

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.

Examinateur : 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

Partie II Expérimentation

82

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	Traitements 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****Index****249**

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 chacunes 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. Note 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 rétinotopie des aires corticales impliquées dans la transparence. En effet, les paradigmes de rétinotopie utilisent classiquement des formes circulaires (voir chapitre sur la Rétinotopie). 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.

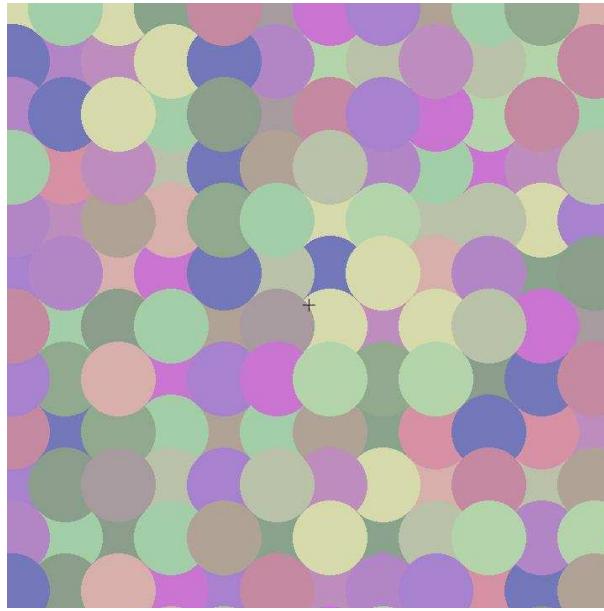


FIG. 1.1: Exemple de fond utilisé pour une session entière d'acquisition.

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 confection. Ce programme construit une multitude de configurations spatiales possibles. Nous en choisissons une qui réponde 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 à 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 veux 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

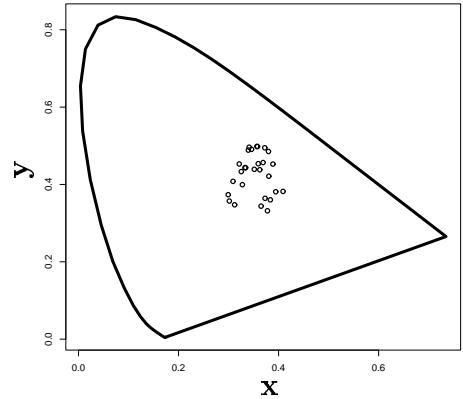


FIG. 1.2: Tableau regroupant les coordonnées dans l'espace CIE xyY des 28 surfaces qui composent le damier de fond et leurs représentations dans le plan équiluminant.

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.

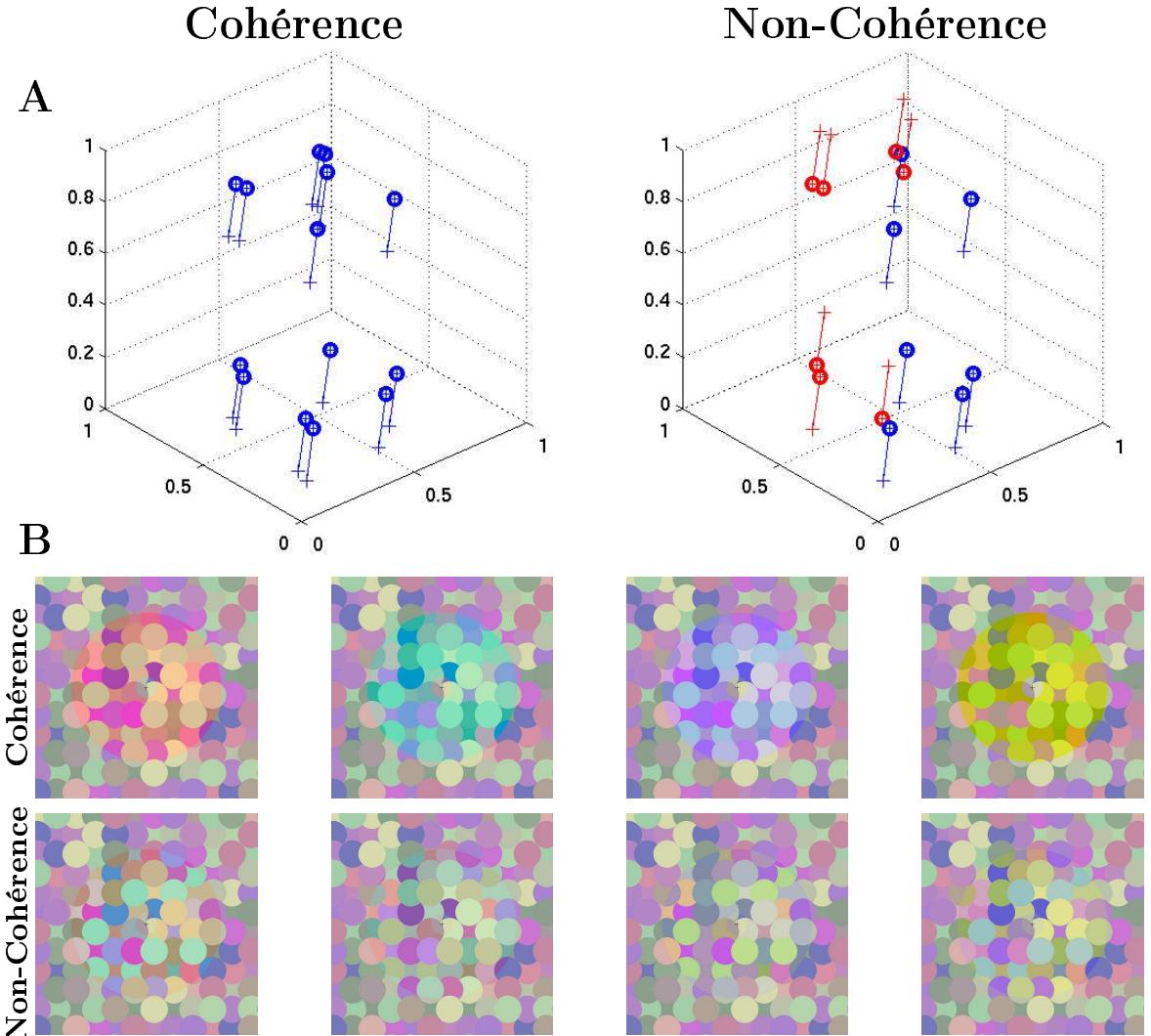


FIG. 1.3: **A-** Graphique représentant l'espace 3D couleur DKL. Les cercles représentent les propriétés de surface des disques du fond des stimulus. Les vecteurs représentent les transformations que l'on opère sur les propriétés du fond pour produire ou non l'effet de transparence. La direction des 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 930x700 mm avec une résolution de 957x721 pixels. Ceci nous permet d'afficher des pixels de 0.97x0.97 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-oeil 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/>).

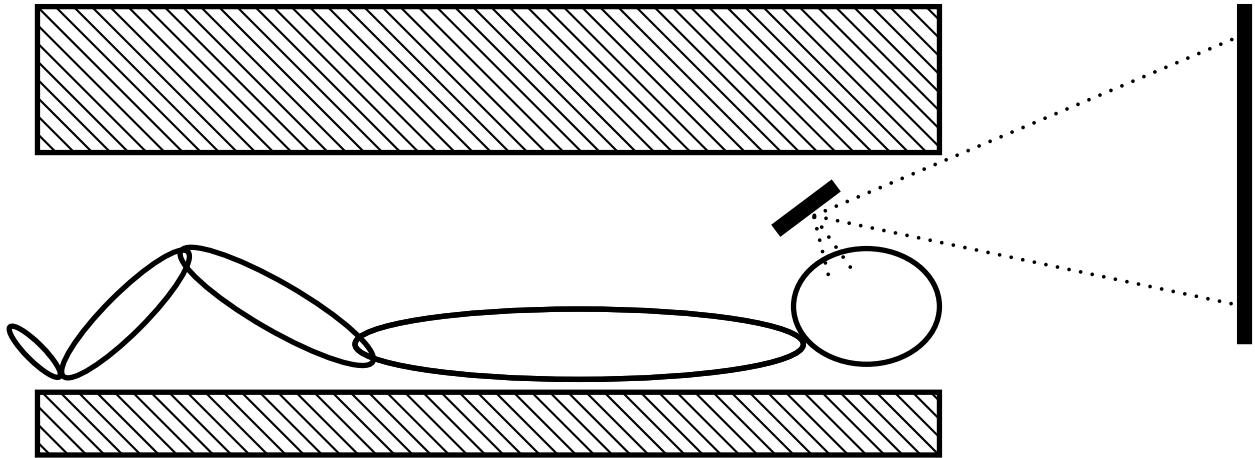


FIG. 1.4: Position des sujets dans l'IRM. Les images sont projetées sur un écran derrière le sujet qui les regarde par le biais d'un miroir.

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 perceptuellement 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 distorsions 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 résoud 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.

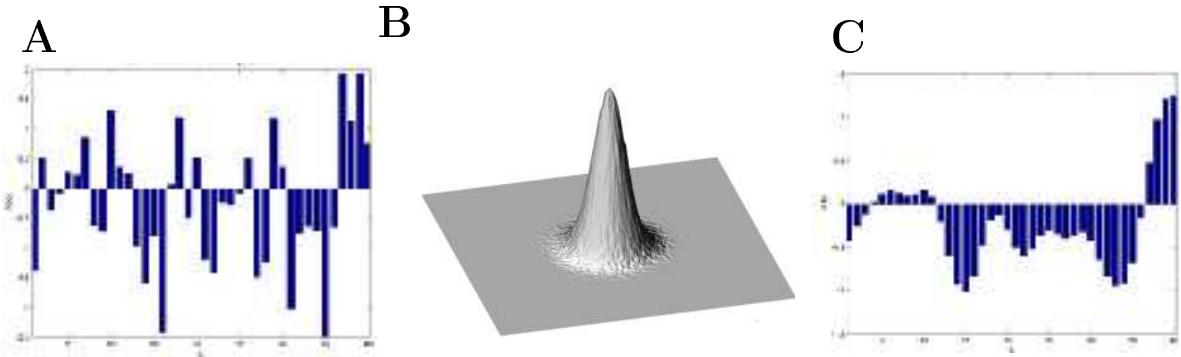


FIG. 1.5: Sur les cartes d'activités enregistrées par l'imageur (A), nous appliquons un filtre de type Gaussien (B) pour obtenir des cartes dont les activations sont lissées (C).

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 veux 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.

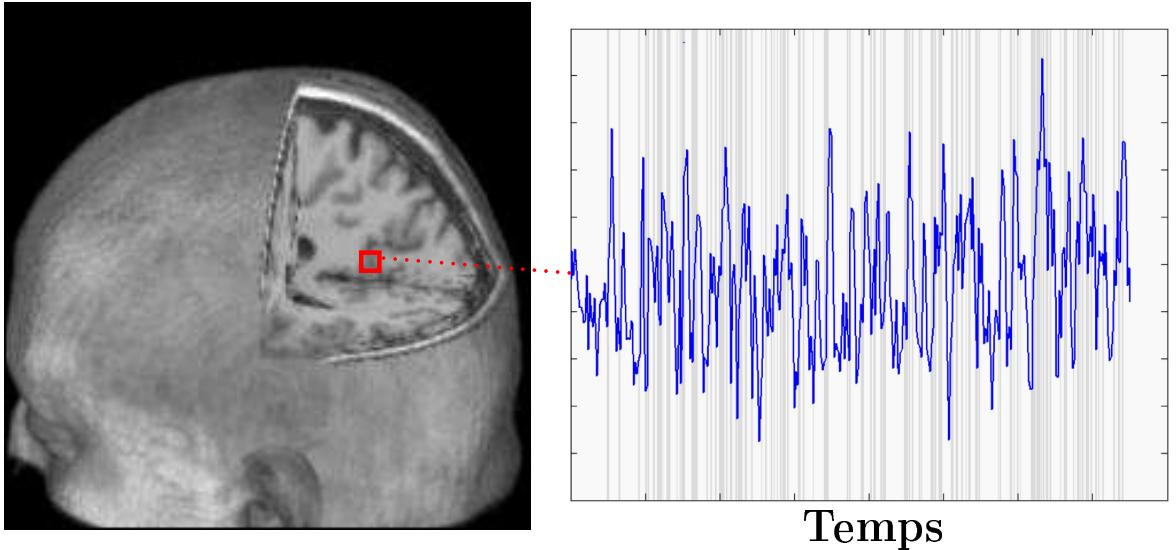


FIG. 1.6: Pour chaque voxel défini par les plans de coupe (carré rouge), on enregistre le signal BOLD dans le temps.

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 une 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.

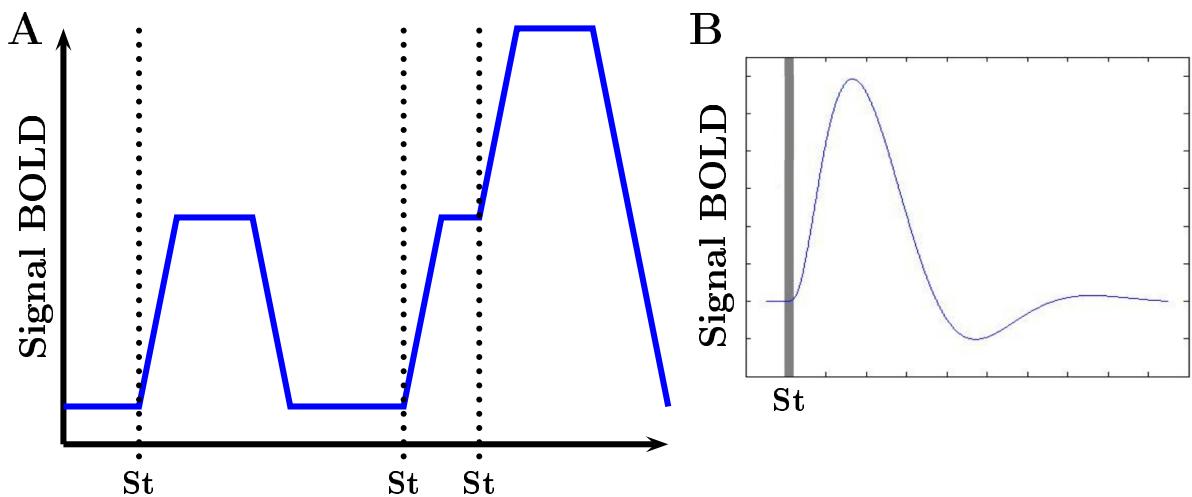


FIG. 1.7: Estimation du signal BOLD en fonction du temps à partir de la présentation du stimulus (**St**). Une première description rudimentaire représente un signal en forme de créneau (**A**), les propriétés de stationnarité et de linéarité sont respectées. La biologie décrit une réponse hémodynamique, 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

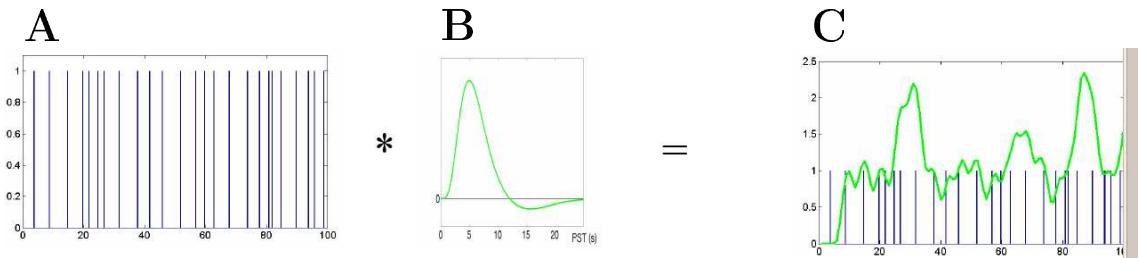


FIG. 1.8: Sur la base des propriétés de stationnarité et de linéarité de la réponse hémodynamique (**B**) on convolue cette dernière avec le protocole de stimulation (**A**), et on estime la réponse BOLD attendue (régresseur, **C**).

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

En situation événementielle, la déconvolution du signal spécifique à une condition est un épiqueux 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/>).

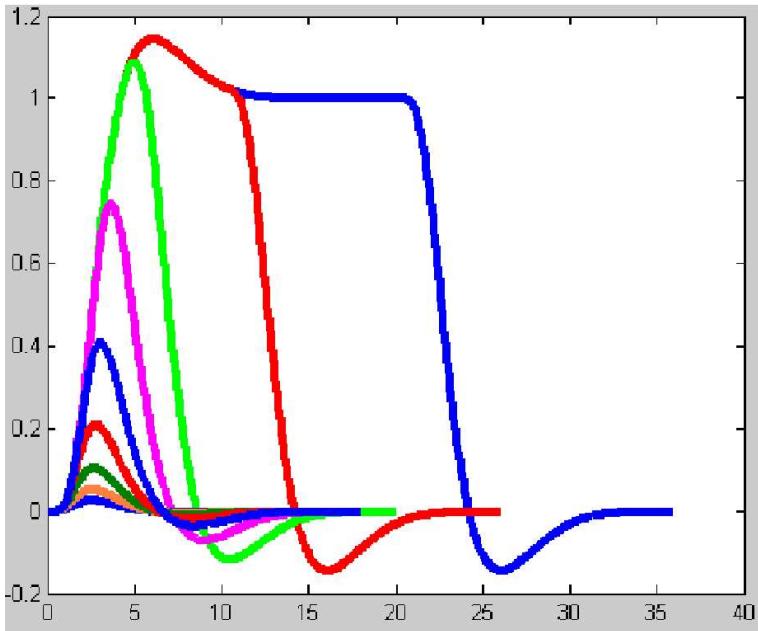


FIG. 1.9: L'amplitude de la réponse BOLD augmente avec la présentation de stimulus rapprochés jusqu'à atteindre un plateau. On retrouve en bleu l'estimation de la réponse hémodynamique dans un protocole de type Bloc.

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 $N_{voxels} \cdot \alpha$. 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

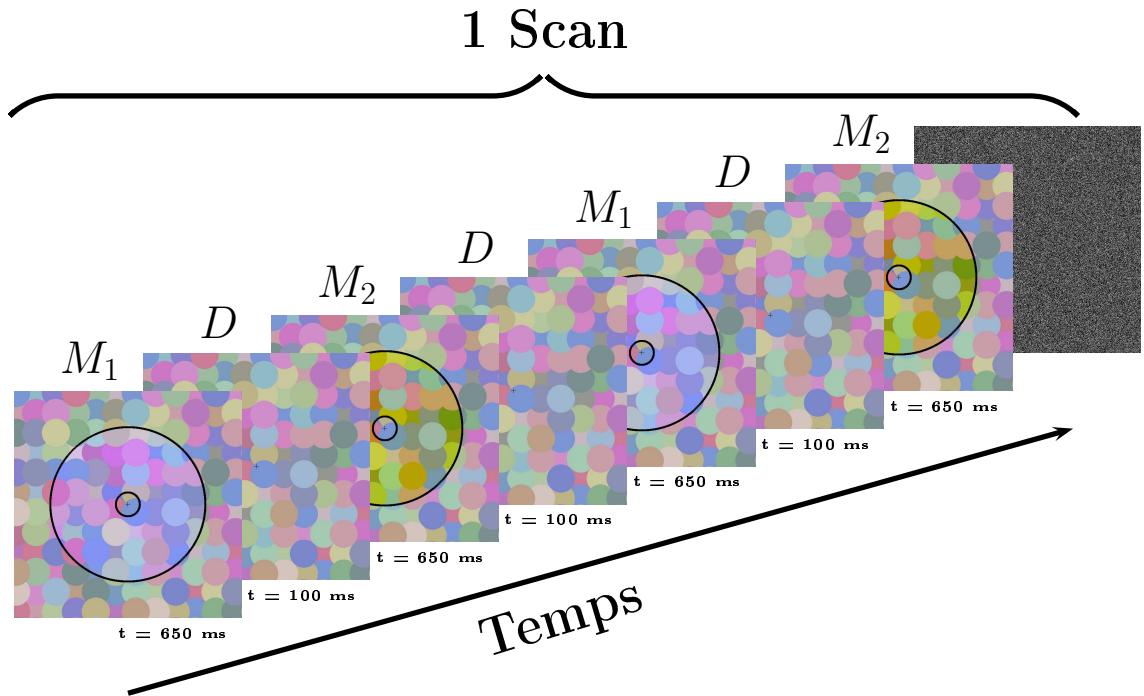


FIG. 2.1: Détail des images projetées dans un scan. Exemple de stimulus en condition de cohérence avec contour. On alterne la présentation d'image de fond (\mathbf{D}) et d'images transformées (\mathbf{M}_i) selon les modulations définies. Dans un scan on présente des modulations dans deux directions opposées (\mathbf{M}_1 et \mathbf{M}_2). 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 avions 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 équilumnant 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).

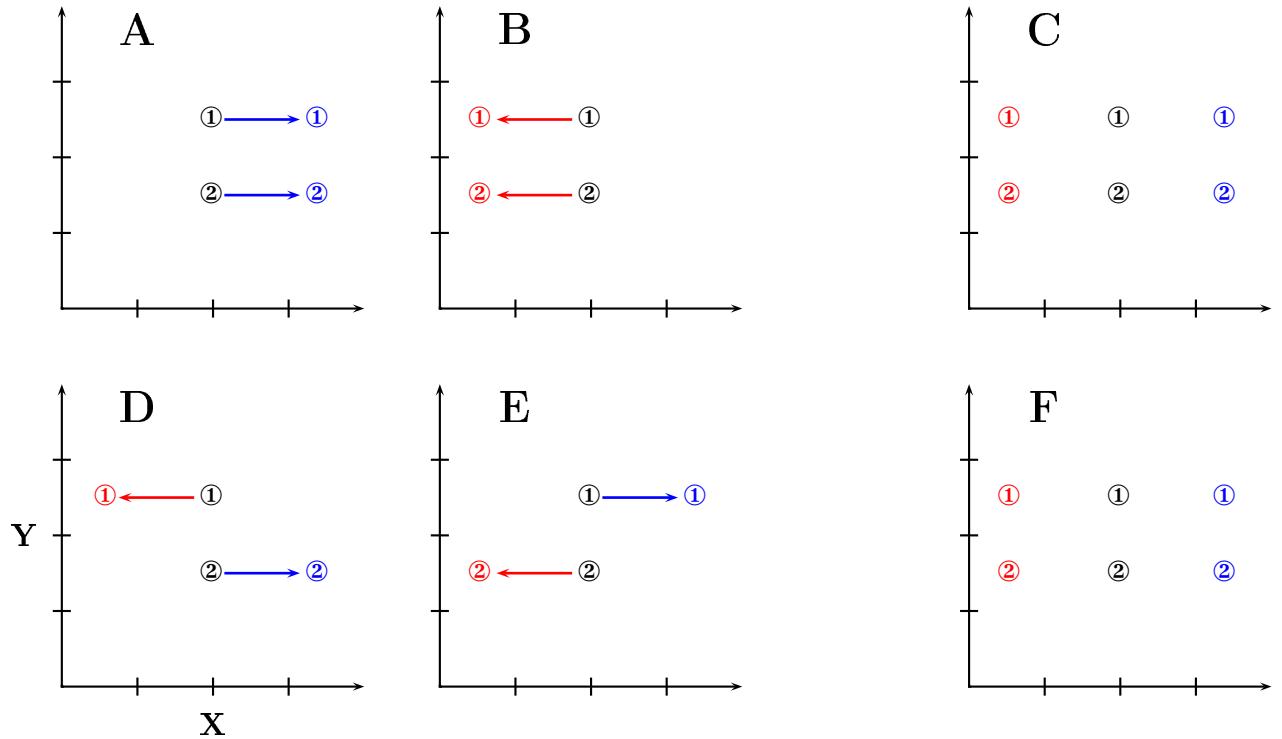


FIG. 2.2: Schémas des modulations dans un espace couleur XY. Les coordonnées de deux surfaces ① et ② du fond sont représentées en noir. Leur nouvelles coordonnées, après modulation, sont de couleur rouge ou bleu selon la direction de la modulation. Les modulations cohérentes **A** et **B** contenues 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

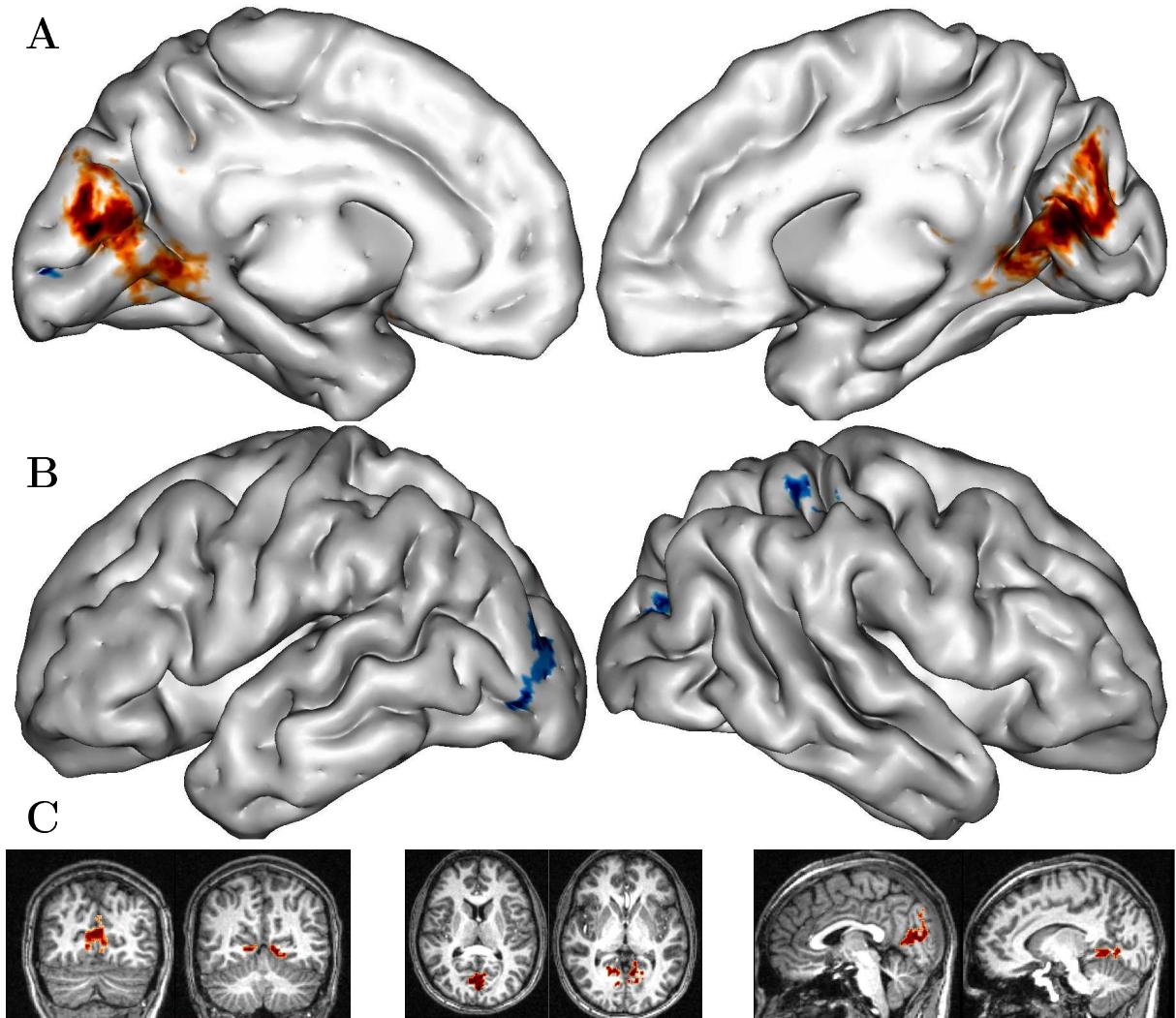


FIG. 2.3: En haut - Reconstruction 3D d'un cerveau normalisé sur lequel les gyrus ont été légèrement gonflés. Cette opération est réalisée par le logiciel BrainVISA/Anatomist qui est un ensemble d'outils de traitement d'image développés au SHFJ (Service Hospitalier Frederic Joliot). <http://brainvisa.info/>. 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 fissure 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 parahippocampique (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-transparent. Einhäuser et Konig (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.

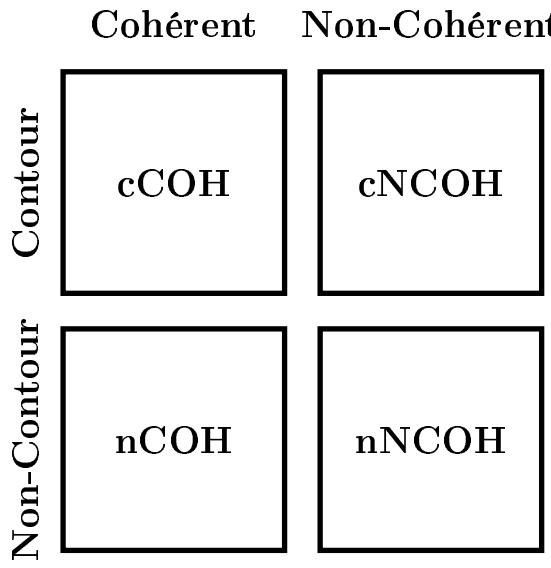


FIG. 2.4: Grâce à notre protocole, nous avons autant de stimulus présentés en condition cohérente avec contour (**cCOH**) et sans contour (**nCOH**) que de condition non-cohérente avec contour (**cNCOH**) et sans contour (**nNCOH**). Nous pouvons donc comparer les données enregistrées pour chacune de 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 :

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

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.

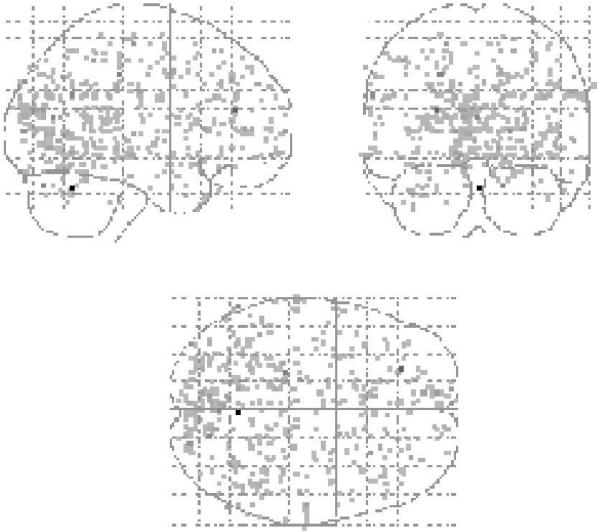


FIG. 2.5: Carte d'activation obtenue avec le contraste croisant les conditions de cohérence et de contour. En RFX avec $p = 0.05$ non corrigé. Nous illustrons les résultats de cette analyse à ce niveau de seuil pour montrer que les seules traces d'activation que nous pouvons trouver, même en baissant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

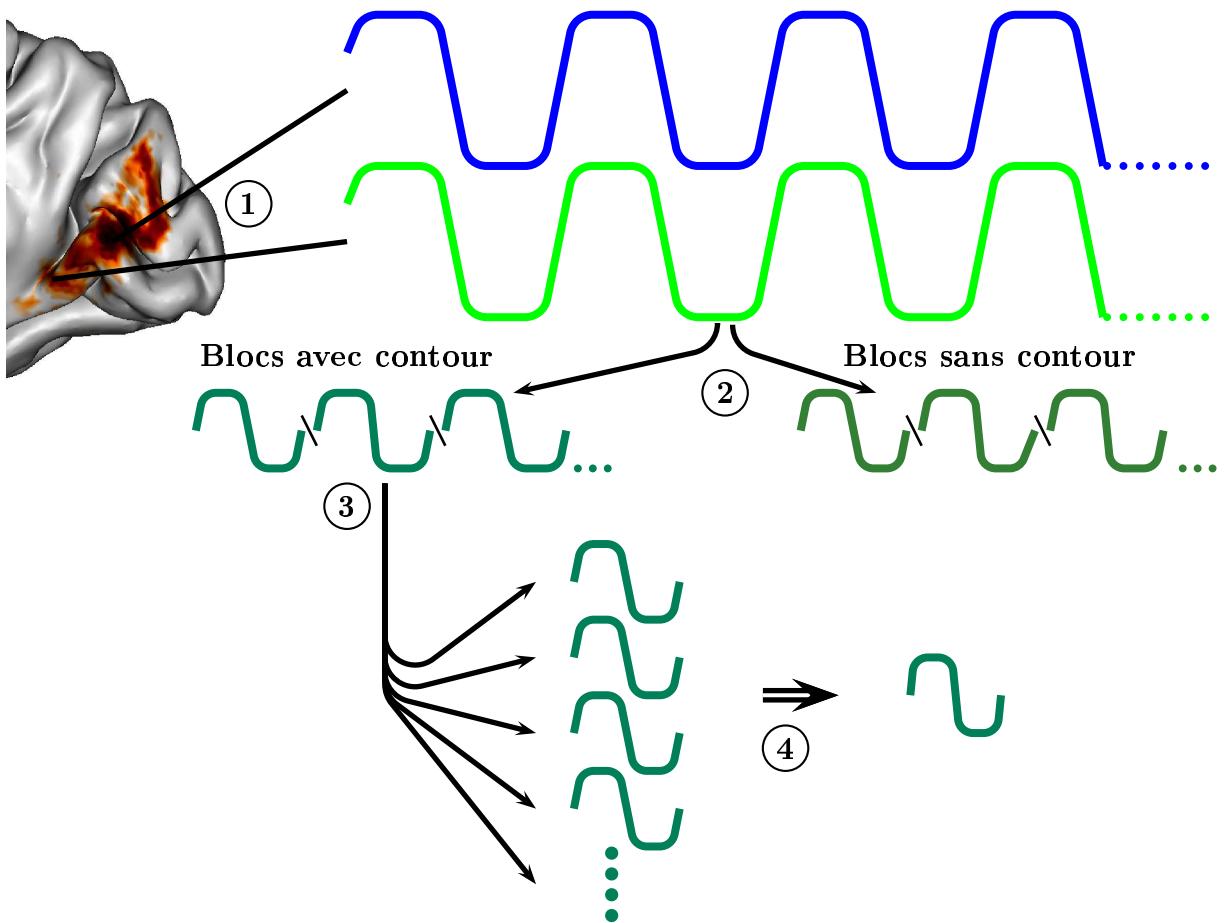


FIG. 2.6: Schéma des étapes de construction des résultats de la figure 2.7. ① Extraction du décours temporel des valeurs d'activation (schématiquement représenté en créneaux en référence à notre protocole en bloc) des deux régions ciblées. ② Séparations des valeurs correspondant à la présentation de 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.

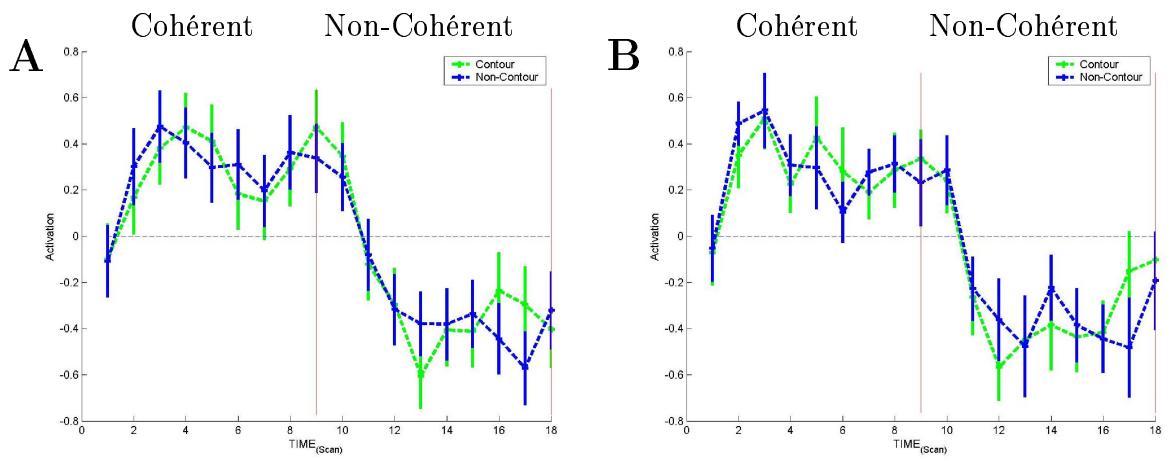


FIG. 2.7: Réponse mesurée par IRMf selon la présentation des deux différents blocs (Cohérent et Non-Cohérent). Chaque courbe est la moyenne de la réponse dans le temps moyennée selon les cycles de répétition des blocs. Moyennage des activations sur deux blocs (18 scans) de nos 14 sujets (explications 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 batissons 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 définissons 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 12β (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 avions 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 :

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

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

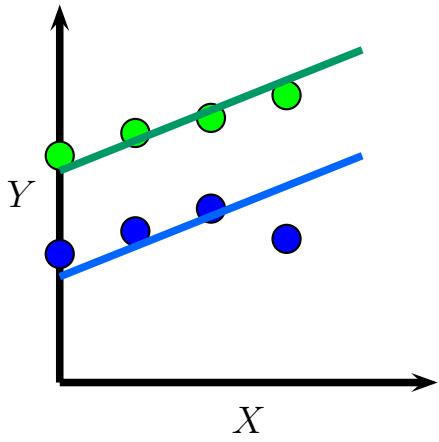


FIG. 3.1: Exemple de l'effet d'une covariante X sur une variable Y . Les points bleus et verts sont les mesures selon X sur deux observateurs différents. La réponse de chaque sujet modélisée par une droite spécifique.

cinq effets fixes (*Coherence, Axe, Modulation, Region* et *Hemisphère*) 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.

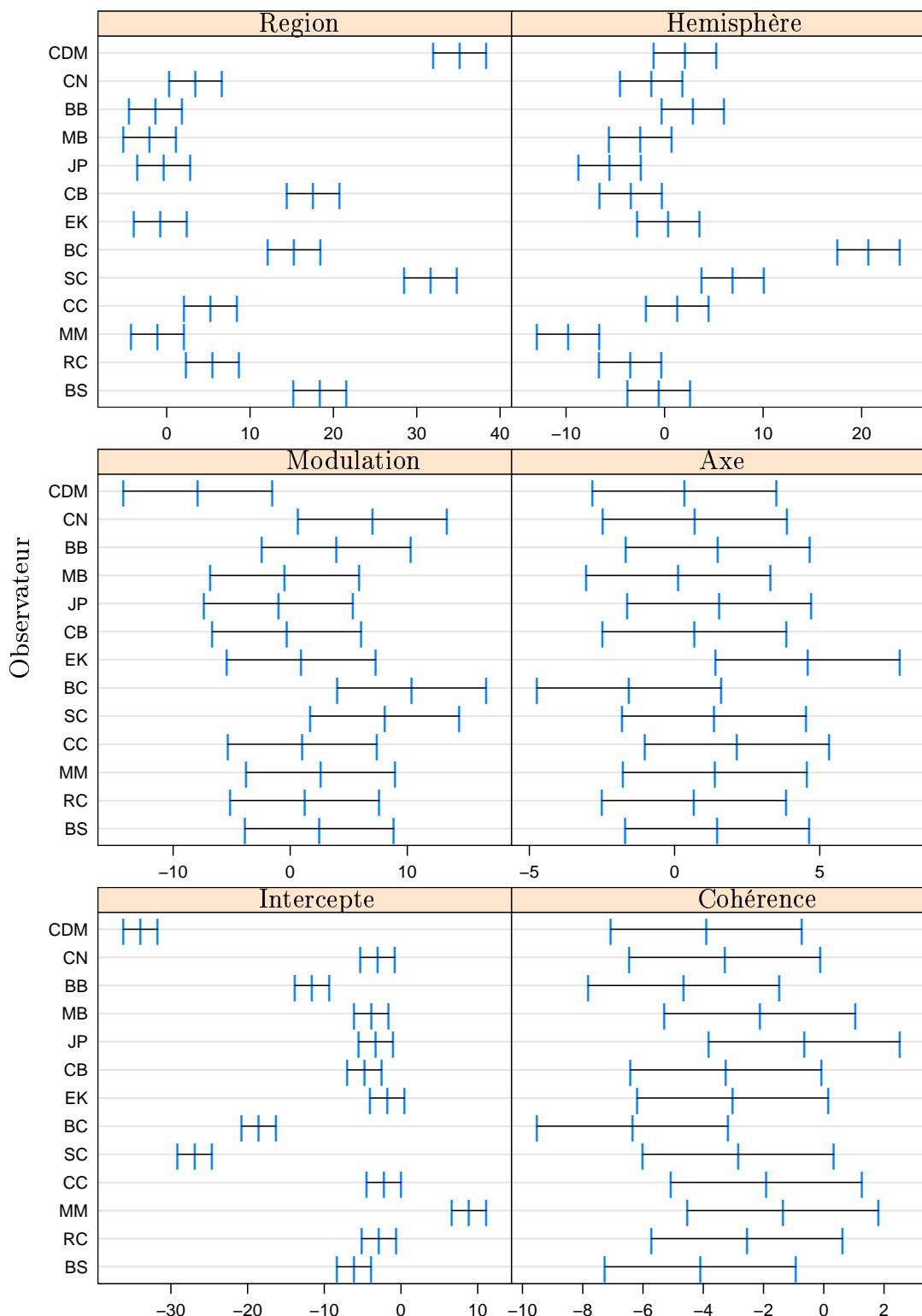


FIG. 3.2: Ce tableau représente les intervalles de confiance de 95% sur les estimations des différences des facteurs et les coefficients des pentes des covariées définis dans un modèle linéaire pour chaque observateur. Ici nous ne représentons que les effets simples et pas les interactions entre les 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.

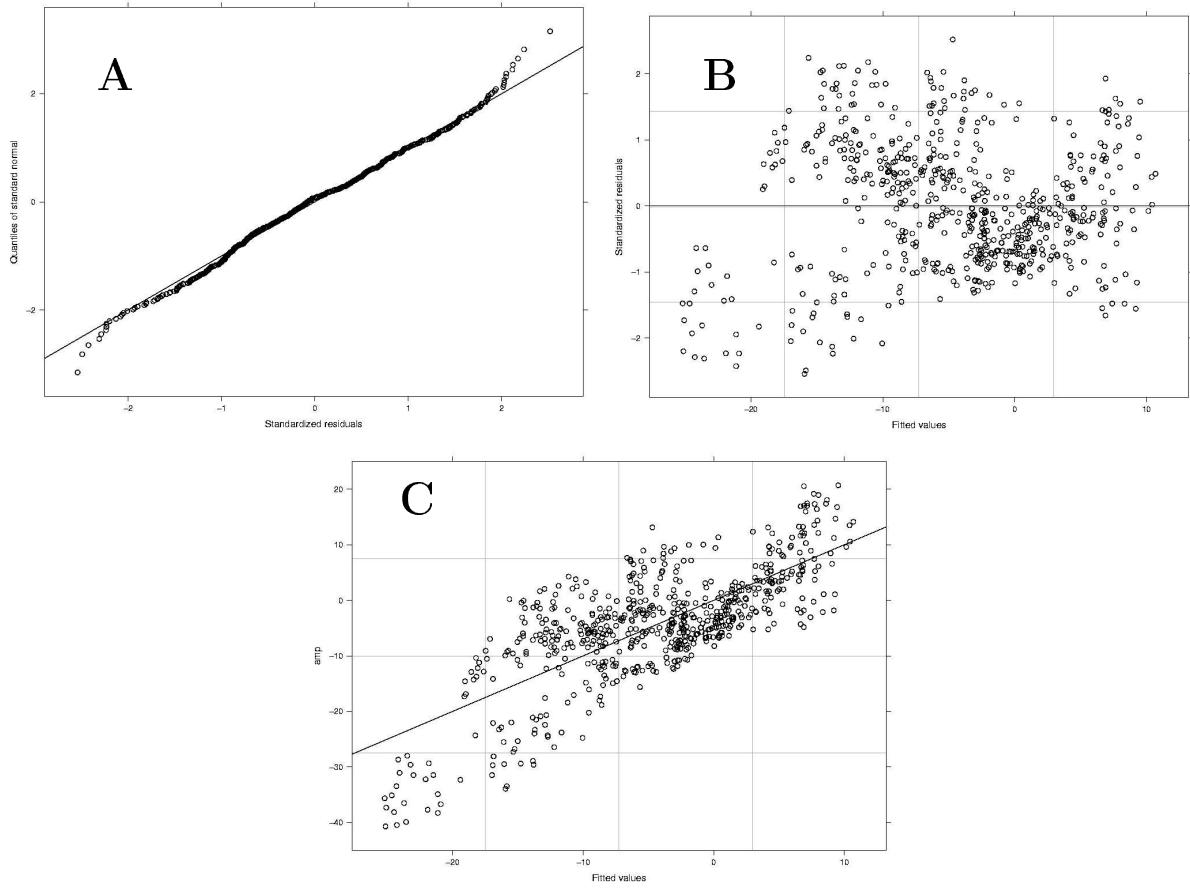


FIG. 3.3: **A**- Test de normalité du modèle *mod1.lme*. **B**- Représentation des résiduelles en fonction des ajustements du modèle *c*. **C**- Affichage des points mesurés par rapport aux points ajustés par le modèle *mod1.lme*. L'ensemble de ces graphiques pour tous les modèles se trouve en Appendix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

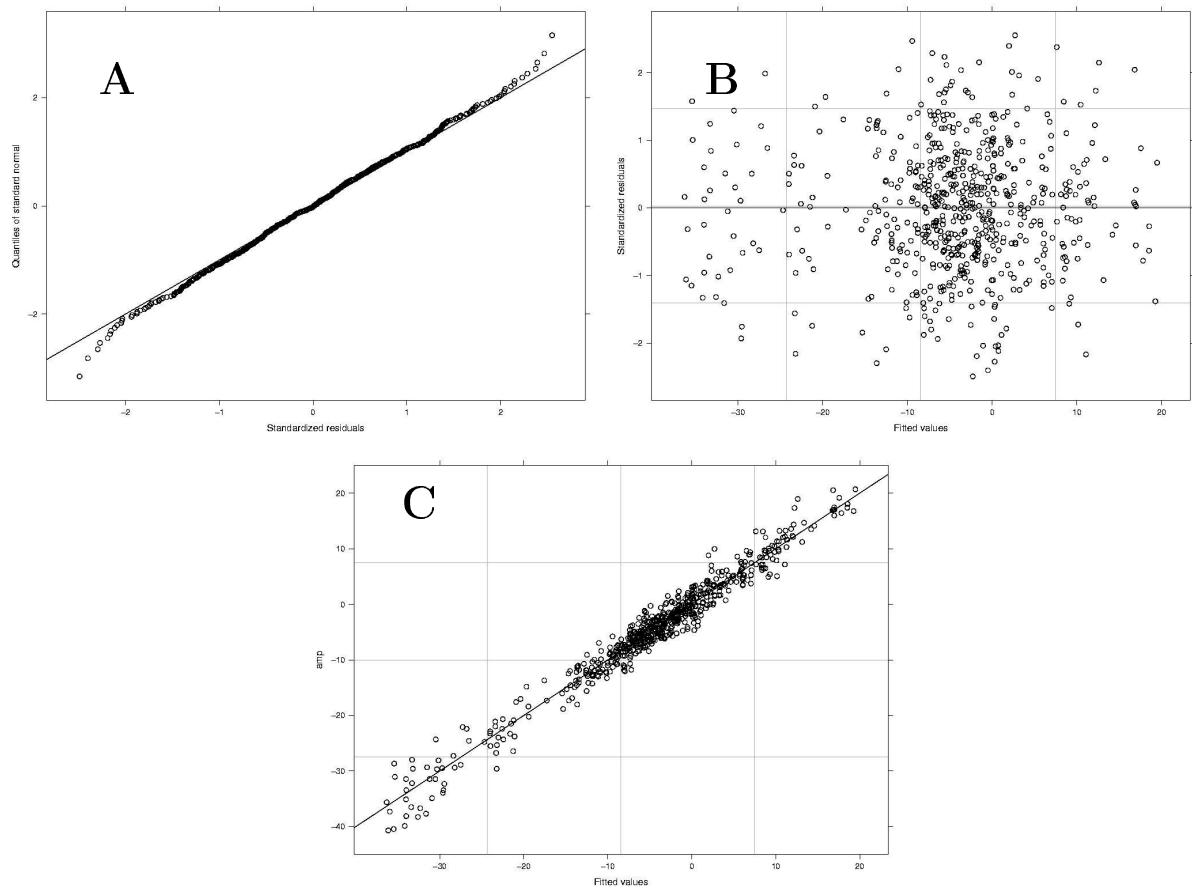


FIG. 3.4: **A**- Test de normalité du modèle *mod4.lme*. **B**- Représentation des résiduelles en fonction des ajustements du modèle c. **C**- Affichage des points mesurés par rapport aux points ajustés par le modèle *mod4.lme*. L'ensemble de ces graphiques pour tous les modèles se trouve en Appendix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

$$\text{Coherence} * \text{Modulation} * \text{Axe} * \text{Hemisphere} * \text{Region}$$

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 débuter 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 = varIdent(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 45 vs 44	7.25 10.92	0.50 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.

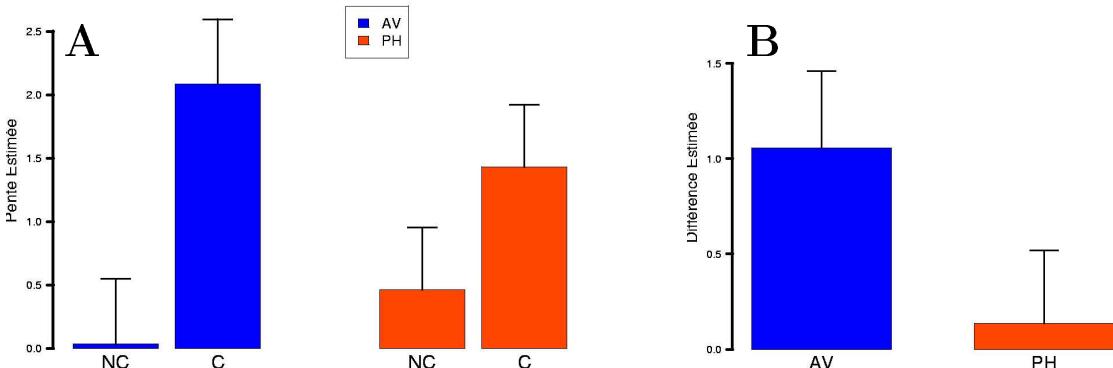


FIG. 3.5: Pour chaque région corticale ciblée (bleu et orange pour le AV et PH respectivement). **A-** Graphique de l'interaction *Coherence :Modulation :Region*. Les activations selon les niveaux de modulations définissent une pente que l'on exprime pour chaque condition de cohérence. **B-** Expose 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 avions évoqué un résultat suggérant l'interaction *Coherence :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.

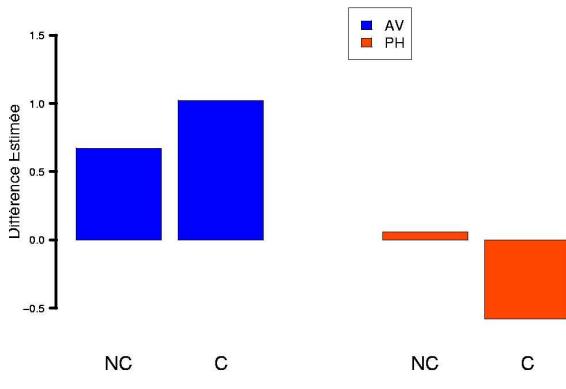


FIG. 3.6: Régions corticales ciblées (bleu et orange pour le AV et PH respectivement). Graphique de l'interaction *Coherence :Hemisphere :Region*. Différences d'activations entre les hémisphères (droit *VS* gauche) en fonction des aires corticales. Les intervalles de confiance ne sont pas affichés étant 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 avions 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).

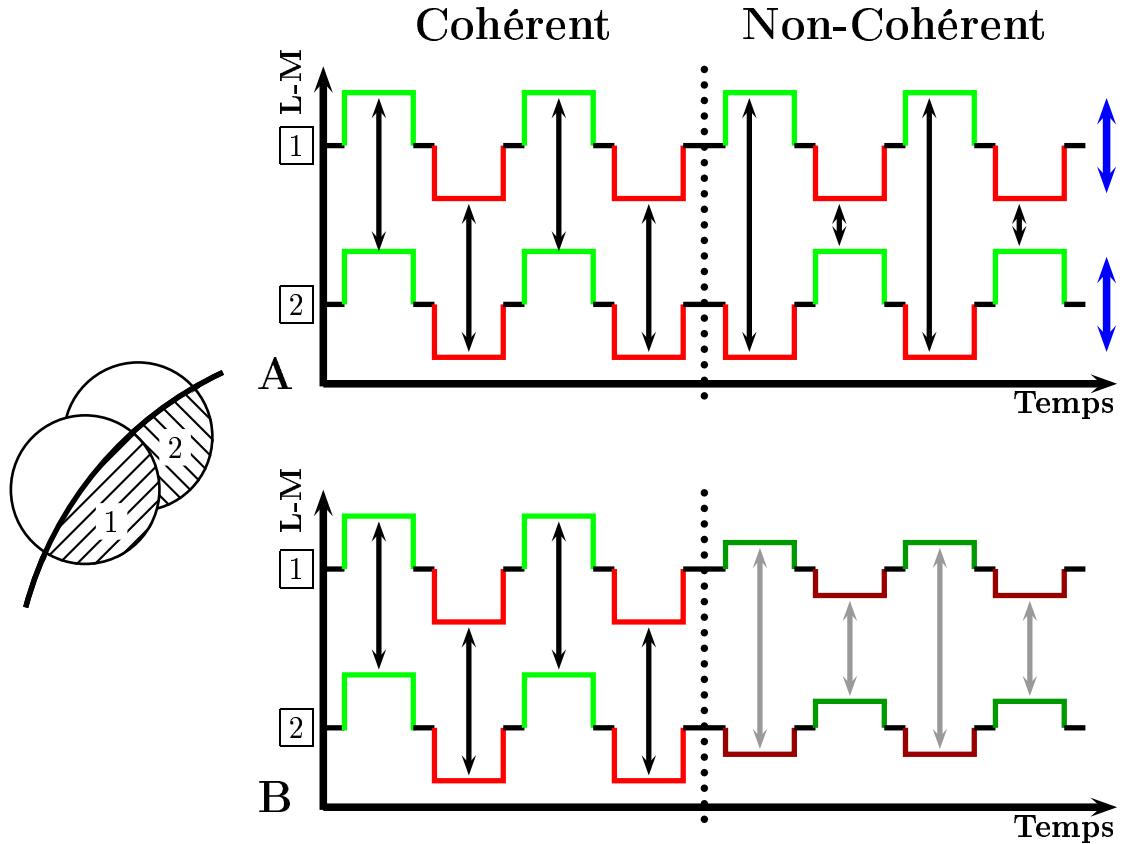


FIG. 4.1: Exemple schématique des modulations dans le temps de deux surfaces adjacentes du fond (1 et 2 représentées à gauche) le long de l'axe cardinal L-M. Dans la première expérience du chapitre 2 (**A**), les modulations étaient les mêmes en condition de cohérence et de non-cohérence. Ainsi, les 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-

porels 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.

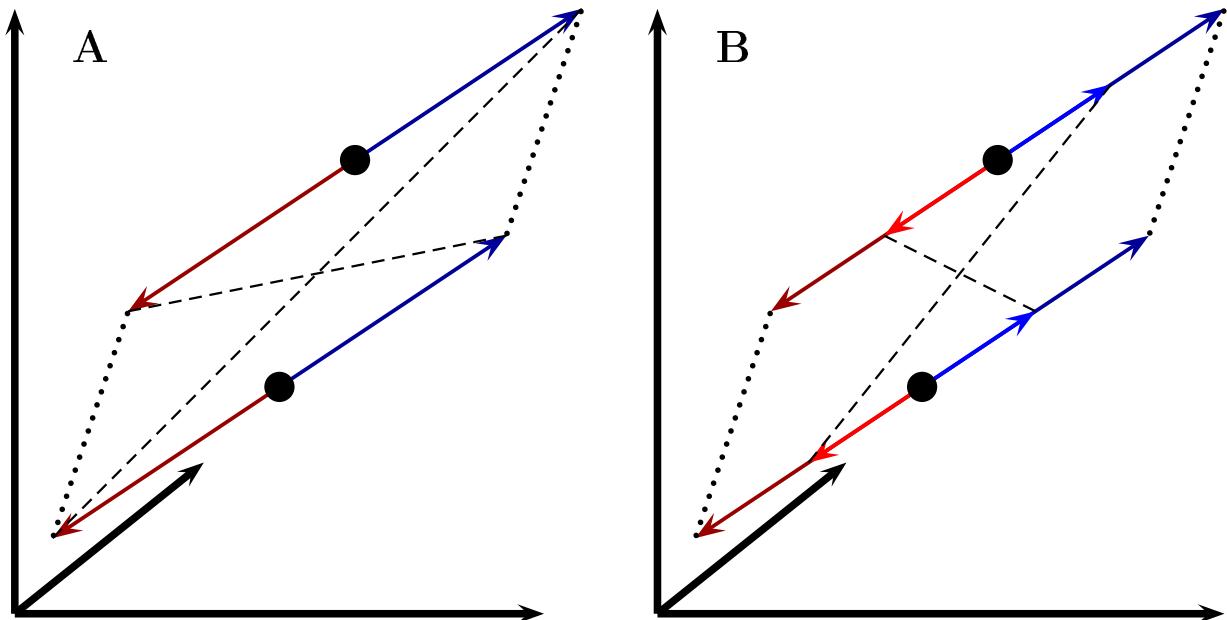


FIG. 4.2: Représentation des coordonnées de deux surfaces adjacentes de nos stimulus dans un espace couleur 3D (points noirs). Dans l'expérience précédente (**A**) les transformations appliquées dans la condition de non-cohérence produisaient des contrastes (---) plus importants que ceux de la condition 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 médico-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 avions défini.

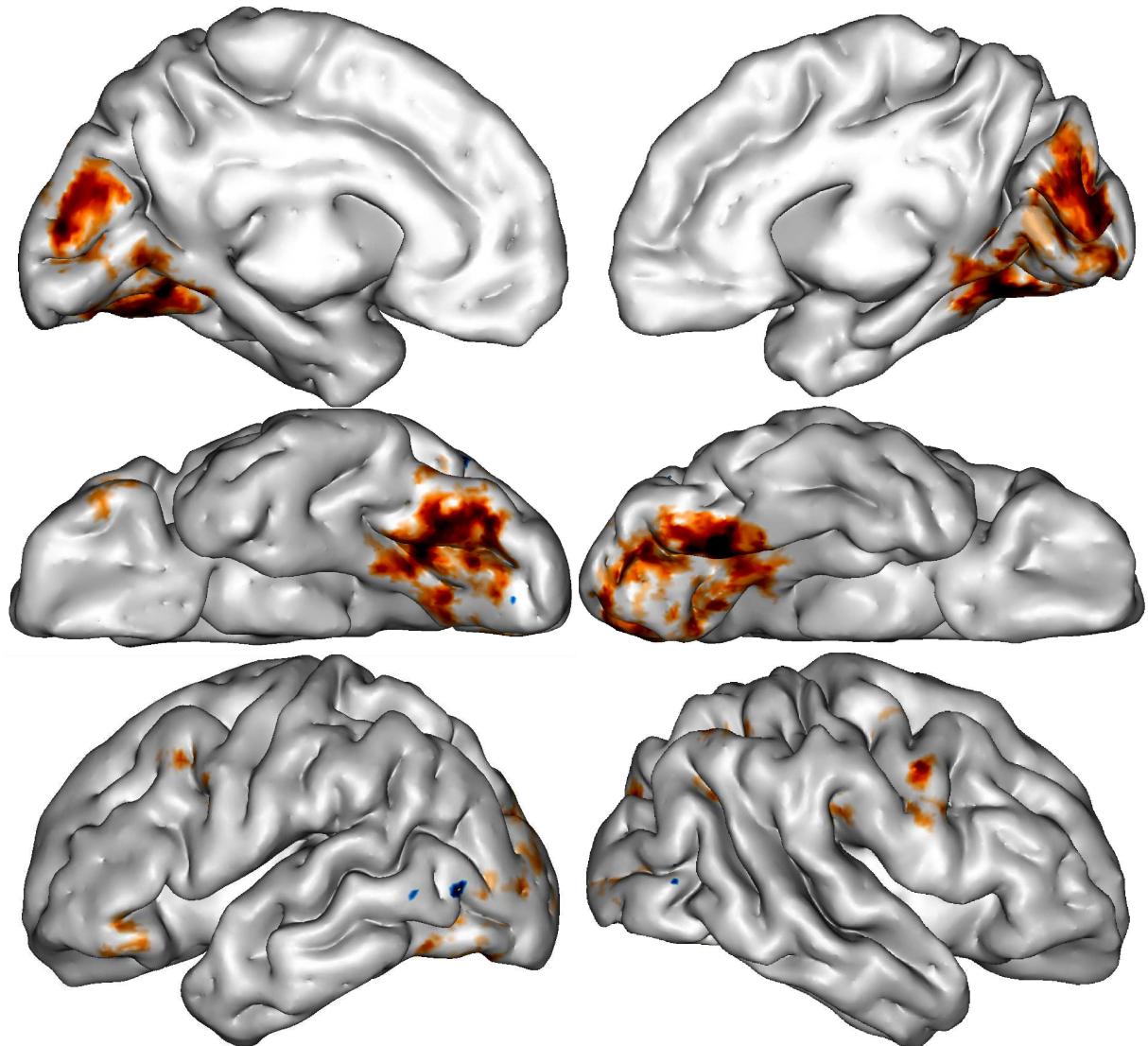


FIG. 4.3: Projection des activations liées à la cohérence (dégradé orange) et la non-cohérence (dégradé bleu) en condition contrôle sur des cerveaux 3D normalisés légèrement gonflés. Hémisphères droit et gauche en vue latérale (en haut), ventrale (au milieu) et médiane (en bas). Les activations proviennent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

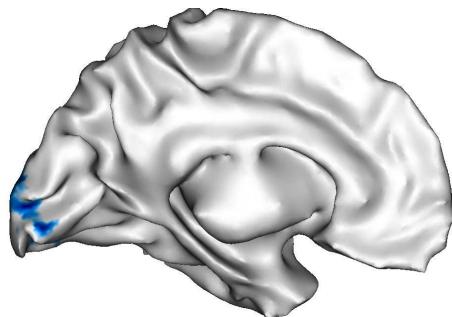


FIG. 4.4: Projection des activations liées à la non-cohérence obtenues dans l'expérimentation du chapitre 2 ($p=0.05$ corrigé en FDR). L'analyse ne porte que sur les cinq même sujets qui ont passé l'expérience de contrôle du contraste spatial.

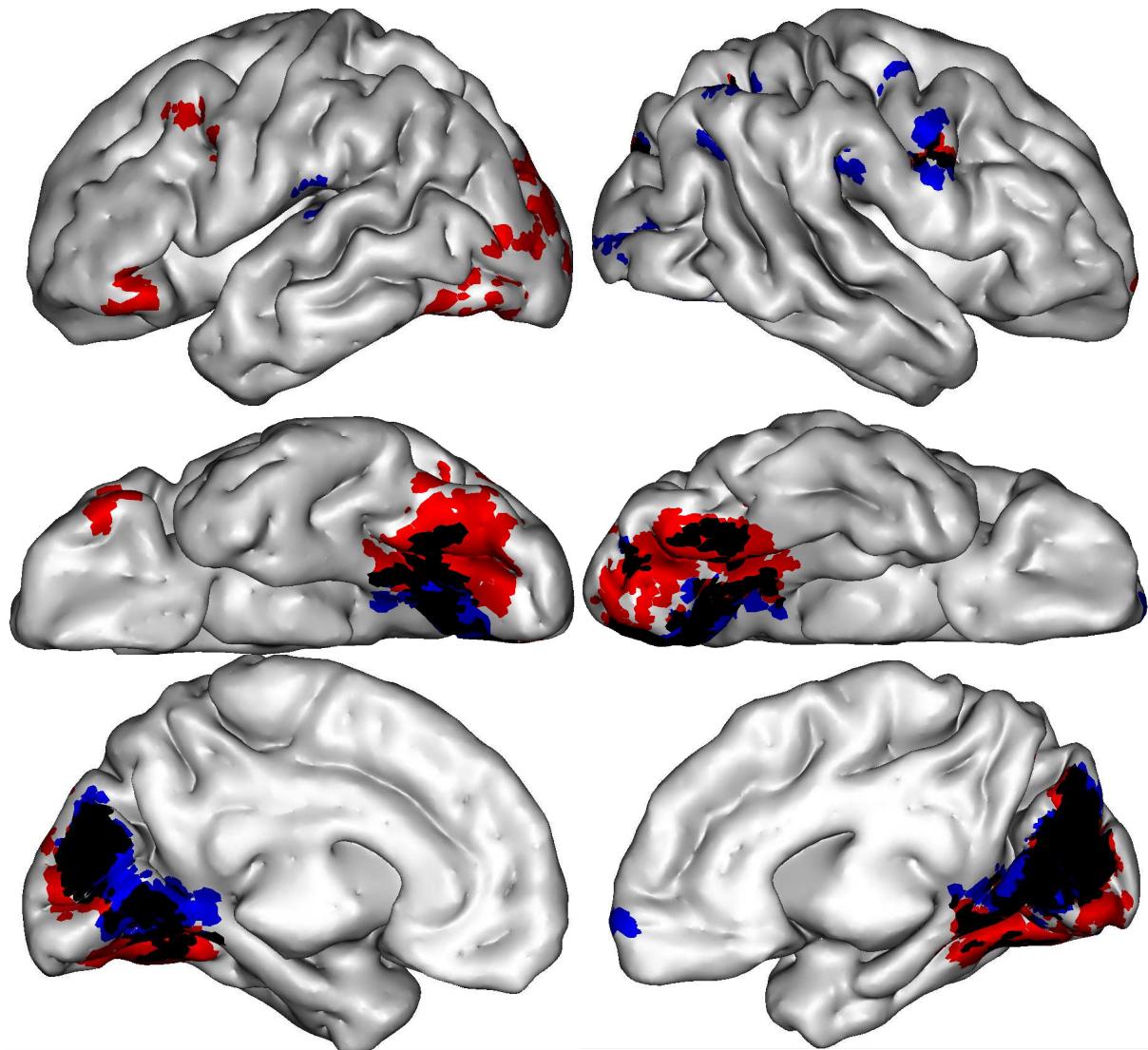


FIG. 4.5: Activations provenant d'analyses sur 5 sujets en FFX avec $p = 0.001$ en non corrigé. Projection des activations liées à la cohérence (contraste : Cohérent VS Non-Cohérent) pour la première expérience où le contraste spatial n'était pas contrôlé (bleu) et en condition contrôle (rouge) sur des 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 avions 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 avions 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.

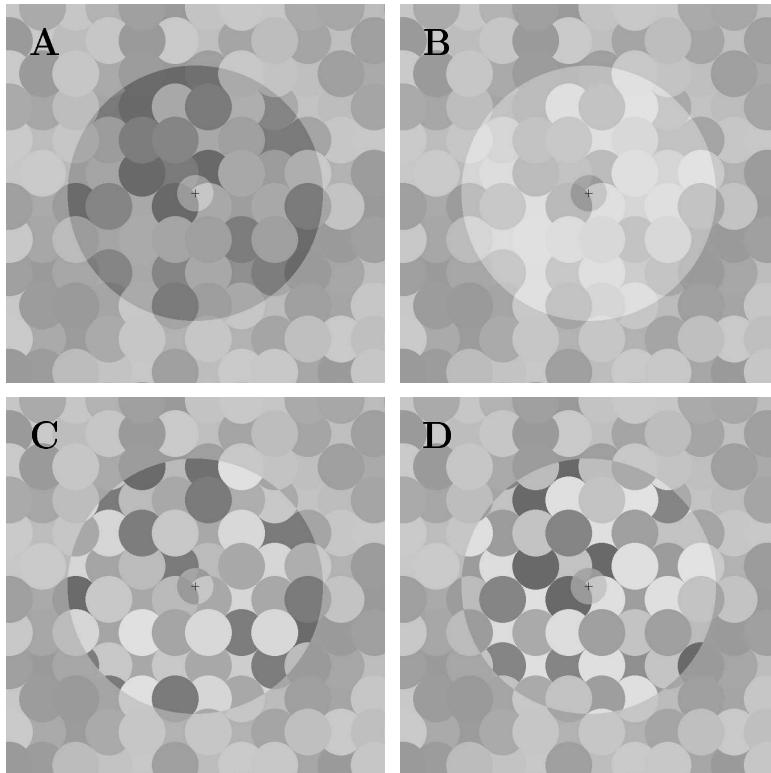


FIG. 5.1: Exemples de stimulus en condition achromatique. Le fond est un ensemble de disques achromatiques disposés aléatoirement. L'effet de transparence (A et B) est obtenu par des modulations cohérentes le long de l'axe cardinal Magnocellulaire. L'effet de non-transparence (C et D) est obtenu par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

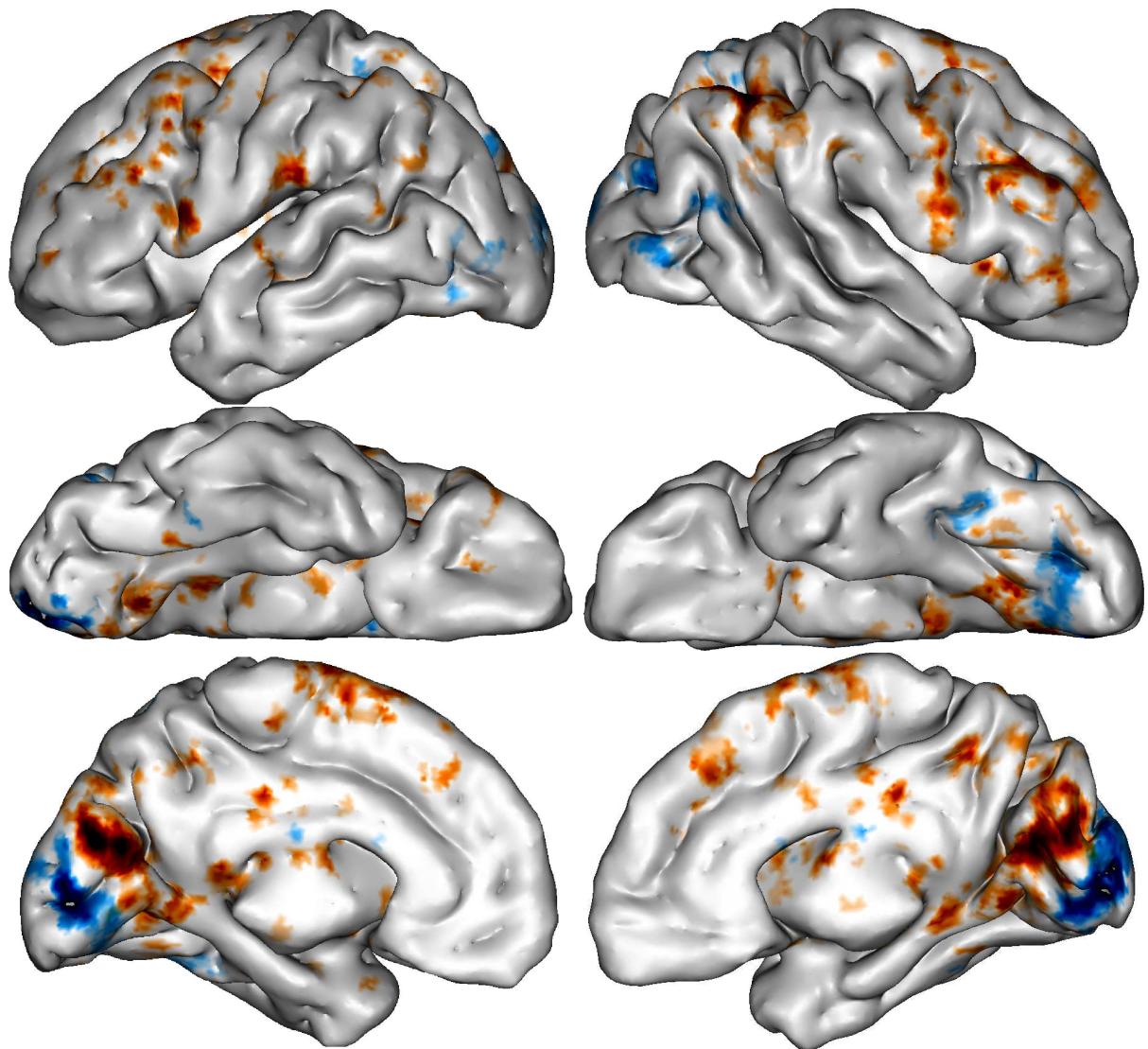


FIG. 5.2: Projection des activations liées à la cohérence (dégradé orange) et la non-cohérence (dégradé bleu) en condition achromatique sur des cerveaux 3D normalisés légèrement gonflés. Hémisphères droit et gauche en vue latérale (en haut), ventrale (au milieu) et médiane (en bas). Les activations proviennent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

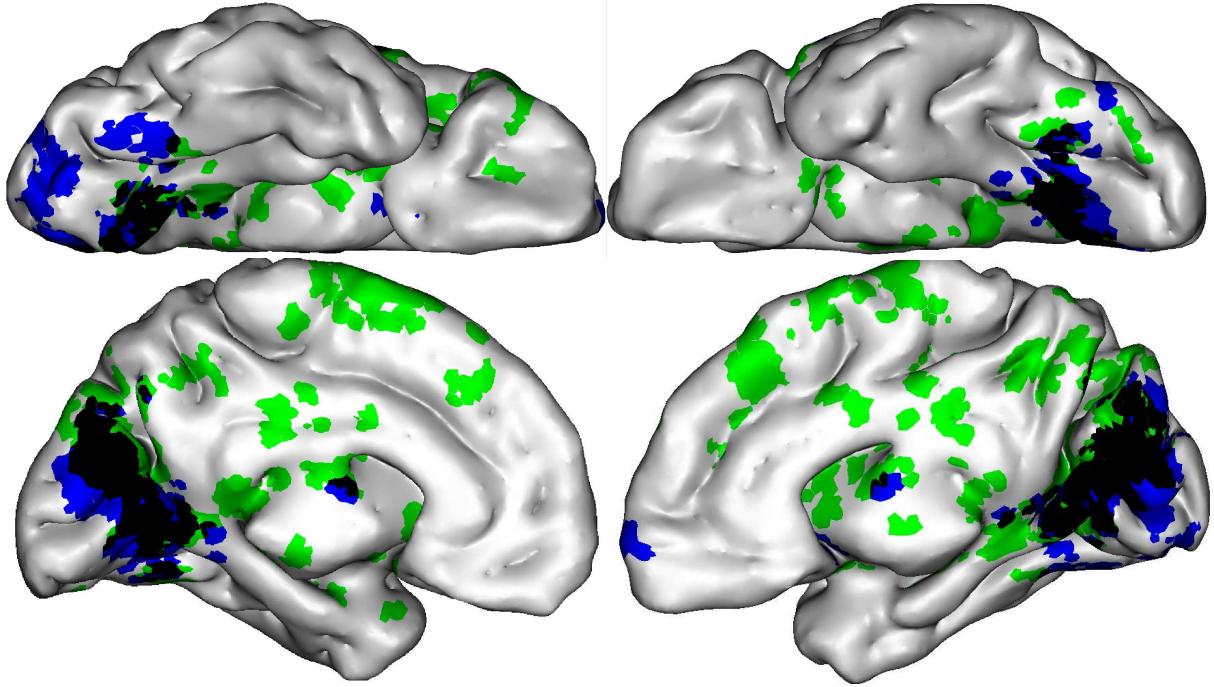


FIG. 5.3: Projection des activations liées à la cohérence (contraste : Cohérent *VS* Non-Cohérent) pour la première expérience où le contraste spatial n'était pas contrôlé (bleu) et en condition Achromatique (vert) sur des cerveaux 3D normalisés légèrement gonflés. Hémisphères droit et gauche en vue 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.

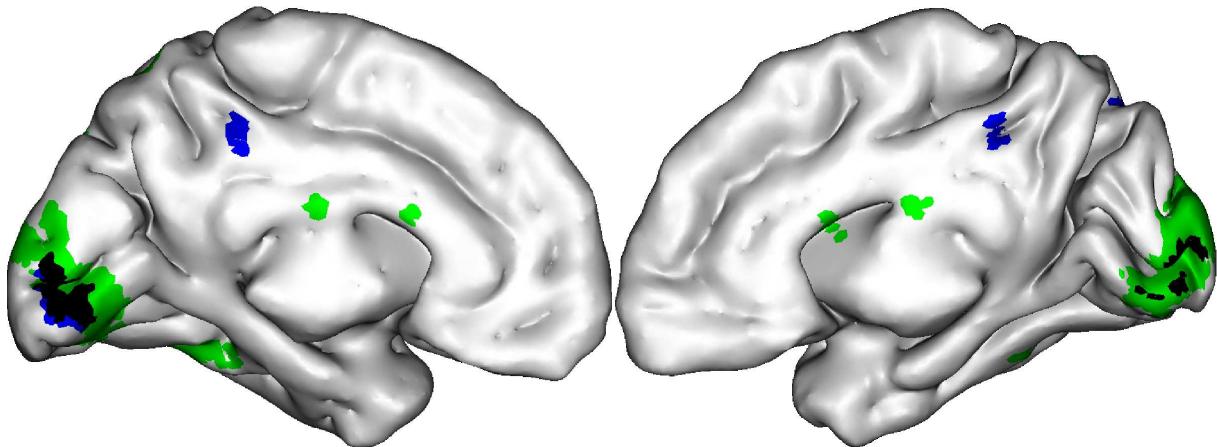


FIG. 5.4: Activations provenant d'analyses sur 4 sujets en FFX avec $p = 0.05$ corrigé en FDR. Projection des activations liées à la non-cohérence (contraste : Non-Cohérent *VS* Cohérent) pour la première expérience où le contraste spatial n'était pas contrôlé (bleu) et en condition Achromatique (vert) 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 ?

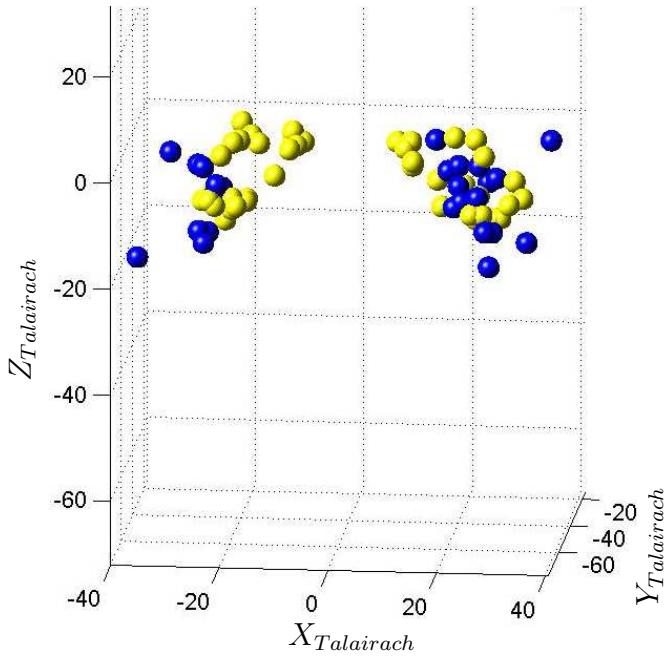


FIG. 6.1: Localisation des coordonnées dans un espace 3D XYZ de Talairach des activations individuelles dans le parahippocampe pour la cohérence (sphères jaunes). Ainsi que les coordonnées des PPA répertoriés dans la littérature (sphères bleues, Aguirre et al. (1998), Bar et Aminoff (2003), Claeys et 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), Peebles 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 corrigeant 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 à 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 pourrons 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 n'y a pas de conséquent sans défauts 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).

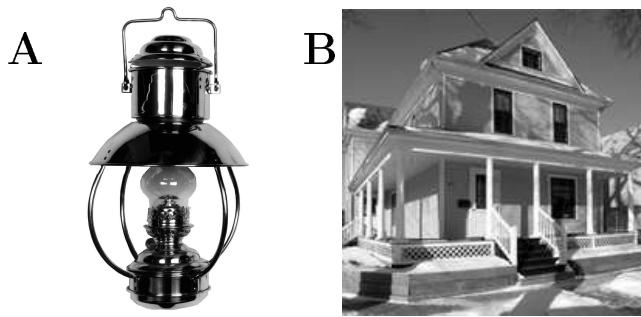


FIG. 6.2: Exemples d'images projetées pour isoler le PPA selon Epstein et Kanwisher (1998). Deux conditions, objet (A) et scène (B).

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 garantie 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

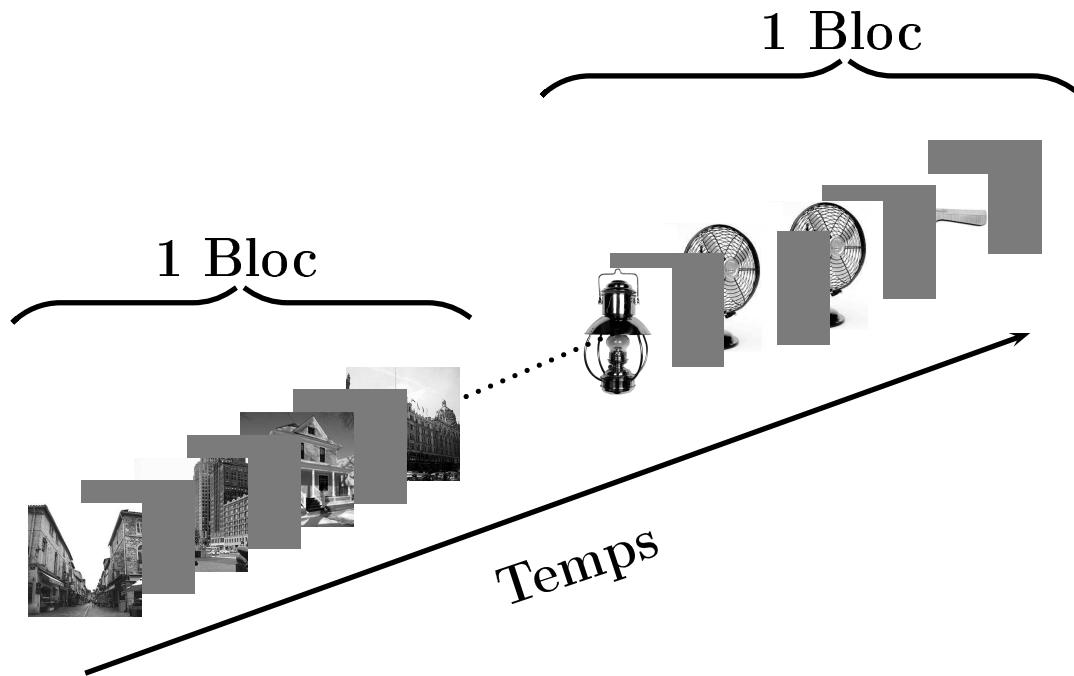


FIG. 6.3: Dans un run, on répète alternativement un bloc de la condition "objet" et un bloc de la condition "Scène". Chaque image est séparée par un écran gris. La tâche consiste à détecter la présentation de deux images identiques à la suite l'une de l'autre (exemple, les deux ventilateurs).

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.

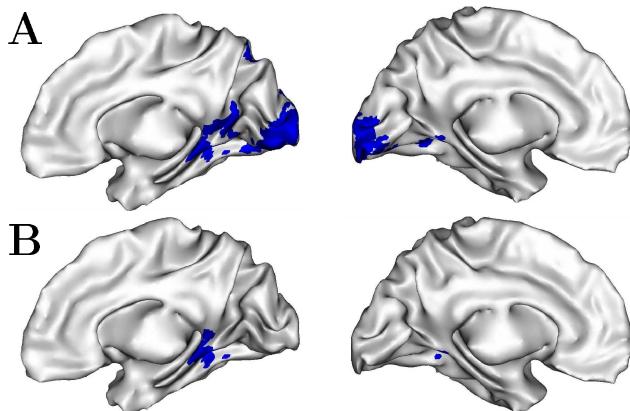


FIG. 6.4: Exemple d'activations sur les deux hémisphères du sujet BS obtenue pour le contraste "Scène" VS "Objet", avec $p = 0.05$ corrigé en FWE (A). En B on trouve les mêmes activations obtenues avec une analyse ROI dans le parahippocampe défini anatomiquement.

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).

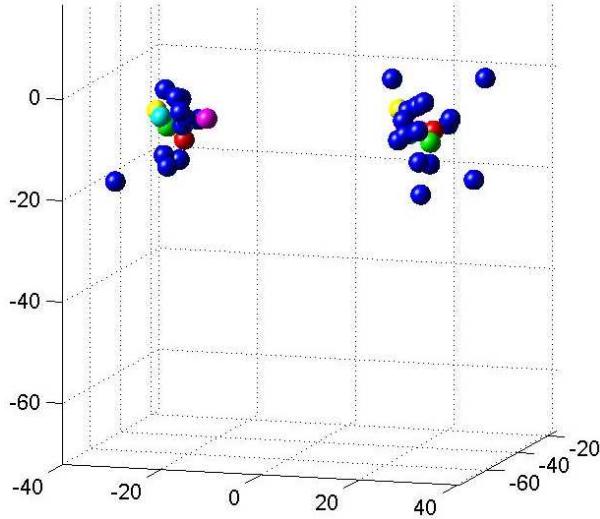


FIG. 6.5: Localisation des coordonnées dans un espace 3D XYZ de Talairach des activations individuelles de nos cinq sujets dans le PPA obtenue par ROI dans le parahippocampe (sphères jaunes, rouges, mauves, vertes et turquoises dont les coordonnées se trouvent en Appendix dans le tableau D.1). Ainsi 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 proposées 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 turquoises 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 avions 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 procérons 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.

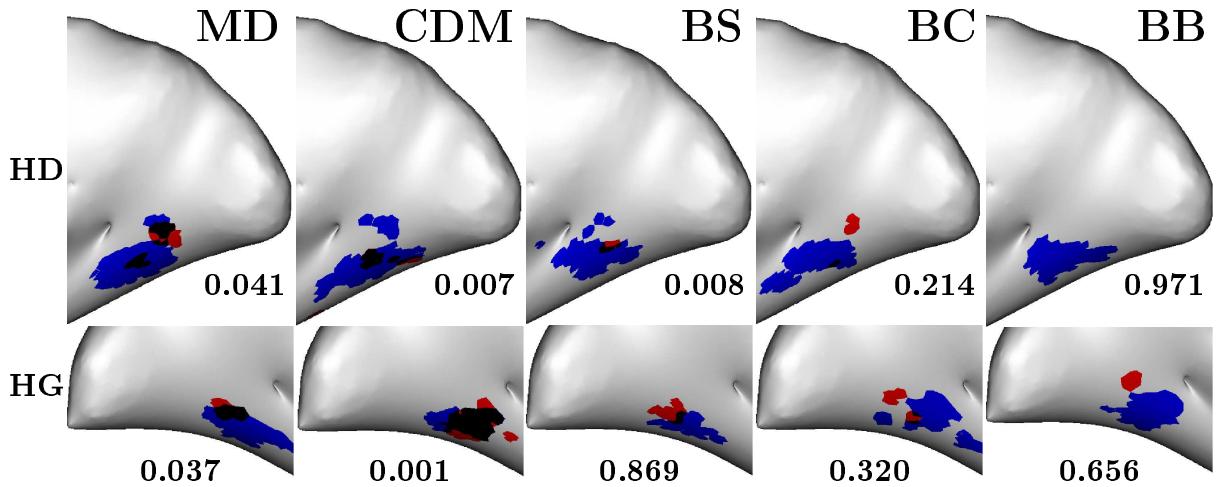


FIG. 6.6: Représentation 3D des lobes occipitaux droit et gauche gonflés. Pour chaque sujet, on projette les activations du PPA (bleu) et les activations liées au traitement de la cohérence dans le parahippocampe (rouge). Les régions noires correspondent à la superposition de ces deux activations. L'analyse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

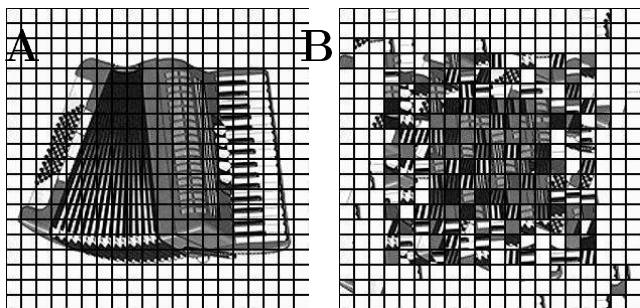


FIG. 7.1: Exemples d'images projetées pour isoler le LOC. Deux conditions, Objet (A) et Objet décomposé (B).

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

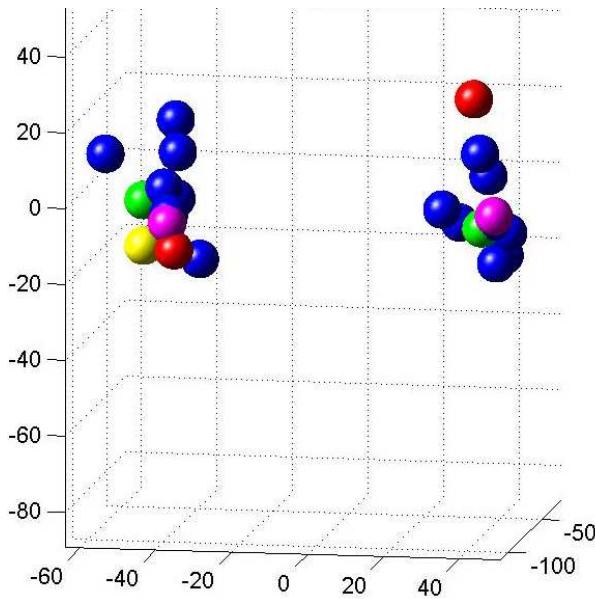


FIG. 7.2: Localisation des coordonnées dans un espace 3D XYZ de Talairach du LOC individuel de nos quatre sujets (sphères rouges, vertes, mauves et jaunes, pour MD, CDM, BS et CE respectivement dont les coordonnées se trouvent en Appendix dans le tableau D.2). Ainsi que les coordonnées de quelques LOC 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.

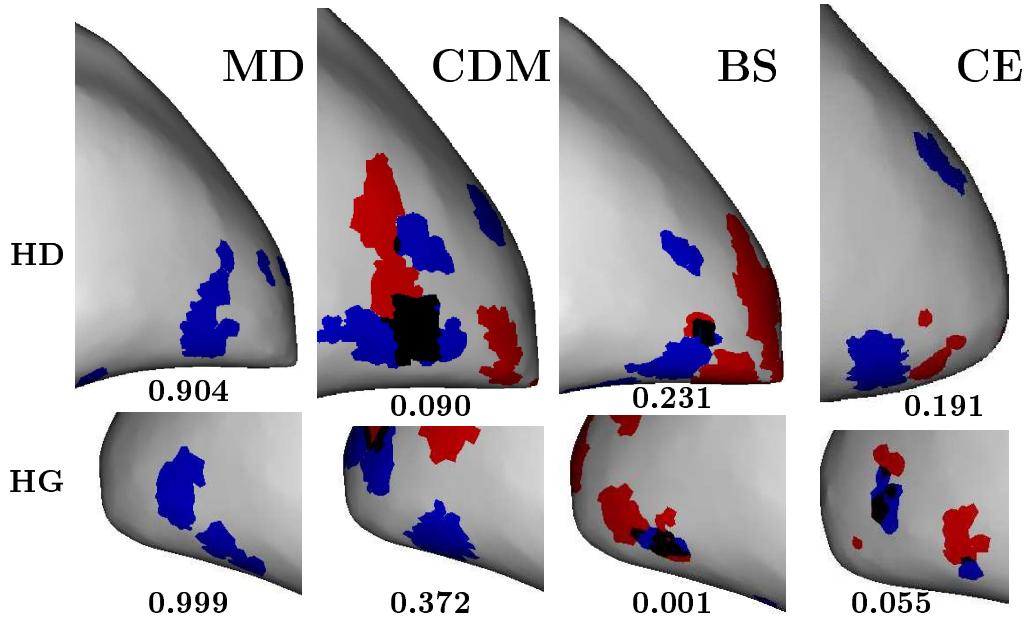


FIG. 7.3: Représentation 3D des lobes occipitaux droit et gauche gonflés. Pour chaque sujet, on projette les activations du LOC (bleu) et les activations liées au traitement de la cohérence (rouge). Les régions noires correspondent à la superposition de ces deux activités. L'analyse de la cohérence dans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

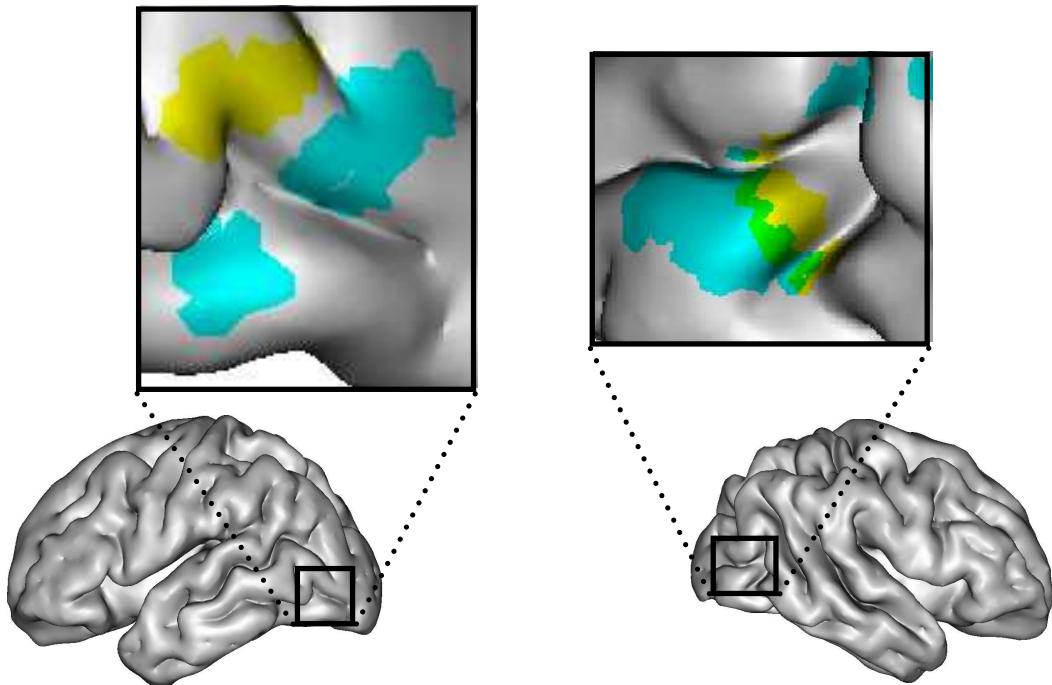


FIG. 7.4: Projection des activations liées à la non-cohérence (contraste : Cohérent VS Non-Cohérent) en condition Contrôle (jaune) et en condition Achromatique (cyan) sur des cerveaux 3D normalisés légèrement gonflés. Hémisphères droit et gauche en vue latérale. Les régions vertes sont le chevauchement 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 déliminer. 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 connaitre 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).

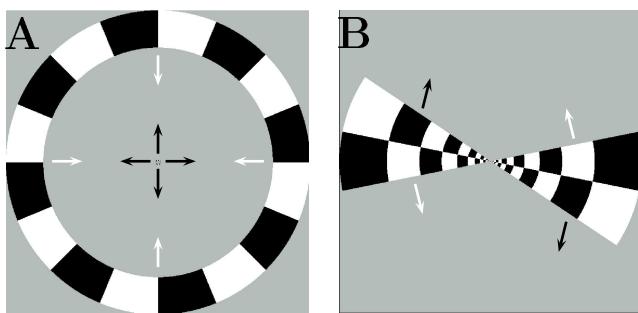


FIG. 8.1: Stimulus utilisés pour encoder les paramètres du champ visuel. **A** Anneaux en expansion (flèches noires), ou contraction (flèches blanches), pour l'excentricité. **B** Secteur en rotation, dans le sens des aiguilles d'une montre (flèches noires) et inverse (flèches blanches), pour l'angle 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 3x3x3 mm à l'acquisition et 3x3x1.69 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 (Sereno 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).

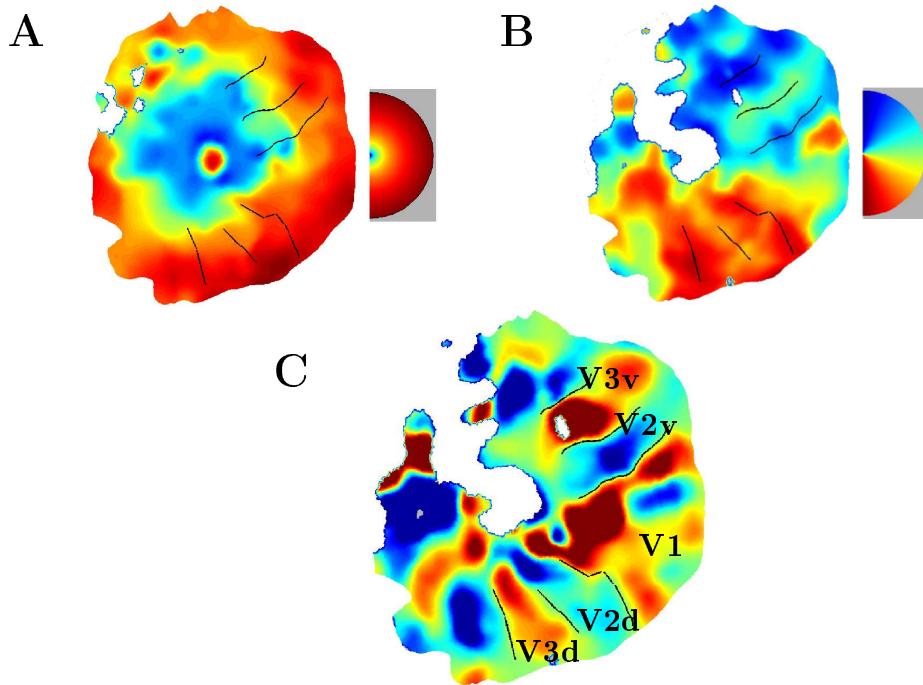


FIG. 8.2: Exemple de représentation 2D de l'hémisphère occipital droit pour le sujet BS. **A** Activations des aires visuelles par une mire constituée d'anneaux en expansion. **B** Activations des aires visuelles par une mire constituée de secteurs tournants. **C** Regroupement des informations (calcul du VFS, Visual Field Sign ; Wernking 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 déliminer (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).

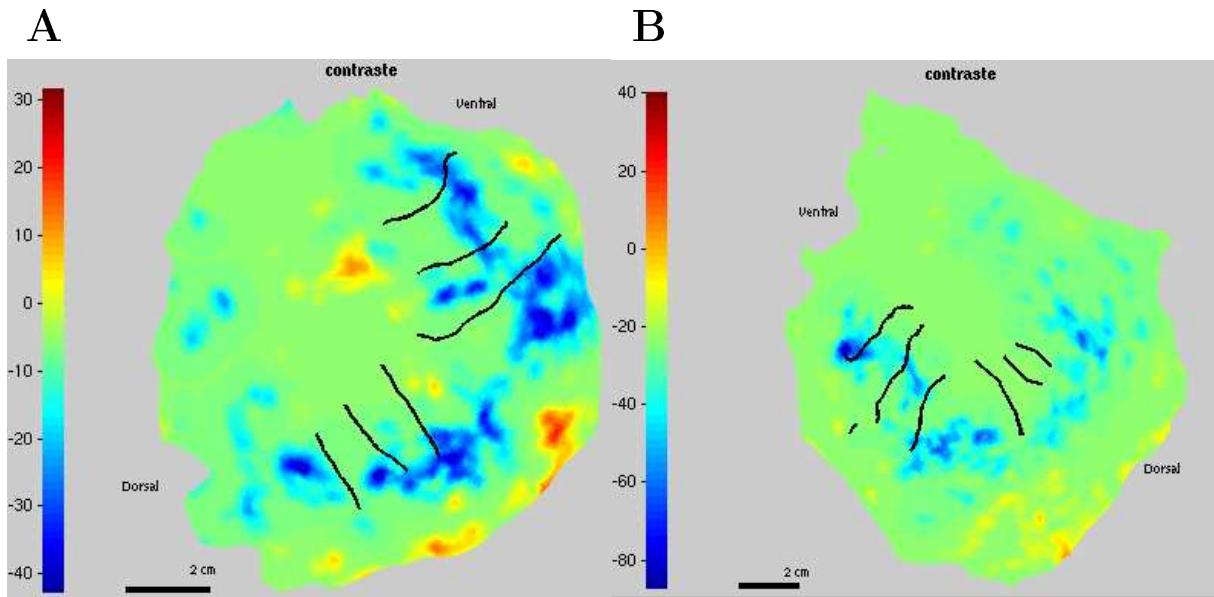


FIG. 8.3: Projections des activations du sujet BS sur ses cartes rétinotopiques (**A** hémisphère gauche et **b** hémisphère droit). Le dégradé de bleu indique les hyperactivations reliées à la non-cohérence. Le dégradé de rouge indique les hyperactivations reliées à la cohérence.

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 avions 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

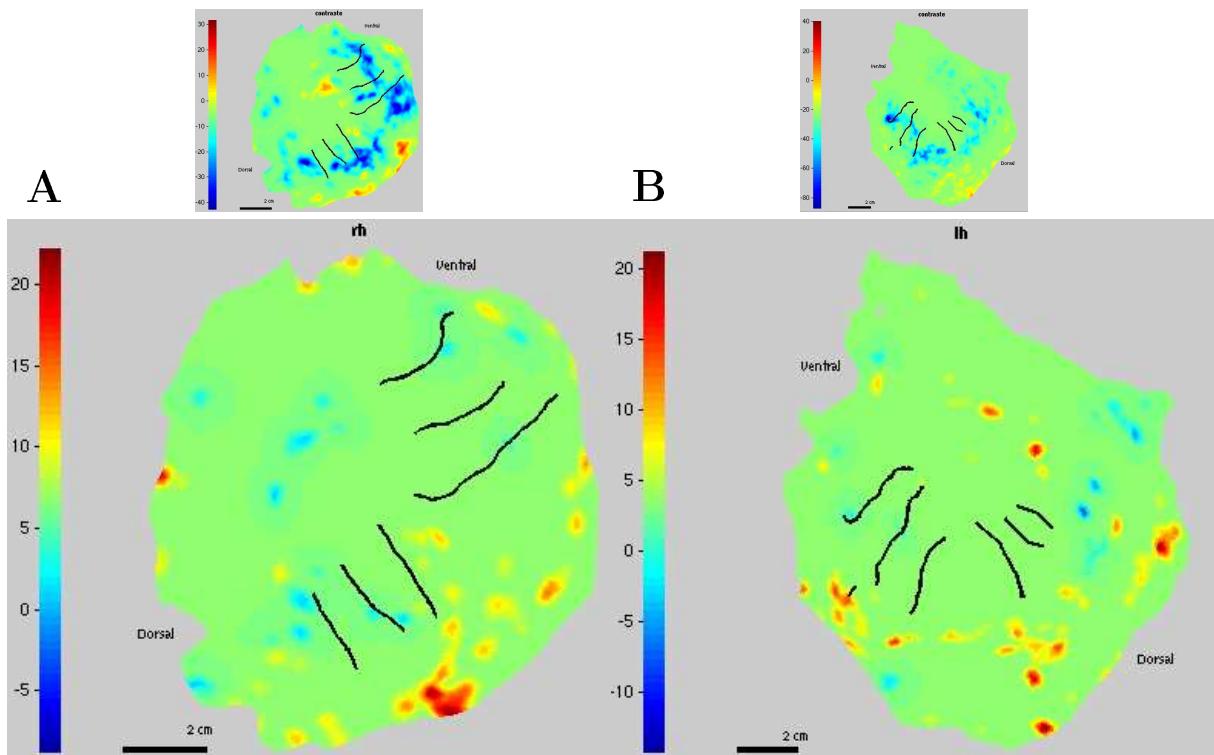


FIG. 8.4: Projections des activations du sujet BS sur ses cartes rétinotopiques (**A** hémisphère gauche et **b** hémisphère droit). Le dégradé de bleu indique les hyperactivations reliées à la non-cohérence. Le dégradé de rouge indique les hyperactivations reliées à la cohérence. Les petites figures 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 avions 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).

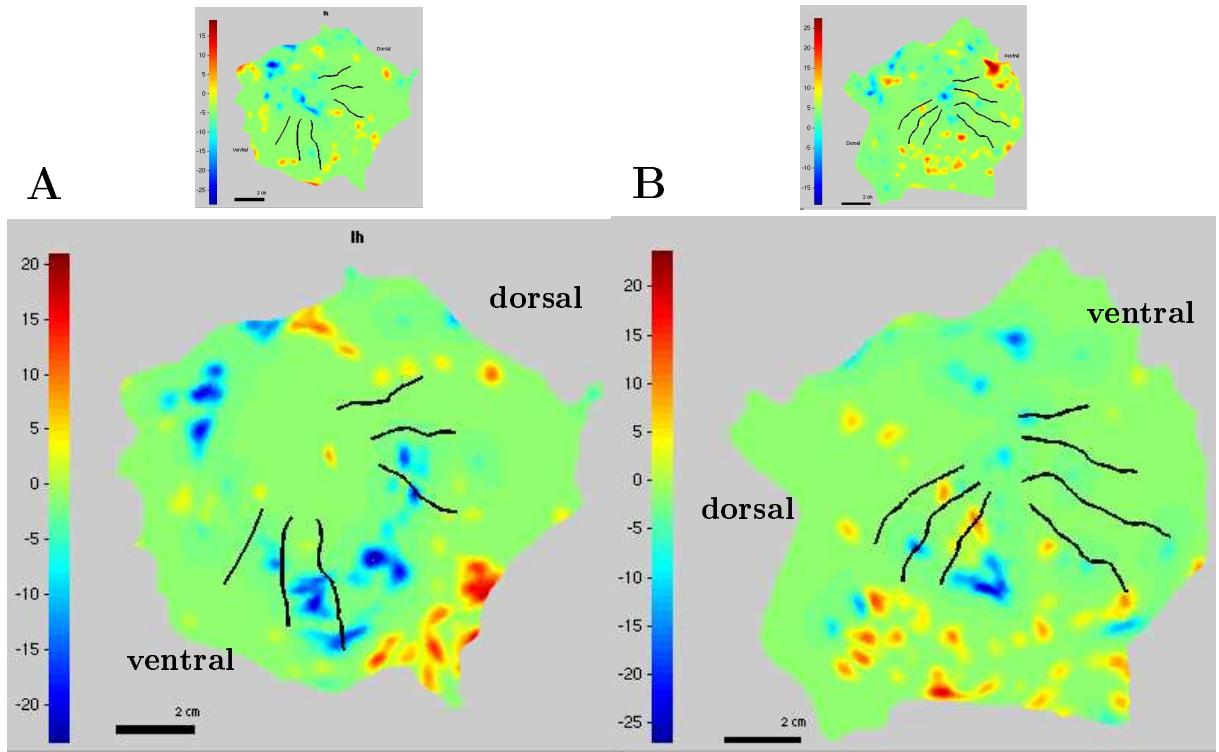


FIG. 8.5: Projections des activations du sujet CDM sur ses cartes rétinotopiques (**A** hémisphère gauche et **b** hémisphère droit). Le dégradé de bleu indique les hyperactivations reliées à la non-cohérence. Le dégradé de rouge indique les hyperactivations reliées à la cohérence. Les petites figures 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.