

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

## THÈSE

présentée et soutenue publiquement le 13 septembre 2007

pour l'obtention du grade de

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

par

Romain Bouet

### Composition du jury

*Directeurs de thèse :* Dojat M.  
Knoblauch K.

*Président :* Koenig O.

*Rapporteurs :* Hadjikhani N.  
Kiper D.

*Examineur :* Vienot F.

# Table des matières

<b>Préambule</b>	<b>1</b>
<b>Partie I Introduction</b>	<b>8</b>
<b>Chapitre 1</b>	
<b>Perception de la couleur</b>	
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
<b>Chapitre 2</b>	
<b>Perception de la transparence</b>	
2.1 Propriétés géométriques (les jonctions) . . . . .	27
2.2 Propriétés photométriques . . . . .	29
2.2.1 Le modèle physique soustractif . . . . .	29
2.2.2 Les modèles additifs . . . . .	32
2.2.3 Évolution vers la couleur . . . . .	34
2.2.4 Extension de l'épiscotister vers un modèle soustractif . . . . .	34
2.3 Modèle de convergence généralisé . . . . .	35
2.3.1 Translation . . . . .	35

---

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

## Chapitre 3

### Organisation anatomo-fonctionnelle du système visuel

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

## Chapitre 4

### Imagerie par résonance magnétique (RMN)

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

## Synthèse

**Chapitre 1****Matériel et méthodes**

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

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

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

---

## **Chapitre 3**

### **Analyses statistiques spécifiques**

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

## **Chapitre 4**

### **Évaluation d'égalisation des contrastes locaux**

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

## **Chapitre 5**

### **Régions corticales impliquées dans le traitement de la cohérence achromatique**

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

## **Chapitre 6**

### **Analyse dans le gyrus parahippocampique**

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

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

## Chapitre 7

### Analyse dans le complexe occipito-latéral (LOC)

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

## Chapitre 8

### Analyse rétinotopique

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

<b>Partie III</b>	<b>Discussion et conclusion</b>	<b>166</b>
-------------------	---------------------------------	------------

<b>Bibliographie</b>	<b>188</b>
----------------------	------------

## Annexe A

### Espaces de travail

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

---

<b>Annexe B</b>	
<b>Modulations</b>	
B.1	Chapitre 2 . . . . . 224
B.2	Chapitre 5 . . . . . 225
<b>Annexe C</b>	
<b>Analyses statistiques spécifiques</b>	
C.1	Construction du modèle . . . . . 226
C.2	Analyses statistiques spécifiques . . . . . 241
<b>Annexe D</b>	
<b>Region d’interet</b>	
<b>Annexe E</b>	
<b>Rétinotopie</b>	

<b>Index</b>	<b>249</b>
--------------	------------

## Troisième partie

### Discussion et conclusion



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## Modulation de l'activation dans le réseau

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

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

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

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

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

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

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

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

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

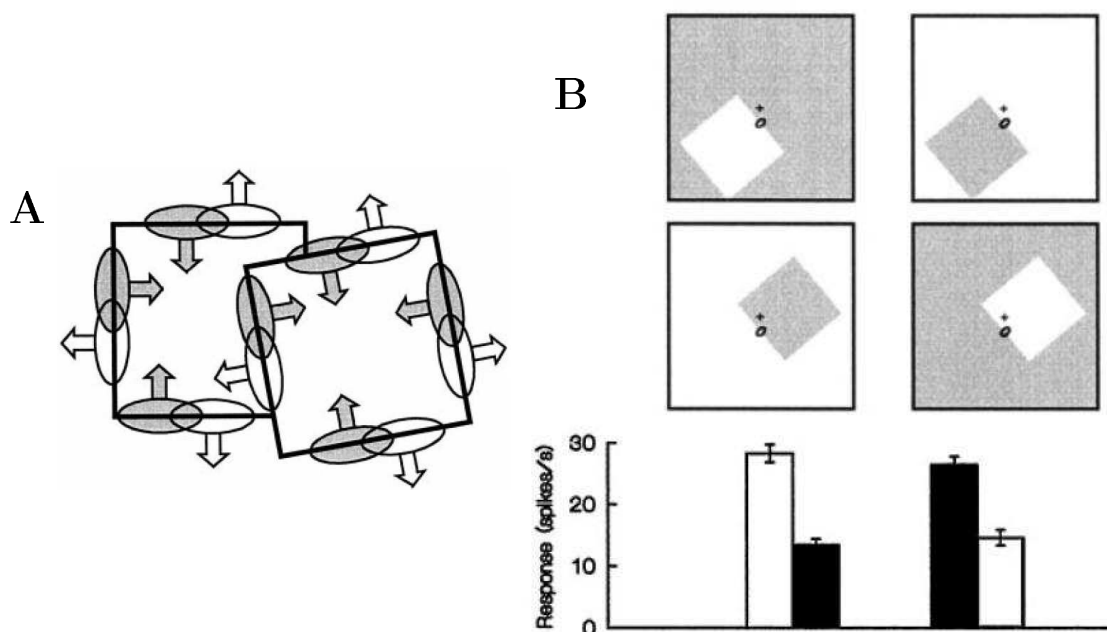


FIG. 1.1: Zhou et al. (2000). **A** - Illustration de la représentation corticale des contrastes des bords pour deux carrés superposés. Les ellipses représentent la localisation et l'orientation des champs récepteurs, les flèches représentent les directions de remplissage des surfaces préférées des neurones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

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

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

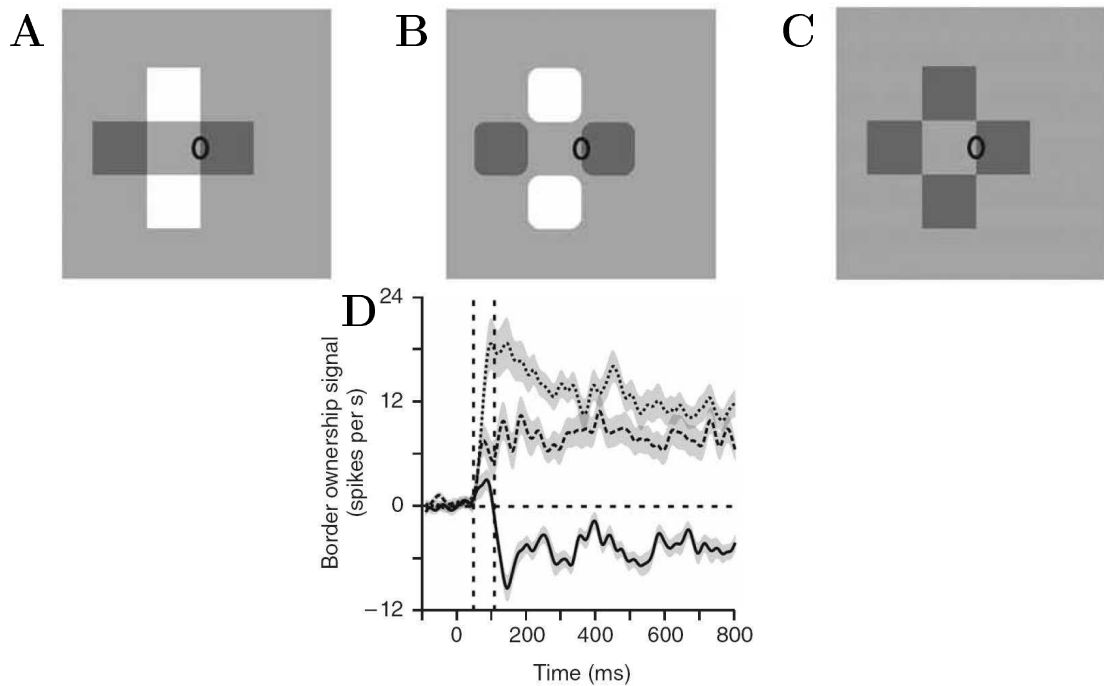


FIG. 1.2: Qiu et von der Heydt (2007). Influence de l'indice de transparence sur la réponse des cellules de V2. Dans **A**, **B** et **C** les ellipses représentent le champ récepteur des neurones étudiés. Les carrés ont la même localisation. Les carrés ont les mêmes propriétés de surface en **A** et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

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

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



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

## Contrôle du contraste spatial

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

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

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

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

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

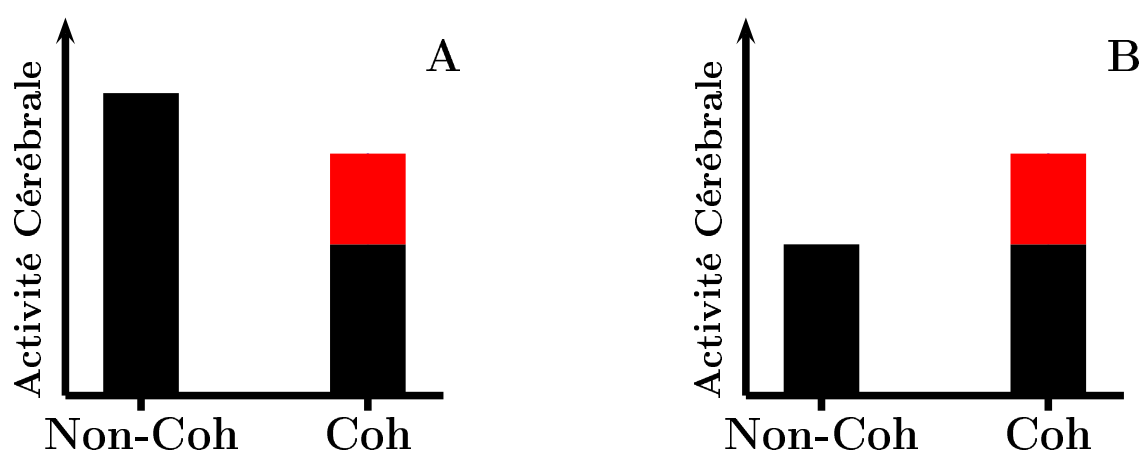


FIG. 1.3: Schéma des activités mesurées en ne considérant uniquement que le traitement des informations locales (barres noires). Le contraste augmente l'activité en condition Non-Cohérente. Pour la première expérience où le contraste spatial n'était pas contrôlé (A) le contraste (↓) Cohérent VS Non-Cohérent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

## Contrôle Achromatique

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

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

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

## Implication du PPA

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

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

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

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

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

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

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

## Non-cohérence : Implication du LOC

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

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

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

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

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

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

## Implication des aires rétinotopiques

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

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

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

## Conclusion

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



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

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

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

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

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

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

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

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

## Perspectives

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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