

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.

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 réfléchie 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, concentrons 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

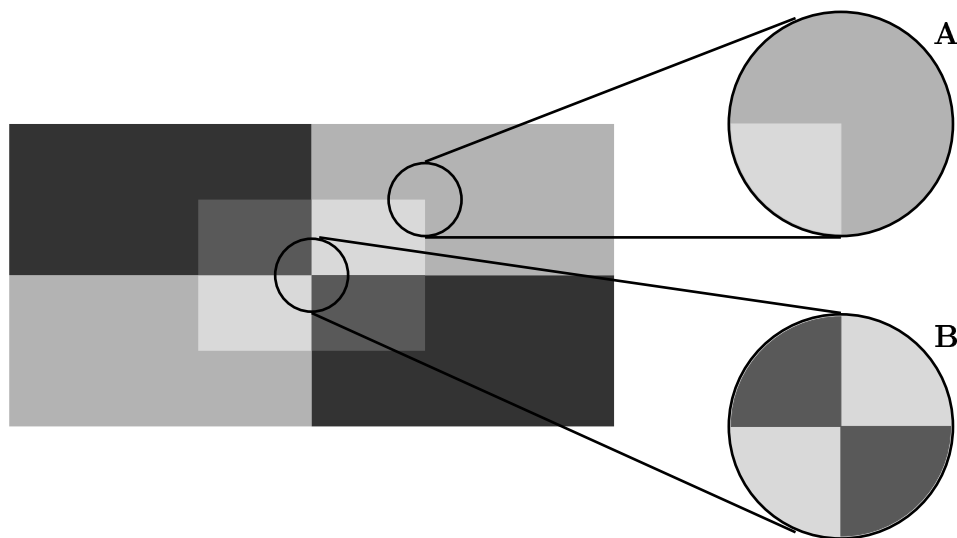


FIG. 2: Le traitement global de cette figure nous fait percevoir quatre surfaces recouvertes d'un filtre transparent, alors que les contrastes locaux (**A** et **B**) nous indiquent huit surfaces.

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.