des variances (Figure C.7-B) et l'imperfection des points estimés (Figure C.7-C) donnent une idée de la crédibilité de notre modèle pour décrire les observations. Nous arrêtons notre modélisation sur le modèle *mod4.lme* pour procéder à l'analyse statistique de l'interaction entre les facteurs fixes définis.

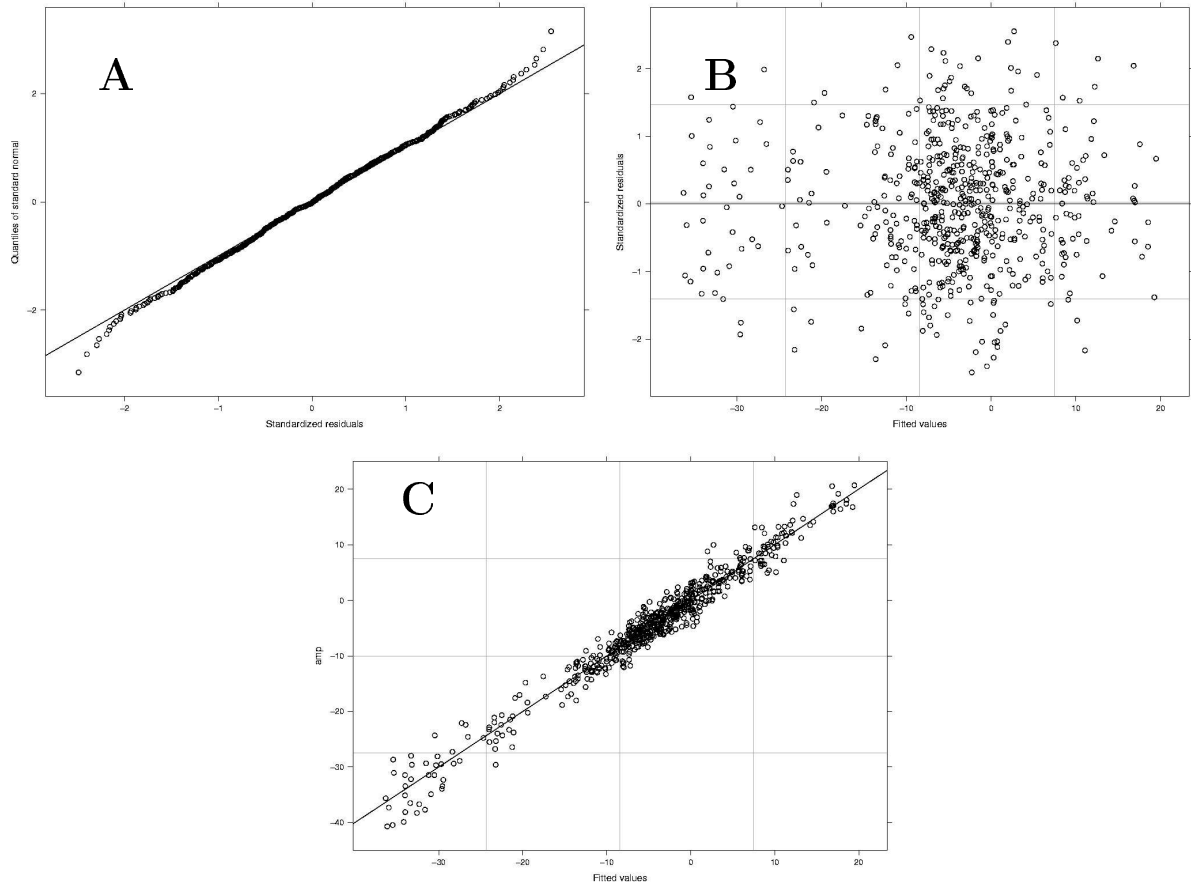


FIG. C.7: **A-** Test de normalité du modèle *mod4.lme*. **B-** Représentation des résiduelles en fonction des ajustements du modèle *c*. **C-** Affichage des points mesurés par rapport aux points ajustés par le modèle *mod4.lme*. L'ensemble de ces graphiques pour tous les modèles se trouve en Appendix (Figures C.10, C.14 et C.15 respectivement).

Ainsi se referme la parenthèse explicative que nous avons ouverte ici en appendix pour décrire en détail la construction du modèle *mod4.lme* à partir du modèle *mod1.lme* décrit dans le chapitre 3 de la partie Expérimentation.

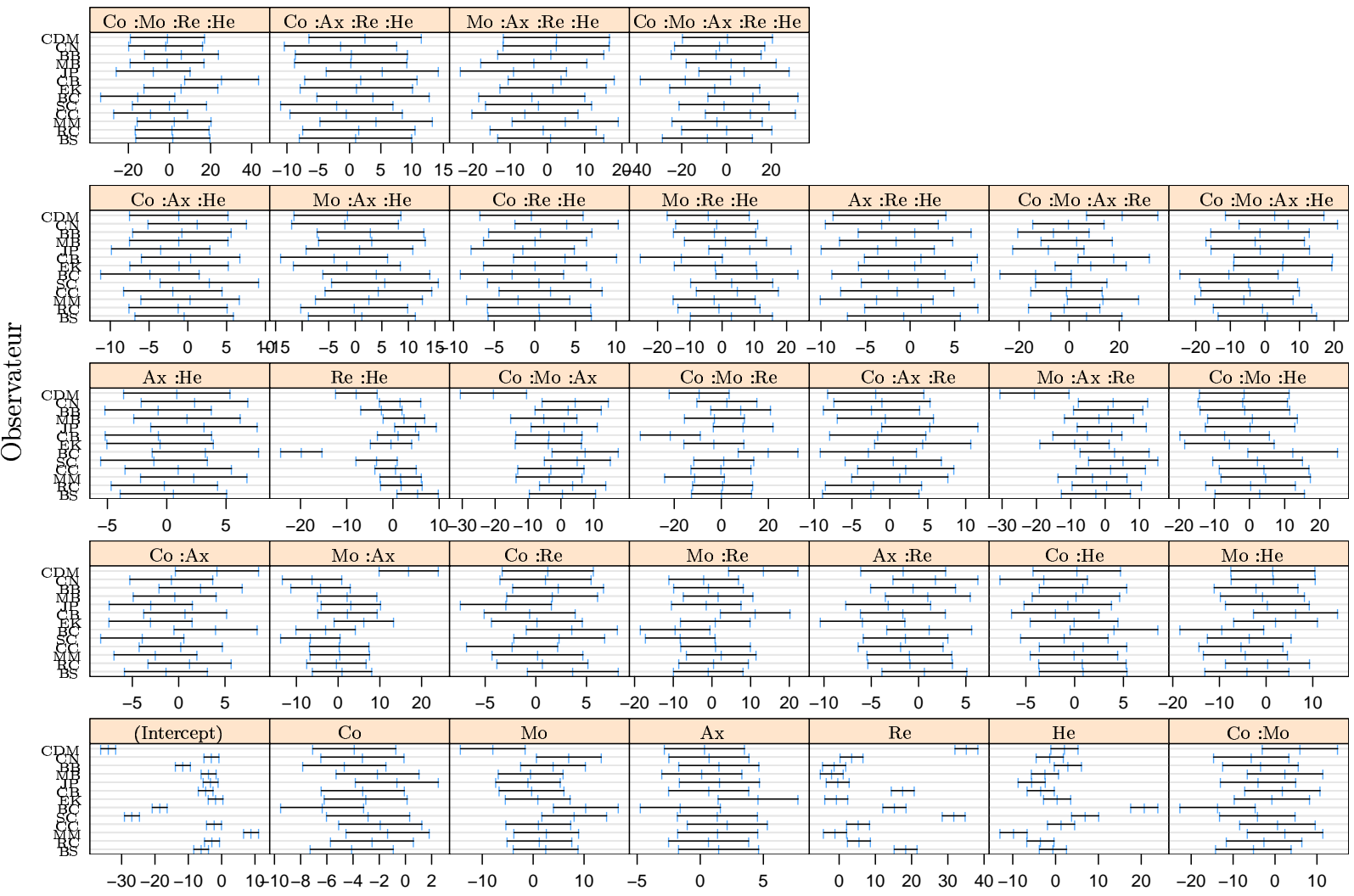


FIG. C.8: Pour chaque facteur, covarié ou interaction entre eux, les modèles définissent une fonction linéaire décrivant les observations (Figure 3.1). Ce tableau représente les intervalles de confiance de 95% sur les intercepts, les pentes associées aux covariés et les différences associées aux facteurs définis dans un modèle linéaire pour chaque observateur. Ici nous représentons les effets simples et les interactions.

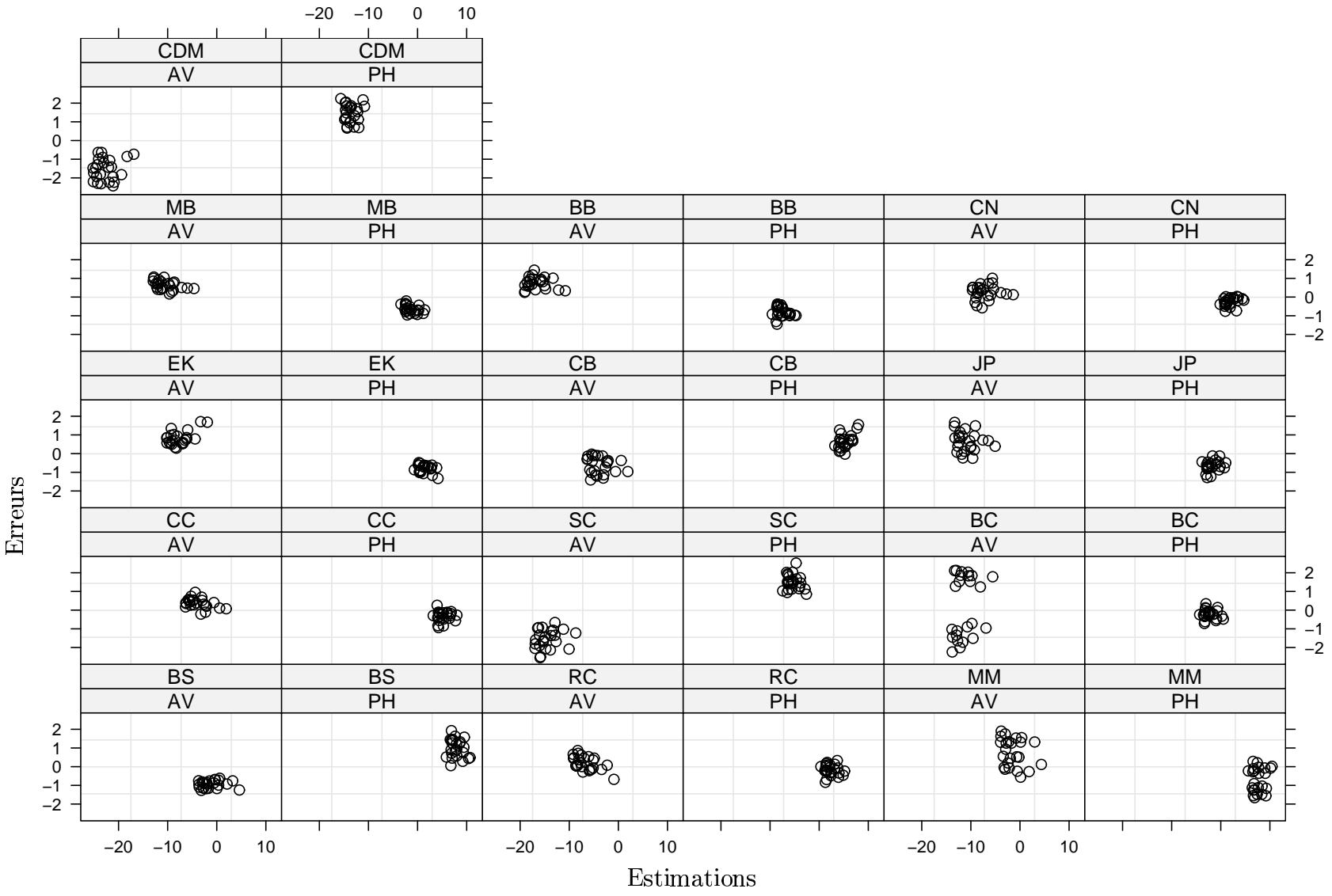


FIG. C.9: Erreurs résiduelles du modèle *mod1.lme* pour chaque point ajusté en fonction des deux aires étudiées (PH et AV) pour chaque observateur.

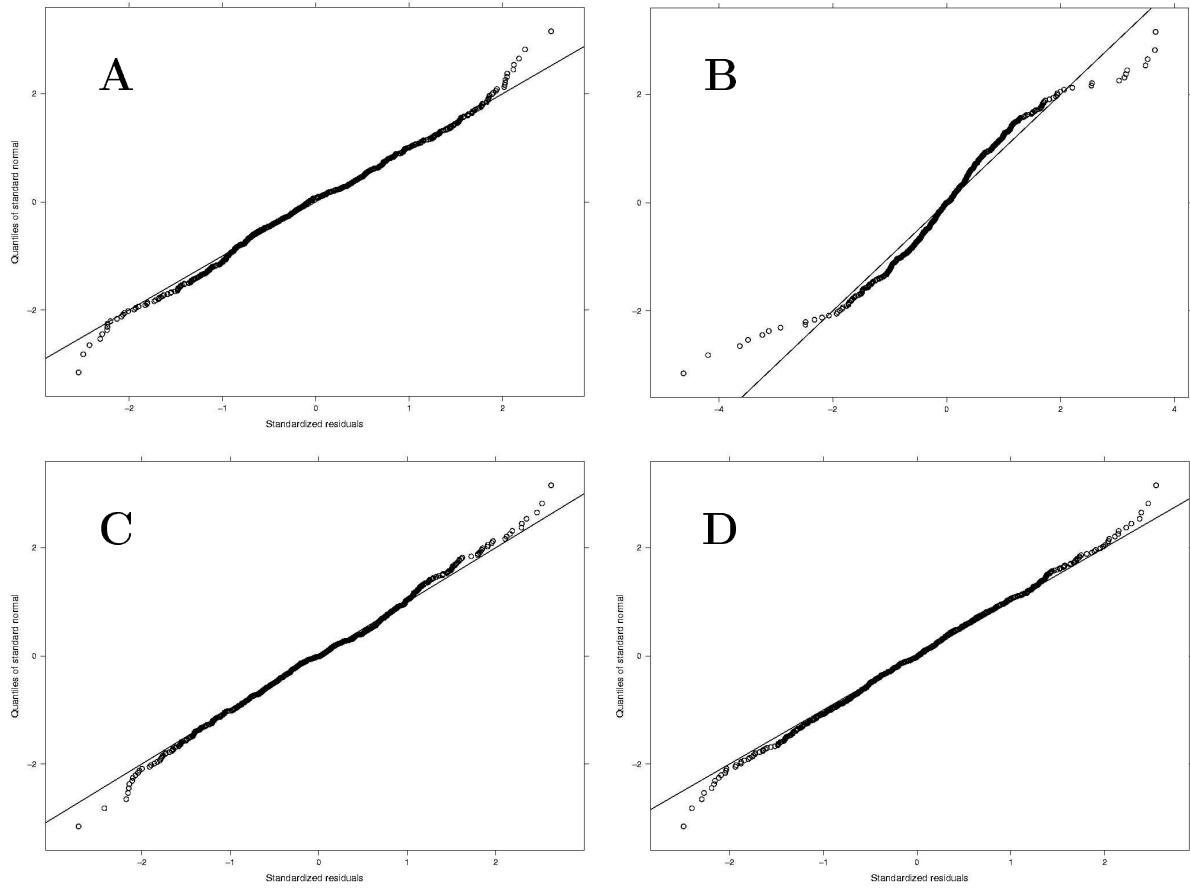


FIG. C.10: **A-** Test de normalité du modèle *mod1.lme*. **B-** Test de normalité du modèle *mod2.lme*. **C-** Test de normalité du modèle *mod3.lme*. **D-** Test de normalité du modèle *mod4.lme*.

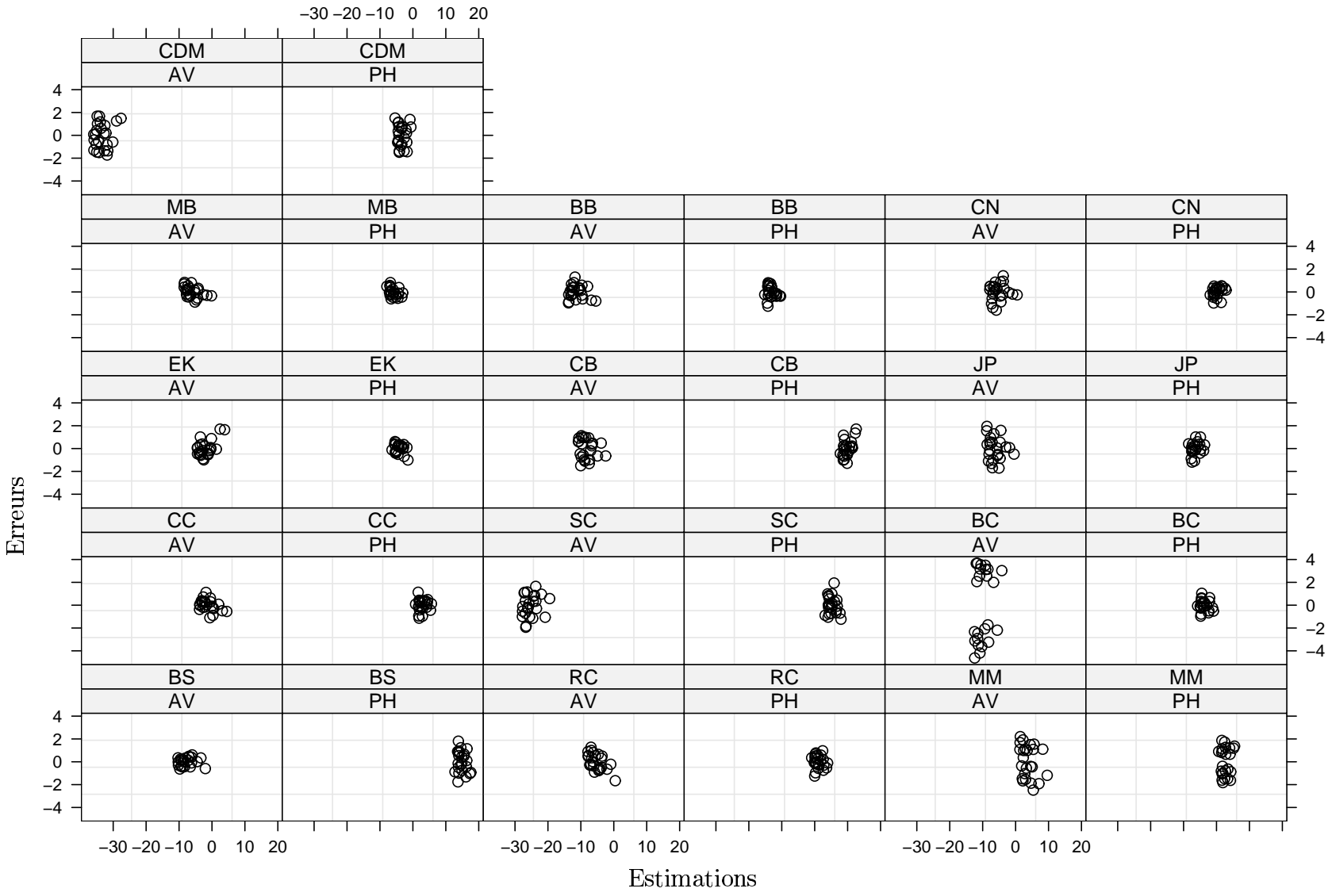


FIG. C.11: Erreurs résiduelles du modèle *mod2.lme* pour chaque point ajusté en fonction des deux aires étudiées (PH et AV) pour chaque observateur.

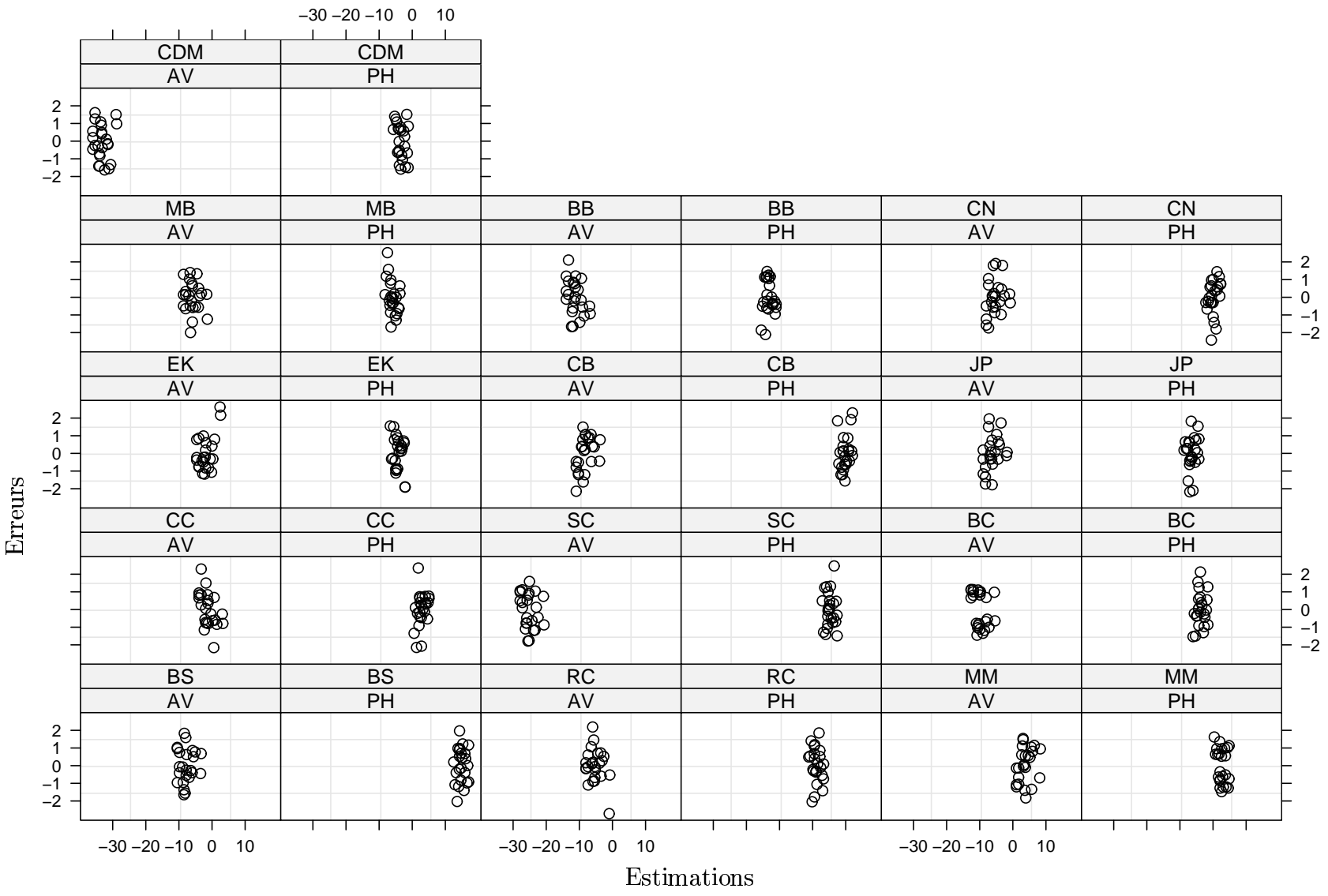


FIG. C.12: Erreurs résiduelles du modèle *mod3_line* pour chaque point ajusté en fonction des deux aires étudiées (PH et AV) pour chaque observateur.

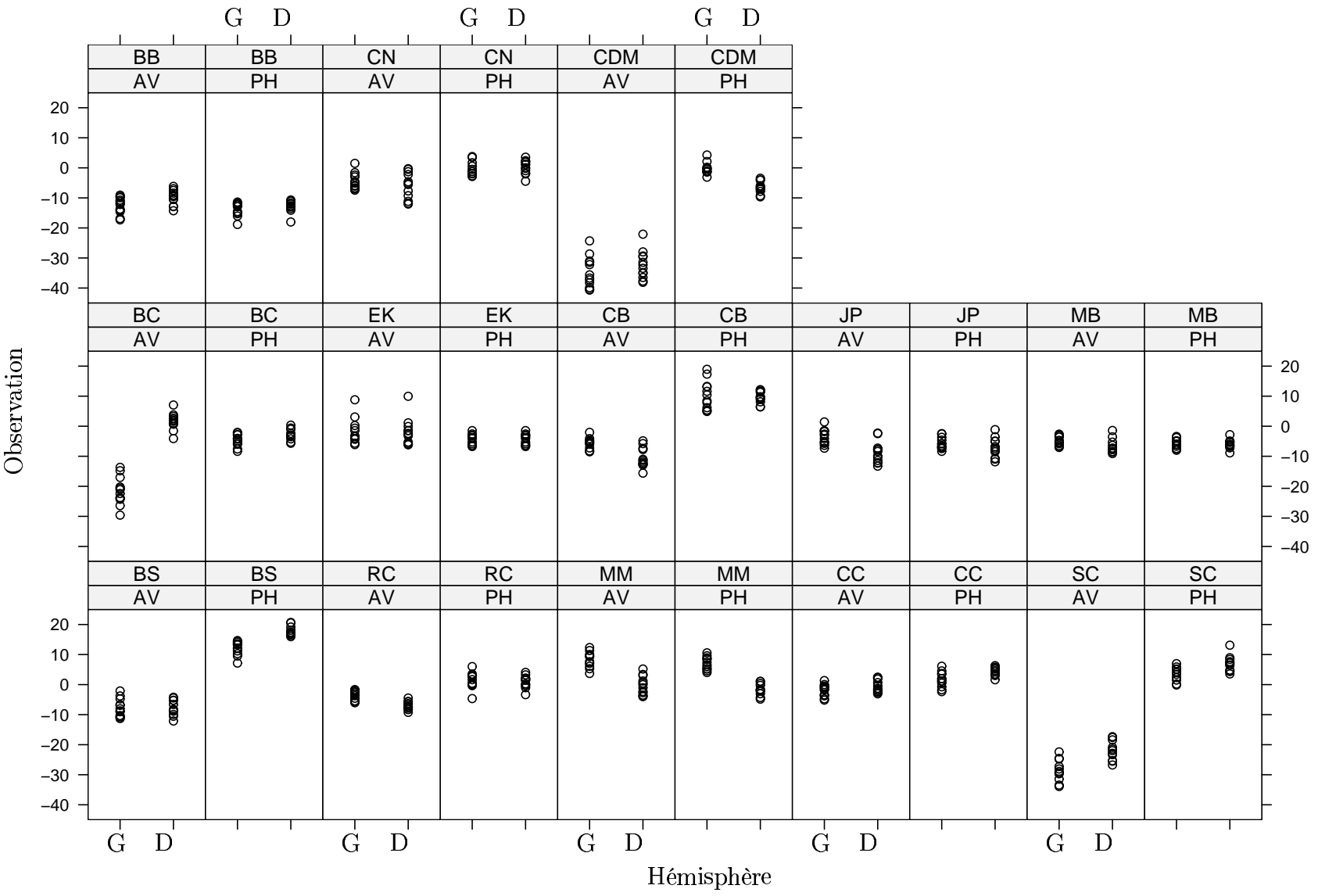


Fig. C.13: Observations mesurées en fonction de l'hémisphère droit et gauche pour chaque aire corticale de tous les sujets.

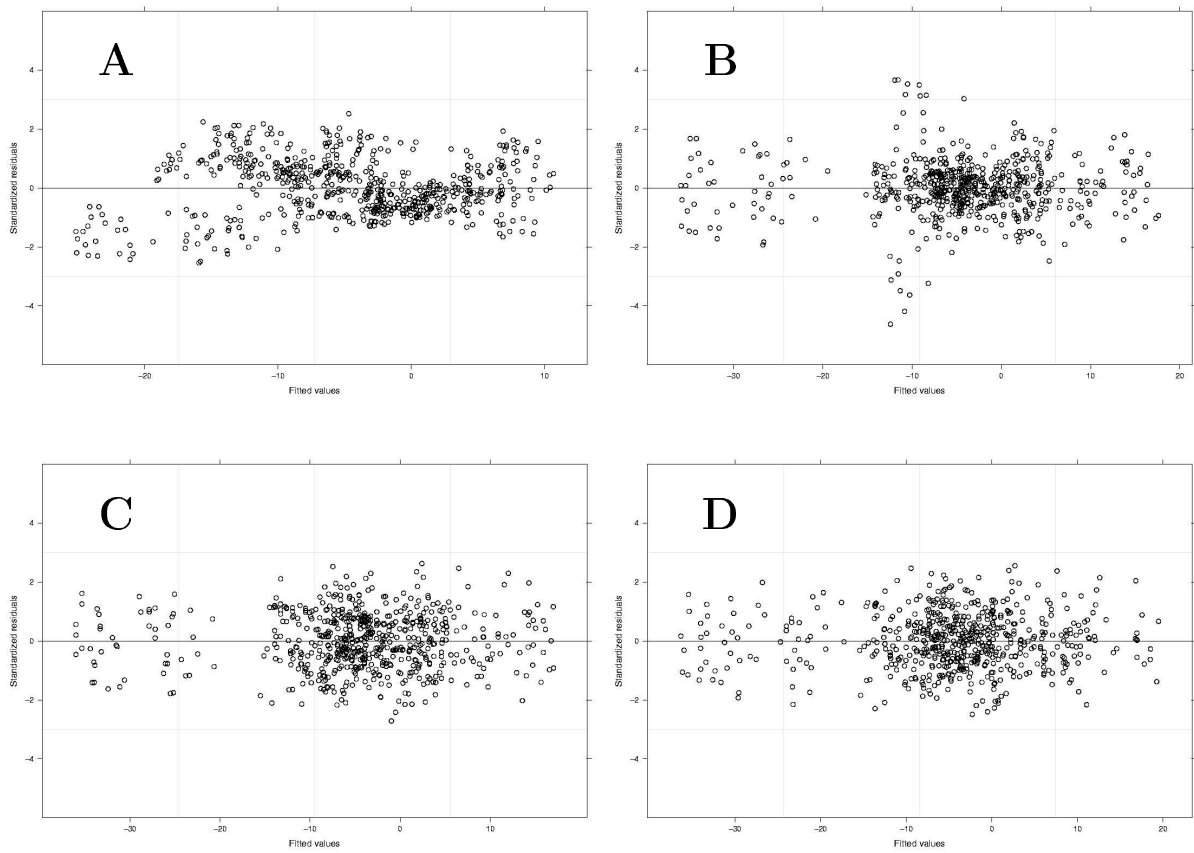


FIG. C.14: Pour chaque point ajusté, les graphiques expriment les erreurs résiduelles du modèle *mod1.lme* (A), du modèle *mod2.lme* (B), du modèle *mod3.lme* (C) et du modèle *mod4.lme* (D). De la sorte, on illustre l'homoscédasticité de chacun des modèles. Cette condition est respectée lorsque les erreurs résiduelles sont réparties de façon homogène quels que soient les points ajustés. Dans ce sens, le modèle *mod4.lme* est préférable pour notre étude.

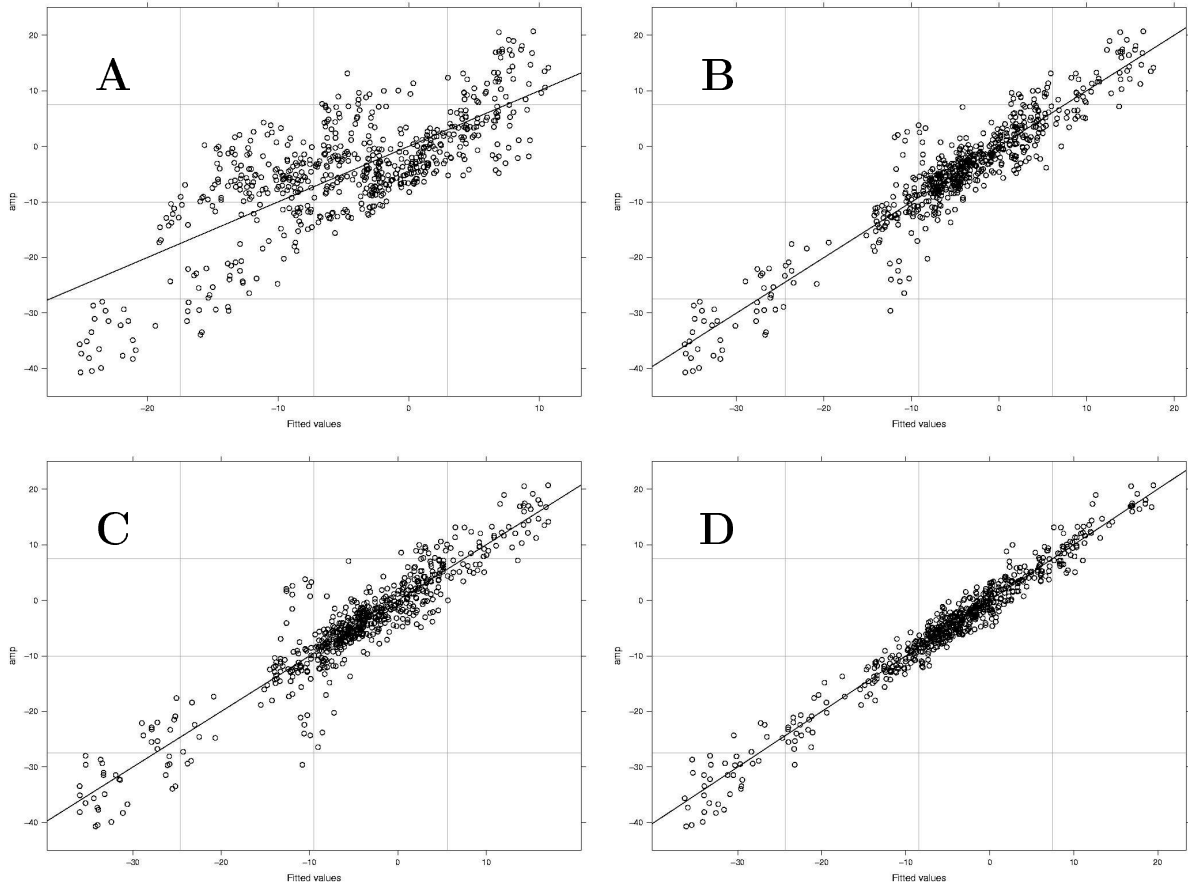


FIG. C.15: Observations par rapport aux ajustements des modèles *mod1.lme* (A), *mod2.lme* (B), *mod3.lme* (C) et *mod4.lme* (D).

C.2 Analyses statistiques spécifiques

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	544	6.49296	0.0111*
Coherence	1	544	314.87659	<.0001*
Modulation	1	544	59.44800	<.0001*
Axe	1	544	15.97691	0.0001*
Hemisphere	1	12	0.01824	0.8948
Region	1	24	17.37628	0.0003*
Coherence :Modulation	1	544	36.20682	<.0001*
Coherence :Axe	1	544	0.92531	0.3365
Modulation :Axe	1	544	0.00983	0.9211
Coherence :Hemisphere	1	544	0.36221	0.5475
Modulation :Hemisphere	1	544	1.68493	0.1948
Axe :Hemisphere	1	544	0.12009	0.7291
Coherence :Region	1	544	17.16453	<.0001*
Modulation :Region	1	544	0.12008	0.7291
Axe :Region	1	544	9.98914	0.0017*
Hemisphere :Region	1	24	0.06525	0.8006
Coherence :Modulation :Axe	1	544	0.30409	0.5816
Coherence :Modulation :Hemisphere	1	544	0.46339	0.4963
Coherence :Axe :Hemisphere	1	544	0.26923	0.6041
Modulation :Axe :Hemisphere	1	544	0.69453	0.4050
Coherence :Modulation :Region	1	544	5.13815	0.0238*
Coherence :Axe :Region	1	544	1.73197	0.1887
Modulation :Axe :Region	1	544	2.04652	0.1531
Coherence :Hemisphere :Region	1	544	3.06561	0.0805*
Modulation :Hemisphere :Region	1	544	1.57571	0.2099
Axe :Hemisphere :Region	1	544	0.92930	0.3355
Coherence :Modulation :Axe :Hemisphere	1	544	0.30792	0.5792
Coherence :Modulation :Axe :Region	1	544	2.78972	0.0954
Coherence :Modulation :Hemisphere :Region	1	544	0.04721	0.8281
Coherence :Axe :Hemisphere :Region	1	544	0.70325	0.4021
Modulation :Axe :Hemisphere :Region	1	544	0.29967	0.5843
Coherence :Modulation :Axe :Hemisphere :Region	1	544	0.01822	0.8927

TAB. C.2: Test du Modèle *Mod45.lme* et tous les facteurs fixes croisés.

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	545	6.49282	0.0111*
Coherence	1	545	315.60767	<.0001*
Modulation	1	545	59.56997	<.0001*
Axe	1	545	16.00789	0.0001*
Hemisphere	1	12	0.01824	0.8948
Region	1	24	17.37634	0.0003*
Coherence :Modulation	1	545	36.27345	<.0001*
Coherence :Axe	1	545	0.93211	0.3347
Coherence :Hemisphere	1	545	0.35930	0.5491
Coherence :Region	1	545	17.22649	<.0001*
Modulation :Axe	1	545	0.00917	0.9237
Modulation :Hemisphere	1	545	1.67505	0.1961*
Modulation :Region	1	545	0.12307	0.7259
Axe :Hemisphere	1	545	0.12175	0.7273
Axe :Region	1	545	10.00276	0.0017*
Hemisphere :Region	1	24	0.06525	0.8006
Coherence :Modulation :Axe	1	545	0.30357	0.5819
Coherence :Modulation :Hemisphere	1	545	0.46695	0.4947
Coherence :Modulation :Region	1	545	5.15577	0.0236*
Coherence :Axe :Hemisphere	1	545	0.26722	0.6054
Coherence :Axe :Region	1	545	1.72250	0.1899
Coherence :Hemisphere :Region	1	545	3.07662	0.0800
Modulation :Axe :Hemisphere	1	545	0.69491	0.4049
Modulation :Axe :Region	1	545	2.04744	0.1530
Modulation :Hemisphere :Region	1	545	1.58971	0.2079
Axe :Hemisphere :Region	1	545	0.92520	0.3365
Coherence :Modulation :Axe :Hemisphere	1	545	0.31202	0.5767
Coherence :Modulation :Axe :Region	1	545	2.80233	0.0947
Coherence :Modulation :Hemisphere :Region	1	545	0.04684	0.8287
Coherence :Axe :Hemisphere :Region	1	545	0.70781	0.4005
Modulation :Axe :Hemisphere :Region	1	545	0.29957	0.5844

TAB. C.3: Test du Modèle *Mod44.lme* avec tous les facteurs fixes croisés (interaction d'ordre quatre). (*mod44.lme <- lme(X ~ (Coherence + Modulation + Axe + Hemisphere + Region)⁴, donne, random = ~1 | Observateur/Hemisphere/Region, method="ML", weights = varIdent(form = ~1 | Observateur * Region))*)

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	550	6.4953	0.0111*
Coherence	1	550	317.3708	<.0001*
Modulation	1	550	61.0561	<.0001*
Axe	1	550	16.3636	0.0001*
Hemisphere	1	12	0.0183	0.8948
Region	1	24	17.3748	0.0003*
Coherence :Modulation	1	550	35.2985	<.0001*
Coherence :Axe	1	550	0.7180	0.3972
Coherence :Hemisphere	1	550	0.4036	0.5255
Coherence :Region	1	550	18.1949	<.0001*
Modulation :Axe	1	550	0.0532	0.8177
Modulation :Hemisphere	1	550	1.8210	0.1778
Modulation :Region	1	550	0.1486	0.7000
Axe :Hemisphere	1	550	0.0469	0.8286
Axe :Region	1	550	9.9309	0.0017*
Hemisphere :Region	1	24	0.0652	0.8006
Coherence :Modulation :Axe	1	550	0.2096	0.6472
Coherence :Modulation :Hemisphere	1	550	0.4401	0.5073
Coherence :Modulation :Region	1	550	4.7854	0.0291*
Coherence :Axe :Hemisphere	1	550	0.3044	0.5814
Coherence :Axe :Region	1	550	1.6379	0.2011
Coherence :Hemisphere :Region	1	550	3.1250	0.0777
Modulation :Axe :Hemisphere	1	550	0.6203	0.4313
Modulation :Axe :Region	1	550	2.3197	0.1283
Modulation :Hemisphere :Region	1	550	1.5215	0.2179
Axe :Hemisphere :Region	1	550	0.8356	0.3611

TAB. C.4: Test du Modèle *Mod43.lme* avec tous les facteurs fixes croisés (interaction d'ordre trois). (*mod43.lme* <- *lme(X ~ (Coherence + Modulation + Axe + Hemisphere + Region)³, donne, random = ~1 | Observateur/Hemisphere/Region, method="ML", weights = varIdent(form = ~1 | Observateur * Region))*)

Annexe D

Region d'interet

Observateur	X	Y	Z
MD	26	-48	-8
	-24	-50	-12
CDM	26	-50	-10
	-28	-48	-10
BS	20	-38	-10
	-20	-48	-8
BC	16	-38	-6
	-32	-42	-8
BB	21	-48	-9
	-29	-49	-9

TAB. D.1: Coordonnées Talairach (XYZ) des PPA de chacun de nos cinq observateurs.

Observateur	X	Y	Z
MD	43	-74	-7
	-44	-76	-3
CDM	50	-74	-4
	-40	-78	-8
BS	44	-82	-4
	-42	-84	-8
CE	50	-74	-4

TAB. D.2: Coordonnées Talairach (XYZ) des LOC de chacun de nos quatre observateurs.

Annexe E

Rétinotopie

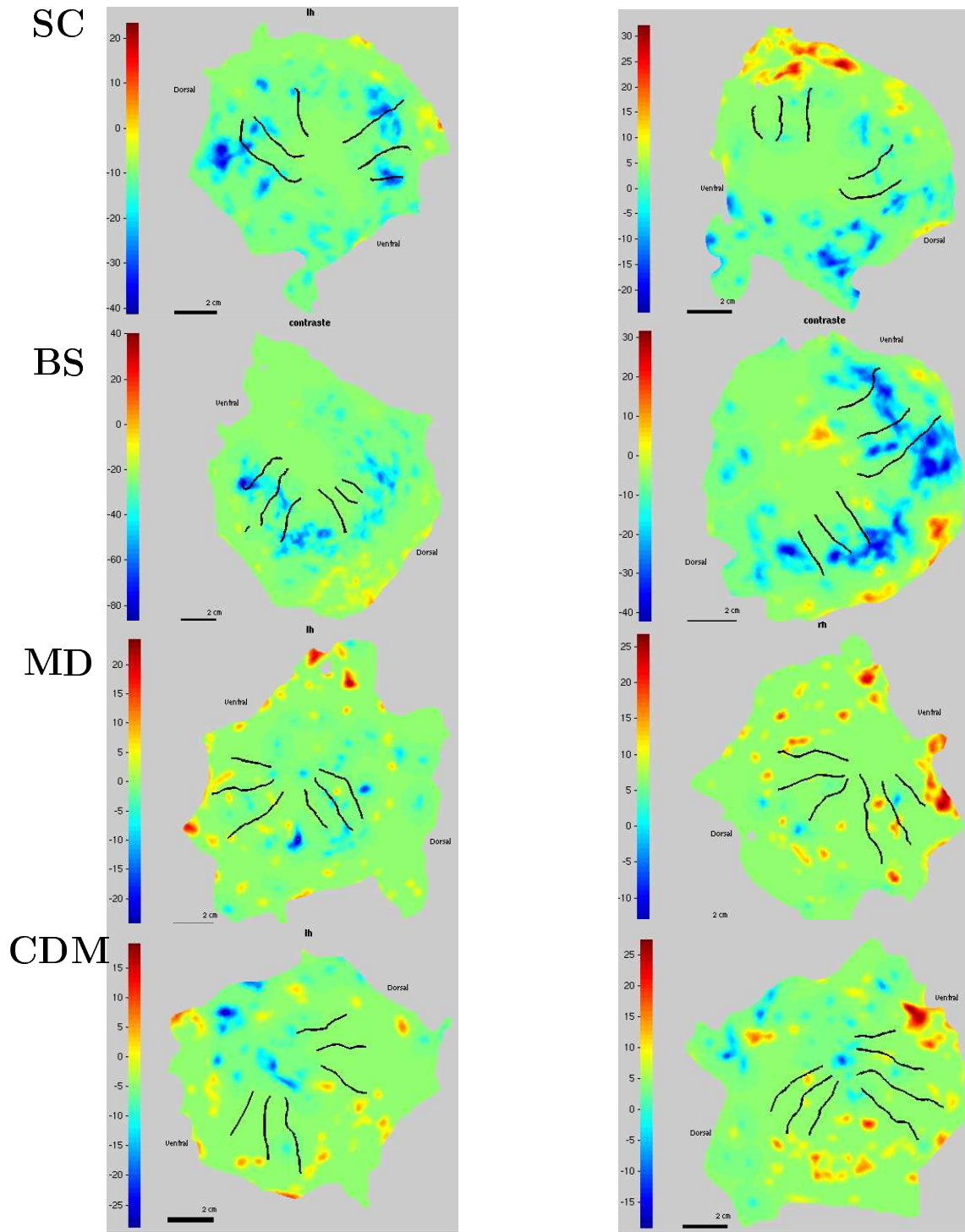


FIG. E.1: Projections des activations des quatre sujets sur leurs cartes rétinotopiques (hémisphères droit et gauche) pour la première expérience de cohérence. Le dégradé de bleu indique les hyperactivations liées à la non-cohérence. Le dégradé de rouge indique les hyperactivations liées à la cohérence.

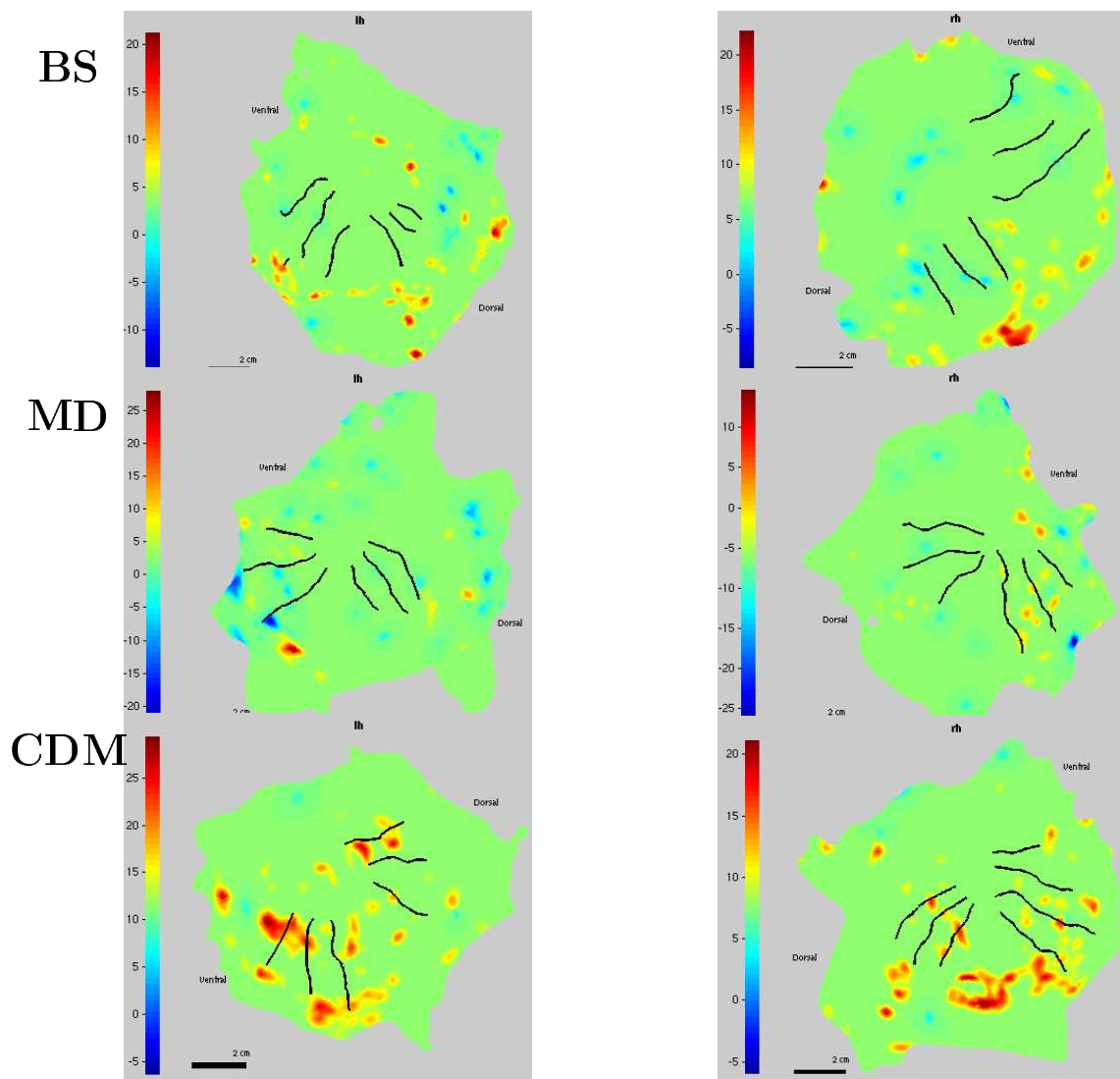


FIG. E.2: Projections des activations des trois sujets sur leurs cartes rétinotopiques (hémisphères droit et gauche) pour l'expérience de contrôle du contraste spatial. Le dégradé de bleu indique les hyperactivations liées à la non-cohérence. Le dégradé de rouge indique les hyperactivations liées à la cohérence.

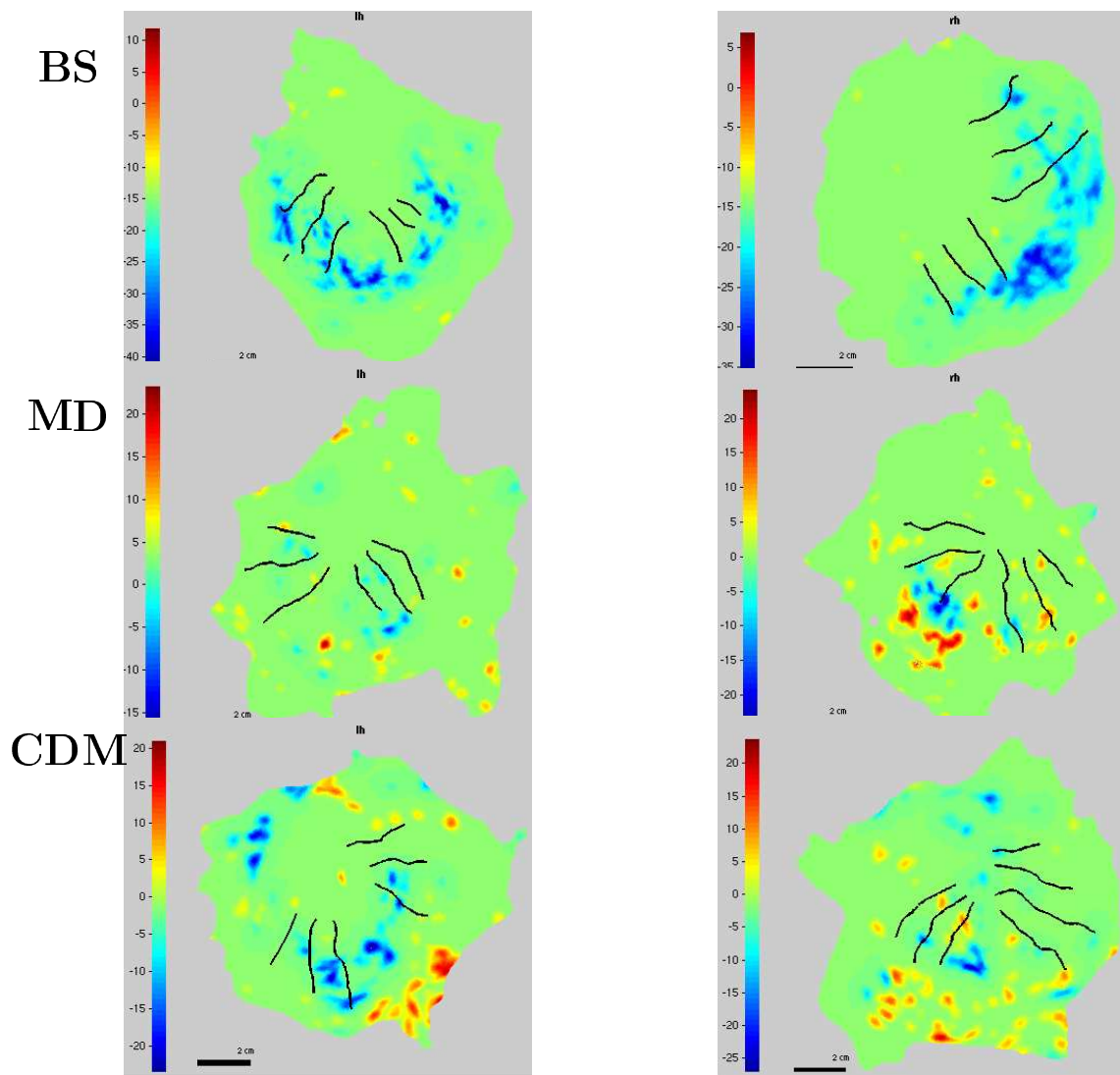


FIG. E.3: Projections des activations des trois sujets sur leurs cartes rétinotopiques (hémisphères droit et gauche) pour l'expérience achromatique. Le dégradé de bleu indique les hyperactivations liées à la non-cohérence. Le dégradé de rouge indique les hyperactivations liées à la cohérence.

Index

- Amorçage, 169
- Beta, 96
- BOLD, 76, 93
- CGL, 60, 69, 85
- Champ récepteur, 55
- CIE, 34, 215
- Cohérence, 87
- Composante
 - T1, 75
 - T2, 75
- Constance, 10, 16, 22, 39, 43, 67, 70
- Contraste
 - Chromatique, 11, 16, 130
 - Local, 12, 18, 175
 - Michelson, 103, 139, 224
 - Spatial, 130, 175
- Convergence, 37, 86
- COOK, 104
- Covariée, 116, 126, 226
- DKL, 62, 221
- Facteur, 126, 226
 - Aléatoires, 114, 123
 - Fixe, 114, 117, 119, 123, 226
- FDR, 99
- FFX, 98
- FWE, 98
- GLM, 93
- Intercepte, 116, 119
- IRMf, 76
- Jonction, 23
- LME, 115, 226
- LMS, 219
- LOC, 153, 180, 244
- Modèle statistique, 114
- Over fitting, 226
- Pente, 116, 126
- PH, i, 47, 106, 144, 167, 170
- PPA, 144, 169, 178, 244
- Prétraitement
 - Distorsion, 91
 - Lissage, 91
 - Normalisation, 92
 - Réalignement, 91
- Protocole
 - Évènementiel, 96
 - Bloc, 95
- Régresseur, 95
- Rétinotopie, 67, 83, 158
- RFX, 98
- RGB, 86, 216
- ROI, 145
- Saillance, 107
- Spin, 73
- Translation, 36
- Transparence, 25, 72, 84, 85
- V1, 45, 63, 106, 109, 160, 173
- V2, 63, 65, 106, 160
- V4, 63, 65, 162, 164
- VFS, 161
- Wilcoxon, 151