



HAL
open science

**Exploration par IRM fonctionnelle de la perception
visuelle des formes tridimensionnelles ; dessin de
paradigmes d'acquisition et outils d'analyse appliqués au
domaine de la vision**

Anne-Lise Paradis

► **To cite this version:**

Anne-Lise Paradis. Exploration par IRM fonctionnelle de la perception visuelle des formes tridimensionnelles ; dessin de paradigmes d'acquisition et outils d'analyse appliqués au domaine de la vision. Neurosciences [q-bio.NC]. Université Paris-Sorbonne - Paris IV, 2001. Français. NNT : . tel-00157092

HAL Id: tel-00157092

<https://theses.hal.science/tel-00157092>

Submitted on 25 Jun 2007

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE de DOCTORAT de L'UNIVERSITÉ PARIS 6

**Spécialité :
SCIENCES COGNITIVES**

présentée par

Anne-Lise PARADIS

pour obtenir le grade de DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PARIS 6

Sujet :

**Exploration par IRM fonctionnelle de la perception
visuelle des formes tridimensionnelles ;
dessin de paradigmes d'acquisition et outils d'analyse
appliqués au domaine de la vision**

Soutenue le **26 mars 2001** devant le jury composé de

M. Jacques BITTOUN

Rapporteur

M. Jean BULLIER

Rapporteur

M. Yves BURNOD

M. Jean-Michel DENIAU

Président

M. Jacques DROULEZ

Directeur de thèse

M. Guy ORBAN

M. Jean-Baptiste POLINE

Correspondant CEA

à Philippe et Julien,

Remerciements

Je tiens à remercier en premier lieu MM. Alain BERTHOZ et Denis LEBIHAN qui m'ont accueillie au LPPA d'une part et au SHFJ d'autre part, et ont su m'indiquer la voie qui me serait la plus favorable.

Je remercie bien sûr Jacques DROULEZ qui en tant que Directeur de thèse s'est toujours montré disponible quand il le fallait. Nos réunions m'ont grandement aidée à recentrer les questions scientifiques et démêler les résultats expérimentaux.

J'adresse des remerciements tous particuliers à Valérie CORNILEAU-PÉRÈS qui m'a encadrée au début de ma thèse et qui, même à quelques milliers de kilomètres, a réussi à rester proche et à m'apporter son aide chaque fois que j'en ai eu besoin.

Jean-Baptiste POLINE est la personne avec qui j'ai le plus travaillé pendant ma thèse. Nos discussions de travail nombreuses et enthousiastes m'ont apporté de nombreuses solutions même lorsque le sujet sortait a priori de son domaine d'expertise. Je tiens à le remercier, entre autres, pour tout le temps qu'il m'a consacré et pour l'assurance qu'il m'a permis de développer dans mon travail.

Au cours de ma thèse, Jacques BITTOUN a pris le temps de suivre l'avancement de mon travail, me permettant de faire le point à quelques périodes critiques. Je le remercie pour cela et pour avoir accepté, en prime, d'être l'un de mes rapporteurs. Je remercie également Jean BULLIER dont j'admire beaucoup le travail et à qui je suis très reconnaissante d'avoir bien voulu être rapporteur de ma thèse. Je sais que tous deux l'ont fait aux dépens de leurs week-ends. Je remercie également MM. Yves BURNOD, Jean-Michel DENIAU et Guy ORBAN d'avoir bien voulu participer au jury et m'avoir fait part de leur appréciation concernant mon travail.

Merci à Vincent FROUIN, Rozenn ROUGETET et Frédérique NAPOLÉONE car leur travail m'a permis de réaliser le mien sans penser au leur... Merci aussi à l'équipe gestion du LPPA, en particulier Annie PITON, grâce à qui les factures n'ont jamais été un problème !

Du fond du cœur, merci et bravo à tous ceux avec qui j'ai partagé bureau, problèmes pratiques, discussions de travail et pauses chocolat — en particulier : Mark pour son aide précieuse à la programmation Direct Draw ; Pierre-François et Pierre-Gilles pour leur assistance inestimable lors des acquisitions IRM ; Anne et Isabelle pour leur soutien technique et moral au 3T et nos thérapies de groupe à la cafétéria ; Alexandre pour la défense de la langue française en territoire portugais et vice-versa ; Denis pour son appui logistique et « épistolaire », particulièrement en période de télétravail. Merci aussi à Jean-François MANGIN avec qui j'aurais aimé avoir l'occasion de collaborer plus pendant ma thèse.

Merci à mon père qui m'a un jour fait découvrir la parallaxe de mouvement sur le chemin de l'école et à ma mère qui m'a ouvert l'univers la couleur.

Merci enfin à tous ceux qui m'ont aidé, et subie, pendant les semaines qui ont précédé ma soutenance, à mes correcteurs consciencieux... et à Philippe et Julien, bien sûr.

Table des matières

INTRODUCTION	13
CHAPITRE 1. LA CARTOGRAPHIE FONCTIONNELLE	17
1 Introduction	17
2 Un peu d'anatomie.....	18
3 Des indices cliniques : neurologie et neuropsychologie	20
4 Études comportementales et psychophysique : rapport avec la cartographie fonctionnelle ?.....	21
5 Méthodes électrophysiologiques.....	22
5.1 Électrophysiologie active.....	22
5.2 Électrophysiologie passive.....	22
6 Méthodes métaboliques, méthodes indirectes	23
CHAPITRE 2. CONTEXTE THÉMATIQUE	25
1 La perception du mouvement et des formes 3D.....	25
1.1 Le flux optique comme indice de forme 3D	25
1.2 Modèle hiérarchique de construction des formes 3D	27
1.3 Problèmes liés à la reconstruction de la structure à partir du mouvement	28
1.3.1 La reconstruction 3D : un liage spatial ?.....	28
1.3.2 L'intégration des différents indices de profondeur	28
1.3.3 Substrat neural de la reconstruction de la forme à partir du mouvement	29
Voie ventrale et/ou voie dorsale ?	29
Modèle et substrat.....	29
2 Les connaissances anatomo-fonctionnelles.....	30
2.1 Généralités.....	30
2.2 Les limites de la comparaison homme / singe	31
2.3 Schéma à deux voies du système visuel	33
Voies M et P.....	33
« Quoi » et « où »	33
« Perception » et « action »	35
2.4 Chez le singe.....	36
2.4.1 Traitement du mouvement visuel.....	36
De VI à MT	36
Flux optique	37
2.4.2 Codage de la forme des objets	38
Cortex inféro-temporal (IT)	39
Cortex pariétal.....	40
2.5 Chez l'homme.....	40
2.5.1 Cartographie rétinotopique des aires visuelles	40
2.5.2 Traitement et perception du mouvement.....	43
Imagerie du mouvement visuel	43
Flux optique	43
Neuropsychologie et pathologie de la vision du mouvement	44
2.5.3 Codage de la forme des objets	45
2.6 Synthèse.....	46
2.7 Hypothèses de travail	47

CHAPITRE 3. CONTEXTE MÉTHODOLOGIQUE	49
1 Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle	49
1.1 Principes physiques de l'Imagerie par Résonance Magnétique (IRM).....	49
1.1.1 La résonance magnétique nucléaire (RMN)	49
1.1.2 Le signal de RMN.....	50
<i>Signal de décroissance d'induction libre et temps de relaxation T1 et T2</i>	<i>50</i>
<i>Signal d'écho.....</i>	<i>51</i>
1.1.3 Construction des images : le codage spatial	52
<i>Sélection de coupe</i>	<i>52</i>
<i>Codage en fréquence.....</i>	<i>52</i>
<i>Encodage de phase.....</i>	<i>53</i>
1.1.4 Les séquences d'acquisition	54
<i>Séquence classique.....</i>	<i>55</i>
<i>Séquence echo-planar.....</i>	<i>55</i>
1.1.5 Contraste des images.....	56
<i>Densité de protons.....</i>	<i>56</i>
<i>Pondération en T1</i>	<i>56</i>
<i>Pondération en T2</i>	<i>56</i>
<i>Pondération en T2*.....</i>	<i>57</i>
<i>Dynamique de la résonance magnétique au cours des acquisitions et évolution du contraste</i>	<i>57</i>
1.2 Bases physiologiques des images fonctionnelles en IRM.....	58
1.2.1 L'activité neurale.....	58
1.2.2 Le couplage hémodynamique.....	58
1.2.3 Le signal BOLD.....	59
<i>Principes physiques et physiologiques.....</i>	<i>59</i>
<i>Évolution du signal BOLD pendant l'activité neurale</i>	<i>59</i>
<i>Signal tissulaire, signal vasculaire.....</i>	<i>60</i>
1.2.4 Caractéristiques des images BOLD	60
<i>Résolution spatiale et temporelle.....</i>	<i>61</i>
<i>Chronométrie</i>	<i>61</i>
1.2.5 Les artefacts liés à la séquence d'acquisition	61
<i>Perte de signal</i>	<i>61</i>
<i>Distorsions géométriques.....</i>	<i>62</i>
<i>Fantôme de Fourier.....</i>	<i>63</i>
2 Dessin de protocole.....	64
2.1 Définitions	64
2.1.1 Paradigme.....	64
2.1.2 Stimulation passive	64
2.1.3 Protocole en blocs	64
2.2 Dessin catégoriel.....	64
2.2.1 Méthode soustractive	64
2.2.2 Conjonction.....	65
2.3 Dessin paramétrique.....	66
3 Détection de l'activité dans les données fonctionnelles.....	66
3.1 Prétraitement des données.....	66
3.1.1 Correction du délai inter-coupes	66
3.1.2 Correction des distorsions géométriques.....	67
3.1.3 Correction du mouvement et mise en correspondance d'images	67
3.1.4 Question des interactions entre prétraitements.....	68
3.2 Le modèle linéaire général	68
3.2.1 Conditions d'application	68

3.2.2 Construire un modèle des données.....	69
Covariables « d'intérêt » et « de non-intérêt »	69
Modèle de la réponse BOLD.....	70
3.2.3 « Ajuster les données au modèle » : principe de la régression linéaire multiple	70
Méthode.....	70
Exemple	72
3.3 Interprétation géométrique.....	72
3.4 Interroger un modèle : les cartes statistiques paramétriques	73
3.4.1 Cartes F	73
3.4.2 Contrastes T.....	74
3.5 Cas où les fonctions du modèle ne sont pas indépendantes.....	75
3.5.1 Influence sur les tests	75
3.5.2 Orthogonalisation des covariables	76
3.6 Inférence statistique	76
3.6.1 Utilisation du Z-score.....	77
3.6.2 Probabilité corrigée.....	77
3.6.3 Question de la sensibilité statistique.....	78
Compromis entre pouvoir de localisation et sensibilité.....	78
Choix du modèle	78
Choix du test.....	78
Degrés de liberté.....	79
3.7 Cas des données réelles.....	79
3.7.1 Autocorrélation temporelle des résidus	79
3.7.2 Autocorrélation spatiale des résidus	80
3.8 Analyse de groupe.....	80
4 Protocoles événementiels.....	81
4.1 Intérêt et principe des protocoles événementiels	81
4.2 Problèmes théoriques et pratiques liés aux protocoles événementiels	81
4.2.1 Mise en œuvre	81
4.2.2 Analyse.....	82
CHAPITRE 4. CONTRIBUTION MÉTHODOLOGIQUE.....	83
1 <i>Ordre d'acquisition des coupes en événementiel</i>	83
2 <i>Simulations</i>	84
3 <i>Niveau de signal et détection d'activité dans un protocole en blocs</i>	87
3.1 Objectifs	87
3.2 Paradigme	87
3.3 Paramètres d'acquisitions.....	88
3.4 Influence de l'ordre d'acquisition des coupes sur l'amplitude du signal.....	88
3.5 Détection de l'activité cérébrale	90
3.6 Conclusion	91
4 <i>Détection d'activation dans un protocole événementiel</i>	91
4.1 Objectifs	91
4.2 Paradigme	91
4.3 Paramètres d'acquisition	92
4.4 Analyse des données	92
4.4.1 Modèle utilisé pour la détection de l'activité cérébrale.....	92
4.4.2 La question du filtrage temporel	93
4.4.3 Critères de comparaison des modes d'acquisitions.....	93
4.5 Résultats	94
4.5.1 Résultats d'activation pour TR = 3 secondes.....	94

4.5.2 Résultats d'activation pour TR = 6 secondes.....	95
4.5.3 Comparaison des deux TR.....	96
4.6 Conclusion	96
5 Contenu fréquentiel des données événementielles	96
5.1 Tests spécifiques pour l'analyse du contenu en fréquence	96
5.1.1 Fréquence fondamentale : test FF	97
5.1.2 Première harmonique : test 1H	97
5.2 Effet du filtrage temporel et du mode d'acquisition	97
5.3 Discrimination des réponses événementielles en fonction de leur contenu fréquentiel	98
5.3.1 Localisation de l'activité détectée par le modèle complet.....	98
5.3.2 Localisation spécifique de la première harmonique.....	98
5.3.3 Interprétation proposée.....	100
5.4 Résultats complémentaires pour TR = 6 secondes.....	100
5.5 Conclusion	101
6 Expérience d'imagerie mentale du point de vue de l'analyse : comment la question contraint l'analyse.	101
6.1 Objectifs	101
6.2 Dessin expérimental.....	102
6.3 Hypothèses de travail et questions posées	102
6.4 Analyse des données	103
6.4.1 Modélisation.....	103
6.4.2 Tests effectués	105
6.5 Résultats et conclusion	105
CHAPITRE 5. ACTIVITÉ CÉRÉBRALE LIÉE AU MOUVEMENT ET À LA FORME 3D EN VISION PASSIVE.....	107
<i>1 Expériences exploratoires en vision passive.....</i>	<i>107</i>
1.1 Objectifs	107
1.2 Matériel et méthodes.....	107
1.2.1 Sujets.....	107
1.2.2 Enregistrements IRM	107
1.2.3 Dispositif de présentation des stimulations visuelles.....	108
1.2.4 Stimulations visuelles	108
<i>Caractéristiques générales</i>	<i>108</i>
<i>Points Statiques (ST).....</i>	<i>109</i>
<i>Points en mouvement aléatoire (RM)</i>	<i>109</i>
<i>Stimulus 3D (SP3D).....</i>	<i>109</i>
<i>Points en expansion / contraction (EX).....</i>	<i>110</i>
<i>Égalisation des stimuli</i>	<i>110</i>
1.2.5 Dessin expérimental.....	111
<i>Expérience 1 : Mouvement visuel.....</i>	<i>111</i>
<i>Expérience 2 : Mouvement cohérent.....</i>	<i>111</i>
<i>Expérience 3 : Forme 3D à partir du mouvement.....</i>	<i>111</i>
1.2.6 Analyse des données	112
<i>Traitement préalable des images.....</i>	<i>112</i>
<i>Modélisation des données</i>	<i>112</i>
<i>Tests effectués</i>	<i>112</i>
<i>Localisation anatomique.....</i>	<i>113</i>
1.3 Résultats	113
1.3.1 Contraste RM - ST.....	114
<i>Complexe V5+ bilatéral.....</i>	<i>114</i>
<i>Gyrus occipital supérieur (V3/V3A).....</i>	<i>115</i>

<i>Gyrus lingual et gyrus occipital médian (VI/V2)</i>	115
<i>Jonction temporo-occipitale ventrale</i>	115
1.3.2 Résultats communs aux contrastes EX - RM et SP3D - RM	115
<i>Gyrus occipital supérieur</i>	115
<i>Jonction pariéto-occipitale</i>	117
1.3.3 Résultats spécifiques au contraste SP3D - RM	118
<i>Jonction temporo-occipitale ventrale</i>	119
1.3.4 Contrastes réciproques : RM - EX et RM - SP3D	119
2 Expériences de contrôle en vision passive	120
2.1 Objectifs	120
2.2 Méthodes	120
2.2.1 Conditions expérimentales	120
2.2.2 Stimulations visuelles	120
<i>Stimuli 3D</i>	121
<i>Stimuli 2D pseudo-aléatoires</i>	121
<i>Stimuli 2D cohérents</i>	121
<i>Égalisation des stimuli</i>	122
2.2.3 Dessin expérimental	123
<i>Expérience 1 : stimuli 3D et pseudo-aléatoires</i>	123
<i>Expérience 2 : stimuli 3D et cohérents</i>	123
2.2.4 Analyse des données	123
<i>Modélisation des données</i>	123
<i>Tests effectués</i>	124
2.3 Résultats	124
2.4 Synthèse des deux séries d'expériences passives	125
2.4.1 Mouvement visuel	125
2.4.2 Mouvement cohérent vs. incohérent	125
2.4.3 Comportement des régions activées par les formes 3D	126
<i>Gyrus Occipital Supérieur gauche</i>	126
<i>Jonction pariéto-occipitale</i>	126
<i>Jonction temporo-occipitale</i>	126
2.5 Discussion	126
2.5.1 Comparaison avec les résultats de la littérature	126
<i>Mouvement aléatoire</i>	126
<i>Mouvement cohérent</i>	126
2.5.2 Reconstruction de la forme 3D et mouvement cohérent / voie dorsale	128
2.5.3 Reconstruction de la forme à partir du mouvement / voie ventrale	129
2.5.4 Aspects attentionnels	129
2.6 Conclusion	130
3 Résultats complémentaires sur V5 et questions de connectivité	131
CHAPITRE 6. INFLUENCE DE LA TÂCHE SUR L'ACTIVITÉ CÉRÉBRALE LIÉE AU MOUVEMENT VISUEL ET À LA FORME 3D	133
1 Objectifs	133
2 Influence de l'attention et de la tâche sur l'activité corticale	133
2.1 Chez le singe	134
2.1.1 Attention spatiale	134
<i>Modulation de la réponse évoquée</i>	134
<i>Modulation de l'activité spontanée</i>	134
<i>Modulation des connexions latérales</i>	135
2.1.2 Attention à des caractéristiques du stimulus	135

2.2 Chez l'homme.....	136
2.2.1 Attention au mouvement visuel	136
2.2.2 Attention implicite	137
2.2.3 Attention spatiale.....	137
2.2.4 Charge attentionnelle	138
2.2.5 Mécanismes de la modulation	138
2.3 Conclusion	139
3 Matériel et méthodes.....	139
3.1 Sujets.....	139
3.2 Enregistrements IRM	139
3.3 Stimulus visuel 3D.....	140
3.3.1 Couleur.....	141
3.3.2 Formes 3D	141
3.3.3 Mouvement 3D	141
3.3.4 Choix des paramètres visuels et ajustement psychophysique.....	141
3.4 Dessin des expériences.....	143
3.4.1 Expérience préliminaire : traitement du stimulus 3D en vision passive	143
3.4.2 Expérience principale : modulation par la tâche.....	143
3.5 Traitement des données.....	144
3.5.1 Prétraitement des images.....	144
3.5.2 Analyse des données	145
3.5.3 Modélisation.....	146
3.5.4 Tests effectués	147
4 Résultats comportementaux.....	147
4.1.1 Résultats du questionnaire d'évaluation.....	147
<i>Stratégies de détection</i>	<i>147</i>
<i>Évaluation subjective de la tâche en fonction de l'attribut d'intérêt.....</i>	<i>148</i>
<i>Interactions entre tâches.....</i>	<i>148</i>
4.1.2 Résultats psychophysiques	148
<i>Temps de réaction et taux de détection</i>	<i>148</i>
<i>Fausses alarmes.....</i>	<i>150</i>
5 Résultats IRM	150
5.1 Expérience de localisation en vision passive	150
5.2 Comparaison des attributs d'intérêt	151
5.2.1 « Forme - Mouvement »	152
5.2.2 « Mouvement - Forme »	153
5.2.3 « Forme - Couleur » et « Mouvement - Couleur ».....	154
5.2.4 « Couleur - Forme » et « Couleur - Mouvement ».....	154
5.3 Comparaison des événements de transition	155
5.3.1 « Forme - Mouvement »	156
5.3.2 « Mouvement - Forme »	157
5.3.3 « Forme - Couleur » et « Mouvement - Couleur ».....	157
6 Discussion.....	161
6.1 Comparaison des résultats en vision passive	161
6.2 Évaluation du protocole.....	162
6.2.1 Choix expérimentaux	162
6.2.2 Estimation de la difficulté de la tâche.....	163
6.2.3 Interprétation des temps de réaction	163
6.2.4 Interaction entre tâches.....	163
6.2.5 Attention spatiale.....	164

6.3 Influence de l'attribut d'intérêt sur l'activité corticale	164
6.3.1 Modulation du réseau de perception passive	165
<i>Gyrus occipital supérieur</i>	165
<i>Aires pariétales</i>	165
<i>Complexe V5+</i>	165
6.3.2 Activité liée à la tâche en dehors du réseau de perception passive.....	166
<i>Sillon collatéral antérieur</i>	166
6.3.3 Tâche « Couleur » vs. tâches « Forme » et « Mouvement ».....	166
<i>Attention spatiale et mouvement des yeux</i>	167
<i>Réseau de traitement du stimulus 3D</i>	168
6.4 Activité liée aux transitions du stimulus	168
6.4.1 Transitions de l'expérience attentionnelle	168
6.4.2 Transitions de caractéristiques dans l'expérience en vision passive.....	169
6.4.3 Événements isolés vs. blocs de transition.....	170
6.5 Comparaison des approches « tâche » et « transition ».....	170
6.5.1 Analyse d'un attribut vs. détection d'un changement de cet attribut.....	171
6.5.2 Détection passive vs. détection active.....	171
6.6 Synthèse et interprétation des résultats par région.....	171
<i>IT</i>	172
<i>JTO et région ventrale médiale</i>	172
<i>V5+</i>	172
<i>GOS</i>	172
<i>Sillon intrapariétal</i>	173
<i>JPO</i>	173
7 Conclusion.....	174
CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES.....	177
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	179
PUBLICATIONS SUR LE TRAVAIL PRÉSENTÉ.....	191
ANNEXE 1 : COMPLÉMENTS DE MÉTHODES SUR L'EXPÉRIENCE D'IMAGERIE MENTALE	193
ANNEXE 2 : ANALYSE DES RÉPONSES DE V5.....	195
ANNEXE 3 : PROGRAMME DE STIMULATION VISUELLE	197
ANNEXE 4 : ÉTUDE PSYCHOPHYSIQUE PRÉLIMINAIRE.....	201
ANNEXE 5 : RÉSULTATS PSYCHOPHYSIQUES.....	211
INDEX	213

Introduction

Au cours de ce travail de thèse, nous souhaitons étudier, chez l'homme, les bases neurales de la perception du relief à partir du mouvement visuel. Cependant, la réalisation des protocoles expérimentaux est apparue comme une problématique en soi et c'est aussi selon ce point de vue que nous souhaitons présenter ce mémoire.

Nous nous proposons donc de décomposer la réalisation d'un protocole d'imagerie fonctionnelle. Nous illustrerons cette analyse par les exemples concrets des protocoles qui ont été réalisés au cours de ce travail de thèse. Tous ces protocoles appartiennent au domaine des neurosciences¹ de la vision. Cependant, dans ce mémoire, nous ne nous intéresserons pas seulement aux implications physiologiques des expériences réalisées. Nous présenterons également la cascade d'imbrications qui mènent de la question initiale à l'élaboration de l'expérience, puis à l'interprétation des résultats.

Cette description du cheminement expérimental sera l'occasion de présenter brièvement l'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf) — technique d'étude en pleine expansion — mais aura surtout pour but de mettre en évidence comment la question posée oriente la méthode d'étude et l'utilisation d'outils d'analyse par ailleurs standards.

Dans le premier chapitre, nous introduirons la notion de cartographie fonctionnelle afin de mettre en évidence le rôle de l'imagerie fonctionnelle en neurosciences.

Nous présenterons au chapitre 2 le contexte thématique qui servira de toile de fond. Nous résumerons les données de la physiologie de la perception qui sont pertinentes dans le cadre de notre étude et introduiront les questions spécifiques que nous avons posées.

Dans le troisième chapitre, nous décrirons les différents outils dont nous disposons pour tenter de répondre à ces questions neurophysiologiques. Nous nous attarderons, en particulier, sur un développement récent de l'imagerie fonctionnelle, surnommé *IRMf événementielle*, qui permet de s'intéresser à des phénomènes physiologiques transitoires.

Le quatrième chapitre est essentiellement consacré à cette approche événementielle. Nous y détaillerons une expérience spécifique de mise en œuvre. Nous décrirons également d'un point de vue méthodologique quelques applications dédiées à l'étude du système visuel.

Dans les deux derniers chapitres, nous présenterons plusieurs séries d'expériences destinées à répondre aux questions qui nous concernent en neurophysiologie de la perception visuelle. Les expériences décrites au chapitre 5 sont réalisées en vision passive. L'expérience principale du chapitre 6 introduit une tâche qui requiert l'attention du sujet.

Chacune de ces expériences s'inscrit dans un schéma d'étude que nous essaierons de mettre en évidence, afin d'éclairer les implications des questions posées sur le choix des outils mis en œuvre pour y répondre.

¹ Neurosciences cognitives : étude des capacités cognitives et de leurs bases neurales.

Chapitre 1. La cartographie fonctionnelle

1 Introduction

La notion de cartographie fonctionnelle est relativement récente. Franz Josef Gall, avec la phrénologie² (1825), est classiquement cité comme un précurseur de l'approche « localisationniste », qui consiste à attribuer à chaque fonction psychologique une région cérébrale bien localisée... et réciproquement. Auparavant, si l'anatomie du cerveau était relativement bien décrite, son fonctionnement était mal connu et la plupart refusait que l'on puisse disséquer le fonctionnement cérébral, n'envisageant la pensée humaine que comme un tout indissociable. Aujourd'hui toutefois, il est bien admis que l'équation entre fonction et localisation cérébrale n'est pas simple. Une seule tâche peut embrasser les neurones de régions bien distinctes dans le cerveau, et on parle de réseaux d'activité. Inversement, une même région peut être mise en jeu dans des comportements ou activités apparemment très différents, on parle alors d'aires associatives ou d'intégration.

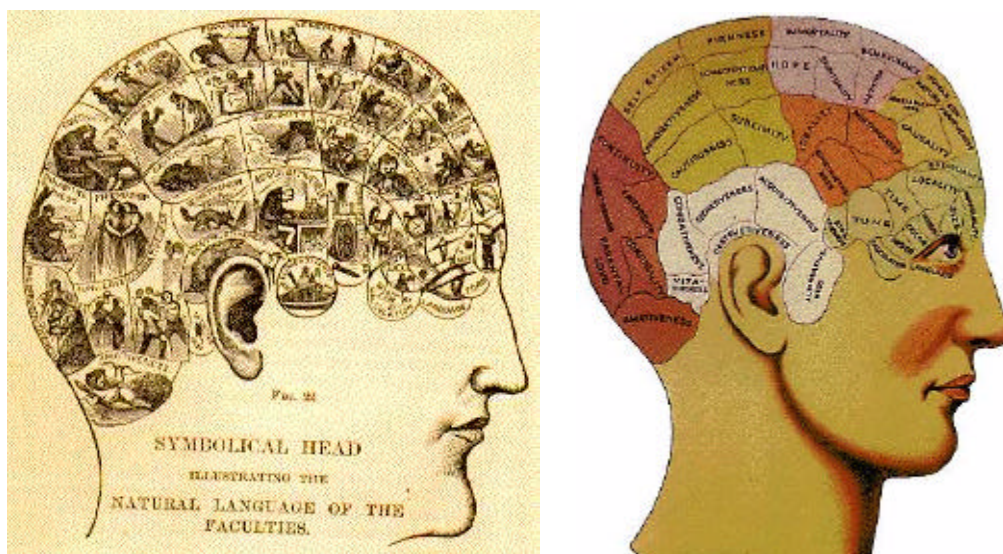


Figure 1 : Localisation des fonctions mentales supérieures de l'homme selon la phrénologie

Il faut aussi savoir que ce qui est communément appelé aire cérébrale peut s'étendre sur une surface de plusieurs centimètres carrés. Dans ces conditions, il est possible que la multiplicité des fonctions soit une propriété de la population de neurones et non pas de chaque neurone

² Phrénologie : selon cette théorie il aurait été possible de déterminer les fonctions mentales les plus développées d'un individu en se fondant sur l'observation des bosses de son crâne. L'idée était que les déformations du crâne provenaient de l'hypertrophie des régions cérébrales sous-jacentes. Les phrénologistes ont ainsi décrit, en se fondant sur des observations plus ou moins fantaisistes, la localisation cérébrale de certaines aptitudes intellectuelles et morales, comme l'amour filial ou l'esprit vengeur (voir Figure 1).

individuellement. Nous verrons aussi que la plupart des protocoles expérimentaux cherche à tirer parti de différences subtiles entre tâches ou stimulations pour mettre en évidence des fonctions cérébrales « élémentaires ».

Dans la section suivante, nous allons parler un peu de l'anatomie cérébrale. Il s'agit d'une part de donner quelques définitions et d'autre part de montrer que la notion de localisation cérébrale est un véritable problème en soi.

Nous décrivons dans les sections qui suivent un certain nombre des outils qui sont utilisés pour explorer le fonctionnement cérébral. Il n'est pas dans notre intention de décrire toutes les techniques existantes d'exploration des fonctions cérébrales. Nous souhaitons simplement indiquer les caractéristiques majeures de quelques-unes des techniques utilisées chez l'homme, et surtout préciser l'échelle d'observation à laquelle se situent les différentes méthodes. Ceci nous permettra en particulier de mieux évaluer les atouts de l'IRM et de justifier pourquoi nous avons choisi cette technique pour réaliser nos études.

2 Un peu d'anatomie

Comme il s'agit d'établir un lien entre fonction et localisation cérébrale, un paragraphe de description anatomique nous paraît nécessaire, ne serait ce que pour définir certains termes utilisés par la suite.

Un aperçu macroscopique permet de situer les cinq lobes cérébraux : frontal, pariétal, temporal, occipital et insulaire — caché au fond de la vallée sylvienne (Figure 2).

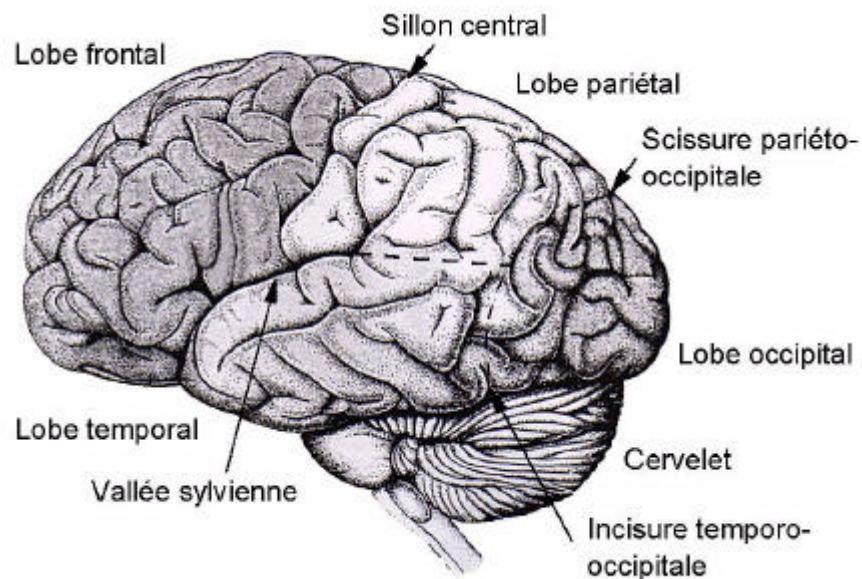


Figure 2 : Anatomie cérébrale

Si l'on veut affiner la description, il faut utiliser l'anatomie « sulco-gyrale » qui détaille les sillons (plis concaves) et gyri (plis convexes) du cortex cérébral. À cette échelle, le problème de la description anatomique est loin d'être simple du fait de la variabilité de ces structures entre les individus (voir Figure 3, haut).

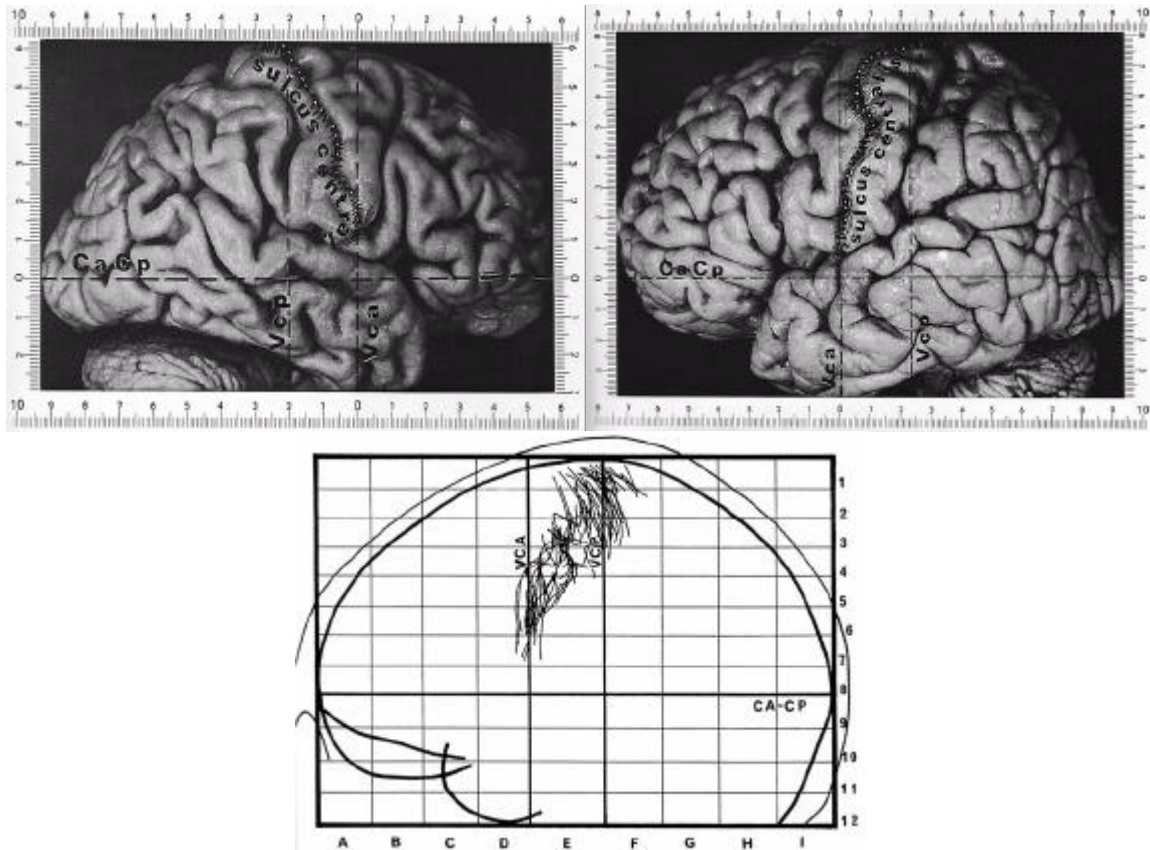


Figure 3 : Illustration de la variabilité des structures anatomiques (extrait de Talairach et Turnoux, 1988) ; en haut, anatomie comparée de deux individus ; en bas, sillons centraux de 20 sujets dans l'espace de Talairach

Un autre moyen couramment utilisé pour se repérer dans le cerveau est l'espace stéréotaxique, ou espace de Talairach. Sa définition est fondée sur la localisation de deux structures internes : les commissures antérieure (CA) et postérieure (CP). CA représente l'origine des coordonnées et l'axe CA-CP permet de placer le plan horizontal par rapport au plan inter-hémisphérique. Il est alors possible de placer n'importe quel cerveau selon une orientation de référence. Les coordonnées sont ensuite calculées de façon proportionnelle par rapport aux bords de la boîte englobant le cerveau (Figure 4).

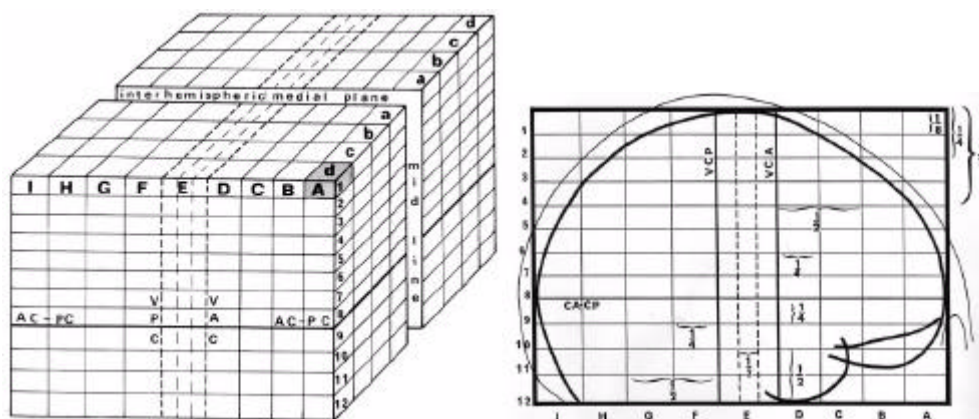


Figure 4 : Définition de l'espace stéréotaxique (extrait de Talairach et Turnoux, 1988)

Au départ, ce référentiel avait été créé pour le repérage des noyaux gris centraux. Mais à défaut d'une autre méthode de localisation, son utilisation a été étendue à la surface corticale.

L'atlas de Talairach, mis au point à partir d'un unique cerveau, est bien sûr loin de fournir une correspondance universelle entre l'espace stéréotaxique et l'anatomie sulco-gyrale. En outre, il a été montré que la position des structures cérébrales dans le référentiel stéréotaxique pouvait varier de plus d'un centimètre en fonction des sujets (Figure 3, bas). Néanmoins, cette méthode de repérage a pour avantage d'offrir un système de coordonnées numériques, ce qui en a fait un outil de communication actuellement inégalé dans la communauté scientifique.

Il est également possible de décrire l'organisation cérébrale à une échelle encore plus fine. La cytoarchitectonie, par exemple, étudie les caractéristiques morphologiques des cellules dans le cerveau. Cette approche a permis non seulement de découvrir l'existence, dans l'ensemble du cortex, de couches de types cellulaires distincts, mais également de délimiter certaines zones corticales présentant des répartitions cellulaires différentes. Il est aussi intéressant de noter que la découpe cytoarchitectonique ne montre pas toujours de correspondance directe avec l'anatomie sulco-gyrale.

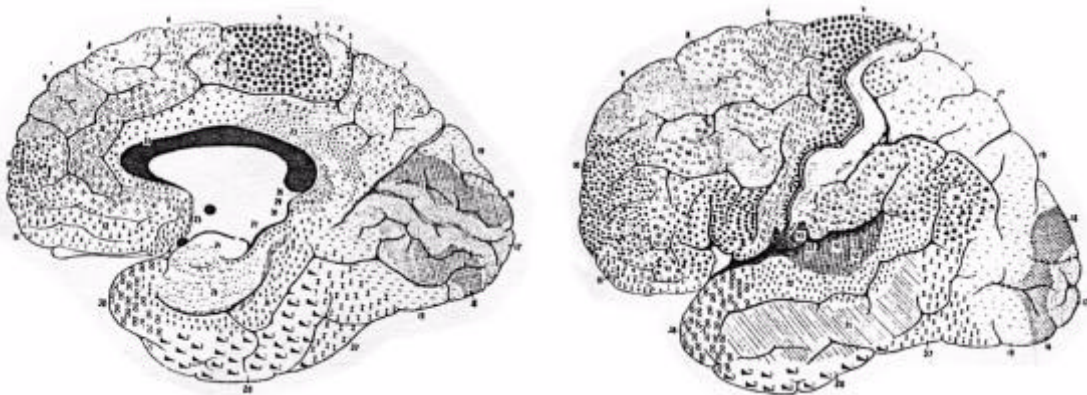


Figure 5 : Carte cytoarchitectonique (Brodmann)

Il faut retenir de ce paragraphe que la description anatomique du cerveau pose déjà un problème en soi, du fait de la variabilité interindividuelle des structures cérébrales et de la multiplicité des échelles de description. À cela s'ajoute le fait que les méthodes d'exploration fonctionnelle que nous allons décrire dans la suite offrent, à différentes échelles également, des moyens de faire le lien entre structure cérébrale et fonction. Il nous semble donc important de toujours garder à l'esprit l'échelle à laquelle est faite une description et l'ambiguïté qui existe dans les relations entre les divers niveaux de description.

3 Des indices cliniques : neurologie et neuropsychologie ³

La neurologie et les études de neuropsychologie ont fourni les premiers indices pragmatiques du lien qui peut exister entre une localisation cérébrale et une fonctionnalité. C'est ainsi que Paul Broca en 1861, grâce aux observations qu'il a effectuées sur son célèbre patient aphasique, a pu déterminer que « la faculté du langage articulé » était localisée « au pied de la troisième circonvolution frontale gauche ».

³ Neuropsychologie : étude des liens existant entre les processus cognitifs et l'activité des structures cérébrales. En neurologie, on étudie ces relations par le biais de la pathologie, en reliant le comportement des patients neurologiques aux lésions observées.

Cependant, l'étude des lésions présente plusieurs limites. Tout d'abord, la précision de la localisation obtenue grâce à la neuropsychologie est relativement faible, car elle dépend de l'étendue — souvent importante — des lésions sous-jacentes. D'autre part, il est pratiquement impossible de répéter une observation, les lésions n'étant jamais identiques d'un patient à l'autre. Enfin, si la perte d'une région cérébrale entraîne la perte d'une fonction, rien ne permet de supposer que cette région cérébrale suffisait à réaliser la fonction chez le sujet sain. Autrement dit, l'étude des lésions met en évidence des conditions que l'on peut supposer nécessaires au fonctionnement normal, mais ne permet pas véritablement d'établir une équivalence entre fonction et région cérébrale. Ce n'est donc pas l'aspect « cartographique » qui fait la force de la neuropsychologie aujourd'hui.

En contrepartie, cette spécialité bénéficie de ce qu'on pourrait appeler une bonne « résolution fonctionnelle ». En effet, les observations de double dissociation permettent de séparer des fonctions qui pouvaient *a priori* sembler fusionnées. Ainsi les descriptions de patients souffrant d'achromatopsie⁴ d'une part, et d'akinétopsie⁵ d'autre part ont permis d'imaginer que la perception d'une scène visuelle, loin de faire appel à une « fonction visuelle » unique requérait au contraire une mosaïque de fonctions traitant des informations parcellaires (couleur, forme, mouvement).

4 Études comportementales et psychophysique : rapport avec la cartographie fonctionnelle ?

On sait aujourd'hui que le cerveau humain décompose l'image rétinienne, dès le cortex visuel primaire, en informations de couleurs, formes et mouvements (Zeki, 1990 ; Zeki *et al.*, 1991) ; autant de fonctions cérébrales élémentaires qui sont sollicitées pour extraire l'information pertinente avant que la scène présentée ne puisse être comprise consciemment et décrite par l'observateur. Paradoxalement, la tâche qui consiste à nommer la couleur dans laquelle est écrite un mot (connue comme tâche de Stroop), ou reconnaître des formes élémentaires sur le pelage d'un animal est plus difficile et entraînera des temps de réponse plus longs que la tâche qui consiste à lire le mot lui-même ou reconnaître si la photo représentait un animal.

La solution vient évidemment de la façon dont fonctionne le cerveau dans ces différentes tâches. Le système visuel ne va pas effectuer un traitement complet de l'image dans le deuxième cas alors qu'il se limiterait à ne traiter que la couleur dans le premier. En réalité, dans les deux tâches, les informations élémentaires de couleur, forme et mouvement sont traitées intégralement. La sélection n'est effectuée qu'*a posteriori*. Ainsi, les mesures psychophysiques⁶ associées au premier type de tâche ne caractérisent pas le traitement réalisé au niveau du cortex visuel primaire mais un traitement sans doute bien postérieur aux étapes de reconnaissance.

⁴ Achromatopsie : perte de la vision des couleurs, liée à une lésion occipitale.

⁵ Akinétopsie : perte de la vision du mouvement. Du fait que cette atteinte est liée à un type de lésion extrêmement spécifique (bilatéral, symétrique), l'akinétopsie est extrêmement rare (2-3 patients dans le monde). Pourtant, il est intéressant de noter que si la description des premiers patients achromatopsiques avait soulevé en leur temps une vive polémique, le premier cas d'akinétopsie a immédiatement bénéficié du consensus croissant en faveur de l'idée de parcellisation fonctionnelle (Zeki, 1991).

⁶ Psychophysique : mesure (physique) de réponses comportementales. Par exemple : temps de réponse, taux d'erreur.

Cet exemple simple illustre à quel point il est important de bien faire la distinction entre, d'une part, ce qui correspond à une différence minimale de traitement du point de vue cérébral — ce qu'on appellerait une fonction — et, d'autre part, la façon dont cette fonction peut modifier le comportement de façon observable.

Reste que les études comportementales sont un préalable essentiel aux investigations en imagerie fonctionnelle, en tant que base de construction des modèles cognitifs. Une fonction cérébrale pourrait être définie comme une composante d'une capacité cognitive ou d'un comportement. Elle n'est jamais isolée mais s'insère comme un élément dans un ensemble organisé. C'est une boîte dans un organigramme modélisant un comportement. Dans cette perspective, une bonne caractérisation du comportement ou de la capacité mise en question — sous la forme d'un modèle — permettra de faire des hypothèses sur les éléments présents dans la chaîne de traitement. On pourra ensuite déterminer quels éléments de cette chaîne on souhaite isoler et étudier afin de confirmer ou infirmer leur existence en tant que fonction cérébrale. Notons qu'au stade de la modélisation le rapport entre fonction et substrat cérébral n'est pas nécessairement bien défini. Seuls les modèles qui se veulent « biologiquement plausibles » intègrent des connaissances physiologiques et posent réellement la question du substrat. Cependant, quelle que soit sa plausibilité biologique, le modèle apparaît comme un moyen de formuler des hypothèses et de cibler les questions auxquelles on souhaite répondre par le biais de l'imagerie. Nous aurons par la suite plusieurs occasions de reparler de l'importance des *a priori* sur la façon d'aborder une question neurophysiologique.

5 Méthodes électrophysiologiques

5.1 Électrophysiologie *active*

La stimulation per opératoire⁷ chez les patients ou la stimulation magnétique transcrânienne⁸ (TMS) chez les sujets sains permettent une approche est similaire à celle de la neuropsychologie. Dans les deux cas, on observe le comportement induit par l'inactivité d'une région cérébrale donnée. Chez le patient en cours d'opération cette information est extrêmement utile pour guider le geste chirurgical et déterminer s'il est possible de pratiquer ou poursuivre l'ablation d'une région tumorale, ou d'un foyer épileptique, sans risquer d'atteindre des régions fonctionnelles primordiales.

5.2 Électrophysiologie *passive*

Les méthodes ci-dessous enregistrent les activités électriques cérébrales avec une résolution temporelle de l'ordre de la milliseconde.

L'enregistrement intracrânien (électrocorticogrammes, électrodes implantées chez les épileptiques) offre une résolution spatiale de l'ordre du millimètre mais la technique étant

⁷ Stimulation per opératoire : le cerveau n'étant pas sensible à la douleur il est possible de réveiller les patients au moment où le chirurgien intervient sur le cerveau lui-même. On peut alors stimuler électriquement des régions cérébrales de ces patients tout en observant leur comportement.

⁸ Stimulation magnétique transcrânienne : une petite bobine placée sur le crâne génère un champ magnétique variable qui induit un courant électrique localisé dans le cortex. Contrairement au courant électrique le champ magnétique n'est que très peu atténué par le crâne. Il est donc possible d'utiliser une énergie très faible et d'obtenir une meilleure précision de localisation qu'avec une stimulation transcrânienne électrique.

invasive, elle n'est utilisée que chez les patients et essentiellement dans un but thérapeutique. L'activité électrique enregistrée (potentiel d'action extracellulaire) correspond à celle des neurones situés à proximité de l'électrode.

La magnétoencéphalographie (MEG) et l'électroencéphalographie (EEG) sont deux techniques complémentaires qui permettent de mesurer l'activité électrique cérébrale de manière totalement inoffensive. Elles peuvent donc être utilisées sans crainte chez le sujet sain. Ces techniques ne sont pas assez sensibles pour enregistrer l'activité individuelle des neurones mais permettent de mesurer des variations de potentiel électrique ou de champ magnétique induites par l'activité cohérente d'une assemblée de neurones de quelques millimètres cube. En pratique, le faible rapport signal sur bruit des mesures obtenues nécessite également d'effectuer un grand nombre d'enregistrements du même événement : seule la réponse moyenne des différentes répétitions permettant d'observer un effet significatif. Enfin, pour retrouver la localisation des sources de courant dans le cerveau par ces méthodes il est nécessaire de résoudre ce qu'on appelle le problème inverse. Actuellement, les limites des méthodes de résolution du problème inverse ne permettent sans doute pas d'obtenir une précision de localisation meilleure que le centimètre (Baillet & Garnero, 1997).

6 Méthodes métaboliques, méthodes indirectes

L'imagerie dite fonctionnelle a pour vocation d'informer sur le fonctionnement de l'organe observé, par opposition avec l'imagerie anatomique qui montre sa structure. Dans le cadre de l'imagerie fonctionnelle cérébrale, on utilise de plus en plus fréquemment le terme d'imagerie d'activation pour distinguer les méthodes qui mettent en évidence le comportement du cerveau en réponse à différents types de stimulation de celles qui étudieraient le fonctionnement intrinsèque du cerveau en tant qu'organe. Dans le cadre des études cognitives, c'est typiquement l'imagerie d'activation qui entre en jeu.

En ce qui concerne le pouvoir de localisation, les deux méthodes dont nous allons parler dans ce paragraphe, Tomographie à Émission de Positons (TEP) et Imagerie par Résonance Magnétique (IRM) offrent respectivement une précision de l'ordre du demi-centimètre et du millimètre, à condition d'optimiser les paramètres d'acquisition. La résolution temporelle en revanche est bien moins bonne mais permet tout de même, selon les conditions, de descendre à une centaine de millisecondes en IRM.

Contrairement aux méthodes électrophysiologiques, les méthodes d'imagerie ne permettent pas d'observer directement le comportement électrique des neurones ou des synapses. La mesure de l'activité cérébrale se fait par le biais de variables métaboliques comme la consommation de glucose dans les cellules en activité (en TEP), et/ou hémodynamiques comme le débit ou le flux sanguin cérébral local (TEP à l'eau marquée, IRM).

Comme il faut souvent un temps de latence et d'intégration assez important avant que l'activité électrique n'ait une répercussion sur le métabolisme et/ou l'hémodynamique, l'activité cérébrale, en imagerie, est observée à travers une sorte de filtre temporel. Les méthodes d'imagerie ne permettent donc pas de suivre en direct les changements d'activité neuraux. De plus, comme la méthode est indirecte, il n'est pas possible de faire la distinction entre des fonctions neurales inhibitrices et excitatrices, par exemple. Enfin, l'imagerie offre une vision relativement macroscopique de l'activité cérébrale. Nous verrons plus en détail par la suite (voir Chapitre 3 § 1.2, p 58) à quoi correspond le signal IRM. Cependant, on peut déjà dire que, quelle que soit la résolution spatiale liée aux limites matérielles de l'imageur, on est limité de façon intrinsèque par la résolution spatiale du filtre hémodynamique.

Ces caractéristiques de l'imagerie métabolique ne présentent pas que des inconvénients. La contrepartie positive est que l'imagerie permet d'obtenir une vision générale de l'activité cérébrale ; vision d'ensemble qui n'est pas envisageable avec des techniques telles que l'électrophysiologie intracrânienne. L'imagerie n'entre donc pas en compétition avec des méthodes plus précises mais vient les compléter. C'est ainsi que l'on voit se multiplier les études combinant plusieurs techniques.

Terminons par quelques mots de comparaison entre les deux principales méthodes d'imagerie métabolique. Dans les conditions actuelles, l'IRM permet d'acquérir des images de cerveau entier en 2-3 secondes avec une résolution d'environ 3 mm. Elle offre donc un bon compromis par rapport à la TEP dont la résolution temporelle est de l'ordre de la minute et la résolution spatiale de 6-7 mm. En revanche, l'IRM présente un certain nombre d'artefacts dont ne souffrent pas les images TEP. Il s'agit de distorsions des images par rapport à la réalité ou même d'atténuations du signal qui rendent certaines parties du cerveau inaccessibles à l'observation (voir Chapitre 3, § 1.2.4, p 1). Pour ces raisons, il y a encore peu de temps, la TEP à l'eau marquée ($H_2^{15}O$) et l'IRM étaient utilisées de façon redondante en imagerie d'activation. Aujourd'hui cependant, la TEP a l'opportunité de se démarquer en développant des marqueurs originaux du métabolisme et de l'activité cérébrale. Par ailleurs, l'IRM bénéficie d'une implantation de plus en plus étendue des imageurs RMN cliniques, d'un coût d'examen moindre que la TEP, ainsi que l'innocuité de la technique qui permet de répéter à volonté les examens chez un même sujet. Enfin, la technique de l'IRM évolue vite et nombre de caractéristiques d'acquisition sont en constante amélioration, comme nous avons pu nous-mêmes le constater depuis le début de ce travail. En bref, ce sont autant de considérations techniques et économiques qui tendent à faire de l'IRM la méthode de prédilection pour l'imagerie d'activation « classique » chez le sujet sain.

Chapitre 2. Contexte thématique

1 La perception du mouvement et des formes 3D

1.1 Le flux optique comme indice de forme 3D

Un mouvement relatif entre l'oeil et une scène visuelle induit sur la rétine une répartition de vitesses qu'on appelle flux optique. Ce flux optique est un indice visuel essentiel à partir duquel le cerveau est capable d'interpréter le mouvement propre de l'observateur dans son environnement ou le déplacement dans l'espace des objets alentour. De façon indissociable, le flux optique permet également de percevoir le relief (3D) de l'environnement visuel et des objets qui le composent. En effet, si l'observateur se déplace devant la scène visuelle, la valeur du flux optique, c'est-à-dire la vitesse rétinienne projetée dépend de la distance entre l'œil et le point objet. Autrement dit, le flux optique dépend à la fois du mouvement relatif entre l'observateur et la scène visuelle et de la structure tridimensionnelle (3D) de la scène visuelle. Il fournit donc simultanément au système visuel une information sur ces deux paramètres.

Pour tester la capacité du système visuel à percevoir la structure 3D à partir du seul flux optique — indépendamment d'informations statiques de type ombre ou texture — des études psychophysiques ont été réalisées à l'aide de stimuli constitués de points aléatoirement répartis sur une surface en mouvement (Figure 6). Chaque vue statique du stimulus est exempte d'information de profondeur et ne montre qu'un nuage de points bidimensionnel (2D). En revanche, lorsque le stimulus est en mouvement, la perception de relief est immédiate et il devient possible de reconnaître la forme de la surface sous-jacente. Les résultats ont ainsi montré que le système visuel humain pouvait extraire l'information de forme 3D d'un objet en mouvement uniquement à partir de ses transformations apparentes (2D) sur la rétine (Braunstein & Andersen, 1981 ; Braunstein & Andersen, 1984). Il a de plus été prouvé que les variations spatiales des vitesses sur la rétine — aussi appelées parallaxe de mouvement — pouvaient fournir une perception précise de la forme 3D des objets, en absence de tout autre indice de profondeur (Rogers & Graham, 1979 ; Cornilleau-Pérès & Droulez, 1989).

En théorie, on peut calculer la parallaxe de mouvement, et en extraire la structure et le mouvement tridimensionnels des objets présents, à partir de seulement deux images successives. Cette reconstruction de la structure est possible à condition que, d'une part, l'objet présenté soit rigide et, d'autre part, le champ de vitesses rétinien soit accessible en un nombre suffisant de points (approche discrète : Ullman, 1979) ou sur une région suffisamment large (approche continue : Koenderink & Van Doorn, 1975 ; Longuet-Higgins & Prazdny, 1980) pour que puissent être calculées des dérivées spatiales de la vitesse rétinienne.

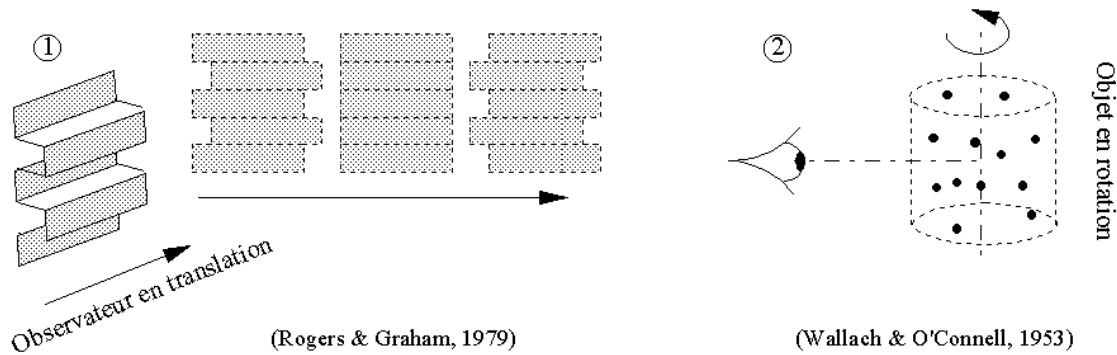


Figure 6 : Exemple de stimuli utilisés pour tester la perception de la forme 3D à partir du mouvement

Mathématiquement, le flux optique peut être décomposé selon les dérivées spatiales d'ordre un des vitesses radiales (coordonnées polaires) et linéaires (coordonnées cartésiennes). Ces dérivées spatiales — aussi appelées composantes géométriques du flux optique — sont la divergence et la rotation (« curl » ou « vorticity ») en ce qui concerne les vitesses radiales, l'étirement et la déformation (« shear ») pour les vitesses linéaires/planaires.

Ce sont Koenderink et van Doorn. (1975) qui les premiers formalisent le problème de la reconstruction du 3D à partir de deux images en établissant le lien entre les dérivées premières de la vitesse rétinienne et le mouvement d'un plan. Cependant, pour définir le flux optique engendré par un plan en mouvement, il faut aussi tenir compte d'une possible composante de translation uniforme qui correspond à la dérivée spatiale d'ordre zéro du flux optique et qui apparaît, par exemple, dans le cas d'une rotation de l'œil.

Longuet-Higgins et Prazdny (1980) formalisent l'approche continue jusqu'au second ordre et montrent qu'il est possible, à partir du flux optique et de ses dérivées premières et secondes, de déterminer en chaque point le mouvement, l'orientation et la courbure d'une surface rigide. La présence dans les équations de composantes de déformation du champ de vitesses rétiniennes, leur suggère que le système visuel pourrait posséder des canaux spécialisés pour le calcul des composantes du flux optique.

D'un point de vue perceptif, les composantes de flux optique peuvent souvent être interprétées, en 3D, comme un déplacement global de la scène visuelle ou de l'observateur. C'est ce qu'on appellera par la suite un mouvement cohérent. Ainsi, la divergence en expansion (resp. en contraction) correspond au rapprochement (resp. éloignement) de l'observateur par rapport à la scène visuelle. La rotation traduit une rotation de la scène visuelle ou de l'observateur autour de l'axe optique. L'étirement s'interprète approximativement comme la rotation en profondeur d'un plan vertical ; la perpendiculaire à la direction de l'étirement donnant l'axe de rotation.

Cependant, la relation entre les dérivées du flux optique 2D et la structure 3D n'est pas univoque. Un même flux optique est susceptible de donner lieu à plusieurs interprétations (Longuet-Higgins, 1984). D'autre part, toutes les composantes de flux optique ne jouent pas un rôle dans la reconstruction de la structure. Par exemple, le flux optique induit par une rotation autour de l'œil de l'observateur ne permet pas de retrouver le relief 3D sous-jacent (Koenderink, 1986 ; Orban *et al.*, 1999).

En fait, il a été prouvé que, lors du mouvement d'un objet, seule la composante de translation fronto-parallèle du déplacement fournit une information sur la forme (Longuet-Higgins & Prazdny, 1980). Concrètement, cela signifie qu'en absence de tout autre indice que

le mouvement, un observateur ne peut pas retrouver le relief d'un objet mobile si celui-ci tourne sur lui-même (flux en rotation) ou autour de l'observateur (flux en translation uniforme) en présentant toujours la même face. Il en sera pratiquement de même, en petit champ, si l'objet se déplace d'avant en arrière (flux en expansion ou contraction) car la composante de translation fronto-parallèle, bien que non nulle, est alors faible.

En l'occurrence, la situation optimale pour que le système visuel puisse percevoir avec précision la courbure d'un objet est quand l'objet subit un mouvement de rotation en profondeur (Cornilleau-Pérès & Droulez, 1994). Notons qu'à défaut de dérivées d'ordre un, il existe une dérivée d'ordre deux qui présente un lien étroit avec la structure 3D : il s'agit de la variation de spin. Il a été montré que cette composante de flux optique était systématiquement liée à la présence d'une courbure dans la structure sous-jacente au flux optique (Droulez & Cornilleau-Pérès, 1990).

L'introduction de dérivées d'ordre deux (comme la variation de spin) est nécessaire pour décrire un flux optique engendré à partir d'une structure 3D non plane. Les dérivées d'ordre un ne permettent d'accéder qu'au mouvement ou à l'orientation locale mais pas de la courbure. Sur une vaste étendue, ce sont les variations d'ordre deux, ou l'intégration spatiale de différentes dérivées d'ordre un, qui permettent de reconstruire la globalité d'une forme complexe. Il est malheureusement difficile de tester expérimentalement la sélectivité à des dérivées d'ordre deux.

1.2 Modèle hiérarchique de construction des formes 3D

Classiquement, la reconstruction de la forme 3D à partir du mouvement est modélisée dans son ensemble comme un processus hiérarchique (Hildreth *et al.*, 1990). Ce processus dispose au départ des variations spatiales et temporelles d'intensité lumineuse détectées au niveau de la rétine.

À partir de ces informations, il est possible d'extraire une information de mouvement local généralement unidirectionnelle (1D). En effet, au niveau des fronts de contraste, la vitesse n'est calculable que dans la direction orthogonale au front (problème de l'ouverture). La vitesse n'est définie dans les deux directions qu'au niveau des extrémités. L'intégration spatiale de ces différentes informations permet de retrouver le mouvement effectif en chaque point (Adelson & Movshon, 1982). On dispose alors d'une information véritablement 2D.

C'est à l'étape suivante qu'apparaît le calcul des dérivées spatiales de la vitesse. L'extraction des composantes du flux optique permet d'obtenir une première reconstruction de la profondeur par rapport à l'observateur. C'est ce que Marr (1982) a appelé le schéma 2D ½ ; et ce, pour toutes les modalités d'extraction de la forme.

La dernière étape consisterait à accéder à une représentation complète de l'objet 3D. Cette représentation serait non seulement indépendante de la position de l'observateur mais aussi des indices utilisés pour reconstruire la forme (parallaxe de mouvement ou indices statiques comme la stéréoscopie, l'ombrage et la texture).

La manière dont les objets 3D pourraient être représentés et mémorisés dans le cerveau reste controversée (Biederman & Gerhardstein, 1993 ; Tarr & Bülthoff, 1995). En effet, Biederman et Cooper (1991) proposent que le processus de reconnaissance comporte une décomposition des objets en volumes 3D élémentaires appelés « géons ». Cependant, d'autres études suggèrent qu'il n'est pas utile d'accéder à une représentation tridimensionnelle pour

reconnaître des objets même si ceux-ci sont présentés sous des angles de vue inhabituels (Bülthoff *et al.*, 1995).

1.3 Problèmes liés à la reconstruction de la structure à partir du mouvement

Dans cette section, nous insisterons sur les questions laissées en suspens aussi bien d'un point de vue théorique que physiologique. Nous verrons en particulier que le modèle mathématique a pu être validé expérimentalement en ce qui concerne les premières étapes du processus, mais que la plausibilité biologique des étapes ultérieures reste spéculative. Nous évoquerons en particulier l'aspect arbitraire de certains modèles et la difficulté à tester la validité physiologique des hypothèses théoriques. Nous concluons en précisant les points que nous avons abordé dans nos expériences et les hypothèses de travail qui ont servi à l'élaboration de nos protocoles.

1.3.1 La reconstruction 3D : un liage spatial ?

Avec le modèle hiérarchique, nous avons vu que la reconstruction de la forme 3D à partir du mouvement requiert l'intégration des informations de vitesse fournies par les détecteurs locaux de mouvement sur une portion du champ visuel. Ce modèle présente donc la reconstruction 3D à partir du mouvement comme un processus essentiellement intégratif. Cependant, la reconnaissance d'objet et la perception du mouvement font aussi intervenir un processus concurrent dans lequel les variations spatiales de luminance, de texture ou de mouvement servent au contraire à segmenter des objets dans une scène complexe (pour une revue, voir Braddick, 1993). Ainsi, l'émergence d'un percept 3D peut être considérée comme le résultat d'un processus dynamique de liage spatial, où l'intégration des informations locales de mouvement l'emporterait sur leur segmentation en autant d'éléments isolés (Lorenceanu & Zago, 1999).

1.3.2 L'intégration des différents indices de profondeur

Comme nous l'avons déjà vu, l'accès à une représentation 3D n'est peut-être pas nécessaire à la reconnaissance d'objets familiers. En conditions naturelles, la reconnaissance pourrait découler d'une simple comparaison de la projection 2D de l'objet avec un certain nombre de points de vue « canoniques » appris, ou une interpolation de ceux-ci (Bülthoff *et al.*, 1995). Ce modèle n'explique pas le processus de reconnaissance d'une forme 3D à partir du mouvement de points distribués au hasard. Cependant, il permet d'envisager l'existence de traitements parallèles participant conjointement à la reconstruction finale des formes 3D à partir d'indices multiples.

Ullman (1984) proposait, par exemple, que des indices statiques puissent servir de point de départ grossier à un modèle 3D de l'objet vu. Le modèle serait ensuite affiné par les informations cinétiques intégrées au cours du temps. Cependant, en cas de conflits entre indices, ce ne sont pas toujours les indices cinétiques qui finissent par prédominer (Cornilleau-Pérès *et al.*, 1998). Des résultats récents suggèrent que la présence d'informations cinétiques pourrait améliorer la mémorisation et la reconnaissance de visages inconnus (Christie & Bruce, 1998).

Par ailleurs, l'effet réciproque a été démontré en psychophysique. En effet, des informations de type contour peuvent structurer l'image et influencer le traitement dynamique du

mouvement (Lorenceanu & Zago, 1999). Dans un contexte un peu différent, Ramachandran *et al.* (1998) ont utilisé des séquences de deux images binarisées de visages (« Mooney faces »). Ils observent que les sujets qui identifient le stimulus en tant que visage rapportent une sensation de mouvement cohérent 3D, alors que la même stimulation induit une perception de mouvement 2D incohérent chez les sujets naïfs.

1.3.3 *Substrat neural de la reconstruction de la forme à partir du mouvement*

Face au modèle théorique se pose la question de la plausibilité biologique; à savoir, les algorithmes de calcul proposés correspondent-ils à des mécanismes neuraux ?

Le problème de l'imagerie va consister à mettre en évidence des structures cérébrales susceptibles de servir de substrat aux différentes étapes de traitement décrites dans les études psychophysiques et computationnelles. Il s'agit donc de trouver des conditions expérimentales dans lesquelles la réponse des régions cérébrales validera l'existence d'un type de traitement prédit. Dans l'état actuel des connaissances sur le système visuel, la localisation cérébrale des différentes étapes de traitement nécessaires à la perception de la structure à partir du mouvement pose certains problèmes particuliers.

Voie ventrale et/ou voie dorsale ?

Nous verrons dans la section suivante que le système visuel est couramment représenté par un schéma à deux voies anatomiquement distinctes. Entre autres caractéristiques, la voie dorsale est spécialisée dans le traitement du mouvement. La voie ventrale en revanche se montre impliquée dans les processus de reconnaissance d'objets. La reconstruction de la forme à partir du mouvement faisant intervenir ces deux aspects, elle pose de façon cruciale la question de la localisation des étapes de traitement intermédiaires dans ce schéma à deux voies. Par ailleurs, sa résolution apporterait sans doute un éclairage nouveau à la controverse qui existe autour de ce schéma.

Modèle et substrat

Un objet 3D en mouvement engendre un flux optique complexe. Si les composantes de flux optique sont des variables intermédiaires utiles d'un point de vue mathématique pour décrire un tel flux optique, il n'est pas certain qu'elles correspondent à la décomposition la plus adaptée pour extraire la structure à partir du mouvement et qu'elle soit effectivement implantée dans le cortex. Les expériences chez le singe montrent que les cellules sélectives à certaines composantes du flux optique ne sont pas capables de détecter la présence de cette composante dans un flux plus complexe. Il est donc possible que cette sélectivité traduise de la part de ces cellules un calcul très différent de celui correspondant à la décomposition mathématique du flux optique.

De la même façon, les études psychophysiques montrent que le système visuel a besoin d'un temps relativement long (~1 sec) pour détecter une forme à partir du mouvement (Siegel & Andersen, 1988 ; Treue *et al.*, 1991). C'est en particulier plus long que ce qui serait requis par la théorie pour une reconstruction à partir de seulement deux images successives. En contrepartie, le système visuel humain est capable de s'affranchir des contraintes de rigidité imposées par la théorie.

Le soutien d'un modèle est important pour élaborer et interpréter une étude d'imagerie mais ne permet pas toujours de résoudre les problèmes posés. Les résultats les plus difficiles à interpréter sont les résultats négatifs. Ils ne permettent pas d'infirmer l'hypothèse de travail et

nécessitent de rechercher par un autre moyen si le modèle correspond ou non à la réalité biologique.

2 Les connaissances anatomo-fonctionnelles

Dans cette section, nous allons résumer quelques connaissances concernant le système visuel du primate humain et non humain. Nous développerons quelques résultats concernant la dissociation du système visuel en deux voies ainsi que les principales hypothèses sur les rôles respectifs de ces voies. Nous nous intéresserons ensuite plus particulièrement au traitement du mouvement visuel qui est l'une des premières étapes du processus théorique de reconstruction de la forme 3D à partir du mouvement. Nous décrirons également quelques résultats concernant les bases neurales du codage de la forme des objets.

2.1 Généralités

On appelle « aire visuelle » une région du cortex cérébral relativement homogène dans sa fonction et dont les neurones répondent à des stimulations visuelles. Des études de connectivité — comparant les liaisons afférentes et efférentes entre les différentes régions corticales — ont montré qu'il existait une hiérarchie entre les aires visuelles (pour le mouvement visuel : Maunsell & Van Essen, 1983a ; Andersen *et al.*, 1990 ; Young, 1992).

Les aires de bas niveau sont presque uniquement sensibles à la modalité visuelle et répondent à des stimuli simples : contraste de couleur ou de luminance, mouvement dans une direction.... Plus haut dans la hiérarchie du système visuel, les aires deviennent sélectives à des stimuli plus complexes : formes ou combinaison de texture et couleur dans le cortex inféro-temporal (Tanaka *et al.*, 1991) ; distributions de mouvements dans MST et plusieurs aires du cortex pariétal. Les aires de haut niveau sont souvent multimodales et répondent donc aussi à des stimulations non visuelles — par exemple vestibulaire, proprioceptive, sensori-motrice, etc.

On définit le champ récepteur d'une cellule visuelle comme la portion de champ visuel dans laquelle doit être présenté le stimulus pour induire une réponse du neurone. On retrouve généralement dans les aires visuelles de bas niveau une organisation des neurones similaire à celle de la rétine, à savoir des neurones proches sur le cortex ont des champs récepteurs voisins. Cette propriété est nommée rétinotopie.

En suivant la hiérarchie des aires visuelles, on observe un continuum entre des aires de bas niveau, très rétinotopiques, dans lesquelles les neurones possèdent de petits champs récepteurs bien distincts, et des aires de haut niveau, dans lesquelles les champs récepteurs, très étendus, se recouvrent largement (Van Essen & Zeki, 1978). Par exemple, dans l'aire MT, les champs récepteurs atteignent dix fois la taille des champs récepteurs de V1 (Albright & Desimone, 1987) (voir Figure 7).

L'aire visuelle sans doute la mieux connue, tant du point de vue de sa fonction que de son organisation cellulaire, est le cortex visuel primaire. Cette région dispose de multiples appellations selon les études dans lesquelles elle a été décrite. Nous l'appellerons V1 comme « aire visuelle primaire », selon la dénomination de Zeki (1990). Cependant, on peut également la trouver sous le nom d'aire 17 dans la nomenclature de Brodmann ou de cortex strié d'après sa description cytoarchitectonique.

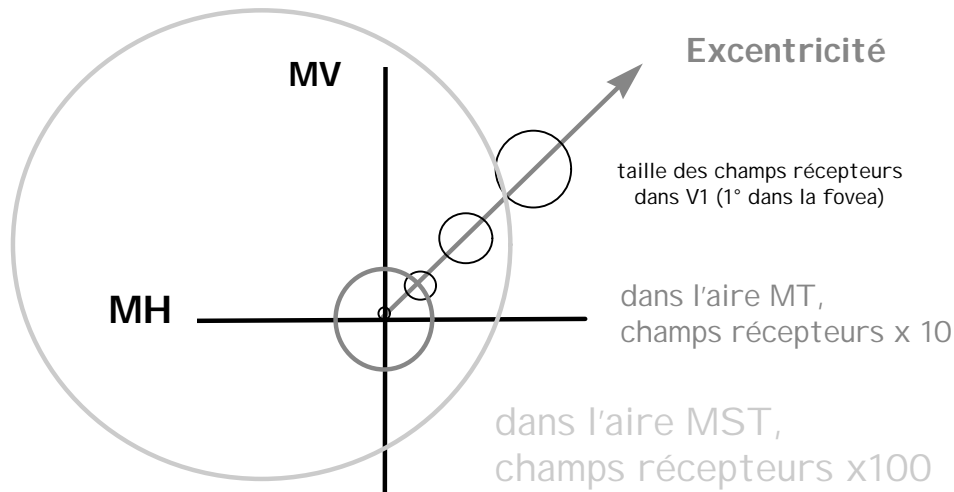


Figure 7 : Taille relative des champs récepteurs dans différentes aires du système visuel ;
(MV = méridien vertical, MH = méridien horizontal)

2.2 Les limites de la comparaison homme / singe

Le macaque est l'un des primates les plus étudiés en neurophysiologie de la vision. Il existe, concernant son système visuel, une vaste littérature qui a permis d'établir une cartographie particulièrement précise de ses aires visuelles — une trentaine ont été décrites — et de leurs connexions (Van Essen *et al.*, 1992, voir Figure 8).

Certains résultats essentiels, comme l'existence d'une aire extrastriée (MT/V5) spécifiquement sensible au mouvement, ont été confirmés dans plusieurs espèces, dont l'homme. Cependant l'existence de l'équivalent humain de V4 — aire majeure impliquée dans le traitement de la couleur chez le singe — est encore débattue (Hadjikhani *et al.*, 1998 ; Bartels & Zeki, 2000).

L'extrapolation à l'homme des résultats obtenus chez le singe nécessite donc une grande prudence. Et si cette approche est souvent bénéfique lorsqu'elle permet de guider les recherches ou de valider des résultats nouveaux chez l'homme, il serait regrettable d'ignorer des résultats d'imagerie chez l'homme sous prétexte qu'ils ne correspondent pas à ce que l'on connaît chez le primate.

Ceci est spécialement vrai pour ce qui est de la localisation. Le cerveau du macaque par exemple possède bien moins de circonvolutions que le cerveau humain. De plus, si les sillons du macaque sont très reproductibles d'un individu à l'autre et donc aisément identifiables, nous avons déjà vu que l'anatomie sulco-gyrale pouvait varier de façon spectaculaire entre deux individus humains. On comprend donc que la comparaison fondée sur l'anatomie soit particulièrement délicate entre l'homme et le primate.

Prenons pour exemple l'aire visuelle primaire (V1) qui a pu être repérée de façon fiable à la fois chez l'homme et le macaque. Chez le macaque, elle s'étend sur la quasi-totalité du pôle occipital (voir Figure 8). Chez l'homme en revanche, cette aire est enfouie dans la profondeur de la scissure calcarine laissant une large proportion de la surface corticale occipitale encore non identifiée. La différence de proportion entre les aires visuelles de l'homme et du macaque

est en particulier notable sur les représentations surfaciques de leur cortex occipitaux respectifs (Figure 9, C et D).

Cependant, les différences entre les systèmes visuels de l'homme et du primate non humain ne se limitent pas à la localisation anatomique des aires connues. Il a également été mis en évidence des différences d'ordre cytoarchitectonique et fonctionnel. Par exemple, les « blobs » de V1 — ces amas cellulaires riches en cytochrome oxydase et sensibles aux stimuli visuels de couleur — sont proportionnellement plus gros chez l'homme que chez le macaque. Et l'organisation en stries de V2, caractéristique chez le macaque, n'est pas retrouvée chez l'homme, où cette aire apparaît plutôt comme un assemblage irrégulier de tâches sombres et claires (Tootell *et al.*, 1996).

Dans les sections qui suivent, nous décrivons des résultats d'études concernant à la fois le singe et l'homme, en les comparant quand cela est possible.

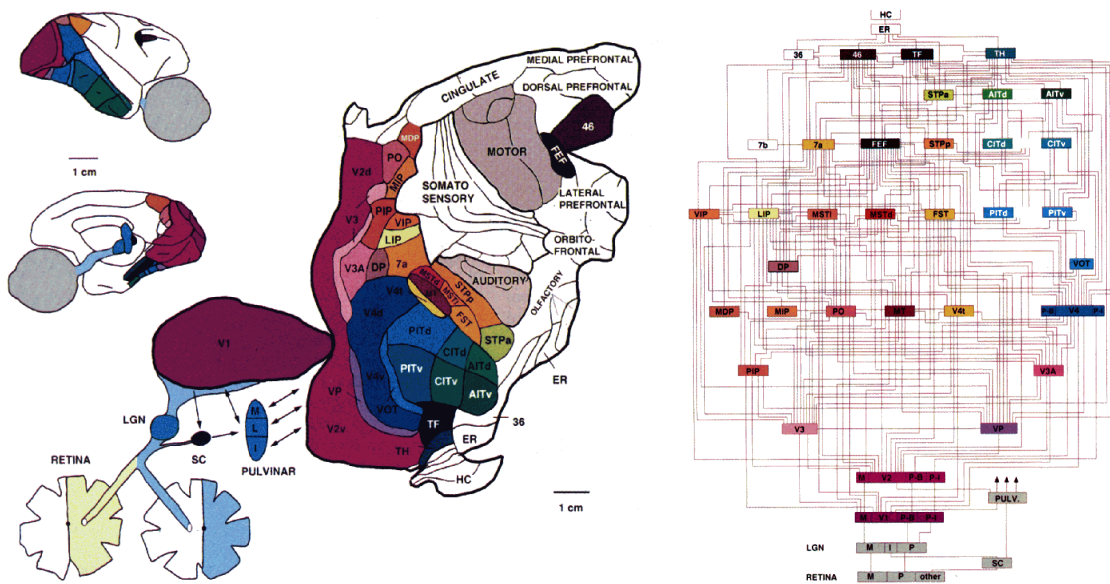


Figure 8 : Cartographie des aires visuelles et de leurs connexions chez le macaque (extrait de Van Essen *et al.*, 1992)

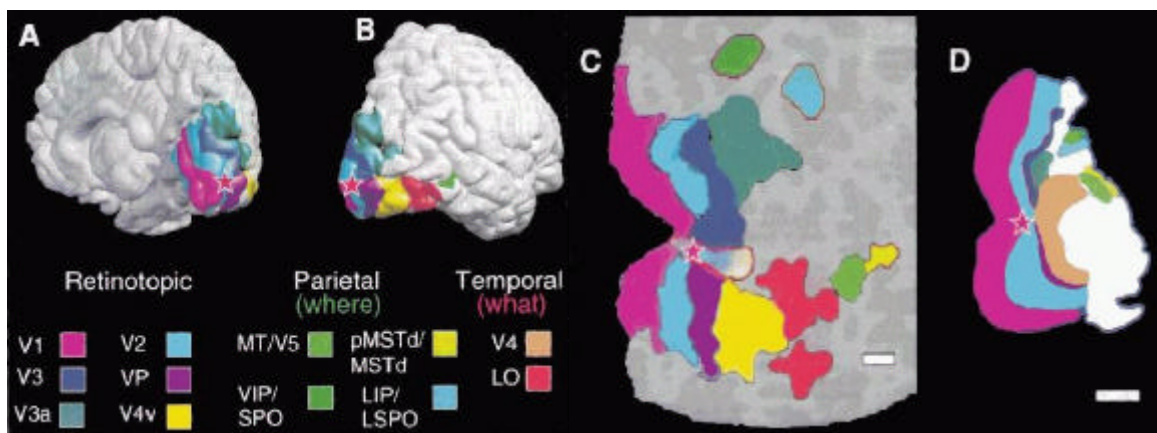


Figure 9 : Aires visuelles chez l'homme [A, B, C] et le macaque [D] (extrait de Tootell *et al.*, 1996)

2.3 Schéma à deux voies du système visuel

Il est assez largement admis, dans la littérature, qu'il existe, dans le système visuel du primate, deux voies de traitement hiérarchiques relativement distinctes (Figure 10). La voie dorsale, partant du cortex visuel primaire V1 vers le cortex pariétal, est spécialisée dans le traitement du mouvement visuel et la localisation des objets dans l'espace, et serait également associée au contrôle de l'action. En revanche, la voie ventrale, qui aboutit dans le cortex inféro-temporal, serait spécialisée dans le traitement d'indices statiques, comme la couleur et la forme, et dédiée à l'identification des objets. Suggérée par Ungerleider et Mishkin (1982), cette organisation a été confirmée par de nombreuses études anatomiques et fonctionnelles (revue par Ungerleider et Haxby, 1994). Cependant, nous allons voir que la dichotomie n'est pas parfaite et que le rôle de ces deux voies est loin d'être complètement élucidé.

Voies M et P

Chez le singe, les études anatomiques et physiologiques montrent dès la rétine une ségrégation des informations visuelles entre les cellules ganglionnaires de type P (parvo) et M (magno) : les cellules M sont sensibles à des variations de luminance et présentent des réponses phasiques et des latences de conduction très courtes ; les cellules P sont plus sensibles aux contrastes de couleur et aux fréquences spatiales élevées, et montrent des réponses toniques et des temps de conduction plus longs. Cette séparation se poursuit dans le corps genouillé latéral puis dans V1 où les chemins M et P aboutissent respectivement dans les couches d'entrée $4C\alpha$ et $4C\beta$ du cortex strié (revue par Mason et Kandel, 1991).

Au niveau de V1, on observe une ségrégation selon les informations de mouvement, couleur et contour. Celles-ci sont portées respectivement par la couche 4B et les blobs et les interblobs des couches 2 et 3 de V1. Cette discrimination suit bien la dichotomie de départ en ce qui concerne le mouvement — issu du chemin M — et la couleur — chemin P. L'information de contour, en revanche, semble intégrer des entrées issues des deux voies P et M (DeYoe & Van Essen, 1988).

De V1, les informations de mouvement, contour et couleur sont projetées sur V2 où elles sont portées respectivement par les stries larges, les stries étroites et les inter-stries claires (revue par Kandel, 1991). À partir de V1, le chemin magnocellulaire se projette de façon majoritaire vers MT — soit directement, soit par l'intermédiaire de V2 — et se poursuit en direction du cortex pariétal (voie dorsale). Le chemin parvocellulaire quant à lui se projette essentiellement vers V4 et le cortex inféro-temporal (voie ventrale), en passant par V2 (DeYoe & Van Essen, 1988).

« Quoi » et « où »

Les études de lésions chez le singe ont apporté la preuve qu'il existait des mécanismes de traitement séparés pour la vision des objets (« Quoi ») et la vision de l'espace (« Où »). Les lésions temporales entraînent de sévères déficits de performances dans de nombreuses tâches de discrimination visuelle (objets, forme ou couleur) sans endommager les performances visuospatiales. Les lésions pariétales, en revanche, affectent la performance des tâches visuospatiales, comme effectuer un mouvement d'atteinte visuellement guidé ou comparer des distances entre objets, tout en laissant intactes les capacités de discrimination (Ungerleider & Mishkin, 1982).

Les études physiologiques ont confirmé cette séparation dans la mesure où les neurones des aires ventrales (V1, V2, V4 et aires inféro-temporales TEO et TE) répondent de façon sélective à des caractéristiques visuelles — comme la couleur, la forme — intervenant dans

l'identification des objets ; alors que les neurones de la voie dorsale (V1 V2, V3, MT/V5, MST et aires intrapariétales) répondent sélectivement à des caractéristiques spatiales — telles que la vitesse et direction de mouvement (Desimone *et al.*, 1984 ; Van Essen & Zeki, 1978 ; Cheng *et al.*, 1994).

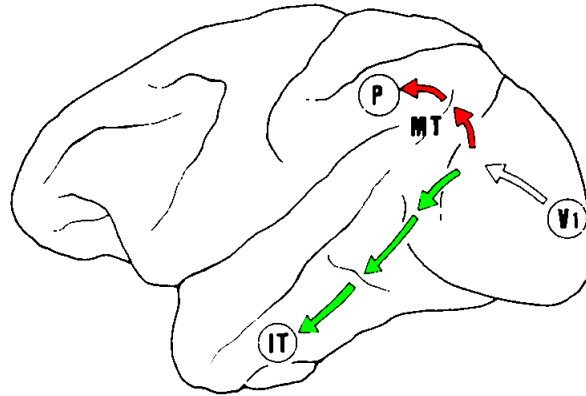


Figure 10 : Voies dorsale (vers P) et ventrale (vers IT) chez le singe macaque ; (V1) cortex visuel primaire, (P)ariétal et (IT) inféro-temporal.

Chez l'homme des études cliniques mettent également en évidence une double dissociation entre reconnaissance visuelle et performances visuospatiales, suggérant ainsi une organisation en deux voies similaire à celle du singe. Parmi les symptômes spécifiques des lésions temporales se trouvent les agnosies visuelles, dont la prosopagnosie (incapacité à reconnaître les visages), l'achromatopsie (perte de la perception des couleurs), les troubles de l'imagerie mentale impliquant la description d'objets. Les lésions occipito-pariétales, en revanche, entraînent ataxie optique (difficulté à atteindre et attraper un objet en se guidant par la vue), négligence et désorientation spatiale, akinétopsie (perte de la perception du mouvement, voir Zihl *et al.*, 1991), apraxie du regard (incapacité à diriger le regard) et apraxie de construction (difficulté à reproduire un dessin), ainsi que troubles de l'imagerie mentale impliquant la description de relations spatiales (revue des symptômes cliniques par Damasio (1985)).

D'un point de vue théorique, Rueckl *et al.* (1989) suggèrent que la dissociation entre caractéristiques intrinsèques (« quoi ») et extrinsèques (« où ») à l'objet serait optimale en terme de traitements algorithmiques.

En pratique, des études en imagerie confirment cette ségrégation. Haxby *et al.* (1991) mettent en évidence un accroissement de l'activité cérébrale dans la voie ventrale ou dans la voie dorsale selon que la tâche réalisée par le sujet consiste à comparer des visages ou comparer les positions d'un point dans l'image. Parallèlement, Corbetta *et al.* (1990) montrent que selon la caractéristique du stimulus sur laquelle porte la tâche : vitesse, couleur ou forme des dessins présentés, l'activité cérébrale sera modulée dans la voie dorsale ou la voie ventrale. Ces résultats suggèrent en particulier que la ségrégation de l'activité dépend, sinon des caractéristiques physiques locales du stimulus, du moins de celles qui sont utilisées pour réaliser la tâche.

Cependant, l'idée que la distinction dorsale/ventrale pouvait être simplement le prolongement de la ségrégation M/P a rapidement été abandonnée. Même si globalement la séparation en deux voies semble plutôt bien vérifiée (Baizer *et al.*, 1991 ; Young, 1992), le parallélisme de ces voies n'est pas complet. Il existe de nombreuses connexions croisées qui apparaissent, ou bien entre aires — comme entre V4 et MT/V5, ou bien entre les zones M et P

à l'intérieur de certaines aires — comme c'est le cas dans V1 et V2. De plus, si la voie dorsale reçoit des afférences essentiellement magnocellulaires, les projections dans la voie ventrale sont à la fois parvo et magnocellulaires (Ferrera *et al.*, 1992 ; Merigan & Maunsell, 1993).

Enfin, un exemple de croisement fonctionnel des voies est donné au niveau de l'aire V4. Celle-ci appartient à la voie ventrale et répond spécifiquement à des stimuli colorés. Cependant, Ferrera *et al.* (1994) montrent qu'au cours d'une tâche de comparaison différée, l'activité de V4 peut être modulée par des signaux extra-rétiniens liés à la direction de mouvement du stimulus de référence. La voie ventrale serait donc capable de contribuer au traitement du mouvement visuel pour peu que celui-ci apparaisse comme une caractéristique de l'objet participant à son identification.

Pour conclure sur ce point, on peut remarquer que dans le cortex visuel primaire la ségrégation des voies correspond assez bien aux caractéristiques physiques locales qui sont traitées (couleur, mouvement ou forme). Plus loin dans la hiérarchie, en revanche, la ségrégation des voies dépend plutôt de la tâche effectuée par le sujet et concerne des propriétés globales des objets, indépendamment des caractéristiques physiques des stimuli présentés. En particulier, les stimuli peuvent être identiques dans les deux tâches. Ainsi, le même objet entraînera une activité ventrale s'il est présenté dans le cadre d'une tâche de comparaison ou d'identification de forme ; et une activité dorsale s'il est présenté dans une tâche de localisation (Ungerleider & Haxby, 1994).

« Perception » et « action »

Une autre interprétation de la séparation des voies a été proposée à partir du cas d'une patiente (Goodale & Milner, 1991). Celle-ci avait subi des lésions diffuses des aires occipitales extrastriées 18 et 19 et présentait de forts troubles dans sa perception de la forme mais aussi de la taille et de l'orientation des objets (reconnaissance d'objet et perception visuospatiale). En revanche, lorsqu'il s'agissait d'attraper les objets, elle était capable d'orienter sa main et ajuster avec précision l'ouverture de pince — entre le pouce et l'index — à la taille de l'objet (performance visuomotrice). Comparé au cas de patients pariétaux décrits précédemment, les symptômes de cette patiente montrent donc une double dissociation entre la perception de la taille et de l'orientation, d'une part, et l'utilisation de ces propriétés dans le contrôle de la préhension, d'autre part.

À la différence du pointage, la préhension ne requiert pas seulement des informations extrinsèques à l'objet — comme son mouvement, sa localisation et son orientation dans l'espace — mais aussi des caractéristiques intrinsèques — comme la forme et la taille — qui servent à ajuster la pince. La comparaison de deux patients ayant subi des lésions occipito-pariétales pour l'un et occipitale ventrolatéral pour l'autre montre aussi une double dissociation entre l'analyse de forme utilisée pour l'action et celle sous-tendant la perception (Goodale *et al.*, 1994). Ainsi, la ségrégation des informations visuelles ne se ferait pas selon les caractéristiques « quoi » et « où » de la scène mais dépendrait du type de tâche, « perception » ou « action », effectuée par le sujet (Goodale & Milner, 1992).

Une étude psychophysique antérieure indiquait déjà une certaine indépendance de la perception et de l'action. Dans l'expérience, en effet, le sujet modifiait la trajectoire d'approche de sa main pour s'adapter à un déplacement de la cible mais n'avait pas de perception consciente de ce déplacement (Goodale *et al.*, 1986). Réciproquement, l'utilisation d'une construction 3D des cercles de Titchener montre qu'on peut biaiser la perception que le sujet a d'un objet sans que l'action effectuée en direction de cet objet soit modifiée (Aglioti *et al.*, 1995 ; Haffenden & Goodale, 1998).

Pour conclure, nous retiendrons que dans l'une ou l'autre des hypothèses, la tâche du sujet apparaît comme un élément central de la ségrégation ventrale / dorsale.

2.4 Chez le singe

2.4.1 Traitement du mouvement visuel

Nous avons vu que parmi les aires visuelles certaines possèdent des neurones sensibles particulièrement à des stimuli en mouvement. Nous savons de plus qu'il existe une hiérarchie de traitement entre les différentes aires du système visuel et en particulier celles concernées par le mouvement (Maunsell & Van Essen, 1983a ; Andersen *et al.*, 1990). Il est donc intéressant de comparer la hiérarchie cérébrale à la hiérarchie de traitement proposée par les modèles de reconstruction de la forme à partir du mouvement. Dans ce qui suit, nous allons détailler le rôle de chacune des aires concernées par le mouvement visuel ainsi que leur rôle connu dans la hiérarchie de traitement.

De V1 à MT

(Hubel & Wiesel, 1962) ont mis en évidence dans le cortex visuel primaire du singe macaque deux types de cellules qui sont, entre autres, sensibles au mouvement. Les premières — dites « simples » — répondent à la présence de stimuli linéaires (barre ou de fronts de contraste) au centre de leur champ récepteur. Les secondes — dites « complexes » — répondent à la présence d'un de ces stimuli indépendamment de sa position dans le champ récepteur. Dans la hiérarchie de traitement visuel, ce sont les premières cellules à montrer une sélectivité à l'orientation du stimulus et à sa direction de mouvement. Nous avons vu que la direction de mouvement effective d'un stimulus linéaire est intrinsèquement ambiguë (voir Problème de l'ouverture). Étant donnée la forme des stimuli auxquels elles sont sensibles, les cellules de V1 semblent donc coder le mouvement 1D décrit par la théorie.

Les cellules de V1 sont regroupées en colonnes selon leur sélectivité à l'orientation et à la direction de mouvement. Chaque point du champ visuel est ainsi vu par un ensemble de colonnes codant toutes les orientations possibles sur 180° et les directions de mouvement sur 360°.

On considère l'aire MT (Middle temporal) — aussi appelée V5 — comme la première aire véritablement spécialisée dans le traitement du mouvement visuel. Dans cette aire très myélinisée, les neurones sont surtout sensibles à des stimuli en mouvement et dans une moindre mesure à des stimuli statiques clignotants (Maunsell & Van Essen, 1983b). Les neurones présentent une sélectivité à l'orientation du stimulus, sa direction de mouvement et sa vitesse (Van Essen *et al.*, 1981 ; Maunsell & Van Essen, 1983b) ; et dans la majorité des cas, l'orientation préférée est perpendiculaire à la direction préférée de mouvement (Maunsell & Van Essen, 1983b ; Albright, 1984).

En ce qui concerne l'organisation de l'aire MT, Maunsell et van Essen (1983b) ont observé que les cellules spatialement proches présentaient une sélectivité similaire à la vitesse et à la direction de mouvement. Les cellules de MT sont arrangées, comme dans V1, en colonnes perpendiculaires à la surface du cortex . Chaque colonne regroupe des cellules ayant un axe de mouvement préféré similaire — et des champs récepteurs superposés. Les colonnes adjacentes sont elles-mêmes regroupées en unités codant l'ensemble des directions de mouvement sur 180° dans une portion du champ visuel. Les cellules de MT forment donc des structures complexes capables d'analyser complètement le mouvement local (Albright *et al.*, 1984 ;

Malonek *et al.*, 1994). Enfin, l'aire MT comporte une représentation complète et topographiquement organisée de l'hémichamp controlatéral. Cependant cette topographie est plutôt irrégulière et laisse, comme V1, une large place à la portion centrale du champ visuel (Van Essen *et al.*, 1981 ; Maunsell & Van Essen, 1987).

Du point de vue fonctionnel, des études, utilisant des stimuli à base de superpositions de réseaux en mouvement, ont montré que si les neurones de V1 sont sensibles uniquement à la direction 1D de chacun des réseaux, certains neurones de MT sont sensibles à la direction globale (2D) effectivement perçue de la grille (Movshon *et al.*, 1985 ; Stoner & Albright, 1992). En condition de mouvements transparents en revanche — i.e. quand les caractéristiques des réseaux sont telles qu'il n'est pas possible de les fusionner en une grille — la réponse des cellules de MT à leur direction de mouvement préférée se trouve inhibée par la présence du mouvement superposé, ce qui n'est pas le cas dans V1 (Snowden *et al.*, 1991).

Réciproquement, dans le cas de stimuli bruités, certaines cellules sont capables d'intégrer le mouvement à travers l'espace et d'y détecter la direction globale du mouvement cohérent (Newsome *et al.*, 1989). Par ailleurs, Logothetis et Schall (1989) montrent, dans une expérience de rivalité binoculaire, que les réponses de MT sont très corrélées à la perception subjective de direction de mouvement. Ces résultats semblent donc désigner MT comme un substrat possible de l'étape d'intégration spatiale des vitesses et comme un lieu de codage de l'information de vitesse 2D.

En fait, il a été montré que MT comportait deux classes de cellules — les unes à pourtour renforçant, les autres à pourtour antagoniste (Born & Tootell, 1992). Le comportement de ces cellules diffère selon la répartition du mouvement dans leur champ récepteur. La réponse des cellules à pourtour renforçant est maximale pour une vitesse homogène dans tout le champ récepteur. Elle est au contraire inhibée par la présentation d'un mouvement de sens opposé à celui du centre, dans le pourtour de leur champ récepteur. Les cellules à pourtour antagoniste, en revanche, répondent mieux à des contrastes locaux de vitesse. Les deux types de neurones apparaissent regroupés en bandes alternées. Cette distribution semble donc indiquer, à l'intérieur de l'aire MT/V5, la coexistence d'un double traitement intégratif et ségréatif. Celui-ci permettrait, d'une part de « construire » le mouvement d'ensemble de l'objet, d'autre part de détecter, voire amplifier, des informations fines de gradient de vitesse (Treue & Andersen, 1996) — pour la perception des discontinuités de profondeur par exemple.

En confirmation de cette hypothèse, il a été trouvé que grâce à une interaction centre/pourtour asymétrique, des neurones de MT/V5 étaient sélectifs à l'orientation en profondeur d'une surface spécifiée par le mouvement (Xiao *et al.*, 1997). Par ailleurs, Bradley *et al.* (1998) ont interprété la réponse de MT aux changements perceptifs du sens de rotation d'un cylindre 3D comme une preuve de l'implication de MT dans le codage de la forme à partir du mouvement (Bradley *et al.*, 1998). Notons cependant que l'aire MT ne révèle aucune sélectivité aux composantes de flux optique — variations premières ou secondes de la vitesse — décrites dans le modèle théorique (Orban *et al.*, 1992). *Flux optique*

Les mouvements d'expansion et de contraction radiales, de même que les translations fronto-parallèles, ont été particulièrement étudiés. Ils correspondent à des situations auxquelles le système visuel est communément confronté — dès que l'observateur se déplace ou bouge la tête — et qu'il est souvent essentiel de gérer rapidement. Par exemple, l'expansion peut correspondre au déplacement d'un objet vers la tête. Dans cette section, nous parlerons particulièrement de l'aire MSTd qui a été l'objet de nombreuses études sur le traitement du flux optique.

L'aire MST (Medial Superior Temporal) est adjacente à MT dans le sillon temporal et se situe au delà de MT dans la hiérarchie des aires visuelles (Maunsell & Van Essen, 1983a). On y distingue deux sous-divisions : une partie ventrale latérale (MSTl) et une partie dorsale (MSTd). Cette dernière comporte comme MT une grande proportion de cellules sélectives à la direction de mouvement mais s'en différencie en particulier par la plus grande taille de ses champs récepteurs, sa moindre myélinisation et l'absence de projections directes en provenance de V1 (Van Essen *et al.*, 1981 ; Desimone & Ungerleider, 1986). Mais surtout, MSTd comporte des neurones répondant spécifiquement à la direction de mouvement uniforme, à l'expansion / contraction et à la rotation (Saito *et al.*, 1986). Ces cellules sont regroupées par type de sélectivité et présentent une invariance de réponse en fonction de la position du stimulus dans le champ visuel (Tanaka & Saito, 1989).

Étant donné de la position de MSTd dans la hiérarchie du traitement du mouvement et sa sélectivité à différentes composantes du flux optique, il est tentant de considérer cette aire comme un substrat possible pour l'implantation de l'étape d'analyse du flux optique décrite par le modèle théorique. Mais d'autres résultats viennent à l'encontre de cette hypothèse.

Tout d'abord, les neurones de l'aire MSTd ne forment pas des catégories spécifiques à chaque composante de flux optique mais répondent plutôt suivant un continuum de sélectivité (Duffy & Wurtz, 1991a). De plus, très peu de cellules de MSTd semblent sélectives à la déformation (Lagae *et al.*, 1994). Enfin, les cellules de MSTd ne parviennent pas à extraire leur stimulus préféré d'un flux optique plus complexe et donc à effectuer la décomposition mathématique prévue par le modèle (Orban *et al.*, 1992 ; Lagae *et al.*, 1994).

Par ailleurs, les neurones de MSTd répondent mieux à des stimuli de grande taille (Duffy & Wurtz, 1991a). Et leurs réponses sont modulées par des signaux extra-rétiniens, d'origine vestibulaire, tactile ou proprioceptive (Andersen, 1987). C'est aussi le cas d'autres aires du sillon temporal supérieur et du cortex pariétal activées par la présentation de mouvement visuel — comme l'aire intrapariétale latérale (LIP), l'aire intrapariétale ventrale (VIP) ou encore l'aire 7a située dans le lobule pariétal inférieur (Sakata *et al.*, 1993). Ces régions présentent généralement une sensibilité à des signaux multisensoriels liés aux mouvements de la tête et des yeux. Pour ces raisons, plusieurs auteurs suggèrent que leur activité est reliée à la perception du mouvement propre plutôt qu'à celle du mouvement d'objets (Duffy & Wurtz, 1991a ; Bradley *et al.*, 1996).

Quelques études, moins nombreuses, ont étudié le comportement de la sous-division MSTl. Ses neurones possèdent aussi des champs récepteurs larges comme MSTd mais ils se montrent sensibles à des stimuli de petite taille pour peu que ceux-ci présentent un contraste de mouvement avec le fond (Tanaka *et al.*, 1993 ; Eifuku & RH, 1998). Cette région pourrait donc être impliquée dans la perception du mouvement des objets et la segmentation des objets à partir d'indices de mouvement.

2.4.2 Codage de la forme des objets

Nous avons vu qu'il existait sans doute deux types de codage de la forme : l'un, dédié à la reconnaissance des objets, et situé dans la voie ventrale ; l'autre, plutôt utilisé pour les actions dirigées vers les objets et leur manipulation, s'inscrivant dans la voie dorsale.

Par ailleurs, dans le cadre de la perception et reconnaissance d'objets, au moins deux théories s'affrontent pour proposer des mécanismes de représentation des objets (Logothetis & Sheinberg, 1996). Dans la première, il s'agit de coder des prototypes d'objets en les décomposant en éléments géométriques 3D (les « géons » : Biederman & Cooper, 1991).

Reconnaître un objet complexe consiste à détecter les éléments le composant et caractériser les relations spatiales existant entre ces composantes. Dans la seconde, on code « en bloc » les images 2D d'objets complets, et en particulier les points de vue canoniques — les plus représentatifs de l'objet ou les plus familiers. La reconnaissance se fonde alors sur la mise en correspondance de l'image perçue avec un ensemble de vues mémorisées (Bülthoff *et al.*, 1995).

Dans les paragraphes suivants, nous allons évoquer les indices de l'existence de ces différents types de codages dans le cortex inféro-temporal et dans le cortex pariétal.

Cortex inféro-temporal (IT)

Dans la hiérarchie corticale, le cortex temporal inférieur (IT) est le point d'aboutissement de la voie visuelle ventrale. Anatomiquement, IT se situe en avant du sillon occipital inférieur et s'étend quasiment jusqu'à l'extrémité du pôle temporal. Il est délimité verticalement par le sillon temporal supérieur et le sillon occipito-temporal (Logothetis & Sheinberg, 1996). Dans la partie la plus postérieure de cette région — appelée TEO ou PIT — les neurones présentent des propriétés similaires à celles observées dans V4, avec une organisation rétinotopique grossière et une sensibilité à des stimuli de simples de forme et de couleur. La partie antérieure TE n'est en revanche plus du tout rétinotopique et montre une sensibilité maximale à des stimuli composés ou de forme complexe (Tanaka *et al.*, 1991). Les champs récepteurs y sont très larges et incluent presque toujours la fovea. Plus de la moitié des neurones de IT présentent une relative invariance aux changements de position et de taille du stimulus (Sary *et al.*, 1993), comme c'est souvent le cas dans les aires visuelles de haut niveau hiérarchique. Cependant, c'est la présentation dans la fovea qui entraîne généralement la réponse la plus forte, indiquant ainsi l'intérêt particulier de IT pour les informations situées au centre du champ visuel, là où la précision des détails est la plus grande.

Il a été trouvé dans IT un grand nombre de cellules sélectives à la forme ou à des combinaisons complexes de formes géométriques, de textures et de couleurs (Tanaka *et al.*, 1991). Apparemment, cette sélectivité à la forme ne dépend pas du type d'indice — mouvement, texture ou luminance — utilisé pour déterminer l'objet (Sary *et al.*, 1993). Par ailleurs, l'étude systématique des propriétés de ces neurones a révélé dans la partie la plus antérieure de TE (AIT), une organisation du cortex en colonnes regroupant des cellules sélectives à des caractéristiques de forme ou texture similaires (Fujita *et al.*, 1992). Ces résultats peuvent suggérer une représentation des objets à partir de composantes, cependant aucune preuve n'a été avancée de l'existence dans IT d'un codage des relations spatiales intra-objet permettant de lier entre elles les diverses composantes d'un objet.

D'autres études montrent que certains neurones de IT répondent préférentiellement à des types d'objets — naturels ou manufacturés. Certains répondent même spécifiquement à la vue d'objets présentant une importance biologique particulière, comme les visages ou les mains (Desimone *et al.*, 1984). Il est à noter qu'en ce qui concerne les visages ces cellules montrent une préférence marquée pour les vues canoniques — où le visage est présenté selon l'orientation habituelle.

En conclusion, le cortex inféro-temporal semble donc disposer de moyens de codage pour former des descriptions d'objets aussi bien à partir d'éléments géométriques que de vues générales.

Cortex pariétal

Les réponses du cortex pariétal sont souvent multisensorielles. On y trouve en effet des neurones visuels et moteurs mais aussi des neurones répondant à la fois à des stimulations visuelles et des exécutions motrices. Ces derniers sont souvent très sensibles à la vision de la main en mouvement. Taira *et al.* (1990) ont étudié des cellules répondant à la manipulation d'objets dans le noir. Certaines avaient leur réponse influencée par des stimulations visuelles. La plupart se montraient sélectives au type d'objet manipulé et quelques-unes l'étaient aussi à l'orientation de l'objet dans l'espace. Ces neurones pourraient donc être impliqués dans le guidage visuel des mouvements de la main et en particulier dans l'adaptation du mouvement aux caractéristiques spatiales de l'objet manipulé.

D'autres études suggèrent que l'aire intrapariétale antérieure (AIP) est capable de traiter des entrées visuelles binoculaires portant les caractéristiques 3D des objets afin de les comparer à des signaux moteurs issus du cortex prémoteur dans le cadre de la manipulation d'objet (Sakata & Taira, 1994). De plus, les neurones de AIP sensibles aussi bien à des stimulations motrices que visuelles seraient sélectifs aux mêmes objets dans les deux contextes — perception et manipulation (Sakata *et al.*, 1995).

Plus récemment, Sakata *et al.* (1999) ont mis évidence dans une aire pariétale (c-IPS) des neurones sensibles à la disparité binoculaire et sélectifs à l'orientation d'un axe ou d'une surface. Elle pourrait intégrer des signaux binoculaires issus des différentes aires V3 et d'autres aires du cortex extrastrié afin de coder des caractéristiques 3D du stimulus visuel. Elle enverrait des projections vers AIP sans doute située en aval dans la hiérarchie de traitement. Quant aux neurones de AIP, ils pourraient recevoir également des indices monoculaires de forme en provenance de la voie ventrale (Sakata *et al.*, 1999).

Il a aussi été trouvé, dans l'aire LIP (cortex latéral intrapariétal) du singe, des cellules sélectives à des formes géométriques tracées en 2D. Leur réponse, mise en évidence pendant une période de fixation visuelle dans une tâche de comparaison, apparaissait indépendamment de tout mouvement des yeux ou de la main. Selon les auteurs, ces neurones contribueraient à la mémorisation des caractéristiques de forme d'un objet et au déplacement de l'attention vers ces caractéristiques (Serenio & Maunsell, 1998).

L'ensemble de ces résultats suggère donc l'existence dans le cortex associatif pariétal, d'un réseau de codage de la forme 3D des objets, sans doute en rapport avec le guidage visuel des actions manuelles mais apparemment capable de s'activer en absence de toute manipulation.

2.5 Chez l'homme

L'imagerie permet d'étudier *in vivo* chez le sujet normal l'activité corticale en fonction d'une stimulation définie. Nous présenterons en premier lieu la méthode de cartographie rétinotopique qui permet de mettre en évidence les limites des aires visuelles de bas niveau. Nous détaillerons ensuite des résultats d'imagerie fonctionnelle et de neuropsychologie concernant la perception du mouvement visuel et de la forme des objets.

2.5.1 Cartographie rétinotopique des aires visuelles

Nous vu que les aires visuelles présentent une topographie similaire à celle de la rétine et que cette organisation est d'autant plus précise que l'aire est proche de la rétine dans la hiérarchie visuelle. La cartographie rétinotopique consiste à rechercher pour chaque lieu du champ visuel les régions corticales qui sont sensibles à la présence de stimuli visuels en ce lieu.

Il est possible, de cette façon, de retrouver sur le cortex les représentations du champ visuel correspondant aux aires visuelles dont la rétinotopie est la plus claire (voir Figure 11).

Pour mieux comprendre les figures illustrant les méthodes rétinotopiques, il faut savoir que si la projection du champ visuel sur les différentes aires rétinotopiques du cortex conserve son organisation spatiale, elle ne conserve pas les distances. Il existe un facteur de magnification corticale qui représente le rapport entre le nombre de neurones assignés à une portion du champ visuel (et donc l'étendue de la projection de cette portion sur le cortex) et la taille réelle de cette portion de champ. Ce facteur de magnification cortical peut varier en fonction des aires mais, en règle générale, il est maximal pour le centre du champ visuel et décroît en fonction de l'excentricité (voir Figure 7).

Du fait de cette magnification corticale, la zone correspondant au centre du champ visuel dans une aire rétinotopique est proportionnellement beaucoup plus développée que celle correspondant à la périphérie, entraînant une forte distorsion de la représentation corticale du champ visuel par rapport à la carte de l'espace visuel. En particulier, les méridiens verticaux et horizontaux n'apparaissent pas à angle droit sur les cartes corticales. En pratique, la portion de cortex correspondant à un quadrant du champ visuel apparaît plutôt comme une bande comprise entre les projections de ces méridiens.

Une méthode de cartographie rétinotopique consiste ainsi à repérer sur le cortex les zones correspondant aux méridiens verticaux et horizontaux du champ visuel (Tootell *et al.*, 1995b ; DeYoe *et al.*, 1996). Comme chaque aire rétinotopique est délimitée par les représentations de ces deux méridiens, il est possible de localiser les différentes aires rétinotopiques entre les représentations alternées des méridiens.

Plus précise, la méthode proposée initialement par Engel *et al.* (1994) permet non seulement de localiser les aires rétinotopiques mais aussi de déterminer la façon dont le champ visuel y est représenté (Engel *et al.*, 1994 ; Sereno *et al.*, 1995 ; Engel *et al.*, 1997). Dans le principe, il s'agit de « quadriller » le champ visuel suivant les coordonnées polaires afin de repérer la projection de ce quadrillage sur chaque aire visuelle. Les séquences de stimulation présentent d'une part un anneau et d'autre part un papillon contenant des cases d'échiquier clignotantes. En faisant varier l'excentricité de l'anneau et l'angle polaire du papillon on balaye l'intégralité du champ visuel. Imposer une variation sinusoidale de l'excentricité de l'anneau (resp. de l'angle polaire du papillon) facilite non seulement la détection des réponses visuelles mais permet aussi d'utiliser la phase du signal IRM comme codage de la position en excentricité (resp. en angle polaire) du stimulus dans le champ visuel (Figure 13).

À partir des cartes de phase ainsi obtenue, il est possible de calculer en tout point le « signe du champ visuel » qui indique si l'image projetée du champ visuel dans cette région est droite ou inversée (cf. Figure 11). Le signe du champ visuel étant constant à l'intérieur d'une aire et alternant entre deux aires jointives, on obtient ainsi une segmentation automatique des aires visuelles.

Au fur et à mesure que l'on s'éloigne de V1 dans la hiérarchie de traitement visuel, la rétinotopie n'est plus assez précise pour permettre de délimiter les aires visuelles. Par ailleurs les aires de plus haut niveau se montrent moins sensibles aux stimuli simples qui sont utilisés pour activer les aires rétinotopiques. Établir une cartographie des aires visuelles de haut niveau nécessite donc d'utiliser des stimuli adaptés à la fonction des aires recherchées.

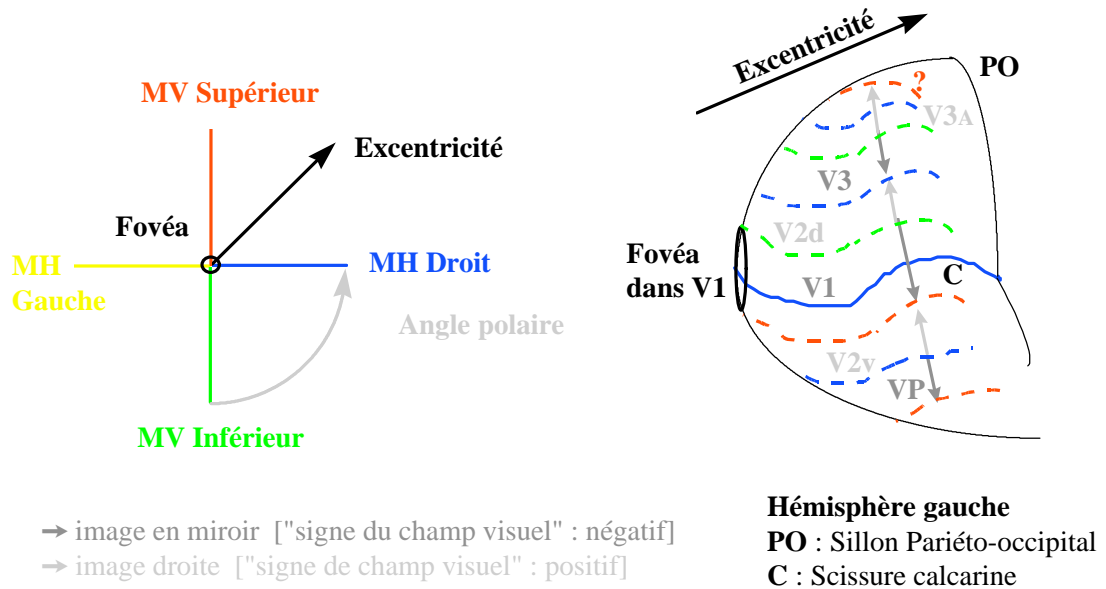


Figure 11: Représentations du champ visuel sur le cortex

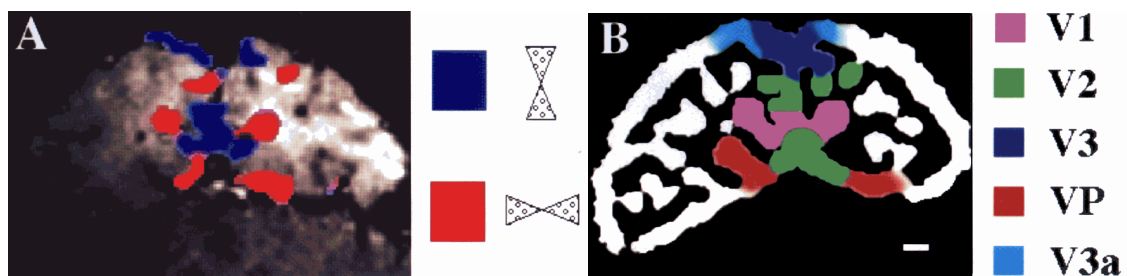


Figure 12 : Méthode des méridiens (extrait de Tootell *et al.*, 1995b)

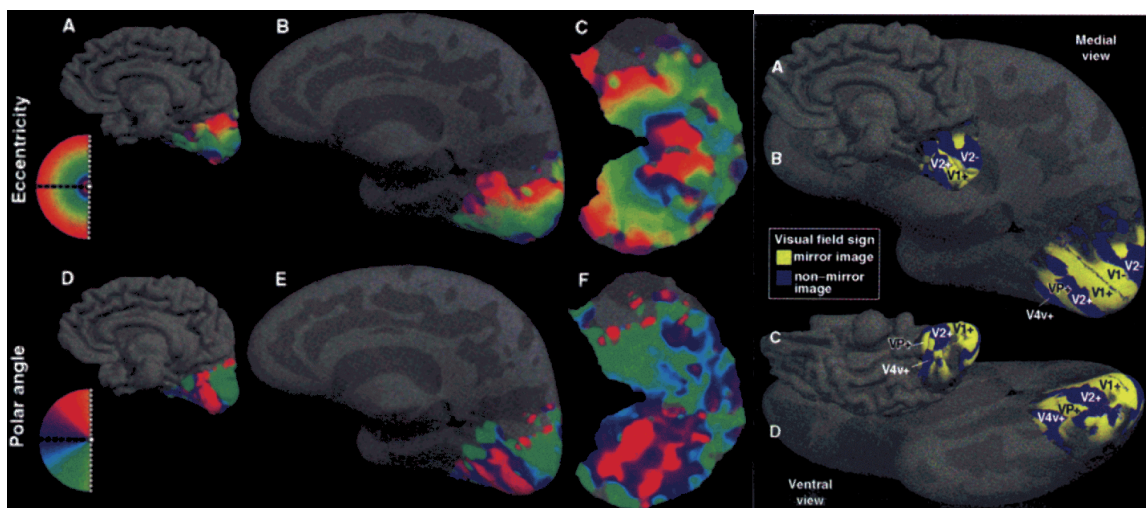


Figure 13 : Cartographie rétinotopique (extrait de Sereno *et al.*, 1995) ;
 à gauche, projection du champ visuel sur le cortex en fonction de l'excentricité ou de l'angle polaire ;
 à droite, séparation des aires visuelles en fonction du « signe du champ visuel »

2.5.2 Traitement et perception du mouvement

Imagerie du mouvement visuel

Les aires les plus couramment trouvées lors des comparaisons entre mouvement visuel et stimulation statique sont V1/V2, une région du cuneus correspondant probablement à l'équivalent humain d'une des aires V3 du singe, et l'aire V5 bilatérale. Une étude plus exhaustive des aires intéressées par le mouvement visuel fait apparaître également des foyers d'activité dans le cervelet, dans la scissure pariéto-occipitale (dans l'aire 19 de Brodmann) et en frontal dans des aires supposées liées au système vestibulaire (Dupont *et al.*, 1994).

L'aire V5 humaine a été étudiée assez largement en imagerie TEP ou IRMf. Elle a ainsi été localisée sur la partie postérieure de la branche ascendante du sillon temporal inférieur, parfois aussi appelée sillon occipital (Watson *et al.*, 1993). Son homologie avec l'aire MT du singe a été confirmée par une étude anatomique mettant en évidence une forte myélinisation de cette région (Tootell & Taylor, 1995). Cependant sa localisation diffère de celle de MT (temporale médiane) chez le singe ; c'est pourquoi nous privilégierons pour l'homme l'appellation « V5 » qui ne présente pas la même connotation anatomique que « MT ».

Comme chez le singe, l'organisation topographique de V5 est moins rétinotopique que celle des aires V1, V2, V3 et VP. Outre le mouvement visuel, V5 montre une grande sensibilité aux contrastes de luminance et aux stimuli clignotants (Tootell *et al.*, 1995b). Elle n'est pas sélective à la couleur mais est pourtant activée par des contrastes de couleur en mouvement (Ffytche *et al.*, 1995). V5 répond aussi à des stimulations de mouvement illusoire (Zeki *et al.*, 1993) ou pendant la période de perception d'un mouvement consécutif (Tootell *et al.*, 1995a). De plus, ses réponses dépendent fortement de l'attention que le sujet porte au mouvement (Beauchamp *et al.*, 1997 ; O'Craven *et al.*, 1997). Son activité semble ainsi très corrélée, comme chez le singe, à la perception effective de mouvement de la part du sujet.

Récemment, Orban *et al.* (1999) ont montré que la région de V5 répondait de façon différentielle à des lignes en mouvement selon que celles-ci évoquaient un déplacement 2D ou un objet 3D en mouvement (Orban *et al.*, 1999). Ceci confirme apparemment une implication de cette région dans l'extraction de la profondeur à partir du mouvement.

En contrepartie, l'extraction des frontières de forme 2D à partir de vitesses relatives ne semble pas faire intervenir V5. En présentation passive, de tels stimuli sont traités dès V1 (Reppas *et al.*, 1997) et mettent plutôt en évidence une région proche de V5 dénommée KO (Orban *et al.*, 1995 ; Dupont *et al.*, 1997 ; Van Oostende *et al.*, 1997) ou V3b (Smith *et al.*, 1998). Cette région est située 15 à 20 mm postérieurement à V5 en suivant horizontalement la surface occipitale (même coordonnée de Talairach sur l'axe z). De même, V5 ne répond pas de façon spécifique lors de tâches de discrimination de direction ou d'amplitude de vitesse (Cornette *et al.*, 1998 ; Orban *et al.*, 1998).

Flux optique

Comme on pouvait s'y attendre au vu des résultats chez le primate, les études concernant le traitement du flux optique chez l'homme mettent en évidence des aires de la voie dorsale (revue par Greenlee, 2000). Cheng *et al.* (1995) ont comparé l'activité induite par des stimuli de mouvement cohérent (translation fronto-parallèle) et incohérent en large champ (80° x 80°). Ils ont ainsi mis en évidence une région proche de V5 qui pourrait correspondre à l'aire MST du singe. Il en est de même pour Haug *et al.* (1998) qui ont utilisé un stimulus de rotation supposé activer spécifiquement l'aire V5a — autre appellation de MST chez le singe — par rapport à l'aire V5. Cependant, aucun résultat à ce jour ne permet de dire si la région

concernée contient une ou deux représentations du champ visuel. Dans le doute, on s'accorde donc à utiliser le terme « complexe V5+ » pour désigner tout ensemble l'aire V5 et ses satellites supposés, dont l'équivalent de MST.

Par ailleurs, la comparaison d'un mouvement visuel cohérent avec un mouvement visuel incohérent fait apparaître de l'activité dans le cuneus et le gyrus occipital supérieur (DeJong *et al.*, 1994 ; Cheng *et al.*, 1995), ainsi que dans le lobule pariétal inférieur (Cheng *et al.*, 1995) ou dans le précunéus postérieur (DeJong *et al.*, 1994).

Cependant, DeJong *et al.* (1994) décrivent également une région située sur la surface occipito-temporale ventrale près du gyrus fusiforme, montrant ainsi la possibilité d'un traitement ventral du flux optique.

Neuropsychologie et pathologie de la vision du mouvement

Nous avons déjà dit que les cas de perte sélective de la perception du mouvement sont bien plus rares que les cas de perte de la vision des couleurs. Le fait que les aires V5 se trouvent situées symétriquement sur les faces latérales des lobes temporaux rend en effet improbable une atteinte accidentelle simultanée des deux régions. Par ailleurs, on peut penser que les deux régions symétriques jouent un rôle redondant empêchant une perte de la fonction en cas d'atteinte unilatérale.

Quelques cas d'akinétopsie ont pourtant été décrits dans la littérature scientifique et médicale. Une patiente ayant subi de larges lésions bilatérales du cortex temporo-occipital latéral et de la matière blanche sous-jacente a ainsi perdu sélectivement toute capacité à percevoir le mouvement (Zihl *et al.*, 1991), prouvant ainsi l'indépendance des traitements liés à la perception du mouvement par rapport aux autres caractéristiques visuelles.

Vaina (1989) a comparé deux groupes de patients présentant d'une part des lésions pariéto-occipitales droites et d'autre part des lésions temporo-occipitales droites. Le premier groupe échouait aux tâches impliquant une perception stéréoscopique et montrait de graves déficits dans la comparaison de vitesses et la perception de la structure à partir du mouvement. Le second groupe en revanche montrait un déficit dans l'identification des formes 2D à partir du mouvement.

Vaina *et al.* (1990) décrivent également le cas d'un autre patient qui, suite à une atteinte bilatérale du cortex pariéto-temporo-occipital et de la matière blanche sous-jacente, montrait des performances très faibles dans les tâches de perception du mouvement — comme détecter la cohérence de mouvement dans un ensemble de points en mouvement aléatoire, discriminer des vitesses ou percevoir une forme 2D définie par une différence de vitesses relatives. Sa vision stéréoscopique était également très altérée. Il avait cependant conservé sa capacité à reconnaître les mouvements biologiques à partir de l'évolution de points lumineux placés aux jointures d'un acteur, de même que la structure 3D d'un cylindre à partir du mouvement.

La double dissociation qui apparaît entre le traitement de la structure 3D et l'extraction des frontières de forme 2D à partir des vitesses relatives semble indiquer des traitements indépendants du mouvement dans les deux types de stimuli. En l'occurrence, les comparaisons métriques de vitesses nécessaires pour réaliser les tâches de mouvement 2D ne seraient pas nécessaires pour retrouver la structure 3D. D'un point de vue théorique, il s'agit pourtant, dans les deux cas, d'information visuelle portée par des variations spatiales de la vitesse rétinienne. Mais dans le premier cas les variations sont fortes (discontinuité de vitesse) ; dans le second, elle sont souvent continues.

Ajoutons qu'à la lumière des résultats d'imagerie évoqués précédemment, les symptômes du groupe temporo-occipital (Vaina, 1989) pourraient refléter une lésion de l'aire KO. Celle-ci ne serait alors pas impliquée dans l'extraction de la structure 3D à partir du mouvement.

2.5.3 Codage de la forme des objets

Le codage de la forme des objets est souvent associé à une activité de la voie ventrale, particulièrement dans la région du gyrus fusiforme.

Malach *et al.* (1995) décrivent une région située sur la face latérale du lobe occipital {coordonnées (43, -73, -18)}, postérieure et inférieure à MT. Cette aire, surnommée LO — ou complexe LO — est plus active lors de la présentation d'objets que lors de la présentation de textures. Sa réponse ne semble pas dépendre des indices de forme utilisés (Grill-Spector *et al.*, 1998) mais ne varie pas non plus avec le contenu sémantique de l'image (Malach *et al.*, 1995). Par ailleurs, LO ne montre pas de sensibilité différentielle à des stimuli 3D et 2D et ne semble donc pas particulièrement impliquée dans le traitement des formes tridimensionnelles (Kourtzi & Kanwisher, 2000).

En revanche, sur le versant plus médial du lobe temporal, l'activité des gyri temporal inférieur et fusiforme serait associée de façon spécifique à la manipulation d'objets présentant une structure tridimensionnelle cohérente, par opposition avec la manipulation de dessins 2D présentant une structure 3D incohérente (Schacter *et al.*, 1995). De façon complémentaire, Martin *et al.* (1996) mettent en évidence une activité des gyri fusiformes occipitaux gauche et droit {coordonnées (-38 -82 -4) et (34 -72 -8) dans l'espace de Talairach} et du gyrus fusiforme temporal gauche (-26 -44 -16) pour la présentation d'objets 3D ayant ou non une signification connue. Lorsque les sujets doivent nommer les objets connus, l'activité s'accroît dans la partie temporale inférieure {coordonnées (-28 -58 -16) et (42 -44 -12)} mais pas dans la partie occipitale. L'activité dans la région occipitale ne dépendrait donc pas de la signification du stimulus.

La partie temporale inférieure, en revanche, pourrait intervenir dans la catégorisation des objets. Les résultats suggèrent en effet une localisation différente selon les catégories présentées {coordonnées (-24 -58 -16) et (34 -56 -12) pour les outils, et (-28 -50 -12) et (34 -50 -12) pour les animaux}. Par ailleurs, Sergent (1992) avait déjà montré que la jonction occipito-temporale droite (BA 19,37) était plus spécifiquement activée dans les tâches d'identification de visages alors que la région symétrique gauche (BA 19/20/21) intervenait plutôt dans la catégorisation d'objets.

Plus récemment, Ishai *et al.* (1999) ont mis en évidence une distribution de l'activité dans la partie ventrale du lobe temporal en fonction du type d'objet présenté. Grossièrement, l'activité est centrée sur le gyrus fusiforme médial pour les maisons (-26, -57, -14) (28, -57, -13), sur le fusiforme latéral pour les visages (-36, -55, -20) (40, -52, -19) et sur le temporal inférieur pour les chaises (-41, -64, -12) (48, -62, -11). Cependant les foyers d'activité observés ne présentent pas des limites bien définies. Pour les auteurs, la région temporale inférieure ne serait donc pas formée d'une mosaïque de modules spécifiques à des catégories d'objets. Elle constituerait plutôt une représentation continue mais topographiquement organisée de la forme des objets.

Outre la voie ventrale, il semblerait qu'il existe également chez l'homme un codage de la forme des objets dans la voie dorsale. Faillenot *et al.* (1997), par exemple, mettent en évidence une région intrapariétale (34, -52, 44) active aussi bien pour la préhension d'objets que pour la comparaison de leur forme. Pour les auteurs, les deux tâches — l'action de préhension orientée

vers l'objet et la comparaison de forme — impliquent une analyse visuelle de l'objet par la même aire pariétale postérieure dans les deux conditions expérimentales.

Par ailleurs, la comparaison d'objet implique une aire pariéto-occipitale (24, -72, 40) qui n'apparaît pas pendant la tâche de préhension ou de pointage. Cette région qui semble également activée par la comparaison de localisations, pourrait être impliquée dans l'analyse des propriétés locales de l'objet et des relations spatiales à l'intérieur de l'objet. En fait, elle interviendrait peut-être dans le déplacement de l'attention vers différentes parties ou propriétés locales de l'objet observé en vue de son identification.

2.6 Synthèse

Jusqu'ici, le traitement du mouvement visuel et la question de la perception des objets apparaissent comme deux pôles d'intérêt distincts dans la littérature.

La neurophysiologie et l'imagerie montrent que le flux optique est traité principalement dans la voie dorsale. Parmi les aires impliquées dans le traitement du mouvement rétinien, MT/V5 et MST/V5a apparaissent comme des candidats possibles à l'extraction de la parallaxe de mouvement. Bien que MT/V5 ne semble pas capable d'extraire les composantes de flux optique comme le proposent certains modèles théoriques, cette aire contribue probablement au traitement du flux optique par sa capacité à segmenter et intégrer différents signaux de mouvement. On ignore par ailleurs si les aires qui ont été trouvées sélectives à des composantes du flux optique participent à la reconstruction de la structure 3D ou sont dédiées à l'estimation du mouvement propre.

Bien que la voie ventrale reçoive aussi quelques entrées magnocellulaires et que certaines de ses aires soient sensibles au mouvement, il n'existe pratiquement pas de résultats montrant une sélectivité de cette voie au mouvement visuel en général, et au flux optique en particulier. Au mieux, certaines aires sont capables de reconnaître des objets définis par des indices dynamiques.

Pour le codage de la forme des objets, la ségrégation entre voie ventrale et voie dorsale est moins claire. On trouve des neurones sélectifs à la forme des objets dans les deux voies et l'imagerie montre que la localisation du traitement dépend surtout de la tâche réalisée par le sujet.

D'un point de vue théorique, l'hypothèse d'une dichotomie « perception vs. action » entre la voie dorsale et la voie ventrale conforte la nécessité d'un double codage de la forme des objets : l'un, ventral, dédié à la reconnaissance ; l'autre, dorsal, dédiée à la manipulation (Logothetis & Sheinberg, 1996).

Dans l'hypothèse de la ségrégation « quoi » vs. « où », la nécessité d'un double codage est moins évidente. Cependant, Humphreys (1998) remarque que la représentation de l'espace lui-même nécessite un codage des relations entre objets, redistribuant aux deux voies les rôles de coder, pour une les relations spatiales intra-objet, et pour l'autre les relations spatiales inter-objets (voir aussi Faillenot *et al.*, 1997).

Ainsi, les modèles fonctionnels des deux voies visuelles et les données expérimentales suggèrent l'existence d'un codage redondant de la forme des objets.

2.7 Hypothèses de travail

La littérature fait état de neurones sensibles à des mouvements cohérents d'expansion - contraction ou de rotation en profondeur des objets dans le cortex pariétal (Sakata *et al.*, 1997). On envisage donc qu'un stimulus évoquant une sphère oscillant en profondeur augmente — de même que l'expansion — l'activité de la voie dorsale par rapport à un mouvement incohérent. On ignore en revanche, si la perception des formes 3D à partir du mouvement induira une activité spécifique du cortex pariétal postérieur par rapport à un mouvement cohérent 2D.

Nous avons vu aussi que la ségrégation dorsale et ventrale n'interdisait pas un double codage des formes : dans la voie ventrale comme support à la reconnaissance d'objets, et dans la voie dorsale sans doute comme support à la manipulation et aux actions dirigées vers l'objet.

Dans le cas du codage de la forme 3D partir du mouvement, on peut imaginer une implication supplémentaire de la voie dorsale, non seulement pour le traitement du mouvement visuel, mais aussi pour la représentation de la forme de l'objet. De la même façon, la voie ventrale, que nous n'avons pas de raison de supposer impliquée dans le traitement du flux optique, pourrait participer à un codage de la forme de l'objet.

Enfin, comme pour le codage de la forme, on peut envisager un double traitement des indices dynamiques. Celui de la voie dorsale serait alors destiné à extraire des informations concernant le mouvement du sujet ou des objets environnants ainsi que leurs interactions dans l'espace. Un autre, dans la voie ventrale, pourrait être dédié plus spécifiquement à l'identification des formes et des reliefs définis par le mouvement.

Chapitre 3. Contexte méthodologique

1 Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle

Ce chapitre est tout d'abord destiné à fournir la définition de termes qui seront fréquemment utilisés par la suite dans la description des méthodes. Cependant pour plus de clarté nous avons estimé utile de situer ces définitions dans leur contexte et donc de résumer rapidement les principes de l'Imagerie par Résonance Magnétique (IRM).

Par ailleurs, dans un travail qui s'intéresse aux bases physiologiques de certaines capacités cognitives, il nous semblait essentiel de parler de la façon dont sont construites les images à partir desquelles nous avons tiré la plupart de nos conclusions. D'autant plus que, comme nous l'avons déjà évoqué plus haut, l'IRM ne fournit qu'une vision très indirecte du comportement neural.

Ce chapitre comporte donc deux parties : la première décrit les principes de l'acquisition du signal en IRM et tente d'expliquer, dans la mesure du possible, le contenu physiologique des images sur lesquelles nous avons travaillé. La seconde partie décrit les traitements appliqués aux images afin d'y détecter l'activité cérébrale.

1.1 Principes physiques de l'Imagerie par Résonance Magnétique (IRM)

1.1.1 La résonance magnétique nucléaire (RMN)

D'un point de vue macroscopique, quand on plonge un milieu dans un champ magnétique \vec{B}_0 , les noyaux atomiques du milieu qui possèdent un moment magnétique intrinsèque, ou spin, voient celui-ci s'aligner sur le champ appliqué (Figure 14, à gauche).

À l'échelle microscopique, les spins de chaque noyau atomique suivent en fait un mouvement de précession autour de l'axe du champ magnétique statique \vec{B}_0 . La fréquence f_0 de ce mouvement de précession dépend du noyau considéré et de l'intensité du champ magnétique appliqué : $f_0 = (\gamma/2\pi) \cdot B_0$, où γ est le rapport gyromagnétique du noyau et f_0 la fréquence de résonance. Pour le noyau d'hydrogène qui nous intéressera dans le cadre de l'imagerie d'activation le rapport $\gamma/2\pi$ vaut 42,5 mégahertz par Tesla. La phase du mouvement est, quant à elle, aléatoire. C'est la raison pour laquelle le moment macroscopique ne montre qu'une composante dite longitudinale, parallèle à \vec{B}_0 .

Appliquons maintenant, en plus de \vec{B}_0 , un champ magnétique \vec{b}_1 tournant à la fréquence de résonance f_0 d'un des noyaux atomiques composant le milieu. Au niveau microscopique, les aimantations vont se mettre en précession autour de l'axe du champ somme $(\vec{B}_0 + \vec{b}_1)$ et si l'on se place dans le repère tournant (\vec{B}_0, \vec{b}_1) , les aimantations microscopiques apparaissent en précession autour de \vec{b}_1 .

À l'échelle macroscopique, tout se passe comme si le moment magnétique du milieu subissait une rotation autour de \vec{b}_1 à partir de sa position initiale le long de \vec{B}_0 (voir bascule du moment magnétique, Figure 14). Il y a alors création d'un moment magnétique dit transverse, par opposition au moment magnétique longitudinal initial. On dit aussi qu'il y a mise en cohérence des spins. L'amplitude du moment transverse dépend de l'angle de la rotation, qui lui-même dépend du temps d'application et de l'intensité du champ tournant \vec{b}_1 . En pratique, le champ tournant \vec{b}_1 n'est donc pas appliqué en continu mais pendant une durée limitée : il s'agit alors d'une impulsion de champ magnétique, aussi nommée impulsion radiofréquence. On appelle impulsion à 90° , un champ magnétique tournant dont l'amplitude et la durée aboutissent à faire basculer de 90° le moment magnétique macroscopique par rapport à sa position initiale — qui est le plus souvent parallèle au champ statique.

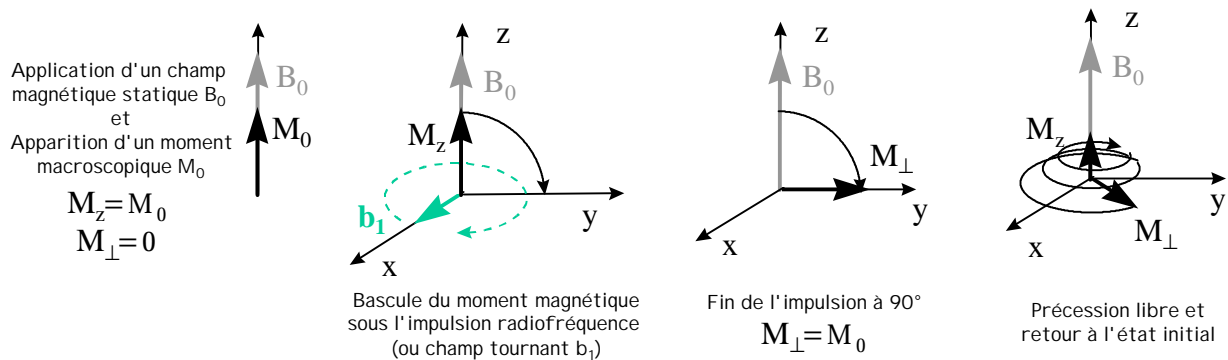


Figure 14 : Résonance magnétique, cas d'une impulsion à 90°

1.1.2 Le signal de RMN

Signal de décroissance d'induction libre et temps de relaxation T1 et T2

Le signal RMN que l'on mesure correspond au courant induit dans une bobine par la rotation de la composante transverse du moment magnétique macroscopique (M_\perp). Le signal ainsi induit oscille de façon sinusoïdale à la fréquence de résonance. Cependant, une fois livré à lui-même, i.e. après arrêt de l'émission radiofréquence, le moment magnétique macroscopique va tendre à reprendre sa position initiale parallèlement au champ statique : c'est ce qu'on appelle la repousse ou relaxation longitudinale (voir Figure 14, à droite). Simultanément, les spins vont se déphaser (perdre la cohérence de leurs « orientations ») entraînant ainsi une décroissance du moment magnétique transverse tournant, et par conséquent du signal RMN mesuré. On n'observe donc pas une sinusoïde parfaite, mais une sinusoïde amortie de façon exponentielle, appelée signal de décroissance d'induction libre ou Free Induction Decay (FID) en anglais. La constante de temps, notée T2, qui caractérise cette décroissance exponentielle du moment magnétique transverse (désigné par M_\perp , Figure 14) dans un milieu donné est le temps de relaxation transverse. En pratique, nous verrons que la décroissance du moment magnétique transverse ne dépend pas que de la valeur de T2 caractéristique du milieu local mais aussi de variations microscopiques du champ magnétique au sein des éléments de volume que l'on observe. Ce sera la définition du T2*.

Le temps de repousse du moment magnétique longitudinal (désigné par M_z , Figure 14), ou temps de relaxation longitudinale, est noté T1.

Signal d'écho

L'amplitude de la FID est maximale à l'arrêt de la radiofréquence, puis décroît à mesure que le temps s'écoule (voir Figure 16). La vitesse de cette décroissance dépend non seulement de facteurs intrinsèques au tissu observé (décroissance caractérisée par T2) mais aussi de facteurs extrinsèques — comme l'hétérogénéité du champ magnétique statique. En particulier, l'application des gradients d'encodage dont nous parlerons au paragraphe suivant a pour effet d'accélérer la décroissance du signal de résonance.

Afin de pouvoir, dans les conditions d'acquisition d'une séquence d'imagerie, lire le signal à une amplitude raisonnable, sans être excessivement pressé par le temps, il est possible de créer ce qu'on appelle un écho, c'est-à-dire de refaire croître le signal de résonance jusqu'à une valeur maximale. La création d'un écho permet ainsi de retarder le moment de lecture du signal de résonance par rapport à la fin de l'impulsion à 90°. Il existe deux types d'écho.

Le premier est appelé écho de spin. Il est obtenu en émettant une seconde impulsion radiofréquence à 180°, à un temps TE/2 après l'impulsion à 90°. L'impulsion à 180° a pour effet de « retourner » les spins (Figure 15). Après celle-ci, les spins continuent leur course dans le même sens mais à partir de positions symétriques. Ils vont ainsi progressivement se remettre en phase jusqu'à repasser par leur position initiale au temps TE, appelé temps d'écho. L'écho de spin permet ainsi de compenser la perte de signal supplémentaire qu'engendre le déphasage lié aux variations spatiales du champ magnétique au sein d'un élément de volume excité. Cependant, l'aimantation continue de subir la décroissance en T2 due à la relaxation transverse caractéristique du milieu. Au bout de TE le signal atteint donc un maximum local dont la valeur a subi la seule décroissance en T2 (Figure 15).

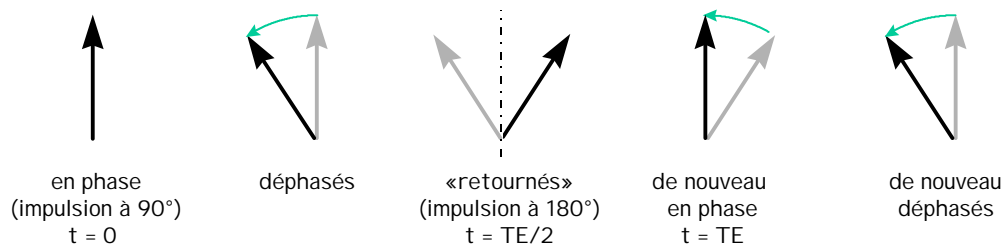


Figure 15 : État des spins à différentes périodes d'une séquence à écho de spin

Le deuxième type d'écho est appelé écho de gradient. La méthode utilisée pour obtenir ce type d'écho consiste en fait à compenser l'effet de chacun des gradients utilisés (voir § 1.1.3, p 52) en appliquant, avant, un gradient dans le sens opposé. Le signal commence par décroître de façon accélérée pendant l'application du premier gradient. Ensuite, le signal se remet à croître au fur et à mesure que le second gradient compense le premier et que les orientations des spins regagnent de la cohérence. Le signal atteint une valeur maximale au moment où l'application du second gradient compense exactement les effets du premier. Il faut noter que contrairement à l'écho de spin, l'écho de gradient ne permet pas de compenser les déphasages liées à l'inhomogénéité du champ magnétique et permet seulement de compenser la décroissance accélérée due aux gradients : le signal subit une décroissance exponentielle dite en T2* (voir Pondération en T2*, p 57).

En écho de spin comme en écho de gradient, l'amplitude du signal est d'autant plus faible que le temps d'écho est long (voir Figure 16). Nous verrons plus loin (§ 1.1.5, p 56) comment cette valeur du temps d'écho peut être utilisée pour modifier le contraste de l'image acquise.

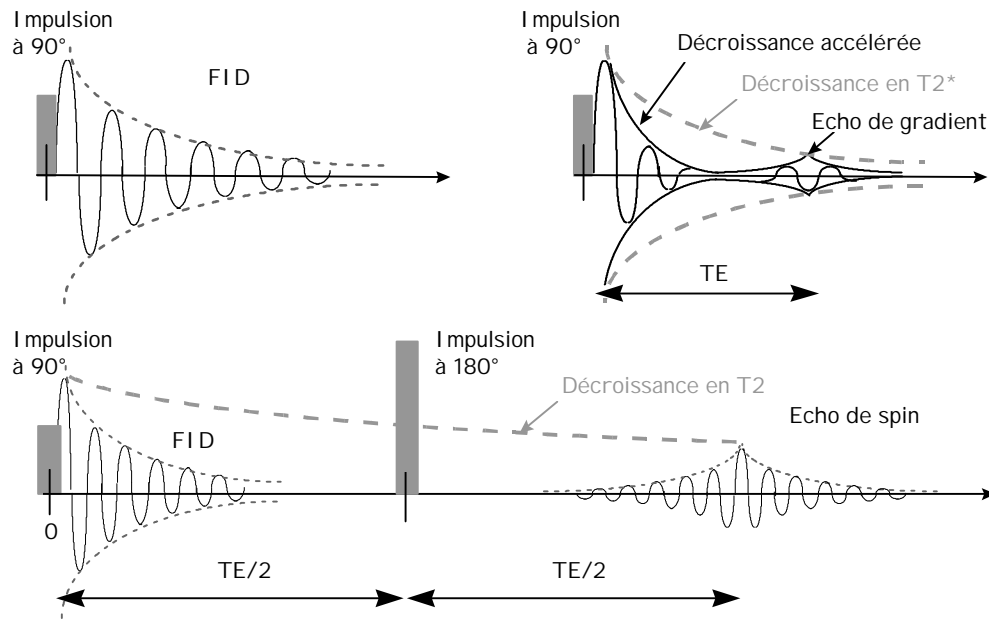


Figure 16 : En haut, signal d'induction libre (FID) et écho de gradient ; en bas, écho de spin

1.1.3 Construction des images : le codage spatial

Contrairement aux méthodes d'imagerie utilisant des ondes à haute fréquence (lumière visible, rayons X, émission β), la RMN ne permet pas d'identifier directement la provenance des ondes émises. La longueur d'onde d'une émission radiofréquence RMN est de l'ordre du mètre et la localisation de son origine se fera avec une précision du même ordre de grandeur ; ce qui ne permet pas de la situer précisément à l'intérieur d'un cerveau ! Pour construire une image dans ces conditions, il a donc fallu trouver un autre moyen d'identifier l'origine du signal. Ce sont les différentes méthodes de codage spatial rapidement détaillées ci-dessous.

Sélection de coupe

On applique un gradient de champ magnétique selon l'axe orthogonal au plan de coupe voulu (gradient de sélection de coupe). Le volume cérébral n'est plus soumis à un champ magnétique stationnaire mais à un continuum de champ magnétique. À l'émission de l'impulsion radiofréquence seule la tranche plongée dans la valeur de champ correspondant à la fréquence émise va entrer en résonance. En pratique, l'impulsion radiofréquence n'émet pas une fréquence pure mais une bande de fréquence, c'est donc toute une coupe d'épaisseur non nulle qui sera excitée par l'impulsion émise.

Codage en fréquence

À l'intérieur d'un volume excité, on va pouvoir identifier en partie l'origine du signal en modulant, dans une direction, la fréquence du signal émis. Pour cela, on applique pendant la phase de lecture du signal un gradient de champ magnétique qui aura pour effet de modifier, selon l'axe voulu, la fréquence de résonance du signal émis. Ainsi, chaque position sur l'axe encodé est associée à une fréquence temporelle qui permet d'identifier le signal qui en provient. Pour reconstruire une image (unidimensionnelle) de la source, il faut alors récupérer le spectre du signal émis ; l'amplitude associée à chaque fréquence temporelle indiquant la puissance émise en une position donnée de l'axe. Il suffit pour cela d'effectuer une transformée de Fourier du signal temporel lu.

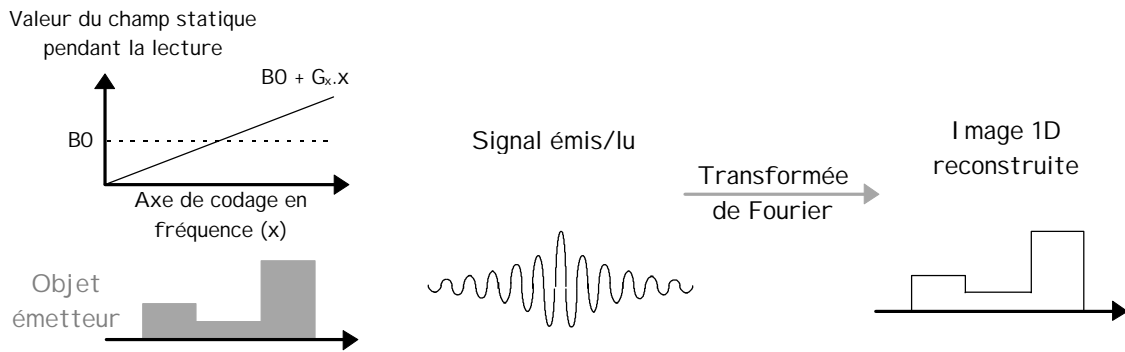


Figure 17 : Principe du codage en fréquence

Néanmoins, cette méthode ne permet de coder qu'une seule direction de l'espace et une combinaison de gradients selon deux axes aurait pour seul effet de modifier la direction codée. Pour coder simultanément une deuxième, voire une troisième direction de l'espace, il est nécessaire d'utiliser une autre méthode de codage simultanément.

Encodage de phase

Le codage de phase utilise le même principe que le codage en fréquence. La différence réside uniquement dans la séquence d'utilisation des gradients. Au lieu d'appliquer le gradient continûment pendant la durée de la lecture, on va l'appliquer de façon discrète, avant chaque phase de lecture. Cette application intermittente aura pour effet d'introduire un déphasage incrémental du signal selon la direction codée à chaque phase de lecture. Si, à l'extrême, on se contentait d'acquérir un échantillon de signal à chaque phase de lecture on pourrait reconstruire un signal temporel à temps discret dont les différentes fréquences indiqueraient la provenance des différents signaux émis sur l'axe d'encodage de phase. Pour récupérer une image unidimensionnelle de la source, il suffirait, comme précédemment d'effectuer une transformée de Fourier du signal temporel à temps discret.

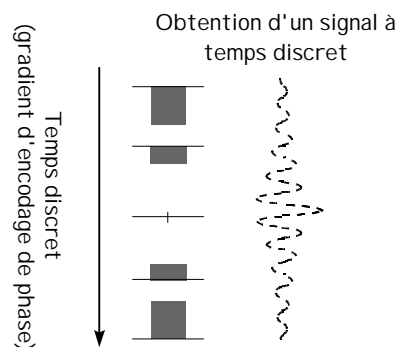


Figure 18 : Principe de l'encodage de phase

Pour obtenir une image bidimensionnelle de la source, en revanche, on combine codage de phase et codage en fréquence. On acquiert donc plusieurs échantillons de signal au cours d'une phase de lecture, ce qui permet de reconstruire autant de signaux temporels à temps discret qu'il y a eu d'échantillons acquis pendant les phases de lecture. La transformée de Fourier des échantillons acquis pendant une phase de lecture fournira la position des sources selon un axe et celle des signaux à temps discret reconstruits fournira leur position selon l'autre axe. Et plus

simplement, on reconstruit l'image de la source en appliquant une transformée de Fourier bidirectionnelle à la matrice⁹ des signaux ainsi acquis.

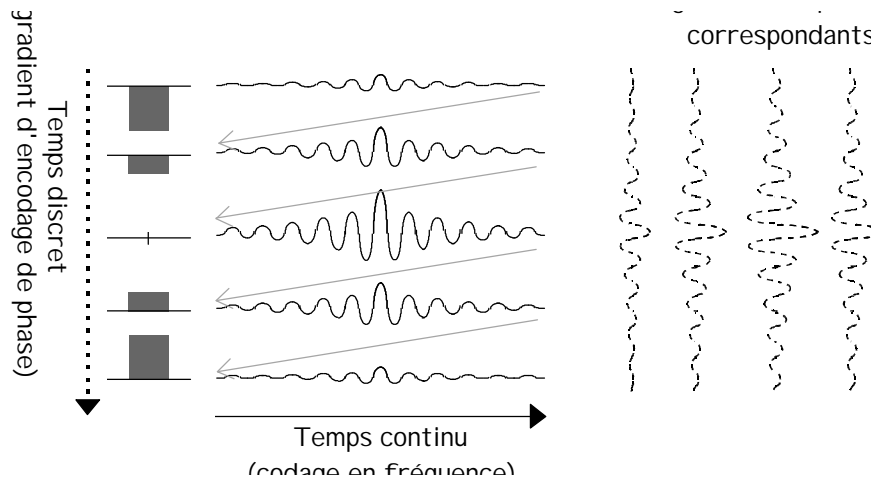


Figure 19 : Encodage de phase combiné au codage en fréquence

Jusqu'à présent, nous avons utilisé les termes de temps continu et temps discret afin de mettre en valeur la différence de principe entre le codage en fréquence et l'encodage de phase. En pratique bien sûr, il faut noter que les signaux que nous avons appelés à temps continu sont en fait numérisés à l'acquisition. Ils sont donc eux-mêmes rendus discrets par l'échantillonnage. En particulier, si l'image acquise est carrée, on disposera d'autant de points d'échantillonnage pour les signaux à temps continus que pour les signaux à temps discret.

Après transformée de Fourier, le volume image reconstruit dispose d'autant de points qu'il y avait de points d'échantillonnage. On appelle voxels¹⁰ ces points de l'image discrète tridimensionnelle.

1.1.4 Les séquences d'acquisition

Une séquence d'acquisition doit inclure différents types de codage spatial afin de permettre la reconstruction d'une image tridimensionnelle de la source. Le plus souvent on utilise une séquence d'acquisition dite multi-coupes qui consiste à sélectionner les coupes par la méthode

⁹ Cette matrice construite en remplissant les lignes avec les échantillons de signal obtenus pendant chaque phase de lecture est appelée k-space. Dans le k-space, le nombre de points horizontaux correspond aux nombres d'échantillons acquis pendant la durée d'une phase de lecture et le nombre de points verticaux au nombre de phases de lecture.

Ce k-space correspond à la transformée de Fourier du système de coordonnées de l'objet source.

Pendant la phase de lecture, c'est le temps qui incrémente continûment le déphasage du signal de telle façon qu'on observe finalement une modification de sa fréquence. À chaque nouvelle phase de lecture, en revanche, il faut augmenter le gradient de codage de phase de façon à mimer l'effet qu'aurait le temps sur le signal si le gradient était appliqué en continu.

On parcourt l'axe horizontal du k-space en incrémentant le temps. En revanche, on ne peut parcourir son axe vertical qu'en incrémentant le gradient d'encodage de phase. Classiquement, on décrit ainsi les séquences d'acquisition par les déplacements qu'elle implique dans le k-space : la lecture impliquant un déplacement horizontal et le gradient de codage de phase à un déplacement vertical.

¹⁰ Voxel : extension aux points d'un volume du terme « pixel » (raccourci de « picture element ») utilisé pour décrire les points d'une image bidimensionnelle.

décrite p 52, puis à appliquer tour à tour à chaque coupe le double codage en phase et en fréquence (Figure 19) pour les deux directions du plan de coupe.

Séquence classique

Au cours d'une séquence d'acquisition « classique », chaque phase de lecture est précédée d'une émission radiofréquence puis de l'application du gradient d'encodage de phase. Pour acquérir une coupe il faut donc émettre autant d'impulsions radiofréquences qu'il y a de lignes dans la coupe.

Séquence echo-planar

Par opposition aux séquences classiques, la séquence echo-planar permet d'acquérir une coupe entière avec une seule impulsion radiofréquence.

Comme exemple, nous avons représenté en Figure 20 la séquence echo-planar qui a été utilisée pour acquérir les images de toutes nos expériences. Il s'agit d'une séquence echo-planar à écho de gradient. Le principe de l'écho de gradient réside dans l'équilibrage des gradients négatifs et positifs pour chacune des directions x et y (« + » et « - » sur la figure). Cela se traduit dans les signaux lus par la présence d'échos (pics de signal). Chaque petit pic de signal correspond à un écho du gradient de lecture. Le pic maximal, au centre, provient de l'effet combiné des échos selon les deux directions x et y. C'est ce moment qu'on appelle temps d'écho dans la séquence echo-planar.

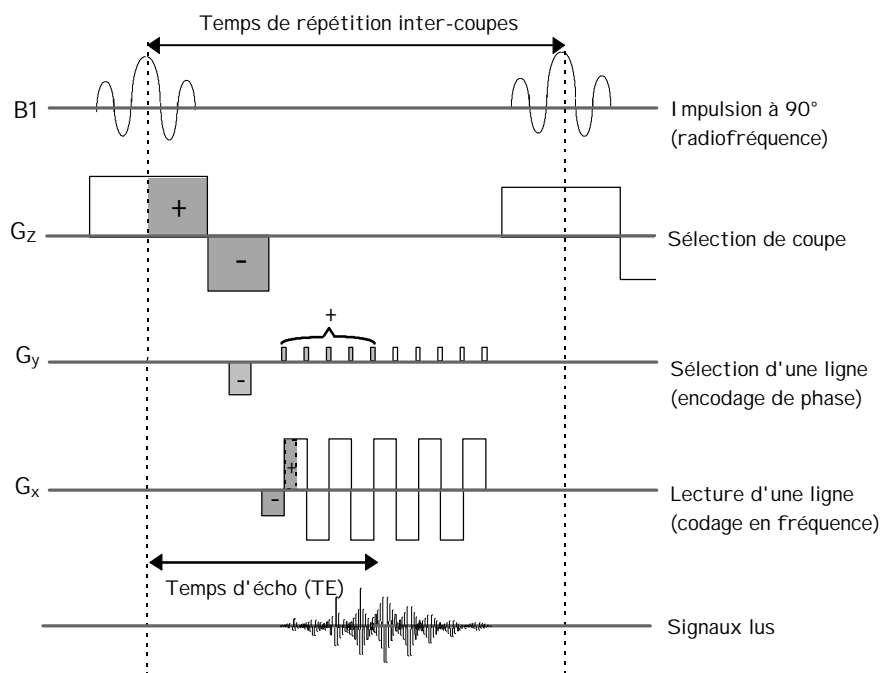


Figure 20 : Séquence d'acquisition echo-planar en écho de gradient

On appelle temps d'acquisition le temps nécessaire pour enregistrer un volume d'image complet. Le temps de répétition (TR) correspond en général à la périodicité des acquisitions volumiques. Au mieux, le temps de répétition est égal au temps d'acquisition.

On utilise aussi les termes temps de répétition inter-coupe pour décrire la périodicité d'acquisition des coupes dans un volume. Dans le cas de la séquence echo-planar il s'agit du temps écoulé entre deux impulsions radiofréquence successives (voir Figure 20).

L'avantage de la séquence echo-planar est bien sûr sa rapidité. Il est ainsi possible d'acquérir une coupe en une centaine de millisecondes et donc, en répétant l'acquisition, de suivre l'évolution du signal dans une région du cerveau avec une bonne résolution temporelle. Pour cette raison, c'est une séquence privilégiée pour réaliser de l'imagerie d'activation.

1.1.5 *Contraste des images*

Après avoir vu les notions de base concernant l'imagerie par résonance magnétique, il nous semble important de noter les différents types de contrastes qui participent à l'allure finale de l'image. Nous verrons qu'il est possible de choisir le type d'image souhaité en fonction de la séquence d'acquisition utilisée.

Densité de protons

En imagerie, c'est le signal provenant de la résonance des noyaux d'hydrogène (protons) qui nous intéressera. Son amplitude est directement proportionnelle à la quantité de protons — et donc d'eau — dans le tissu. Un tissu riche en protons, comme le liquide céphalo-rachidien ou la matière grise, émettra donc généralement plus de signal qu'un tissu à faible teneur en eau, comme l'os ou la graisse.

Cependant la quantité de protons n'est pas l'unique source de contraste. Nous avons vu en effet qu'il existait des temps de relaxation, dits T1 et T2, caractéristiques du comportement du moment magnétique macroscopique au cours du temps. Or les valeurs de T1 et T2 dépendent des tissus dans lesquels se trouvent les noyaux atomiques en résonance. Il est alors possible, en jouant sur les séquences d'acquisition, de donner plus ou moins d'importance à ces paramètres dans l'élaboration du contraste des images, de façon à favoriser le signal issu de tel ou tel tissu.

Pondération en T1

On parle de pondération en T1 lorsque le contraste de l'image traduit principalement les variations de T1 entre les divers tissus. Une telle pondération est obtenue, en choisissant un temps de répétition (TR) de l'ordre du T1 moyen des tissus environnants. De cette façon, seuls les tissus ayant un T1 plus court que le TR ont le temps de voir le moment longitudinal repousser entre deux impulsions à 90°. Le moment magnétique transverse — issu de la bascule du moment longitudinal — sera alors maximum, de même que le signal RMN induit. Au contraire, les tissus de T1 plus long n'émettront qu'un signal atténué (Voir Figure 21).

Pondération en T2

L'image est dite pondérée en T2 lorsque le contraste de l'image traduit principalement des variations liées au T2 des tissus. Pour obtenir une telle pondération, il faut choisir à la fois un TR long, de façon à ne pas subir la pondération en T1, et un temps d'écho (TE) de l'ordre de grandeur du T2 moyen des tissus, de façon à maximiser la différence de signal entre tissus à court T2 et tissu à long T2. En effet, pour un temps d'écho très court — juste après la fin de l'impulsion radiofréquence, par exemple — tous les tissus ont un moment magnétique transverse maximum (Figure 21).

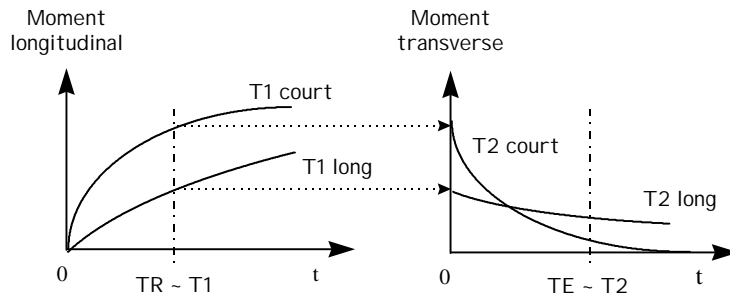


Figure 21 : Pondération en T1 (à gauche) et T2 ou T2* (à droite)

De plus, pour ne pas subir l'influence de l'hétérogénéité du champ magnétique qui peut modifier la mesure de T2 (voir *Pondération en T2**), on utilise une séquence à écho de spin.

*Pondération en T2**

Nous avons vu que T2 correspond à un temps de décroissance du moment magnétique transverse qui est caractéristique des tissus. En pratique, le champ magnétique n'est pas homogène, ce qui peut perturber localement la fréquence de résonance spins, accélérer le déphasage des moments magnétiques microscopiques et précipiter ainsi la chute du moment magnétique transverse observé. La décroissance du signal est toujours exponentielle mais sa constante de temps est plus courte que T2, on l'appelle T2*.

La valeur de T2* est donnée par la formule $1/T2^* = 1/T2 + 1/T2'$, où T2' est la décroissance liée à l'inhomogénéité du champ magnétique.

Pour être sensible à ce T2*, on utilise généralement une séquence à écho de gradient. Nous verrons par la suite que la pondération en T2* permet d'obtenir des images d'activation.

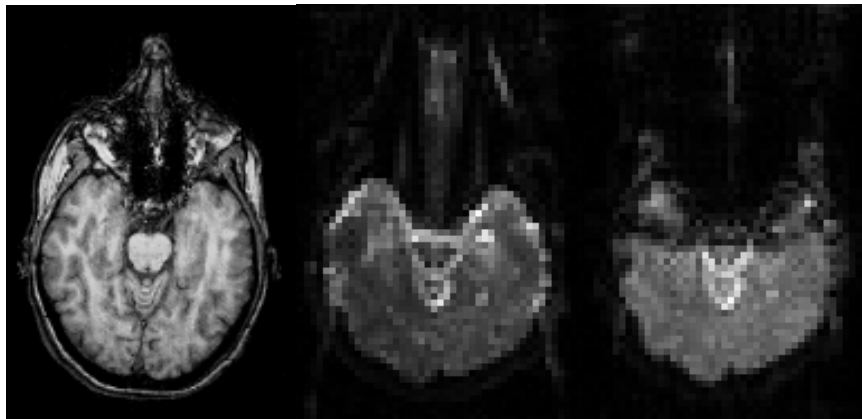


Figure 22 : De gauche à droite, exemples d'images pondérées en T1, T2 et T2*

Dynamique de la résonance magnétique au cours des acquisitions et évolution du contraste

Lorsqu'on effectue une série d'acquisitions successives, un certain nombre d'acquisitions est nécessaire avant d'atteindre ce qu'on appelle l'équilibre dynamique du signal de résonance. À la première acquisition, le volume cérébral est soumis pour la première fois à une impulsion radiofréquence, le moment magnétique longitudinal à basculer est alors maximal. À l'acquisition suivante, pour peu que le temps de répétition soit plus court que le T1 du tissu environnant, le moment longitudinal n'a pas eu le temps de repousser complètement. Le signal est donc plus faible dans les régions au T1 long. Autrement dit, la deuxième image est plus

pondérée en T1 que la première. Cette différence se retrouve ensuite dans les images suivantes de façon atténuée, jusqu'à ce qu'on atteigne finalement l'équilibre dynamique où les images présentent leur contraste définitif. Cet équilibre est d'autant plus long à obtenir que le temps de répétition est court.

1.2 Bases physiologiques des images fonctionnelles en IRM

Idéalement, on souhaiterait étudier directement l'activité neurale induite par les différentes conditions de stimulation, comme c'est le cas en électrophysiologie. Cependant, nous avons déjà dit que les méthodes d'imagerie ne permettent pas d'observer directement ce phénomène mais seulement une conséquence de l'activité neurale sur le métabolisme ou l'hémodynamique.

Nous avons vu au paragraphe précédent l'origine physique du signal en IRM. Nous allons donc maintenant essayer de décrire de façon simplifiée ce que l'on sait sur les liens qui existent entre l'activité électrique des neurones et le signal dynamique finalement observé en IRM.

1.2.1 L'activité neurale

L'activité d'un neurone se traduit par l'élaboration et l'émission de potentiels d'action au niveau du corps cellulaire. Le potentiel d'action est une dépolarisation transitoire de la membrane du neurone. Ces potentiels d'action se propagent le long de la fibre nerveuse (axone) depuis le corps du neurone jusqu'à la synapse. La vitesse de propagation est d'environ 1 m.s^{-1} et varie selon la grosseur de l'axone. Au niveau de la synapse, le message électrique est traduit en un message chimique par la libération de neurotransmetteurs dans la fente synaptique. Le signal peut ainsi être transmis au niveau de l'arbre dendritique (terminaisons nerveuses réceptrices du neurone) ou directement au niveau du corps cellulaire d'un neurone aval. Quand la somme de ces excitations amonts dépasse un certain seuil, elle peut induire l'activité du neurone aval qui émet à son tour un potentiel d'action.

1.2.2 Le couplage hémodynamique

Le couplage hémodynamique, suggéré par Roy et Sherrington (1890), désigne la chaîne métabolique qui expliquerait comment et dans quelle mesure l'activité neurale modifie l'hémodynamique régionale. La connaissance d'un tel couplage serait de premier intérêt étant donné que l'imagerie ne nous donne accès à l'activité neurale que par le biais de l'hémodynamique. Nous verrons d'ailleurs par la suite que la méconnaissance du lien qui existe entre ces deux phénomènes — neural et vasculaire — peut poser certains problèmes lors de la détection de l'activité cérébrale. Malheureusement, les conditions de ce couplage, et son existence même, restent actuellement sujet à controverse.

Selon Fox et Raichle (1986), pendant l'activation, il existe plutôt un découplage entre le flux sanguin (ou perfusion) et le taux de consommation d'oxygène. Ce terme découplage traduit la grande disproportion qui a pu être observée entre la faible surconsommation d'oxygène des neurones en activité par rapport aux neurones au repos (0 -15%) et la forte augmentation du flux sanguin (30 - 50%) qui y succède.

Frahm *et al.* (1996) suggèrent que le découplage entre la perfusion et la consommation d'oxygène, à la suite d'un changement d'état neural, ne serait que transitoire. Un métabolisme anaérobie, associé à une production de lactate, se mettrait en place pendant la phase initiale de l'activité. Il serait accompagné d'un ajustement rapide du flux sanguin. Ce n'est que dans un second temps que ce mécanisme serait suivi par un ajustement — plus lent — du métabolisme

oxydatif du glucose (avec une consommation accrue d'oxygène). L'écart entre la disponibilité en oxygène et sa consommation se réduirait ainsi jusqu'à aboutir à un recouplage de la perfusion et de la consommation d'oxygène, quelques minutes après le changement d'état neural.

Hoge *et al.* (1999) trouvent un couplage linéaire entre la perfusion et la consommation d'oxygène, ces deux variables restant constamment dans un rapport de 2 pour 1 quel que soit le niveau d'activité neurale.

Buxton et Frank (1997) enfin, soutiennent l'hypothèse d'un couplage très étroit entre la perfusion et le besoin en oxygène des neurones. L'accroissement apparemment excessif du flux sanguin serait en fait parfaitement adapté et servirait seulement à compenser la perte d'efficacité des échanges gazeux lorsque la vitesse du sang augmente dans les capillaires.

1.2.3 Le signal BOLD

Grâce au couplage hémodynamique, la perfusion régionale est un indice de l'activité cérébrale. Il n'est pas dans notre intention de détailler ici les différentes méthodes permettant d'évaluer la perfusion. Nous contenterons donc simplement d'introduire et de décrire le principe du « BOLD » qui est actuellement le moyen le plus utilisé pour réaliser les images d'activation cérébrale.

Principes physiques et physiologiques

On appelle produit de contraste une substance dont la présence modifie les images réalisées de façon à mettre en valeur l'organe ou le phénomène que l'on souhaite observer.

En IRM, on utilise des produits de contraste ayant des propriétés magnétiques. Une substance paramagnétique a pour effet de modifier localement le champ magnétique, en conséquence elle modifie la relaxation magnétique transverse des protons alentour, caractérisée par $T2^*$ (cf. § 1.1.5, p 57). Une pondération des images en $T2^*$ permettra donc d'observer la concentration d'un produit paramagnétique dans le sang.

Les premières études d'IRM fonctionnelle, destinées à observer la perfusion cérébrale en réponse à une stimulation sensorielle, ont utilisé un produit de contraste paramagnétique exogène — en général du Gadolinium (Belliveau *et al.*, 1991).

Cependant, il existe dans le sang un produit de contraste naturel : la désoxyhémoglobine. À l'état libre, la molécule d'hémoglobine est paramagnétique et raccourcit le $T2^*$ des tissus où elle se trouve. Une fois combinée avec l'oxygène, l'hémoglobine devient diamagnétique et ne modifie plus la valeur du $T2^*$.

Nous avons vu (§ 1.2.2, p 58) qu'outre le volume sanguin régional, la concentration du sang en désoxyhémoglobine, aussi, variait avec l'activité cérébrale. En pratique, une image pondérée en $T2^*$ sera sensible à cette concentration d'oxygène du sang : les tissus contenant des vaisseaux riches en désoxyhémoglobine présenteront un signal moindre que les tissus contenant des vaisseaux riches en hémoglobine oxygénée. C'est ce signal $T2^*$, pondéré par les variations de perfusion et le degré d'oxygénation du sang, qu'on appelle signal BOLD (Blood Oxygen Level Dependent) (Ogawa *et al.*, 1990).

Évolution du signal BOLD pendant l'activité neurale

Dans les régions en activité, nous avons vu que la légère surconsommation d'oxygène des neurones (de l'ordre de 5%) était largement compensée par une augmentation massive du flux sanguin. En conséquence de ce phénomène, la concentration locale en hémoglobine oxygénée

s'accroît notablement dans les vaisseaux proches des neurones actifs. On appelle souvent « effet BOLD » l'importante variation du signal BOLD qui en résulte.

Certains auteurs ont également mis en évidence des effets transitoires en début et fin de stimulation neurale qui révèlent une évolution du signal BOLD plus complexe : on observe parfois un creux au début de la courbe de réponse (« initial dip »), correspondant à une diminution du signal BOLD immédiatement après le début de l'activité neurale. De même, à la fin de l'activation, le signal peut chuter à une valeur inférieure au niveau de base, avant de retrouver sa valeur de départ (« final undershoot »).

La diminution initiale du signal BOLD, qui traduit un accroissement relatif de la concentration en désoxyhémoglobine, a été interprétée par certains comme le reflet de la surconsommation d'oxygène des neurones, avant qu'elle ne soit compensée par l'afflux sanguin. Cependant cette interprétation ne fait pas l'unanimité.

En particulier, Buxton *et al.* (1998) proposent un modèle bio-mécanique qui permet d'expliquer les divers phénomènes observés en IRM (effet BOLD, baisses de signal initiale et finale) tout en conservant l'hypothèse d'un couplage étroit entre hémodynamique et besoin des neurones en oxygène (cf. § 1.2.2, p 58). Ce modèle dit « du ballon » repose sur la différence d'élasticité entre secteurs veineux et artériel. Le secteur veineux peut facilement augmenter sa capacité volumique de façon à absorber un afflux sanguin. Le secteur artériel, en revanche, se plie moins à la déformation et une augmentation de flux n'aura pas d'effet sur le volume artériel. Au niveau d'une région activée, la consommation accrue d'oxygène nécessite une forte augmentation du flux sanguin artériel. L'afflux sanguin va faire augmenter le volume des vaisseaux en aval de la région activée en faisant gonfler le compartiment veineux comme un ballon.

Selon cette théorie, le creux initial dans la courbe BOLD ne serait pas dû à l'augmentation de la consommation d'oxygène mais à l'accroissement du volume veineux. Celui-ci serait retardé par rapport à l'afflux sanguin entraînant ainsi une augmentation transitoire de la concentration en désoxyhémoglobine dans le compartiment veineux. De même, la baisse finale s'expliquerait par un retour du volume à son point de départ plus lent que le retour du flux.

Signal tissulaire, signal vasculaire

Dans la même étude, Buxton *et al.* (1998) indiquent qu'il est possible d'observer deux types de signaux : ceux impliquant un effet BOLD modéré accompagné d'effets transitoires et ceux présentant un fort effet BOLD sans effet transitoire. Les premiers proviendraient du parenchyme cérébral (autour des capillaires). Les seconds seraient plutôt issus des veines de drainage. L'explication vient de ce que les veines drainantes sont de plus gros calibre. L'effet BOLD serait donc plus important. En revanche, leur volume est d'autant moins variable, d'où une diminution des effets transitoires.

D'une manière générale, la question de l'origine spatiale du signal BOLD demeure en suspens. Il est probable qu'elle n'est pas unique. Cependant, il semblerait que les acquisitions effectuées à hautes valeurs de champ magnétique favorisent le signal d'origine tissulaire au dépend du signal vasculaire.

1.2.4 Caractéristiques des images BOLD

En résumé, les images BOLD sont pondérées en T2* et elles ont pour but de mettre en évidence des variations locales d'oxygénation traduisant indirectement une activité neurale. Elles sont donc réalisées de préférence à l'aide d'une séquence d'acquisition rapide.

Maintenant que nous avons vu les origines physiques et physiologiques du signal BOLD, il semble utile de faire le point sur les différentes caractéristiques des images fonctionnelles BOLD. Ceci nous permettra d'abord de montrer les avantages et inconvénients liés à cette modalité d'acquisition. Par la suite, cela éclairera le rôle des différents traitements que nous nous proposons d'appliquer à ces images.

Résolution spatiale et temporelle

Comme il faut souvent un temps de latence et d'intégration assez important avant que l'activité électrique n'ait une répercussion sur l'hémodynamique, l'activité cérébrale est vue à travers un filtre temporel. Ceci ne poserait pas problème si le filtre en question était parfaitement connu. Dans ce cas en effet, une simple déconvolution linéaire permettrait de remonter au signal neural (Buckner, 1998). Malheureusement, nous avons vu que les caractéristiques du couplage hémodynamique sont encore loin d'être élucidées. De plus, plusieurs travaux récents semblent montrer que l'on n'a plus à faire à un filtre linéaire lorsque les événements neuraux sont très rapprochés dans le temps (Friston *et al.*, 1998 ; Glover, 1999).

Un problème similaire se pose en ce qui concerne la résolution spatiale des images BOLD. En effet, quelle que soit la performance des imageurs utilisés, il demeure une incertitude quant à la localisation du signal observé. On peut en effet envisager que les capillaires fournissant de l'oxygène se trouvent à une certaine distance des neurones effectivement activés ; et nous avons vu aussi que le signal BOLD pouvait provenir de veines de drainage situées elles-mêmes à distance des capillaires. Il faut donc garder à l'esprit qu'il existe sans doute un biais entre le véritable lieu de l'activité neurale et la localisation qu'on pourra établir par l'intermédiaire du signal BOLD.

Chronométrie

La question de la chronométrie mentale n'est pas seulement liée au problème de la résolution temporelle. Pour pouvoir comparer de façon satisfaisante les délais de réponse entre aires cérébrales, il faudrait probablement être capable de remonter aux événements neuraux. La simple comparaison des temps de réponse BOLD entre deux aires cérébrales distinctes risque en effet de traduire des variations régionales du couplage hémodynamique plutôt que des temps d'intégration différents.

1.2.5 Les artefacts liés à la séquence d'acquisition

Outre les caractéristiques décrites liées au signal BOLD lui-même, on rencontre également dans les images des artefacts liés à la séquence d'acquisition. Nous avons vu en effet que la séquence d'acquisition devait, d'une part, permettre une pondération en T2* pour que l'effet BOLD soit visible et, d'autre part, être rapide pour pouvoir suivre l'évolution du signal BOLD dans le temps.

Perte de signal

Il se trouve malheureusement que la première contrainte a un effet délétère sur les parties de l'image correspondant aux régions fronto-orbitales et à la partie antérieure des pôles temporaux (voir Figure 23). Dans ces régions en effet, la présence d'une interface entre les tissus cérébraux à forte composante aqueuse et l'os (les rochers au niveau du pôle temporal ou l'orbite sous le lobe frontal) engendre d'importantes perturbations du champ magnétique. Or, nous avons vu que celles-ci ont pour conséquence d'atténuer le signal pondéré en T2*

(§ 1.1.5, p 57). En l'occurrence, la perte de signal est telle que ces régions deviennent pratiquement inaccessibles à l'observation.

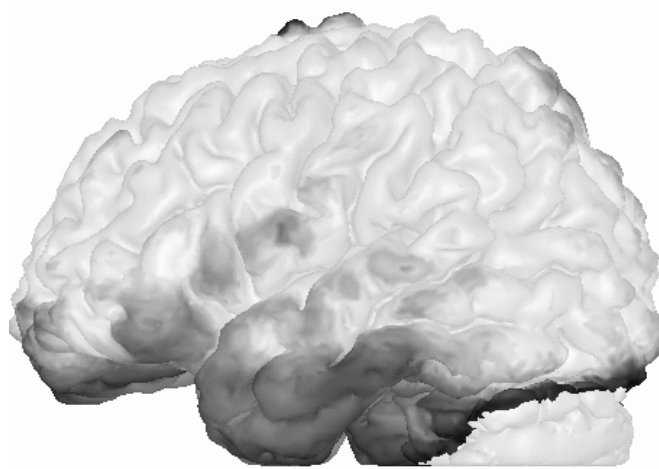


Figure 23 : Localisation des pertes de signal liées à la pondération en T2*

Sur la Figure 23, les parties sombres indiquent, chez un sujet, les régions anatomiques qui subissent une forte atténuation du signal pondéré en T2*. La ligne noire au niveau du cervelet correspond à la limite du champ de vue des images T2* acquises.

Distorsions géométriques

L'utilisation d'une séquence echo-planar, pour répondre à la contrainte de rapidité, est à l'origine d'un deuxième type d'artefact se traduisant par des distorsions de l'image. En pratique l'image obtenue semble avoir subi un écrasement ou une élongation dans la direction d'encodage de phase (voir Figure 24).

Nous avons vu (§ 1.1.3, p 52) que le principe du codage spatial des images reposait sur l'équivalence entre la position d'un point dans l'espace et la fréquence temporelle du signal émis. Des distorsions peuvent donc apparaître si la fréquence provenant d'une région cérébrale ne correspond pas à celle imposée par le gradient d'encodage. La fréquence erronée induit alors dans l'image un déplacement apparent de la région par rapport à sa position réelle.

En général, cet effet est négligeable, car l'intensité des perturbations locales de champ magnétique qui sont à l'origine de ces erreurs est petite devant celle des gradients d'encodage. Dans le cas des images BOLD cependant, deux facteurs contribuent à rendre ce phénomène non négligeable. D'une part, la pondération en T2* favorise la sensibilité du signal aux modifications du champ magnétique local. D'autre part, le temps nécessaire pour récupérer le signal encodé par la phase, en echo-planar, est beaucoup plus long que pour acquérir le signal codé en fréquences (acquisition d'une ligne complète selon x entre deux points successifs du signal selon y, voir Figure 19, p 54).

Ce temps d'acquisition allongé selon y compense la faible intensité des effets, on observe alors des déplacements des structures mais uniquement dans la direction de l'image correspondant à l'axe d'encodage de phase — en général l'axe antéro-postérieur. On notera aussi que ces distorsions se situent principalement dans les régions les plus soumises à des perturbations locales du champ magnétique, à savoir les pôles temporaux et les régions orbito-frontales, à proximité des zones de perte de signal, ainsi que le pôle occipital.

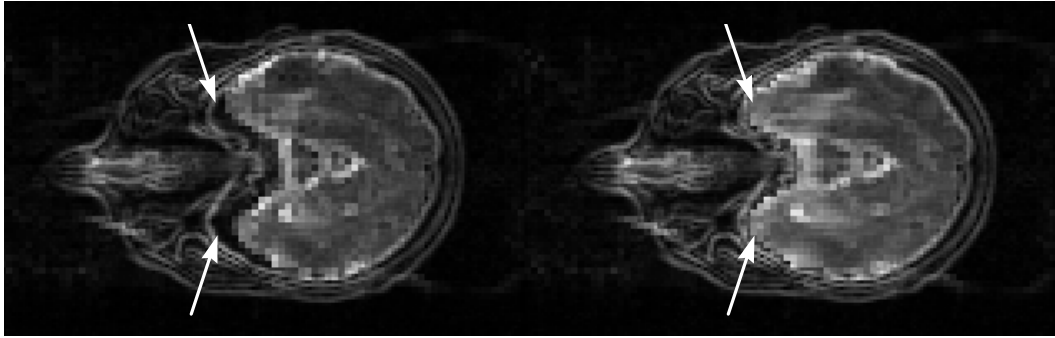


Figure 24 : Distorsions de l'image BOLD par rapport aux contours anatomiques, avant et après correction

Ces distorsions peuvent être corrigées, au moins en partie, à condition de connaître les variations du champ magnétique qui en sont à l'origine. Pour cela, on acquiert des images dites « double-écho » qui permettent de mesurer l'amplitude du déphasage en tout point de l'image. À partir de la carte de déphasage ainsi obtenue, il est possible de remonter aux valeurs du champ magnétique puis d'en déduire les déplacements subis par chaque point de l'image (exemple Figure 24).

Fantôme de Fourier

Le dernier défaut dont nous parlerons est lié au mauvais réglage des gradients d'encodage entre la lecture des lignes paires et la lecture des lignes impaires. Il se traduit par l'apparition d'une deuxième image du cerveau, d'intensité plus faible, décalée d'un demi-champ de vue par rapport à l'image principale (« image fantôme » ou « fantôme de Fourier »).

L'inconvénient de cet artefact est double. D'une part le signal présent dans l'image fantôme est perdu pour l'image principale. D'autre part, les zones où le fantôme se superpose à l'image principale sont sujettes à des phénomènes d'interférence particulièrement sensibles aux mouvements du sujet, ce qui rend l'interprétation du signal dans ces régions particulièrement délicate.

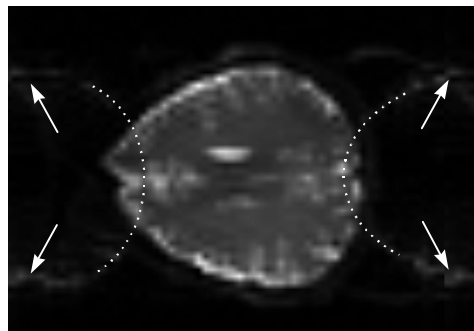


Figure 25 : Fantôme en echo-planar

Sur la Figure 25, les flèches indiquent les parties du fantôme présentant la plus grande intensité de signal ; la ligne pointillée montre la zone de superposition entre l'image fantôme et l'image principale.

2 Dessin de protocole

2.1 Définitions

2.1.1 Paradigme

Le terme paradigme ou paradigme expérimental désigne en théorie la séquence de stimulations et actions à exécuter par le sujet.

Par extension, on appelle parfois paradigme la fonction modélisant le déroulement temporel attendu de la réponse cérébrale à cette séquence expérimentale.

2.1.2 Stimulation passive

L'expression est paradoxale, elle désigne cependant une situation expérimentale courante. Le sujet a en général pour consigne de demeurer attentif à tout événement perceptif, mais n'est pas supposé réaliser de tâche cognitive (action motrice ou verbale, mémorisation...) en réponse aux stimulations qui lui sont imposées : il est donc considéré comme passif.

2.1.3 Protocole en blocs

Les protocoles en blocs ont pour caractéristique de faire répéter continûment la même tâche au sujet pendant une période de plusieurs secondes, voire plusieurs dizaines de secondes. S'il s'agit de stimulation passive, c'est le stimulus qui va être maintenu ou répété pendant cette période. Les protocoles en blocs font ainsi alterner plusieurs périodes de stimulations continues (passive ou non), de façon à pouvoir étudier le niveau d'activité cérébrale en fonction des conditions expérimentales.

2.2 Dessin catégoriel

2.2.1 Méthode soustractive

La méthode dite soustractive est en fait le type d'analyse le plus simple. Il s'agit de comparer directement les niveaux de signal entre deux états afin de mettre en évidence la localisation d'un processus cognitif particulier. Le processus cognitif qui nous intéresse est isolé par la soustraction de deux tâches : une tâche de contrôle et une tâche test qui est supposée différer de la tâche contrôle uniquement par la présence du processus cognitif que l'on souhaite étudier.

Cette méthode bien que largement utilisée pose certains problèmes. La première difficulté réside dans la définition des deux tâches qui doivent comporter exactement les mêmes composantes cognitives à l'exception du processus d'intérêt (voir Tableau 1). Ceci est d'autant plus délicat à contrôler que même si une tâche n'implique pas explicitement un processus cognitif celui-ci peut être déclenché implicitement. De plus, il faut supposer que lorsqu'on « ajoute » le processus d'intérêt aux autres composantes de la tâche de contrôle, celui-ci n'aura pas d'influence sur celles-là et que la différence observée sera bien imputable au processus d'intérêt et non à une modification de l'activité liée aux autres composantes.

Tableau 1 : Soustraction cognitive (d'après Price et Friston, 1997)

Processus cognitif	Tâche Test	Tâche contrôle
1		
2		
3		
4 (PI)		
5		

2.2.2 Conjonction

Dans un dessin expérimental de conjonction, on suppose que le processus d'intérêt est le seul à intervenir de façon commune à deux tâches (voir Tableau 2).

Tableau 2 : Conjonction cognitive (d'après Price et Friston, 1997)

Processus cognitif	Paire I		Paire II	
	Tâche A	Tâche B	Tâche A	Tâche B
1				
2				
3				
4 (PI)				
5				

Ceci présente un double avantage théorique et pratique. Le processus d'intérêt n'est pas nécessairement accessible directement par la soustraction de deux tâches. En particulier si le processus d'intérêt est un processus « caché » qu'on ne peut pas isoler dans la chaîne de traitement. Si, par exemple, on recherche un centre de traitement du langage indépendant de la modalité d'expression utilisée, seule la conjonction des différentes modalités permettra de le mettre en évidence.

Pour identifier les régions de conjonction, deux approches ont été envisagées. La première consiste à rechercher les lieux où la réponse est similaire pour les deux tâches. En pratique, on sélectionne les régions présentant une forte activité dans l'une ou l'autre des conditions puis on élimine les régions pour lesquelles la différence d'activité entre les deux conditions est importante. Il faut donc que l'aire recherchée présente la même intensité d'activité dans les deux conditions expérimentales. Cette hypothèse est relativement contraignante. De plus cette conjonction est difficile à évaluer de façon quantitative.

La deuxième approche, plus simple, consiste à attribuer à chaque région une valeur de conjonction égale à sa plus faible activité. On conserve donc pour la conjonction la même unité de mesure que pour l'activité elle-même. Une forte conjonction signifie que la région a répondu de manière importante dans les deux conditions expérimentales. Une faible conjonction en revanche indique, ou bien deux réponses faibles — éventuellement identiques —, ou bien une réponse faible et une réponse forte.

2.3 Dessin paramétrique

Dans un dessin expérimental paramétrique, on ne compare plus la réponse à différents facteurs, on teste l'influence de la variation quantitative d'un paramètre donné. En général, on modélise cette influence par une fonction unique en faisant une hypothèse de linéarité de la réponse BOLD en fonction de la valeur du paramètre. L'analyse se fait alors simplement par le biais d'un test F (voir section suivante).

3 Détection de l'activité dans les données fonctionnelles

Une fois acquise la séquence d'images fonctionnelles pour un protocole expérimental donné, il s'agit de détecter et localiser dans le cerveau les modifications hémodynamiques traduisant une activité cérébrale. Nous avons vu dans la section 1 quelques connaissances physiques et physiologiques susceptibles de nous aider dans cette tâche. Par ailleurs, le cadre expérimental, dont différentes formes ont été décrites dans la section 2, impose *a priori* un certain nombre de contraintes qui nous permettent de limiter notre champ de recherche. En pratique, cela peut se traduire par une information concernant la localisation de l'activité attendue ou son déroulement temporel, par exemple.

Pour des raisons statistiques sur lesquelles nous reviendrons, ces informations *a priori* sont précieuses : de manière générale, elles nous permettent de rechercher l'activité avec une meilleure sensibilité et une plus grande efficacité. La méthode de détection que nous allons présenter repose sur l'existence de telles informations. Nous verrons que ces informations servent à construire un modèle à partir duquel il sera possible d'effectuer divers types de tests. Nous indiquerons également les avantages et les contraintes liées à ce type de méthode. Mais en tout premier lieu, nous allons évoquer les prétraitements effectués sur les données avant que celles-ci ne subissent l'analyse proprement dite.

3.1 Prétraitement des données

3.1.1 Correction du délai inter-coupes

Nous avons vu que l'acquisition des différentes coupes d'un volume fonctionnel peut prendre plusieurs secondes. Dans ces conditions, l'échantillonnage du signal d'activité BOLD n'est pas le même d'une coupe à l'autre. Ceci peut poser problème au moment de l'analyse des données, particulièrement lorsque cette analyse requiert la construction d'un modèle de réponse. Pour que la détection soit la plus robuste possible, l'échantillonnage du modèle doit correspondre à celui des données. Deux solutions sont possibles : construire un modèle discret différent pour chaque coupe ou rééchantillonner les données de façon à ce qu'on puisse utiliser le même modèle discret pour toutes les coupes.

Pour des raisons pratiques liées au logiciel d'analyse des données que nous utilisons, c'est cette deuxième solution qui a été choisie. La méthode de correction inter-coupes revient à effectuer une translation temporelle des données discrètes par un déphasage dans le domaine de Fourier. Cette correction est sans effet sur le contenu fréquentiel du signal si la contrainte de Nyquist a bien été respectée au moment de l'échantillonnage.

3.1.2 Correction des distorsions géométriques

Nous avons vu page 62 qu'il existait dans les images fonctionnelles — acquises en echo-planar — des distorsions géométriques. Ces distorsions peuvent être corrigées à condition d'avoir acquis pendant la séance expérimentale des images « double-écho ». L'algorithme de correction utilise les cartes de phase tirées de ces images pour retrouver le véritable déplacement subi par les pixels de l'image fonctionnelle. Nous nous sommes servis pour nos données d'un logiciel local implantant l'algorithme de correction proposé par Jezzard et Balaban (1995).

En pratique, on n'acquiert les images « double-écho » qu'une seule fois par examen. Comme les distorsions ne dépendent que de la géométrie de la tête et des réglages du champ magnétique statique effectué pour la série d'acquisitions, ceci est théoriquement suffisant. Néanmoins, les déplacements de la tête du sujet dans l'aimant de l'imageur sont susceptibles de modifier les cartes du champ magnétique. Outre les conséquences qui seront évoquées ultérieurement, les mouvements du sujet compromettent donc également la correction des distorsions.

3.1.3 Correction du mouvement et mise en correspondance d'images

Malgré les moyens de contention mis en œuvre pour minimiser les mouvements des sujets au cours de l'examen IRM, l'immobilisation n'est jamais complète ; et il est fréquent d'observer un mouvement de la tête du sujet, soit au cours d'une séquence d'acquisition, soit entre deux séquences d'acquisition successives au cours d'une même expérience.

Nous verrons au chapitre suivant que les mouvements de la tête du sujet au cours d'une séquence d'acquisition sont susceptibles d'influer sur la détection de l'activité cérébrale. Par ailleurs, les mouvements entre séquences compromettent la localisation des foyers d'activité et leur comparaison d'une session à l'autre. Il est donc nécessaire de mesurer et parfois de corriger les mouvements de tête qui ont pu avoir lieu lors d'un examen — il s'agit de réaligement intra-modalité. Enfin, il est important que les images fonctionnelles puissent être mise en correspondance avec l'image anatomique si l'on veut localiser les foyers d'activité par rapport à l'anatomie des sujets — on parle alors de mise en correspondance inter-modalités.

Les grandes méthodes de mise en correspondance intra-modalité utilisent soit les contours de l'image, soit ses niveaux d'intensité. La symétrie sphérique du crâne rend délicate l'utilisation de ses contours, car il reste toujours une incertitude de position en rotation, il faut alors utiliser des contours internes plus discriminants. Réciproquement, dans le cadre de l'imagerie d'activation, les niveaux de gris de l'image peuvent être modifiés par l'activité cérébrale et biaiser ainsi le réaligement entre des images acquises dans des conditions expérimentales différentes.

Dans le cadre de nos expériences, nous avons utilisé une méthode d'évaluation du mouvement fondée sur les niveaux de gris de l'image. Pour éviter les difficultés liées à ce type de méthodes, nous avons abouti aux règles suivantes. Nous mesurons les mouvements de la tête à l'intérieur des séquences d'acquisition. Si le mouvement est important la séquence d'acquisition est éliminée. Si l'amplitude du mouvement reste petite par rapport à la taille du voxel, aucune correction n'est effectuée de façon à ne pas multiplier le nombre de transformations susceptible de modifier le décours temporel du signal BOLD. Cependant, le cas où le mouvement est corrélé avec le paradigme expérimental reste un problème délicat dans la mesure où il peut s'agir, ou bien d'un véritable mouvement qui va perturber la détection de l'activité, ou bien d'une variation d'activité interprétée à tort comme un mouvement.

Dans le cas où plusieurs séquences d'acquisition sont réalisées au cours d'un examen, nous calculons une image moyenne de chaque session que nous recalons avec celles des autres sessions. La même correction de mouvement est alors appliquée à toutes les images d'une même session.

Quand les images sont acquises dans des modalités différentes, les niveaux d'intensité ne représentent plus une information pertinente pour la mise en correspondance. En IRM, il s'agit le plus souvent de recalcr les images fonctionnelles avec les images anatomiques — recalage anatomo-fonctionnel. On utilise alors des méthodes de mise en correspondance des contours. En pratique, on peut aussi éviter cette étape en faisant l'hypothèse que le mouvement a été minime entre les deux acquisitions. C'est pourquoi nous avons généralement choisi d'aligner toutes nos images fonctionnelles sur la dernière — acquise juste avant l'image anatomique.

Il existe enfin une dernière étape possible de mise en correspondance, souvent appelée « normalisation anatomique ». Elle consiste à replacer les images anatomiques, et fonctionnelles, dans le repère de Talairach. La méthode d'origine (voir p 18) qui nécessite le repérage des commissures antérieure et postérieure est difficile à mettre en œuvre de façon automatique. En pratique, elle a donc été remplacée de façon courante par une simple mise en correspondance intra-modalité entre les images acquises et une image de référence déjà « normalisée ».

3.1.4 Question des interactions entre prétraitements

Les corrections décrites dans les trois paragraphes précédents ont pour but de faciliter la détection et la localisation de l'activité BOLD. Cependant, ces trois corrections ne sont pas indépendantes les unes des autres et leurs effets croisés sont mal connus. Elles sont de plus imparfaites.

Dans l'absolu, une parfaite correction des distorsions nécessiterait d'estimer le champ de phases pour chaque volume fonctionnel. En effet, un mouvement du sujet en déplaçant le crâne dans le champ magnétique modifie la distribution des phases de façon plus complexe qu'un simple déplacement rigide. De la même façon un mouvement du sujet interagit avec l'échantillonnage temporel du signal. Une des questions qui se pose est l'ordre dans lequel ces différentes corrections doivent être effectuées. Pour des raisons pratiques, on réalise la correction de distorsions en premier. Pourtant, il serait sans doute plus approprié de recalcr les images avant d'effectuer cette correction de façon à faire correspondre au mieux les transformations géométriques avec l'anatomie sous-jacente.

3.2 Le modèle linéaire général

3.2.1 Conditions d'application

La méthode d'analyse que nous allons décrire requiert certaines hypothèses sur la nature des données traitées. Le terme « linéaire » suppose ainsi que les données vérifient le principe d'additivité. Par exemple, si une stimulation entraîne une réponse BOLD dans une région, on s'attend à ce que la même stimulation répétée plusieurs fois dans le temps ait pour réponse la somme des réponses à chaque stimulation. Ceci semble vérifié pour des événements suffisamment distants dans le temps (i.e. séparés d'au moins 4 secondes selon Glover, 1999). Pourtant, quand les événements sont trop rapprochés, il a été montré qu'il existait des effets non linéaires. Ceux-ci nécessitent alors un traitement adapté qu'il est possible d'inclure explicitement dans le modèle linéaire (Friston *et al.*, 1998 ; Vazquez & Noll, 1998).

De même, la modélisation linéaire repose généralement sur une hypothèse d'invariance dans le temps de la réponse à une stimulation. Il est cependant possible de prendre en compte l'interaction temps-réponse en en faisant un élément du modèle à part entière.

De manière générale, bien que le modèle linéaire puisse paraître limité, il permet de traiter un grand nombre de phénomènes non linéaires, en approchant ceux-ci par des polynômes d'un ordre quelconque.

3.2.2 Construire un modèle des données

La première étape de l'analyse consiste à construire un modèle *a priori* des données fonctionnelles. Le modèle est un ensemble de fonctions définies par l'expérimentateur, où chaque fonction décrit un phénomène temporel susceptible de participer à l'allure des données. En règle générale, le modèle doit traduire le plan expérimental.

Dans le cas simple d'une alternance périodique de stimulation visuelle et de repos, on introduira par exemple dans le modèle une fonction périodique représentant l'effet de la stimulation sur l'évolution temporelle du signal BOLD. Si à cette stimulation visuelle périodique s'ajoute en milieu d'expérience une stimulation sonore continue, par exemple, on pourra introduire une fonction en escalier représentant l'effet de ce changement d'état. On obtient alors un modèle composé de deux fonctions (voir Figure 26).

On appelle covariables les différentes fonctions intervenant dans le modèle.

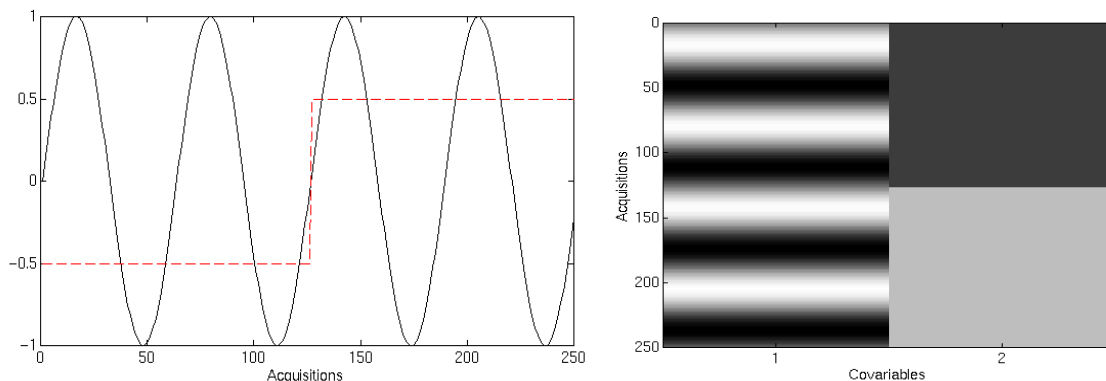


Figure 26 : Exemple de deux fonctions, à gauche, et représentation matricielle du modèle, à droite

Nous verrons que la représentation matricielle du modèle est particulièrement pratique pour les calculs de l'analyse. Par la suite, nous utiliserons donc également le terme de matrice de dessin expérimental ou simplement matrice de dessin pour désigner le modèle.

Covariables « d'intérêt » et « de non-intérêt »

Pour des raisons pratiques, on fait souvent la distinction entre des covariables (ou fonctions) dites « d'intérêt » et des covariables (ou fonctions) dites de « non-intérêt ». Nous précisons l'avantage de cette dichotomie lorsque nous décrirons le principe des tests F. Par mesure de prudence, nous souhaitons indiquer ici qu'il n'existe pas une répartition absolue des fonctions dans les catégories « d'intérêt » et « de non-intérêt ». Cet étiquetage dépend non seulement des conditions expérimentales générales mais aussi des questions précises posées par l'expérimentateur. La distinction n'a donc pas de réelle signification statistique et doit être considérée surtout comme une facilité de langage.

Modèle de la réponse BOLD

Une des difficultés lors de l'étape de construction du modèle consiste à fournir un modèle le plus réaliste possible de la réponse BOLD attendue. Nous avons vu en effet que le couplage hémodynamique n'était pas parfaitement élucidé et nos connaissances ne permettent pas de décrire précisément le signal BOLD à partir de l'activité neurale.

En pratique, plusieurs types de modèles de réponse BOLD sont classiquement utilisés. On peut par exemple modéliser une croissance exponentielle du signal afin de prendre en compte le délai qui existe entre le début de la stimulation et le maximum du signal BOLD.

Plus fréquemment, on considère que l'hémodynamique agit sur la réponse neurale comme un filtre, c'est ce qu'on appelle aussi l'hypothèse de convolution. Par ailleurs, on suppose que la réponse neurale suit à peu près exactement la stimulation. On modélise donc le signal BOLD en convoluant le décours temporel de la stimulation (i.e. de la réponse neurale attendue) par une fonction représentant la réponse impulsionnelle supposée du filtre hémodynamique (i.e. la réponse hémodynamique correspondant à une impulsion neurale). Cette réponse n'étant pas connue dans l'absolu, on utilise en général une fonction gaussienne ou poissonnienne.

Avec une fonction gaussienne, il est possible de modéliser indépendamment le délai, l'amplitude et la largeur de la réponse. Elle est donc relativement complexe à utiliser. Avec une fonction poissonnienne, le délai, l'amplitude et la largeur de la réponse ne sont pas indépendants. Un seul paramètre suffit donc à déterminer l'allure de la réponse. Les fonctions gamma, d'utilisation plus récente, permettent de modéliser et ajuster indépendamment le délai et la largeur de la réponse.

Enfin, il est aussi possible d'utiliser plusieurs fonctions pour modéliser une réponse. Cette approche laisse la possibilité de détecter des signaux d'allures et délais plus variés. Elle est donc moins contraignante quant à la forme de réponse attendue. En contrepartie, nous le reverrons par la suite, les tests de détection sont d'autant plus sévères que le nombre de fonctions utilisées pour modéliser une réponse est grand. Il faut donc accepter un compromis entre la qualité de l'ajustement — limitée par le choix du modèle — et la sévérité du test jugeant cet ajustement.

3.2.3 « Ajuster les données au modèle » : principe de la régression linéaire multiple

Une fois le modèle construit il s'agit de trouver, pour chaque voxel du volume cérébral, la combinaison linéaire des fonctions du modèle qui décrit au mieux le signal temporel de ce voxel. C'est ce qu'on appelle ajuster les données au modèle.

Nous nous intéresserons d'abord au cas simplifié où la matrice de dessin expérimental est de rang plein — i.e. toutes les covariables du modèle apportent une information distincte de celle des autres — et les données sont supposées indépendantes et identiquement distribuées dans le temps. Par ailleurs, nous ferons l'hypothèse que le nombre de données est strictement supérieur au nombre de covariables de façon à ce que les inconnues du problème puissent être déterminées de manière unique.

Méthode

Appelons \mathbf{Y} le signal temporel d'un voxel et \mathbf{X} la matrice de dessin expérimental. Supposons que \mathbf{Y} comporte N acquisitions. \mathbf{X} est composée des valeurs de chacune des M ($M < N$)

covariables que l'utilisateur a jugé utile de prendre en compte (f_1, \dots, f_M), à chaque temps d'acquisition (t_1, \dots, t_N).

$$\mathbf{Y} = \begin{pmatrix} y_1 \\ \vdots \\ y_i \\ \vdots \\ y_N \end{pmatrix} \quad \mathbf{X} = \begin{pmatrix} f_1(t_1) & \dots & f_j(t_1) & \dots & f_M(t_1) \\ \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ f_1(t_i) & \dots & f_j(t_i) & \dots & f_M(t_i) \\ \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ f_1(t_N) & \dots & f_j(t_N) & \dots & f_M(t_N) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_{11} & \dots & x_{j1} & \dots & x_{M1} \\ \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ x_{1i} & \dots & x_{ji} & \dots & x_{Mi} \\ \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ x_{1N} & \dots & x_{jN} & \dots & x_{MN} \end{pmatrix}$$

Le but est de minimiser l'erreur quadratique (critère des moindres carrés) entre les données dont on dispose et une combinaison linéaire des fonctions du modèle. Notons \mathbf{b} les coefficients, ou paramètres, de la combinaison linéaire. L'équation à résoudre s'écrit sous forme matricielle :

$$\mathbf{Y} = \mathbf{X} \cdot \mathbf{b}$$

où \mathbf{e} , l'erreur, est un vecteur colonne de même dimension que le vecteur de données \mathbf{Y} , et \mathbf{b} est un vecteur colonne de dimension M, i.e. comportant autant d'éléments qu'il y a de covariables dans \mathbf{X} .

Considérons $\hat{\mathbf{b}}$ les paramètres estimés et $\hat{\mathbf{Y}} = \mathbf{X} \cdot \hat{\mathbf{b}}$, que nous appellerons les données ajustées ou estimées. On appelle résidus ou erreur estimée, notée $\hat{\mathbf{e}}$, la différence entre les données réelles et les données estimées : $\hat{\mathbf{e}} = \mathbf{Y} - \hat{\mathbf{Y}}$.

Vérifier le critère de moindre carrés, revient à trouver les $\hat{\mathbf{b}}$ qui minimisent $S = \hat{\mathbf{e}}^T \hat{\mathbf{e}}$. « T » indique l'opération de transposition

En développant la formule, on obtient :

$$S = \sum_{i=1}^N \left[\mathbf{Y}_i - \left(\sum_{j=1}^M x_{ji} \cdot \hat{\beta}_j \right) \right]^2$$

S est minimale lorsque, pour tout m :

$$\frac{\partial S}{\partial \hat{\beta}_m} = 2 \sum_{i=1}^N (-x_{mi}) \cdot \left(\mathbf{Y}_i - \sum_{j=1}^M x_{ji} \cdot \hat{\beta}_j \right) = 0$$

c'est-à-dire lorsque :

$$\sum_{i=1}^N x_{mi} \mathbf{Y}_i = \sum_{i=1}^N \left(x_{mi} \sum_{j=1}^M x_{ji} \cdot \hat{\beta}_j \right) \text{ ou encore } \mathbf{X}^T \cdot \mathbf{Y} = (\mathbf{X}^T \cdot \mathbf{X}) \cdot \hat{\mathbf{b}}$$

L'estimation des β sous le critère des moindres carrés donne donc :

$$\hat{\mathbf{b}} = \mathbf{X}^+ \cdot \mathbf{Y}$$

où « + » désigne la pseudo-inverse de Moore-Penrose, avec $\mathbf{X}^+ = (\mathbf{X}^T \cdot \mathbf{X})^+ \cdot \mathbf{X}^T$

Exemple

Dans la Figure 27, on a représenté des données idéales composées uniquement d'une combinaison linéaire des fonctions du modèle représenté Figure 26, et de bruit blanc gaussien. En l'occurrence, les données Y correspondent à $2.f_1 + 3.f_2 + \varepsilon$, où ε suit une distribution normale centrée.

En reprenant les notations précédentes, on a $X = (f_1 \ f_2)$ et $\beta = \begin{pmatrix} 2 \\ 3 \end{pmatrix}$.

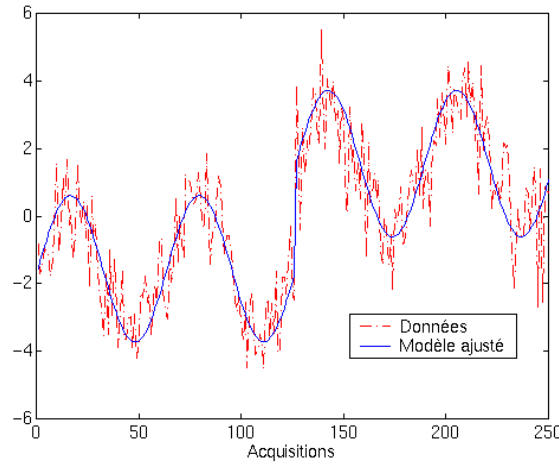


Figure 27 : Données idéales et modèle correspondant

Notons que le modèle idéalement ajusté correspondrait à la combinaison linéaire des fonctions du modèle qui a servi à construire les données — ici $2.f_1 + 3.f_2$. En pratique, la présence de l'erreur ne permet pas de retrouver les véritables coefficients de construction et l'ajustement nous donne respectivement comme coefficients 1,8692 et 2,9923 pour les covariables f_1 et f_2 .

Ce qui correspond à $\hat{\beta} = \begin{pmatrix} 1,8692 \\ 2,9923 \end{pmatrix}$.

3.3 Interprétation géométrique

Pour décrire les données et le modèle — et surtout les tests effectués sur ces données que nous allons décrire dans la suite — il est pratique d'utiliser une représentation géométrique.

Les données étant des séries temporelles de N acquisitions, elles peuvent être représentées par des vecteurs de l'espace \mathfrak{R}^N (à N dimensions). Et il en est de même pour les M fonctions du modèle (\mathbf{X}) qui comportent aussi N points d'échantillonnage temporel.

Considérons maintenant le sous-espace vectoriel de \mathfrak{R}^N engendré par les M vecteurs de \mathbf{X} . Ce sous-espace est de dimension égale ou inférieure à M selon que les fonctions du modèle sont ou non indépendantes.

D'un point de vue géométrique, l'ajustement des données au modèle correspond simplement à la projection des données \mathbf{Y} sur le sous-espace engendré par les fonctions de ce modèle (voir Figure 28). Ceci se retrouve dans les formules de la façon suivante : nous avons

vu que les paramètres de la combinaison linéaire minimisant l'erreur résiduelle vérifiaient $\hat{\mathbf{b}} = \mathbf{X}^+ \cdot \mathbf{Y}$ et par définition $\hat{\mathbf{Y}} = \mathbf{X} \cdot \hat{\mathbf{b}}$, donc :

$$\hat{\mathbf{Y}} = \mathbf{X} \cdot \mathbf{X}^+ \cdot \mathbf{Y}$$

On retrouve ainsi $\mathbf{X} \cdot \mathbf{X}^+$ — autrement écrit $\mathbf{X} \cdot (\mathbf{X}^T \cdot \mathbf{X})^+ \cdot \mathbf{X}^T$ — le projecteur orthogonal sur l'espace engendré par \mathbf{X} .

De même, les données ajustées $\hat{\mathbf{Y}} = \mathbf{X} \cdot \hat{\mathbf{b}}$ sont une combinaison des vecteurs de \mathbf{X} pondérés par les coefficients $\hat{\mathbf{b}}$. Elles appartiennent ainsi au sous-espace engendré par \mathbf{X} et apparaissent bien comme la projection des données \mathbf{Y} sur ce sous-espace. On les considère comme une représentation de dimension réduite des données réelles.

Quant à l'erreur estimée $\hat{\mathbf{e}}$, c'est la composante des données \mathbf{Y} orthogonale aux données ajustées $\hat{\mathbf{Y}}$. $\hat{\mathbf{e}}$ est toujours orthogonale à l'espace engendré par \mathbf{X} .

En particulier, l'équivalence entre une covariable et un vecteur ayant été précisée, nous pourrions par la suite employer indifféremment le terme fonction (dénomination analytique) ou direction (interprétation géométrique) pour désigner une combinaison linéaire de covariables.

3.4 Interroger un modèle : les cartes statistiques paramétriques

Interroger le modèle consiste à rechercher dans les données un signal en rapport avec le dessin expérimental. Les questions posées s'expriment sous forme de tests d'hypothèse.

3.4.1 Cartes F

On utilise un test F lorsqu'on souhaite savoir si une ou plusieurs covariables — que nous désignerons par H — participent véritablement et de façon non négligeable au signal BOLD observé.

Pour cela, on se donne deux modèles : l'un dit complet, l'autre réduit. Le modèle complet contient, entre autres, les covariables H à tester. Le modèle réduit G contient toutes les covariables présentes dans le modèle complet excepté celles testées.

On teste ensuite l'hypothèse nulle selon laquelle « le modèle complet ne permet pas d'expliquer plus de signal que le modèle réduit ». Si cette hypothèse est vérifiée, l'erreur résiduelle estimée à l'issue de l'ajustement des données au modèle complet ne devrait pas être plus petite que l'erreur résiduelle estimée à l'issue de l'ajustement au modèle réduit. Tester l'hypothèse nulle revient donc à tester la différence entre ces deux résidus.

$$F = \frac{\hat{\mathbf{e}}_G - \hat{\mathbf{e}}}{\hat{\mathbf{e}}} \cdot \frac{df(\hat{\mathbf{e}})}{df(\hat{\mathbf{e}}_G - \hat{\mathbf{e}})} = cste \cdot \frac{(\mathbf{Y} - \mathbf{G}\hat{\beta}_G)^2 - (\mathbf{Y} - \mathbf{X}\hat{\beta})^2}{(\mathbf{Y} - \mathbf{G}\hat{\beta}_G)^2}$$

Les $df(\cdot)$ représentent les degrés de libertés associés à chacun des espaces testés. Nous reviendrons sur leur calcul et leur signification à la section 3.6 (p 76). Ils viennent pondérer le test par une constante indépendante du signal testé.

Comme nous l'avons évoqué plus haut, on appelle parfois covariables « d'intérêt » les covariables testées : celles qui appartiennent au modèle complet mais pas au modèle réduit. Les

fonctions de « non-intérêt » ou fonctions non testées sont toutes celles présentes dans le modèle réduit (G).

D'un point de vue géométrique, le test F dépend d'une part de l'erreur résiduelle du modèle complet, et d'autre part de la projection des données sur l'espace orthogonal aux fonctions non testées (Y_G sur la Figure 28). Il faut noter en particulier que, si les deux sous-espaces engendrés par H et G ne sont pas orthogonaux, cette projection *ne* correspond *pas* à la projection orthogonale de Y sur l'espace des fonctions testées.

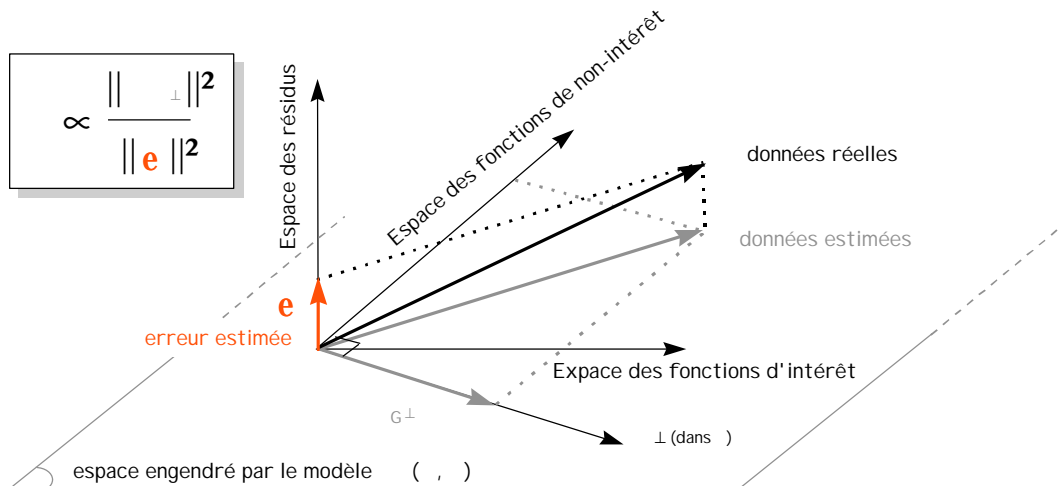


Figure 28 : Représentation géométrique d'un test F

3.4.2 Contrastes T

La raison d'être des contrastes est très liée à l'hypothèse de soustraction largement utilisée en imagerie. Il s'agit par exemple de comparer les réponses à deux conditions expérimentales, chacune des réponses étant modélisée par une covariable du modèle.

De façon générale, un contraste est défini par un vecteur \mathbf{c} comportant autant de composantes qu'il y a de covariables dans le modèle.

Pour tester le contraste, on estime la valeur de $T = \frac{\mathbf{c}^t \hat{\boldsymbol{\beta}}}{v(\mathbf{c}^t \hat{\boldsymbol{\beta}})}$,

où \mathbf{b} est le vecteur de paramètres et v désigne la variance.

T est un test de Student. On teste ensuite l'hypothèse nulle H_0 sur les paramètres ajustés ($H_0 : \mathbf{c}^t \cdot \hat{\mathbf{b}} = 0$).

D'un point de vue géométrique, tester un contraste revient à tester une direction particulière de l'espace du modèle. Cela signifie qu'il est toujours possible de ramener le calcul d'un contraste T au calcul d'une carte F. La valeur F est alors le carré de la valeur T. Contrairement au test F, le test T est donc signé et permet de tester non seulement la direction mais aussi le sens de la comparaison. Malgré l'équivalence qui existe entre les tests T et F, la forme « contraste » est souvent plus aisée à appréhender quand il s'agit de formuler une question de type comparaison.

Dans le cas de covariables orthogonales et normées, le passage du test T au test F est relativement intuitif, de même que l'interprétation géométrique du contraste. Le test T ($\mathbf{c}^T \cdot \mathbf{b}$) décrit en effet le produit scalaire entre un vecteur de données \mathbf{Y} ayant pour coordonnées \mathbf{b} et le vecteur de contraste ayant pour coordonnées \mathbf{c} dans l'espace (\mathbf{X}) du modèle. L'hypothèse nulle suppose un produit scalaire nul et donc un vecteur de données ajusté ($\hat{\mathbf{Y}}$) orthogonal au vecteur de contraste. Autrement dit, on teste l'hypothèse selon laquelle la direction \mathbf{c} ne participe pas au signal $\hat{\mathbf{Y}}$ observé. On retrouve ainsi l'expression d'un test F où l'espace des fonctions testées H se limite à la direction \mathbf{c} . Infirmer l'hypothèse nulle revient donc à trouver dans les données un signal correspondant à la combinaison linéaire des covariables pondérées par les coefficients du contraste (fonction $\mathbf{X} \cdot \mathbf{c}$).

3.5 Cas où les fonctions du modèle ne sont pas indépendantes

Deux fonctions qui ne sont pas orthogonales ou indépendantes possèdent une composante de signal en commun. C'est le cas, par exemple, quand une stimulation auditive et visuelle sont présentées au même instant. Les fonctions qui modélisent chaque type de stimulation ne sont alors plus indépendantes.

3.5.1 Influence sur les tests

Dans de telles situations, l'interprétation des tests n'est plus aussi intuitive. Il faut savoir que par la définition des tests, c'est toujours l'espace des fonctions non testées (G) qui prime par rapport aux fonctions testées (H). Mathématiquement, le résultat est donc le même que si toutes les fonctions testées avaient été préalablement orthogonalisées par rapport aux fonctions de non intérêt ou, autrement dit, que si l'on avait ôté aux fonctions testées le signal commun aux fonctions d'intérêt et de non-intérêt. Dans notre exemple de la double stimulation auditive et visuelle, orthogonaliser la fonction modélisant la stimulation visuelle par rapport à la fonction modélisant la stimulation auditive revient à attribuer le signal commun au départ à la seule stimulation auditive et à l'ôter de la fonction modélisant la stimulation visuelle.

La Figure 29 illustre l'influence de l'orthogonalisation des covariables sur la valeur des paramètres estimés. On peut noter en particulier que les covariables inchangées voient leur paramètre modifié. En revanche, les covariables qui ont été orthogonalisées — et dont la direction a donc été modifiée — conservent le même paramètre. Notons aussi que le modèle reste identique : l'espace engendré par l'ensemble des covariables n'est pas modifié lors de cette opération d'orthogonalisation.

Pour un test F ou T, le problème se pose uniquement si les espaces H et G ne sont pas orthogonaux. Par défaut, on testera uniquement le sous-espace de H orthogonal à G. Pour notre exemple, imaginons que l'on veuille tester l'influence de la stimulation visuelle (H) sur le signal BOLD. Seule la composante de signal qui est attribuable sans ambiguïté à la stimulation visuelle — i.e. les parties de la réponse correspondant à des stimulations visuelles sans stimulation auditive — sera prise en compte pour mettre en défaut l'hypothèse nulle. Et dans le cas extrême où les fonctions à tester seraient complètement redondantes par rapport aux fonctions de non-intérêt, l'hypothèse nulle ne serait jamais infirmée.

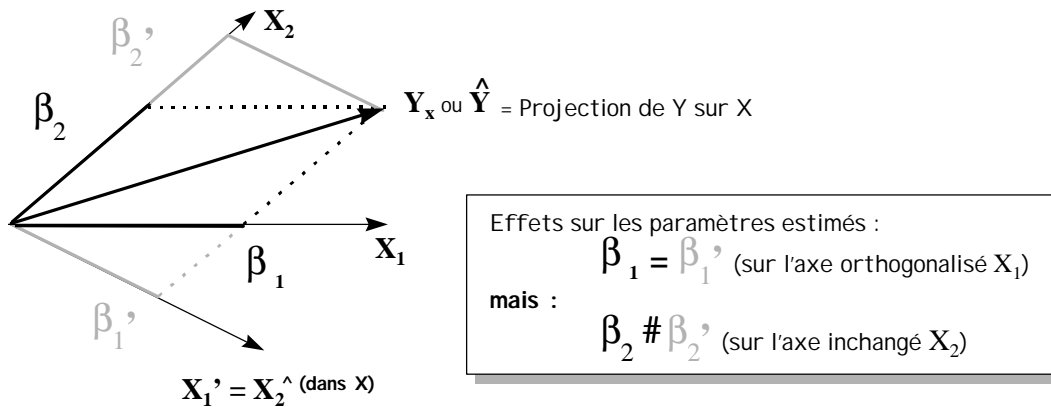


Figure 29 : Orthogonalisation des covariables

Quand la question est formulée sous forme de contraste (test T), le problème de l'orthogonalité des covariables est particulièrement délicat car, une fois que la direction testée a été orthogonalisée par rapport aux fonctions de non-intérêt, on ne sait plus l'interpréter comme un contraste des covariables initiales.

3.5.2 Orthogonalisation des covariables

Si l'on souhaite poser une question qui privilégie les fonctions d'intérêt, il est donc nécessaire d'orthogonaliser d'abord les fonctions de non-intérêt par rapport aux fonctions à tester. Autrement dit, on attribue aux fonctions testées le signal qui était commun aux fonctions d'intérêt et de non-intérêt. Supposons, par exemple, qu'une hypothèse nous permette d'affirmer que dans les cas de stimulations visuelle et auditive simultanées, seule la stimulation visuelle entraîne une réponse BOLD dans la région étudiée. On peut choisir d'attribuer la composante de signal ambiguë à la seule stimulation visuelle. Dans le cadre d'un test F, le signal commun sera alors également pris en compte pour mettre en défaut l'hypothèse nulle.

Du point de vue du calcul, nous avons montré qu'il est possible de réaliser cette orthogonalisation après l'ajustement des données, simplement en modifiant le contraste de façon adéquate (Andrade *et al.*, 1999). Pouvoir réaliser cette opération dans l'espace des paramètres est essentiel du point de vue temps de calcul associé au traitement des données. En effet, l'estimation des paramètres, qui implique l'ensemble des données et leur dimension temporelle, est très coûteuse en temps de calcul. Pour des modèles d'analyse de groupe à effet fixe par exemple (voir § 3.8), la dimension temporelle des données est souvent de l'ordre de 10^4 . En comparaison, le calcul d'une simple combinaison linéaire de ces paramètres — dont le nombre est de l'ordre de quelques centaines seulement pour ces modèles à effet fixe — est quasi instantanée sur un ordinateur personnel récent de puissance moyenne. Le gain est donc très important et permet une interrogation bien plus souple des modèles.

3.6 Inférence statistique

On effectue une inférence statistique lorsqu'on attribue à la valeur d'une statistique sa probabilité d'occurrence sous l'hypothèse nulle. Cette probabilité permet d'évaluer quantitativement dans quelle mesure l'hypothèse nulle est mise en défaut. Dans le cadre de la détection d'activation cérébrale, plus la probabilité d'observer cette statistique sous l'hypothèse nulle est faible, et donc plus on a de chance que le voxel ait effectivement répondu

au protocole. Le test statistique consiste à rejeter ou accepter l'hypothèse nulle avec un certain risque d'erreur en comparant la valeur de la statistique calculée à celle prise sous l'hypothèse de bruit seulement (hypothèse nulle).

3.6.1 Utilisation du Z-score

La distribution du test T étant connue, on peut associer à chaque valeur T, une probabilité d'occurrence. Réciproquement, il est possible d'associer à une probabilité donnée la valeur de n'importe quel test de distribution connue. C'est par cet intermédiaire que la valeur de T peut être convertie en « Z-score ». Contrairement au test T, la relation entre le Z-score et la probabilité ne dépend pas du nombre de degrés de liberté. On obtient ainsi une valeur de test plus facilement interprétable et comparable entre différentes analyses.

Couramment, on dira que la probabilité associée à un test est la probabilité de la statistique observée sous l'hypothèse nulle, et dépend donc d'abord de la distribution des valeurs de cette statistique sous l'hypothèse de bruit. Cependant, il existe différentes situations susceptibles de modifier cette probabilité que nous allons décrire ci-après.

3.6.2 Probabilité corrigée

Lors de l'analyse d'un protocole on peut envisager deux types d'approches. La première consiste à tester la réponse d'une région donnée. C'est par exemple le cas lorsqu'on souhaite étudier le comportement d'une aire prédéfinie dans différents types de conditions expérimentales.

Plus fréquemment en imagerie, l'approche est exploratoire. Il s'agit alors de tester le modèle de réponse sur le signal de chaque voxel dans le but de détecter toutes les régions répondant au protocole de stimulation.

D'un point de vue statistique, ces deux approches sont très différentes. Dans le premier cas, les hypothèses sont très restrictives en ce qui concerne la localisation du phénomène recherché et on effectue le test d'hypothèse en un nombre limité de points — i.e. un nombre limité de fois. Prenons pour exemple le cas le plus contraint où l'on teste le comportement d'un seul voxel : le test d'hypothèse est effectué une seule fois. La probabilité d'obtenir une valeur donnée au test ne dépend que de la distribution du test en question.

Dans le cas où l'on teste le modèle en plusieurs points, la probabilité d'obtenir une valeur donnée au cours de l'analyse est multipliée par le nombre de fois où le test a été réalisé de façon indépendante — ou, en première approximation, par le nombre de voxels sur lequel le modèle est testé. Pour un risque d'erreur donné, le nombre de voxels sélectionnés dépend donc directement du nombre de tests effectués. Par exemple, au seuil de 5%, le test de 10^4 voxels va donner lieu en moyenne à 500 voxels pour lesquels le test serait déclaré significatif.

La probabilité sera dite « corrigée » lorsque celle-ci prendra en compte le nombre de tests effectués, ici le nombre de voxels analysés. La procédure de correction consiste donc à modifier le seuil statistique pour chaque test de manière à contrôler le risque d'erreur pour l'ensemble des tests réalisés. La procédure dite de Bonferroni réalise cette correction en divisant le seuil statistique choisit par le nombre de tests réalisés (par exemple, si l'on souhaite travailler au risque d'erreur de 5% et que l'on réalise 100 tests, on choisira un seuil de 5/10000 pour chaque test). Cette procédure est valide dans tous les cas mais se révèle trop sévère lorsque les tests multiples réalisés ne sont pas indépendants. Les méthodes les plus souvent employées en imagerie fonctionnelle cérébrale calculent donc cette correction tenant compte de

la corrélation qui existe entre les tests ou, en d'autres termes, en s'appuyant sur le nombre de test « effectifs ».

3.6.3 Question de la sensibilité statistique

Compromis entre pouvoir de localisation et sensibilité

Une conséquence directe de ce qui est décrit ci-dessus est que, dans le cas d'une démarche inférentielle, où l'on souhaite pouvoir rejeter une hypothèse nulle en contrôlant le risque d'erreur sur l'ensemble des tests réalisés, il existe un compromis entre le nombre de régions que l'on souhaite tester et la sensibilité globale de l'analyse. Plus les hypothèses *a priori* sur les localisations possibles de l'activité cérébrale seront précises, plus le nombre de tests sera limité, et donc la correction pour les tests multiples faible.

Il est donc souvent intéressant d'utiliser des informations *a priori* afin de rendre les procédures de tests statistique plus sensibles. Nous avons par exemple employé ce type de stratégie en définissant fonctionnellement les zones cérébrales d'intérêts pour ne tester que celles-ci dans un second temps. Ceci nécessite cependant l'acquisition de données supplémentaires.

Choix du modèle

Si l'on souhaite se donner une souplesse importante dans la forme de la réponse temporelle modélisée ou si on dispose de peu d'hypothèses *a priori* sur la forme de la réponse attendue, on pourra choisir un modèle constitué d'un nombre important de fonctions. L'hypothèse *a priori* est relativement faible et le test est également peu sélectif puisque de multiples formes de réponse peuvent potentiellement être détectées.

En contrepartie, le test sur l'ensemble de ces fonctions sera en général moins sensible que si la forme de la réponse était parfaitement connue et modélisée par une seule fonction (ou covariable). C'est pourquoi il est intéressant de posséder un maximum de connaissances *a priori* qui se présenteront dans les tests sous forme de contraintes.

De la même façon que précédemment, pour le choix des régions à tester, il peut parfois être intéressant de procéder à des expériences préliminaires afin de déterminer une forme de réponse. Pour les expériences préliminaires, on choisira alors un modèle très souple, permettant d'estimer cette réponse avec un minimum d'*a priori* sur sa forme. Dans un deuxième temps, on testera l'ajustement des données de l'expérience principale à la forme de réponse précise ainsi estimée. On peut de cette façon utiliser une unique fonction pour modéliser la réponse sans risquer d'être trop éloigné de son allure réelle.

De manière générale, notons que plus le nombre de fonctions utilisées dans le modèle est grand, plus certains tests peuvent perdre en sensibilité.

Choix du test

De façon complémentaire, les tests eux-mêmes présentent des sensibilités différentes. Pour un même nombre de fonctions dans le modèle, la sensibilité d'un test F (test de Fischer sur le rapport de variance) — qui teste un espace de dimension n — est moindre que celle d'un contraste T — qui teste une seule direction de l'espace. Dans le cas du test F, on perd une grande quantité d'information *a priori*, car les valeurs des β ne sont pas contraintes. Elles sont laissées libres dans toutes les directions de l'espace testé.

Dans le choix du test comme dans celui du modèle, un compromis doit donc être fait entre la sensibilité du test et le nombre de directions à explorer.

Degrés de liberté

D'une manière générale, la sensibilité des tests est modulée par ce qu'on appelle le nombre de degrés de liberté. Il dépend du nombre d'échantillons temporels qui composent les données, du nombre de fonctions explicatives définies par l'utilisateur dans le modèle, et du nombre de ces fonctions effectivement testées par le test.

Par définition, un test F est ainsi pondéré au dénominateur et au numérateur par deux nombres de degrés de liberté (voir p 73). Celui du dénominateur est le rang du projecteur sur l'espace des résidus (espace orthogonal à celui de la matrice de dessin) ; ce qui correspond au nombre d'échantillons temporels indépendants des données moins le nombre de covariables indépendantes du modèle. Celui du numérateur correspond au nombre de directions indépendantes testées.

Pour un test T la pondération du dénominateur est la même que celle d'un test F. En revanche, le nombre de directions testées, qui correspondrait à la pondération du numérateur, est toujours égal à 1.

Nous allons voir dans la section suivante que le nombre de degrés de liberté effectif peut aussi être diminué lorsque les données ne sont pas indépendantes dans le temps.

3.7 Cas des données réelles

Le modèle linéaire général s'utilise le plus souvent lorsque les données analysées sont gaussiennes et distribuées indépendamment dans le temps. En pratique, les données d'IRM fonctionnelles ne suivent pas l'ensemble de ces contraintes. Ainsi, si la distribution de ces dernières peut être raisonnablement bien approchée par une distribution normale, l'hypothèse d'indépendance dans le temps ne tient pas (Zarahn *et al.*, 1997). Les données possèdent en effet une corrélation temporelle qui n'est pas nécessairement identique pour les différentes régions cérébrales. Dans le paragraphe qui suit, nous allons évoquer les conséquences de cet état de fait et les moyens dont nous disposons pour rendre les tests statistiques valides.

3.7.1 Autocorrélation temporelle des résidus

Le modèle que nous avons utilisé jusqu'à présent supposait que les valeurs temporelles de l'erreur sur les données étaient indépendantes. C'est à peu près le cas lorsque le temps de répétition de l'acquisition est très long. En revanche, Zarahn *et al.* (1997) ont montré que l'autocorrélation temporelle résiduelle de données acquises avec un TR de 2 secondes aboutissait, si elle n'était pas prise en compte, à une augmentation du nombre de faux positifs. En pratique, cela signifie que l'on surestime le nombre de voxels effectivement activés dans un contraste en sous estimant la variance du bruit résiduel. Il est donc nécessaire de connaître cette autocorrélation et d'en tenir compte si l'on souhaite obtenir des résultats conservatifs.

L'autocorrélation temporelle des résidus peut être modélisée par un processus autorégressif dont l'ordre varie suivant les données et les auteurs. L'autocorrélation temporelle se traduit par une structure particulière de la matrice de variance covariance (V) des données (ou des résidus). Si celle-ci était bien connue — i.e. son estimation peu bruitée — la procédure statistique classique consisterait à blanchir le bruit résiduel en inversant la racine carrée de la matrice V . En pratique, l'estimation est bruitée et l'opération de blanchiment se révèle instable.

La solution adoptée dans nos analyses, pour répondre à cette situation, consiste à appliquer un filtrage temporel. Ce filtrage a l'avantage de rendre la structure de variance covariance (V) plus stationnaire dans l'espace. De plus, au lieu de blanchir le bruit par inversion de la racine carrée de V , on se contente de modifier les nombres de degrés de liberté associés au numérateur et au dénominateur des tests T ou F , afin de prendre en compte la corrélation temporelle (Worsley & Friston, 1995). Bien qu'elle ne soit pas optimale dans le cas où l'on connaît parfaitement la matrice de variance covariance, cette méthode est plus robuste que les méthodes classiques dans le cas d'une estimation bruitée (Friston *et al.*, 2000).

Néanmoins, cette approche n'est pas totalement satisfaisante, car elle oblige à filtrer les données de telle sorte qu'une partie de l'information contenue dans les hautes fréquences est perdue. Or, si la plupart de l'information haute fréquence correspond à du bruit, la réponse hémodynamique aussi est susceptible de contenir des fréquences assez hautes, particulièrement dans le cadre de protocoles événementiels où le signal reste rarement stationnaire.

3.7.2 Autocorrélation spatiale des résidus

Outre la corrélation temporelle des données, il existe une corrélation spatiale non négligeable entre voxels voisins. Notons tout d'abord que les corrélations spatiales et temporelles ont des effets de sens contraires sur la sensibilité des tests statistiques.

Dans le cas où il existe une corrélation spatiale des résidus, les conséquences ne portent plus sur l'évaluation de la valeur du test en un point donné, mais sur la correction à effectuer pour prendre en compte la multiplicité des tests. Au contraire du cas précédent, l'autocorrélation spatiale mènera à surestimer le nombre de tests réalisés de façon indépendante et à sous-estimer ainsi la déviation par rapport à l'hypothèse nulle. Il s'agit donc d'évaluer le lissage spatial intrinsèque des données. Ceci est fait en estimant pour chaque instant, et chaque point de l'espace, la matrice de covariance des dérivées spatiales de l'image des résidus.

3.8 Analyse de groupe

Jusqu'à présent, nous avons essentiellement envisagé l'analyse des données d'un individu. Dans le cas d'une étude classique, où plusieurs volontaires réalisent le même protocole, la question se pose de comment prendre en compte et regrouper les informations issues de différents individus.

Une première solution consiste à regrouper les acquisitions des différents sujets comme s'il s'agissait des séquences d'un même sujet. Cette approche est appelée « analyse à effet fixe » car elle revient à supposer que l'effet sujet est un effet fixe des données. L'erreur est estimée à partir de la variabilité des résidus entre acquisitions. En pratique, les résultats du groupe seront une moyenne des résultats individuels.

La deuxième approche consiste à analyser individuellement les différents sujets. Le résultat du groupe est la somme des contrastes individuels normalisée par la variabilité de ces résultats entre les sujets. Autrement dit, il s'agit d'un test T (« one-sample t-test ») sur les résultats individuels. L'erreur est donc estimée à partir de la variabilité entre individus. Cette approche est appelée « analyse à effet aléatoire » car les sujets sont considérés comme un effet aléatoire dans l'estimation des résultats. Contrairement à l'analyse à effet fixe, l'analyse à effet aléatoire permet théoriquement l'extrapolation des résultats à la population échantillonnée.

4 Protocoles événementiels

4.1 Intérêt et principe des protocoles événementiels

Le terme de protocole événementiel s'oppose au terme de protocole en blocs. Il ne s'agit plus de répéter ou maintenir une activité cérébrale en continu pendant un laps de temps important. On souhaite au contraire s'intéresser à des stimulations de courte durée, des actions isolées ou des changements de situation.

Quand la séquence expérimentale prévoit une participation active du sujet, chaque action (une réponse verbale ou motrice, par exemple) est considérée comme un événement. Dans un cadre de stimulation passive, on appellera événement la présentation d'un stimulus de courte durée (en général inférieur à la seconde), mais on pourra également considérer comme événement la transition entre deux présentations continues.

L'intérêt de cette approche est multiple. Elle permet tout d'abord de répondre à un certain nombre de contraintes expérimentales. Il est ainsi possible de limiter l'effet d'habituation, fréquent au court d'une stimulation continue prolongée. On peut également moduler l'anticipation du sujet vis-à-vis des stimulations en jouant sur le temps inter-stimuli jusqu'à le rendre aléatoire.

D'un point de vue méthodologique, l'approche événementielle permet d'envisager une étude plus fine de la réponse hémodynamique. En particulier, il devient possible d'analyser la forme de la réponse impulsionnelle, ou du moins une approximation, et de tester ce qu'on appelle l'hypothèse de convolution. À savoir, est-ce que la réponse à deux événements est égale à la somme de deux réponses événementielles (Buckner, 1998), ou plus généralement, est-ce que la réponse à une stimulation longue peut se déduire de la réponse impulsionnelle en convoluant celle-ci par une fonction créneau (Glover, 1999) ?

Enfin, les protocoles événementiels sont extrêmement intéressants, d'un point de vue physiologique, par la possibilité qu'ils offrent d'étudier des effets transitoires. On verra à ce propos une étude d'imagerie mentale dont les résultats confirment, entre autres, l'intérêt de l'approche événementielle (§ 6, p 101).

4.2 Problèmes théoriques et pratiques liés aux protocoles événementiels

4.2.1 *Mise en œuvre*

De façon schématique, pour acquérir les images d'un protocole événementiel, on a le choix entre deux stratégies. La première favorisera un échantillonnage temporel rapide du signal BOLD aux dépens du volume cérébral observé. La seconde au contraire consistera à acquérir un volume cérébral complet quitte à perdre en résolution temporelle.

Le choix de l'une ou l'autre des stratégies dépend bien sûr des objectifs de l'étude. Si celle-ci est plutôt exploratoire, on préférera sans doute acquérir le cerveau dans son entier. En revanche, s'il s'agit d'une étude ciblée visant à décrire le comportement d'une ou plusieurs régions bien délimitées, on pourra décider de restreindre le volume observé afin d'augmenter le pas d'échantillonnage de la réponse temporelle.

Cependant, il faut aussi tenir compte des limites méthodologiques de chaque option. Dans le cas d'une acquisition cérébrale partielle, les contours du cerveau ne peuvent plus servir de

repère pour l'alignement des images, la correction de mouvement sera donc plus difficile à effectuer. Dans le cas d'une acquisition cerveau entier, en revanche, c'est le temps d'acquisition qui posera problème. En particulier, le sujet aura le temps de bouger au cours de l'acquisition d'un volume. Ceci était déjà vrai pour les protocoles en bloc, mais le caractère événementiel rend la situation d'autant plus inconfortable que l'on s'attend à des modifications rapides du signal BOLD qui rendent la distinction entre les divers effets encore plus délicate.

En dernier lieu, rappelons que leur dérouls temporel est une caractéristique essentielle des protocoles événementiels. Les stimulations étant plus brèves et non répétées, il est logique de penser que l'amplitude de signal sera moins grande. Cette perte de signal doit être compensée par une meilleure connaissance *a priori* du signal. En l'occurrence, on cherchera à décrire le dérouls temporel des stimulations avec une grande précision temporelle afin de modéliser au mieux la réponse hémodynamique attendue. Pour obtenir cette précision temporelle en pratique il devient par exemple nécessaire de synchroniser les stimulations avec les acquisitions (pour exemple, voir Annexe 3, p 197).

4.2.2 Analyse

Lorsqu'on analyse les réponses événementielles, l'essentiel de l'information se situe dans les périodes de croissance et de décroissance du signal. La situation est en donc très différente des paradigmes en bloc pour lesquels l'information se trouve principalement dans les phases « en plateau », où le signal BOLD est approximativement stabilisé à une valeur de saturation. C'est pourquoi les paradigmes événementiels, bien plus que les paradigmes en blocs, nécessitent d'utiliser d'un modèle de la réponse impulsionnelle hémodynamique.

Chapitre 4. Contribution méthodologique

1 Ordre d'acquisition des coupes en événementiel

Les premiers protocoles événementiels d'IRMf ont d'abord été conçus pour étudier le signal d'une région cérébrale donnée avec une résolution temporelle élevée. Par exemple, Buckner *et al.* (1996) ont utilisé un temps de répétition (TR) d'une seconde pour explorer le langage dans le cortex préfrontal, alors que Schad *et al.* (1995) et Wiener *et al.* (1996) avec des TR de 80 ms et 320 ms se limitaient au cortex visuel et moteur. Les limites techniques obligeant à un compromis, il n'est pas encore possible de cumuler haute résolution spatiale et haute résolution temporelle. Néanmoins, il est possible de choisir le compromis opposé et d'utiliser les paradigmes événementiels à des fins exploratoires. Il s'agit, dans ce cas, d'acquérir le volume cérébral entier, quitte à augmenter TR pour cela.

De manière générale, la détection de la réponse hémodynamique à une stimulation de très courte durée ou à des événements isolés est assez délicate. Premièrement, les stimuli très courts risquent d'entraîner une réponse métabolique moins forte. Deuxièmement, la structure fréquentielle de la réponse événementielle est modifiée par rapport aux réponses issues d'un paradigme en bloc. Elle contient, en particulier, plus d'information dans les hautes fréquences. Il semble donc important d'optimiser l'acquisition afin de préserver autant que possible le spectre des réponses événementielles.

Il faut savoir que de nombreuses séquences IRM sont fondées sur une acquisition entrelacée des coupes (acquisition de toutes les coupes impaires, puis de toutes les coupes paires). L'acquisition entrelacée est connue pour optimiser le rapport signal sur bruit des images par rapport à une acquisition séquentielle (Song *et al.*, 1997). En revanche, les coupes contiguës sont acquises à des temps très différents. Par exemple, si le TR est de 6 secondes le délai d'acquisition entre coupes adjacentes atteint 3 secondes (voir Figure 30).

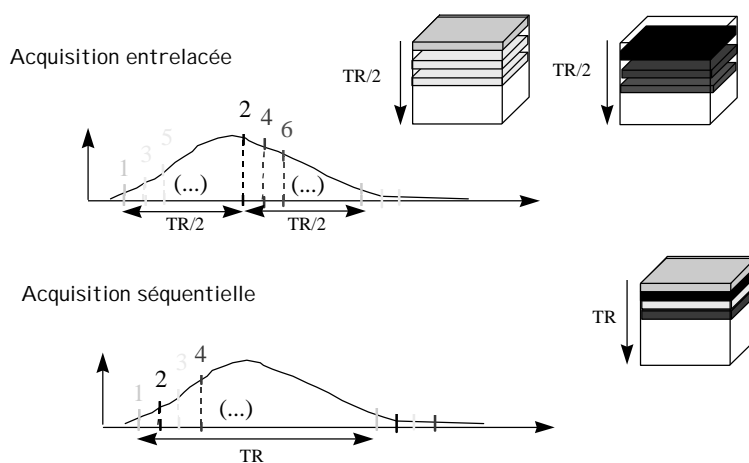


Figure 30 : Acquisitions entrelacée et séquentielle

Dans ces conditions, un mouvement du sujet perpendiculairement au plan des coupes n'aura pas pour seule conséquence un déplacement des structures cérébrales dans l'image, il entraînera également un décalage de l'échantillonnage temporel du signal dans les coupes concernées (voir Figure 31).

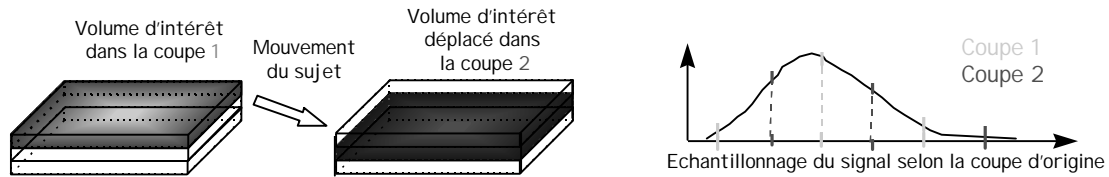


Figure 31 : Mouvement et erreur d'échantillonnage temporel

Au moment de la correction de mouvement, l'interpolation spatiale entre coupes adjacentes aura pour effet de transformer ces erreurs d'échantillonnage en un lissage temporel du signal des voxels concernés par le mouvement. Le risque étant, en pratique, de réduire par ce lissage la variation de signal liée à l'activité cérébrale, et de minimiser ainsi nos chances de détecter cette activité.

Considérons maintenant l'acquisition séquentielle. Le fait d'exciter successivement deux coupes adjacentes dont les profils de sélection — jamais parfaitement rectangulaires — se superposent, entraîne une perte de signal sur le bord de ces coupes. En effet, la zone de superposition des profils subit la deuxième impulsion radiofréquence trop tôt pour que le signal longitudinal n'ait eu le temps de repousser. En absence totale de mouvement, le rapport signal sur bruit est donc moindre que pour l'acquisition entrelacée. Dans le cas d'un mouvement du sujet, en revanche, on risque de voir apparaître un effet différent selon la direction du mouvement. On peut s'attendre à une perte de signal accrue si le mouvement entraîne un élargissement de la zone de superposition, et au contraire à une augmentation du signal si la zone de superposition est réduite. Si les mouvements du sujet sont suffisamment fréquents, le caractère aléatoire du phénomène pourrait augmenter le niveau de bruit dans le signal et, par ce biais, diminuer aussi nos chances de détecter l'activité cérébrale.

Nous avons donc cherché à évaluer dans quelles conditions d'acquisition les divers effets liés au mouvement des sujets étaient les plus importants. Nous avons tout d'abord utilisé des simulations pour illustrer l'influence de la correction de mouvement. Nous avons ensuite réalisé plusieurs expériences afin de tester, en conditions réelles, l'effet de l'ordre d'acquisition des coupes sur le niveau de signal et la détection d'activité.

2 Simulations

Pour mettre en évidence les effets de la correction de mouvement sur l'amplitude d'un signal d'activation, en fonction du type d'acquisition, nous avons effectué une simulation très simple. Nous nous sommes donné une colonne de 20 voxels, modélisant les coupes adjacentes acquises lors d'une séquence IRM. Sur ces 20 coupes, nous avons considéré que les 5 coupes centrales (8 à 12) présentent un signal d'activation. Nous avons modélisé ce signal d'activation par une sinusoïde de période 15 sec et d'amplitude 5 à laquelle nous avons ajouté un bruit gaussien centré de variance 1. On peut noter que ce rapport, qui correspond à un Z-score de 5, est représentatif des niveaux d'activité couramment rencontrés. En dehors des zones activées, le signal est uniquement constitué de bruit gaussien. Nous avons ainsi construit pour chaque voxel de la colonne un pseudo-signal IRM comportant une centaine d'échantillons temporels,

de façon à simuler autant d'acquisitions de volumes cérébraux. Afin de rendre compte d'un ordre d'acquisition séquentiel ou entrelacé des coupes, l'instant du premier échantillonnage temporel dépend du numéro de coupe (cf. Figure 30). Le pas d'échantillonnage correspond à la valeur choisie du TR.

Dans un deuxième temps, nous avons imposé une translation le long de la colonne de voxels, afin de simuler une correction de mouvement perpendiculaire au plan des coupes. Cette translation a été réalisée, pour chaque acquisition concernée (dans l'exemple qui suit, il s'agit des acquisitions 10 à 20), en introduisant un déphasage dans l'espace de Fourier, ce qui revient, en pratique, à effectuer une interpolation spatiale à l'aide d'un sinus cardinal.

La Figure 32 montre en exemple des signaux temporels bruts simulés et les signaux obtenus après correction pour un mouvement d'une demi-épaisseur de coupe (signaux tronqués à la 40^{ème} acquisition). Pour la simulation, nous faisons l'hypothèse que les signaux proviennent de voxels entièrement inclus dans la source d'activité.

Afin d'évaluer la perte de signal dans différentes conditions d'acquisition, nous avons testé à la fois plusieurs valeurs de TR et plusieurs amplitudes de translation. La Figure 33 résume les principaux résultats de ces simulations. La perte de signal est mesurée par le rapport entre la variance du signal après correction de mouvement et la variance du signal brut. Pour un TR moyen (4 sec), la perte de signal est maximale quand le mouvement avoisine un demi-voxel. Réciproquement, pour un déplacement simulé d'un demi-voxel, l'amplitude de signal est indépendante de TR, dans le cas de l'acquisition séquentielle ; mais le signal est de moins en moins détectable à mesure que TR croît, dans le cas de l'acquisition entrelacée.

Cette perte croissante de signal dans le cas de l'acquisition entrelacée s'explique par le fait qu'on moyenne deux signaux périodiques de plus en plus déphasés dans le temps. Avec un TR de 6 sec, pour lequel le déphasage du signal entre deux coupes adjacentes devient grand par rapport à la période des signaux d'activation (3 secondes d'écart entre coupes adjacentes, pour un signal de périodicité 15 secondes), cette baisse d'amplitude atteint environ 40%.

Notons que cette perte de signal n'est liée qu'à une translation ponctuelle, et non à un mouvement continu du sujet. Dans chaque simulation, on suppose que le sujet conserve la même position pendant toutes les acquisitions sur lesquelles la perte de signal est évaluée. Dans l'exemple de la Figure 32, on supposait que le sujet se déplaçait d'une demi-coupe à la 10^{ème} acquisition, gardait ensuite la même position pendant 10 acquisitions et reprenait sa position initiale à partir de la 20^{ème} acquisition. La perte de signal était évaluée sur les acquisitions 10 à 20.

Nous pourrions imaginer une simulation plus réaliste prenant en compte l'étape d'acquisition dans la formation du signal des coupes. Pour cela, il faudrait modéliser une source d'activation, puis simuler l'échantillonnage spatial et temporel de cette source lors de l'acquisition des différents volumes au cours du temps, en introduisant un mouvement de la source par rapport aux plans des coupes. De cette façon, nous pourrions tenir compte des effets de volume partiel dans la simulation du signal brut. Cependant, cette nuance n'aurait d'effet que sur les voxels limitrophes de la source d'activité et nous obtiendrions, pour les voxels complètement inclus dans cette source, des résultats très similaires aux précédents.

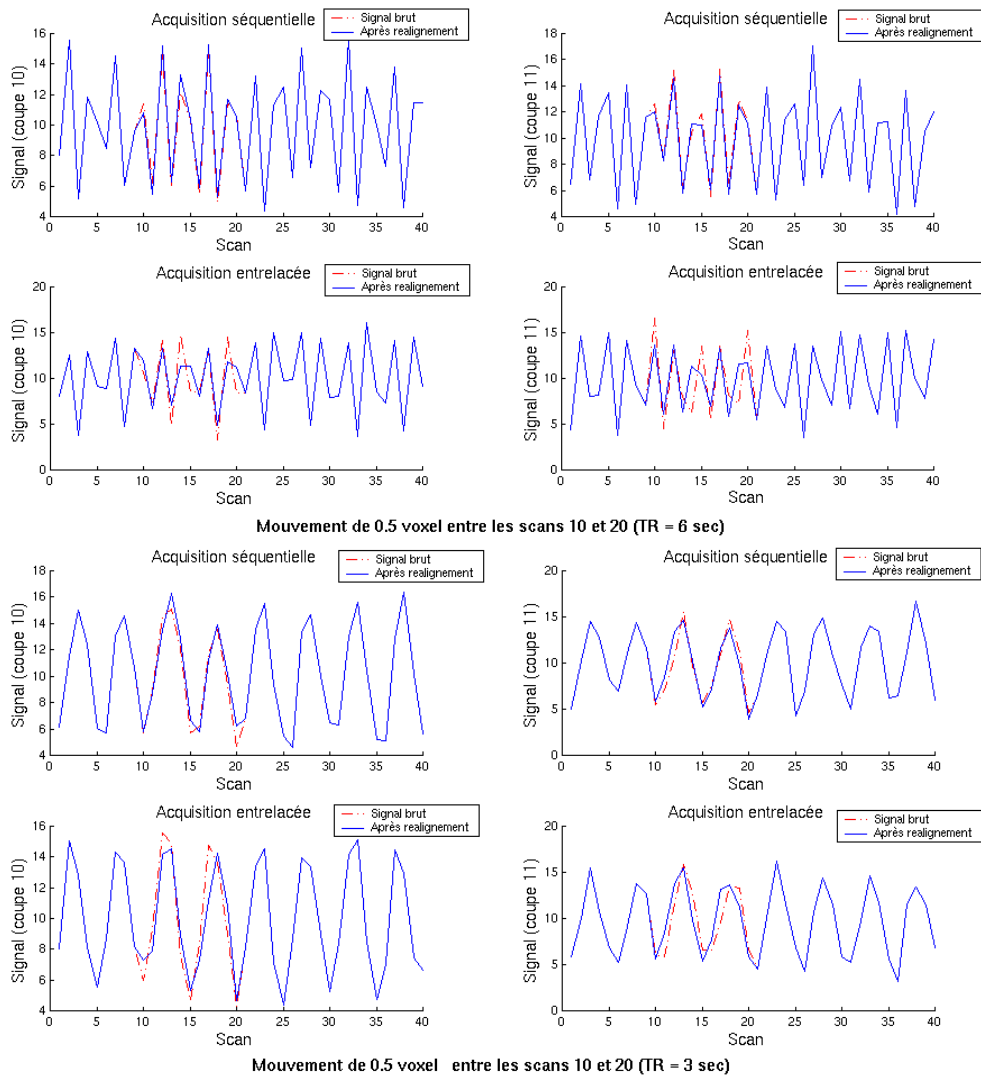


Figure 32 : Simulation du signal avant et après correction de mouvement, pour des acquisitions séquentielles (SEQ) et entrelacées (ENT); en haut, TR = 6 sec ; en bas, TR = 3 sec

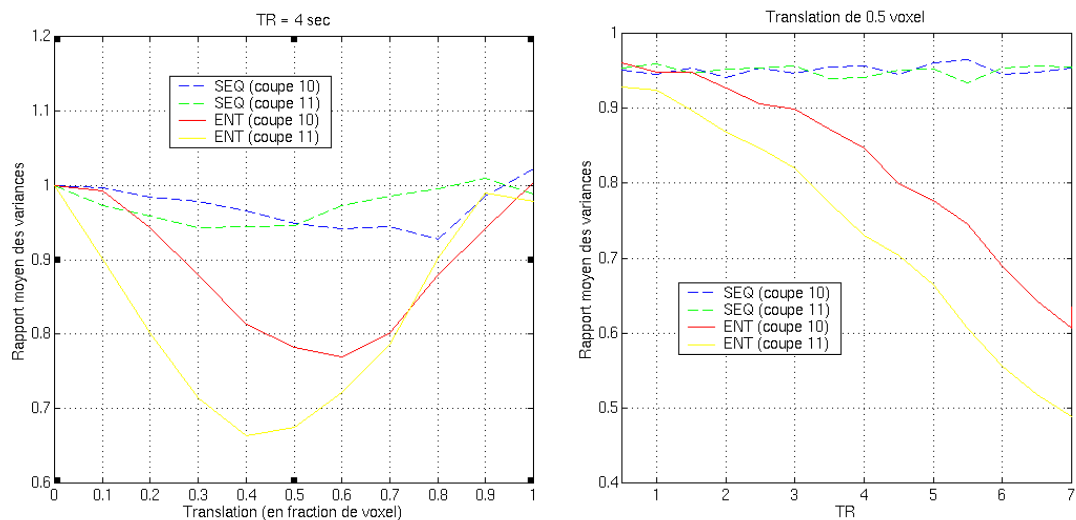


Figure 33 : Estimation de la perte de signal liée à la correction de mouvement ; à gauche, en fonction de l'amplitude de la translation ; à droite, en fonction du TR

En tout état de cause, une simulation parfaitement réaliste est impossible. Elle supposerait d'abord de connaître parfaitement l'origine du signal IRM, et en particulier l'allure du « bruit » physiologique, la taille des sources d'activation dans le cerveau et la manière dont leur signal est lissé spatialement à l'acquisition. D'autre part, il faudrait tenir compte de l'erreur commise dans la phase de correction de mouvement. Enfin, il faudrait pouvoir caractériser les mouvements réellement effectués par les sujets, notamment en fréquence et en amplitude.

Cette liste des limitations liées à la simulation du signal IRM est loin d'être exhaustive. De plus, il faudrait tenir compte, dans une simulation réaliste, de toute la cascade de traitements effectuée sur les images brutes avant l'étape d'analyse des données. Pour ces raisons, il nous a donc semblé que seule l'approche expérimentale permettrait de répondre de façon satisfaisante à la question posée par le choix de l'ordre d'acquisition des coupes en IRM fonctionnelle.

3 Niveau de signal et détection d'activité dans un protocole en blocs

3.1 Objectifs

Suite aux simulations présentées au paragraphe précédent, nous nous sommes interrogés sur la sensibilité des deux types d'acquisitions — séquentiel et entrelacé — à des mouvements du sujet pendant l'enregistrement. Nous avons donc voulu tester pratiquement l'effet de tels mouvements sur les données, selon l'ordre utilisé pour acquérir les coupes. Nous avons pour cela choisi d'étudier d'une part le niveau de signal et d'autre part la détectabilité des activations.

Les questions posées sont donc les suivantes : (i) un mouvement au cours de l'expérience, a-t-il une influence différente sur le niveau de signal selon que l'acquisition est séquentielle ou entrelacée ? (ii) lorsque le sujet bouge au cours de l'expérience, son activité cérébrale est-elle mieux décelable dans le cas d'une acquisition séquentielle ou entrelacée ?

3.2 Paradigme

Pour pouvoir répondre à la deuxième question, nous avons choisi un protocole visuel classique utilisant des stimulations par bloc. Deux types de stimuli sont présentés en alternance à l'écran, chacun pendant 18 secondes. Ces stimuli représentent 300 points répartis de façon aléatoire dans une fenêtre circulaire de 16° de diamètre. Selon le stimulus, les points sont fixes ou en mouvement aléatoire. Le sujet a pour instruction de fixer le centre de l'écran, matérialisé par une croix, pendant toute la durée de l'expérience. Ce type de stimulation permet de mettre en évidence les aires corticales sensibles au mouvement visuel (voir les paragraphes bibliographiques correspondants, p 36).

Afin de tester l'influence du mouvement au cours de l'examen, nous avons d'abord demandé au sujet de rester immobile pendant la première partie de l'expérience. Pour la deuxième partie, nous avons choisi de mettre à profit un mouvement induit qui était plus facilement maîtrisable en amplitude qu'un mouvement volontaire de la tête. À mi-temps de l'expérience, le sujet avait donc pour instruction de se mettre à fléchir et étendre les pieds régulièrement ; ce mouvement de flexion / extension provoquant indirectement une rotation de la tête dans le plan sagittal.

3.3 Paramètres d'acquisitions

Afin de se placer dans les conditions d'une expérience exploratoire, nous souhaitons acquérir l'intégralité du cerveau, par coupes de 5mm d'épaisseur. Une acquisition « cerveau entier » présente l'avantage de faciliter la correction de mouvement *a posteriori*. En contrepartie, le temps d'acquisition d'un volume était de 6 secondes, durée minimale à l'époque de l'expérience, pour obtenir les 26 coupes couvrant le volume cérébral.

Nous avons réalisé quatre expériences. Pour les expériences 1 et 3, les coupes ont été acquises en ordre séquentiel dans le sens artériel (du bas vers le haut de la tête). Pour les expériences 2 et 4, l'acquisition était entrelacée.

Pour chaque expérience, nous avons enregistré 99 volumes de données. Lors du traitement, les premières acquisitions sont supprimées afin de ne tenir compte que des acquisitions pour lesquelles le signal de résonance magnétique a atteint son équilibre dynamique.

3.4 Influence de l'ordre d'acquisition des coupes sur l'amplitude du signal

Afin de répondre à la première question, nous avons comparé les amplitudes de signal dans chaque condition expérimentale.

Pour cela, nous avons d'abord analysé le signal cérébral avant toute correction de mouvement, afin d'obtenir une information sur les valeurs brutes — non modifiées par interpolation. En pratique, nous avons estimé pour chaque expérience une valeur normalisée du signal cérébral en calculant, pour chaque volume acquis, la moyenne des 25000 pixels de plus fort signal (signal cérébral) divisée par l'écart-type des 25000 pixels de plus faible signal (signal de fond ou bruit).

Dans un deuxième temps, nous avons calculé la valeur normalisée du signal coupe par coupe, mais cette fois-ci après correction du mouvement. Ce signal moyen intra-coupe est établi, selon le même principe que précédemment, à partir des 10000 points de plus fort et plus faible signal de chaque coupe. Mais, contrairement au cas précédent, le signal étudié a été modifié par l'interpolation liée à la correction de mouvement. La Figure 34 indique, pour information, les amplitudes maximales de mouvement en rotation et translation telles qu'elles ont été estimées par l'algorithme de réalignement des images, elle présente également la variation d'amplitude du mouvement estimé entre les deux conditions d'acquisition (avec et sans mouvement).

Pour plus de précisions, on peut noter que le calcul du signal cérébral normalisé tel qu'il a été décrit ci-dessus implique que les voxels intervenant dans le calcul sont redéfinis pour chaque volume (ou chaque coupe). On ne suit donc pas à proprement parler le signal d'un voxel au cours du temps. Cependant, cette méthode permet de s'assurer que :

- ◇ le calcul s'effectue sur un nombre de points constant, ce ne serait pas nécessairement vrai si l'on s'imposait une segmentation du cerveau à chaque image ;
- ◇ et que les variations temporelles de signal ne proviennent pas du changement de position des voxels par rapport aux structures cérébrales.

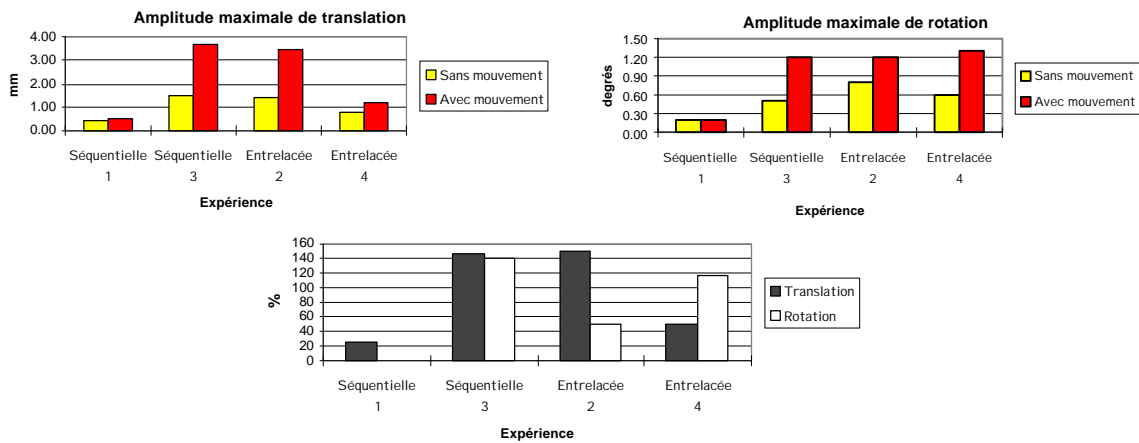


Figure 34 : En haut, amplitudes de mouvement maximales estimées pour chaque condition d'acquisition ; en bas, accroissement du mouvement estimé avec le mouvement du sujet

Ces valeurs normalisées du signal cérébral ont été calculées volume par volume de façon à suivre leur évolution au cours du temps, et en particulier avec l'apparition du mouvement du sujet.

La Figure 35 montre la moyenne du signal cérébral normalisé, avant et après correction de mouvement, pour chaque condition d'acquisition, c'est-à-dire avec ou sans mouvement du sujet et pour un ordre d'acquisition des coupes séquentiel ou entrelacé. On peut y observer que le signal cérébral normalisé avant correction de mouvement n'est pas modifié de façon systématique par le mouvement du sujet, que l'acquisition soit séquentielle ou alternée.

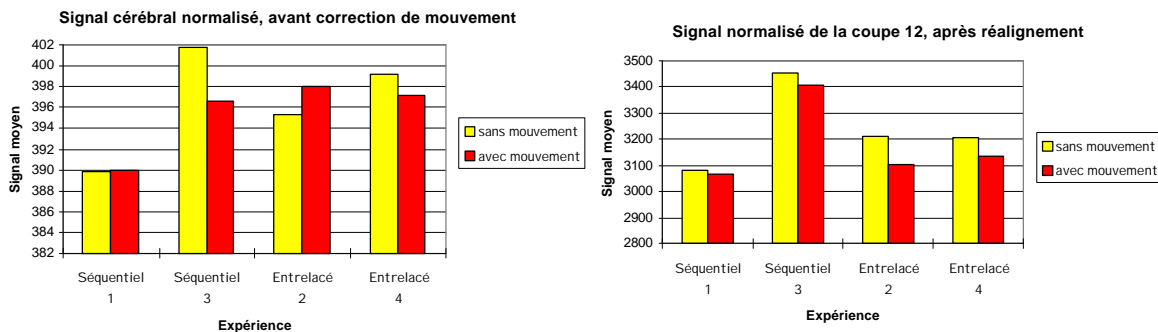


Figure 35 : Moyenne du signal cérébral normalisé, dans différentes conditions d'acquisition ; à gauche, avant correction de mouvement ; à droite, après correction

En revanche, le signal calculé après correction du mouvement est systématiquement atténué en présence de mouvement du sujet.

Afin de rechercher dans ce cas un effet systématique lié au type d'acquisition, nous avons représenté Figure 36-A, à gauche, la perte de signal liée au mouvement du sujet pendant l'acquisition, en fonction du type d'acquisition. Cette variation de signal, qui a été calculée pour plusieurs coupes du volume cérébral, est représentée en pourcentage du signal moyen. De la même façon, nous avons représenté Figure 36-B la variation de l'écart-type du signal entre les périodes d'acquisition où le sujet était immobile et celles où il devait bouger.

On remarque que le niveau moyen du signal corrigé baisse systématiquement avec le mouvement du sujet, alors que l'écart-type augmente. Les données de l'expérience 3 suggèrent que la perte de signal et l'élévation de variance peuvent atteindre des proportions plus

importantes en séquentiel qu'en entrelacée et que, de ce point de vue, l'acquisition séquentielle est peut-être moins robuste au mouvement. Cependant, ces deux indices sont très faibles pour l'expérience 1, elle aussi réalisée en séquentiel. Cette différence de comportement entre les deux acquisitions séquentielles est trop grande pour qu'on puisse tenter de dégager une tendance entre les types d'acquisition.

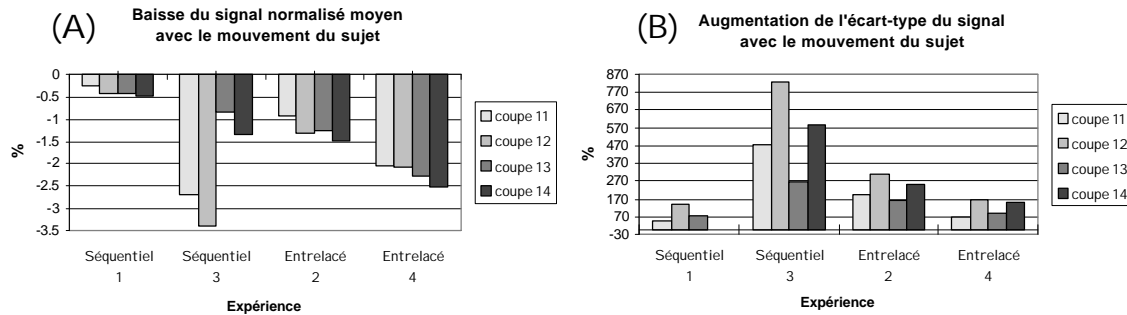


Figure 36 : Modifications du signal corrigé liées au mouvement du sujet ; (A) influence sur le niveau moyen ; (B) influence sur l'écart-type

En comparant ces résultats avec les données de la Figure 34, on peut observer une certaine corrélation entre l'amplitude du signal brut et les amplitudes de mouvement estimées. Par ailleurs, ces amplitudes semblent avoir une répercussion sur les variations observées du signal.

3.5 Détection de l'activité cérébrale

Dans un deuxième temps, nous avons cherché à détecter les aires corticales activées par la stimulation visuelle. Pour modéliser le signal d'activation, nous avons utilisé deux fonctions qui décrivent respectivement une réponse précoce et une réponse tardive. Elles permettent ainsi de prendre en compte, dans une certaine mesure, un délai inconnu — ou variable d'une région à l'autre — entre le début de la stimulation et la montée effective de la réponse hémodynamique. Nous avons complété le modèle à l'aide d'une série de fonctions cosinus de fréquences inférieures à 1/5 de la fréquence du paradigme. Ces fonctions jouent le rôle de filtre passe-haut en modélisant les basses fréquences éventuellement présentes dans le signal.

Les analyses ont été effectuées séparément sur les deux parties — avec et sans mouvement — de l'acquisition. En revanche, nous avons calculé les résultats moyens des expériences 1 et 3 (acquisition séquentielle), d'une part, et 2 et 4 (acquisition entrelacée), d'autre part.

Tableau 3 : Résultats d'activation pour les données acquises sans mouvement du sujet

	Séquentiel		Entrelacé	
	F max.	P _c	F max.	p _c
V5 droite	14,36	< 0,001	15,11	< 0,001
V1/V2	13,13	< 0,001	8,96	0,037

Les données acquises sans mouvement du sujet ont montré des résultats très similaires. En choisissant un seuil de probabilité non corrigée de 0,001, nous avons en effet trouvé, à 5 mm près, les mêmes régions activées pour les deux ordres d'acquisition (voir Tableau 3). Il n'est

pas surprenant de constater que ces régions correspondent bien à celles couramment décrites dans la littérature.

En revanche, quel que soit l'ordre d'acquisition, les données acquises pendant les mouvements du sujet n'ont pas permis de mettre en évidence de zones significativement activées par la stimulation visuelle.

3.6 Conclusion

Dans cette expérience en blocs, nous avons pu mettre en évidence une perte de signal systématique liée à un fort mouvement du sujet pendant l'acquisition. Par ailleurs, cette baisse du niveau moyen de signal était accompagnée d'une augmentation de la variance du signal. Il faut noter que cette perte de signal a été observée sur le signal ayant subi la correction de mouvement mais pas sur le signal brut. De plus, les modifications liées au mouvement ne semblaient pas, dans ces conditions expérimentales, dépendre de l'ordre d'acquisition des coupes.

En revanche, nous n'avons pas pu mettre en évidence la moindre différence entre les divers modes d'acquisition du point de vue de la détection de l'activité cérébrale.

4 Détection d'activation dans un protocole événementiel

4.1 Objectifs

L'expérience présentée au paragraphe précédent a pu nous fournir un certain nombre d'indications sur l'effet du mouvement et du mode d'acquisition sur le signal IRM brut. Cependant, elle ne nous a pas permis de tirer de conclusions claires quant à l'influence de l'ordre d'acquisition des coupes sur le signal d'activation. Ceci n'est pas très étonnant si l'on considère que la fréquence de ce paradigme en bloc était relativement faible (36 sec). En effet, les simulations nous avaient montré que l'effet de l'ordre d'acquisition des coupes était d'autant plus visible que la fréquence du signal d'activation était élevée par rapport au pas d'échantillonnage. Il est donc probable, comme nous l'avons dit en introduction, qu'une stimulation événementielle soit plus susceptible de mettre en évidence de telles différences.

Dans l'expérience suivante, il s'agit de tester si un protocole événementiel permet de mettre en évidence, selon les types d'acquisitions, une différence de sensibilité à la détection des signaux d'activation.

4.2 Paradigme

Comme pour l'expérience en blocs, nous avons utilisé un protocole de stimulation destiné à mettre en évidence les aires corticales sensibles au mouvement visuel. Nous avons donc employé les mêmes stimuli (300 points fixes ou en mouvement), mais cette fois-ci en présentation événementielle : les points en mouvement étaient présentés pendant 500 ms toutes les 15 secondes ; entre deux de ces événements de mouvement, les points restaient statiques pendant 14,5 secondes. La période de répétition des événements, de 15 secondes, a été choisie de façon à maximiser l'amplitude de la réponse hémodynamique. Ce temps est en effet suffisant pour que le signal hémodynamique puisse retourner à son niveau de « base » entre deux stimulations (Buckner *et al.*, 1996).

4.3 Paramètres d'acquisition

Pour mener ces expériences, nous avons décidé d'utiliser deux pas d'échantillonnage différents, de 3 et 6 secondes. Il est à noter qu'avec ces temps de répétition la fréquence du paradigme (1/15 Hz) reste toujours inférieure à la moitié de la fréquence d'échantillonnage (1/3 et 1/6 Hz), autrement dit, le critère de Shannon-Nyquist est satisfait, il n'y a donc pas de repliement spectral.

Ces deux temps de répétition ont été choisis, d'une part comme des valeurs de paramètre usuellement utilisées, d'autre part pour maximiser nos chances d'observer une influence de l'ordre d'acquisition des coupes sur le signal d'activation (voir Figure 33 : influence du TR, à droite). De plus, au moment où les expériences ont été effectuées, 6 secondes correspondaient au temps minimal nécessaire pour acquérir le volume cérébral entier.

Treize volontaires ont participé à l'expérience. Pour sept d'entre eux les images ont été acquises avec un TR de 6 secondes alors que pour les six autres le TR était de 3 secondes. Pour chaque sujet, nous avons collecté trois séries d'images (de 103 et 153 volumes selon que TR = 6 sec ou TR = 3 sec, respectivement). Chaque série a été acquise selon un mode différent : soit en ordre entrelacé (ENT), soit en ordre séquentiel (SEQ), soit en ordre séquentiel avec des coupes non jointives (SNJ) ; l'ordre des modes étant aléatoire selon les sujets.

Dans les deux premiers modes d'acquisition, l'épaisseur de coupe est de 5mm ; dans le troisième, les coupes ont pour épaisseur 4mm mais sont espacées de 1mm de telle sorte que le volume couvert par l'ensemble des coupes est identique dans les trois modes. Avec un TR de 6 secondes, 26 coupes sont acquises par volume, contre seulement 13 avec un TR de 3 secondes. Comme nous utilisons des stimulations visuelles, nous avons, dans le cas TR = 3 sec, privilégié les coupes basses du cerveau qui couvrent le pôle occipital (cortex visuel). Chaque coupe est constituée de 64 x 64 pixels de 3,75 mm de côté.

Afin de rester aussi proche que possible des conditions d'acquisition standard, nous avons utilisé le profil de sélection de coupe standard, correspondant à une impulsion sinus cardinal à 3 lobes. Les coupes, orientées perpendiculairement à l'axe du sujet, sont acquises de bas en haut, dans le sens du flux artériel. Cependant, nous avons considéré, qu'étant données les grandes valeurs de TR retenues, les effets de flux seraient négligeables (Howseman *et al.*, 1997).

La séquence de stimulation visuelle était déclenchée au début de chaque série d'acquisitions.

4.4 Analyse des données

4.4.1 Modèle utilisé pour la détection de l'activité cérébrale

Le paradigme tel qu'il a été dessiné est parfaitement périodique. Il permet, en première approximation, de modéliser la réponse hémodynamique par une simple fonction sinusoïdale de période 15 secondes. Comme l'instant exact du début de la stimulation est susceptible de varier d'une expérience à l'autre, nous avons choisi de modéliser la réponse hémodynamique par deux fonctions — sinus et cosinus — de façon à ce que le délai initial puisse être pris en compte automatiquement lors de la régression multiple. Ce modèle offre, en outre, l'avantage d'être indépendant de la position de la coupe analysée. Ainsi, l'analyse présente *a priori* la même sensibilité aux trois modes d'acquisitions.

Pour analyser les données acquises avec un TR de 3 secondes, nous avons également inclus dans le modèle deux fonctions sinus et cosinus à la fréquence de la première harmonique du paradigme (2/15 Hz). Avec un pas de 3 secondes, cette fréquence est en effet correctement échantillonnée ($2/15 < 1/6$).

Pour les deux valeurs de TR, nous avons donc construit des modèles « complets » prenant en compte toutes les composantes de Fourier qui vérifient la contrainte d'échantillonnage de Nyquist (Tableau 4). Nous avons de plus modélisé les variations de l'intensité globale volume par volume.

Tableau 4 : Caractéristiques des modèles complets, pour les deux temps de répétition utilisés

	Covariables d'intérêt	Basses fréquences
TR = 3 sec	sinus & cosinus : $f = 1/15$ & $2/15$ Hz	0 - $1/30$ Hz
TR = 6 sec	sinus & cosinus : $f = 1/15$ Hz	0 - $1/30$ Hz

4.4.2 La question du filtrage temporel

Parmi les hypothèses sous-jacentes à l'utilisation du modèle linéaire général, nous avons vu le problème de l'indépendance spatiale et temporelle des données. En particulier, il apparaissait nécessaire d'estimer l'autocorrélation des résidus pour parvenir à des inférences statistiques non biaisées. Nous avons vu également que, dans le cas où l'on soupçonne l'existence d'une autocorrélation temporelle des résidus, on filtre généralement les données afin de rendre l'autocorrélation intrinsèque des résidus négligeable devant celle introduite par le filtrage (Worsley & Friston, 1995).

Dans notre cas, un tel filtrage était évidemment indésirable, car il risquait de masquer l'effet de lissage, sans doute plus léger, introduit par l'interpolation spatiale des données. Nous avons donc choisi de ne pas effectuer de filtrage temporel, quitte à biaiser les résultats statistiques de la détection. Cependant, les comparaisons entre acquisitions demeurent valides.

Pour plus de précision, nous avons cependant testé l'effet qu'aurait eu ce filtrage sur le contenu fréquentiel des données. Les résultats sont détaillés au paragraphe 5.2 (p 97).

4.4.3 Critères de comparaison des modes d'acquisitions

Nous avons calculé les cartes F associées aux modèles décrits plus haut, séparément pour chaque type d'acquisition. Pour analyser les résultats, nous nous sommes donné un seuil de probabilité non corrigée de 0,001. Pour TR = 6 sec, ce seuil correspond à $F = 7,47$ avec des degrés de liberté au numérateur et au dénominateur de 2 et 86. Pour TR = 3 sec, $F = 4,96$, avec des degrés de liberté de 4 et 114.

Afin de comparer les résultats d'activation issus des différents types d'acquisitions, nous avons utilisé trois critères : le nombre de voxels détectés au-dessus du seuil, la valeur moyenne de F calculée sur les voxels au-dessus du seuil et la valeur maximale de F. Ces trois critères complémentaires fournissent, pour chaque type d'acquisition, un ensemble d'indices quantitatifs de la détectabilité de l'activité cérébrale.

Nous avons effectué la comparaison deux à deux des différentes acquisitions en calculant, pour chacun des trois indices, des tests de Student appariés selon les sujets. Nous avons

également testé globalement l'influence des facteurs mode acquisition et sujet, par des analyses de variance multivariées (MANOVA).

Utiliser des tests de Student ou des analyses de variance suppose que les distributions sous-jacentes de nos indices suivent une loi normale. Étant donné le nombre limité de nos sujets (6 et 7), cette hypothèse est impossible à vérifier. Nous nous reposons donc sur la robustesse de ces méthodes et nous nous intéresserons aux résultats de façon aussi bien quantitative que qualitative.

4.5 Résultats

Les mouvements estimés sont d'amplitude similaire chez les 13 sujets, avec une translation maximale de 2mm et une rotation maximale de 2 degrés. De plus, aucun biais systématique n'a pu être trouvé en faveur d'un des trois modes d'acquisition.

4.5.1 Résultats d'activation pour TR = 3 secondes

Comme prévu, nous avons trouvé des foyers d'activité dans le pôle occipital (aires V1/V2) et bilatéralement à la jonction temporo-occipitale (aire V5). Cinq sujets sur six présentent une réponse importante, avec des valeurs de F dépassant $F_{(4,114)}=10$, quel que soit le mode d'acquisition. Le sixième sujet ne présente pas de foyer d'activité significatif excepté un dans l'acquisition SNJ.

Parmi les 5 sujets montrant une forte réponse, tous ne présentent pas exactement le même schéma d'activité. Un paragraphe étant réservé aux résultats physiologiques dans la section qui suit (p 96), nous ne souhaitons pas les détailler ici. Notons cependant que les résultats quantitatifs, et en particulier les écarts-types élevés qui se rapportent à l'étendue d'activité (première colonne du Tableau 5), traduisent déjà une certaine diversité de réponse entre les sujets.

Tableau 5 : Moyenne et déviation standard des trois critères de comparaison, pour TR = 3 secondes

	Volume en voxels	Maximum(F)	Moyenne (F)
ENT	79,2 ± 30,0	18,69 ± 7,60	6,98 ± 0,62
SEQ	70,0 ± 35,5	22,78 ± 9,98	7,18 ± 0,81
SNJ	85,7 ± 57,4	18,36 ± 8,26	7,06 ± 0,82

Le Tableau 5 résume, pour chacune des acquisitions, la valeur moyenne et l'écart-type à travers les sujets de nos trois critères de comparaison. Nous voyons que le critère d'étendue des activations est bien plus variable d'un sujet à l'autre que les critères portant sur leur amplitude moyenne ou maximale. Cependant, nous avons pu remarquer que les régions détectées sont globalement moins étendues que celles obtenues avec un paradigme présentant les mêmes stimuli — points statiques et mouvement aléatoire — en alternance dans des blocs de 24 secondes (et ce, bien qu'on ait utilisé le même TR et des séries de 76 acquisitions seulement, cf. Cornilleau-Pérès *et al.*, 1997).

Les tests appariés (Tableau 6), de même que l'analyse de variance, ne montrent pas d'effet significatif de l'ordre d'acquisition des coupes (effet acquisition à $p = 0,163$, pour l'analyse de

variance). Cependant, il apparaît une tendance en faveur de l'acquisition SNJ par rapport à ENT et en faveur de SEQ par rapport à SNJ.

Tableau 6 : Probabilités associées aux t-tests appariés, pour TR = 3 secondes

	Volume	Maximum(F)	Moyenne (F)
ENT - SEQ	0,598	0,448	0,653
SEQ - ENT	0,402	0,552	0,347
ENT - SNJ	0,299	0,943	0,864
SNJ - INT	0,700	0,057	0,136
SEQ - SNJ	0,857	0,082	0,357
SNJ - SEQ	0,143	0,918	0,643

En revanche, l'analyse de variance multivariée a montré un effet sujet très significatif ($p < 10^{-6}$), indiquant une très forte variabilité des résultats selon les sujets.

4.5.2 Résultats d'activation pour TR = 6 secondes

Le Tableau 7 résume, pour chacune des acquisitions, la valeur moyenne et la déviation standard à travers les sujets de nos trois critères de comparaison. Comme pour TR = 3 sec, nous remarquons que le critère d'étendue est plus variable que les deux autres.

Tableau 7 : Moyenne et déviation écart-type des trois critères de comparaison, pour TR = 6 secondes

	Volume en voxels	Maximum(F)	Moyenne (F)
ENT	40,14 ± 15,24	22,01 ± 7,06	10,44 ± 0,75
SEQ	45,43 ± 39,76	17,73 ± 7,56	9,73 ± 0,76
SNJ	38,29 ± 20,47	15,50 ± 3,23	9,56 ± 0,59

Tableau 8 : Probabilités associées aux t-tests appariés, pour TR = 6 secondes

	Volume	Maximum(F)	Moyenne (F)
ENT - SEQ	0,469	0,013	0,001
SEQ - ENT	0,531	0,987	0,998
ENT - SNJ	0,632	0,035	0,002
SNJ - INT	0,368	0,965	0,998
SEQ - SNJ	0,286	0,201	0,282
SNJ - SEQ	0,713	0,799	0,718

Les tests appariés (Tableau 8) sont plus catégoriques que pour TR = 3 sec et montrent une amélioration significative (en gras) des deux critères Moyenne et Maximale pour l'acquisition ENT par rapport à SEQ ou SNJ. La tendance en faveur de SEQ par rapport à SNJ n'est pas significative.

De nouveau, la MANOVA a mis en évidence un effet sujet significatif ($p = 0,04$).

4.5.3 Comparaison des deux TR

En moyenne, pour TR = 6 sec, le nombre de voxels au-dessus du seuil est deux fois moins important que pour TR = 3 sec (voir Tableau 5 et Tableau 7). On peut expliquer cette différence par le fait qu'on dispose, dans le cas de TR = 6 sec, d'un plus petit nombre de degrés de liberté pour estimer la variance (cf. séquence de 100 images au lieu de 150 pour TR = 3 sec). Or ce nombre vient pondérer la valeur de F.

Il n'est pas exclu non plus que le pas d'échantillonnage plus grand soit à l'origine d'une perte de sensibilité en détection, à cause d'un plus grand mouvement intra-acquisition ou de la perte de hautes fréquences importantes présentes dans le signal d'activation (voir §5, p 96).

Il est à noter que si les valeurs moyennes de F sont plus faibles pour TR = 3 sec que pour TR = 6 sec, leurs valeurs maximales sont comparables.

Néanmoins, pour pouvoir tirer des conclusions quantitatives d'une telle comparaison, il faudrait pouvoir obtenir des valeurs de F avec des degrés de liberté égaux, ce qui nécessiterait la prise en compte de l'autocorrélation temporelle et l'adaptation des temps d'acquisition.

4.6 Conclusion

Pour la détection d'activation et dans le cas du TR de 6 secondes, c'est le mode d'acquisition entrelacé qui a montré des meilleurs résultats. Pour le TR de 3 secondes, en revanche, l'acquisition séquentielle s'est montré aussi performante que l'acquisition entrelacée. Le mode séquentiel apparaît donc comme une option alternative satisfaisante à l'acquisition des protocoles événementiels pour les TR courts. Cependant, toutes les expériences décrites par la suite ont été réalisées en mode entrelacé. Les raisons de cette préférence sont essentiellement pratiques. En absence d'effet notable, nous avons préféré continuer à utiliser la séquence d'acquisition considérée comme standard dans notre laboratoire. Notons également que cette séquence a depuis bénéficié de nombreuses améliorations visant à réduire les temps d'acquisitions et minimiser les artefacts dans les images.

5 Contenu fréquentiel des données événementielles

À partir des données acquises, nous avons réalisé une deuxième analyse afin de tester l'influence de l'ordre d'acquisition des coupes sur la détection d'activation. Son but était de mettre en évidence de possibles différences du contenu fréquentiel des données en fonction du mode d'acquisition. Contrairement à notre attente, nous avons observé peu de différences liées au mode d'acquisition, mais nous verrons dans cette section que l'analyse nous a permis de révéler un phénomène physiologique intéressant.

5.1 Tests spécifiques pour l'analyse du contenu en fréquence

Dans le cas où le pas d'échantillonnage est de 6 secondes, le spectre de réponse accessible à l'analyse est essentiellement limité à la fréquence fondamentale du paradigme. Nous ne nous sommes donc intéressés au contenu fréquentiel de la réponse hémodynamique que pour les acquisitions réalisées avec un TR de 3 secondes, qui nous donne accès également à la première harmonique du paradigme.

Afin de mesurer directement l'effet de l'ordre d'acquisition des coupes sur la répartition des fréquences dans les données d'activation, nous avons effectué deux tests spécifiques, que nous avons appelés FF, pour fréquence fondamentale, et 1H, pour première harmonique. Leur rôle est de nous permettre d'estimer la quantité de variance du signal expliquée, d'une part, par la fréquence fondamentale et, d'autre part, par la première harmonique.

Pour ces deux tests, nous avons utilisé des modèles comportant les mêmes fonctions explicatives que le modèle complet décrit au § 4.4.1, p 92 — à savoir des fonctions sinus et cosinus à la fréquence du paradigme et de sa première harmonique, ainsi que de fonctions modélisant les tendances de basses fréquences présentes dans le signal.

5.1.1 Fréquence fondamentale : test FF

Le but de ce test est d'évaluer la contribution de la fréquence du paradigme au signal BOLD. Les variables testées correspondent donc aux deux fonctions sinus et cosinus à la fréquence du paradigme. Les fonctions sinus et cosinus à la fréquence de la première harmonique n'apparaissent que comme covariables de non-intérêt au même titre que les fonctions modélisant les basses fréquences.

5.1.2 Première harmonique : test 1H

Dans ce second test, les rôles de la première harmonique et de la fréquence fondamentale sont échangés par rapport au test FF. Il s'agit d'évaluer dans quelle mesure la première harmonique contribue également au signal BOLD.

Tableau 9 : Tests utilisés pour l'analyse du contenu en fréquence du signal

	Covariables testées	Covariables non testées
Test FF	sinus & cosinus : $f = 1/15$ Hz	sinus & cosinus : $f = 2/15$ Hz Basses fréquences : 0 - 1/30 Hz
Test 1H	sinus & cosinus : $f = 2/15$ Hz	sinus & cosinus : $f = 1/15$ Hz Basses fréquences : 0 - 1/30 Hz

5.2 Effet du filtrage temporel et du mode d'acquisition

Nous avons vérifié qu'en appliquant le filtrage temporel préconisé pour prendre en compte l'autocorrélation temporelle des données, seule la fréquence fondamentale du paradigme est conservée dans le signal. La première fréquence harmonique n'apparaît pas (test 1H négatif).

En absence de filtrage temporel, en revanche, la première harmonique explique, pour 4 des 5 sujets testés, une part significative du signal BOLD dans les régions activées.

La contribution de la première harmonique au signal a été trouvée similaire pour les acquisitions séquentielle et entrelacée. Le filtrage implicite dû à la correction de mouvement n'a donc pas affecté cette portion du spectre de façon différente selon le mode d'acquisition utilisé. On peut penser que la fréquence de coupure du filtre implicite est plus élevée que la fréquence de l'harmonique.

5.3 Discrimination des réponses événementielles en fonction de leur contenu fréquentiel

5.3.1 Localisation de l'activité détectée par le modèle complet

Pour rappel, les cartes F associées au modèle complet sont seuillées à $F = 4,96$ (voir § 4.4.3) et un sujet sur les 6 acquis ne montre aucune réponse (§ 4.5.1). En revanche, il semble se dégager parmi les 5 sujets restant deux configurations d'activité différentes. Afin de confirmer — ou infirmer — ce résultat, nous avons décidé d'élargir l'ensemble des données disponibles en faisant passer l'expérience à 4 volontaires supplémentaires.

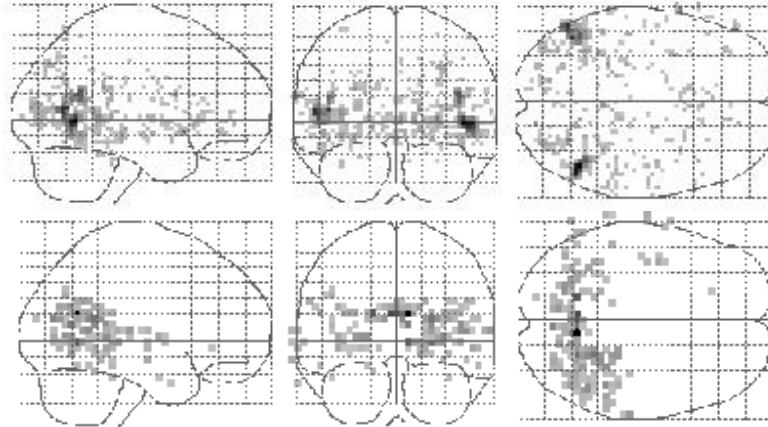


Figure 37 : Deux configurations d'activité pour un même protocole de stimulation ; en haut, réponse dans V5 (sujet CV) ; en bas, réponse occipitale (sujet FM)

Étant donné la faible influence du mode d'acquisition sur le contenu fréquentiel et les résultats d'activation à $TR = 6$ sec plutôt favorables à l'acquisition entrelacée, les nouvelles séries d'images n'ont été réalisées qu'en mode entrelacé.

Nous avons ensuite répété l'analyse sur l'ensemble des données (9 sujets). Les résultats ont confirmé l'existence de deux configurations de réponse.

Au total, 5 sujets montrent une forte réponse bilatérale dans V5 et 4 sujets présentent une activité étendue à tout le pôle occipital avec un maximum d'activité situé dans la région de V1/V2, mais parfois sans réponse significative au niveau de V5 (voir Figure 37).

Curieusement, ces résultats diffèrent de ceux observés dans un protocole en bloc utilisant les mêmes stimulations visuelles. Dans le protocole en bloc en effet, les deux localisations d'activité (pôle occipital et MT/V5 bilatéral) sont toujours présentes simultanément chez tous les sujets (voir Chapitre 5, Section 1, p 107).

Cependant, l'analyse du contenu fréquentiel de la réponse pour ces deux configurations de réponse a permis de mettre en évidence un autre phénomène intéressant.

5.3.2 Localisation spécifique de la première harmonique

Les résultats du test 1H ont montré que l'harmonique explique une importante partie du signal dans l'aire MT/V5 bilatérale. Pour six des neuf sujets, c'est d'ailleurs dans cette aire que se trouve la valeur maximale de F (comprise entre 8,1 et 28,5). Ceci n'a pas donc pas été observé seulement chez les sujets dont l'activité est limitée à l'aire V5 (Figure 39), mais aussi

chez des sujets pour lesquels l'activité globale (résultats du test complet) se concentre dans le pôle occipital (Figure 40).

Dans ce dernier cas, on peut observer un maximum de réponse du test FF dans l'aire V1/V2 alors que le maximum de réponse du test 1H se situe dans l'aire V5 (exemple Figure 38).

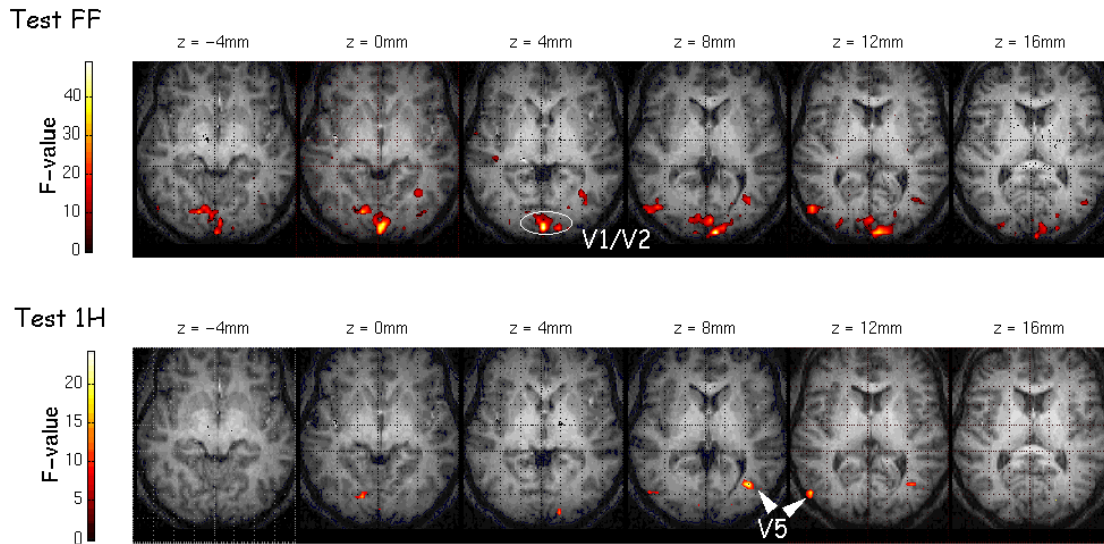


Figure 38 : Localisation différente des maxima pour les tests FF, en haut et 1H, en bas

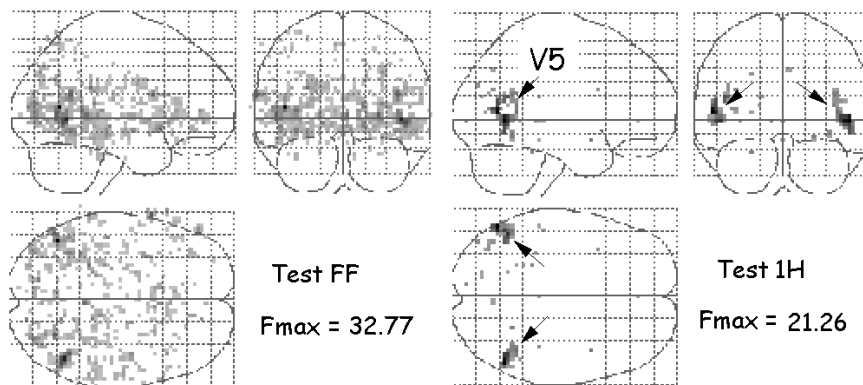


Figure 39 : Variance supplémentaire expliquée par l'harmonique dans V5 (sujet CV)

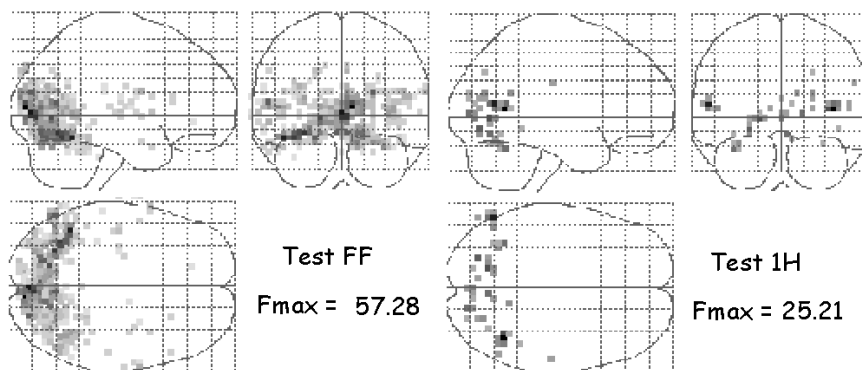


Figure 40 : Pas de variance supplémentaire expliquée par l'harmonique, excepté dans V5 (sujet AD)

D'un point de vue pratique, ces résultats suggèrent que l'aire V5 pourrait être discriminée de manière spécifique par rapport aux régions activées du pôle occipital grâce à la présence de l'harmonique dans son signal BOLD.

5.3.3 Interprétation proposée

La Figure 41 (à droite) montre le profil de réponse moyen à une stimulation événementielle dans V5. Ce profil a été obtenu en moyennant sur l'ensemble de la série, la réponse à toutes les stimulations. La barre d'erreur indique deux fois la variance de la moyenne.

Comme on pouvait s'y attendre, en présence de l'harmonique la montée de signal est apparemment retardée mais surtout plus abrupte.

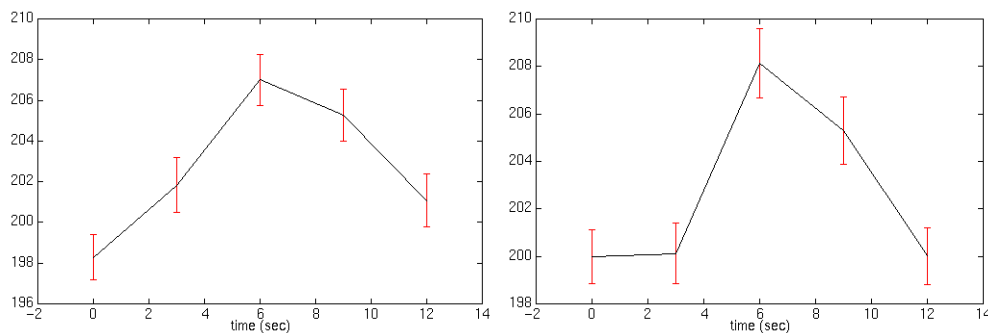


Figure 41 : Profil moyen de réponse à un événement dans V5 (à droite) ;
même profil, la fréquence harmonique étant soustraite du signal (à gauche)

Il est donc possible que la différence de contenu fréquentiel mise en évidence entre les aires V5 et V1/V2, traduise une différence d'hémodynamique : l'aire V5 présentant une réponse BOLD plus escarpée que la région V1/V2.

Ajoutons que la question des mesures chronométriques en IRM reste entière à ce stade. Non seulement les tests effectués ne permettent pas de comparer le délai de réponse entre les deux régions, mais la notion même de délai pose problème lorsque l'allure (et donc le contenu fréquentiel) de la réponse est variable d'une région à l'autre.

5.4 Résultats complémentaires pour TR = 6 secondes

6 n'étant pas diviseur de 15, quand le TR est de 6 secondes, l'échantillonnage du signal se retrouve décalé d'une période de stimulation à l'autre et on ne retombe sur le même échantillonnage que toutes les 2 stimulations (car 6 est diviseur de 30, voir Figure 42). En pratique, on possède donc deux séries différentes d'échantillons sur une période de stimulation : l'une commence avec la stimulation, l'autre commence 3 secondes après. En réarrangeant les données pour combiner ces deux échantillonnages, il est possible de reconstruire le signal d'une période de stimulation comme s'il avait été acquis avec un TR de 3 secondes (pseudoTR). Cette astuce d'acquisition a parfois été appelée effet stroboscope .

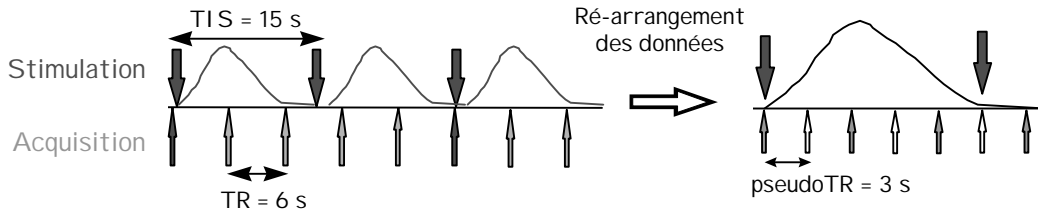


Figure 42 : Décalage de l'échantillonnage par rapport à la stimulation ou effet stroboscope

De cette manière, nous avons pu reconstruire la réponse moyenne à un événement avec une résolution de 3 secondes alors que les acquisitions étaient effectuées avec un TR de 6 secondes. Afin de ne pas risquer de perdre le signal lié à l'harmonique repliée, nous avons dû modifier le filtrage passe-haut.

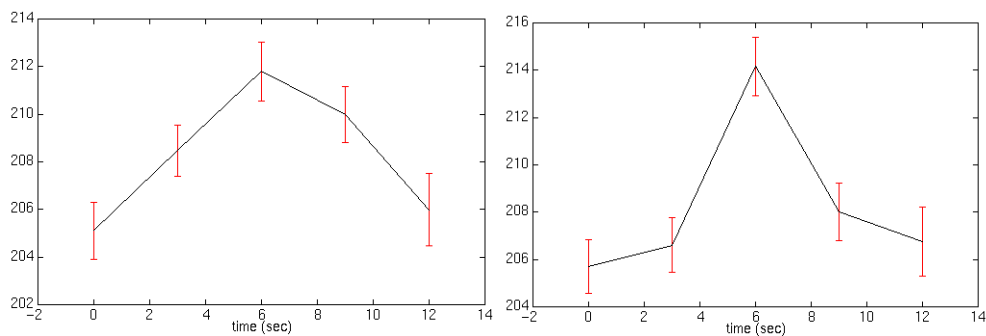


Figure 43 : Profil moyen de réponse à un événement (à droite) ;
même profil, la fréquence harmonique repliée étant soustraite du signal (à gauche)

5.5 Conclusion

En étudiant la réponse BOLD en événementiel, nous avons montré l'importance que pouvaient avoir les fréquences élevées dans l'identification des régions cérébrales. Actuellement, il est sans doute plus raisonnable de considérer que cette discrimination repose essentiellement sur des caractéristiques hémodynamiques. Mais on peut aussi envisager que le contenu fréquentiel de la réponse traduise un comportement neural différent et permette ainsi de discriminer différentes fonctions dans un réseau d'aires répondant toutes à un même stimulus.

6 Expérience d'imagerie mentale du point de vue de l'analyse : comment la question contraint l'analyse

6.1 Objectifs

Le but de l'expérience était de mettre en évidence l'implication du cortex visuel primaire dans certaines tâches d'imagerie mentale (Klein *et al.*, 2000). Cependant nous présentons ici essentiellement le versant de l'analyse des données. Cette expérience présente en effet un dessin expérimental complexe et a nécessité une méthode d'analyse spécifiquement adaptée. Nous utilisons cette expérience pour illustrer certaines difficultés d'analyse et le moyen de lever ces difficultés.

6.2 Dessin expérimental

Les sujets réalisent six sessions expérimentales comportant chacune dix essais d'imagerie mentale. Chaque période d'essai se déroule de la façon suivante.

En début de période, deux secondes sont destinées à la présentation auditive d'un nom d'animal. Le sujet a alors pour consigne de former une image de l'animal en question (événement E1).

Quatorze secondes plus tard, une nouvelle présentation auditive de deux secondes propose une caractéristique animale. Pour la moitié des sessions, les caractéristiques concernent des détails physiques de l'animal — comme « oreilles pointues ». Pour l'autre moitié, il s'agit de caractéristiques plus générales concernant le comportement — comme « courageux ». Les sujets ont pour consigne de juger le plus rapidement possible si la caractéristique proposée s'applique ou non à l'animal évoqué, en appuyant sur l'un des boutons « oui » ou « non » placés dans leurs mains (événement E2). La moitié des caractéristiques demande une réponse positive du sujet, l'autre moitié une réponse négative.

Au début de chaque session, une présentation visuelle informe les sujets du type de caractéristique qu'ils auront à juger dans toute la session — i.e. des détails physiques ou des caractéristiques générales de l'animal. Les sujets ont pour instruction de fermer les yeux à la suite de cette présentation visuelle et de se détendre en attendant de réaliser les essais.

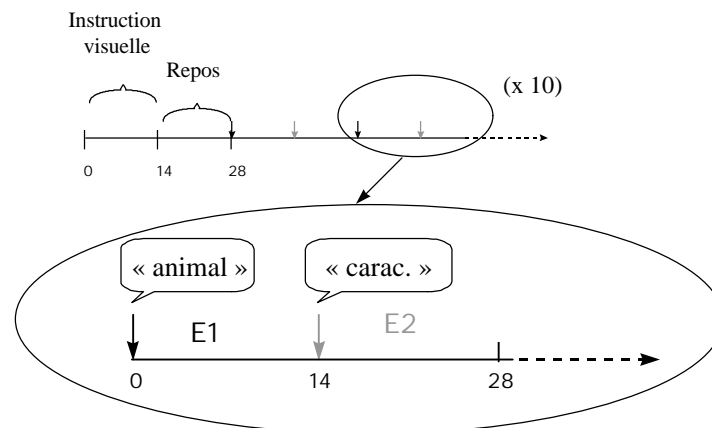


Figure 44 : Protocole de l'expérience d'imagerie mentale (Klein *et al.*, 2000)

En pratique, les sessions sont regroupées par deux, de façon à ce qu'une séquence d'acquisition couvre une session présentant des caractéristiques comportementales et une session présentant des caractéristiques physiques. Ce choix vient de ce qu'on souhaite pouvoir comparer l'activité cérébrale entre les deux types de conditions expérimentales. L'ordre des deux sessions au cours des acquisitions est équitablement réparti entre les sujets.

6.3 Hypothèses de travail et questions posées

Dans ce protocole, les hypothèses de travail et les questions posées ont largement influé sur la modélisation et l'analyse des données. Nous allons donc les détailler en tâchant de mettre en évidence les conséquences directes qu'elles ont eues sur les choix d'analyse.

Le but de ce protocole d'imagerie mentale est double. Il s'agit d'une part de tester l'implication du cortex visuel primaire (V1) lors de la génération d'images mentales ; d'autre

part, de mettre en évidence l'influence des conditions d'imagerie mentale sur l'activité de cette région.

D'après les instructions fournies au sujet, l'événement E1 doit être une génération d'image mentale et l'événement E2 une évaluation suivie d'une réponse motrice. Cependant, on s'attend à ce que le sujet puisse, conjointement à cette évaluation, produire une image mentale. Par exemple, dans le cas des caractéristiques physiques, le sujet peut visualiser à nouveau l'animal et s'aider de l'image mentale pour répondre à la question. Nous devons donc considérer l'événement E2 non seulement comme un événement d'évaluation ou un événement moteur mais aussi comme un événement d'imagerie potentiel. En particulier, il s'agit de tester l'activité de V1 également pendant ces événements d'imagerie potentiels E2.

Par ailleurs, on fait l'hypothèse que le type de session dans lequel travaille le sujet aura une influence sur la production de l'image mentale et l'activité cérébrale associée. Précisément, il semble que l'activité dans V1 soit d'autant plus forte que l'image mentale formée fait intervenir des détails de haute résolution (Kosslyn *et al.*, 1995 ; Mellet *et al.*, 2000). Dans notre cas, le sujet est prévenu à l'avance du type de caractéristique (physique ou comportementale) qu'il aura à juger. Il est de plus encouragé à produire des images mentales initiales (événement E1) plus détaillées au cours d'une session présentant des caractéristiques physiques de façon à faciliter et accélérer son jugement à venir. Une des questions est donc de vérifier si l'activité induite dans V1 est différente selon le type de session.

Une autre hypothèse concerne la nature des événements d'imagerie mentale. Plusieurs expériences, réalisées sous la forme de protocoles en bloc, n'ont mis en évidence aucune activité de V1 pendant des périodes d'imagerie mentale (revue par Mellet *et al.*, 2000). Nous avons de notre côté supposé que l'imagerie mentale est un processus souvent transitoire plus facile à étudier dans le cadre de productions courtes. C'est la raison pour laquelle il a été choisi de réaliser un protocole événementiel. Du point de vue cérébral, la durée véritable d'un événement d'imagerie mentale, de même que son délai d'apparition est particulièrement difficile à évaluer. Nous avons donc dû formuler une hypothèse sur l'allure attendue de la réponse cérébrale au cours de ces événements. Nous avons choisi de modéliser cette réponse comme un événement bref suivant immédiatement la fin de l'instruction verbale.

En pratique, on se rend compte que l'origine de l'activité cérébrale au moment des événements E1 et E2 peut être difficile à identifier. On s'attend par exemple à ce que l'événement E2 induise quasi-simultanément une activité motrice et une activité d'imagerie mentale. Par ailleurs, comme l'événement d'imagerie succède rapidement à l'événement auditif, leurs réponses vasculaires cérébrales vont — au moins partiellement — se superposer dans le temps. Au niveau de la modélisation, nous allons voir que ceci se traduit par une redondance entre les fonctions de la matrice de dessin (colinéarité des covariables). Malgré cette redondance possible, il est pourtant important de modéliser tous les effets attendus de la stimulation afin de réduire au maximum le signal d'erreur résiduel. Dans le cas contraire, un effet d'intérêt risquerait d'être masqué par l'amplitude des résidus. Nous allons voir dans le paragraphe suivant une méthode qui permet de résoudre ce dilemme.

6.4 Analyse des données

6.4.1 Modélisation

Les données ont été analysées de façon individuelle. Chaque session a été modélisée par un bloc distinct de covariables.

Nous avons modélisé séparément chacune des quatre conditions d'imagerie possible — succession des dix événements E1 ou E2, dans une session de caractéristiques physiques ou comportementales. Comme nous souhaitions pouvoir comparer entre elles les différentes conditions d'imagerie, nous avons utilisé le même modèle de réponse hémodynamique pour les quatre types d'événements d'imagerie. Nous les avons modélisés comme des événements brefs induisant une réponse BOLD immédiatement après la fin de l'instruction verbale.

Nous avons aussi modélisé les autres effets attendus du protocole. En l'occurrence, nous avons construit deux covariables pour l'instruction visuelle et le repos de 14 sec en début de session ; une covariable pour les vingt instructions auditives (deux par essai) ; et une covariable pour la réponse motrice tenant compte des temps de réaction de chaque sujet.

De plus, afin de prendre en compte les tendances de basses fréquences, nous avons complété le modèle de chaque expérience par une série de fonctions cosinus de périodes supérieures à 60 secondes, ce qui correspond approximativement au double de la période d'un essai.

Comme prévu, nous avons pu vérifier qu'il existait une assez forte corrélation entre les covariables du modèle (cf. Figure 45). Nous savons que, dans ces conditions, les tests perdent de leur sensibilité, car la partie du signal qui est expliquée à la fois par des covariables testées et des covariables non-testées n'est pas prise en compte dans le test. Dans cette expérience pourtant, il est justifié que l'activité du cortex visuel primaire soit attribuée en priorité aux événements de perception visuelle et d'imagerie mentale par rapport aux événements moteurs et auditifs. Nous avons donc orthogonalisé le modèle de façon hiérarchique.

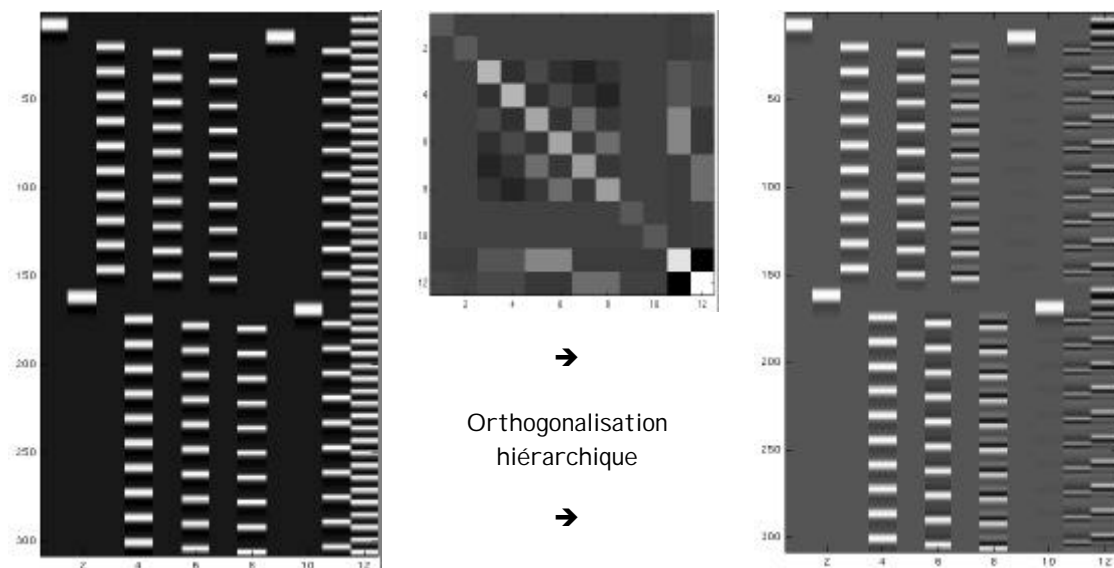


Figure 45 : Modèles pour une session d'expérience d'imagerie mentale ;
Modèle initial, à gauche, avec sa matrice de covariance, au centre ; et modèle orthogonalisé, à droite

En pratique, chaque covariable a été orthogonalisée par rapport à l'ensemble des précédentes ; l'ordre des covariables ayant été décidé en fonction de la priorité que nous souhaitions attribuer aux fonctions explicatives : événement visuel, événements d'imagerie, puis événements auditifs et moteurs. Toutes les covariables ont ainsi été rendues indépendantes et le signal au départ commun aux événements de réponse motrice et d'imagerie mentale a été intégralement attribué aux événements d'imagerie. En contrepartie, il est bien évident que ce modèle est uniquement adapté à l'analyse de l'activité dans V1 et ne conviendrait pas à l'étude du cortex moteur, par exemple.

6.4.2 Tests effectués

Nous avons calculé les quatre cartes statistiques F testant l'effet des quatre types d'événements d'imagerie (E1 ou E2, dans une session de caractéristiques physiques ou de caractéristiques comportementales). Nous avons également testé les contrastes entre les deux conditions d'imagerie — caractéristiques « physiques » vs. « comportementales ». Nous avons enfin effectué le contraste comparant les deux événements E1 et E2.

Nous avons imposé un seuil de probabilité $p < 0,001$ aux cartes de tests T et F ainsi obtenues. Les tests étant réalisés spécifiquement dans le cortex visuel primaire, sur les voxels situés le long de la fissure calcarine, nous n'avons pas effectué de correction de la probabilité pour la multiplicité des tests.

6.5 Résultats et conclusion

Nous ne discuterons pas ici les implications neurophysiologiques des résultats obtenus au cours de ce protocole (pour plus de détails, voir Klein *et al.*, 2000). Nous détaillerons en revanche les résultats qui illustrent le mieux l'importance des choix expérimentaux.

Les tests effectués ont permis de détecter des foyers d'activité significatifs le long de la scissure calcarine dans toutes les conditions d'imagerie, à savoir quand les sujets formaient une image mentale (E1) ou quand ils effectuaient l'évaluation de la caractéristique (E2), et ce que la caractéristique soit physique ou comportementale. Nous avons par ailleurs étudié le déroulement temporel la réponse BOLD dans ces foyers. Nous avons ainsi pu observer une augmentation d'activité, transitoire mais effective, pour chaque événement d'imagerie.

Afin d'évaluer plus précisément l'allure de la réponse hémodynamique, nous avons calculé pour chaque sujet le signal moyen sur une période d'essai, séparément pour les deux conditions d'imagerie. Globalement, la réponse BOLD évolue sur une période de 12 à 14 secondes, avec une montée du signal environ 2 secondes après l'instruction verbale et un pic d'activité autour de 6 à 8 secondes. Nous avons vérifié que, dans ces conditions, modéliser des événements d'imagerie non plus brefs mais soutenus dans le temps (sur une durée de 2 secondes) abaissait la significativité des résultats.

Il apparaît donc que l'approche événementielle convient mieux à l'étude proposée qu'un protocole en blocs. D'un point de vue comportemental, il est difficile pour les sujets de maintenir une image mentale en continu sur une longue période ou d'accéder rapidement et de façon répétitive à des images mentales successives. Du point de vue cérébral, il semblerait également que l'imagerie mentale entraîne une réponse plutôt transitoire mieux détectée par des modèles d'événements brefs.

Indépendamment de cette question, la comparaison des événements E1 et E2 a montré, pour sept des huit sujets, une différence significative d'activité dans V1 en faveur de l'événement E2. Le choix d'un modèle identique pour les deux événements nous a donc permis de mettre en évidence une différence quantitative de comportement de V1 dans ces deux situations expérimentales.

Il faut maintenant rester prudent quant à la nature de cette différence. On l'expliquerait facilement par une intensité de réponse plus importante dans un cas que dans l'autre. Mais il n'est pas exclu qu'elle soit due, par exemple, à des différences de délai ou de durée entre les signaux BOLD. Le modèle unique de réponse que nous nous sommes donné prouve une différence entre les réponses observées mais ne permet pas de qualifier cette différence. Pour déterminer l'origine de cette différence, il s'agirait d'estimer précisément l'allure de la réponse

dans chacun des cas. On pourrait dans un premier temps choisir un modèle de réponse à trois fonctions afin de représenter indépendamment le délai de la réponse et sa durée. La comparaison des paramètres associés à ces différentes portions de fonctions.

Chapitre 5.

Activité cérébrale liée au mouvement et à la forme 3D en vision passive

Nous décrivons dans ce chapitre les expériences que nous avons réalisées dans le cadre de notre étude du système visuel. Ces expériences ont été élaborées pour répondre à des questions neurophysiologiques en relation avec la thématique générale présentée au Chapitre 2 (p 25). Pour chaque expérience, nous présentons les objectifs sous forme de questions qui sont apparues prioritaires. Nous essaierons également de mettre en valeur le rôle qu'ont pu jouer ces questions dans l'élaboration de l'expérience et le choix des outils d'analyse.

1 Expériences exploratoires en vision passive

1.1 Objectifs

Nous souhaitons déterminer les aires impliquées dans le traitement de la parallaxe de mouvement, et l'élaboration de la perception des formes 3D à partir du mouvement. Précisément, il s'agit (i) de mettre en évidence les régions corticales activées lors de la présentation d'un objet défini uniquement par la parallaxe de mouvement ; (ii) de trouver parmi celles-ci les zones impliquées spécifiquement dans la perception des formes 3D à partir du mouvement.

1.2 Matériel et méthodes

1.2.1 Sujets

Neuf volontaires, âgés de 20 à 42 ans (5 hommes et 4 femmes) ont participé au protocole. Tous ont donné leur consentement éclairé. Huit volontaires sur neuf étaient droitiers et trois présentaient une dominance oculaire à gauche.

1.2.2 Enregistrements IRM

Les expériences ont été effectuées sur l'imager Bruker 3 Tesla du SHFJ.

Pour chaque sujet, nous avons défini vingt coupes, approximativement perpendiculaires à l'axe du tronc cérébral et couvrant l'intégralité du cerveau. Les images fonctionnelles ont été acquises en utilisant une séquence echo-planar à écho de gradient offrant une pondération en T2* (TE = 40 ms). Les séquences réalisées comportaient chacune 76 volumes fonctionnels. Le temps de répétition était de 3,05 secondes. La taille des voxels des images fonctionnelles était de 4 x 4 x 5 mm.

Pour chaque sujet, nous avons également réalisé une image de haute résolution (1 x 1 mm dans le plan de coupe), pondérée en T1, destinée à fournir une information anatomique individuelle.

1.2.3 Dispositif de présentation des stimulations visuelles

Les stimulations sont projetées sur un écran translucide à l'aide d'un projecteur vidéo Eiki 5000, à résolution VGA (640 x 350), piloté par un PC. L'écran est situé à la tête de l'aimant, à 1m40 des yeux du sujet. Il est vu par le sujet grâce à un miroir placé devant ses yeux à l'intérieur de l'antenne de gradient (voir Figure 46). Le projecteur vidéo est placé à distance de l'aimant pour minimiser les interactions magnétiques entre les deux appareils.

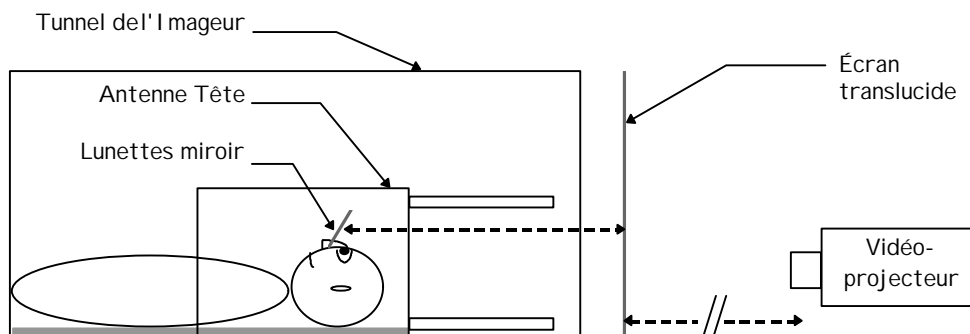


Figure 46 : Dispositif de présentation des stimulations visuelles

1.2.4 Stimulations visuelles

Dans cette série d'expériences, nous avons utilisé 4 types de stimuli différents. Nous présentons d'abord les caractéristiques générales de la stimulation visuelle avant de détailler séparément chaque stimulus.

Caractéristiques générales

Les stimulations visuelles sont présentées à l'intérieur d'un disque dont le diamètre correspond à 16 degrés d'angle visuel. Les stimuli sont composés de 300 points répartis pseudo-aléatoirement dans cette fenêtre circulaire, et d'une croix de fixation située au centre de l'écran. La répartition pseudo-aléatoire des points permet d'obtenir une densité uniforme sur le disque. La luminance mesurée sur l'écran en présence des points est de 1 cd/m².

Étant données les caractéristiques du dispositif de présentation, un pixel couvre 0,27° d'angle visuel. Afin d'obtenir un mouvement plus fluide que ne l'autoriseraient des déplacements par pixels entiers, nous avons donc utilisé des points antialiasés. L'avantage de ceux-ci est qu'ils peuvent être positionnés sur l'écran avec une précision de localisation supérieure à la résolution du pixel. À savoir, chaque point est constitué de plusieurs pixels de l'écran dont l'intensité lumineuse est modulée en fonction de la position souhaitée du centre du point dans le pixel (voir exemple Figure 47). Pour nos expériences, nous avons choisi d'utiliser une résolution d'un huitième de pixel et des points antialiasés de 6 pixels de diamètre. Un point peut donc avoir 64 (= 8 x 8) positions différentes à l'intérieur d'un pixel, ce qui revient à calculer 64 matrices de 6 x 6 pixels.

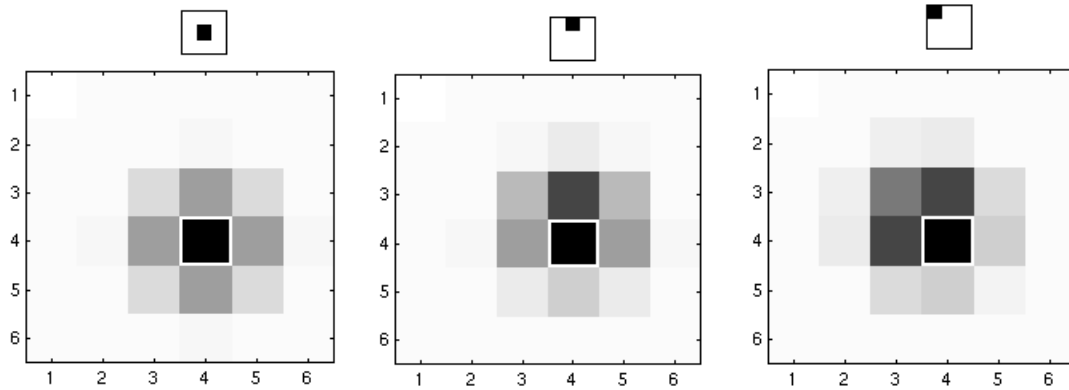


Figure 47 : Représentation d'un point antialiasé en fonction de la position de son centre, exemple pour une résolution d'1/3 de pixel et des points de 6 pixels de diamètre ; au-dessus de chaque représentation, la position du centre du point antialiasé par rapport au pixel encadré

Le taux de rafraîchissement des images présentées à l'écran est de 70 Hz. Pour une question de rapidité d'affichage, les matrices sont donc calculées en début de programme et mémorisées.

Points Statiques (ST)

Les 300 points répartis en début de présentation dans la fenêtre circulaire sont présentés en continu pendant la durée d'un bloc de stimulation.

Points en mouvement aléatoire (RM)

Tous les points suivent un mouvement rectiligne de direction et d'amplitude aléatoires. Leur vitesse varie de façon sinusoïdale dans le temps à une fréquence de 1 Hz. Les mouvements ont tous la même phase, de telle sorte que toutes les vitesses s'annulent en même temps. À chaque passage par zéro des vitesses (2 fois par période), de nouvelles directions et amplitudes de mouvement sont tirées aléatoirement pour tous les points. La vitesse maximale des points est de 3,3°/sec et leur vitesse moyenne sur une période de mouvement est de 1°/sec.

Stimulus 3D (SP3D)

Tous les points se déplacent comme s'ils étaient répartis sur une calotte sphérique oscillant autour d'une de ses tangentes (Figure 48). L'axe d'oscillation est inclus dans le plan de l'écran et l'angle qu'il forme avec la verticale est initialisé de manière aléatoire au début de la séquence de stimulation. L'angle reste constant au cours d'un bloc de stimulation mais subit un incrément de 45° à chaque nouvelle présentation du stimulus.

Ce stimulus a été construit en projetant sur une surface sphérique virtuelle les points initialement répartis dans la fenêtre de visualisation, de façon à ce que la densité des points sur l'écran soit bien uniforme au départ. On calcule ensuite la position des points sur la sphère en trois dimensions, en fonction du mouvement de rotation de l'objet. Cette position est projetée sur l'écran à chaque trame d'affichage.

Le mouvement des points ainsi obtenu est cohérent. De plus, il a été montré que la structure de flux optique induite par ce type de rotation était optimale pour percevoir la forme de l'objet 3D sous-jacent (Cornilleau-Pérès & Droulez, 1994).

La vitesse des points s'annule à chaque fois que la sphère atteint une position extrême de rotation ou passe par sa position fronto-parallèle initiale, c'est-à-dire en tout 4 fois par période de mouvement 3D. Nous avons donc imposé une fréquence d'oscillation de 0,5 Hz de façon à

obtenir la même fréquence d'annulation des vitesses que dans les autres stimuli dynamiques. La vitesse maximale des points est de $4,7^\circ/\text{sec}$ avec une moyenne de $1^\circ/\text{sec}$.

Points en expansion / contraction (EX)

Les points suivent un mouvement alterné d'expansion et de contraction à une fréquence de 1 Hz. Leurs vitesses vont de 0 au centre à $2,4^\circ/\text{sec}$ en périphérie, avec une moyenne de $1^\circ/\text{sec}$.

L'expansion (resp. la contraction) est un mouvement cohérent, c'est-à-dire que le stimulus peut être interprété comme un mouvement global en trois dimensions (voir Figure 48). En revanche, ce type de mouvement contient peu d'information de structure (voir § 1.1 Le flux optique, p 25). En effet, une sphère se rapprochant d'un observateur présentera presque le même schéma d'expansion qu'un plan suivant le même mouvement. Il est donc particulièrement difficile d'évaluer correctement la courbure d'un objet présenté uniquement en expansion / contraction. D'un point de vue théorique, ceci s'explique par le fait que seules les translations fronto-parallèles sont susceptibles de fournir une information de structure (Longuet-Higgins & Prazdny, 1980). Or, quand on mesure la composante de translation fronto-parallèle existant dans notre stimulus d'expansion, présenté sous 16° d'angle visuel, celle-ci est environ dix fois plus faible (9,3%) que la composante de translation fronto-parallèle mesurée dans le stimulus de sphère 3D oscillante.

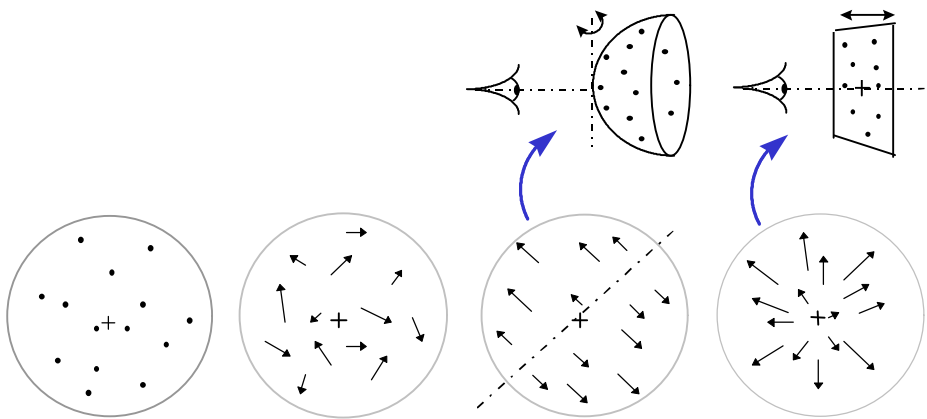


Figure 48 : Stimuli utilisés ; de gauche à droite, points statiques (ST), mouvement aléatoire (RM), sphère 3D (SP3D), expansion/contraction (EX)

Égalisation des stimuli

Si l'on excepte la condition « points statiques », la vitesse moyenne des points sur un cycle est de $1^\circ/\text{sec}$ environ. De plus les vitesses des points s'annulent à la même fréquence (2 Hz) dans les trois conditions de mouvement.

Au cours de leur mouvement, les points situés en périphérie du disque d'affichage peuvent être éclipsés par le bord de la fenêtre de visualisation. Afin d'en conserver un nombre constant à l'écran, chaque point qui disparaît est remplacé à l'intérieur du disque de telle façon que la densité de points reste uniforme. Cette succession de disparitions / apparitions de points provoque un papillotement différent dans les trois stimuli dynamiques, car il dépend de la vitesse des points en périphérie. Afin que la quantité de papillotement soit similaire d'un stimulus à l'autre, nous avons donc fait apparaître et disparaître un nombre supplémentaire de points arbitrairement choisis dans les stimuli présentant naturellement un papillotement moindre. On aboutit de cette façon à un papillotement moyen de 3,9 points par image pour tous les stimuli dynamiques.

Enfin, aucun des stimuli visuels n'induit en principe de nystagmus optocinétique, car la moyenne vectorielle des vitesses au voisinage du point de fixation est nulle.

1.2.5 Dessin expérimental

Les images fonctionnelles ont été acquises alors que l'on présentait aux sujets des séquences de stimulation alternant deux des 4 stimuli décrits ci-dessus. Leur déroulement temporel est résumé Figure 49.

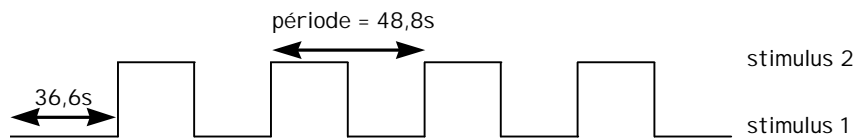


Figure 49 : Déroulement temporel des séquences de stimulation

En tout, trois séquences de stimulation différentes étaient présentées. Chaque séquence correspond à une expérience dont les objectifs sont détaillés ci-après.

Expérience 1 : Mouvement visuel

La stimulation alternait points statiques (ST) et mouvement aléatoire (RM). Le but de cette expérience était de localiser les régions impliquées dans le traitement du mouvement visuel en général.

Expérience 2 : Mouvement cohérent

La séquence de stimulation alternait mouvement aléatoire et expansion / contraction (EX). Il s'agissait de mettre en évidence des structures activées spécifiquement par un mouvement cohérent plutôt que par un mouvement quelconque, et ce même quand le mouvement cohérent contient peu d'information de structure 3D.

Expérience 3 : Forme 3D à partir du mouvement

Le mouvement aléatoire était présenté en alternance avec la sphère (SP3D). Par cette expérience, on souhaitait mettre en évidence les régions dédiées à la perception de la structure 3D à partir du mouvement. Le stimulus SP3D représentant un mouvement cohérent, on s'attend à ce qu'une partie des régions révélées par cette expérience apparaisse également dans l'expérience précédente. On espère cependant trouver des régions spécifiquement activées par le stimulus 3D.

L'ordre de présentations des trois expériences variait de façon aléatoire d'un sujet à l'autre. Les volontaires avaient pour instruction de rester immobiles et de fixer la croix centrale en faisant attention à ce qu'ils pourraient voir à l'écran. Entre les expériences, les volontaires bénéficiaient de 4 à 5 minutes de repos sans acquisition ni stimulation visuelle. À la fin de la session complète d'acquisition, les volontaires étaient interrogés sur leurs perceptions, visuelles ou non, au cours des différentes expériences.

1.2.6 Analyse des données

Traitement préalable des images

Pour chaque sujet, toutes les images fonctionnelles ont été alignées sur la dernière acquise de façon à corriger les mouvements éventuels du sujet et être le plus possible en registre avec l'image anatomique acquise en fin de session.

Les images fonctionnelles et anatomique ont ensuite subi une même série de transformations linéaires (rotations, translations et transformations affines) destinées les placer dans le système de coordonnées stéréotaxique. La série de transformations à effectuer a été déterminée en mettant l'image anatomique du sujet en correspondance avec l'image de référence proposée par l'Institut Neurologique de Montréal (Montreal Neurological Institute). Cette étape dite de « normalisation anatomique » est inutile quand on analyse les données d'un seul individu mais permet de placer les images de différents sujets dans un espace commun où elles pourront être comparées.

Après la normalisation anatomique, les images ont été réécrites avec une taille des voxels de 3 x 3 x 3 mm, en utilisant une fonction sinus cardinal pour l'interpolation.

Enfin, les images fonctionnelles ont subi un filtrage spatial par un noyau gaussien de 5mm. En diminuant la résolution spatiale effective, ce lissage facilite la mise en correspondance, dans l'espace stéréotaxique, des régions activées.

Notons que les quatre premières images de chaque série de 76 acquisitions ont été éliminées de façon à ce que seul le signal acquis pendant l'équilibre dynamique soit analysé.

Modélisation des données

Les données ont été analysées à la fois individuellement et en groupe. Dans les deux cas, nous avons modélisé les trois expériences par des blocs de covariables distincts. Pour chaque expérience, la séquence de stimulation était modélisée par une fonction créneau, modifiée de façon à prendre en compte le délai ainsi que les temps de montée et de descente de la fonction hémodynamique. Afin de prendre en compte les tendances de basses fréquences, nous avons complété le modèle de chaque expérience par une série de fonctions cosinus de périodes supérieures à 96 secondes. La période de coupure choisie (96 sec) correspond au double de la période du paradigme expérimental.

Tests effectués

Pour chaque voxel, on calcule la valeur de F qui teste la contribution du paradigme expérimental au signal. Par la suite, seuls les voxels dont la valeur de F correspond à une probabilité inférieure à 10^{-3} sont conservés pour analyse ultérieure. On considère que l'influence des stimulations est négligeable chez les autres.

Nous avons ensuite réalisé les tests T associés aux contrastes RM - ST, $\pm(\text{EX} - \text{RM})$ et $\pm(\text{SP3D} - \text{RM})$, pour chacun des neuf sujets et le groupe.

Pour le groupe, nous avons également testé le contraste (SP3D - RM) - (EX - RM). En revanche, ce contraste n'a pas été testé sujet par sujet. En effet, comme les stimuli SP3D et EX n'apparaissent que dans des séries d'acquisitions distinctes, chaque analyse individuelle risquait de ne révéler qu'un effet aléatoire dépendant de la série d'acquisition. Dans l'analyse de groupe, on peut penser que les effets liés aux séries d'acquisitions sont éliminés par la moyenne effectuée entre les sujets, du fait que l'ordre des expériences est aléatoire d'un sujet à l'autre.

Rappelons que cette série d'expériences a été réalisée dans une perspective exploratoire. Il s'agissait donc pour nous de limiter le risque de type II, à savoir le risque de ne pas détecter une région réellement active. Nous avons donc choisi pour l'analyse de groupe des seuils relativement permissifs sur l'intensité et l'étendue spatiale de l'activité. En pratique, nous avons fixé comme contrainte (i) que les voxels atteignent individuellement une valeur de Z supérieure à 2,33 ($p < 10^{-2}$) ; (ii) que le volume des régions activées soit supérieur à 190 mm^3 (environ deux voxels des images acquises) et (iii) que la probabilité corrigée pour le test conjoint sur chaque région (test qui tient compte de l'étendue spatiale et du maximum d'intensité) soit inférieure à 0,5.

Les régions révélées par l'analyse de groupe ont ensuite été testées sujet par sujet. Pour l'analyse individuelle, nous avons utilisé un seuil sur l'intensité plus sévère que dans l'analyse de groupe, c'est-à-dire $Z > 3,09$ ($p < 10^{-3}$). Le seuil sur l'étendue était en revanche inchangé. Nous avons ensuite comptabilisé le nombre de sujets qui présentaient des réponses dans les régions révélées par l'analyse de groupe. Pour ce faire, nous avons considéré que les régions trouvées dans l'analyse individuelle correspondaient aux régions de l'analyse de groupe lorsque celles-ci étaient distantes de moins de 10 mm dans l'espace stéréotaxique. Nous estimons qu'au-delà de cette distance, les régions détectées chez les individus n'ont pas pu contribuer aux résultats de l'analyse de groupe.

Cette approche nous a ainsi permis d'étudier la variabilité des résultats entre les sujets tout en limitant les risques d'obtenir des résultats faussement négatifs.

Localisation anatomique

Chez 5 sujets sur 9, les distorsions ont été estimées inférieures à la taille du voxel initial ou ont pu être corrigées de façon à ne pas dépasser cette valeur. Pour les 4 autres sujets, les distorsions entre l'anatomie et les images fonctionnelles étaient supérieures et pouvaient atteindre jusqu'à 13 mm le long de l'axe y et 7,5 mm le long de l'axe x dans le pôle occipital. À cause de ces distorsions, nous n'avons pas utilisé les résultats de ces 4 sujets pour effectuer la localisation anatomique individuelle des activités situées dans le pôle occipital.

En ce qui concerne les résultats de l'analyse de groupe, leur localisation anatomique approximative est issue de la correspondance des coordonnées stéréotaxiques avec l'atlas de Talairach (Talairach & Turnoux, 1988). Afin d'obtenir une meilleure précision de localisation (et éventuellement de meilleurs résultats dans le pôle occipital), nous avons effectué une analyse de groupe réduite comportant uniquement les données des 5 sujets les moins distordus. Comme aucune différence nette n'a pu être observée entre l'analyse de groupe complète, i.e. comportant les neuf sujets, et l'analyse réduite, nous ne détaillerons dans la suite que les résultats de l'analyse complète.

1.3 Résultats

Pour chaque contraste, nous présentons d'abord l'analyse de groupe. Nous détaillons ensuite les résultats individuels afin de préciser le nombre de sujets ayant effectivement participé aux résultats du groupe (résumé dans le Tableau 13). Rappelons que les analyses individuelles ont également permis de préciser la localisation des régions activées par rapport à l'anatomie réelle des sujets.

Pour faciliter la lecture des résultats, nous avons rappelé sur la Figure 50 quelques repères anatomiques de la face médiale du pôle occipital utilisés pour la localisation des foyers d'activité.

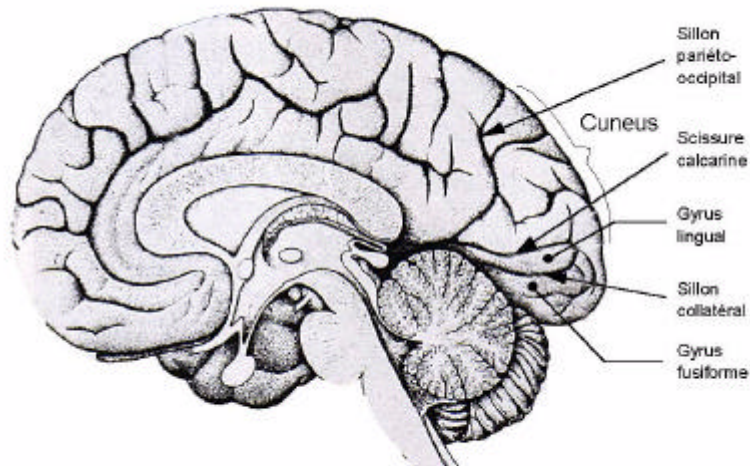


Figure 50 : Repères anatomiques sur la face médiale du lobe occipital

1.3.1 Contraste RM - ST

Parmi tous les contrastes effectués pour l'analyse de groupe, RM - ST présente clairement les activités les plus étendues et les plus intenses. Ceci se vérifie également au niveau individuel pour tous les sujets sauf un, avec des variations du signal BOLD pouvant atteindre 12% entre les conditions de stimulation RM et ST. Le volume total des régions activées représente selon les sujets entre 3,5 et 39,5 cm³.

Tableau 10 : Résultats de l'analyse de groupe pour le contraste RM - ST

Localisation anatomique (aire correspondante)	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z)	Z-score	p _c	(x, y, z)	Z-score	p _c
Sillon occipital antérieur (V5+)	(-51,-72,3)	7,61	<0,001	(45,-54,6)	7,59	<0,001
Gyrus occipital sup. (V3/V3A)	(-27,-81,15)	6,56	<0,001			
Gyrus lingual postérieur (V1/V2)	(-12,-81,-3)	6,19	<0,001	(27,-84,0)	7,26	<0,001
Jonction temporo-occipitale (?)	(-24,-66,-12)	5,42	0,002	(21,-66,-6)	5,93	<0,001

Le contraste RM - ST permet de définir des régions impliquées dans le traitement d'un mouvement visuel quelconque. Les résultats ont révélé essentiellement quatre régions que nous présentons ci-dessous par ordre décroissant d'activité. Le Tableau 10 donne les coordonnées (en mm) des maxima d'activité dans l'espace stéréotaxique ainsi que les valeurs statistiques associées à ces maxima. La Figure 51 permet de visualiser les régions trouvées sur le rendu de surface d'un cerveau choisi comme référence.

Complexe V5+ bilatéral

Les données individuelles ont montré que cette région était présente bilatéralement chez les neuf sujets. Nous avons donc pu préciser sa localisation anatomique dans les deux hémisphères de chaque sujet (soit 18 hémisphères au total). V5+ se situe systématiquement au niveau de la jonction temporo-occipitale latérale, le long du sillon occipital antérieur — aussi appelé branche ascendante du sillon temporal inférieur.

Gyrus occipital supérieur (V3/V3A)

Cette région est active chez 7 des 9 sujets. D'un point de vue anatomique, elle se situe sur le gyrus occipital supérieur gauche à la jonction entre le sillon intra-occipital et le sillon pariéto-occipital (Figure 53). D'un point de vue fonctionnel, elle correspondrait plutôt à V3A, qui a été décrite comme étant plus sensible au mouvement que V3 chez l'homme (Tootell *et al.*, 1997).

Gyrus lingual et gyrus occipital médian (V1/V2)

Les analyses individuelles ont montré que cette région, comme V5+, est plus active pour RM que pour ST chez tous les sujets. L'existence de distorsions au niveau du pôle occipital rend difficile la localisation de cette région par rapport aux sillons. Cependant, elle semble s'étendre sur les gyri lingual et fusiforme, dans la partie postérieure du sillon collatéral. En pratique, il est probable que cette région corresponde aux deux aires fonctionnelles V1 et V2, leur proximité anatomique nous empêchant de les discriminer.

Jonction temporo-occipitale ventrale

Cette région apparaît chez 6 des 9 sujets. Anatomiquement, elle s'étend le long du sillon collatéral entre le gyrus lingual et le gyrus fusiforme, prolongeant antérieurement la région V1/V2 évoquée ci-dessus (exemple Figure 55).

1.3.2 Résultats communs aux contrastes EX - RM et SP3D - RM

Nous avons trouvé une variation maximale de signal entre les différentes conditions de stimulation présentées (SP3D ou EX par rapport à RM) de 3%. L'activité différentielle est donc inférieure à celle trouvée en comparant les stimuli RM et ST.

La similitude entre les deux contrastes EX - RM et SP3D - RM apparaît clairement, avec notamment des zones d'activations comparables dans le gyrus occipital supérieur et à la jonction pariéto-occipitale (voir Figure 52).

Gyrus occipital supérieur

Cette région est plus active pendant la présentation du stimulus SP3D que pendant celle du stimulus RM (Tableau 12 : $Z = 5,32$). Elle l'est également plus pendant la présentation de EX que pendant celle RM (Tableau 11 : $Z = 4,17$). On notera cependant que le Z-score est plus grand dans la comparaison entre SP3D et RM que dans la comparaison de EX et RM.

Comme cette région apparaissait déjà dans le contraste RM - ST, il semble qu'elle réponde à tous les types de mouvement, avec une activité accrue dans le cas de mouvements cohérents.

Dans les données individuelles, le gyrus occipital supérieur apparaît pour les contrastes EX - RM et SP3D - RM chez respectivement 5 et 6 sujets. La Figure 53 montre, chez deux sujets, cette région retrouvée dans les trois contrastes RM - ST, EX - RM et SP3D - RM.

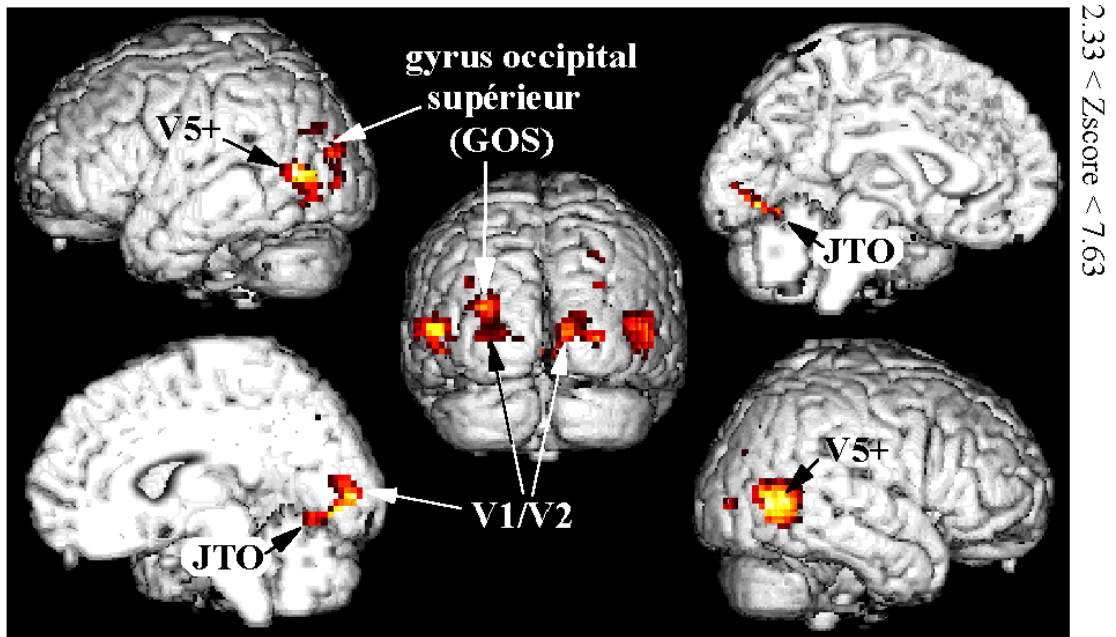


Figure 51 : Localisation des régions mises en évidence par le contraste RM - ST (analyse de groupe)

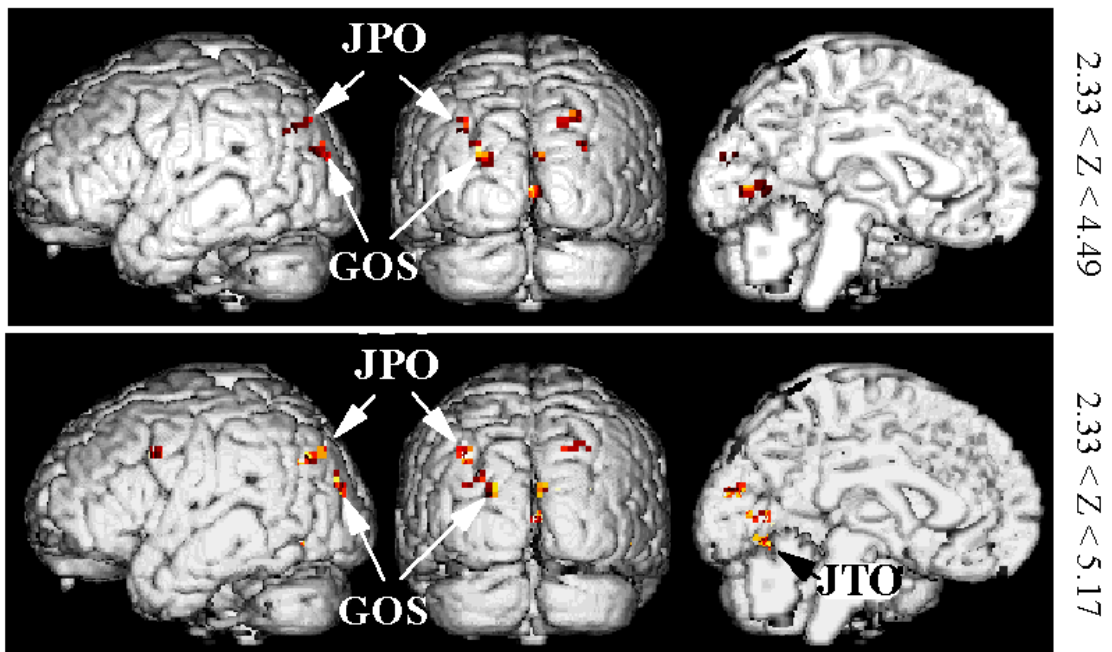


Figure 52 : Localisation des régions révélées par EX - RM, en haut et SP3D - RM, en bas (groupe)

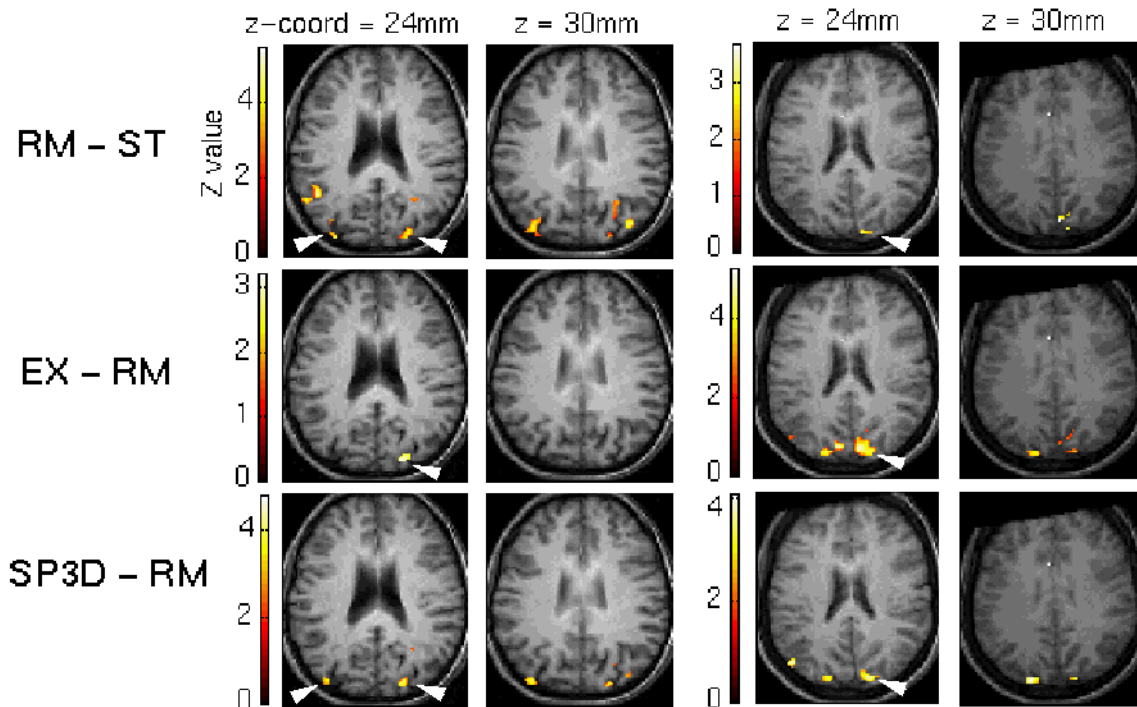


Figure 53 : Localisation anatomique individuelle de GOS ; sujet MB, à gauche ; sujet VH, à droite

Tableau 11 : Résultats de l'analyse de groupe pour le contraste EX - RM

Localisation anatomique	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z)	Z-score	p _c	(x, y, z)	Z-score	p _c
Gyrus occipital supérieur	(-24,-84,27)	4,17	0,219			
Jonction pariéto-occipitale	(-30,-63,33)	4,05	0,316	(18,-79,38)	4,47	0,075

Tableau 12 : Résultats de l'analyse de groupe pour le contraste SP3D - RM

Localisation anatomique	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z)	Z-score	p _c	(x, y, z)	Z-score	p _c
Gyrus occipital supérieur	(-18,-87,21)	5,32	0,002			
Jonction pariéto-occipitale	(-33,-78,39)	4,44	0,084	(21,-78,39)	4,09	0,282
Jonction temporo-occipitale *	(-24,-69,-9)	4,48	0,071			

* région trouvée spécifiquement dans le contraste SP3D-RM

Jonction pariéto-occipitale

Comme le gyrus occipital supérieur, la jonction pariéto-occipitale est plus active en présence de EX ou SP3D qu'en présence de RM. Cette région apparaît de manière bilatérale, mais présente des Z-scores moins élevés que la région précédente.

De façon cohérente, les données individuelles ont révélé que cette région apparaît chez moins de sujets : 5 pour le contraste SP3D - RM et 4 seulement pour EX - RM.

Pour ces sujets cependant, nous avons pu localiser la région activée par rapport à l'anatomie. Elle se situe à la jonction entre le lobule pariétal supérieur et le gyrus occipital supérieur, dans la partie postérieure du sillon intrapariétal (voir Figure 54).

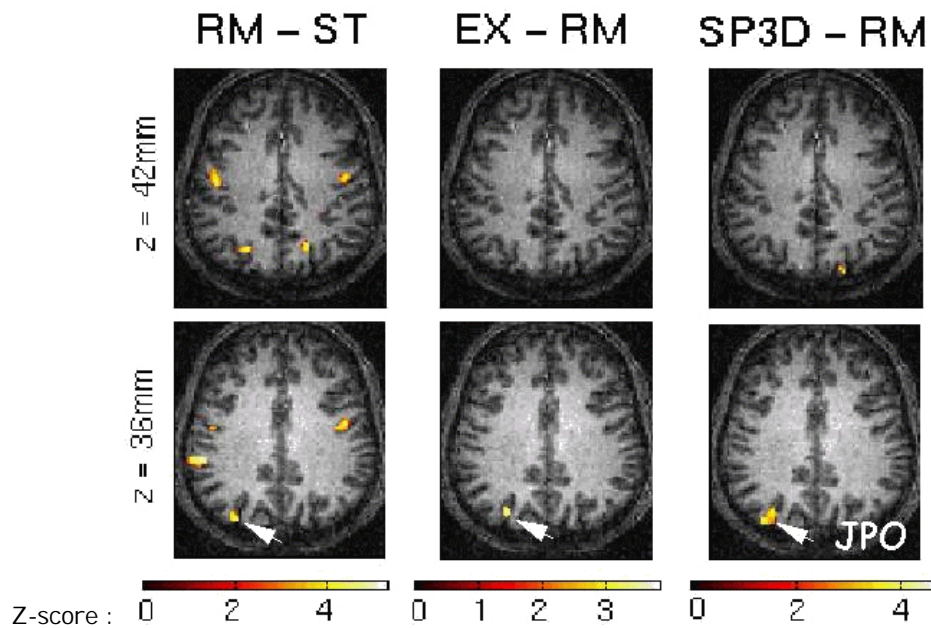


Figure 54 : Localisation anatomique individuelle de l'activité pariéto-occipitale (sujet DC)

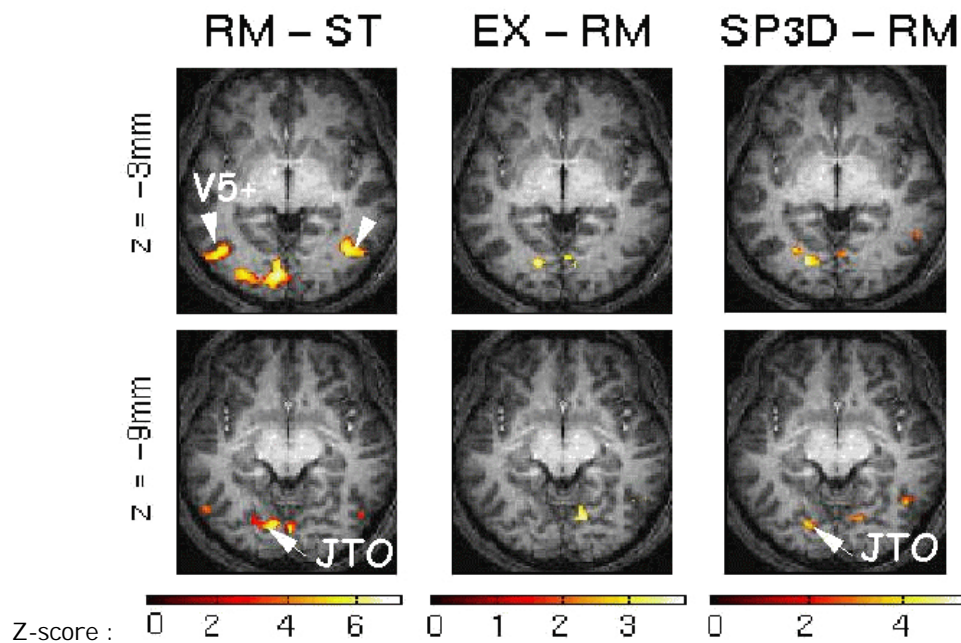


Figure 55 : Localisation anatomique individuelle de l'activité temporo-occipitale et de V5+ (sujet DC)

1.3.3 Résultats spécifiques au contraste SP3D - RM

Outre la grande similitude entre les contrastes EX - RM et SP3D - RM concernant les régions dorsales, nous avons trouvé une région, située à la jonction temporo-occipitale sur la partie ventrale du cerveau, qui apparaît dans le contraste SP3D - RM mais pas dans EX - RM (voir Tableau 12).

Jonction temporo-occipitale ventrale

Le fait que cette région n'apparaisse pas dans EX - RM indique que ce contraste y induit une modulation d'activité moins forte que le contraste SP3D - RM. Pour vérifier que l'activité de cette région est plus forte pour SP3D que pour EX, nous avons testé le contraste (SP3D - RM) - (EX - RM). La différence est de relativement faible amplitude mais néanmoins positive ($Z = 3,23$).

D'après les analyses individuelles, 6 sujets sur 9 présentent une modulation du signal BOLD dans cette région pour le contraste SP3D - RM, contre seulement 2 sujets pour le contraste EX - RM.

La Figure 55 montre la localisation anatomique de la jonction temporo-occipitale chez un sujet pour lequel les distorsions étaient négligeables. La comparaison entre les contrastes RM - ST et SP3D - RM montre qu'il s'agit bien de la même zone.

Rappelons que cette région présente une activité différentielle significative lorsque l'on compare les stimuli RM et ST (voir Tableau 10, p 114). Il apparaît donc que cette région est plus sensible aux stimuli de mouvement qu'aux points statiques et présente une activité encore accrue en présence du stimulus SP3D.

Tableau 13 : Nombre de réponses individuelles dans les régions révélées par l'analyse de groupe

Contraste	V1/V2	V5+	GOSd	JPO	JTO
RM - ST	9*	9*	7*	4	6*
EX - RM	4	3	5*	4	2
SP3D - RM	3	4	6*	5*	6*
RM - EX	8*	3	4	2	3
RM - SP3D	5*	2	3	1	2

Les * indiquent que le nombre de réponses est supérieur à la moitié des sujets présents dans l'étude

1.3.4 Contrastes réciproques : RM - EX et RM - SP3D

Les contrastes comparant le mouvement incohérent par rapport aux mouvements cohérents (RM - EX et RM - SP3D) ont révélé un foyer bien délimité situé dans la partie la plus postérieure du gyrus lingual. Si cette région correspond bien, comme nous le pensons, à la représentation de la fovea dans les aires V1/V2, l'explication pourrait provenir de la différence de vitesse au centre de l'image entre les stimuli de mouvement cohérent et incohérents. En effet, par construction, les stimuli EX et SP3D présentent des vitesses nulles au centre de l'écran ce qui n'est pas le cas du stimulus RM, pour lequel la vitesse au centre n'est nulle qu'en moyenne.

Si l'effet de la distribution des vitesses est réellement visible dans ces contrastes-ci, on peut se demander si la distribution des vitesses n'aurait pas également un effet sur les contrastes précédents (EX - RM et SP3D - RM) et en particulier si elle ne serait pas la cause des activités détectées. Afin de s'assurer que ce n'est pas le cas, nous avons donc inclus une contrainte supplémentaire dans les expériences de contrôle qui seront présentées par la suite.

2 Expériences de contrôle en vision passive

2.1 Objectifs

Les expériences que nous allons présenter maintenant ont été réalisées pour préciser la spécificité des aires mises en évidence par les expériences exploratoires ci-dessus.

En théorie, les stimuli RM, EX et SP3D diffèrent essentiellement par la cohérence de leur mouvement et leur contenu 3D. Cependant, deux autres facteurs ont également pu intervenir, risquant ainsi de modifier l'interprétation des résultats. Premièrement, la distribution de vitesse est uniforme dans le stimulus RM, alors que dans les stimuli EX et SP3D la vitesse des points croît avec l'excentricité. Deuxièmement, SP3D représente une surface courbe. Il est donc possible que les activités spécifiques au contraste SP3D - RM soient dues à la structure courbe de l'objet plutôt qu'à l'extraction de la parallaxe de mouvement ou à la perception d'une forme à partir du mouvement en général.

Par ailleurs, la comparaison que nous avons pu faire entre l'activité induite par le stimulus 3D et celle induite par un mouvement cohérent est principalement indirecte. Étant donné le caractère exploratoire des expériences précédentes, nous avons choisi une approche permettant de mettre en évidence d'une part les régions impliquées dans la perception d'un stimulus 3D à partir du mouvement, et d'autre part celles impliquées dans la perception d'un mouvement cohérent tel que l'expansion. Les premiers résultats ont montré que les régions concernées par les deux types de stimuli sont largement superposées. Il semble donc important, dans un deuxième temps, d'effectuer une comparaison directe des stimuli cohérents et 3D, afin de déterminer dans quelle mesure ces régions communes réagissent de façon différentielle à un mouvement cohérent et à un mouvement évoquant une structure en relief.

Dans les expériences suivantes, il s'agit donc de contrôler les rôles respectifs de la distribution des vitesses, de la cohérence du mouvement et de la courbure de la surface sur l'activité des régions révélées par le contraste SP3D - RM.

2.2 Méthodes

2.2.1 Conditions expérimentales

Pour ces expériences, nous avons fait appel à 4 volontaires (3 femmes, 1 homme) âgés de 20 à 34 ans. Les sujets ont été examinés à l'aide des mêmes matériel et méthodes que précédemment, à l'exception des détails suivants :

La taille des voxels pour les images fonctionnelles était de 3,75 x 3,75 x 6 mm, le temps de répétition était de 2 secondes et chaque série comportait 133 acquisitions. Ces paramètres sont proches de ceux utilisés dans la première série d'expériences et ne devraient pas introduire de biais dans l'interprétation des résultats.

Les distorsions entre les images fonctionnelles et les images anatomiques ont pu être corrigées pour les 4 sujets.

2.2.2 Stimulations visuelles

Nous avons utilisé 6 stimuli différents. Leurs caractéristiques générales sont celles décrites dans la section précédente. Leurs particularités sont détaillées ci-après.

Stimuli 3D

Nous avons utilisé deux types de stimuli : un paraboloïde et un plan oscillant en profondeur. Ces stimuli ont été fabriqués de la même façon que le stimulus SP3D. La différence entre SP3D et ces nouveaux stimuli 3D réside dans le fait que l'axe de rotation change d'orientation toutes les 2 secondes (i.e. à la fréquence d'oscillation du stimulus), de telle sorte que le stimulus balaye 8 directions de mouvement pendant la durée d'un bloc de stimulation de 16 secondes. De plus, nous avons choisi de montrer deux types de surfaces différents, l'une courbe et l'autre plane afin de tester l'influence de la courbure des objets présentés sur l'activité des régions observées.

Stimuli 2D pseudo-aléatoires

Les stimuli pseudo-aléatoires avaient pour but de remplacer, et améliorer, le stimulus RM de la première série d'expériences. Ces stimuli devaient pour cela respecter une double contrainte. La première était bien sûr de représenter un mouvement incohérent non interprétable en trois dimensions. La deuxième était de suivre une distribution de vitesses similaire à celle des stimuli 3D afin qu'on ne puisse pas attribuer l'activité des régions étudiées à des différences locales d'amplitude des vitesses.

Nous avons donc construit ces stimuli comme la représentation simultanée de 8 surfaces, identiques, oscillant en profondeur, chacune autour d'un axe différent (illustré Figure 56). En pratique, chaque point de l'écran est attribué arbitrairement à une des 8 surfaces. Les 8 axes de rotations quant à eux couvrent les mêmes directions de mouvement que celles des stimuli 3D. Notons que, à cause du grand nombre de surfaces présentes simultanément en transparence, le stimulus paraît totalement dépourvu de structure 3D, et ce quelle que soit la forme sous-jacente utilisée.

Deux types de stimuli pseudo-aléatoires ont ainsi été créés : l'un utilisant comme surface sous-jacente le même paraboloïde que pour les stimuli 3D, et l'autre utilisant un plan. De cette façon, nous disposons pour chaque stimulus 3D d'un contrôle parfaitement adapté du point de vue des distributions de vitesse. De plus, afin de maintenir la même fréquence de variation des directions de mouvement que dans les stimuli 3D, les directions d'oscillation des 8 surfaces permutaient entre elles toutes les 2 secondes.

Stimuli 2D cohérents

Dans cette catégorie également, nous avons utilisé deux types de stimuli. Nous avons repris l'expansion / contraction. Mais nous avons également ajouté une rotation dans le plan de l'écran (autour de l'axe perpendiculaire au plan de l'écran passant par la croix de fixation), alternativement dans le sens des aiguilles d'une montre et dans le sens opposé (Figure 56, en bas à droite). Nous avons déjà vu que l'expansion / contraction apportait peu d'information sur la structure 3D sous-jacente. La rotation dans le plan de l'écran, quant à elle, n'en apporte absolument aucune.

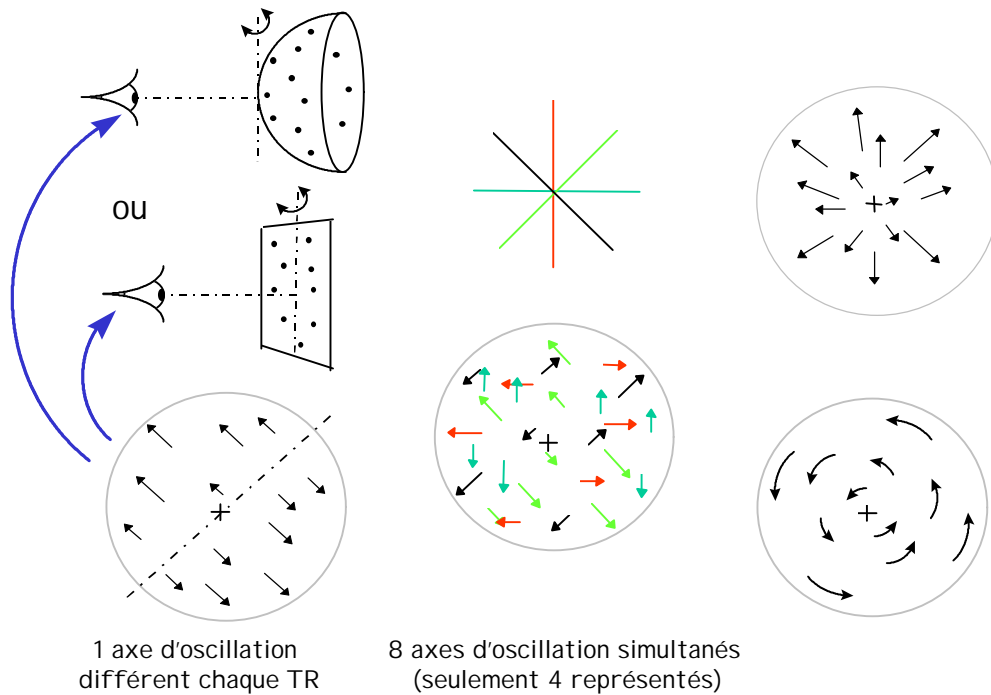


Figure 56 : Stimuli utilisés ; de gauche à droite : 3D (paraboloïde ou plan), contrôles pseudo-aléatoires, mouvement cohérent (expansion ou rotation)

Égalisation des stimuli

Comme pour la série d'expériences précédente, nous avons veillé à ce que la vitesse quadratique moyenne soit égale dans toutes les conditions de stimulation. Les vitesses des points s'annulent à la même fréquence de 2 Hz pour les 6 stimuli, ce qui correspond à 2 fois par période d'expansion / contraction et 4 fois par période d'oscillation d'un stimulus 3D. De plus, nous avons imposé des changements d'orientation des axes d'oscillation toutes les 2 secondes afin que les stimuli 3D et pseudo-aléatoire présentent les mêmes variations de direction des vitesses dans le temps.

En ce qui concerne la distribution des amplitudes de vitesse, nous avons déjà évoqué le problème de son contrôle, en particulier lors de la description des stimuli pseudo-aléatoires. Rappelons que, par construction, ces distributions sont parfaitement égales en moyenne sur la durée d'un bloc de présentation entre les stimuli 3D et pseudo-aléatoire. Nous ajouterons que les stimuli 2D cohérents présentent tout comme les stimuli 3D et les stimuli pseudo-aléatoires des amplitudes de vitesse croissant avec l'excentricité. Cette croissance est linéaire pour l'expansion, la rotation, le plan oscillant et son contrôle pseudo-aléatoire ; elle est approximativement quadratique pour le paraboloïde et son contrôle. Une conséquence particulière en est que les vitesses des points au voisinage de la croix de fixation sont toujours nulles. Aucun des stimuli ne devrait donc induire de nystagmus optocinétique.

Enfin, pour simplifier la gestion des disparitions et apparitions de points dans la fenêtre de visualisation, nous avons créé un stimulus virtuel de taille supérieure au disque d'affichage. Un point qui disparaît n'est donc pas remplacé à l'intérieur du disque mais poursuit sa route « derrière » le bord de la fenêtre. Il réapparaît ensuite quand le mouvement change de sens. De cette façon, le nombre de points dans la fenêtre de visualisation est constant en moyenne sur une période de mouvement.

2.2.3 Dessin expérimental

Nous avons réalisé deux expériences faisant chacune intervenir quatre des six stimuli présentés ci-dessus. Les stimuli, présentés en blocs de 16 secondes (8 TR), alternaient dans un ordre pseudo-aléatoire, de telle sorte que chaque stimulus apparaissait 4 fois au cours de la séquence complète de stimulation et qu'aucun stimulus n'était présenté deux fois de suite (voir modèle Figure 57 pour le décours temporel exact). Les expériences ont été répétées deux fois par sujet.

Expérience 1 : stimuli 3D et pseudo-aléatoires

Cette expérience faisait intervenir le plan oscillant, le parabolöide et leurs contrôles pseudo-aléatoires respectifs. Le but était de tester à nouveau l'activité induite par un objet 3D défini à partir du mouvement par rapport à celle induite par un mouvement incohérent ; les distributions de vitesse étant cette fois-ci parfaitement égalisées en amplitude.

Expérience 2 : stimuli 3D et cohérents

Dans cette expérience, le parabolöide et le plan oscillants alternaient avec les deux mouvements cohérents d'expansion / contraction et de rotation. Le but était de tester l'influence sur l'activité cérébrale d'une information 3D forte par rapport à un mouvement cohérent.

Notons que les deux expériences alternent le stimulus 3D courbe avec le stimulus 3D plan. Il est donc possible de tester également l'influence de la courbure sans avoir à effectuer d'expérience supplémentaire.

2.2.4 Analyse des données

Nous avons effectué sur les images acquises les mêmes prétraitements que ceux décrits au paragraphe 1.2.6 (p 112). Nous avons ensuite réalisé une analyse de groupe à partir des données des quatre sujets dont les distorsions ont pu être corrigées.

Modélisation des données

Chaque répétition de chaque expérience a été modélisée par un bloc de covariables distinct, soient quatre blocs de covariables pour les deux expériences. Une séquence de stimulation était modélisée par quatre fonctions créneaux, convoluées par un modèle de réponse hémodynamique ; chaque fonction représentant la réponse à un des quatre stimuli présentés en alternance (Figure 57). Le paradigme n'étant pas périodique, nous définissons une « pseudo-période » du paradigme qui correspond au temps minimal nécessaire pour passer en revue les quatre stimuli de l'expérience ($4 \times 16 = 64$ sec). Ceci nous permet de prendre en compte dans le modèle les tendances de basses fréquences en choisissant comme période de coupure deux fois la pseudo-période (128 sec).

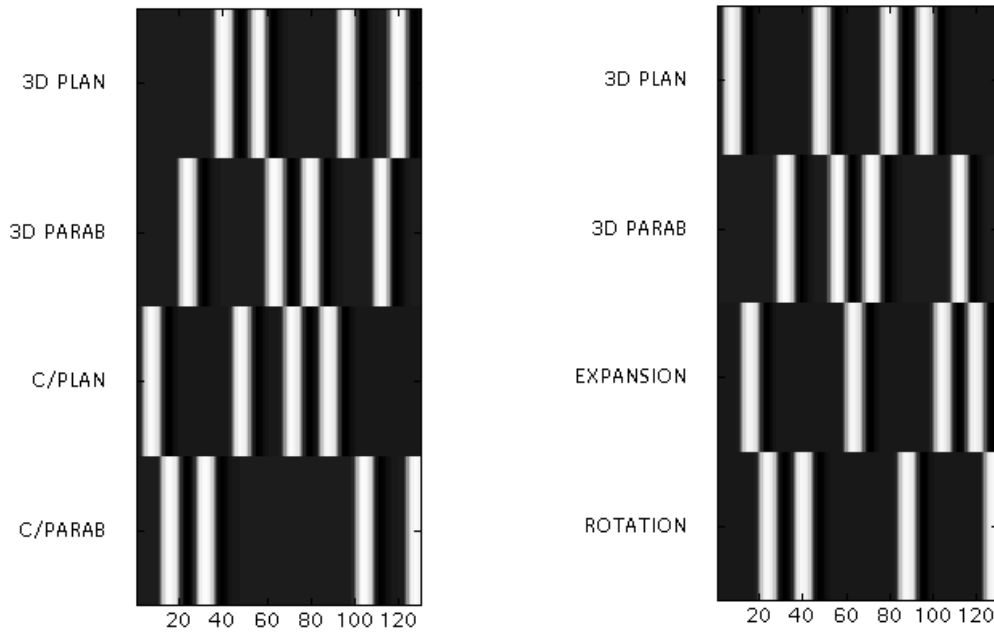


Figure 57 : Ensemble de covariables modélisant la réponse pour les expériences 1 et 2

Tests effectués

À partir des données issues de l'expérience 1, nous avons réalisé les tests T associés aux trois contrastes (3D - pseudo-aléatoire), (3D - cohérent) et (paraboloïde - plan).

En pratique, le contraste (3D - pseudo-aléatoire) a été calculé comme la conjonction des deux contrastes (paraboloïde - contrôle 2D pour le paraboloïde) et (plan - contrôle 2D pour le plan), de façon à estimer un effet commun aux deux stimuli 3D. Le contraste (3D - cohérent), en revanche, correspond au contraste moyen (paraboloïde + plan) - (expansion / contraction + rotation). Enfin, le contraste (paraboloïde - plan) a été calculé en utilisant les données issues des deux expériences.

Comme il s'agit d'expériences de contrôle, destinées à tester la réponse d'aires corticales bien particulières, nous avons limité nos tests à des boîtes carrées de 15 mm de côté centrées sur les coordonnées des régions trouvées dans le contraste SP3D - RM (Tableau 12, p 117). Rappelons que ces régions correspondent au gyrus occipital supérieur (GOS) gauche, aux jonctions pariéto-occipitales (JPO) droite et gauche et à la jonction temporo-occipitale (JTO) gauche.

2.3 Résultats

La comparaison (3D - pseudo-aléatoire) confirme qu'à la fois le gyrus occipital supérieur gauche et les jonctions pariéto-occipitales bilatérales sont plus activés par un stimulus 3D que par un mouvement incohérent. Étant donné qu'il s'agit d'une conjonction des deux contrastes (paraboloïde - contrôle) et (plan - contrôle), ceci est vrai que le stimulus soit courbe ou plan. La jonction temporo-occipitale en revanche ne montre pas la même sensibilité que les aires dorsales aux deux stimuli 3D.

Le Tableau 14 résume ces résultats en indiquant pour chaque région d'intérêt la valeur de maximale de Z trouvée dans une boîte de 15 mm de côté centrée cette région. Les probabilités p_c associées aux valeurs de Z sont corrigées sur la base de multiples comparaisons à l'intérieur

du volume de recherche. Les « X » indiquent qu'aucun voxel dont la valeur Z dépassait 2,33 ($p = 0,01$) n'a été trouvé dans le volume de recherche.

Tableau 14 : Résultats des tests ciblés dans les aires corticales révélées le contraste SP3D-RM

Contraste	GOS gauche		JPO gauche		JPO droite		JTO gauche		(JTO droite)	
	Z-score	p_c	Z-score	p_c	Z-score	p_c	Z-score	p_c	Z-score	p_c
3D - pseudo-aléat	3,31	0,049	3,57	0,023	6,54	<0,001	X		X	
3D - cohérent	3,76	0,008	4,26	0,001	5,71	<0,001	3,58	0,014	4,65	<0,001
paraboloïde - plan	4,14	0,002	X		3,70	0,009	4,42	0,001	4,59	<0,001

2.4 Synthèse des deux séries d'expériences passives

2.4.1 Mouvement visuel

L'expérience de la première série comparant des points en mouvement aléatoire et des points statiques visait à délimiter les régions impliquées dans le traitement du mouvement visuel. Elle a permis de mettre en évidence de façon robuste :

- ◇ une région occipitale correspondant sans doute à V1/V2 ;
- ◇ une aire temporo-occipitale bilatérale identifiée comme le complexe V5+ ;
- ◇ une zone du gyrus occipital supérieur correspondant probablement à l'aire V3 ou V3A.

Ces trois localisations de l'activité sont en accord avec les précédents résultats de la littérature.

2.4.2 Mouvement cohérent vs. incohérent

Les expériences de la première série comparant des mouvements visuels cohérents (expansion ou 3D) et incohérent ont montré une modulation d'activité plus modérée que celle induite par la comparaison entre du mouvement visuel incohérent et des points statiques. En particulier, les résultats ne permettent pas de mettre en évidence une activité différentielle du complexe V5+ ou de son voisinage vis-à-vis du mouvement cohérent par rapport au mouvement incohérent.

Dans la voie dorsale, deux régions pariéto-occipitales (GOS, JPO) sont plus actives lors de la présentation des mouvements visuels cohérents qu'en présence de mouvement aléatoire. Ces régions apparaissent dans les deux contrastes EX - RM et SP3D - RM.

D'autre part, on trouve une région occipitale ventrale (JTO) qui est préférentiellement activée par la présentation de la sphère 3D.

De plus, le contraste entre le paraboloïde et le plan montre une activité dans toutes les régions mises en évidence par les contrastes EX - RM et SP3D - RM, excepté JPO gauche. Ainsi, la réponse dans GOS, JPO droite et JTO est modulée non seulement par la cohérence du mouvement mais aussi par la courbure de la surface.

2.4.3 Comportement des régions activées par les formes 3D

Gyrus Occipital Supérieur gauche

L'aire du GOS est sensible au mouvement aléatoire (contraste RM - ST). De plus, elle apparaît graduellement plus active pour la surface courbe que pour le plan et pour les mouvements cohérents que pour le mouvement incohérent. L'activité du GOS semble suivre ainsi le contenu 3D du stimulus de mouvement. Cette aire pourrait donc intervenir dans l'extraction des caractéristiques du flux optique pour la reconstruction d'objets.

Jonction pariéto-occipitale

Dans la première série d'expériences, JPO ne se montre pas sensible au mouvement aléatoire. Elle n'intervient donc sans doute pas dans le traitement du mouvement visuel local de bas niveau. En revanche, elle présente une activité BOLD bilatérale lors de la présentation de mouvements cohérents. Dans la deuxième série d'expériences, on observe même que cette activité est plus importante pour un stimulus 3D que pour l'importe quel mouvement cohérent 2D. Enfin, JPO droite apparaît comme sensible à la courbure de la surface. Cette région pourrait intervenir à un plus haut niveau que la précédente dans l'extraction des caractéristiques de mouvement ou de forme d'objets segmentés.

Jonction temporo-occipitale

La première expérience montre que la partie ventrale de JTO est sensible au mouvement. En revanche, contrairement aux aires dorsales, elle ne répond pas de façon préférentielle à un mouvement cohérent. Il nous semble donc peu probable que cette région soit spécialisée dans l'extraction des caractéristiques du flux optique.

Cependant, le contraste entre la paraboloïde et le plan dans la série d'expériences contrôle montre que JTO est sensible à la courbure de la surface. Il est donc possible que JTO reçoive des informations sur la forme des objets une fois que celles-ci ont été extraites.

2.5 Discussion

2.5.1 Comparaison avec les résultats de la littérature

Mouvement aléatoire

Les coordonnées de V5+ trouvées dans cette expérience sont similaires à celles trouvées dans d'autres expériences sur le mouvement visuel réalisées aussi bien en IRMf qu'en TEP (revue par McCarthy *et al.*, 1995). Par ailleurs, les autres régions mises en évidence par le contraste entre mouvement aléatoire et points statiques (V1/V2 et le GOS) correspondent à des aires déjà trouvées dans des conditions expérimentales similaires (Dupont *et al.*, 1994 ; McKeefry *et al.*, 1997).

Mouvement cohérent

Dans ce paragraphe, nous comparons les résultats de notre expérience avec trois études d'imagerie concernant le mouvement visuel cohérent (DeJong *et al.*, 1994 ; Cheng *et al.*, 1994 ; McKeefry *et al.*, 1997). Nous nous intéresserons essentiellement aux résultats concernant le contraste entre mouvement cohérent et mouvement incohérent.

De Jong *et al.* ont utilisé comme stimulus cohérent des points en expansion dont le mouvement correspond à la translation en profondeur d'un plan horizontal. Le stimulus de contrôle était obtenu en répartissant de façon aléatoire les directions de vitesse des points.

Dans leurs études, Cheng *et al.* et McKeefry *et al.*, ont utilisé un ensemble de points en translation fronto-parallèle uniforme. Dans le stimulus contrôle, chaque point se déplaçait selon une direction aléatoire.

Tableau 15 : Études comparées sur le contraste entre mouvements visuels cohérent et incohérent

Étude	DeJong <i>et al.</i> (1994)	Cheng <i>et al.</i> (1995)	McKeefry <i>et al.</i> (1997)	Paradis <i>et al.</i> (2000)
Champ de vue	40° x 15°	80° x 80°	26° x 20°	16° (disque)
Stimulus cohérent	Translation en profondeur (// expansion)	Translation fronto- parallèle uniforme	Translation fronto-parallèle uniforme	Expansion + Objet 3D
V5+	-	+	-	-
GOS (V3/V3A)	+	+	-	+
JTO ventrale	+	+	x	+
JPO	+	-	x	+
lobule pariétal inf. (BA 39/40)	-	+	x	-

Contraste mouvement cohérent - incohérent : x non décrit ; - résultat négatif ; + résultat positif

Il est à noter qu'aucune des trois études ne fait intervenir de structure 3D courbe. De plus, les mouvements cohérents choisis sont complètement (translation uniforme) ou presque (expansion) exempts d'information de structure.

Seuls Cheng *et al.* ont pu mettre en évidence une région proche de V5 répondant préférentiellement au mouvement cohérent. Ceci ne semble pas confirmer ce qui est connu chez le singe. Rappelons en effet qu'il existe un satellite de MT/V5 — l'aire MST — répondant spécifiquement à des mouvements cohérents. Plusieurs explications peuvent être avancées. Il est d'abord possible que des différences anatomiques entre l'homme et le singe repoussent l'équivalent humain de MST à distance de V5 et que cette région se trouve en réalité plus proche du cortex pariétal (JOP) par exemple. Mais ceci n'explique pas le résultat positif de Cheng *et al.* Plus probablement, on peut envisager que la taille des champs de vue inférieure à 40° (sauf pour Cheng *et al.*) soit simplement insuffisante pour activer l'équivalent de MST chez l'homme dans les études concernées. Chez le singe d'ailleurs, il est connu que la réponse des cellules de MST décroît avec le champ de vue (Duffy & Wurtz, 1991a ; Duffy & Wurtz, 1991b).

La taille du stimulus, qui représente une différence majeure entre les études de Cheng *et al.* et McKeefry *et al.*, explique peut-être aussi les divergences de résultats au niveau de l'aire V5 elle-même. En effet, Cheng *et al.* ne mettaient pas en évidence V5 dans leur comparaison entre mouvement incohérent et points statiques.

Paradoxalement, McKeefry *et al.* trouvent que V5 est plus active pour le mouvement incohérent que pour le mouvement cohérent. Pourtant, nous l'avons vu, les études

d'électrophysiologie chez le singe montrent que certaines cellules de MT/V5 répondent spécifiquement à certains gradients de vitesse ou présentent un maximum de réponse pour un mouvement homogène. Ces apparentes contradictions entre les résultats d'imagerie chez l'homme et d'électrophysiologie chez le singe n'indiquent sans doute pas une différence réelle de fonctionnement entre les deux espèces mais nous rappellent plutôt que l'imagerie et l'électrophysiologie ne se situent pas au même niveau d'observation. En l'occurrence, le comportement macroscopique révélé par l'imagerie ne nous permet pas — dans ces conditions expérimentales — d'accéder au comportement spécifique des différents types de cellules de V5. Il semble, au contraire, qu'on observe une sommation des activités induites par toutes les directions présentes simultanément dans le stimulus incohérent.

Comme Cheng *et al.* et De Jong *et al.*, l'un des principaux foyers d'activité que nous avons trouvé en comparant mouvement cohérent et mouvement incohérent se situe dans le gyrus occipital supérieur.

En ce qui concerne les autres régions trouvées, les coordonnées de JOP [(-30,-63,33) pour EX-RM ; (-33,-78,39) pour SP3D-RM] situent cette aire à proximité du foyer du precuneus postérieur rapporté par De Jong *et al.* (22, -76, 36), à une symétrie près. Pour le même contraste, Cheng *et al.* en revanche rapportent une activité plus latérale, dans le lobule pariétal inférieur.

Les données les moins en accord avec nos résultats concernent les régions ventrales que Cheng *et al.* et De Jong *et al.* trouvent plus activées par le mouvement cohérent que par le mouvement incohérent. Dans leur cas, on peut considérer que les stimuli sont plans (fronto-parallèle ou horizontal). Au contraire, dans notre étude, seul le stimulus courbe entraîne une activité accrue de JTO.

Pour Cheng *et al.*, le foyer ventral, situé en (60, -36, -16), est bien plus latéral et antérieur que JTO (-24, -69, -9) et se trouve en bordure de la zone que nous pouvions observer par IRM, sans subir de perte de signal. Il s'agit donc sans doute d'une aire différente non détectable dans notre étude. La région décrite par De Jong *et al.* en revanche est anatomiquement très proche de JTO. Une hypothèse est que la largeur du champ de vue puisse influencer sur le nombre de neurones recrutés lors de la stimulation et par conséquent sur la sensibilité de la détection. Autrement, un flux en expansion fournit une information de profondeur d'autant meilleure que le champ de vue est large. Il est alors possible que ce stimulus offre une meilleure information de profondeur que notre expansion. Enfin, la présence d'un horizon virtuel ajoute à ce stimulus une information supplémentaire sur la structure 3D de la scène. Nous discuterons plus en détail dans la suite du rôle possible du contenu 3D du stimulus sur l'activité des aires ventrales.

2.5.2 Reconstruction de la forme 3D et mouvement cohérent / voie dorsale

La nuance que nous faisons entre mouvement cohérent et forme 3D est d'autant plus subtile que le système visuel humain aura tendance à interpréter tout stimulus cohérent en 3D. Notre distinction repose en fait sur la quantité d'information de profondeur effectivement contenue dans le stimulus. Cependant, la dichotomie entre un mouvement cohérent 2D et un stimulus 3D n'a peut être pas de justification physiologique. En pratique, nos résultats suggèrent plutôt une continuité entre les deux types de stimuli du point de vue du traitement cortical.

La similarité des résultats entre les contrastes EX - RM et SP3D - RM signifie que les stimuli EX and SP3D sont traités par les mêmes aires corticales dorsales (GOS et JPO). Nous avons montré que ces aires présentent une gradation d'activité dépendant du type du

mouvement : globalement, la surface courbe induit plus d'activité que le plan ou les mouvements 2D qui à leur tour induisent plus d'activité que le mouvement aléatoire.

Les régions dorsales semblent donc démontrer une corrélation entre leur signal BOLD et le contenu 3D du stimulus tel que nous l'avons défini en introduction. Elles apparaissent ainsi comme des candidats possibles à des étapes intermédiaires de la reconstruction de la structure à partir du mouvement.

2.5.3 Reconstruction de la forme à partir du mouvement / voie ventrale

Contrairement aux aires dorsales, JTO montre une activité similaire pour le mouvement aléatoire et la plupart des stimuli de mouvement cohérent 2D. Seule la surface courbe oscillant en profondeur évoque un signal d'amplitude significativement plus élevée, suggérant une sensibilité particulière de cette région à la forme des objets.

D'un point de vue anatomique, l'aire JTO située sur la partie médiale du gyrus fusiforme jointive au gyrus lingual (-24, -69, -9), est très proche de nombreuses régions ventrales décrites dans la littérature de la perception d'objet. C'est par exemple le cas de l'aire occipitale latérale (LO) décrite par Malach *et al.* (1995). Située sur la partie latérale du gyrus fusiforme {coordonnées (43, -73, -18)}, LO est plus active pour la présentation d'objets que pour la présentation de distributions de contraste aléatoires. Il a aussi été montré que le gyrus fusiforme occipital {coordonnées (-38, -82, -4) et (34, -72, -8)} pouvait être activé par la présentation d'objets indépendamment de tout contenu sémantique (Martin *et al.*, 1996). Enfin, il semblerait que l'activité de régions temporales inférieures soit spécifiquement associée à la manipulation d'objets statiques présentant une structure cohérente dans l'espace 3D (Schacter *et al.*, 1995).

Le fait que JTO soit également sensible au mouvement aléatoire n'est pas incompatible avec les résultats de la littérature dans la mesure où des cellules sélectives à la direction de mouvement ont été trouvées chez le singe, dans l'aire ventrale V4 (Cheng *et al.*, 1994). De plus, Van Essen et Drury (1997) décrivent une région située dans la partie ventrale de la jonction temporo-occipitale postérieure, proche des aires VP et V4v, qui serait impliquée à la fois dans le traitement du mouvement et de la forme. Aussi bien du point de vue anatomique que fonctionnel, JTO pourrait correspondre à cette aire.

En conclusion, l'activité de la voie ventrale est usuellement associée à la perception de la structure d'objets statiques et dont la forme est définie par des indices statiques, mais sa sensibilité au mouvement a aussi été décrite. Dans notre expérience, JTO apparaît sensible à la structure d'un objet 3D défini uniquement à partir du mouvement. La conjonction de ces différents résultats va dans le sens d'une implication de la voie ventrale dans le codage de la forme 3D, indépendamment de la nature statique ou dynamique des indices de profondeur utilisés.

2.5.4 Aspects attentionnels

Nous avons vu que les deux localisations d'activité ventrale et pariétale sont comparables à celles trouvées dans d'autres études sur le traitement du mouvement visuel cohérent (DeJong *et al.*, 1994 ; McKeefry *et al.*, 1997). La localisation ventrale est également compatible avec des résultats observés dans des études de reconnaissance d'objets à partir d'indices statiques.

Cependant, nous avons pu observer une assez forte variabilité des résultats entre les différents sujets ayant participé à l'étude. Il est possible que la grande liberté de stratégie

d'observation laissée au sujet dans le cadre de la présentation passive soit à l'origine des variations observées.

Un nombre croissant d'études d'imagerie démontre clairement une modulation de l'activité dans des aires corticales spécialisées en fonction de l'attention (Corbetta *et al.*, 1991 ; Corbetta *et al.*, 1990 ; Dupont *et al.*, 1993). En ce qui concerne V5+, son niveau d'activité dépend du lieu et des caractéristiques physiques vers lesquels est dirigée l'attention (Beauchamp *et al.*, 1997 ; O'Craven *et al.*, 1997) mais aussi de la charge attentionnelle introduite par une tâche sans rapport avec les attributs de mouvement visuel que traite normalement cette aire (Rees *et al.*, 1997). Dans notre cas, on peut donc envisager des variations d'activité selon que le sujet s'intéresse plutôt à la forme de la surface présentée, à son mouvement... ou au temps qui reste avant la fin de l'expérience.

Étant donné le rôle du lobe pariétal dans l'attention et la représentation spatiales (revue par Andersen, 1987), on pourrait se demander si les foyers d'activité pariéto-occipitaux qui apparaissent dans la comparaison entre mouvements cohérent et incohérent ne révèle pas des variations de l'attention (en particulier spatiale) à l'apparition du champ de vitesse cohérent. Notons toutefois que la région JPO se situe en dessous du lobe pariétal supérieur mis en évidence lors de déplacements de l'attention (Corbetta *et al.*, 1995).

Par ailleurs, le cortex pariéto-occipital semble jouer un rôle important dans le liage des attributs visuels (Friedman-Hill *et al.*, 1995) — lui-même souvent associé à l'attention spatiale (Treisman, 1996). Il ne serait donc pas surprenant que cette région soit également impliquée dans le codage du mouvement cohérent qui requiert le groupement spatial d'informations locales de mouvement.

2.6 Conclusion

Nos résultats confirment l'implication du gyrus occipital supérieur et de la jonction pariéto-occipitale dans le traitement du mouvement cohérent, mais ne permettent pas de conclure quant au rôle de V5 dans le traitement du mouvement cohérent en général et de la reconstruction de la forme 3D à partir du mouvement en particulier. Nous proposons, de plus, les interprétations suivantes.

Étant donné que son activité croît avec le contenu 3D du stimulus de mouvement, le gyrus occipital supérieur gauche pourrait être un lieu d'analyse de la parallaxe de mouvement.

La jonction pariéto-occipitale, sensible au mouvement cohérent et à la courbure mais pas au mouvement aléatoire, pourrait intervenir plus spécifiquement dans l'analyse des mouvements cohérents et éventuellement dans le codage de la forme et du mouvement des objets reconstruits.

La jonction temporo-occipitale, participerait à l'intégration de différents indices de forme pour la reconstruction de la structure des objets 3D.

Notons, enfin que nos résultats vont dans le sens d'un double codage de la forme 3D dans la voie ventrale et la voie dorsale.

3 Résultats complémentaires sur V5 et questions de connectivité

Nous avons vu que notre première série d'expériences n'avait pas permis de mettre en évidence un rôle particulier de V5 dans le traitement du stimulus 3D. Supposant que l'échelle d'observation de l'IRM empêcherait d'obtenir davantage d'information sur le fonctionnement microscopique, nous nous sommes orientés vers une analyse du comportement macroscopique de cette aire. Pour chaque expérience, nous avons donc effectué la moyenne du signal BOLD dans cette région, séparément pour V5 gauche et droite.

Les analyses de corrélation avec le paradigme (voir Annexe 2) n'ont pas fourni de résultats différents de l'analyse voxel par voxel. Elles montrent cependant de façon plus manifeste que la réponse de V5 au mouvement aléatoire est supérieure à celle induite par les mouvements cohérents. Ceci correspond à ce que décrivait McKeefry *et al.* (1997) et révèle peut-être une sommation des activités liées aux nombreuses directions de vitesse présentes en chaque instant dans le mouvement aléatoire.

Mais l'observation de ces signaux moyens a aussi fait apparaître un autre phénomène plus systématique. Il s'agit d'une très forte corrélation entre les signaux moyens des aires V5 gauche et V5 droite. Ceci n'a rien de surprenant pour la première expérience dans la mesure où les réponses de V5 droite et gauche sont toutes les deux corrélées au paradigme. Il est à noter cependant que, même dans ces conditions, la corrélation entre les signaux moyens des deux aires bilatérales est plus forte que leur corrélation avec le signal moyen de n'importe quelle autre aire dont la réponse est aussi corrélée au paradigme. De plus, nous avons vu que pour les deuxième et troisième expériences, le signal de V5 ne suivait pas le paradigme. Les deux signaux symétriques en revanche restent corrélés. L'illustration Figure 58 en montre deux exemples typiques, et propose en comparaison le signal moyen d'une aire du cortex occipital (V1/V2) qui répondait également à la première séquence de stimulation.

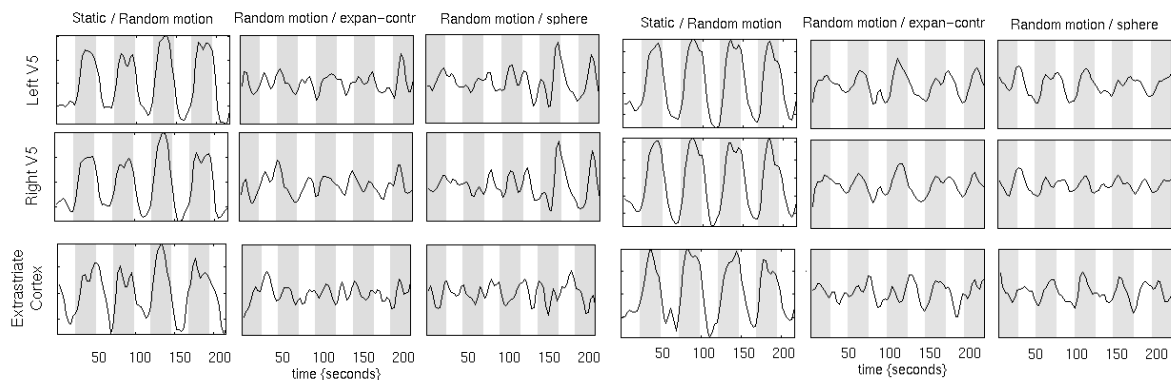


Figure 58 : Exemples de signal moyen dans les aires V5 gauche et droite, et dans le cortex occipital.

Afin de quantifier cette constatation empirique, nous avons réalisé une analyse dédiée à cette question. Le modèle prend en compte d'une part le signal moyen d'une des deux aires V5 et d'autre part celui de la région occipitale qui répond dans la première expérience (V1/V2). Par un test F, nous avons ensuite évalué dans quelle mesure le signal de l'aire V5 choisie participait à l'activité observée dans le reste du cerveau. En pratique, ce signal correspond à la fonction testée alors que le signal de l'aire V1/V2 fait partie des fonctions non testées. Ce test nous a donc permis de rechercher les voxels qui répondaient le plus au signal de l'aire V5 choisie, indépendamment du signal lié à l'activité de V1/V2. En supposant que la composante

liée au paradigme est entièrement présente dans le signal de V1/V2, on espère de cette façon qu'elle n'interviendra plus dans l'estimation des corrélations. De plus, connaissant les connexions qui existent entre les aires V1/V2 et V5, on ôte au signal de V5 tout ce qui pourrait être imputable à l'activité de V1/V2 — et biaiser les corrélations à la hausse — afin d'isoler la corrélation entre les activités résiduelles de V5.

L'analyse a mis systématiquement en évidence une région symétrique à celle de départ (illustration chez un sujet Figure 59 et Tableau 16 ; résultats extensifs en Annexe 2). De plus, l'aire symétrique répond toujours fortement, à un niveau équivalent à l'aire dont le signal est testé, et loin devant les autres aires trouvées.

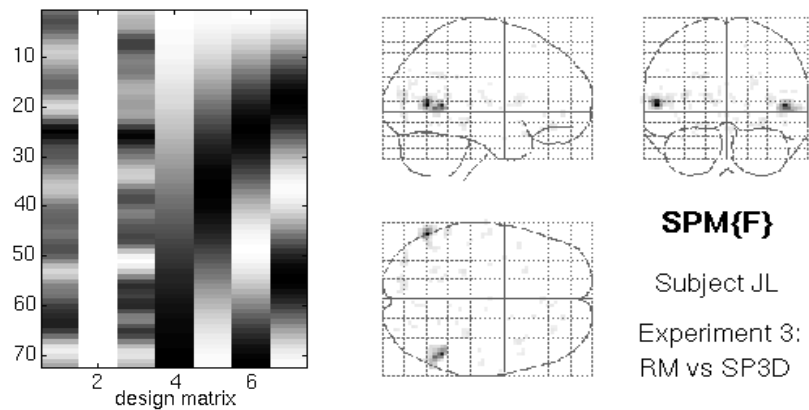


Figure 59 : Matrice d'analyse et carte de résultat pour la corrélation avec l'aire V5 gauche (sujet JL)

Tableau 16 : Résultats de l'analyse de corrélation avec le signal moyen de l'aire V5 gauche (sujet JL)

Localisation	coordonnées (x, y, z) du maximum	test F	p _c
V5 gauche	(-57,-63,6)	245,83	<0,001
V5 droite	(48,-51,6)	203,92	<0,001
gyrus occipital sup.	(-33,-81,15)	37,19	0,302
gyrus occipital sup.	(-15,-87,15)	28,88	0,790

Pour tous les sujets, les signaux des deux aires V5 sont fortement corrélés entre eux, indépendamment de leur corrélation commune à V1/V2 — et au paradigme. Il est possible que cette corrélation résiduelle puisse s'expliquer par l'activité d'une troisième aire non prise en compte dans cette analyse, mais qui projetterait des informations sur les deux aires V5. Une analyse de connectivité plus complète serait nécessaire pour le conclure (Büchel & Friston, 1997).

Plus simplement, la corrélation observée révèle sans doute un comportement similaire des deux aires symétriques, à la fois en terme d'activité neurale et de dynamique vasculaire. Cependant l'interprétation de ces résultats en termes de connectivité reste délicate et renvoie à la question de l'échelle d'observation. Comparer deux aires symétriques est probablement justifié. En revanche, comparer les signaux de deux aires quelconques pose le problème du filtre hémodynamique. Il est possible que celui-ci dépende de la configuration vasculaire des régions observées et rien ne permet d'affirmer que les signaux électriques d'aires différentes subiront le même filtrage.

Chapitre 6.

Influence de la tâche sur l'activité cérébrale liée au mouvement visuel et à la forme 3D

1 Objectifs

Les expériences précédentes ont été réalisées en vision passive. La grande variabilité des résultats, particulièrement pour la voie ventrale, pourrait être due à la variabilité attentionnelle du sujet en vision passive. Dans cette seconde étude, nous cherchons entre autre à réduire cette variabilité.

Par ailleurs, les stimuli 3D utilisés précédemment engendrent la perception d'un objet en mouvement. On peut donc penser, qu'à leur présentation, le sujet va spontanément mobiliser deux types de représentations : l'une pour la forme de l'objet et l'autre pour son mouvement. Tant que le sujet reste passif, il n'est pas possible de séparer les activités liées à l'information de forme 3D de celles liées à l'information de mouvement 3D, car celles-ci sont simultanément présentes dans le stimulus.

Les résultats récents de l'imagerie appliquée à l'étude de l'attention visuelle démontrent que la tâche effectuée par le sujet peut modifier l'activité de certaines aires visuelles. En particulier l'attention au mouvement peut accroître les signaux IRM dans V5 (O'Craven *et al.*, 1997). Nous avons donc émis l'hypothèse que les régions corticales impliquées dans l'analyse de la forme 3D de l'objet pourraient être plus fortement actives lors d'une tâche dédiée à cet attribut que lors d'une tâche dédiée au mouvement 3D par exemple.

À partir de cette idée, nous avons réalisé une expérience impliquant une participation active du sujet. Nous présentons des stimuli 3D similaires à ceux utilisés dans les expériences précédentes. Le sujet a pour consigne de détecter des changements liés à trois différents attributs du stimulus : sa forme, son mouvement 3D et la couleur des points qui le composent. Les deux premiers attributs sont liés à l'analyse du flux optique, le troisième en est indépendant.

Avant de présenter l'expérience elle-même, nous donnerons un rapide aperçu de la littérature concernant l'influence de la tâche du sujet et de l'attention sur l'activité corticale.

2 Influence de l'attention et de la tâche sur l'activité corticale

Il existe une vaste littérature concernant l'attention ; il n'est pas question d'en faire ici une revue exhaustive. Pour les besoins de notre recherche, nous nous sommes intéressés essentiellement à l'influence que pouvait avoir la tâche et l'attention du sujet sur l'activité des aires visuelles. Nous présenterons d'abord des données électrophysiologiques chez le singe. Nous détaillerons ensuite quelques études d'imagerie chez l'homme.

2.1 Chez le singe

Plusieurs études électrophysiologiques ont pu mettre en évidence une modification de la réponse des neurones selon la tâche effectuée par l'animal. Un des premiers effets décrits est celui de l'attention spatiale.

2.1.1 Attention spatiale

Modulation de la réponse évoquée

L'animal est entraîné à faire attention aux stimuli apparaissant en un certain lieu du champ visuel et à ignorer les autres. Lorsque deux stimuli sont présentés à l'intérieur du champ récepteur d'une cellule de V2, V4 ou du cortex inféro-temporal, la réponse est déterminée par les caractéristiques du stimulus auquel l'animal fait attention. Autrement dit, le neurone répond normalement au stimulus attendu, alors que la réponse au stimulus ignoré est fortement diminuée (Moran & Desimone, 1985 ; Luck *et al.*, 1997).

Si les deux stimuli sont présentés non pas simultanément mais successivement (à 300-450 ms d'intervalle), l'atténuation de la réponse pour le stimulus ignoré est moindre (Luck *et al.*, 1997). Enfin, quand un seul des stimuli tombe à l'intérieur du champ récepteur, la réponse des neurones de V2 et V4 n'est plus modifiée par le fait que l'attention de l'animal soit dirigée ou non vers le stimulus (Moran & Desimone, 1985 ; Luck *et al.*, 1997). Dans IT, la grande taille des champs récepteurs ne permet pas de placer un stimulus en dehors du champ récepteur pour vérifier cet effet.

Treue et Maunsell (1996) ont étudié de la même façon l'effet de l'attention spatiale sur le traitement du mouvement visuel dans les aires MT et MST. Dans l'une des expériences, deux stimuli suivant des directions de mouvement opposées apparaissent simultanément à l'intérieur du champ récepteur d'une cellule. La réponse de la cellule dépend alors principalement du stimulus sur lequel l'animal porte son attention. Le mouvement du stimulus distracteur est ignoré même s'il suit la direction préférée du neurone.

Le type de modulation attentionnelle décrit ici apparaît comme un moyen de départager des stimuli entrant en compétition pour l'accès au traitement dans un champ récepteur. Dans le cas où les stimuli tombent dans des champs récepteurs différents, le traitement est apparemment réalisé en parallèle sans qu'une sélection soit nécessaire. Cette modulation attentionnelle est de type suppressif car elle a pour effet de réduire le signal du stimulus de non intérêt. Moran et Desimone (1985) l'ont interprété comme une réduction de l'extension du champ récepteur autour de la zone d'intérêt.

Dans une expérience complémentaire, Treue et Maunsell (1996) font apparaître les stimuli en mouvement dans des champs récepteurs différents. Dans ce cas, ils trouvent une réponse plus forte lorsque le stimulus est la cible de l'attention. Par rapport au cas où le stimulus est ignoré, l'amplitude de réponse est supérieure d'environ 19% dans MT et 40% dans MST. Pour les auteurs, ceci indique que les influences extra-rétiniennes augmentent avec le niveau de traitement cortical, de telle sorte que les représentations ne sont plus uniquement sensorielles mais font intervenir — et peut-être même de façon prédominante — d'autres facteurs. En revanche, il n'est pas possible d'affirmer dans ces conditions expérimentales s'il s'agit d'une inhibition de la réponse au stimulus ignoré ou d'une augmentation de la réponse au stimulus attendu. *Modulation de l'activité spontanée*

Outre l'effet de l'attention sur la réponse évoquée, il existe également un effet sur l'activité spontanée du neurone. Luck *et al.* (1997) montrent que, dans V2 et V4, la fréquence de

décharge des neurones augmente de 30-40 % quand l'attention est dirigée dans le champ récepteur de la cellule — quel que soit le lieu à l'intérieur du champ récepteur. Les auteurs notent que l'effet sur l'activité spontanée est sans doute plus facilement observable en imagerie que la modulation de la réponse évoquée. D'une part il est maintenu pendant toute la période d'attention, et d'autre part, il altère le comportement d'une population de neurones plus importante que celle susceptible de répondre au stimulus.

Modulation des connexions latérales

Au contraire des aires de plus haut niveau, V1 ne semble subir aucun effet marqué de l'attention spatiale, que ce soit sur la réponse évoquée ou l'activité spontanée (Moran & Desimone, 1985 ; Luck *et al.*, 1997). En revanche, Ito et Gilbert (1999) ont montré que l'attention pouvait faciliter l'influence du contexte visuel immédiat sur la réponse. La modulation agirait en ce cas sur les connexions latérales entre les cellules de V1.

2.1.2 Attention à des caractéristiques du stimulus

Plusieurs auteurs ont étudié l'influence d'une attention non spatiale sur l'activité neurale. La tâche consiste à orienter l'attention non plus vers un lieu du champ visuel mais vers une des caractéristiques des objets que code le système visuel, à savoir la forme, la couleur ou le mouvement.

Des expériences ont ainsi été réalisées pour étudier l'influence de l'attention à la couleur ou à la forme des stimuli dans la voie temporelle (Spitzer *et al.*, 1988 ; Motter, 1994). Motter (1994) a entraîné des singes à discriminer l'orientation d'une barre qu'ils doivent préalablement sélectionner dans un tableau en fonction de sa couleur et de sa luminance. Les neurones enregistrés se situent dans l'aire V4. Lorsque le stimulus présenté dans le champ récepteur est optimal pour la cellule, la réponse est deux fois plus importante si le stimulus correspond aux critères de sélection de la tâche imposée que s'il n'y correspond pas. Cette modulation d'activité ne dépend que des caractéristiques du stimulus et pas de sa localisation spatiale.

Dans V4 également, Spitzer *et al.* (1988) ont montré que la difficulté de la tâche pouvait jouer sur l'importance et la sélectivité de la réponse. Les neurones sont enregistrés alors que l'animal doit décider si deux stimuli, caractérisés par leur forme et leur couleur, sont identiques ou non. La difficulté de la tâche repose dans le degré de similarité des stimuli non identiques. Plus les stimuli sont similaires, plus la réponse du neurone apparaît forte et étroitement sélective aux caractéristiques précises du stimulus. Malgré l'apparente différence entre cette modulation attentionnelle et le mécanisme de sélection spatiale décrit précédemment, Desimone *et al.* (1990) remarquent que les deux phénomènes peuvent s'interpréter comme une augmentation de la résolution : résolution spatiale dans le premier cas, résolution des propriétés du stimulus dans le second.

Treue et Martinez Trujillo (1999) ont étudié la réponse des cellules de MT dans différentes conditions d'attention afin d'isoler les effets liés à l'attention au mouvement. Deux nuages de points en mouvement cohérent sont présentés simultanément, l'un à l'intérieur du champ récepteur de la cellule étudiée, l'autre symétriquement dans l'hémichamp opposé. Le stimulus situé dans le champ récepteur de la cellule étudiée se déplace toujours dans la direction préférée de la cellule. Le mouvement du deuxième stimulus est, ou bien identique, ou bien de sens opposé. Lorsque l'attention de l'animal est dirigée vers le stimulus du champ récepteur, modifier la direction de mouvement de l'autre stimulus n'a aucun effet sur la réponse observée. Lorsqu'au contraire l'attention de l'animal est dirigée vers le stimulus de l'hémichamp opposé, la réponse dans de la cellule observée dépend de la direction de mouvement de ce stimulus : la

réponse est augmentée de 5% lorsque le stimulus observé suit le mouvement préféré de la cellule et diminuée de 6% s'il suit la direction opposée. Ainsi, l'attention portée à un mouvement donné module la réponse des cellules en fonction de la congruence entre la direction cible de l'attention et la direction préférée de la cellule.

2.2 Chez l'homme

En TEP, Corbetta *et al.* (1991) ont cherché à identifier les systèmes impliqués dans la discrimination de la forme, de la couleur et de la vitesse d'un stimulus visuel dans des conditions d'attention sélective — limitée à l'un de ces attributs — et distribuée sur l'ensemble des attributs (Corbetta *et al.*, 1991). Les mesures psychophysiques montrent que la sensibilité à discriminer des changements subtils dans une tâche de comparaison est plus grande lorsque les sujets font spécifiquement attention à la caractéristique qui change que lorsque leur attention est partagée entre plusieurs. Les mesures TEP, quant à elles, montrent que l'activité du cortex extrastrié augmente pendant les conditions d'attention sélective par rapport à la condition d'attention distribuée, en particulier dans le système visuel. Ainsi, l'attention à la vitesse active une région du lobule pariétal inférieur gauche. L'attention à la couleur active une région dans le sillon collatéral et le cortex occipital dorsolatéral. L'attention à la forme enfin active le sillon collatéral (comme la couleur), ainsi que le gyrus fusiforme et parahippocampal, et le cortex temporal le long du sillon temporal supérieur. Ces résultats montrent donc que l'attention sélective à un attribut du stimulus module l'activité des régions spécialisées dans le traitement de l'attribut en question (Corbetta *et al.*, 1991).

2.2.1 Attention au mouvement visuel

Des études ont exploré plus précisément la modulation de l'activité dans les aires spécialisées dans le traitement du mouvement visuel.

Buchel *et al.* (1998) ont mis en évidence tout un réseau occipito-pariétal plus actif lorsque les sujets tentaient de détecter une variation de vitesse dans un stimulus de mouvement que lorsqu'ils restaient passifs face à ce même stimulus (Buchel *et al.*, 1998). En particulier, la modulation attentionnelle semble toucher des aires visuelles sensibles à des stimuli de bas niveau, comme V1 et V2.

L'équipe d'Orban a enregistré, en TEP et en IRMf, l'activité cérébrale évoquée par des stimuli visuels de mouvement alors que les sujets réalisaient des tâches de difficultés variées : perception passive des stimuli, détection de l'apparition du stimulus et des tâches de discrimination d'orientation — l'identification et la comparaison différée qui implique en plus une mémorisation à court terme. Les stimuli étaient identiques dans les quatre conditions expérimentales mais le niveau de difficulté variait de façon croissante d'une tâche à l'autre. Ce processus expérimental qui avait déjà été utilisé sur des stimuli statiques avec des tâches portant sur l'orientation des contours (Dupont *et al.*, 1993) a été appliqué ici à des stimuli de mouvement visuel. Les tâches portaient sur la vitesse (Orban *et al.*, 1998) et la direction (Cornette *et al.*, 1998) du mouvement.

Outre des hausses d'activité spécifiques aux attributs étudiés, cette série d'expériences a mis en évidence quelques invariants. Dans tous les cas, le gyrus fusiforme médian droit semblait spécifiquement impliqué dans la tâche de comparaison différée par rapport à la tâche d'identification. Cette région pourrait donc intervenir dans les processus de comparaison fine dans le temps indépendamment de l'attribut à comparer. Et de façon relativement surprenante,

l'aire MT/V5 ne montrait pas d'activité différentielle dans les tâches de discrimination par rapport aux tâches de détection.

Par rapport à celle de Corbetta *et al.* (Corbetta *et al.*, 1991), ces expériences montrent que le même stimulus peut activer des régions cérébrales différentes selon la tâche qui est effectuée, alors même que les tâches semblent très proches et portent toutes sur le même attribut visuel — la vitesse ou la direction de mouvement. Ces résultats soutiennent donc l'hypothèse d'une vision active, où le traitement n'est pas dirigé par les attributs du stimulus mais dépend de la tâche (Orban *et al.*, 1996). En particulier, les aires actives dans le traitement passif d'un attribut ne voient pas leur activité augmentée par l'attention de façon systématique, et en proportion de la difficulté de la tâche. Il existerait plutôt des réseaux d'aires impliquées différemment dans chaque condition de perception.

2.2.2 *Attention implicite*

Nous avons vu jusqu'à présent qu'une tâche portant sur un attribut visuel entraîne des modulations de l'activité dans des aires traitant cet attribut. Nous allons voir maintenant qu'il n'est pas nécessaire que l'attention soit orientée explicitement vers l'attribut d'intérêt pour observer ce type d'effet. O'Craven *et al.* (1997) ont ainsi réussi à moduler l'activité dans le complexe V5+ en orientant l'attention du sujet vers le mouvement de façon implicite par le biais de la couleur. Dans la première expérience, le stimulus comportait des points blancs en mouvement et des points noirs statiques. Au cours de la présentation, l'attention des sujets était orientée alternativement vers les points de l'une et l'autre couleur. À l'analyse, la réponse de V5+ était plus forte lorsque l'attention était dirigée vers les points en mouvement. Dans la deuxième expérience, l'attention des sujets était constamment dirigée vers les points noirs. La présentation, en revanche, faisait alterner mouvement des points noirs et mouvement des points blancs. Dans ce cas, la réponse de V5+ était plus importante pour le mouvement des points auxquels le sujet faisait attention. Notons que la quantité de mouvement globale était identique dans toutes les conditions et que la polarité du contraste — sombre sur fond clair ou clair sur fond sombre — n'est pas supposée avoir d'influence sur l'amplitude des réponses dans V5.

Dans cette étude, l'attention des sujets était explicitement orientée vers la couleur des points. Une hypothèse avancée pour expliquer la modulation au niveau d'une aire de traitement du mouvement met en jeu l'attention spatiale. Les ensembles de points des deux couleurs étant spatialement distincts, l'attention à la couleur se confondrait avec une attention spatiale, alors que les points vers lesquels elle est dirigée se trouvent être en mouvement. Nous allons préciser dans les paragraphes qui suivent l'influence de l'attention spatiale sur l'activité des aires impliquées dans le traitement du mouvement visuel.

2.2.3 *Attention spatiale*

Une démonstration impressionnante de la modulation de l'activité des aires visuelles par l'attention spatiale a été donnée récemment par les équipes de Dale et DeYoe (Tootell *et al.*, 1998 ; Brefczynski & DeYoe, 1999). Dans ces expériences, les sujets ont pour consigne de déplacer leur attention — mais pas leur regard — sur un quadrillage du champ visuel. Les résultats montrent une très bonne correspondance avec ce qui est obtenu quand un stimulus visuel décrit le même quadrillage. Cette adaptation de la méthode de cartographie rétinotopique permet ainsi aux auteurs de mettre en évidence un effet amplificateur de l'attention sur l'activité corticale dès l'aire V1.

Revenons maintenant, à l'influence de l'attention, en particulier spatiale, sur le traitement du mouvement visuel. Beauchamp *et al.* (1997) ont étudié en IRMf l'activité du complexe hMT/V5+ dans différentes conditions d'attention. Pendant la période de contrôle, les sujets voyaient un stimulus de mouvement visuel incohérent. Pendant la période test, les points situés dans un anneau en périphérie se mettaient à suivre un mouvement cohérent. Lorsque les sujets avaient pour consigne de discriminer la vitesse des points situés dans l'anneau, l'activité dans V5+ était maximale. Lorsque la consigne concernait la couleur de points de l'anneau, la réponse était diminuée en amplitude (64 % du maximum) et en étendue (35% du maximum). Enfin, la réponse était minimale en amplitude (40% du maximum) et étendue (9% du maximum) lorsque les sujets devaient discriminer des changements de luminosité du point de fixation. Ainsi, l'attention spatiale, comme l'attention à la caractéristique de mouvement permettent de moduler l'activité dans V5+. De plus, leurs influences peuvent se cumuler. Il semble donc que l'attention visuelle augmente l'information de mouvement dans la mesure où celle-ci est pertinente pour la tâche à effectuer.

2.2.4 Charge attentionnelle

Pourtant, une tâche sans rapport avec le stimulus peut également moduler l'activité des aires impliquées dans le traitement de ce stimulus, lorsque la charge attentionnelle est importante. C'est ce qu'ont montré Rees *et al.* (1997) en utilisant des stimuli de mouvement visuel et une tâche de langage. Ils ont ainsi mis en évidence une baisse de l'activité dans l'aire V5 lorsque l'attention requise par la tâche de langage augmentait.

2.2.5 Mécanismes de la modulation

Une étude s'est intéressée plus précisément aux mécanismes de la modulation attentionnelle dans les aires de traitement spécialisées V4 et V5 (Chawla *et al.*, 1999). Les auteurs ont ainsi montré que l'attention au mouvement augmentait l'activité de base dans V5 — i.e. en absence de stimulus de mouvement visuel. De même l'attention à la couleur augmentait l'activité de base de V4 — en absence de stimulus coloré. Par ailleurs, l'attention au mouvement — resp. à la couleur — amplifiait la réponse évoquée par cet attribut dans l'aire V5 — resp. V4. Les auteurs proposent donc que l'attention puisse moduler la sensibilité des populations de neurones en modifiant leur activité de fond.

Des études de potentiels évoqués chez l'homme ont mis en évidence des effets de l'attention dès 80 ms suivant le stimulus et dans des régions proches des aires de projection sensorielle du stimulus (Heinze *et al.*, 1994). Pour comparaison, la latence de reconnaissance, évaluée par des tâches de catégorisation ultra-rapide, est estimée chez l'homme à 150 ms (Thorpe *et al.*, 1996). Par ailleurs, les études d'électrophysiologie et d'imagerie que nous avons déjà évoquées montrent que l'attention peut moduler l'activité corticale à tous niveaux de la hiérarchie de traitement, et même dans des aires essentiellement visuelles comme V4 (Moran & Desimone, 1985), MT/V5 (Treue & Maunsell, 1996 ; Beauchamp *et al.*, 1997 ; O'Craven *et al.*, 1997 ; Haug *et al.*, 1998), et le cortex visuel primaire (Corbetta *et al.*, 1991 ; Brefczynski & DeYoe, 1999).

Dans les études précédentes, l'influence de l'attention se traduisait par des variations dans l'activité de populations de neurones spécifiques. Mais il semblerait que l'attention puisse également intervenir au niveau des connexions reliant les aires cérébrales. La modulation ne se fait plus directement sur l'activité des régions mais sur les voies conduisant la communication entre ces aires. Dans ces conditions, on décrit l'effet de l'attention en terme de changement de la connectivité effective (Büchel & Friston, 1997).

2.3 Conclusion

L'attention apparaît comme un moyen de sélectionner certains stimuli selon leur localisation ou leurs caractéristiques visuelles. Au niveau du neurone, les principaux corrélats physiologiques de l'attention qui ont été décrits sont :

- ◇ une augmentation de l'activité spontanée des cellules dont le champ récepteur recouvre le lieu de l'attention ;
- ◇ une diminution de la réponse associée aux stimuli de non intérêt lorsque plusieurs stimuli sont présentés en concurrence dans le même champ récepteur ;
- ◇ une augmentation de la réponse associée aux stimuli d'intérêt lorsque la tâche oriente l'attention vers une caractéristique du stimulus ; la réponse augmente alors avec la difficulté de la tâche et on observe éventuellement une plus grande sélectivité à la caractéristique.

À l'échelle des aires corticales, on observe que :

- ◇ l'orientation spatiale de l'attention peut modifier la réponse d'une aire visuelle à tous niveaux de la hiérarchie de traitement ;
- ◇ l'attention à un attribut visuel peut augmenter l'activité des aires visuelles spécialisées dans le traitement de cet attribut ;
- ◇ pour un attribut visuel donné, l'activité des régions spécialisées dans son traitement dépendra du type et de la difficulté de la tâche effectuée par le sujet, que celle-ci ait ou non un rapport avec l'attribut traité ;
- ◇ l'attention pourrait agir sur les connexions entre aires corticales et sur leur communication.

3 Matériel et méthodes

3.1 Sujets

Onze volontaires, âgés de 21 à 28 ans (5 hommes et 6 femmes) ont participé au protocole. Tous ont donné leur consentement éclairé. Un des volontaires était gaucher et une des participantes présentait une dominance oculaire à gauche.

Tous les sujets ont subi un entraînement équivalent à trois sessions de l'expérience principale avant de la réaliser dans l'imageur (voir Annexe 4.0).

3.2 Enregistrements IRM

Ces expériences ont été effectuées sur l'imageur Bruker 3 Tesla du Service Hospitalier Frédéric Joliot (Orsay).

Pour chaque sujet, nous avons défini dix-huit coupes fonctionnelles, approximativement perpendiculaires à l'axe du tronc cérébral. Les 18 coupes ne couvrant pas toujours la totalité du cerveau, nous avons privilégié l'acquisition des coupes basses afin d'enregistrer l'intégralité du cortex occipital et la partie postérieure du lobe temporal. Chez certains sujets, la partie supérieure du cortex frontal n'a donc pas été enregistrée. Les images fonctionnelles ont été acquises en utilisant une séquence echo-planar à écho de gradient offrant une pondération en T2* (TE = 40 ms). Le temps de répétition par volume était de 2 secondes et la taille des voxels

fonctionnels de 3,75 x 3,75 x 6 mm. Nous avons également réalisé, pour chaque sujet, une image anatomique de haute résolution (1,5 x 2 x 1 mm).

Afin de maîtriser le déroulement temporel de l'expérience par rapport à l'acquisition, nous avons établi une communication entre le PC de stimulation et l'imageur par le biais d'une connexion TTL. Le déroulement de la stimulation était ainsi piloté par l'acquisition. Le dispositif de stimulation visuelle était inchangé par rapport aux expériences précédentes (voir p 108).

Les sujets répondaient par l'intermédiaire de boutons connectés à l'ordinateur de stimulation. Les temps de réponse ainsi que le moment de la réponse motrice par rapport à l'acquisition ont ainsi pu être enregistrés.

3.3 Stimulus visuel 3D

Le stimulus est composé de 200 points répartis dans un carré ayant pour côté la hauteur de l'écran. Pour assurer une distribution régulière des points à l'écran, chaque quadrant du carré reçoit le même nombre de points. Ces points sont ensuite répartis aléatoirement dans les quadrants. La couleur de chaque point — rouge ou vert — est attribuée de façon aléatoire. La trajectoire des points d'une image à l'autre est calculée de façon à ce que ces points semblent appartenir à une surface tridimensionnelle (3D) de forme variable, oscillant autour d'un axe fronto-parallèle dont l'orientation (φ) dans le plan de l'écran est variable également. Le stimulus est vu au travers d'une fenêtre circulaire (voir Figure 60).

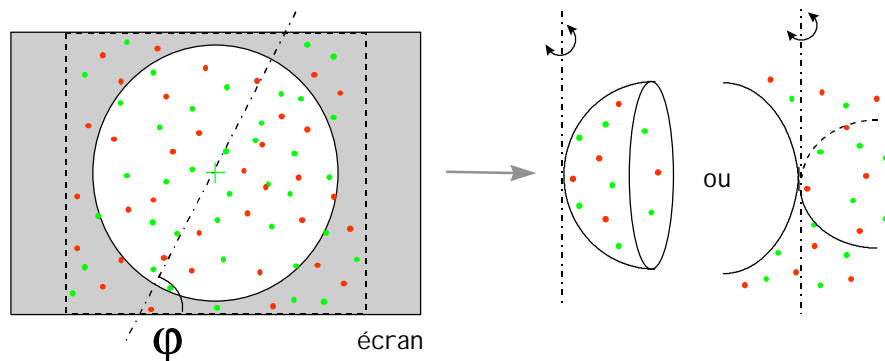


Figure 60 : Stimulus visuel

On utilise une projection polaire pour passer de la position des points sur l'écran à leurs coordonnées 3D et réciproquement. Lors d'un changement de forme 3D, la répartition 2D des points doit être conservée. Il faut donc partir de la répartition instantanée de ces points pour recalculer leurs coordonnées 3D sur le nouvel objet. En raison de la projection utilisée, ceci est coûteux en temps de calcul et ne peut être effectué en temps réel sans ralentir la séquence d'images. Par conséquent, nous avons choisi d'opérer les changements de forme uniquement quand la surface passe par sa position centrale. Pour cette position de l'objet 3D, les coordonnées 2D (sur l'écran) et 3D (sur la surface) de tous les points ont été mémorisées.

La forme oscille avec une périodicité de 2 secondes. Comme il n'est pas possible d'effectuer une transition de forme ou de mouvement à volonté, il n'y a pas de synchronisation exacte entre l'acquisition et la stimulation. Nous avons donc enregistré le temps écoulé entre les impulsions TTL indiquant le début de l'acquisition d'un volume et le moment d'affichage effectif de la transition. Ces délais ont ensuite été pris en compte lors de l'analyse des données.

3.3.1 Couleur

Nous avons choisi des couleurs de points portées par un seul canal vidéo, de façon à éviter la présence de halos colorés dus à un éventuel défaut de superposition des images projetées par chaque canal de couleur du projecteur vidéo. Le choix s'est ensuite porté sur les deux couleurs les plus lumineuses du point de vue perceptif : le vert et le rouge. La couleur de chaque point est attribuée aléatoirement. Pour éviter que les changements de couleur des points ne s'accompagnent de variations d'intensité apparentes, nous avons égalisé les luminances des deux couleurs utilisées du point de vue des sujets.

Pour cela, nous avons utilisé le même type de stimulus que pour l'expérience elle-même, à savoir un même nombre de points, réparti sur l'écran selon la procédure pseudo-aléatoire décrite précédemment. Nous y avons ensuite adapté la méthode de photométrie par scintillement hétérochromatique. En pratique, tous les points oscillent entre deux couleurs : la couleur de référence qui reste constante, et la couleur à égaliser en luminance avec la couleur de référence, qui varie au cours de la procédure d'égalisation. À intensité égale, le vert paraissant plus lumineux que le rouge, nous avons pris le rouge le plus intense comme couleur de référence. La fréquence de changement de couleur est de 30Hz.

L'égalisation des luminances se fait en deux étapes : une fois en partant du noir et en augmentant l'intensité de la couleur à égaliser ; une fois en partant de l'intensité maximum et en la faisant diminuer. Le sujet a pour consigne d'appuyer sur un bouton — qui fait croître ou décroître l'intensité de la couleur à égaliser — jusqu'à ce que la perception de scintillement cesse. Pour l'expérience, nous avons attribué à la couleur verte la moyenne des intensités obtenues à l'issue des deux étapes d'égalisation. Pour information, l'intensité résultante varie assez peu d'un sujet à l'autre et correspond en général à 55% de l'intensité maximum.

À chaque transition de couleur, un certain nombre de points change de couleur. Afin que le sujet ne soit pas tenté de réaliser la tâche de détection en focalisant son attention sur un seul point, les points changeant de couleur diffèrent à chaque transition.

3.3.2 Formes 3D

Nous avons choisi d'utiliser deux formes bien distinctes : un paraboloïde possédant deux courbures identiques et un paraboloïde hyperbolique possédant deux courbures opposées. Les valeurs des courbures de chaque forme ont été adaptées de façon à ce que, pour un saut d'orientation donné, l'accélération moyenne des points sur l'écran soit la même pour les deux objets. Le rapport de courbure ainsi obtenu est de 1,5 pour le paraboloïde contre 1,1 pour le paraboloïde hyperbolique (une courbure de 1 correspondant, pour une sphère, à un rayon égal à celui de la fenêtre de visualisation).

3.3.3 Mouvement 3D

Les deux surfaces suivent un mouvement d'oscillation sinusoïdale d'amplitude maximale égale à 10° et de période égale à 2 s. Les transitions de mouvements correspondent à un changement d'orientation de l'axe d'oscillation.

3.3.4 Choix des paramètres visuels et ajustement psychophysique

Les paramètres des stimuli ont été choisis sous deux contraintes :

- ◇ les transitions de forme, mouvement 3D ou couleur devaient être facilement détectables pour minimiser le nombre de non-détections par sujet ;

◇ les transitions devaient être détectables avec une facilité similaire pour les trois types d'attributs visuels.

Nous avons donc réalisé une série d'expériences préliminaires afin de déterminer les paramètres de stimulation permettant de remplir ces conditions.

Les paramètres à régler pour chaque type de transition étaient la courbure des formes, l'amplitude de changement de l'axe de mouvement 3D (angle ψ) et le nombre de points changeant de couleur. Les courbures ayant été choisies de façon à ce que les formes soient aisément reconnaissables à l'écran, nous avons décidé de fixer leur valeur et d'adapter les autres paramètres en fonction de ces données.

Dans un premier temps, nous avons choisi un angle ψ égalisant l'accélération moyenne des points entre le changement de forme et le changement d'orientation. Pour la transition de couleur, nous avons choisi un taux de changement de 50%. Les résultats ont révélé que les sujets répondent systématiquement plus lentement aux changements de forme qu'aux changements de couleur ou d'orientation de l'oscillation (voir Annexe 4.0).

Dans un deuxième temps, nous avons donc testé différentes valeurs de paramètres. Les résultats montrent une variation du temps de réponse et du taux de détection en fonction de l'angle ψ surtout lorsque celui-ci est faible (voir Tableau 17 ou Figure 61). Nous avons donc cherché l'angle ψ induisant des temps de réaction aux changements de mouvement 3D proches des temps de réaction aux changements de forme. Les tests ayant montré que cette valeur de ψ varie d'un sujet à l'autre, nous avons finalement choisi d'utiliser aléatoirement trois valeurs — 45°, 60° et 90° — qui couvrent la plage des valeurs trouvées pour les sujets testés (voir Annexe 4.0 pour les résultats individuels).

Tableau 17 : Taux de détection et temps de réaction moyens en fonction des paramètres de transition

	Forme	Mouvement						Couleur							
		15°	30°	45°	60°	75°	90°	20%	30%	40%	50%	60%	80%	90%	100%
%	90,44	36,5	69,5	100	96,7	100	100	68,3	93,5	88,9	100	98,9	94,4	100	100
ms	677	867	859	787	734	799	655	614	562	597	501	489	530	503	620

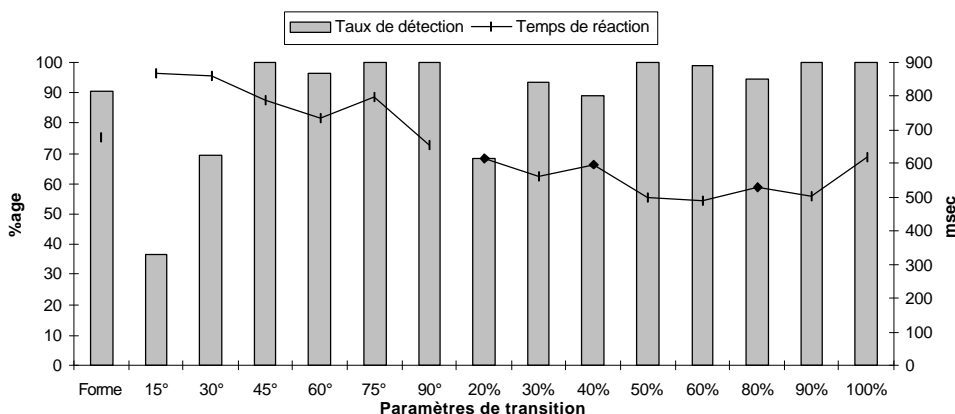


Figure 61 : Taux de détection et temps de réaction moyens en fonction des paramètres de transition

Pour la couleur, le nombre de points changeant à chaque transition modifie davantage le taux d'erreur que la rapidité de détection. Par ailleurs, le temps de réaction est toujours plus court que pour les changements de forme. Enfin, les sujets rapportent que leur attention n'est

concentrée que sur quelques points situés à proximité de la croix de fixation. Nous avons donc décidé d'introduire une contrainte supplémentaire, en imposant une excentricité de $0,1^\circ$ en deçà de laquelle les points ne changeaient jamais de couleur. En contrepartie, nous avons utilisé des taux de changement plus élevés — de 85, 90 et 95%.

3.4 Dessin des expériences

Nous souhaitons étudier la modulation de l'activité du réseau cortical impliqué dans le traitement des formes 3D en fonction de la tâche. Ce type d'analyse nécessite de localiser les aires corticales en question indépendamment de l'expérience de modulation attentionnelle. Nous avons donc réalisé pour chaque sujet une expérience préliminaire de localisation.

3.4.1 Expérience préliminaire : traitement du stimulus 3D en vision passive

Il s'agit de mettre en évidence l'intégralité du réseau impliqué dans le traitement du stimulus 3D — y compris les aires impliquées dans le traitement du mouvement visuel local. Les aires ainsi détectées devant ensuite servir de masque d'étude pour l'expérience attentionnelle. Par ailleurs, nous voulons pouvoir localiser plus spécifiquement les aires impliquées dans le traitement du mouvement visuel.

Nous avons donc réalisé une séquence de stimulation incluant des périodes de points statiques, de points en mouvement incohérent et de stimulation 3D. La durée de chaque période est comprise entre 4 et 12 secondes avec une moyenne de 8,5 secondes. La succession des différentes périodes stimulation est pseudo-aléatoire. Les sujets ont pour seule instruction de fixer la croix située au centre de l'écran (vision passive).

Pendant les périodes de stimulation 3D, nous avons introduit, comme pour l'expérience attentionnelle, des transitions de couleur, mouvement ou forme. Cependant, contrairement à l'expérience attentionnelle, les types de transitions n'alternent pas de façon aléatoire. En effet, pour pouvoir tester plus facilement l'influence de ces transitions sur le signal BOLD en vision passive, nous avons choisi d'imposer un seul type de transition par période de stimulation 3D.

Sur la durée de l'expérience, nous présentons 10 périodes de points statiques, 10 périodes de mouvement incohérent et 15 périodes de stimulation 3D dont 5 affichant des transitions de forme, 5 des transitions de mouvement et 5 des transitions de couleur (Figure 62). La séquence dure 5 minutes et 12 secondes. Au cours de la stimulation, 156 volumes fonctionnels sont acquis.

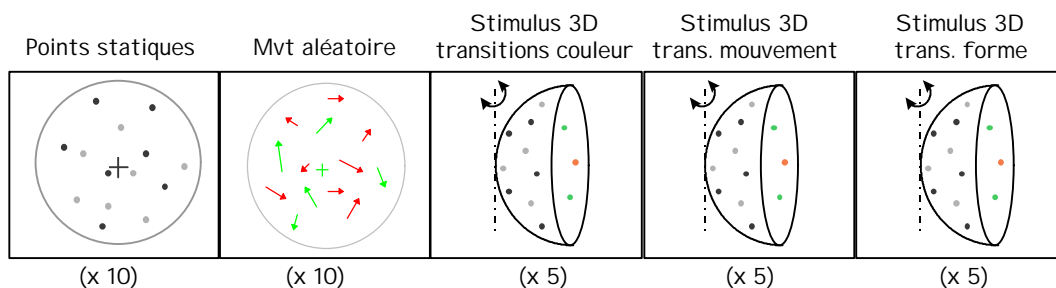


Figure 62 : Proportion des différents blocs de stimulation dans l'expérience préliminaire

3.4.2 Expérience principale : modulation par la tâche

Dans cette expérience, les sujets sont soumis en permanence à une stimulation visuelle représentant un objet 3D en mouvement. Le stimulus est caractérisé par la forme de l'objet

oscillant et l'angle de l'axe de rotation, ainsi que par la répartition des couleurs sur les points qui le composent. Les deux premières caractéristiques sont liées à l'analyse du mouvement visuel, la troisième en est complètement indépendante. Chacune de ces caractéristiques change au cours du temps de façon pseudo-aléatoire.

Les transitions sont espacées de 4 secondes (2 acquisitions IRM). Les changements concernant la même caractéristique peuvent être espacés de 4, 8, 12, 16 ou 20 secondes.

Le sujet a pour tâche de détecter au cours du temps les transitions liées aux différentes caractéristiques du stimulus : la forme 3D de l'objet, sa direction du mouvement ou la couleur des points qui le composent. L'attribut dont le changement doit être détecté est fixé par blocs de 52 secondes (36 TR). Il est indiqué au sujet en début de bloc par un des mots (« Couleur », « Forme », « Mouvement ») affiché sur l'écran de stimulation.

Au cours d'un bloc, douze transitions ont lieu, dont quatre qui doivent être détectées par le sujet (voir Figure 63). Une session d'expérience comporte neuf blocs — trois par attribut d'intérêt. La séquence expérimentale est telle que l'attribut d'intérêt change systématiquement entre blocs successifs. Par simplification, nous utiliserons le terme « tâche couleur » (resp. forme ou mouvement) pour désigner les périodes pendant lesquels le sujet doit détecter les transitions de couleur (resp. forme ou mouvement).

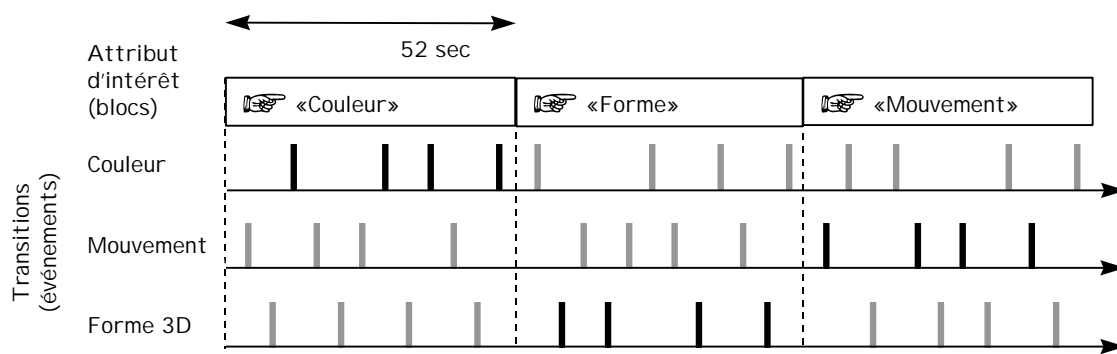


Figure 63 : Portion d'une séquence de stimulation ; en noir, les transitions que le sujet doit détecter

Au cours de chaque session, 275 volumes fonctionnels sont acquis sur une durée de 9 minutes 12 secondes. Chaque sujet subit deux sessions d'expérience.

3.5 Traitement des données

3.5.1 Prétraitement des images

Les quatre premières images de chaque série d'acquisitions ont été éliminées de façon à ce que seul soit pris en compte le signal acquis à l'équilibre dynamique de la résonance magnétique. Nous avons recalé dans le temps les signaux de toutes les coupes de façon à éliminer le délai introduit par l'acquisition multi-coupes.

Pour chaque sujet, nous avons évalué le déplacement rigide de chaque volume fonctionnel par rapport au dernier volume acquis dans l'expérience (voir « mouvement total sur l'expérience » dans le Tableau 18). Ce dernier volume étant acquis juste avant l'image anatomique, nous considérons que les deux images sont en registre.

Tableau 18 : Estimation des mouvements maximaux des sujets, en translation (mm) et rotation (°)

Mouvement		PC	JT	CH	AD	MG	LS	PCH	GF	DD	OS	KG
total sur	°	1,25	1,75	0,5	4	1,4	2,8	7	1	2	1	2
l'expérience	mm	6	3,5	4	17	3	4	30	6	6	3	10
intra-	°	0,25	0,75	0,5	2	0,5	0,5	7	0,5	0,5	0,3	0,5
session	mm	1	1	1,5	3	1,5	1,5	19	3	1	1	2
inter-	°	0,8	1	0,3	3	0,85	1,8	6,2	0,7	0,25	0,85	1,5
sessions	mm	4,5	2,5	2,5	6,5	1	1,1	17	1	1,7	1	2,2

Un sujet (PCH) présentait des amplitudes de mouvement très élevées par rapport aux autres : un déplacement total de 30 mm en translation et 7° en rotation sur l'ensemble des sessions, avec un déplacement à l'intérieur d'une session pouvant atteindre 19 mm en translation et 7° en rotation. Ce sujet a été exclu des analyses. Pour les autres sujets, l'amplitude de mouvement à l'intérieur d'une session était inférieure à 3 mm en translation et 2° en rotation. Ces mouvements intra-session n'ont pas été corrigés. En revanche, nous avons appliqué à tous les volumes fonctionnels d'une session la même transformation destinée à corriger le mouvement moyen entre les sessions (voir « mouvement inter-sessions » dans le Tableau 18). Excepté pour le sujet PCH, ce déplacement entre sessions atteignait au maximum 6,5 mm en translation et 1,5° en rotation.

Les images fonctionnelles et anatomiques ont ensuite subi une même série de transformations linéaires et non linéaires destinées à les placer dans le système de coordonnées stéréotaxique de Talairach. Les transformations ont été déterminées en mettant les images anatomiques des sujets en correspondance avec une image de référence locale présentant les mêmes caractéristiques d'acquisition.

Après cette normalisation, les images fonctionnelles ont été réécrites avec une taille des voxels de 3 x 3 x 3 mm, à l'aide d'une interpolation bilinéaire. Les images fonctionnelles ont enfin subi un filtrage spatial par un noyau gaussien de 8 mm. Cette valeur est couramment utilisée en analyse de données IRMf (Pettersson *et al.*, 1999a ; Pettersson *et al.*, 1999b). Elle apparaît comme un bon compromis entre, d'une part, un très faible lissage qui préserve les données originales et permet une localisation plus pointue à l'échelle individuelle, et d'autre part, un fort lissage qui élimine une partie du bruit, simplifie l'estimation de l'autocorrélation spatiale des résidus et facilite la mise en correspondance des résultats individuels lors des analyses de groupe.

3.5.2 Analyse des données

Nous avons réalisé deux types d'analyses de groupe : une analyse « à effet fixe » et une analyse « à effet aléatoire » (définition au Chapitre 3, § 3.8). Nous avons vu que ces termes s'appliquent à « l'effet » sujets : contrairement à l'analyse à effet aléatoire, l'analyse à effet fixe ne prend pas en compte la variabilité des résultats entre sujets.

En pratique, l'analyse à effet fixe permet d'explorer les résultats moyens des sujets testés et offre une bonne sensibilité de détection. L'étude à effet aléatoire est en revanche réalisée à partir des cartes de contrastes individuelles qui sont sommées et normalisées par la variance interindividuelle. Contrairement à l'analyse à effet fixe, l'étude à effet aléatoire permet de

définir des régions d'activité communes à tous. Ses résultats peuvent théoriquement être extrapolés à la population dont sont issus les sujets.

Nous avons sélectionné le réseau de traitement du stimulus 3D par une analyse à effet aléatoire sur les données de l'expérience passive. Nous nous sommes intéressés ensuite à l'activité cérébrale évoquée dans ce réseau en fonction de l'attribut d'intérêt. Nous avons par ailleurs analysé la réponse aux différents types de transition présentés au sujet aussi bien dans le cadre de l'expérience passive que pendant l'expérience de modulation par la tâche. Dans les deux sections qui suivent, nous détaillons la modélisation des données et les contrastes effectués.

3.5.3 Modélisation

On souhaite mettre en évidence dans les données deux effets principaux :

- ◇ d'une part, la modulation d'activité liée à l'attribut d'intérêt que le sujet a pour consigne de détecter ;
- ◇ d'autre part, l'activité induite par les événements de transitions affectant l'objet 3D.

La modulation attentionnelle peut influencer à la fois sur l'activité de fond et sur la réponse à des événements (Ferrera *et al.*, 1994 ; Chawla *et al.*, 1999). Nous avons donc choisi de modéliser les différentes interactions entre événements de transition et attribut d'intérêt — à savoir, les événements de transition de forme, couleur ou mouvement lorsque la détection à effectuer concerne la forme, le mouvement ou la couleur. Pour trois attributs d'intérêt et trois types d'événements de transition, nous obtenons neuf covariables (voir Figure 64).

Étant donné le rapprochement temporel des événements entre eux, l'activité de fond est masquée par la somme des réponses aux événements. Nous avons donc renoncé à modéliser séparément l'activité de fond liée à chaque attribut d'intérêt. Mais ceci ne nous empêche aucunement de tester les variations moyennes d'activité liées à ces attributs d'intérêt, comme nous le verrons dans la section suivante.

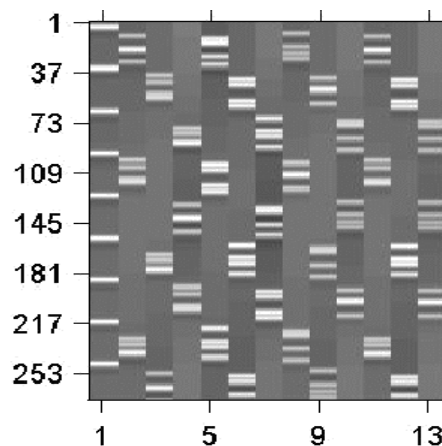


Figure 64 : Modèle pour une session de 275 acquisitions ;
 (1) instruction visuelle ; (2 à 10) interactions transitions / attributs ; (11 à 13) événements moteurs

Nous avons également modélisé les événements moteurs en nous fondant sur la véritable réponse motrice des sujets et non plus seulement sur les événements de transition. Ces fonctions supplémentaires permettent d'expliquer plus complètement l'ensemble des effets du protocole expérimental et de minimiser ainsi les résidus du modèle. Cependant, si le sujet réalise parfaitement la tâche, les fonctions modélisant les événements moteurs seront fortement

corrélées aux fonctions modélisant les transitions d'un type ayant lieu au cours de la tâche de même type. Nous avons déjà vu (p 75) que cette situation peut mener à sous-estimer les valeurs des contrastes qui font intervenir des fonctions redondantes. Nous avons donc choisi d'orthogonaliser les fonctions de réponse motrice par rapport aux fonctions modélisant les transitions correspondantes. En pratique, cette opération a été réalisée au niveau du calcul des contrastes (Andrade *et al.*, 1999), pour tous les contrastes incluant des événements moteurs.

3.5.4 Tests effectués

Pour chaque voxel est calculée la valeur de F qui teste la contribution du paradigme expérimental au signal. Seuls les voxels dont la valeur de F correspond à une probabilité inférieure à 10^{-3} sont conservés pour analyse ultérieure.

Pour chacun des dix sujets conservés pour l'analyse, nous avons effectué douze tests T, correspondant à la comparaison deux à deux de chacun des attributs d'intérêt, d'une part, et de chacun des types de transitions, d'autre part.

Dans les données de l'expérience passive, nous avons testé les contrastes « Stimulus 3D - points statiques » et « Mouvement aléatoire - points statiques » afin de localiser les réseaux corticaux impliqués dans le traitement du mouvement et des formes 3D. De plus, nous avons réalisé 6 contrastes comparant les blocs de stimulation 3D en fonction du type de transition qu'ils comportaient — transition de couleur, forme ou mouvement.

Pour présenter les résultats, nous avons choisi un seuil sur le voxel de $T = 3,09$ (probabilité non corrigée $< 0,001$). Pour l'expérience attentionnelle, nous nous intéresserons particulièrement aux régions détectées dans l'expérience passive. En conséquence, les probabilités corrigées seront calculées à partir du nombre de voxels contenus dans ce masque d'analyse. Enfin, pour plus de clarté, nous nous bornerons généralement à décrire les ensembles de voxels dont la probabilité conjointe — calculée à partir de sa valeur maximale et de son étendue spatiale — reste inférieure à 0,1.

4 Résultats comportementaux

4.1.1 Résultats du questionnaire d'évaluation

Stratégies de détection

Afin d'évaluer *a posteriori* l'adéquation de la tâche avec les questions physiologiques posées, nous avons interrogé les sujets sur leur stratégie de détection.

Tous les sujets ont perçu la forme 3D pendant la tâche « Forme » et ont utilisé cette perception pour réaliser la tâche. Huit des dix sujets analysés précisent avoir identifié et mémorisé la forme courante, éventuellement en lui attribuant un nom (« chips », « cloche », « selle », « colline »). Le plus souvent la transition est perçue mais, dans certains cas, la détection est réalisée *a posteriori* lorsque le sujet réalise que la forme vue ne correspond plus à la forme courante mémorisée.

Pour la tâche « Mouvement », sept sujets déclarent avoir mémorisé le mouvement courant. Parmi eux, quatre précisent s'être aidés en traçant mentalement la direction de mouvement suivie ou l'axe de rotation, et un cinquième dit avoir nommé le mouvement (« haut-bas », par exemple).

Pour la tâche « Couleur », huit sujets ont choisi de concentrer leur attention sur un groupe de points situés dans la zone de changement de couleur (au-delà d'1° d'excentricité). Ces sujets déclarent généralement mémoriser la distribution de couleur courante des points sélectionnés et pouvoir rendre compte d'un changement même lorsque la transition n'est pas perçue.

En résumé, on peut considérer que la majorité des sujets réalisent la tâche de détection des changements comme une tâche de comparaison. Ainsi, il nous semble important d'insister sur le fait que, dans cette expérience, les sujets doivent « détecter » une différence dans le stimulus 3D et non l'apparition d'un stimulus.

Évaluation subjective de la tâche en fonction de l'attribut d'intérêt

Après l'examen IRM, nous avons demandé aux sujets de classer les tâches par ordre croissant de difficulté. Le Tableau 19 rassemble les réponses données par les sujets.

Tableau 19 : Difficulté subjective de la tâche en fonction de l'attribut d'intérêt (ordre croissant)

Sujet	AD	CH	DD	GF	JT	KG	LS	MG	OS	PC	PC H	Moyenne
Couleur	3	1	1	2	3	3	3	3	3	1	1	2,18
Forme	1	3	3	3	2	2	1	1	1	2	3	2
Mouvement	2	2	2	1	1	1	2	2	2	3	2	1,81

L'évaluation moyenne est assez similaire pour les trois attributs. La détection des transitions de couleur apparaît comme la tâche la plus difficile, suivie des détections de changement de forme puis de mouvement. Au niveau individuel, on remarque que seul un sujet considère la détection du mouvement comme la tâche la plus difficile, et elle est le plus souvent considérée comme une tâche de difficulté intermédiaire (7 sujets/11). Les détections de couleur et forme en revanche, reçoivent en grande majorité des évaluations extrêmes (« le plus facile » ou « le plus difficile »).

Interactions entre tâches

Tous les sujets sauf un disent avoir perçu des changements autres que ceux demandés par la tâche courante. Cinq estiment avoir particulièrement bien perçu les changements de forme pendant la tâche « Mouvement », et réciproquement ; mais avoir moins bien perçu les changements de couleur pendant ces deux tâches. Quelques uns disent même avoir, parfois, été tentés de répondre à des changements de forme pendant la tâche « Mouvement », et réciproquement. Cinq sujets ont également estimé qu'ils percevaient moins les changements de forme ou de mouvement pendant la tâche « Couleur ». Un autre sujet a déclaré continuer à percevoir des changements de forme ou de mouvement pendant la tâche « Couleur », mais ne plus être capable d'identifier la forme ou le mouvement courant.

4.1.2 Résultats psychophysiques

Temps de réaction et taux de détection

Les temps de réaction et taux de détection des sujets pour chacune des tâches sont rassemblés dans le Tableau 20. L'illustration des résultats par sujet et par session est donnée en Annexe 5.

Tableau 20 : Temps de réaction (en ms) et taux de détection par tâche

Sujet	Couleur		Forme		Mouvement	
	TR ($\pm\sigma$)	%	TR ($\pm\sigma$)	%	TR ($\pm\sigma$)	%
AD	1010 (± 305)	83,33	933 (± 245)	100,00	1043 (± 485)	95,83
CH	1191 (± 248)	100,00	1354 (± 448)	95,24	1192 (± 276)	100,00
DD	764 (± 198)	95,83	1228 (± 430)	95,83	1051 (± 227)	100,00
GF	764 (± 220)	95,83	958 (± 275)	87,50	1044 (± 271)	100,00
JT	806 (± 350)	95,83	1120 (± 351)	91,67	883 (± 285)	95,83
KG	963 (± 523)	91,67	1153 (± 452)	91,67	1100 (± 412)	83,33
LS	775 (± 235)	91,67	825 (± 147)	100,00	874 (± 215)	100,00
MG	746 (± 313)	66,67	1047 (± 360)	95,83	1037 (± 363)	100,00
OS	989 (± 642)	37,50	1789 (± 589)	66,67	1806 (± 558)	91,67
PC	825 (± 346)	100,00	1006 (± 331)	100,00	1055 (± 411)	95,83
PCH	648 (± 113)	87,50	1092 (± 386)	70,83	1162 (± 470)	87,50
Moyenne sans OS (\pm (entre sujets))	849 ms (± 159)	91 % (± 10)	1072 ms (± 153)	93 % (± 9)	1044 ms (± 102)	96 % (± 6)

Un sujet (OS) présente des performances relativement différentes des autres sujets : des taux de détection plus faibles, un nombre de fausses alarmes élevé (11 sur les deux sessions contre 1 à 4 pour les autres sujets) et des temps de réponse très allongés, de l'ordre de deux secondes. Une étude plus détaillée des réponses de ce sujet a montré qu'une partie des différences de performance s'explique par des temps de réaction particulièrement longs. Les réponses intervenant après la transition suivante — i.e. plus de quatre secondes après la transition d'intérêt — n'ont pas été comptabilisées comme des détections réussies mais comme de fausses alarmes. Ainsi, sur les onze erreurs détectées, six s'expliquent par une réaction trop tardive à la transition précédente. Les résultats qui suivent ne tiennent pas compte des performances de ce sujet.

Les temps de réactions aux transitions de forme et mouvement n'apparaissent pas significativement différents (respectivement 1137 ms et 1113 ms, avec $p > 0,5$ pour le test de Student sur données appariées). En revanche, les sujets répondent significativement ($p < 10^{-2}$) plus vite à la transition de couleur, avec un temps de réaction moyen de 849 ms (± 159 ms). Par ailleurs, les temps de réaction n'apparaissent pas corrélés avec la difficulté subjective évaluée par les sujets.

C'est aux transitions de mouvement que les sujets répondent de façon la plus robuste, avec un taux de détection moyen de 96 %, très stable entre les sujets (± 6 %). A l'opposé, les transitions de couleur induisent le plus faible taux de détection, avec 91 %, et une plus grande variabilité des performances en fonction des sujets (± 10 %). Les transitions de forme entraînent des performances intermédiaires avec 93 % de détection (± 9 %). Contrairement aux temps de réaction, les taux de détection apparaissent corrélés à la difficulté subjective pour 8 sujets sur 10.

Fausses alarmes

Tableau 21 : Comptabilité des fausses alarmes sur l'ensemble des sujets, excepté OS

Attribut d'intérêt de la tâche → vs. transition détectées ↓	Couleur	Forme	Mouvement	Total par type de transition
Couleur	-	4	2	6
Forme	2	-	6	8
Mouvement	1	4	-	5
Total par type de tâche	3	8	8	19

Pour compléter la description des performances, nous avons comptabilisé dans le Tableau 21 le nombre de fausses alarmes par catégorie (transition détectée vs. attribut d'intérêt). Il existe six catégories d'erreurs possibles. Nous avons indiqué en gras les nombres supérieurs à ce que laisserait prévoir une répartition aléatoire des fausses alarmes.

Le nombre qui dévie le plus par rapport à l'espérance statistique correspond à la détection de transitions de forme pendant la tâche « Mouvement ». Par ailleurs, on remarque que la tâche de détection des changements de couleur occasionne le moins grand nombre de fausses alarmes avec un total de 3 très inférieur à l'espérance statistique. Les tâches « Forme » et « Mouvement » sont *ex aequo* avec un total de 8. Du point de vue des transitions, c'est la transition de forme qui est à l'origine du plus grand nombre de fausses alarmes. Cependant les différences sont moins flagrantes qu'entre attributs d'intérêt.

5 Résultats IRM

Nous présenterons d'abord les résultats de l'expérience de localisation. Nous détaillerons ensuite les résultats obtenus lors de la comparaison des différents types de tâches et d'événements. Dans chaque cas, nous décrirons d'abord les résultats de l'analyse de groupe à effet fixe. Nous les comparerons ensuite avec les résultats de l'analyse à effet aléatoire afin d'en tirer des conclusions sur la variabilité des résultats individuels.

Nous avons vu qu'un des sujets présentait des résultats comportementaux hors norme. Afin d'évaluer l'influence de ce sujet sur l'activité moyenne, nous avons comparé les résultats de l'analyse de groupe à effet fixe réalisée sur les 10 sujets avec ceux de la même analyse restreinte à 9 sujets. Aucune différence majeure n'est apparue dans la localisation et l'amplitude des activités. Les résultats qui suivent correspondent donc à l'analyse sur les 10 sujets.

5.1 Expérience de localisation en vision passive

Pour la comparaison entre stimulus 3D et points statiques, les résultats de groupe (en rouge sur la Figure 66) font apparaître un réseau occipito-pariétal similaire à celui observé dans les expériences précédentes. La liste des principaux foyers d'activité est donnée dans le Tableau 22. On retrouve en particulier le complexe V5+ bilatéralement, le gyrus occipital supérieur (GOS) et la jonction pariéto-occipitale (JPO).

Nous avons localisé de façon plus précise le complexe V5+ (en jaune sur la Figure 66) à l'aide du contraste entre mouvement aléatoire et points statiques. La liste des principaux foyers de ce contraste est donnée dans le Tableau 23.

Dans les deux tableaux, nous avons indiqué, pour chaque localisation anatomique, les coordonnées (x, y, z) en mm des maxima locaux du contraste étudié. Le Z-score et la probabilité corrigée p_c sont les valeurs associées à ces maxima locaux.

Tableau 22 : Résultats du contraste « Stimulus 3D - Points statiques » (analyse à effet aléatoire)

Localisation	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z) (mm)	Z	p_c	(x, y, z) (mm)	Z	p_c
V5+	(-48,-75,-6)	4,39	0,185	(57,-54,0)	4,23	0,274
V2	(-30,-87,0)	4,49	0,141	(36,-81,0)	4,07	0,394
GOS	-	-	-	(36,-69,6)	4,10	0,374
	(-27,-78,24)	4,34	0,207	(27,-69,30)	3,45	0,897
JPO	-	-	-	(24,-72,45)	3,97	0,486
IP	(-27,-51,51)	4,00	0,452	(27,-42,57)	3,44	0,910
	(-24,-66,51)	3,34	0,950			
	(-42,-33,36)	4,02	0,434			
Sillon central	(-36,-21,60)	4,05	0,413	(48,-21,42)	3,61	0,804
préC _L Finf	(-54,-3,33)	4,33	0,213	(54,12,33)	4,49	0,138
	(-36,-4,42)	4,07	0,400			

Tableau 23 : Résultats de l'analyse à effet aléatoire pour « Mouvement aléatoire - Points statiques »

Localisation	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z) (mm)	Z	p_c	(x, y, z) (mm)	Z	p_c
V5+	(-48,-78,3)	4,55	0,105	(48,-57,-3)	4,43	0,149
V2d / GOS	(-21,-84,6)	4,12	0,321	(39,-75,12)	3,92	0,495
JPO	-	-	-	(24,-72,36)	3,50	0,849

Par rapport aux résultats précédents, l'activité pariétale du contraste « 3D - statique » semble s'étendre plus largement sur toute une partie du sillon intrapariétal (IP). De même, dans la partie inférieure du cerveau, l'activité semble s'étendre autour de V5+, particulièrement en direction du gyrus temporal inférieur. De plus, nous voyons apparaître une activité bilatérale au niveau du croisement du sillon précentral (préC) et du sillon frontal inférieur (Finf).

Le masque d'analyse utilisé par la suite correspond à l'ensemble des voxels passant le seuil $p < 0,001$ pour le contraste « Stimulus 3D - Points statiques ».

5.2 Comparaison des attributs d'intérêt

Nous avons comparé les signaux BOLD en fonction des attributs sur lesquels portait la tâche des sujets. Parmi ces comparaisons, nous nous sommes particulièrement intéressés aux différences entre les attributs « Mouvement » et « Forme ».

Rappelons que les caractéristiques de l'objet changeaient tout au long de l'expérience indépendamment de l'attribut d'intérêt. En particulier, le nombre de transitions de chaque type est équilibré entre les différentes tâches.

La Figure 67 donne une vue d'ensemble des résultats des contrastes « Mouvement - Forme » et « Forme - Mouvement ». Dans la suite, nous détaillerons essentiellement les foyers d'activité contenus dans le masque d'analyse généré à partir de l'expérience de localisation en vision passive.

5.2.1 « Forme - Mouvement »

Le Tableau 24 répertorie les principaux foyers d'activité du contraste entre attributs d'intérêt « Forme - Mouvement », à l'intérieur du masque d'analyse. Les probabilités associées aux valeurs de tests des maxima locaux sont corrigées pour le nombre de voxels de ce masque.

Nous avons également comparé ces foyers avec ceux de l'analyse à effet aléatoire. Pour cela, nous avons cherché dans chacune des régions de l'analyse à effet fixe la valeur maximale de l'analyse à effet aléatoire. Les régions pour lesquelles ce maximum avait une probabilité non corrigée inférieure ou égale à 0,05 ; 0,01 ou 0,005 ont été marquées, respectivement, d'une, deux ou trois croix (†).

Tableau 24 : Résultats du contraste de tâches « Forme - Mouvement » dans le masque « 3D - statique »

Localisation	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z) (mm)	Z	p _c	(x, y, z) (mm)	Z	p _c
IT (postérieur)	[†] (-48,-57,-12)	6,50	<0,001	(63,-54,-9)	6,14	<0,001
inférieur V2	^{††} (-30,-84,-3)	4,51	0,001	(42,-75,-6)	3,32	0,086
GOS	-	-	-	^{†††} (39,-78,12)	6,66	<0,001
JPO	-	-	-	(27,-69,36)	3,35	0,080
préC _l Finf	-	-	-	(42,6,30)	3,33	0,085

[†] p<0,05 ; ^{††}p<0,01 ; ^{†††}p<0,005 dans l'analyse à effet aléatoire

La plus grande différence d'activité entre les périodes d'attention à l'attribut de forme et à celui de mouvement se situe dans le gyrus occipital supérieur (GOS) droit. Cette région est conservée par l'analyse à effet aléatoire et apparaît donc stable entre les sujets.

Par ailleurs, deux régions ventrales sont fortement activées quand la tâche porte sur l'attribut « Forme » plutôt que sur l'attribut « Mouvement » :

- ◇ le gyrus temporal inférieur (IT), antérieurement à V5+ ;
- ◇ la région du cortex extrastrié inférieure à V2.

Dans une moindre mesure, nous observons aussi des activités à la jonction pariéto-occipitale et au croisement du gyrus précentral et du frontal inférieur. Mais celles-ci ne sont pas retrouvées dans l'analyse à effet fixe au seuil p < 0,05.

Nous avons également identifié deux régions importantes du contraste, situées en dehors du masque d'analyse (voir Figure 65). La première répond au critère $p < 0,1$ et regroupe 190 voxels. Elle se situe anatomiquement sur le sillon collatéral, en avant du foyer JTO décrit dans la série d'expériences précédente. La région suivante sur la liste (avec un critère conjoint $p = 0,158$) est la symétrique de la précédente.

Les caractéristiques de ces régions sont données dans le Tableau 25. Les croix indiquent que les deux aires droite et gauche apparaissent dans l'analyse à effet aléatoire. Les probabilités associées à leurs maxima sont respectivement inférieure à 0,05 (+) et 0,01 (+).

Tableau 25 : Résultats hors masque du contraste de tâches « Forme - Mouvement »

Localisation	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z) (mm)	Z	p_c	(x, y, z) (mm)	Z	p_c
Collatéral antérieur	⁺⁺ (-27, -42, -15)	5,66	< 0,001	⁺ (27, -45, -18)	3,57	0,404

⁺ $p < 0,05$; ⁺⁺ $p < 0,01$; ⁺⁺⁺ $p < 0,005$ dans l'analyse à effet aléatoire

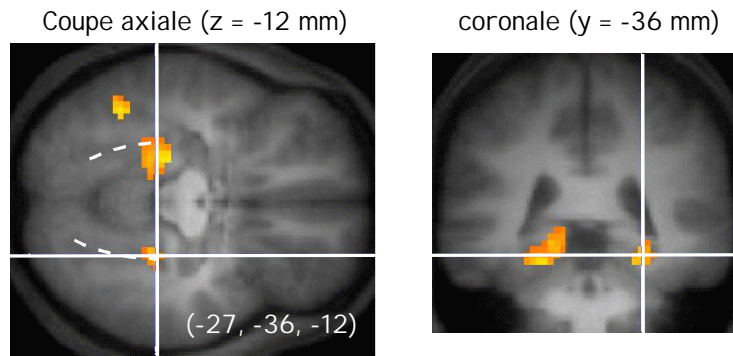


Figure 65 : Foyers ventraux pour le contraste de tâches « Forme » - « Mouvement » (sillon collatéral en pointillés)

5.2.2 « Mouvement - Forme »

Le Tableau 26 répertorie les principaux foyers d'activité du contraste des tâches « Mouvement - Forme », à l'intérieur du masque d'analyse. Les probabilités associées aux valeurs de tests des maxima locaux sont corrigées pour le nombre de voxels de ce masque.

Comme précédemment, nous avons comparé ces foyers avec ceux de l'analyse à effet aléatoire. Pour cela, nous avons cherché dans chacune des régions trouvées la valeur maximale de l'analyse à effet aléatoire. Nous avons marqué d'une, deux ou trois croix (+) les régions pour lesquelles ce maximum avait une probabilité non corrigée respectivement inférieure à 0,05 ; 0,01 et 0,005.

Tableau 26 : Résultats du contraste de tâches « Mouvement - Forme » dans le masque « 3D - Statique »

Localisation	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z) (mm)	Z	p _c	(x, y, z) (mm)	Z	p _c
entre V2 et V5+	+++(-48,-81,3)	4,83	<0,001	-	-	-
GOS	-	-	-	-	-	-
JPO sup. / IP	(-24,-69,51)	4,50	0,001	(15,-72,48)	3,50	0,05
IP	+++(-36,-42,60)	6,77	<0,001	+++ (33,-33,63)	3,96	0,01
	(-60,-30,42)	4,22	0,004	-	-	-
préC ⊥ Frontal sup.	+++(-30,-15,60)	5,66	<0,001	-	-	-
préC ⊥ Frontal inf.	(-57,-9,39)	4,92	<0,001	-	-	-

* p<0,05 ; **p<0,01 ; ***p<0,005 dans l'analyse à effet aléatoire

Globalement, la différence d'activité est plus forte et plus étendue que dans le contraste opposé, et se situe essentiellement dans des régions dorsales. Le GOS, présent dans le contraste opposé, n'apparaît pas du tout dans ce contraste-ci. En contrepartie, l'activité semble s'étendre plus loin dans la voie dorsale, au travers de JPO et IP, et de façon particulièrement robuste entre les sujets dans IP. On trouve également une aire supérieure et latérale par rapport à V2 gauche, qui semble stable entre les sujets. En revanche, aucune région ventrale n'apparaît dans le contraste, même en dehors du masque d'analyse.

5.2.3 « Forme - Couleur » et « Mouvement - Couleur »

Paradoxalement, les comparaisons des tâches « Forme » et « Mouvement » avec la tâche « Couleur » ne mettent pas en évidence de régions supplémentaires par rapport aux comparaisons précédentes. Au contraire, la quantité d'activité apparaît globalement moindre que dans les contrastes « Mouvement - Forme » et « Forme - Mouvement ».

Pour le contraste « Forme - Couleur », le seul foyer d'activité ($Z = 2,74$, $p_c = 0,373$) se trouve à proximité de V5+ gauche aux coordonnées (-54, -69, 3). De même, pour le contraste « Mouvement - Couleur », on observe un foyer d'activité ($Z = 4,25$, $p_c = 0,003$) au niveau de V5+ droite, aux coordonnées (54, -66, -3).

Nous avons réalisé les contrastes opposés afin de déterminer si ces résultats pouvaient correspondre à une grande similarité d'activité entre les tâches « Couleur » et « Forme » d'une part, et « Couleur » et « Mouvement » d'autre part. Dans le cas où les contrastes opposés donneraient également des résultats négatifs, on pourrait en effet envisager que le niveau d'activité induit par la tâche « Couleur » soit intermédiaire à ceux des tâches « Mouvement » et « Forme ».

5.2.4 « Couleur - Forme » et « Couleur - Mouvement »

De façon plutôt inattendue, les contrastes de tâches « Couleur - Forme » et « Couleur - Mouvement » révèlent une activité différentielle très étendue et de forte amplitude, avec des valeurs de Z allant respectivement jusqu'à $Z = 4,53$ et $Z = 5,24$. Cependant, les deux contrastes donnent des résultats très similaires (voir Figure 68), faisant apparaître un large réseau occipito-pariétal symétrique, qui inclut V2, GOS, JPO et IPS.

De plus, l'analyse à effet aléatoire, qui met en évidence les mêmes régions que l'analyse à effet fixe, indique une forte cohérence de ces résultats entre les sujets.

Étant donné l'étendue des activités observées dans ces contrastes, il n'était pas possible d'en résumer les résultats par région comme nous l'avons fait pour les autres contrastes. Nous avons donc opté pour une présentation minimale, en décrivant dans le Tableau 27 les résultats des analyses aléatoires aux lieux des maxima locaux décrits dans le Tableau 22.

On peut donc affirmer que les faibles résultats des contrastes précédents ne dénotaient pas une activité équivalente entre les tâches « Couleur » et « Forme » d'une part, et « Couleur » et « Mouvement » d'autre part.

De plus, pour toutes les régions du masque d'analyse à l'exception des aires frontales et de V5+, l'activité BOLD est plus faible pendant les tâches « Forme » et « Mouvement » que pendant la tâche « Couleur ».

Tableau 27 : Résultats des contrastes « Couleur - Forme » et « Couleur - Mouvement » pour les maxima locaux du masque décrits dans le Tableau 22 (probabilités de l'analyse à effet aléatoire)

Localisation	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z) (mm)	« Couleur - Mouvement »	« Couleur - Forme »	(x, y, z) (mm)	« Couleur - Mouvement »	« Couleur - Forme »
V5+	(-48,-75,-6)	-	-	(57,-54,0)	-	-
V2	(-30,-87,0)	< 0,001	0,013	(36,-81, 0)	< 0,001	0,012
GOS				(36,-69,6)	0,007	0,021
	(-27,-78,24)	< 0,001	<0,001	(27,-69,30)	< 0,001	<0,001
JPO				(24,-72,45)	0,002	0,001
IP	(-27,-51,51)	0,008	0,005	(27,-42,57)	0,014	0,026
	(-24,-66,51)	< 0,001	0,001			
	(-42,-33,36)	< 0,05	-			
Sillon central	(-36,-21,60)	-	-	(48,-21,42)	-	-
préC ₁ Finf	(-54,-3,33)	-	-	(54,12,33)	0,024	-
	(-36,-4,42)	0,026	< 0,05			

5.3 Comparaison des événements de transition

Dans la section précédente, nous avons vu l'influence de la tâche du sujet sur l'activité cérébrale des aires traitant le mouvement visuel et la structure 3D. Nous allons maintenant nous intéresser à la réponse cérébrale pendant les transitions de caractéristiques de l'objet.

Ces événements de transition offrent une autre possibilité de discriminer les aires impliquées dans le traitement des caractéristiques de forme et de celles traitant le mouvement de l'objet. La séparation se fait sans jouer sur l'attention du sujet et se fonde uniquement sur une perception passive. Cette approche diffère cependant des expériences de vision passive précédemment réalisées dans la mesure où le stimulus 3D est toujours présent. On s'attend donc plutôt à mettre en évidence des régions de haut niveau, intéressées par les caractéristiques de l'objet déjà segmenté et non par la reconstruction de la structure à partir du mouvement.

Par rapport aux comparaisons de tâches, on pense trouver des activités communes dans les aires intéressées par les caractéristiques de haut niveau de l'objet. En revanche, il est probable que l'intensité de réponse soit plus faible. De plus, on s'attend à ce que les régions concernées par les caractéristiques physiques locales du stimulus n'apparaissent pas, car ni l'attention, ni le stimulus lui-même ne diffèrent en moyenne entre les événements comparés.

Rappelons que les événements de transitions ne concernaient qu'un seul attribut à la fois parmi les trois possibles (« Couleur », « Forme » ou « Mouvement »). Nous avons contrasté deux à deux les réponses aux différents événements de transitions à la fois dans l'expérience attentionnelle et dans l'expérience de localisation. Dans l'expérience en vision passive, les événements sont regroupés par type dans les différents blocs de stimulation 3D. L'analyse est donc celle d'un protocole en bloc. Pour l'expérience attentionnelle, nous avons comparé entre elles les réponses aux différents événements de transitions, toutes tâches confondues.

La Figure 69 montre les résultats des contrastes entre différents types d'événements, dans l'expérience en vision passive et dans l'expérience attentionnelle.

Dans la suite, nous décrirons, pour l'expérience attentionnelle, les résultats des analyses à effet fixe et à effet aléatoire. Nous confronterons ensuite ces résultats avec ceux issus de l'expérience de localisation en vision passive.

5.3.1 « Forme - Mouvement »

Le contraste entre transitions de forme et transitions de mouvement dans l'expérience attentionnelle ne révèle aucune région au seuil $p < 0,001$. Au seuil $p < 0,01$ en revanche, il apparaît, dans le masque d'analyse, un foyer d'activité situé entre les aires V2 et V5+. Le maximum ($Z = 2,59$; $p = 0,005$ et $p_c = 0,486$) a pour coordonnées (42, -78, 3).

Au seuil $p < 0,01$, l'analyse à effet aléatoire conserve une partie de l'activité trouvée dans l'analyse à effet fixe, avec un maximum ($Z = 2,41$, $p = 0,008$) légèrement déplacé par rapport au précédent (45, -75, -3).

Si l'on compare maintenant, dans l'expérience en vision passive, les blocs de transitions de forme avec les blocs de transitions de mouvement au seuil $p < 0,001$, on trouve quatre foyers d'activité situés dans le masque d'analyse (Figure 69-A et Tableau 28) :

- ◇ deux de ces foyers correspondent à JPO bilatérale, mais le foyer de droite s'étend plus largement dans le sillon intrapariétal ;
- ◇ le troisième se situe dans le sillon intrapariétal ;
- ◇ et le quatrième dans le gyrus temporal inférieur (IT) gauche, en avant de V5+.

Tableau 28 : Comparaison des blocs de transitions « Forme - Mouvement » dans le masque d'analyse

Localisation	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z) (mm)	Z	p_c	(x, y, z) (mm)	Z	p_c
JPO	⁺ (-21,-66,45)	3,87	0,016	⁺⁺⁺ (18,-66,48)	5,58	<0,001
				⁺ (30,-48,57)	3,84	0,017
IP				(42,-33,45)	3,40	0,074
IT	⁺⁺⁺ (-45,-54,-3)	3,43	0,067	(48, -54, -15)	3,11	0,171

⁺ $p < 0,05$; ⁺⁺ $p < 0,01$; ⁺⁺⁺ $p < 0,005$ dans l'analyse à effet aléatoire

Les probabilités du Tableau 28 sont corrigées pour le nombre de voxels contenus dans le masque d'analyse. L'activité IT droite ne vérifiait pas le critère d'inclusion initial, elle a cependant été indiquée en grisé dans le tableau, comme symétrique d'un foyer répertorié. Par ailleurs, les deux aires JPO et IT gauche apparaissent de façon robuste entre les sujets, comme l'indiquent les résultats de l'analyse à effet aléatoire.

5.3.2 « *Mouvement - Forme* »

Au seuil $p < 0,001$, le contraste entre les événements de mouvement et les événements de forme, ne fait apparaître aucune région à l'intérieur du masque d'analyse. On trouve en revanche quelques ensembles de voxels à l'extérieur du masque qui survivent au critère conjoint sur l'extension spatiale et l'amplitude ($p < 0,1$). Dans le Tableau 29, nous donnons la liste des maxima de ces ensembles et leurs caractéristiques. Les probabilités sont corrigées pour l'ensemble du volume cérébral.

Nous avons également indiqué pour information les maxima correspondant à des foyers d'activité bilatéraux même lorsque ceux-ci ne vérifiaient pas le critère d'inclusion initial. Leurs caractéristiques sont alors écrites en grisé.

Tableau 29 : Résultats hors masque du contraste d'événements « *Mouvement - Forme* »

Localisation	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z) (mm)	Z	p_c	(x, y, z) (mm)	Z	p_c
Gyrus postCentral	+++(-9,-36,66)	3,78	0,231	++(9,-36,63)	3,78	0,231
Sillon parallèle, segment ascendant	+++(-57,-54,33)	3,19	0,775	+++ (42,-66,36)	3,84	0,196
préc ⊥ Frontal sup.	+++(-24,6,60)	4,21	0,057	+++ (18,18,54)	3,96	0,135

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,005$ dans l'analyse à effet aléatoire

Les coordonnées précédées de deux ou trois astérisques (*) indiquent ces maxima apparaissent également dans l'analyse à effet aléatoire avec des probabilité respectivement inférieure à 0,01 et 0,005. Ces résultats apparaissent donc particulièrement reproductibles entre les sujets.

Dans l'expérience passive enfin, le contraste entre transitions de mouvement et transitions de forme ne fait apparaître aucun foyer d'activité, ni à l'intérieur du masque d'analyse, ni aux localisations décrites dans le Tableau 29.

5.3.3 « *Forme - Couleur* » et « *Mouvement - Couleur* »

Les paramètres des expériences ayant été égalisés du point de vue de la difficulté des tâches, il est possible que des différences physiques persistent entre les transitions de forme et les transitions de mouvement, en particulier en ce qui concerne la valeur moyenne de l'accélération des points. Afin de nous assurer que les activités observées en particulier dans le contraste entre événements de forme et événements de mouvement ne sont pas strictement liées à ces différences physiques mineures, nous allons rendre compte maintenant des contrastes impliquant les événements de transition de couleur.

Rappelons que les transitions de couleur ne s'accompagnent d'aucun changement de mouvement ni de forme car l'objet 3D poursuit la même course oscillante. C'est donc pour ce

type de transitions que l'accélération moyenne des points est minimale. Si l'activité différentielle entre les transitions de formes et de mouvement est imputable à ces différences d'accélération, elle apparaîtra en commun, et encore plus clairement, dans le contraste « Forme - Couleur », et éventuellement « Mouvement - Couleur ».

Le Tableau 30 et le Tableau 31 donnent la liste des maxima des foyers d'activité trouvés dans le masque d'analyse pour les comparaisons entre transitions de forme et transitions de couleur, pour l'expérience attentionnelle et l'expérience en vision passive. Le Tableau 32 et le Tableau 33 font de même pour les comparaisons entre transitions de mouvement et transitions de couleur.

Dans ces tableaux, nous avons indiqué, pour chacun des maxima répertoriés, la valeur du test Z et la probabilité corrigée associées. Certaines régions qui ne vérifiaient pas le critère conjoint $p < 0,1$ ont été indiquées quand elles correspondaient à des foyers d'activité bilatéraux : leurs valeurs sont alors en grisé.

Nous avons également comparé ces résultats avec ceux de l'analyse à effet aléatoire. Pour cela, nous avons cherché dans chacune des régions trouvées la valeur maximale de l'analyse à effet aléatoire. Nous avons marqué les régions d'une, deux ou trois croix (†) en fonction de la probabilité non corrigée de ce maximum.

Tableau 30 : Résultats du contraste d'événements « Forme - Couleur » dans le masque d'analyse

Localisation	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z) (mm)	Z	p_c	(x, y, z) (mm)	Z	p_c
V5+	+++(-51,-72,0)	2,88	0,275	+++ (48,-60,0)	4,66	0,001
GOS	(-24,-81,27)	2,36	0,682	(18,-87,21)	2,78	0,341
IP	+(-30,-51,60)	3,50	0,051	+(33,-36,60)	3,69	0,027
				+(51,-18,42)	3,42	0,065

† $p < 0,05$; †† $p < 0,01$; ††† $p < 0,005$ dans l'analyse à effet aléatoire

Tableau 31 : Comparaison des blocs de transition « Forme - Couleur » dans le masque d'analyse

Localisation	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z) (mm)	Z	p_c	(x, y, z) (mm)	Z	p_c
Gyrus fusiforme				++(45,-48,-9)	3,61	0,038
IP	+++(-39,-45,51)	4,06	0,008	++(39,-36,51)	3,93	0,012
préC ₁ Finf				++(57,12,30)	3,96	0,011

† $p < 0,05$; †† $p < 0,01$; ††† $p < 0,005$ dans l'analyse à effet aléatoire

Comparés au contraste « Forme - Mouvement », les contrastes « Forme - Couleur » montrent essentiellement une région commune située dans le sillon intrapariétal (IP).

On remarque également que, contrairement à la comparaison des blocs de transitions, le contraste des événements dans l'expérience attentionnelle fait apparaître le complexe V5+ de façon robuste entre les sujets.

Tableau 32 : Résultats du contraste d'événements « Mouvement - Couleur » dans le masque d'analyse

Localisation	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z) (mm)	Z	p _c	(x, y, z) (mm)	Z	p _c
V5+	⁺⁺ (-54,-72,6)	3,22	0,115	⁺ (48,-60,0)	3,48	0,053
IP	⁺ (-39,-42,54)	4,41	0,002	⁺⁺ (33, -36, 60)	3,02	0,198
préC inf.	(-45,3,27)	3,25	0,107			

[†]p<0,05 ; ^{††}p<0,01 ; ^{†††}p<0,005 dans l'analyse à effet aléatoire

Tableau 33 : Comparaison des blocs de transition « Mouvement - Couleur » dans le masque d'analyse

Localisation	Hémisphère gauche			Hémisphère droit		
	(x, y, z) (mm)	Z	p _c	(x, y, z) (mm)	Z	p _c
IP postcentral	⁺ (-60,-27,45)	3,53	0,05			

[†]p<0,05 ; ^{††}p<0,01 ; ^{†††}p<0,005 dans l'analyse à effet aléatoire

Notons que les contrastes « Forme - Couleur » et « Mouvement - Couleur » entre événements de l'expérience attentionnelle présentent en commun :

- ◇ le complexe V5+ bilatéral ;
- ◇ une région intrapariétale bilatérale.

Pour finir, nous avons vérifié l'activité induite par ces quatre contrastes dans les régions hors masque trouvées pour le contraste des événements « Mouvement - Forme » (voir Tableau 29). En résumé, on retrouve des activités communes pour le contraste d'événement « Mouvement - Couleur » :

- ◇ le gyrus post-central [coordonnées (-9,-36,66) et (9,-36,63) dans le contraste d'événements « Mouvement - Couleur » (Z = 3,81, p_c = 0,213 et Z = 3,79, p_c = 0,222, respectivement)
- ◇ le croisement du sillon précentral et frontal supérieur [coordonnées (-24,6,60) et (18,18,54)] dans le contraste des événements « Mouvement - Couleur » (Z = 4,97, p_c = 0,002 et Z = 4,42, p_c = 0,025, respectivement) avec des probabilités < 0,005 dans l'analyse à effet fixe.

Et cette dernière région apparaît également, avec un maximum légèrement décalé vers l'arrière, dans la comparaison des bloc de transitions « Forme - Couleur ».

Légendes pour Figure 66 à Figure 69

IP : sillon intrapariétal ; JPO : jonction pariéto-occipitale ; GOS : gyrus occipital supérieur ;
V5+ : complexe V5/V5A ; IT : gyrus temporal inférieur ;
PréC : gyrus précentral ; Finf : gyrus frontal inférieur

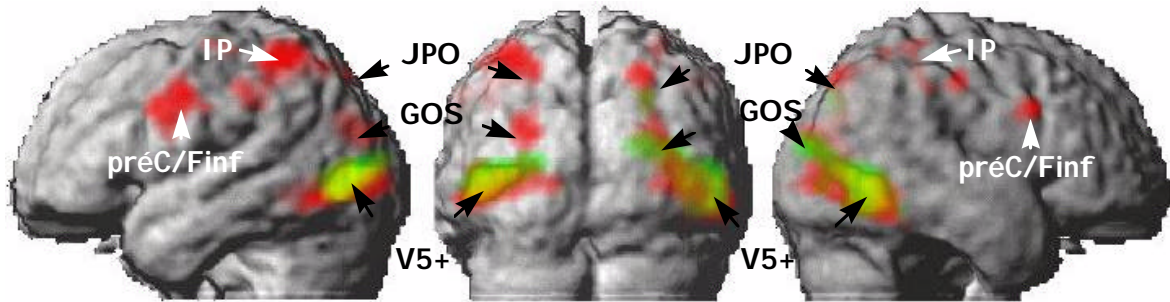


Figure 66 : Résultats de l'expérience de localisation ($p < 0,001$), sur l'anatomie moyenne des 11 sujets ;
 « Stimulus 3D - Points statiques », en rouge ; « Mouvement aléatoire - Points statiques », en vert ;
 les foyers d'activité communs apparaissent en jaune

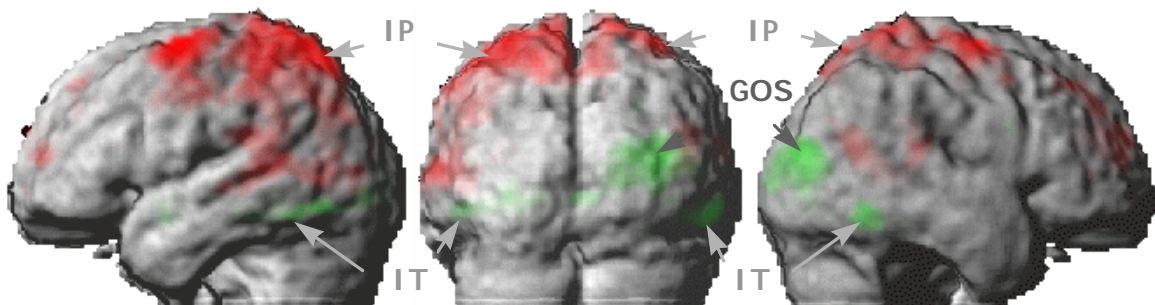


Figure 67 : Résultats des contrastes entre attributs d'intérêt (analyse à effet fixe $p < 0,001$) ;
 « Mouvement - Forme », en rouge ; « Forme - Mouvement », en vert

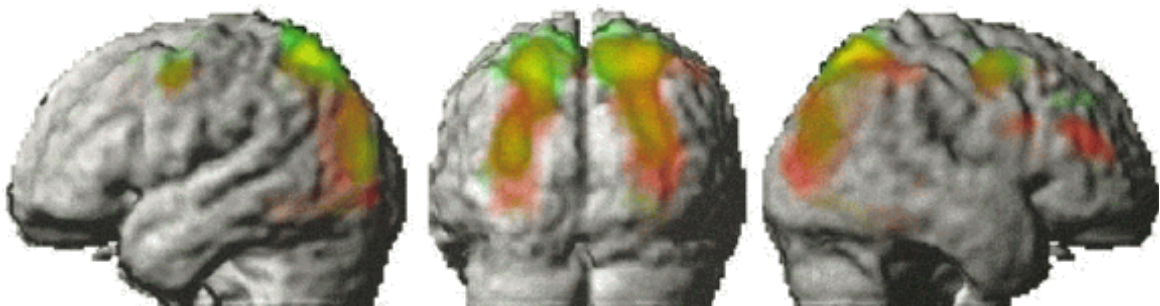


Figure 68 : Activité liée à la tâche couleur (analyse à effet fixe $p < 0,001$) ;
 « Couleur - Mouvement », en rouge ; « Couleur - Forme », en vert

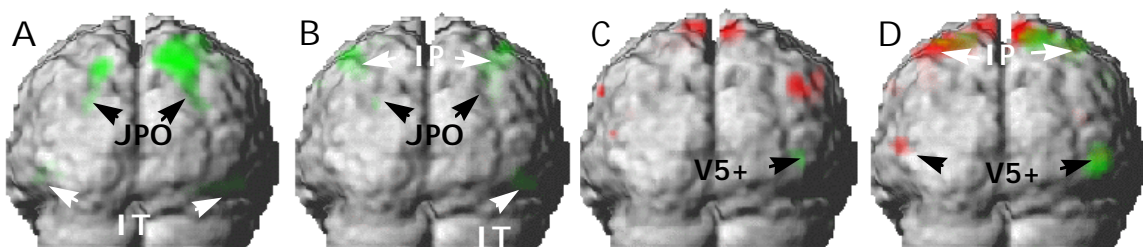


Figure 69 : Activité liée aux événements de transition ;
 Expérience passive : des foyers apparaissent pour (A) « Forme - Mouvement » (B) « Forme - Couleur » ;
 Expérience attentionnelle : (C) « Mouvement - Forme », en rouge ; « Forme - Mouvement », en vert ;
 (D) « Mouvement - Couleur », en rouge ; « Forme - Couleur », en vert ;

6 Discussion

L'expérience dont nous venons de présenter les résultats a été élaborée pour tenter de répondre aux questions suivantes :

- ◇ Peut-on mettre en évidence des régions corticales spécifiquement impliquées dans la perception des formes 3D à partir du mouvement ?
- ◇ L'attribut du stimulus auquel le sujet fait attention a-t-il une influence sur l'activité des régions ; et si oui, quelles conclusions peut-on en tirer sur le rôle des régions modulées dans le processus de traitement visuel ?

D'une manière générale, le protocole a été dessiné de façon à pouvoir tester l'influence sur l'activité cérébrale de différentes utilisations par le système visuel du stimulus présenté.

Nous allons maintenant discuter les résultats obtenus dans le cadre d'une perception passive ou d'une attention dirigée du sujet. Nous essayerons de dégager d'une part des points communs à ces différentes situations et d'autre part des variations de l'activité représentatives des diverses conditions expérimentales.

6.1 Comparaison des résultats en vision passive

L'expérience préliminaire de localisation nous a permis de retrouver les aires dorsales que nous avons délimitées dans les expériences précédentes : le gyrus occipital supérieur (GOS) et la jonction pariéto-occipitale (JOP). Nous remarquons pourtant quelques variations par rapport au réseau précédemment mis en évidence qui méritent d'être discutées.

Tout d'abord, l'activité pariétale apparaît plus importante que nous ne l'avions décrit auparavant et s'étend dans le sillon intrapariétal. Nous voyons également apparaître clairement des foyers d'activité frontaux. De plus, l'activité semble également s'étendre dans la voie ventrale vers le cortex inféro-temporal. Cependant, nous ne retrouvons pas dans l'analyse à effet aléatoire la jonction temporo-occipitale (JTO).

Les activités pariétales et inféro-temporales peuvent être passées inaperçues en raison du champ de vue des précédentes acquisitions. Les 20 coupes dont nous disposions étaient sélectionnées de façon à couvrir strictement l'ensemble du cerveau des sujets ; mais il est possible qu'un mouvement de la tête ait, chez certains sujets, déplacé ces portions du cortex en dehors du champ d'acquisition.

D'une manière générale, la sensibilité des acquisitions s'est améliorée entre les deux séries d'expériences, expliquant sans doute l'étendue accrue des zones d'activité.

Rappelons aussi que les conditions expérimentales sont différentes. Nous comparons la présentation du stimulus 3D avec des points statiques et non plus avec des points en mouvement aléatoire. De plus, dans les expériences précédentes, la séquence de présentation des stimuli était périodique et les durées de présentation plus longues. On peut ainsi envisager que le signal de certaines aires ait été modulé dans le temps par un effet d'habituation, au lieu de rester stationnaire comme nous l'avions supposé dans le modèle. Dans ce cas, le modèle n'était pas adapté pour détecter les réponses de ces régions. Dans cette expérience-ci, en revanche, la périodicité du dessin expérimental a été rompue, évitant peut-être de tels effets.

L'absence de JTO dans le masque d'analyse pose un problème différent. Nous proposons cependant plusieurs explications simples. Nous avons remarqué, dans les expériences précédentes, que la localisation et l'amplitude de réponse de JTO étaient relativement variables

entre les sujets. Si c'est également le cas pour le groupe de sujets étudiés ici, il est logique de ne pas retrouver cette région en analyse à effet aléatoire.

Par ailleurs, lors de la définition du volume d'acquisition, nous avons privilégié les coupes qui couvraient le maximum de volume cérébral visible en IRM. En pratique, il est donc possible que, chez certains sujets, la zone correspondant à JTO se soit retrouvée juste en dehors du champ d'acquisition. La Figure 70 illustre, sur l'anatomie d'un sujet, les limites du champ de vue fonctionnel par rapport à la localisation attendue de JTO. Pour peu que cette région soit faiblement activée en vision passive, l'extension de l'activité ne sera pas suffisante pour qu'elle puisse être détectée à l'intérieur du champ de vue.

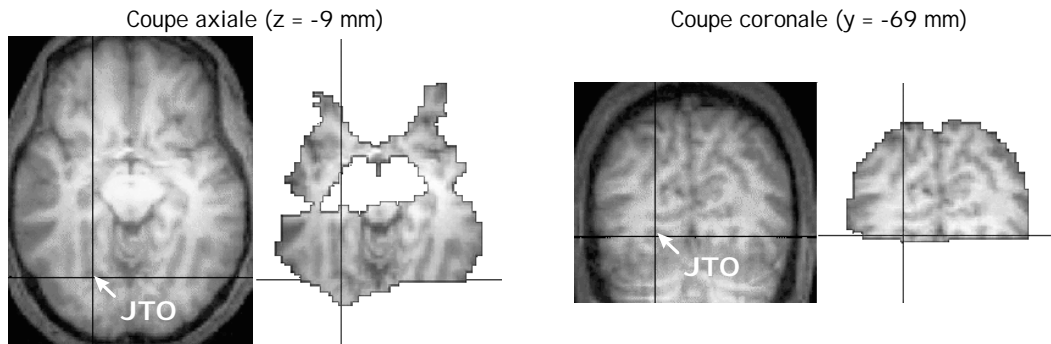


Figure 70 : Position attendue de JTO par rapport aux limites du champ de vue fonctionnel ; le repère a été placé aux coordonnées de Talairach (-24, -69, -9) trouvées dans les expériences précédentes

Afin de vérifier cette possibilité, nous avons réalisé une analyse supplémentaire sur cinq sujets pour qui le champ de vue s'étendait largement au-delà de la région de JTO. Les résultats montrent, en effet, une activité localisée dans le gyrus fusiforme, en dehors du champ de vue commun aux 10 sujets. La position du maximum, aux coordonnées (-36, -66, -21), est légèrement inférieure et latérale par rapport à celle attendue.

Le rôle des aires frontales dans le traitement du stimulus 3D reste à élucider.

6.2 Évaluation du protocole

6.2.1 Choix expérimentaux

Il s'agissait de diriger l'attention des sujets sur différentes caractéristiques du stimulus, de la façon la plus maintenue possible, tout en conservant une tâche similaire dans toutes les conditions. Nous avons choisi une tâche de détection de changements de préférence à une tâche d'identification afin que le sujet ne relâche pas son attention à chaque apparition du stimulus de référence : quelle que soit la forme, le mouvement ou la répartition de couleur, l'attention est supposé être la même. De plus, nous ne souhaitons pas introduire de tâche de mémorisation ou favoriser une valeur d'attribut par rapport aux autres.

Les nombres de transitions de chaque attribut ont été équilibrés au cours de chaque tâche de façon à ce que les comparaisons entre tâches ne traduisent pas une différence de perception ou une différence lié à la réponse motrice. Le nombre transitions auxquelles le sujet répond (événements moteurs) est aussi équilibré de façon à ce que les comparaisons entre types de transitions ne fassent pas apparaître de différences motrices.

Enfin, nous souhaitons équilibrer la difficulté de la tâche entre les trois attributs, de façon à ce que les activités puissent être interprétées en fonction des attributs d'intérêt et non en fonction de la charge attentionnelle. Classiquement, la difficulté d'une tâche est évaluée à partir des temps de réponse et des taux d'erreur. Nous avons donc cherché à égaliser ces deux indices dans les différentes tâches.

6.2.2 Estimation de la difficulté de la tâche

Dans l'expérience de mise au point psychophysique, les temps de réaction aux changements de couleur se sont révélés systématiquement et significativement plus courts que les temps de réaction aux changements de mouvement ou de forme. Les taux de détection en revanche étaient relativement équilibrés.

En pratique, nous avons opté pour un compromis entre ces deux indices en introduisant une difficulté supplémentaire à la tâche « Couleur » (restriction du changement de couleur aux points situés à plus d'un degré de la croix de fixation), ce qui nous a permis d'augmenter légèrement le temps de réponse. Néanmoins celui-ci reste inférieur aux temps de réaction dans les tâches « Mouvement » et « Forme ». En contrepartie, le taux de détection des changements de couleur est légèrement inférieur aux deux autres.

Si nous comparons maintenant les évaluations réalisées par chaque sujet avec leurs performances psychophysiques, nous voyons que la difficulté subjective n'est pas corrélée avec les temps de réaction ; elle est en revanche corrélée avec les taux de détection. On peut donc se demander, si dans notre cas, il n'aurait pas été plus approprié d'égaliser uniquement les taux de détection sans tenir compte des temps de réaction.

6.2.3 Interprétation des temps de réaction

Plus qu'une difficulté de la tâche, ces différences de temps de réaction peuvent traduire des durées différentes pour accéder aux informations utiles à la réalisation de chaque tâche. On imagine que la détection des changements de couleur peut faire appel à une simple information locale, immédiatement disponible à l'instant du changement.

Pour la tâche « Mouvement », en revanche, l'information n'est pas immédiatement disponible puisque la vitesse est nulle à l'instant précis du changement. Il faut au moins attendre que la vitesse soit suffisamment élevée pour que le système visuel puisse détecter la nouvelle direction de mouvement. On peut penser également que c'est une information globale, intégrée sur une large portion de l'espace, qui sera utilisée pour réaliser la tâche.

La tâche « Forme », enfin, nécessite d'intégrer les informations de mouvement à la fois spatialement et temporellement, de façon à en extraire les vitesses des points et leurs variations relatives.

6.2.4 Interaction entre tâches

D'après les déclarations des sujets, il semble que la tâche « Couleur » ait un effet inhibiteur sur la perception de l'objet 3D et l'identification de ses attributs. La tâche « Forme », en revanche, n'a pas cet effet sur l'attribut 3D complémentaire « Mouvement », ou réciproquement.

Du point de vue comportemental, nous avons vu que 10 fausses alarmes sur 19 (~1/2) correspondent à la détection d'une transition de forme pendant la tâche « Mouvement » ou à la détection d'une transition de mouvement dans la tâche « Forme » ; alors que seulement 3

fausses alarmes sur 19 (~1/6) correspondent à la détection de transitions de mouvement ou de forme pendant la tâche « Couleur ».

Le hasard voudrait que ces deux proportions soient de 1/3. Le nombre de fausses alarmes est certainement trop faible pour qu'on puisse réaliser des calculs statistiques fiables. Ces résultats concordent cependant avec les témoignages des sujets et nous amènent à proposer les hypothèses suivantes :

- ◇ la tâche « Couleur » inhibe la perception des attributs de forme et mouvement 3D ;
- ◇ les tâches « Mouvement » et « Forme » interagissent, facilitant en particulier la perception de l'attribut de forme pendant la tâche « Mouvement ».

Du point de vue physiologique, ceci pourrait correspondre au fait que les tâches « Mouvement » et « Forme » font appel à un réseau commun indépendant de celui sollicité pendant la tâche « Couleur ».

6.2.5 *Attention spatiale*

La tâche « Couleur » pose un problème particulier dans la mesure où l'attention des sujets n'y est pas dirigée au même endroit que pendant les tâches « Forme » et « Mouvement ». Pour détecter les transitions de forme et de mouvement, l'information pertinente se trouve essentiellement en périphérie de l'écran, là où les amplitudes de vitesse sont les plus grandes et donc les plus discriminantes. Pour détecter les transitions de couleur au contraire, l'information pertinente se trouve plutôt au centre du champ visuel, là où la densité de cônes sur la rétine est la plus importante et la perception des couleurs la meilleure.

Les contraintes que nous avons imposé sur les changements de couleur (taux de changement strictement inférieur à 100%, et changement limité à des excentricités supérieures à 1°) avaient en partie pour but d'éviter une fixation de l'attention au centre du champ visuel. Cependant, le questionnaire des sujets nous suggère que, pour la plupart des sujets, la fixation de l'attention n'a pas été supprimé mais juste déplacée — sur un groupe de points plus en périphérie. Dans certains cas même, les sujets disent avoir déplacé leur attention au travers de l'écran afin de vérifier qu'aucun changement de couleur n'avait eu lieu ailleurs. Pour les tâches « Forme » et « Mouvement », au contraire, il semble que les sujets n'aient pas eu besoin de fixer leur attention en un lieu particulier.

Il est possible que la différence d'attention spatiale explique en partie les interactions entre tâches — facilitantes et inhibitrices — évoquées dans la section précédente. Nous reviendrons donc sur cette question de l'attention spatiale dans la section suivante, où nous discutons la comparaison de l'activité entre les différentes tâches.

6.3 **Influence de l'attribut d'intérêt sur l'activité corticale**

En réalisant cette deuxième étude, nous avons fait l'hypothèse qu'orienter l'attention du sujet vers des caractéristiques des stimuli modulerait l'activité du réseau impliqué dans la perception passive de ces stimuli.

Nous avons effectivement observé des zones d'activité différentielle entre les conditions d'attention aux attributs de forme et de mouvement. Nous avons également observé une activité particulière liée à la tâche « Couleur ». Mais avant de discuter ces résultats, nous souhaitons faire le point sur les choix expérimentaux qui ont présidé à ce protocole, et en dégager de possibles conséquences sur l'interprétation des résultats.

6.3.1 Modulation du réseau de perception passive

En résumé, dans le masque d'analyse, la tâche « Mouvement » fait apparaître par rapport à la tâche « Forme », des activités essentiellement dorsales :

- ◇ une région postérieure à V5+ ;
- ◇ le sillon intrapariétal bilatéralement (IP), y compris la partie supérieure de la jonction pariéto-occipitale ;
- ◇ et le gyrus précentral gauche ;

De plus, les foyers intrapariétaux et frontaux semblent activés de façon robuste entre les sujets.

D'autres foyers d'activité apparaissent en dehors du masque d'analyse, dans des régions dorsales uniquement.

Lorsqu'en revanche l'attention du sujet est dirigé vers l'attribut de forme, on observe des modulations d'activité dans :

- ◇ le gyrus occipital supérieur droit (GOS) ;
 - ◇ une partie de la jonction pariéto-occipitale droite ;
- et deux régions ventrales :
- ◇ la partie postérieure du gyrus temporal inférieur (IT), bilatéralement ;
 - ◇ et une région inférieure à V1/V2.

Par ailleurs, ce contraste fait apparaître un autre foyer d'activité ventral bilatéral, situé en dehors du réseau de traitement du stimulus 3D tel que nous l'avons délimité en vision passive.

Gyrus occipital supérieur

Nous avons proposé, à partir des résultats des expériences précédentes, que le GOS puisse être impliqué dans l'extraction de la parallaxe de mouvement. L'accroissement d'activité de cette région pendant la tâche « Forme » par rapport à la tâche « Mouvement » semble confirmer une implication particulière de cette région dans le traitement des caractéristiques de forme. On peut donc envisager que des informations de profondeurs relatives soient codées à ce niveau.

Aires pariétales

Le comportement de la région JPO est plus difficile à résumer dans la mesure où cette région apparaît dans les deux contrastes opposés avec des localisations légèrement décalées du maximum d'activité. D'après les résultats précédents, nous avons proposé que JPO puisse participer à l'analyse des mouvements cohérents pour le codage d'informations de forme ou de mouvement au niveau des objets reconstruits (haut niveau). Les résultats de comparaison des tâches ne permettent pas de trancher en faveur de l'une ou l'autre des hypothèses.

En contrepartie, les régions du sillon intrapariétal sont clairement plus actives lorsque l'attention du sujet est dirigée vers le mouvement du stimulus 3D que lorsqu'elle est dirigée vers sa forme.

Complexe V5+

On trouve des régions du gyrus temporal inférieur, directement adjacentes à V5+, qui répondent préférentiellement pendant la tâche « Forme ». En revanche, l'activité de la région V5+ elle-même ne semble pas différer entre les deux tâches « Mouvement » et « Forme ».

D'autres études ont montré que des tâches portant sur le mouvement ne modulaient pas systématiquement l'activité dans l'aire V5 (Orban *et al.*, 1998 ; Cornette *et al.*, 1998). En particulier, les auteurs ne notent pas d'activité différentielle entre une simple tâche de détection du stimulus de mouvement et des tâches de discrimination de vitesses ou de direction de mouvement.

Nous avons vu que, dans notre étude, les tâches réalisées par les sujets peuvent être assimilées à des tâches de comparaisons — entre formes ou directions de mouvement consécutives. Il est cohérent dans ces conditions que l'activité de V5+ ne soit pas modulée par les discriminations fines que représentent la détection d'un changement de forme ou de mouvement.

6.3.2 *Activité liée à la tâche en dehors du réseau de perception passive*

Outre les modulations de l'activité, observées à l'intérieur de notre masque d'analyse, nous avons également mis en évidence d'autres régions, situées en dehors de ce masque. Ces régions sont activées différemment par les tâches « Mouvement » et « Forme », mais n'appartiennent pas au réseau de traitement du stimulus 3D tel que nous l'avons défini à partir de l'expérience de vision passive.

Sillon collatéral antérieur

L'activité bilatérale mise en évidence dans le sillon collatéral [aux coordonnées (-27, -42, -15) et (27, -45, -18)] pour le contraste « Forme - Mouvement » ne correspond à la région JTO (-24, -69, -9) mise en évidence précédemment. Nous avons vu chez quelques sujets que l'équivalent de cette dernière semblait être situé plus postérieurement dans le sillon collatéral. De plus, cette région n'apparaît pas dans le réseau impliqué dans la perception passive du stimulus 3D.

Orban *et al.* (1998) suggèrent que les régions ventrales médiales du lobe temporal pourraient être impliquées dans les tâches de comparaisons fines, indépendamment de l'attribut comparé. En pratique, la région que nous trouvons est assez éloignée de l'activité du gyrus fusiforme (48, -62, -12) décrite par les auteurs. Cependant, le fait que cette région n'apparaisse pas dans le réseau de traitement en vision passive peut nous suggérer qu'il s'agit d'une activité liée à la nature de la tâche et indépendante de la nature du stimulus.

6.3.3 *Tâche « Couleur » vs. tâches « Forme » et « Mouvement »*

Par la comparaison des tâches « Mouvement » et « Forme » avec la tâche « Couleur », nous souhaitons mettre en évidence un éventuel réseau cortical commun au traitement et à la manipulation des informations de forme et mouvement 3D. Nous avons vu que cette hypothèse d'un réseau de traitement commun est soutenue en partie par les résultats comportementaux qui suggèrent des interactions facilitantes entre les attributs de forme et de mouvement.

Cependant, les résultats montrent de façon inattendue que la tâche « Couleur » induit une activité extrêmement importante par rapport aux tâches « Forme » et « Mouvement », alors que les contrastes opposés ne font apparaître qu'une activité très faible, moindre même que celle qui est trouvée dans les contrastes entre tâches « Forme » et « Mouvement ».

Dans ces conditions, les contrastes des tâches « Forme » et « Mouvement » avec la tâche « Couleur » ne permettent pas de conclure sur l'existence d'aires communes au traitement ou à la manipulation des deux attributs. Le contraste opposé prouve néanmoins que,

comparativement à la tâche « Couleur », les deux tâches « Forme » et « Mouvement » sont très similaires du point de vue traitement cortical.

Le problème qui se pose est le rôle du réseau mis en évidence par ce contraste. L'hypothèse la plus simple est que le réseau ainsi mis en évidence est spécifique de la tâche « Couleur » et correspond à des aires plus actives pendant cette tâche. Dans cette perspective, il semble peu probable que la totalité du réseau soit impliquée dans le traitement des attributs de couleur, d'autant plus qu'il est largement superposé aux aires traitant le stimulus 3D en vision passive.

Attention spatiale et mouvement des yeux

Nous envisageons plutôt que le réseau observé soit, au moins en partie, lié à l'attention spatiale, qui est sans doute plus focalisée pendant la tâche « Couleur » que pendant les tâches « Forme » et « Mouvement ». À l'appui de cette hypothèse, nous noterons la présence simultanée d'aires pouvant correspondre aux différents champs oculomoteurs (Petit & Haxby, 1999) :

- ◇ champ oculomoteur frontal au croisement du sillon frontal supérieur et du gyrus précentral ;
- ◇ sillon intrapariétal ;
- ◇ précunéus.

Il a en effet été montré que les aires impliquées dans les saccades participaient sans doute au déplacement de l'attention, même en absence de mouvement des yeux (Corbetta *et al.*, 1998).

On peut aussi envisager que l'activité des champs oculomoteurs soit liée à des mouvements effectifs des yeux. Rappelons cependant que les sujets avaient pour consigne de fixer la croix centrale. De plus, la vitesse des points est nulle au centre de l'écran de telle sorte que le regard n'est pas attiré par la vitesse des points situés autour de la croix de fixation. La vitesse des points périphériques est plus susceptible d'attirer le regard, cependant le mouvement du stimulus est périodique et les caractéristiques du stimulus sont globalement constantes au cours de toute l'expérience, on ne devrait donc pas observer de différences de mouvement des yeux qui soient liées au stimulus.

Les différentes tâches, en revanche, peuvent induire des comportements oculomoteurs différents. Récemment, Weber *et al.* (2000) ont trouvé qu'une attention dirigée localement entraînait des déplacements de l'attention et le plus souvent des saccades réflexes, s'accompagnant d'une activité des aires oculomotrices. Inversement, l'attention à des caractéristiques globales impliquerait une expansion du foyer de l'attention, renforçant la fixation.

Dans notre expérience, la perception du mouvement et la forme 3D implique sans doute l'intégration des informations pertinentes sur une large portion du champ visuel, alors que la perception de la couleur des points constituant le stimulus fait sans doute appel à un traitement plus local, nécessitant de focaliser de l'attention. Par ailleurs, il existe une dichotomie spatiale entre les informations pertinentes pour la tâche « Couleur », d'une part, et les tâches « Mouvement » et « Forme », d'autre part. La perception de la couleur est meilleure à proximité du centre du champ de vue alors que les informations de mouvement utiles pour la perception du mouvement comme de la forme 3D sont maximales en périphérie dans les stimuli présentés.

Il serait donc intéressant de vérifier si les mouvements des yeux sont effectivement plus nombreux pendant la tâche couleur. Notons cependant que la fixation elle-même est

susceptible d'induire une réponse accrue des aires oculomotrices (Petit *et al.*, 1999) — et sans doute d'autant plus que la fixation est plus difficile à maintenir.

Pourtant, l'hypothèse « attention spatiale » comme « mouvement des yeux » ne suffit sans doute pas à expliquer l'intégralité de l'activité observée. Par ailleurs, on remarque une importante superposition entre ce réseau-ci et celui de traitement du stimulus 3D mis en évidence en vision passive (voir Figure 66, Figure 68 et Tableau 27). Nous souhaitons donc discuter également les implications des résultats observés selon cette perspective.

Réseau de traitement du stimulus 3D

Outre nos hypothèses de travail, l'interrogation des sujets suggère clairement un antagonisme entre les informations pertinentes pour la tâche « Couleur », d'une part, et les tâches « Mouvement » et « Forme », d'autre part. On pouvait donc penser que l'attention à la forme ou au mouvement plutôt que l'attention à la couleur, induirait une activité accrue dans les régions traitant le stimulus 3D. Cependant, la modulation d'activité observée ne va pas dans le sens attendu, et c'est pendant la tâche « Couleur » que l'activité BOLD est la plus forte dans la majeure partie du réseau traitant le stimulus 3D.

Ces résultats semblent donc mettre en défaut l'hypothèse d'une modulation positive de l'activité des régions impliquées dans le traitement d'un stimulus par l'attention portée à ce stimulus.

Dans tous les cas, ces résultats semblent confirmer que les tâches « Mouvement » et « Forme » font intervenir un réseau cérébral commun mais indépendant de celui qui est sollicité pendant la tâche « Couleur ». Cependant, l'activité mise en évidence dépend peut-être autant — si ce n'est plus — des comportements induits par la stratégie de détection que des attributs d'intérêt. D'autre part, il semble que la modulation par l'attention ne se traduise pas systématiquement par une augmentation de l'activité des régions traitant le stimulus d'intérêt.

6.4 Activité liée aux transitions du stimulus

Indépendamment de l'effet de la tâche réalisée par le sujet, nous avons recherché l'activité corrélée à chaque type de transition du stimulus (« Couleur », « Forme » ou « Mouvement »). Ces transitions avaient lieu dans un ordre aléatoire tout au long de l'expérience attentionnelle ou étaient regroupées en bloc dans l'expérience passive.

Nous avons fait l'hypothèse que ces événements de transition permettraient de discriminer les aires traitant la forme, de celles traitant le mouvement de l'objet.

6.4.1 Transitions de l'expérience attentionnelle

La comparaison des réponses aux différents types de transitions de l'expérience attentionnelle met essentiellement en évidence des activités liées aux transitions de mouvement.

Les régions activées par les transitions de mouvements peuvent répondre au changement de la caractéristique de mouvement 3D de l'objet mais aussi à l'accélération des points, à un changement global de l'orientation du mouvement 2D ou à un comportement induit par le changement de mouvement.

Parmi les régions trouvées hors masque par exemple, les deux aires frontales semblent faire partie du réseau impliqué dans le déplacement des yeux et de l'attention (champ oculomoteur frontal). Ceci pourrait signifier que les changements d'orientation du mouvement induisent des

mouvements des yeux ou des déplacements de l'attention plus importants que les transitions de forme et de couleur.

Les comparaisons des transitions de forme et mouvement avec les transitions de couleur (Figure 69-D) font apparaître en commun :

- ◇ le complexe V5+ ;
- ◇ le sillon intrapariétal.

L'aire V5 étant connue pour être sélective à la direction de mouvement et à la vitesse, on peut penser que le complexe V5+ est sensible à l'accélération des points qui n'a lieu qu'au moment des transitions de mouvement et de forme.

Le fait que V5+ soit légèrement plus active pour les transitions de forme que pour les transitions de mouvement peut donc indiquer que V5+ est plus sensible aux variations de forme qu'aux variations de directions de mouvement, ou de façon plus triviale que les accélérations sont plus importantes pendant les transitions de forme que pendant les transitions de mouvement.

L'activité intrapariétale n'apparaît pas significativement différente entre les transitions de forme et de mouvement. Il semble plutôt qu'elle soit sensible à un élément commun aux deux transitions. Étant donné que cette région ne semble pas intéressée par le mouvement bas niveau (cf. « Mouvement aléatoire - Points statiques »), il est possible qu'elle réagisse à des variations globales du mouvement.

Elle peut être liée également à une activité oculomotrice induite par les deux types de transitions — saccade, poursuite ou maintien de la fixation, par exemple. En pratique, la localisation que nous trouvons [coordonnées (-30,-51,60) et (33,-36,60) ; (-39,-45,51) et (39,-36,51)] est légèrement plus avancée dans le sillon intrapariétal que celle des champs oculomoteurs pariétaux décrite par Petit et Haxby (1999) [coordonnées (-30, -62, 45), (28, -69, 39) et (-30, -58, 45), (37, -55, 41)] pour la poursuite et les saccades respectivement].

6.4.2 Transitions de caractéristiques dans l'expérience en vision passive

Au contraire des comparaisons des événements de l'expérience attentionnelle, les comparaisons entre blocs de l'expérience passive, font apparaître essentiellement des activités liées au bloc de transition de forme. On voit apparaître en particulier dans la comparaison « Forme - mouvement » :

- ◇ la partie postérieure du gyrus temporal inférieur bilatéralement (IT) ;
- ◇ une forte activité au niveau de la jonction pariéto-occipitale (JPO), et qui s'étend dans le sillon intrapariétal droit ;

Et dans la comparaison « Forme - Couleur » :

- ◇ le gyrus temporal inférieur droit ;
- ◇ une activité bilatérale située dans le sillon intrapariétal.

Les régions qui répondent de façon plus importante pendant les transitions de forme que pendant les transitions de couleur peuvent être sensibles à la caractéristique haut niveau qu'est la forme de l'objet ou à une rupture dans l'accélération des points ou encore à une activité oculomotrice. Nous avons déjà vu plusieurs interprétations possibles à l'activité intrapariétale.

IT en revanche semble spécifique des transitions de forme dans la mesure où elle apparaît également dans la comparaison des tâches « Forme - Mouvement ».

Même avec ces résultats, le rôle de JPO demeure difficile à interpréter. La région semble activée dans différentes conditions impliquant le stimulus 3D avec des maxima d'activité décalés d'une condition à l'autre. Il est possible que l'on n'ait pas à faire à une aire unique mais à plusieurs régions impliquées dans différents traitements du stimulus 3D.

6.4.3 Événements isolés vs. blocs de transition

Malgré ce que nous aurions pu attendre, les résultats ne sont pas identiques lorsqu'on compare les blocs de transitions de l'expérience passive ou les événements de transitions de l'expérience attentionnelle. À l'origine de ces variations, on peut suggérer plusieurs explications :

- ◇ une différence de sensibilité entre l'analyse en bloc et l'analyse événementielle ;
- ◇ la tâche réalisée par le sujet dans l'expérience attentionnelle, qui détourne l'attention du sujet des transitions de non intérêt et diminue éventuellement la réponse BOLD à ces transitions ;
- ◇ le fait que dans un bloc, les transitions sont toutes de même type — la répétition pourrait induire une attraction de l'attention vers la caractéristique qui change systématiquement.

Globalement, ces propositions vont dans le sens d'une plus grande réponse différentielle pour l'expérience passive. Cependant, il est peu probable que les effets de l'attention se limitent à diminuer la réponse aux stimuli qui ne sont pas directement concernés par la tâche. En l'occurrence, il existe sans doute des interactions facilitantes entre les attributs et tâches de forme et mouvement.

Lorsque nous comparons les transitions de mouvement aux transitions de forme, nous les comparons toutes tâches confondues. Il faudrait sans doute effectuer des comparaisons plus fines des interactions entre transitions et tâches pour pouvoir conclure sur les phénomènes véritablement mis en jeu.

Nous trouvons cependant des activités communes aux deux types de contrastes. Il s'agit de foyers bilatéraux localisés dans le sillon intrapariétal et au croisement des sillons frontal supérieur et précentral, pour le contraste de transitions « Forme - Couleur » dans l'expérience passive et pour les contrastes « Forme - Couleur » et « Mouvement - Couleur » dans l'expérience attentionnelle. Apparemment, ces foyers sont communs aux transitions de forme et mouvement et ne sont pas spécifiques des unes ou des autres.

Étant donné les points communs aux deux types de transitions, il s'agit le plus probablement d'aires sensibles à des ruptures de la distribution des vitesses ou à une activité oculomotrice. La localisation des activités évoquerait plutôt la deuxième possibilité.

6.5 Comparaison des approches « tâche » et « transition »

Nous avons utilisé deux approches pour étudier les aires impliquées dans la perception de la forme 3D, du mouvement 3D et incidemment de la couleur. L'une des approches fait intervenir la modulation de l'activité par une attention volontaire du sujet. L'autre repose sur l'activité induite par les changements du stimulus lui-même. Dans ce dernier cas, l'attention du sujet n'est pas dirigée sciemment vers le paramètre d'intérêt mais il est possible qu'elle soit attirée spontanément par les événements de transition.

6.5.1 Analyse d'un attribut vs. détection d'un changement de cet attribut

En pratique, on peut se demander quelles sont les informations redondantes ou complémentaires apportées par les différentes approches adoptées. On pourrait par exemple faire l'hypothèse que la perception d'une transition modulera l'activité des régions impliquées dans le traitement de la caractéristique changeante.

Néanmoins, les régions répondant à une modification du stimulus ne sont pas nécessairement dédiées à l'analyse de la caractéristique qui a changé. Les régions oculomotrices en sont l'exemple le plus simple puisqu'elles peuvent répondre à un comportement oculaire induit par des changements de mouvement sans être pour autant sélectives à la caractéristique de mouvement.

C'est pourquoi nous avons souhaité identifier les activités situées à l'intérieur du masque d'analyse dont nous pensons *a priori* qu'elles sont impliquées dans le traitement du stimulus. La sensibilité conjointe d'une région au stimulus et au changement d'une caractéristique de haut niveau — forme ou mouvement 3D — nous semble donc un critère supplémentaire pour proposer que la région soit impliquée spécifiquement dans le traitement de la caractéristique en question.

6.5.2 Détection passive vs. détection active

Par rapport aux comparaisons de tâches, nous pensons trouver des activités communes dans les aires intéressées par les caractéristiques de haut niveau de l'objet. De plus, nous nous attendions à des intensités de réponse plus faibles. En pratique, il apparaît que les régions activées lors de la transition des caractéristiques ne sont pas systématiquement les mêmes que celles sollicitées lorsque le sujet a pour tâche de détecter ces transitions. En particulier, l'introduction de la tâche ne se limite pas à augmenter l'activité dans les régions intéressées par les attributs ou leur transition. On observe par exemple que JPO répond fortement aux blocs de transitions de forme par rapport aux blocs de transitions de mouvement dans l'expérience passive mais n'apparaît que faiblement, avec un maximum localisé plus bas, dans la comparaison des tâches forme et mouvement.

Afin de mieux comprendre les différents phénomènes mis en jeu entre la détection passive des transitions de caractéristiques et leur attente active, il faudrait sans doute comparer les transitions d'une caractéristique donnée dans les différentes conditions d'attention du sujet. Cependant, tel qu'il a été élaboré, le protocole ne permet pas de séparer, au moment des transitions, l'attention à la caractéristique détectée et la réponse motrice. C'est pourquoi nous avons réalisé des contrastes de transitions toutes tâches confondues. Les comparaisons individuelles restent possibles mais nécessiteront au moins de faire des hypothèses *a priori* sur les régions dédiées à la réponse motrice afin de pouvoir les exclure de l'analyse.

6.6 Synthèse et interprétation des résultats par région

Pour cette étude, nous avons choisi de réaliser des contrastes globaux (tous types de transitions ou tous types de tâches confondus) afin de mettre en évidence des effets généraux liés à différentes situations expérimentales — impliquant ou non une attention volontaire du sujet à certaines caractéristiques du stimulus 3D. Dans les paragraphes suivants, nous tâchons de résumer le comportement des principales aires étudiées en fonction des conditions expérimentales.

IT

Cette région ventrale est adjacente et antérieure à V5+. Elle est plus active lors de la présentation du stimulus 3D que lors de la présentation des points statiques mais ne semble pas sensible au mouvement aléatoire.

Son activité est accrue pendant la tâche « Forme » par rapport à la tâche « Mouvement » [coordonnées (-48, 57, -12) (63, -54, -9)]. Elle apparaît également dans la comparaison entre blocs de transitions de forme et blocs de transitions de mouvement de l'expérience passive [coordonnées (-45, -54, -3) (48, -54, -15)].

Cette aire semble être impliquée dans le traitement de l'attribut de forme 3D. Cependant, rien ne permet d'affirmer qu'elle soit spécifique à la reconstruction de la forme à partir du mouvement.

JTO et région ventrale médiale

La région JTO que nous avons mise en évidence dans les expériences précédentes en vision passive n'a pas été retrouvée de façon robuste dans l'expérience préliminaire de localisation de cette étude-ci. Par ailleurs l'activité ventrale que nous trouvons lors de la comparaison des tâches « Forme » et « Mouvement » est située très antérieurement à la localisation attendue de JTO.

Nous avons vu qu'un problème de variabilité interindividuelle et/ou de champ de vue des acquisitions pouvait expliquer l'absence de JTO dans les résultats. En ce qui concerne l'activité ventrale, il s'agit plus probablement d'une activité liée à la tâche, peut-être indépendante de l'attribut de forme. Éventuellement, cette activité pourrait être induite par la finesse de la comparaison que requiert la détection d'un changement forme.

V5+

L'activité de V5+ ne semble pas modulée de façon différente par les tâches « Forme » et « Mouvement ». Au mieux peut-on observer une activité légèrement inférieure pendant la tâche « Couleur » sans doute dû au fait que l'attention n'est plus orientée vers les informations de mouvement.

Par ailleurs, les variations d'activité de V5+ trouvées dans les comparaisons de transitions « Forme - Couleur » et « Mouvement - Couleur » peuvent s'expliquer par des différences d'accélération entre les transitions de forme et mouvement d'une part et les transitions de couleur d'autre part. Cette étude ne nous permet donc pas d'apporter d'interprétation nouvelle du rôle de V5+ dans le processus de perception de la forme 3D à partir du mouvement.

GOS

Le comportement du gyrus occipital supérieur gauche dans les expériences précédentes nous avait amenés à proposer que cette région puisse intervenir dans le traitement de la parallaxe de mouvement. Dans cette étude, le contraste entre la présentation du stimulus 3D et la présentation des points statiques met en évidence les deux aires symétriques. En revanche, c'est l'activité BOLD du GOS droit qui est augmentée de façon importante pendant la tâche « Forme » par rapport à la tâche « Mouvement ».

La latéralisation gauche / droite est souvent associée à une ségrégation entre traitement local et traitement global (Weber *et al.*, 2000). Dans le cas de l'expérience attentionnelle, nous avons déjà suggéré que l'attention à la forme semblait requérir une attention relativement globale. Dans la série d'expériences en vision passive, en revanche, on peut penser avoir été

dans la situation d'un traitement de type ascendant codant localement les variations spatiales de vitesse dans le stimulus 3D, d'une part, et dans le stimulus de mouvement aléatoire, d'autre part. Nous avons vu en revanche que les résultats individuels de la série d'expériences en vision passive ne permettaient pas de confirmer la latéralisation gauche. Il n'est donc pas question de conclure ici sur cette différence apparente de latéralisation. Il serait cependant intéressant de tester spécifiquement cette hypothèse par une nouvelle expérience permettant de distinguer des traitements locaux et globaux de la parallaxe de mouvement.

Indépendamment de la latéralisation, nous pensons pouvoir confirmer une implication de la région du GOS dans le traitement de la parallaxe de mouvement, en précisant que le GOS droit pourrait coder des informations de profondeurs relatives.

Sillon intrapariétal

Le sillon intrapariétal apparaît non seulement lorsqu'on compare la présentation du stimulus 3D avec celle de points statiques, mais aussi lorsqu'on compare les transitions de forme et mouvement avec les transitions de couleur ou la tâche « Mouvement » avec la tâche « Forme ».

Il est possible que cette région fasse partie du réseau oculomoteur et soit activée par des saccades induites par le mouvement du stimulus ou par le maintien de la fixation. Cette possibilité nous semble plausible particulièrement dans la comparaison entre stimulus 3D et points statiques ou lors des transitions de mouvement et forme par rapport aux transitions de couleur.

En revanche, l'activité accrue de cette région dans la tâche « Mouvement » par rapport à la tâche « Forme » signifierait que l'intensité de la fixation ou les déplacements des yeux et/ou de l'attention sont plus importants pendant la tâche de détection des transitions de mouvement que pendant celles de transitions de forme. Ceci nous paraît étonnant étant donné que les mouvements du stimulus sont identiques en moyenne dans les deux conditions. Il faudrait alors envisager que les sujets présentent des comportements oculaires ou attentionnels très différents dans les deux conditions, ce qui nous semble peu probable au vu des résultats comportementaux, et particulièrement en comparaison avec la tâche « Couleur ».

Nous suggérons donc que cette région puisse être impliquée dans le codage du mouvement de l'objet.

Chez le singe, il a été montré que certaines régions intrapariétales participent à la transformation des coordonnées rétiniennes en coordonnées indépendantes du mouvement des yeux (Duhamel *et al.*, 1997). La détermination du mouvement absolu de l'objet est très dépendante de l'information de mouvement des yeux dans la mesure où celui-ci ne peut pas être connu à partir du seul mouvement rétinien. La proximité d'aires codant le mouvement des yeux fait donc de la région intrapariétale un lieu particulièrement adapté à l'extraction de caractéristiques extrinsèques à l'objet (position, mouvement).

À ce stade en revanche, il ne nous est pas possible de préciser si le mouvement codé par l'aire IP serait relatif au sujet ou à son espace extra-personnel.

JPO

Située entre le gyrus occipital supérieur et le sillon intrapariétal, cette région répond d'une façon particulièrement complexe à décrire de façon cohérente. Elle est globalement plus active pendant la présentation du stimulus 3D que pendant celle des points statiques. Mais une partie inférieure semble plus active lors de la tâche « Forme », alors qu'une partie supérieure apparaît

plus active lors de la tâche « Mouvement ». En revanche en perception, seuls les blocs de transitions de forme induisent une activité accrue de cette zone.

Par rapport, aux coordonnées trouvées dans la série d'expériences précédente, le maximum local de la région que nous avons dénommée JPO se situe plus haut que le maximum local du contraste « SP3D - RM ».

On peut imaginer que la région JPO délimitée ici recouvre plusieurs aires et code d'une part des informations de formes issues de GOS et d'autre part des informations de mouvement projetées éventuellement vers IP.

Afin de préciser le rôle et le découpage de cette région, nous pourrions effectuer une nouvelle analyse centrée sur cette zone. Une cartographie des différents contrastes dans cette fenêtre d'analyse nous permettrait sans doute d'étiqueter de façon plus systématique les sous-régions de JPO et éventuellement de dénombrer un nombre limité de comportements correspondants à autant d'aires fonctionnelles.

7 Conclusion

En réalisant l'expérience décrite dans ce chapitre, nous souhaitons mettre en évidence une modulation de l'activité BOLD dans les régions traitant le stimulus 3D, en fonction de la tâche réalisée par le sujet. Nous espérons, par ce biais, pouvoir séparer les régions impliquées dans le traitement des attributs de forme et de mouvement au sein du réseau mis en évidence en vision passive. De plus, nous pensions qu'en maîtrisant la tâche réalisée par le sujet, nous serions en mesure d'augmenter l'activité de certaines de ces régions et aussi de minimiser la variabilité des résultats entre les sujets.

L'expérience préliminaire de localisation nous a globalement permis de retrouver le réseau mis en évidence par la série d'expériences passives précédentes. Nous avons trouvé une activité différentielle des aires de ce réseau selon que l'attention des sujets était dirigée vers l'attribut de forme ou de mouvement du stimulus 3D. De plus, la modulation d'activité observée montre une certaine ségrégation dorsale / ventrale entre les aires traitant l'attribut de mouvement, d'une part, et l'attribut de forme, d'autre part ; même si plusieurs régions concernées par l'attribut de forme se trouvent, strictement parlant, dans la voie dorsale (c'est le cas du gyrus occipital supérieur et de la partie inférieure de JPO). Ces résultats semblent donc confirmer l'hypothèse selon laquelle faire attention à un attribut du stimulus visuel entraîne une augmentation de l'activité dans les régions spécialisées dans son traitement.

Pourtant, un résultat paradoxal vient remettre en question la généralité de cette hypothèse. En effet, le réseau de traitement du stimulus 3D montre globalement une activité BOLD accrue pendant la tâche de détection des changements de couleur. Nous pensons que ceci peut s'expliquer en partie par une stratégie d'attention spatiale particulière des sujets pendant la tâche « Couleur ». Cependant, il nous semble également possible d'envisager que l'attention à une caractéristique du stimulus puisse, dans certains cas, diminuer l'activité du réseau cortical traitant cette caractéristique du stimulus au lieu de l'augmenter.

En ce qui concerne la variabilité inter-sujets, nous l'avons précédemment attribuée au fait que la vision passive laisse une grande liberté à l'observateur quant aux caractéristiques du stimulus vers lesquelles orienter son attention. Apparemment, le fait d'imposer une tâche ne suffit pas à limiter la variété des réponses BOLD. En effet, la comparaison des analyses à effet fixe et à effet aléatoire révèle que certaines régions n'apparaissent pas de façon robuste chez

tous les sujets. Il apparaît donc nécessaire de rechercher dans d'autres directions les causes de cette variabilité.

Les perspectives immédiates de cette étude concernent le rôle des régions mises en évidence et détaillées dans la section précédente. Il nous semble maintenant possible d'affiner nos hypothèses en contrastant divers types d'interactions entre tâches et événements. La comparaison de différentes transitions dans le contexte d'une tâche donnée permettrait de préciser l'influence de l'attribut d'intérêt courant sur le traitement d'une information sensorielle dont on pense *a priori* qu'elle est indépendante ou au contraire qu'elle partage en partie les mêmes voies de traitement que l'attribut d'intérêt.

De façon complémentaire, la comparaison de différentes tâches pendant un type de transition donné, devrait permettre d'évaluer plus précisément l'influence du contexte expérimental sur le traitement de l'attribut concerné.

Conclusion générale et perspectives

Nous souhaitons tout d'abord conclure sur la complexité et l'étendue des domaines intervenant dans la réalisation d'un protocole d'imagerie. Maintenir un lien étroit entre les questions posées, le dessin de protocole et l'analyse des données a été, et doit rester au cœur de nos préoccupations.

En ce qui concerne les questions neurophysiologiques abordées, nous sommes partis de l'hypothèse d'un modèle hiérarchique du traitement de l'information visuelle et de l'existence d'une dichotomie des traitements en deux voies parallèles dans le système visuel humain. Dans ce cadre théorique, nous avons recherché le substrat cortical de certaines étapes supposées de la reconstruction de la forme à partir du mouvement.

Par une approche en vision passive nous avons pu mettre en évidence des aires dorsales impliquées de façon spécifique dans l'analyse de mouvements visuels cohérents et la perception de surfaces 3D définies par des indices dynamiques, et une aire ventrale intéressée par la forme du stimulus 3D dynamique.

La deuxième étude que nous avons réalisée imposait une tâche aux sujets afin de diriger leur attention sur différents attributs du stimulus 3D. Dans un premier temps, les résultats nous ont permis de confirmer que l'attention à une caractéristique du stimulus pouvait moduler l'activité BOLD des régions traitant spécifiquement ce stimulus. Notamment, nous avons été en mesure de séparer grossièrement selon un schéma dorsal /ventral les activités liées à l'attention au mouvement et à la forme du stimulus.

Cependant, certains résultats nous incitent à suggérer que la modulation attentionnelle ne correspond pas invariablement à un accroissement de l'activité BOLD. De plus, il apparaît sur l'ensemble des résultats que la ségrégation dorsale / ventrale est loin d'être systématiquement vérifiée. En pratique, les résultats sont plutôt en faveur d'un double codage de la forme des objets dans la voie ventrale et dans la voie dorsale. Ceux-ci semblent également confirmer de façon fonctionnelle l'existence de projections depuis les aires traitant le mouvement vers la voie ventrale.

L'hypothèse de ségrégation dorsale / ventrale est très liée à la notion de hiérarchie du traitement visuel sur laquelle nous nous sommes largement fondés pour décrire les modèles théoriques aussi bien que les modèles physiologiques. Nous pensons que nos résultats suggèrent une vision de cette hiérarchie de traitement plus ouverte que celle communément décrite. On note en effet que parmi toutes les aires traitant le stimulus 3D, plusieurs répondent aux mêmes caractéristiques mais de façon différente selon le contexte expérimental. Ce comportement évoque plutôt une représentation de la scène visuelle en terme de réseau d'activité.

Dans cette perspective, nos recherches futures devraient tenir compte plus largement de la connectivité entre aires corticales. Pour cela, il nous semble important d'évaluer très précisément la dynamique d'activité des aires étudiées. Les résultats très préliminaires que nous avons obtenus sur l'aire V5 nous permettent d'espérer que nous serons capables de mettre en évidence une chronologie de l'activité et des décours temporels de réponses caractéristiques de

certaines régions cérébrales ou de la réponse neurale à certains types de stimulations. Cependant, la question du couplage hémodynamique reste une inconnue relative de ces expériences. C'est pourquoi, la fusion de données IRM avec des données électrophysiologiques (MEG-EEG) nous paraît prometteuse. En associant des avancées méthodologiques aux questions neurophysiologiques, comme cela a été fait au cours de ce travail, cette fusion devrait nous permettre de mieux comprendre les liens entre l'activité électrique liée au traitement neural des informations et leur corollaire hémodynamique.

Références bibliographiques

- Adelson & Movshon (1982). *Phenomenal coherence of moving visual patterns*. *Nature* **30**: 523-5.
- Aglioti S., J.F. DeSouza & M.A. Goodale (1995). *Size-contrast illusions deceive the eye but not the hand*. *Current Biology* **5**(6): 679-85.
- Albright T.D. (1984). *Direction and orientation selectivity of neurons in visual area MT of the macaque*. *Journal of Neurophysiology* **52**(6): 1106-30.
- Albright T.D., R. Desimone & C. Gross (1984). *Columnar organization of directionally selective cells in visual area MT of the macaque*. *Journal of Neurophysiology* **51**(1): 16-31.
- Albright T. & R. Desimone (1987). *Local precision of visuotopic organization in the middle temporal area (MT) of the macaque*. *Experimental Brain Research* **65**(3): 582-92.
- Andersen R.A. (1987). *Inferior parietal lobule function in spatial perception and visuomotor integration*, in "Handbook of Physiology. The nervous system. Higher functions of the brain.". F. Plum & V.B. Mountcastle. Rockville MD, Am. Physiol. Soc.: 483-518.
- Andersen R.A., R.J. Snowden, S. Treue & M. Graziano (1990). *Hierarchical Processing of Motion in the Visual Cortex of Monkey*, in "Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. The Brain", Cold Spring Harbor Laboratory Press. **LV**: 741-8.
- Andrade A., A.-L. Paradis, S. Rouquette & J.-B. Poline (1999). *Ambiguous results in functional neuroimaging data analysis due to covariate correlation*. *Neuroimage* **10**(4): 483-6.
- Baillet S. & L. Garnero (1997). *A bayesian approach to introducing anatomo-functional priors in the EEG-MEG inverse problem*. *IEEE transactions on Biomedical Engineering* **44**(3): 374-85.
- Baizer J.S., L.G. Ungerleider & R. Desimone (1991). *Organization of Visual Inputs to the Inferior Temporal and Posterior Parietal Cortex in Macaques*. *The Journal of Neuroscience* **11**(1): 168-90.
- Bartels A. & S. Zeki (2000). *The architecture of the colour centre in the human visual brain: new results and a review*. *European Journal of Neuroscience* **12**(1): 172-93.
- Beauchamp M.S., R.W. Cox & E.A. DeYoe (1997). *Graded effects of spatial and featural attention on human area MT, and associated motion processing areas*. *Journal of Neurophysiology* **78**(1): 516-20.
- Belliveau J., D. Kennedy, R. McKinstry, B. Ruchbinder, R. Weisskoff, M. Cohen, J. Vevea, T. Brady & B. Rosen (1991). *Functional mapping of the human visual by magnetic resonance imaging*. *Science* **254**: 716-8.
- Biederman J. & E.E. Cooper (1991). *Priming contour-deleted images: evidence for intermediate representation in visual object-recognition*. *Cognitive Psychology* **23**(3): 393-419.
- Biederman I. & Gerhardstein (1993). *Recognizing depth-rotated objects: evidence and conditions for three-dimensional view-point invariance*. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance* **19**(6): 1162-82.
- Born R.T. & R.B.H. Tootell (1992). *Segregation of global and local motion processing in primate middle temporal visual area*. *Nature* **357**: 497-9.

- Braddick O. (1993). *Segmentation versus integration in visual motion processing*. Trends in Neuroscience **16**(7): 263-8.
- Bradley D., M. Maxwell, R. Andersen, M. Banks & K. Shenoy (1996). *Mechanisms of heading perception in primate visual cortex*. Science **273**(5281): 1544-7.
- Bradley D.C., G.C. Chang & R.A. Andersen (1998). *Encoding of three-dimensional structure-from-motion by primate area MT neurons*. Nature **392**: 714-7.
- Braunstein M.L. & G.J. Andersen (1981). *Velocity gradients and relative depth perception*. Perception & Psychophysics **29**: 145-55.
- Braunstein M.L. & G.J. Andersen (1984). *Shape and depth perception from parallel projections of three-dimensional motion*. Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance **10**(6): 749-60.
- Brefczynski J. & E. DeYoe (1999). *A physiological correlate of the 'spotlight' of visual attention*. Nature Neuroscience **2**(4): 370-4.
- Büchel C. & K.J. Friston (1997). *Modulation of connectivity in visual pathways by attention: cortical interactions evaluated with structural equation modelling and fMRI*. Cerebral Cortex **7**: 768-78.
- Büchel C., O. Josephs, G. Rees, R. Turner, C. Frith & K. Friston (1998). *The functional anatomy of attention to visual motion. A functional MRI study*. Brain **121**(7): 1281-94.
- Buckner R.L., P.A. Bandettini, K.M. O'Craven, R.L. Savoy, S.E. Peterson, M.E. Raichles & B.R. Rosen (1996). *Detection of cortical activation during averaged single trials of a cognitive task using functional magnetic resonance imaging*. Proceedings of the National Academy of Science USA **93**: 14878-83.
- Buckner R.L. (1998). *Event-related fMRI and the hemodynamic response*. Human Brain Mapping **6**(5-6): 373-7.
- Bülthoff H., S. Edelman & M. Tarr (1995). *How are three-dimensional objects represented in the brain ?* Cerebral Cortex **5**(3): 247-60.
- Buxton R. & L. Frank (1997). *A model for the coupling between cerebral blood flow and oxygen metabolism during neural stimulation*. Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism **17**(1): 64-72.
- Buxton R., E. Wong & L. Frank (1998). *Dynamics of blood flow and oxygenation changes during brain activation: the balloon model*. Magnetic Resonance in Medicine **39**(6): 855-64.
- Chawla D., G. Rees & K. Friston (1999). *The physiological basis of attentional modulation in extrastriate visual areas*. Nature Neuroscience **2**(7): 671-6.
- Cheng K., T. Hasegawa, K. Saleem & K. Tanaka (1994). *Comparison of neuronal selectivity for stimulus speed, length, and contrast in the prestriate visual cortical areas V4 and MT in the macaque monkey*. Journal of Neurophysiology **71**(6): 2269-80.
- Cheng K., H. Fujita, I. Kanno, S. Miura & K. Tanaka (1995). *Human Cortical Region Activated by Wide-Field Visual Motion: An H₂¹⁵O PET Study*. Journal of Neurophysiology **74**(1): 413-27.
- Christie F. & V. Bruce (1998). *the role of dynamic information in the recognition of unfamiliar faces*. Memory & Cognition **26**(4): 780-90.

- Corbetta M., F.M. Miezin, S. Dobmeyer, G.L. Shulman & S.E. Petersen (1990). *Attentional modulation of neural processing of color, shape, and velocity in humans*. *Science* **248**: 1556-9.
- Corbetta M., F.M. Miezin, S. Dobmeyer, G.L. Shulman & S.E. Petersen (1991). *Selective and Divided Attention during Visual Discrimination of Shape, Color, and Speed: Functional Anatomy by Positron Emission Tomography*. *The Journal of Neuroscience* **11**(8): 2383-402.
- Corbetta M., G.L. Shulman, F.M. Miezin & S.E. Petersen (1995). *Superior Parietal Cortex Activation During Spatial Attention Shifts and Visual Feature Conjunction*. *Science* **270**(5237): 802-5.
- Corbetta M., E. Akbudak, T.E. Conturo *et al.* (1998). *A common network of functional areas for attention and eye movements*. *Neuron* **21**: 761-73.
- Cornette L., P. Dupont, A. Rosier, S. Sunaert, P. Van Hecke, J. Michiels, L. Mortelmans & G. Orban (1998). *Human brain regions involved in direction discrimination*. *Journal of Neurophysiology* **79**(5): 2749-65.
- Cornilleau-Pérès V. & J. Droulez (1989). *Visual Perception of Surface Curvature: Psychophysics of Curvature Detection Induced by Motion Parallax*. *Perception & Psychophysics* **46**(4): 351-64.
- Cornilleau-Pérès V. & J. Droulez (1994). *The Visual Perception of Three-Dimensional Shape from Self-Motion and Object-Motion*. *Vision Research* **34**(18): 2331-6.
- Cornilleau-Pérès V., A.-L. Paradis, J. Droulez, A. Berthoz & D. Le Bihan (1997). *A fMRI Study of Perception of Visual Motion and 3D Shape from Motion*. Third International Conference on Functional Mapping of the Human Brain. Neuroimage. Copenhagen, Denmark, Academic Press. **5**: S5.
- Cornilleau-Pérès V., A.-L. Paradis & J. Droulez (1998). *Visual perception of 3D shape from motion: multisensory integration and cortical bases*, in "Vision and Action". L.R. Harris & M. Jenkin. Cambridge, Cambridge University Press: 231-49.
- Damasio A. (1985). *Disorders of complex visual processing: agnosia, achromatopsia, Balint's syndrome, and related difficulties of orientation and construction*, in "Principles of behavioral neurology". M. Mesulam. Philadelphia, Davis Co: 259-88.
- DeJong B.M., S. Shipp, B. Skidmore, R.S. Frackowiak & S. Zeki (1994). *The cerebral activity related to the visual perception of forward motion in depth*. *Brain* **117**: 1039-54.
- Desimone R., T. Albright, C. Gross & C. Bruce (1984). *Stimulus-selective properties of inferior temporal neurons in the macaque*. *Journal of Neuroscience* **4**(8): 2051-62.
- Desimone R. & L. Ungerleider (1986). *Multiple visual areas in the caudal superior temporal sulcus of the macaque*. *Journal of Comparative Neurology* **248**(2): 164-89.
- Desimone R., M. Wessinger, L. Thomas & W. Schneider (1990). *Attentional control of visual perception: cortical and subcortical mechanisms*. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, Cold spring harbor laboratory press.
- DeYoe E.A. & D.C. Van Essen (1988). *Concurrent processing streams in monkey visual cortex*. *Trends in Neuroscience* **11**(5): 219-26.
- DeYoe E.A., G.J. Carman, P. Bandettini, S. Glickman, J. Wieser, R. Cox, D. Miller & J. Neitz (1996). *Mapping striate and extrastriate visual areas in human cerebral cortex*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **93**: 2382-6.

- Droulez J. & V. Cornilleau-Pérès (1990). *Visual Perception of Surface Curvature. The Spin Variation and its Physiological Implications*. *Biological Cybernetics* **62**: 211-24.
- Duffy C.J. & R.H. Wurtz (1991a). *Sensitivity of MST neurons to Optic Flow Stimuli. I. A Continuum of Response Selectivity to Large-Field Stimuli*. *Journal of Neurophysiology* **65**(6): 1329-45.
- Duffy C.J. & R.H. Wurtz (1991b). *Sensitivity of MST neurons to Optic Flow Stimuli. II. Mechanisms of Response Selectivity Revealed by Small-Field Stimuli*. *Journal of Neurophysiology* **65**(6): 1346-59.
- Duhamel J., F. Bremmer, S. BenHamed & W. Graf (1997). *Spatial invariance of visual receptive fields in parietal cortex neurons*. *Nature* **389**(6653): 845-8.
- Dupont P., G.A. Orban, R. Vogels, G. Bormans, J. Nuyts, C. Schiepers, M.D. Roo & L. Mortelmans (1993). *Different perceptual tasks performed with the same visual stimulus attribute activate different regions of the human brain : A positron emission tomography study*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **90**: 10927-31.
- Dupont P., G.A. Orban, B. De Bruyn, A. Verbruggen & L. Mortelmans (1994). *Many areas in the human brain respond to visual motion*. *Journal of Neurophysiology* **72**(3): 1420-4.
- Dupont P., B. De Bruyn, R. Vandenberghe, A.-M. Rosier, J. Michiels, G. Marchal, L. Mortelmans & G. Orban (1997). *The Kinetic Occipital Region in Human Visual Cortex*. *Cerebral Cortex* **7**: 283-92.
- Eifuku S. & W. RH (1998). *Response to motion in extrastriate area MSTl: center-surround interactions*. *Journal of Neurophysiology* **80**(1): 282-96.
- Engel S.A., D.E. Rumelhart, B.A. Wandell, A.T. Lee, G.H. Glover, E.-J. Chichilnisky & M.N. Shalden (1994). *fMRI of human visual cortex*. *Nature* **369**: 525.
- Engel S.A., G. Glover & B.A. Wandel (1997). *Retinotopic Organization in Human Visual Cortex and the Spatial Precision of Functional MRI*. *Cerebral Cortex* **7**: 181-92.
- Faillenot I., I. Toni, J. Decety, M.-C. Grégoire & M. Jeannerod (1997). *Visual Pathways for Object-Oriented Action and Object Recognition: Functional Anatomy with PET*. *Cerebral Cortex* **7**(1): 77-85.
- Ferrera V., T. Nealey & J. Maunsell (1992). *Mixed parvocellular and magnocellular geniculate signals in visual area V4*. *Nature* **358**(6389): 756-61.
- Ferrera V., K. Rudolph & J. Maunsell (1994). *Responses of neurons in the parietal and temporal visual pathways during a motion task*. *Journal of Neuroscience* **14**(10): 6171-86.
- Ffytche D., B. Skidmore & S. Zeki (1995). *Motion-from-hue activates area V5 of human visual cortex*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **260**(1359): 353-8.
- Fox P.T. & M.E. Raichle (1986). *Focal physiological uncoupling of cerebral blood flow and oxydative metabolism during somatosensory stimulation in human subjects*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **83**(4): 1140-4.
- Frahm J., G. Krueger, K. Merboldt & A. Kleinschmidt (1996). *Dynamic uncoupling and recoupling of perfusion and oxydative metabolism during focal brain activation in man*. *Magnetic Resonance in Medicine* **35**(2): 143-8.

-
- Friedman-Hill S.R., L.C. Robertson & A. Treisman (1995). *Parietal Contribution to Visual Feature Binding: Evidence from a Patient with Bilateral Lesions*. *Science* **269**: 853-5.
- Friston K.J., O. Josephs, G. Rees & R. Turner (1998). *Non-linear event-related response in fMRI*. *Magnetic Resonance in Medicine* **39**(1): 41-52.
- Friston K., O. Josephs, E. Zarahn, A. Holmes, S. Rouquette & J. Poline (2000). *To smooth or not to smooth? Bias and efficiency in fMRI time-series analysis*. *Neuroimage* **12**(2): 196-208.
- Fujita I., K. Tanaka, M. Ito & K. Chen (1992). *Columns for visual features of objects in monkey inferotemporal cortex*. *Nature* **360**: 343-60.
- Glover G. (1999). *Deconvolution of impulse response in event-related BOLD fMRI*. *Neuroimage* **9**(4): 416-29.
- Goodale M., D. Pelisson & C. Prablanc (1986). *Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement*. *Nature* **320**(6064): 748-50.
- Goodale M. & A. Milner (1991). *A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them*. *Nature* **349**(6305): 154-6.
- Goodale M.A. & D.A. Milner (1992). *Separate Visual Pathways for Perception and Action*. *Trends in Neuroscience* **15**(1): 20-5.
- Goodale M., J. Meenan, H. Bulthoff, D. Nicolle, K. Murphy & C. Racicot (1994). *Separate neural pathways for the visual analysis of object shape in perception and prehension*. *Current Biology* **4**(7): 604-10.
- Greenlee M. (2000). *Human cortical areas underlying the perception of optic flow: brain imaging studies*. *International Review of Neurobiology* **44**: 269-92.
- Grill-Spector K., T. Kushnir, S. Edelman, Y. Itzhak & R. Malach (1998). *Cue-invariant activation in object-related areas of the human occipital lobe*. *Neuron* **21**(1): 191-202.
- Hadjikhani N., A.K. Liu, A.M. Dale, P. Cavanagh & R.B.H. Tootell (1998). *Retinotopy and color sensitivity in human visual cortical area V8*. *Nature Neuroscience* **1**(3): 235-41.
- Haffenden A.M. & M.A. Goodale (1998). *The effect of pictorial illusion on prehension and perception*. *Journal of Cognitive Neuroscience* **10**(1): 122-36.
- Haug B.A., J. Baudewig & W. Paulus (1998). *Selective activation of human cortical area V5A by a rotating visual stimulus in fMRI; implication of attentional mechanisms*. *Neuroreport* **9**: 6111-614.
- Haxby J.V., C.L. Grady, B. Horwitz, L.G. Ungerleider, M. Mishkin, R.E. Carson, P. Herscovitch, M.B. Schapiro & S. Rapoport (1991). *Dissociation of object and spatial visual processing pathways in human extrastriate cortex*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **88**(5): 1621-5.
- Heinze H.J., G.R. Mangun, W. Burchert *et al.* (1994). *Combined spatial and temporal imaging of brain activity during visual selective attention in humans*. *Nature* **372**: 543-6.
- Hildreth E.C., N.M. Grzywacz, E.H. Adelson & V.K. Inada (1990). *The perceptual building of three-dimensional structure from motion*. *Perception & Psychophysics* **48**(1): 19-36.
-

-
- Hoge R., J. Atkinson, B. Gill, G. Crelier, S. Marrett & G. Pike (1999). *Linear coupling between cerebral blood flow and oxygen consumption in activated human cortex*. Proceedings of the National Academy of Science USA **96**(16): 9403-8.
- Howseman A.M., D. Porter, O. Josephs & R. Turner (1997). *The effect of slice order and orientation on fMRI activation using whole brain multislice EPI*. ISMRM.
- Hubel D. & T. Wiesel (1962). *Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex*. Journal of Physiology London **160**: 106-54.
- Humphreys G.W. (1998). *Neural representation of objects in space: a dual coding account*. Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences **353**: 1341-151.
- Ishai A., L. Ungerleider, A. Martin, J. Schouten & J. Haxby (1999). *Distributed representation of objects in the human ventral visual pathway*. Proceedings of the National Academy of Science USA **96**(16): 9379-84.
- Ito M. & C.D. Gilbert (1999). *Attention modulates contextual influences in the primary visual cortex of alert monkeys*. Neuron **22**: 593-604.
- Jezzard P. & R.S. Balaban (1995). *Correction for geometric distortion in echo planar images from B0 field variations*. Magnetic Resonance in Medicine **34**: 65-73.
- Kandel E.R. (1991). *Perception of motion, depth, and form*, in "Principles of neural science". E.R. Kandel, J.H. Schwartz & T.M. Jessel, Appleton & Lange: 440-66.
- Klein I., A.-L. Paradis, J.-B. Poline, S. Kosslyn & D.L. Bihan (2000). *Transient activity in human striate cortex during visual imagery: an event-related fMRI study*. Journal of Cognitive Neuroscience **12**(supplement 2): 15-23.
- Koenderink J. & A. Van Doorn (1975). *Invariant properties of the motion parallax field due to the movement of rigid bodies relative to an observer*. Optica Acta **22**: 773-91.
- Koenderink J.J. (1986). *Optic Flow*. Vision Research **26**: 161-79.
- Kosslyn S., W. Thompson, I. Kim & N. Alpert (1995). *Topographical representations of mental images in primary visual cortex*. Nature **378**: 496-8.
- Kourtzi Z. & N. Kanwisher (2000). *Cortical regions involved in perceiving object shape*. Journal of Neuroscience **20**(9): 3310-8.
- Lagae L., H. Maes, S. Raiguel, D. Xiao & G. Orban (1994). *Response of macaque STS neurons to optic flow components: comparison of areas MT and MST*. Journal of Neurophysiology **71**(5): 1597-626.
- Logothetis N.K. & J.D. Schall (1989). *Neuronal correlates of subjective visual perception*. Science **245**: 761-3.
- Logothetis N.K. & D.L. Sheinberg (1996). *Visual object recognition*. Annual Review of Neuroscience **19**: 577-621.
- Longuet-Higgins H.C. & K. Prazdny (1980). *The interpretation of a moving retinal image*. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences **208**: 385-97.
- Longuet-Higgins H. (1984). *The visual ambiguity of a moving plane*. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences **223**(1231): 165-75.
-

-
- Lorenceau J. & L. Zago (1999). *Cooperative and competitive spatial interactions in motion integration*. *Visual Neuroscience* **16**(4): 755-70.
- Luck S.J., L. Chekazzi, S.A. Hillyard & R. Desimone (1997). *Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex*. *Journal of Neurophysiology* **77**: 24-42.
- Malach R., J.B. Reppas, R.R. Benson *et al.* (1995). *Object-Related Activity Revealed by Functional Magnetic Resonance Imaging in Human Occipital Cortex*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **92**: 8135-9.
- Malonek D., R. Tootell & A. Grinvald (1994). *Optical imaging reveals the functional architecture of neurons processing shape and motion in owl monkey area MT*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **258**: 109-19.
- Marr D.M. (1982). *Vision*. San Francisco, Freeman WH.
- Martin A., C.L. Wiggs, L.G. Ungerleider & J.V. Haxby (1996). *Neural correlates of category-specific knowledge*. *Nature* **379**(6566): 649-52.
- Mason C. & E.R. Kandel (1991). *Central visual pathways*, in "Principles of neural science". E. Kandel, J. Schwartz & T. Jessel, Appleton & Lange: 420-39.
- Maunsell J. & D. Van Essen (1983a). *The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey*. *Journal of Neuroscience* **3**(12): 2563-86.
- Maunsell J. & D. Van Essen (1983b). *Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed, and orientation*. *Journal of Neurophysiology* **49**(5): 1127-47.
- Maunsell J. & D. Van Essen (1987). *Topographic organization of the middle temporal area in the macaque monkey: representational biases and the relationship to callosal connections and myeloarchitectonic boundaries*. *The Journal of Comparative Neurology* **266**(4): 535-55.
- McCarthy G., M. Spicer, A. Adrignolo, M. Luby, J. Gore & T. Allison (1995). *Brain activation associated with visual motion studied by functional magnetic resonance imaging in humans*. *Human Brain Mapping* **2**: 234-43.
- McKeefry D.J., J.D.G. Watson, R.S.J. Frackowiak, K. Fong & S. Zeki (1997). *The Activity in Human Areas V1/V2, V3, and V5 during the Perception of Coherent and Incoherent Motion*. *Neuroimage* **5**: 2-12.
- Mellet E., N. Tzourio-Mazoyer, S. Bricogne, B. Mazoyer, S. Kosslyn & M. Denis (2000). *Functional anatomy of high-resolution visual mental imagery*. *Journal of Cognitive Neuroscience* **12**: 98-109.
- Merigan W.H. & J.H.R. Maunsell (1993). *How Parallel are the Primate Visual Pathways ?* *Annual Review of Neuroscience* **16**: 369-402.
- Moran J. & R. Desimone (1985). *Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex*. *Science* **229**: 782-4.
- Motter B. (1994). *Neural correlates of attentive selection for color or luminance in extrastriate area V4*. *Journal of Neuroscience* **14**(4): 2178-89.
-

-
- Movshon J., E. Adelson, M. Gizzi & W. Newsome (1985). *The analysis of moving visual patterns*, in "Pattern recognition mechanisms". C. Chagas, R. Gattass & C. Gross. New York, Springer: 117.
- Newsome W.T., K.H. Britten & J.A. Movshon (1989). *Neuronal correlates of a perceptual decision*. *Nature* **341**: 52-4.
- O'Craven K.M., B.R. Rosen, K.K. Kwong, A. Treisman & R.L. Savoy (1997). *Voluntary Attention Modulates fMRI Activity in Human MT-MST*. *Neuron* **18**(4): 591-8.
- Ogawa S., T. Lee, A. Kay & D. Tank (1990). *Brain Magnetic Resonance Imaging with contrast dependent on blood oxygenation*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **87**(24): 9868-72.
- Orban G., L. Lagae, A. Verri, S. Raiguel, D. Xiao, H. Maes & V. Torre (1992). *First order analysis of optical flow in monkey brain*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **89**(7): 2595-9.
- Orban G.A., P. Dupont, B. De Bruyn, R. Vogels, R. Vandenberghe & L. Mortelmans (1995). *A Motion Area in Human Visual Cortex*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **92**(4): 993-7.
- Orban G., P. Dupont, R. Vogels, B. De Bruyn, G. Bormans & L. Mortelmans (1996). *Task dependency of visual processing in the human visual system*. *Behavioral Brain Research* **76**(1-2): 215-23.
- Orban G., P. Dupont, B. De Bruyn, R. Vandenberghe & A. Rosier (1998). *Human brain activity related to speed discrimination tasks*. *Experimental Brain Research* **122**(1): 9-22.
- Orban G.A., S. Sunaert, J.T. Todd, P. Van Hecke & G. Marchal (1999). *Human cortical regions involved in extracting depth from motion*. *Neuron* **24**: 929-40.
- Petersson K., T. Nichols, J.-B. Poline & A. Holmes (1999a). *Statistical limitations in functional neuroimaging. I. Non-inferential methods and statistical models*. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **354**(1387): 1239-60.
- Petersson K., T. Nichols, J.-B. Poline & A. Holmes (1999b). *Statistical limitations in functional neuroimaging. II. Signal detection and statistical inference*. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **354**(1387): 1261-81.
- Petit L., S. Dubois, N. Tzourio *et al.* (1999). *PET study of the human foveal fixation system*. *Human Brain Mapping* **8**(1): 28-43.
- Petit L. & J. Haxby (1999). *Functional anatomy of pursuit eye movements in humans as revealed by fMRI*. *Journal of Neurophysiology* **82**(1): 463-71.
- Price C. & K. Friston (1997). *Cognitive conjunction: a new approach to brain activation experiments*. *Neuroimage* **5**: 261-70.
- Ramachandran V.S., C. Armel, C. Foster & R. Stoddard (1998). *Object recognition can drive motion perception*. *Nature* **395**: 852-3.
- Rees G., C.D. Frith & N. Lavie (1997). *Modulating Irrelevant Motion Perception by Varying Attentional Load in an Unrelated Task*. *Science* **278**: 1616-9.
- Reppas J., S. Niyogi, A. Dale, M. Sereno & R. Tootell (1997). *Representation of motion boundaries in retinotopic human visual cortical areas*. *Nature* **388**: 175-9.
-

-
- Rogers B. & M. Graham (1979). *Motion parallax as an independent cue for depth perception*. Perception **8**: 125-34.
- Roy C. & C. Sherrington (1890). *On the regulation of the blood supply of the brain*. J Physiol (London) **11**: 85-108.
- Rueckl J.G., K.R. Cave & S.M. Kosslyn (1989). *Why are "what" and "where" processed by separate cortical visual systems ? a computational investigation*. Journal of Cognitive Neuroscience **1**: 171-86.
- Saito H., M. Yukie, K. Tanaka, K. Hikosaka, Y. Fukada & E. Iwai (1986). *Integration of direction signals of image motion in the superior temporal sulcus of the macaque monkey*. Journal of Neuroscience **6**: 145-57.
- Sakata H., M. Kusunoki & Y. Tanaka (1993). *Neural Mechanisms of Perception of Linear and Rotatory Movement in Depth in the Parietal Association Cortex of the Monkey*, in "Brain Mechanisms of Perception and Memory. From Neuron to Behavior". T. Ono, L.R. Squire, M. Raichle *et al.* New York, Oxford: 166-82.
- Sakata M. & M. Taira (1994). *Parietal Control of Hand Action*. Current Opinion in Neurobiology **4**(6): 847-56.
- Sakata H., M. Taira, A. Murata & S. Mine (1995). *Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey*. Cerebral Cortex **5**(5): 429-38.
- Sakata H., M. Taira, M. Kusunoki, A. Murata & Y. Tanaka (1997). *The Parietal Association Cortex in Depth Perception and Visual Control of Hand Action*. Trends in Neuroscience **20**(8): 350-7.
- Sakata H., M. Taira, M. Kusunoki, A. Murata, K. Tsutsui, Y. Tanaka, W.N. Shein & Y. Miyashita (1999). *Neural representation of three-dimensional features of manipulation objects with stereopsis*. Experimental Brain Research **128**(1-2): 160-9.
- Sary C., R. Vogels & G. Orban (1993). *Cue-invariant shape selectivity of macaque inferior temporal neurons*. Science **260**: 995-97.
- Schacter D., E. Reiman, A. Uecker, M.R. Polster, L.S. Yun & L.A. Cooper (1995). *Brain regions associated with retrieval of structurally coherent visual information*. Nature **373**: 587-90.
- Schad L., E. Wiener, K. Baudendistel, E. Müller & W. Lorenz (1995). *Event-related functional MR imaging of visual cortex stimulation at high temporal resolution using a standard 1.5 T imager*. Magnetic Resonance Imaging **13**(6): 899-901.
- Sereno M., A. Dale, J. Reppas, K. Kwong, J. Belliveau, T. Brady, B. Rosen & R. Tootell (1995). *Borders of Multiple Visual Areas in Humans Revealed by Functional Magnetic Resonance Imaging*. Science **268**: 889-93.
- Sereno A.B. & J.H.R. Maunsell (1998). *Shape selectivity in primate lateral intraparietal cortex*. Nature **395**: 500-3.
- Sergent J. (1992). *Functional neuroanatomy of face and object processing - a PET study*. Brain **115**: 15-36.
- Siegel R.M. & R.A. Andersen (1988). *Perception of three-dimensional structure from motion in monkey and man*. Nature **331**: 259-61.
-

- Smith A., M. Greenlee, K. Singh, F. Kraemer & J. Hennig (1998). *The processing of first- and second-order motion in human visual cortex assessed by functional magnetic resonance imaging (fMRI)*. *Journal of Neuroscience* **18**(10): 3816-30.
- Snowden R.J., S. Treue, R.G. Erickson & R.A. Andersen (1991). *The response of area MT and VI neurons to transparent motion*. *Journal of Neuroscience* **11**(9): 2768-85.
- Song A.W., P. Jezzard & F.M. Lalonde (1997). *The effect of slice-selection profile on fMRI contrast*. 5th ISMRM meeting, Vancouver, Canada.
- Spitzer H., R. Desimone & J. Moran (1988). *Increased attention enhances both behavioral and neuronal performance*. *Science* **240**(4850): 338-40.
- Stoner G.R. & T.D. Albright (1992). *Neural correlates of perceptual motion coherence*. *Nature* **358**(6385): 412-4.
- Taira M., S. Mine, A. Georgopoulos, A. Murata & H. Sakata (1990). *Parietal cortex neurons of the monkey related to the visual guidance of hand movement*. *Experimental Brain Research* **83**(1): 29-36.
- Talairach J. & P. Turnoux (1988). *Co-Planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain*. New-York, Thieme Medical.
- Tanaka K. & H.-A. Saito (1989). *Analysis of Motion of the Visual Field by Direction, Expansion/Contraction, and Rotation Cells Clustered in the Dorsal Part of the Medial Superior Temporal Area of the Macaque Monkey*. *Journal of Neuroscience* **62**(3): 626-41.
- Tanaka K., H. Saito, Y. Fukada & M. Moriya (1991). *Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey*. *Journal of Neurophysiology* **66**(1): 170-89.
- Tanaka K., Y. Sugita, M. Moriya & H. Saito (1993). *Analysis of object motion in the ventral part of the medial superior temporal area of the macaque visual cortex*. *Journal of Neurophysiology* **69**(1): 128-42.
- Tarr M.J. & H.H. Bülthoff (1995). *Is human recognition better described by geon structural descriptions or by multiple views? Comment on Biederman and Gerhardstein (1993)*. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance* **21**(6): 1494-505.
- Thorpe S., D. Fize & C. Marlot (1996). *Speed of processing in the human visual system*. *Nature* **381**(6582): 520-2.
- Tootell R.B. & J. Taylor (1995). *Anatomical evidence for MT and additional cortical visual areas in humans*. *Cerebral Cortex* **5**(1): 39-55.
- Tootell R.B., J. Reppas, A. Dale, R. Look, M. Sereno, R. Malach, T. Brady & B. Rosen (1995a). *Visual motion aftereffect in human cortical area MT revealed by functional magnetic resonance imaging [see comments]*. *Nature* **375**: 139-41.
- Tootell R.B., J.B. Reppas, K.K. Kwong, R. Malach, R.T. Born, T.J. Brady, B.R. Rosen & J.W. Belliveau (1995b). *Functional analysis of human MT and related areas using magnetic resonance imaging*. *The Journal of Neuroscience* **15**(4): 3215-30.
- Tootell R.B., A.M. Dale, M.I. Sereno & R. Malach (1996). *New images from human visual cortex*. *Trends in Neuroscience* **19**(11): 481-9.
- Tootell R.B., J.D. Mendola, N.K. Hadjikhani, P.J. Ledden, A.K. Liu, J.B. Reppas, M.I. Sereno & A.M. Dale (1997). *Functional analysis of V3A and related areas in human visual cortex*. *The Journal of Neuroscience* **17**(18): 7060-78.

-
- Tootell R.B., N. Hadjikhani, E. Hall, S. Marrett, W. Vanduffel, J. Vaughan & A. Dale (1998). *The retinotopy of visual spatial attention*. *Neuron* **21**(6): 1409-22.
- Treisman A. (1996). *The Binding Problem*. *Current Opinion in Neurobiology* **6**: 171-8.
- Treue S., M. Husain & R.A. Andersen (1991). *Human perception of structure from motion*. *Vision Research* **31**(1): 59-75.
- Treue S. & R. Andersen (1996). *Neural responses to velocity gradients in macaque cortical area MT*. *Visual Neuroscience* **13**(4): 797-804.
- Treue S. & J.H.R. Maunsell (1996). *Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST*. *Nature* **382**: 539-41.
- Treue S. & J. Martinez Trujillo (1999). *Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex*. *Nature* **399**(6736): 575-9.
- Ullman S. (1979). *The interpretation of structure from motion*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **203**: 405-26.
- Ullman S. (1984). *Maximizing rigidity: the incremental recovery of 3-D structure from rigid and nonrigid motion*. *Perception* **13**: 255-74.
- Ungerleider L. & M. Mishkin (1982). *Two cortical visual pathways*, in "Analysis of visual behavior". D.J. Ingle, M.A. Goodale & R.J.W. Mansfield. Cambridge, MA, MIT Press: 549-86.
- Ungerleider L.G. & J.V. Haxby (1994). *'What' and 'Where' in the Human Brain*. *Current Opinion in Biology* **4**: 157-65.
- Vaina L.M. (1989). *Selective Impairment of Visual Interpretation Following Lesions of the Right Occipito-Parietal Area in Humans*. *Biological Cybernetics* **61**: 347-59.
- Vaina L.M., M. Lemay, D.C. Bienfang, A.Y. Choi & K. Nakayama (1990). *Intact "Biological Motion" and "Structure from Motion" Perception in a Patient with Impaired Motion Mechanisms : A Case Study*. *Visual Neuroscience* **5**: 353-69.
- Van Essen D.C. & S. Zeki (1978). *The topographic organization of rhesus monkey prestriate cortex*. *Journal of Neurophysiology (London)* **277**: 193-226.
- Van Essen D.C., J. Maunsell & J. Bixby (1981). *The middle temporal visual area in the macaque: myeloarchitecture, connections, functional properties and topographic organization*. *Journal of Comparative Neurology* **199**(3): 293-326.
- Van Essen D.C., C.H. Anderson & D.J. Felleman (1992). *Information Processing in the Primate Visual System: An Integrated Systems Perspective*. *Science* **255**: 419-23.
- Van Essen D.C. & H.A. Drury (1997). *Structural and functional analyses of human cerebral cortex using a surface-based atlas*. *The Journal of Neuroscience* **17**(18): 7079-102.
- Van Oostende S., S. Sunaert, P. Van Hecke, G. Marchal & G. Orban (1997). *The kinetic occipital (KO) region in man: an fMRI study*. *Cerebral Cortex* **7**(7): 690-701.
- Vazquez A. & D. Noll (1998). *Nonlinear aspects of the BOLD response in functional MRI*. *Neuroimage* **7**(2): 108-18.
- Watson J.D.G., R. Myers, R.S. Frackowiak, J.V. Hajnal, R.P. Woods, J.C. Mazziotta, S. Shipp & S. Zeki (1993). *Area V5 of the Human Brain: Evidence from a Combined Study Using Positron Emission Tomography and Magnetic Resonance Imaging*. *Cerebral Cortex* **3**(2): 79-94.
-

- Weber B., U. Schwarz, S. Kneifel, V. Treyer & A. Buck (2000). *Hierarchical visual processing is dependent on the oculomotor system*. *Neuroreport* **11**(2): 241-7.
- Wiener E., L. Schad, K. Baudendistel, M. Essig, E. Müller & W. Lorenz (1996). *Functional MR imaging of visual and motor cortex stimulation at high temporal resolution using a FLASH technique on a standard 1.5 Tesla scanner*. *Magnetic Resonance Imaging* **14**(5): 477-83.
- Worsley K.J. & K.J. Friston (1995). *Analysis of fMRI time-series revisited - again*. *Neuroimage* **2**: 173-81.
- Xiao D.K., V.L. Marcar, S.E. Raiguel & G.A. Orban (1997). *Selectivity of Macaque MT/V5 Neurons for Surface Orientation in Depth Specified by Motion*. *European Journal of Neuroscience* **9**: 956-64.
- Young M.P. (1992). *Objective analysis of the topological organization of the primate cortical visual system*. *Nature* **358**(6382): 152-5.
- Zarahn E., G.K. Aguirre & M. D'Esposito (1997). *Empirical Analysis of BOLD fMRI Statistics. I. Spatially Unsmoothed Data Collected under Null-Hypothesis Conditions*. *Neuroimage* **5**: 179-97.
- Zeki S. (1990). *La construction des images par le cerveau*. *La Recherche* **21**(222): 712-21.
- Zeki S. (1991). *Cerebral Akinetopsia (Visual Motion Blindness)*. *Brain* **114**: 811-24.
- Zeki S., J.D.G. Watson, C.J. Lueck, K.J. Friston, C. Kennard & R.S. Frackowiak (1991). *A Direct Demonstration of Functional Specialization in Human Visual Cortex*. *The Journal of Neuroscience* **11**(3): 641-9.
- Zeki S., J. Watson & R. Frackowiak (1993). *Going beyond the information given: the relation of illusory visual motion to brain activity*. *Proceedings of the Royal Society of London B* **252**(1335): 215-22.
- Zihl J., D. Von Cramon, N. Mai & C. Schmid (1991). *Disturbance of movement vision after bilateral posterior brain damage further evidence and follow up observations*. *Brain* **114**: 2235-52.

Publications sur le travail présenté

- A.-L. Paradis, P.-F. Van de Moortele, D. Le Bihan, J.-B. Poline, *Slice acquisition order and BOLD frequency content: an event-related functional magnetic resonance imaging study*. Magma (sous presse).
- I. Klein, A.-L. Paradis, S. Kosslyn, J.-B. Poline, D. Le Bihan, *Transient activity in human striate cortex during visual imagery: an event-related fMRI study*. J Neurophysiol 12 (supplement 2): 15-23 (2000).
- A.-L. Paradis, V. Cornilleau-Pérès, J. Droulez, P.-F. Van de Moortele, E. Lobel, A. Berthoz, D. Le Bihan, J.-B. Poline, *Visual perception of motion and 3D structure from motion: an fMRI study*. Cerebral Cortex (2000).
- A. Andrade, A.-L. Paradis, S. Rouquette, J.-B. Poline, *Ambiguous results in functional neuroimaging data analysis due to covariate correlation*. Neuroimage 10(4): 483-6 (1999).
- P.-F. Van de Moortele, B. Cerf, E. Lobel, A.-L. Paradis, A. Faurion, D. Le Bihan, *Latencies in fMRI time-series: effect of slice acquisition order and perception*. NMR Biomed 10(4-5): 230-6 (1997).
- V. Cornilleau-Pérès, A.-L. Paradis, J. Droulez, *Visual Perception of 3D shape from motion: multisensory integration and cortical bases* in: Vision and Action, L.R. Harris and M. Jenkins (Eds.) Cambridge University Press, pp 231-249 (1998).

Annexe 1 : Compléments de méthodes sur l'expérience d'imagerie mentale

Sujets

Huit sujets (quatre hommes et quatre femmes), âgés de 20 à 25 ans ont participé à l'expérience.

Acquisitions

Les expériences ont été effectuées sur l'imageur Bruker 3 Tesla du SHFJ. Les images fonctionnelles ont été acquises en utilisant une séquence echo-planar à écho de gradient offrant une pondération en T2* (TE = 40 ms, angle de bascule de 90°). Pour chaque sujet, les volumes fonctionnels comprenaient dix-huit coupes de 64x64 pixels (pour un champ de vue de 19,2 x 30 cm) et de 5 mm d'épaisseur placées de façon à couvrir l'intégralité du cortex occipital. Le temps de répétition des acquisitions était de 2 secondes.

Afin que les sujets puissent entendre facilement les instructions verbales sans être gênés par le bruit de la séquence echo-planar, la première acquisition de chaque période d'essai était éliminée au profit d'une acquisition silencieuse sans codage en fréquence (suppression du gradient de lecture). Cette première acquisition ne permettant pas de reconstruire une image, le volume correspondant a été remplacé pour l'analyse par la moyenne de l'acquisition suivante et de la précédente.

Pour chaque sujet, il a également été réalisé une image de haute résolution (1,5 x 1,5 x 1 mm), pondérée en T1, destinée à fournir une information anatomique individuelle.

Les stimuli auditifs et visuels étaient délivrés par un PC par l'intermédiaire du logiciel « EXPE5 » (Pallier C. & Dupoux E. LSCP, EHESS-CNRS, Paris) permettant de synchroniser stimulation et acquisition IRM. Les temps de réaction ont été mesurés entre le début du stimulus auditif et la pression du sujet sur le bouton. Toutes les acquisitions ont été réalisées dans le noir complet.

Traitement préalable des images

Les signaux temporels des acquisitions fonctionnelles ont été recalés entre les coupes de façon à éliminer le délai introduit par l'acquisition multi-coupes. Les images fonctionnelles ont également été corrigées pour les mouvements des sujets en cours d'acquisition. Les images fonctionnelles et anatomiques ont ensuite subi une même série de transformations linéaires destinées les placer dans le système de coordonnées stéréotaxique. Les transformations ont été déterminées en mettant les images anatomiques des sujets en correspondance avec l'image de référence proposée par l'institut neurologique de Montréal. Après cette normalisation, les images fonctionnelles et anatomiques présentaient des voxels isotropes de respectivement 3 et 1,5 mm de côté. Un lissage gaussien de 5 mm a finalement été appliqué aux images fonctionnelles.

Annexe 2 : Analyse des réponses de V5

1 Tests sur le signal moyen de V5

Pour chaque sujet, nous avons effectué la moyenne du signal BOLD sur l'ensemble des voxels de la région de V5, à gauche (g) et à droite (d). Nous avons ensuite calculé sur ces signaux moyens le pourcentage de variation (%) lié au protocole expérimental (RM - ST ; RM - EX ou RM - SP3D), ainsi que la valeur du test T. Nous avons indiqué à titre indicatif la probabilité associée à cette valeur de T.

Tableau 34 : Tests sur le signal moyen de V5 gauche et droite (8 sujets)

<i>Sujet</i>		RM - ST			RM - EX			RM - SP3D		
		%	<i>test T</i>	<i>p</i>	%	<i>test T</i>	<i>p</i>	%	<i>test T</i>	<i>p</i>
DC	g	1,9	28	<0,001	0,55	9,1	<0,001	0,46	8,4	<0,001
	d	2,25	26,4	<0,001	0,54	7,5	<0,001	0,08	1,21	n.s.
JL	g	1,77	16,64	<0,001	0,82	8,79	<0,001	0,34	3,02	0,01
	d	1,86	15,9	<0,001	0,71	5,8	<0,001	0,41	3,76	0,01
LD	g	1,59	17,02	<0,001	0,16	2,01	n.s.	0,32	3,79	0,01
	d	1,62	15,63	<0,001	0,16	1,67	n.s.	0,05	0,65	n.s.
LZ	g	2,11	23,72	<0,001	0,16	1,11	n.s.	-0,23	-1,5	n.s.
	d	2,4	21,64	<0,001	0,17	1,06	n.s.	0,04	0,23	n.s.
PC	g	1,35	10,06	<0,001	0,25	2,07	n.s.	0,34	3,27	0,01
	d	1,5	14,45	<0,001	0,37	3,22	0,01	0,39	4,81	0,001
PK	g	1,65	21,4	<0,001	0,08	1,06	n.s.	0,45	3,88	0,001
	d	1,4	17,62	<0,001	-0,21	-2,5	0,05	0,3	2,43	0,05
SA	g	1,24	9,52	<0,001	0,04	0,57	n.s.	0,12	1,59	n.s.
	d	0,72	9,19	<0,001	0,14	2,75	0,05	0,33	5,54	<0,001
VH	g	1,77	12,94	<0,001	0,02	0,23	n.s.	0,03	0,32	n.s.
	d	1,68	15,71	<0,001	-0,006	-0,05	n.s.	-0,21	-1,71	n.s.

Pour l'expérience RM / ST la variation du signal moyen vaut 1,68 % en moyenne sur tous les sujets et atteint jusqu'à 2,5 %. Pour les expériences RM / EX et RM / SP3D, la variation est bien plus faible, de l'ordre de 0,25 % pour RM - EX et 0,20 % et RM - SP3D avec des variations maximales de 0,82 et 0,45, respectivement. Au niveau individuel ces variations de signal ne sont pas toujours significatives (n.s.). On remarque cependant une tendance dans le sens d'une plus forte activité pour le stimulus RM que pour les stimuli EX ou SP3D.

2 Test de corrélation entre aires V5 symétriques

Nous avons indiqué pour chaque sujet, l'origine du signal testé, la localisation des régions trouvées par l'analyse de corrélation.

L'analyse de corrélation a été faite séparément pour les trois expériences décrites p 99.

Nous avons souligné en grisé la (les) lignes correspondant aux résultats de l'aire symétrique à celle dont le signal a été testé.

Tableau 35: Analyse sur les signaux des trois expériences (7 sujets)

Expériences			RM / ST		RM / EX		RM / EX	
<i>Sujet</i>	<i>Signal testé</i>	<i>Lieu des réponses</i>	<i>Z-score max.</i>	<i>P région</i>	<i>Z-score max.</i>	<i>P région</i>	<i>Z-score max.</i>	<i>P région</i>
JL	V5 g	V5 g	7.82	<0.001	8.09	<0.001	7.98	<0.001
		V5 d	6.80	<0.001	7.34	<0.001	6.78	<0.001
		Pôle occip.	5.32	0.020	3.99	0.863	4.09	0.766
		Pôle occip.	4.33	0.482	3.68	0.995	3.73	0.989
	V5 d	V5 d	8.05	<0.001	8.37	<0.001	7.93	<0.001
		V5 g	6.43	0.001	7.02	<0.001	7.22	<0.001
		Pôle occip.	5.21	0.029	-	-	-	-
		Extrastrié g	4.90	0.083	-	-	4.28	0.538
		Extrastrié d	-	-	4.42	0.374	4.27	0.554
		-	-	-	-	-	-	-
LD	V5 d	V5 d	7.47	<0.001	6.90	<0.001	6.76	<0.001
		V5 d lat.	4.50	0.297	-	-	-	-
		V5 g	7.12	<0.001	4.85	0.065	5.05	0.007
		V5 g sup.	5.31	0.021	-	-	-	-
		Extrastrié d	-	-	4.80	0.115	-	-
		Extrastrié g	-	-	4.70	0.098	-	-
		Pariétal d	-	-	-	-	4.62	0.207
		Temp. lat. g	-	-	-	-	4.50	0.297
LZ	V5 d	V5 d	6.11	0.001	7.30	<0.001	7.50	<0.001
		‘	-	-	-	-	7.31	<0.001
		V5 g	5.02	0.022	6.23	<0.001	5.45	0.001
		‘	-	-	5.25	0.010	-	-
		Extrastrié d	4.60	0.093	-	-	4.78	0.046
		Extrastrié g	4.02	0.511	4.90	0.010	6.26	<0.001
		Pôle occip.	-	-	4.77	0.052	-	-

MB	V5 g	V5 g	6.90	<0.001	5.52	0.009	5.80	0.004
		V5 d	5.52	0.010	3.90	0.604	4.18	0.193
		Extrastrié g	-	-	-	-	4.72	0.138
		?	-	-	4.76	0.118	-	-
PC	V5 d	V5 d	5.47	0.005	7.11	<0.001	6.76	<0.001
		V5 g	4.29	0.390	6.88	<0.001	4.97	0.010
		Extrastrié g	-	-	4.58	0.219	-	-
	V5 g	V5 g	6.07	0.002	6.32	<0.001	6.38	0.001
		‘	-	-	5.49	0.011	-	-
		V5 d	4.03	0.035	6.61	<0.001	-	-
		Extrastrié d	-	-	4.86	0.090	-	-
PK	V5 d	V5 d	6.90	<0.001	6.68	<0.001	7.76	<0.001
		V5 d (ant.)	-	-	-	-	5.21	0.018
		V5 g	5.68	0.001	5.53	<0.001	6.95	<0.001
		V5 g (ant.)	-	-	-	-	5.43	0.002
		Pariétoccip	-	-	4.77	<0.001	-	-
		frontal d	5.42	0.015	-	-	-	-
		frontal g	4.85	0.073	-	-	-	-
VH	V5 d	V5 d	7.92	<0.001	-	-	7.85	<0.001
		V5 g	5.78	0.003	-	-	5.09	0.001
		Pariétal	6.01	0.002	-	-	-	-

Annexe 3 : programme de stimulation visuelle

On détermine par le biais d'un fichier de paramètre les courbures de chaque objet ainsi que le décours temporel de l'expérience — i.e. la succession des formes affichées, les changements de couleur des points ou les sauts d'orientation de l'oscillation.

Deux procédures tournent en parallèle. L'une gère l'affichage et l'enregistrement des données et l'autre gère les horloges et la communication TTL par le port parallèle.

L'affichage utilise deux espaces de mémoire graphique : l'écran et une mémoire tampon.

Pour chaque image, avant le rafraîchissement d'écran, la procédure d'affichage attribue la couleur des points et calcule leur position sur l'écran en fonction du mouvement et de la forme à représenter. Elle efface la mémoire tampon et y écrit les points antialiasés dans leur nouvelle position. Elle permute ensuite les deux mémoires graphiques de façon à ce que les points apparaissent dans leur nouvelle position à l'écran.

Pour calculer la position des points à chaque image, on effectue la rotation en profondeur des points en 3D puis on projette les points de l'objet 3D sur l'écran 2D. La rotation en profondeur est effectuée à partir de la position centrale de façon à ne pas cumuler des erreurs d'arrondi éventuellement différentes pour chaque point.

Par ailleurs, changer de forme à n'importe quel moment de l'oscillation nécessiterait de projeter les positions 2D des points à l'écran sur un objet 3D ayant la même orientation dans l'espace que l'objet courant, afin de retrouver les coordonnées 3D des points sur le nouvel objet. Pour ne pas ralentir le calcul et risquer de perdre la fluidité du mouvement, nous avons donc choisi de toujours effectuer les changements de forme lorsque l'objet passe par la position de face. Après avoir distribué les points sur l'écran 2D, on calcule donc une fois pour toute, par projection, la position 3D des points sur les formes présentées dans l'expérience. Cette position est mémorisée pour toute la durée de l'expérience.

Les changements d'orientation du mouvement ont également lieu au passage de l'objet par la position faciale de départ.

La procédure de communication lit le port parallèle toutes les millisecondes et transmet à la procédure d'affichage l'arrivée d'une instruction TTL. L'instruction TTL peut venir de l'imageur ou des boutons de réponse des sujets. Le signal TTL envoyé par l'imageur à chaque acquisition indique au programme à partir de quel moment passer à l'étape suivante dans le décours temporel de la stimulation — le décours temporel de la stimulation ayant été défini au préalable dans un fichier de paramètres. Le signal TTL issu des boutons de réponse arrête le chronomètre mis en route à l'affichage d'une transition de stimulation, permettant ainsi une mesure des temps de réaction .

En pratique, la prise en compte effective de l'instruction TTL par la procédure d'affichage dépend du moment où intervient l'instruction dans la boucle d'affichage mais surtout du moment où elle intervient dans la période d'oscillation de la forme. En effet, nous avons décidé les transitions n'auraient lieu que lorsque la forme passe par sa position de départ (1 fois par seconde environ). On calcule donc le temps écoulé entre la réception de l'instruction TTL et la prise en compte effective de cette instruction — à savoir l'affichage de la première image tenant compte des modifications de la stimulation. Ce temps peut en particulier être utilisé au cours de l'analyse pour tenir compte des instants réels de début de stimulation par rapport à l'acquisition. Le moment de prise en compte de l'instruction par la procédure d'affichage met également à zéro le chronomètre qui mesurera le temps de réaction des sujets.

Projection polaire des points sur les formes 3D en position faciale : exemple du paraboloïde

Les projections utilisées pour passer des coordonnées écran (2D) aux coordonnées objet (3D) sont des projections polaires. En particulier, la distance de visualisation (dist_visu) entre l'œil du sujet et l'écran intervient dans le calcul.

Convention des coordonnées :

(ix, iy) coordonnées écran ; (x, y, z) coordonnées 3D ; (0, 0, 0) = centre de l'écran

x = axe horizontal orienté vers la droite ;

y = axe vertical orienté vers le haut ;

z = axe de visée orienté vers l'observateur (les points derrière l'écran ont des z négatifs).

Équation du paraboloïde: $z = (x^2 + y^2) / r$

Projection polaire : $x/(dist_visu-z) = ix/d$

et $y/(dist_visu-z) = iy/dist_visu$

$$\Rightarrow \text{pour } Z = z/dist_visu, \quad \mathbf{A Z^2 - 2B Z + C = 0}$$

avec $A = x^2 + y^2$

$$B = x^2 + y^2 + r * dist_visu / 2$$

$$C = x^2 + y^2$$

$$\Delta = B^2 - A*C \quad \text{et donc } Z = (B \pm \sqrt{\Delta}) / A$$

d'où : $z = dist_visu * (B - \sqrt{\Delta}) / A$; (NB: $z < 0$, cf. origine des z sur l'écran)

On calcule enfin les coordonnées 3D par projection polaire :

$$x = (dist_visu - z) * ix / dist_visu;$$

$$y = (dist_visu - z) * iy / dist_visu.$$

Annexe 4 : Étude psychophysique préliminaire

1 Test des temps de réaction

Les premiers tests ont été réalisés sur des paramètres de transition de mouvement égalisant l'accélération avec les transitions de forme. Les transitions de couleur correspondaient à un changement de 50% des points. De gauche à droite, chaque graphique indique les temps de réaction moyens du sujet aux transitions de mouvement, forme et couleur. Les barres verticales indiquent l'écart-type de ces réponses.

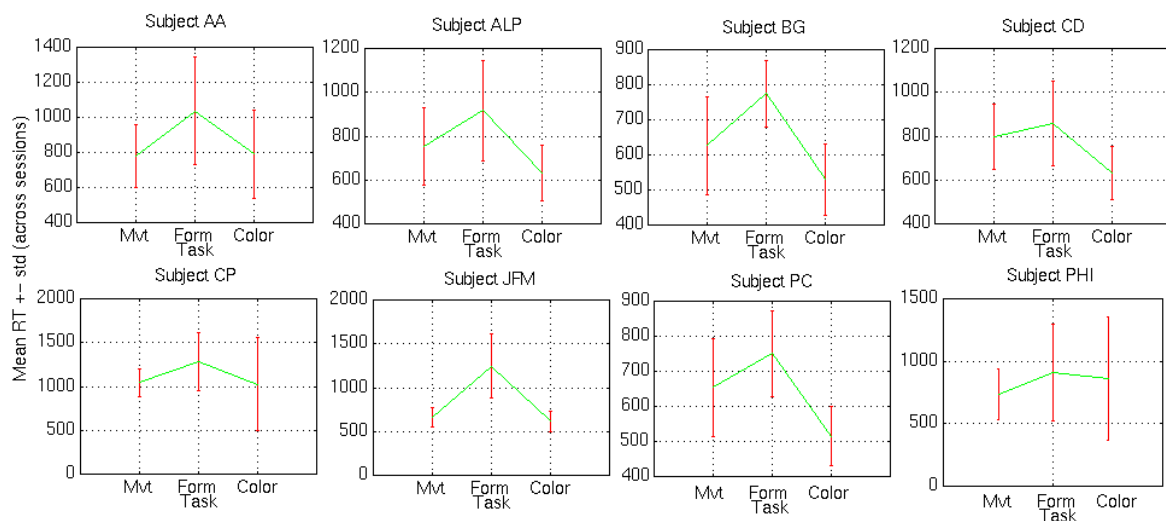


Figure 71 : Temps de réaction aux différents types de transition

On observe que, pour les 8 sujets testés, la détection du changement de forme est systématiquement plus lente que la détection du mouvement ou du changement de couleur. Cependant, au niveau individuel, les différences ne sont significatives que chez trois sujets entre les réactions à la forme et à la couleur, et chez un sujet entre les réactions à la forme et au mouvement (en gras dans Tableau 36).

Tableau 36 : Tests et probabilités associés à la différence des temps de réaction

Sujet	Forme - Mouvement		Forme - Couleur		Mouvement - Couleur	
	T	p	T	p	T	p
AA	0,724	0,235	0,614	0,270	-0,041	0,4838
ALP	0,563	0,287	1,091	0,139	0,559	0,289
BG	0,873	0,193	1,763	0,042	0,560	0,289
CD	0,245	0,404	0,987	0,164	0,870	0,194
CP	0,635	0,264	0,406	0,343	0,039	0,485
JFM	1,525	0,066	1,632	0,053	0,271	0,394
PC	0,527	0,301	1,589	0,061	0,851	0,200
PHI	0,411	0,341	0,127	0,450	-0,190	0,425

2 Test sur l'apprentissage

Nous avons demandé à 4 sujets de réaliser plusieurs fois la même expérience afin d'étudier les variations des temps de réaction et taux de détection en fonction de l'apprentissage. Les sessions étaient étalées sur deux jours avec trois sessions le premier jour. Les quatre figures suivantes montrent les variations en fonction du type de tâche effectué.

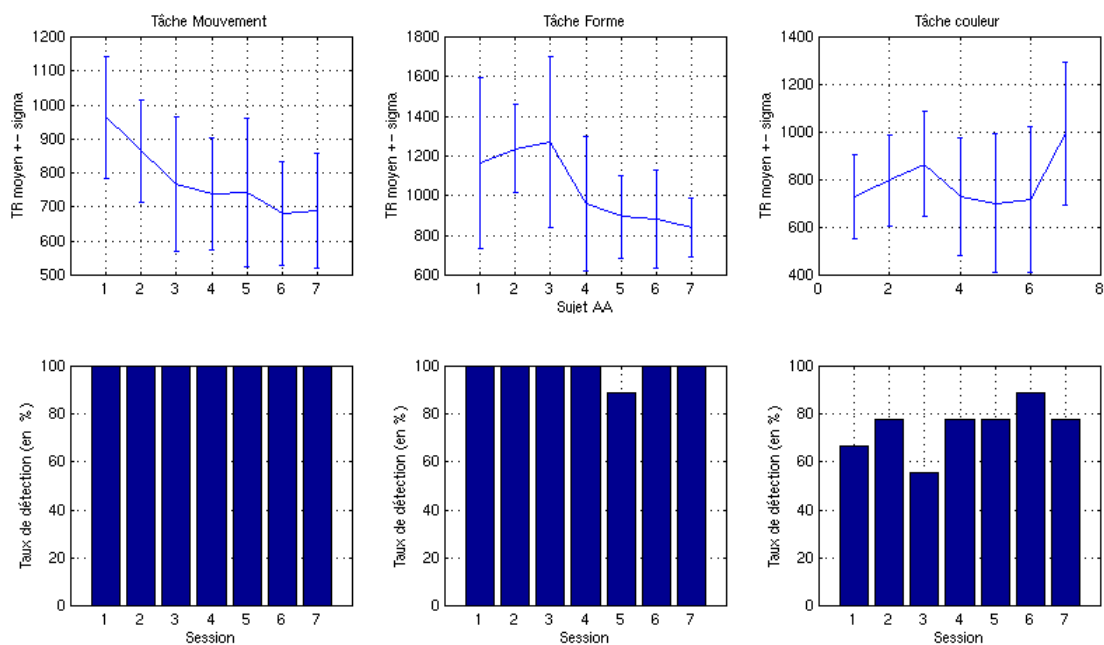


Figure 72 : Sujet AA

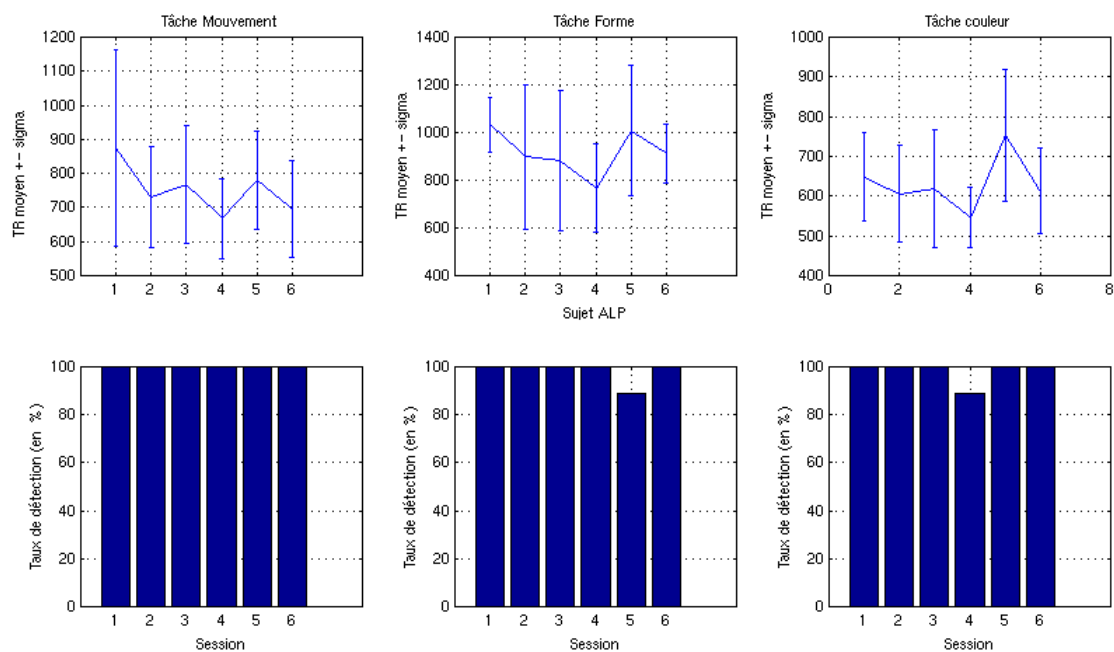


Figure 73 : Sujet ALP

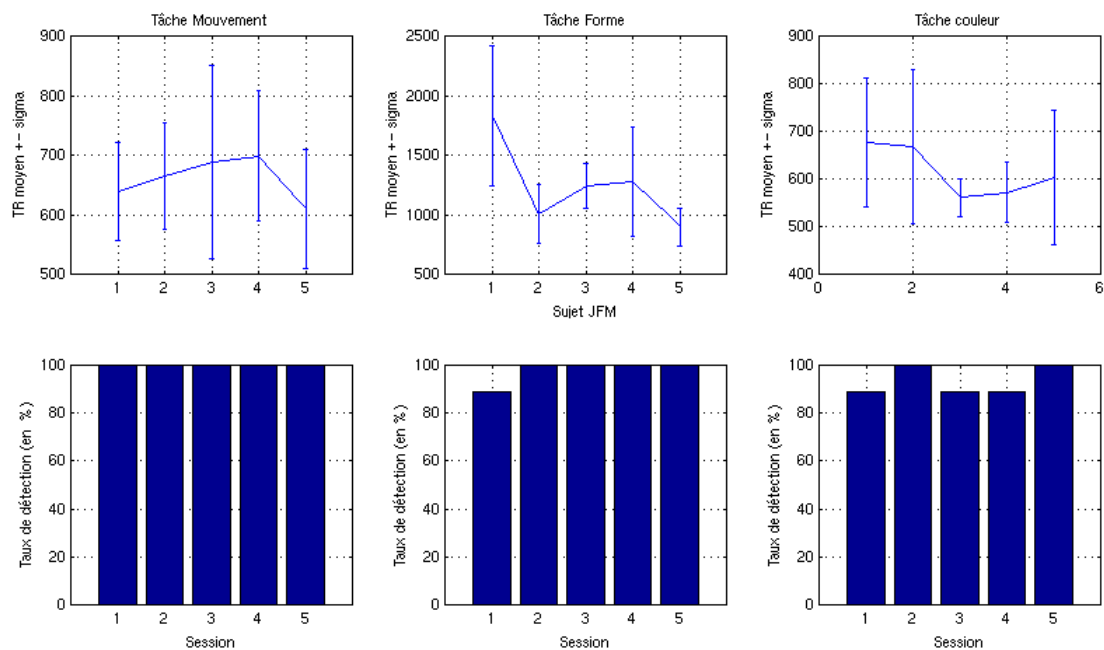


Figure 74 : Sujet JFM

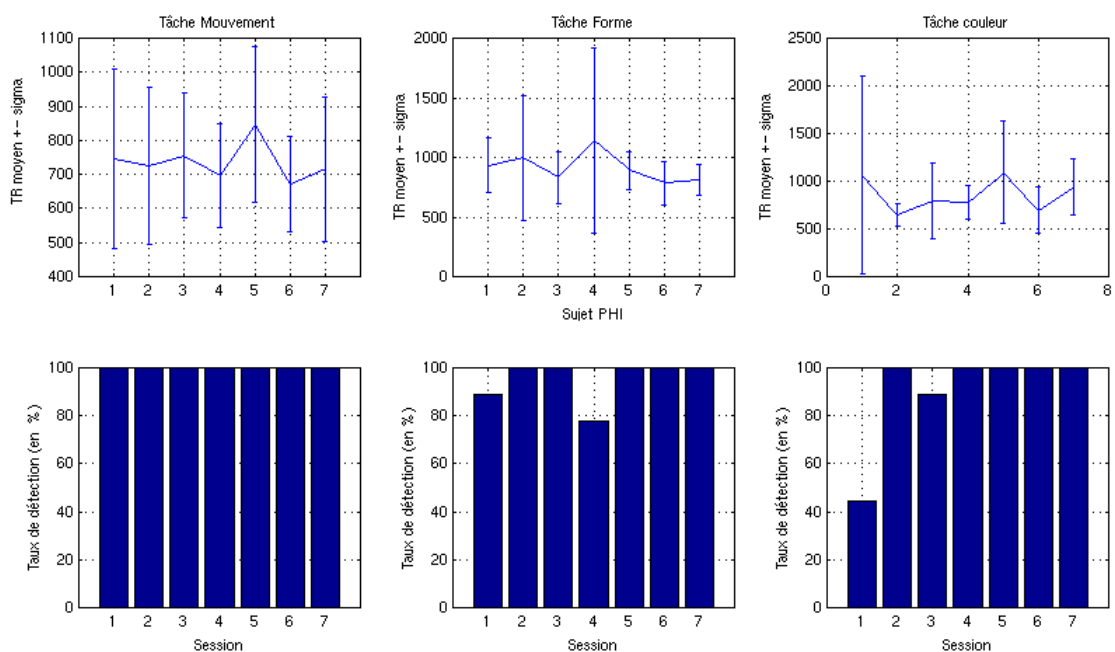


Figure 75 : Sujet PHI

Les résultats montrent qu'en moyenne deux sessions d'apprentissage suffisent pour stabiliser les performances. Cependant, en raison du changement que peut impliquer le fait de réaliser l'expérience dans l'imageur, nous avons choisi de faire subir à tous les sujets trois sessions d'entraînement préalables.

Les figures suivantes résument ces résultats sur un graphique 3D et montrent la variation globale du temps de réponse en fonction de l'apprentissage.

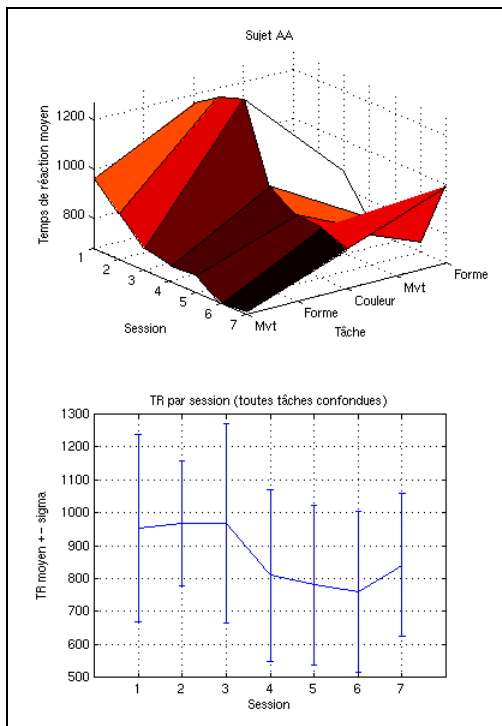


Figure 76 : Sujet AA

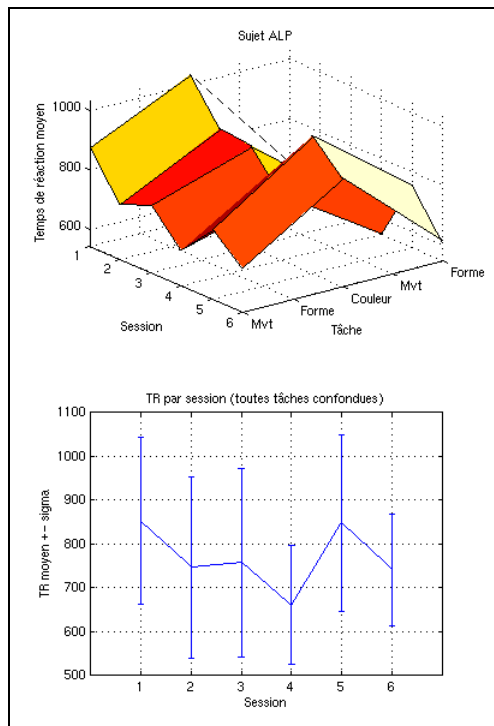


Figure 77 : Sujet ALP

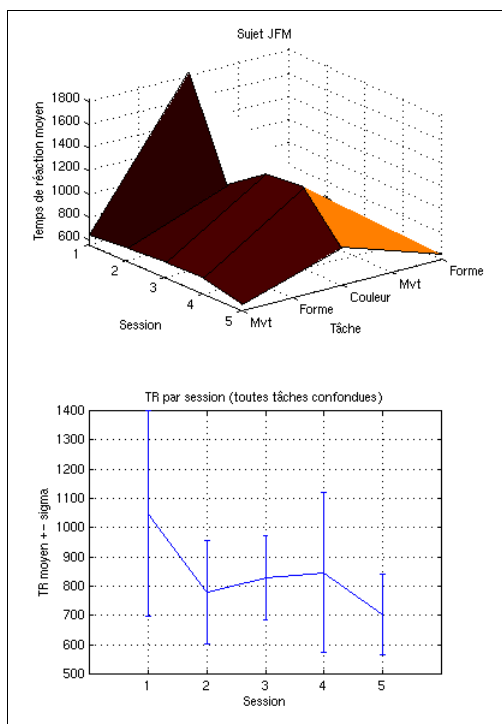


Figure 78 : Sujet JFM

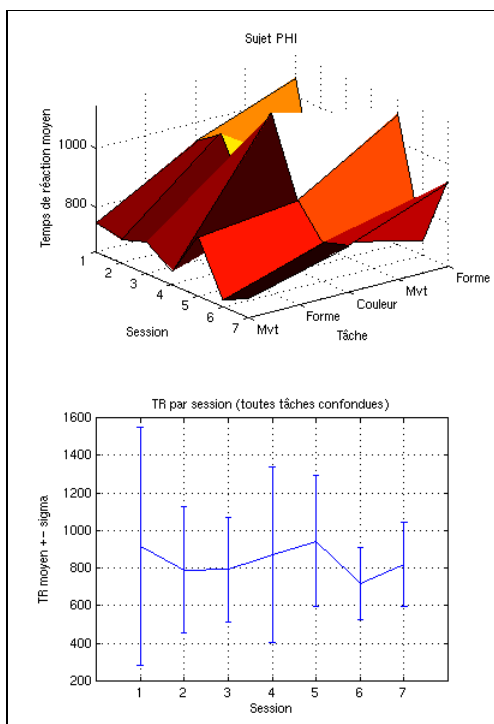


Figure 79 : Sujet PHI

3 Ajustement des paramètres de transition

Nous avons créé des séquences de stimulation utilisant différentes valeurs de paramètres pour les transitions de couleur et de mouvement. Le mouvement pouvait changer d'orientation par sauts de 20 à 90°. Quant au changement de couleur, il pouvait concerner entre 20 et 100% des points. Nous avons analysé les temps de réaction de cinq sujets au cours de ces séquences de stimulation en fonction des paramètres des transitions. Notons que tous les sujets n'ont pas subi le même nombre d'expériences. Dans le pire cas (AS), nous n'avons que 4 points d'échantillonnage par valeur du paramètre de couleur. Le temps de réponse au changement de forme est évalué à partir d'un minimum de 12 événements.

Tableau 37 : Nombre de transitions présentées par valeur de paramètre

Sujet	Forme	Mouvement						Couleur							
		15	30	45	60	75	90	20	30	40	50	60	80	90	100
AS	12	6	6	6	6	6	6	4	-	4	4	4	4	-	4
MW	30	7	7	7	7	7	7	6	-	6	6	6	6	-	6
AP	48	6	22	6	22	6	22	5	14	5	5	14	5	14	5
IK	12	-	12	-	12	-	12	-	12	-	-	12	-	12	-
LN	18	-	18	-	18	-	18	-	18	-	-	18	-	18	-

Nous avons rassemblé dans le Tableau 38 et Tableau 39 les temps de réaction et taux de détection par sujet, en fonction des paramètres de transition. Les valeurs de ψ indiquent l'amplitude de changement d'orientation de l'axe d'oscillation de la surface 3D et les pourcentages correspondent aux taux de changement de couleur des points à l'écran. Les temps et taux de détection associés aux transitions de forme sont notées en première ligne de chaque tableau.

Les figures qui suivent montrent, pour chacun des cinq sujets la succession des tâches à réaliser, les taux de détection et temps de réponse pour chaque paramètre de transition de mouvement et de couleur. Les temps de réponse et taux de détection associés au changement de forme sont rappelés en première position de chaque graphique afin de faciliter la comparaison. Le graphique des fausses alarmes indique pour chaque réponse erronée, le type d'erreur — i.e. la transition à laquelle le sujet a réagi en regard de la tâche qui lui était demandée — et le nombre d'occurrences de ces erreurs.

On ne voit pas sur le graphique de succession des tâches les pauses réalisées par les sujets toutes les 6 minutes (1 scan = 2sec). La tâche « vitesse » n'a pas été analysée ici.

Le taux de détection des changements d'orientation égale celui des changements de forme pour des amplitudes comprises entre 20 et 45°, selon les sujets. Pour les cinq sujets, le temps de réponse décroît avec l'amplitude du changement d'orientation. Pour deux sujets (AS, IK et LN), le temps de réaction au changement d'orientation n'atteint le temps de réaction au changement de forme que pour la plus grande amplitude de changement testée (90°). Pour deux sujets (AP et MW), les temps de réaction sont équivalents dès que les changements d'orientation sont supérieurs 20°.

Pour les changements de couleur, on observe chez les cinq sujets des temps de réaction inférieurs à celui associé au changement de forme, et ce, quel que soit le pourcentage de points changeant de couleur. En revanche, le taux de détection s'accroît avec ce pourcentage et atteint son maximum pour des valeurs comprises entre 30 et 90% selon les sujets. En général, le taux de détection avoisine celui du changement de forme pour un pourcentage de changement d'environ 30-40%.

Tableau 38 : Taux de détection par sujet en fonctions des paramètres de transition

Sujets	AP	AS	IK	IK (exc0,1°)	LN	MW
Forme	90	100	83,33	83,33	88,89	90
$\psi = 15^\circ$	50	16,67	-	-	-	42,85
$\psi = 30^\circ$	95	33,33	50	83,33	83,33	85,71
$\psi = 45^\circ$	100	100	-	-	-	100
$\psi = 60^\circ$	100	83,33	100	100	100	100
$\psi = 75^\circ$	100	100	-	-	-	100
$\psi = 90^\circ$	100	100	100	100	100	100
20%	80	75	-	-	-	50
30%	100	-	91,67	33,33	88,89	-
40%	100	100	-	-	-	66,67
50%	100	100	-	-	-	100
60%	100	100	100	58,33	94,44	100
80%	100	100	-	-	-	83,33
90%	100	-	100	83,33	100	-
100%	100	100	-	-	-	100

Tableau 39 : Temps de réaction par sujet en fonction des paramètres de transitions

Sujets	AP	AS	IK	IK (exc 0,1°)	LN	MW
Forme	654.31 ± 110.57	747.60 ± 150.56	673.81 ± 73.72	677.03 ± 133,12	601.63 ± 82.11	702.56 ± 213.85
$\psi = 15^\circ$	910.86 ± 141.50	517.60 ± 0.00	-	-	-	1172.04 ± 527.35
$\psi = 30^\circ$	682.89 ± 188.89	1083.88 ± 447.52	921.94 ± 300.12	851,62 ± 179,82	734.68 ± 215.87	869.14 ± 303.17
$\psi = 45^\circ$	570.14 ± 37.00	1072.18 ± 353.62	-	-	-	719.10 ± 95.75
$\psi = 60^\circ$	619.44 ± 109.15	970.03 ± 426.39	761.23 ± 213.98	651,74 ± 63,16	608.86 ± 86.93	709.51 ± 108.24
$\psi = 75^\circ$	653.55 ± 82.37	925.43 ± 251.25	-	-	-	816.65 ± 271.15
$\psi = 90^\circ$	573.97 ± 105.24	775.09 ± 187.51	640.66 ± 137.83	672.51 ± 94,53	552.48 ± 88.68	733.50 ± 169.43
20%	642.07 ± 90.82	589.34 ± 25.53	-	-	-	611.20 ± 110.73
30%	526.81 ± 74.73	-	629.06 ± 172.32	700,02 ± 270,34	530.75 ± 175.60	-
40%	537.48 ± 86.83	555.07 ± 54.99	-	-	-	699.99 ± 234.17
50%	566.93 ± 71.58	463.08 ± 16.04	-	-	-	472.61 ± 84.31
60%	498.84 ± 95.07	438.20 ± 15.92	544.98 ± 56.38	538,61 ± 58,80	434.13 ± 47.49	530.82 ± 112.39
80%	520.81 ± 24.58	555.04 ± 102.26	-	-	-	513.73 ± 77.53
90%	488.75 ± 84.94	-	593.46 ± 184.21	668,63 ± 144,37	425.69 ± 35.70	-
100%	580.46 ± 77.53	654.53 ± 287.37	-	-	-	625.23 ± 192.06

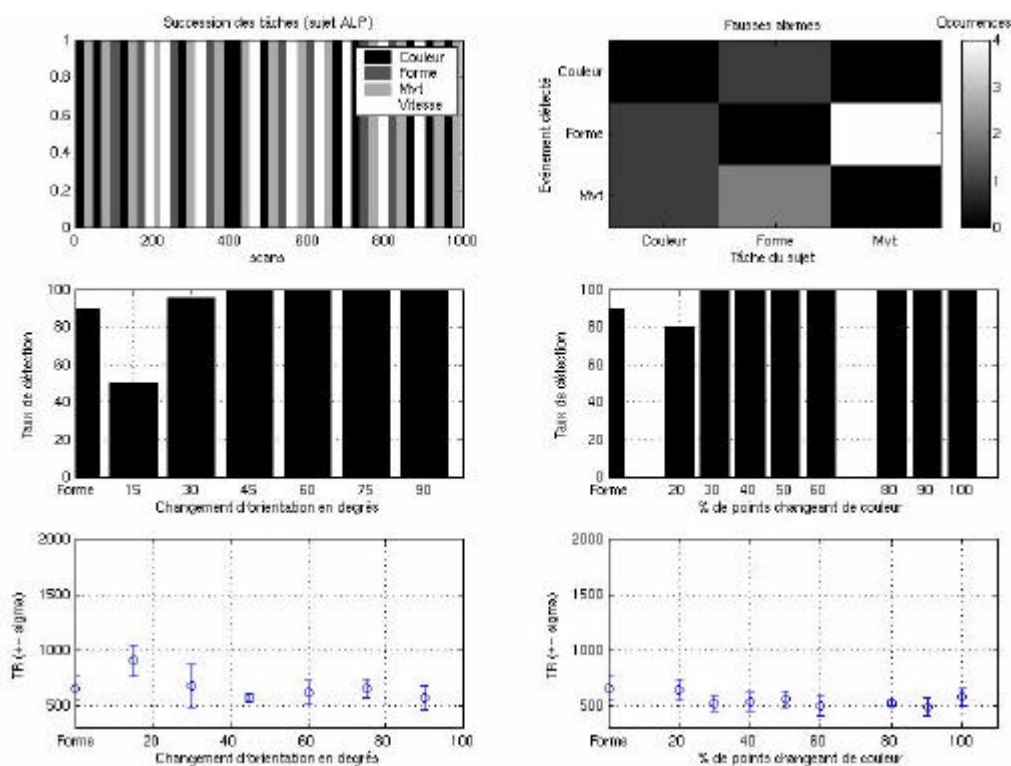


Figure 80 : Sujet ALP

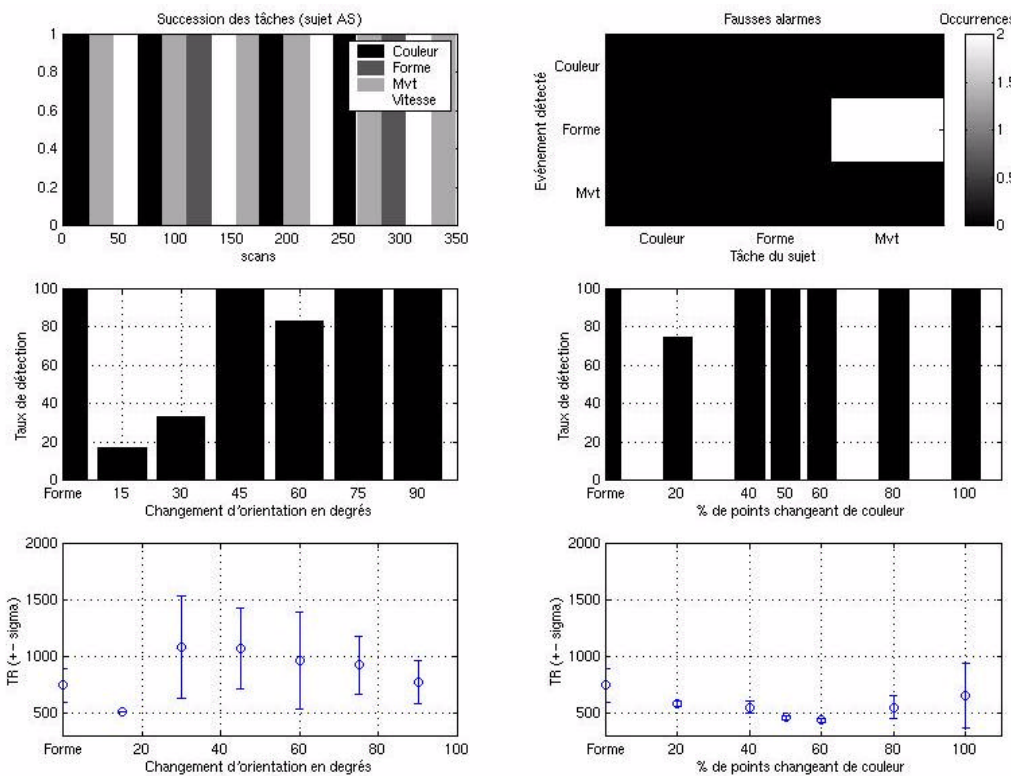


Figure 81 : Sujet AS

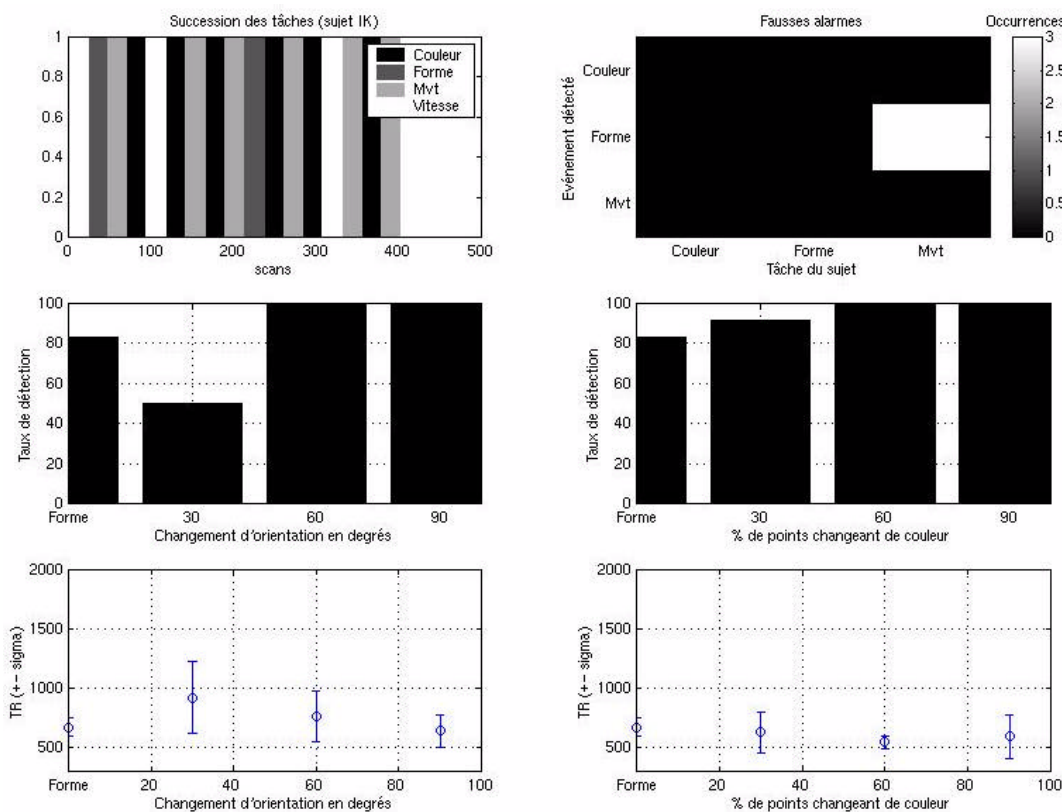


Figure 82 : Sujet IK

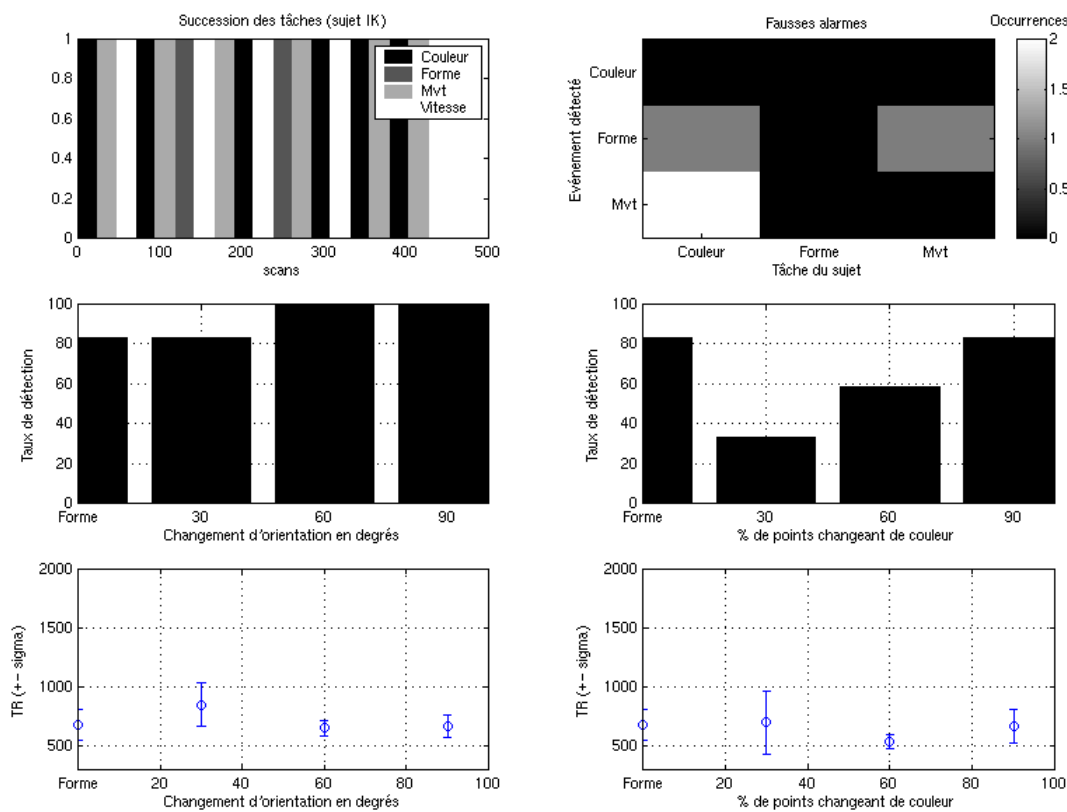


Figure 83 : Sujet IK, avec une excentricité de 0,1° pour les changements de couleur

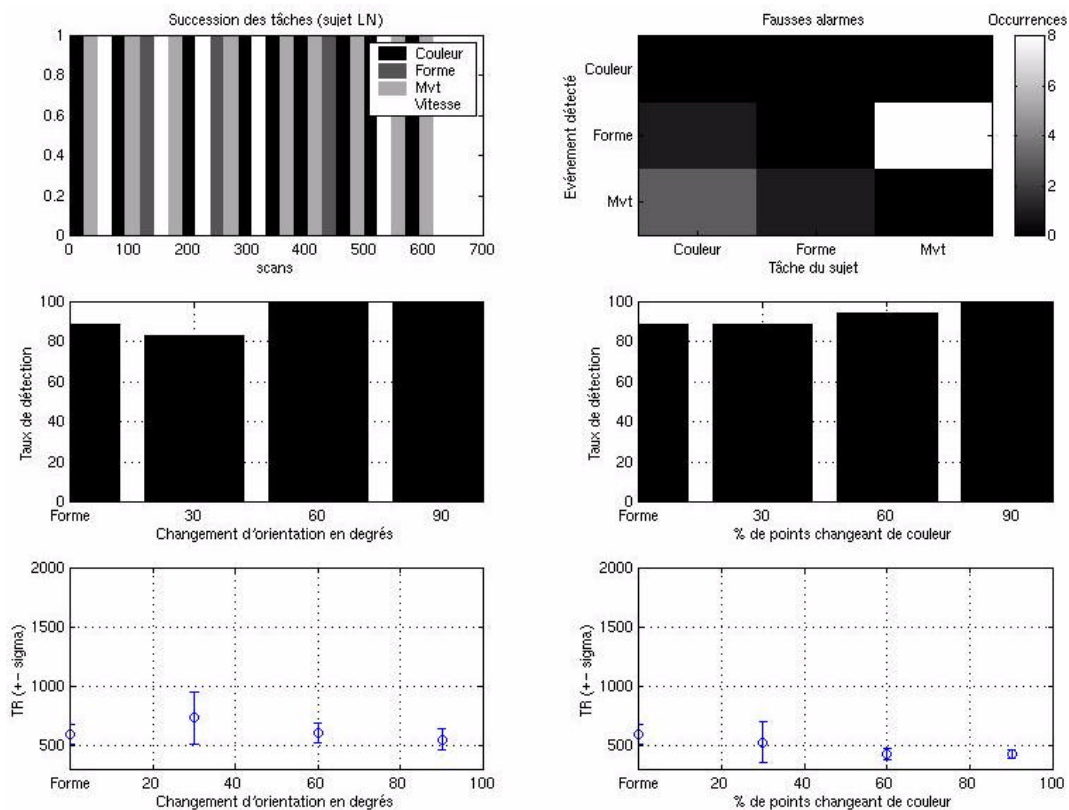


Figure 84 : Sujet LN

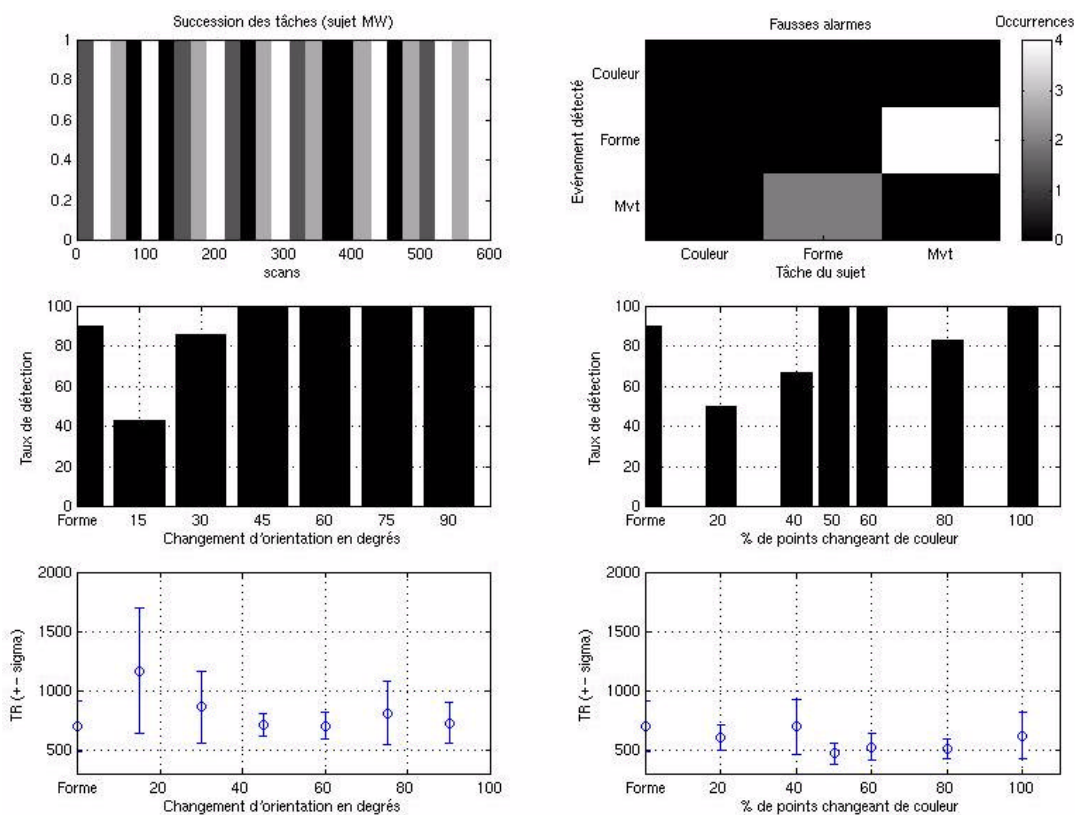


Figure 85 : Sujet MW

Annexe 5 : Résultats psychophysiques

Les figures qui suivent illustrent les performances des sujets associées aux expériences qu'ils ont réalisées dans l'imageur. Les résultats des deux sessions sont illustrés dans des séries de graphique séparées. Pour chaque session, les graphiques montrent :

En haut, à gauche : la succession temporelle des tâches. La tâche de couleur est représentée en noir, la tâche de forme, en gris, et la tâche de mouvement, en blanc.

En haut, à droite : les types et nombres de fausses alarmes. Le nombre d'occurrences de chaque erreur est indiqué par l'échelle de gris. La valeur maximale vaut en général de 1, sauf pour la première session du sujet LS où elle est de 3 et pour les deux sessions du sujet OS où elle vaut respectivement 2 et 4.

En bas, à gauche : le taux de détection par tâche. L'échelle est comprise entre 50 et 100%.

En bas, à droite : le temps de réaction moyen et écart-type. L'échelle de temps affichée est comprise entre 400 et 2000 ms.

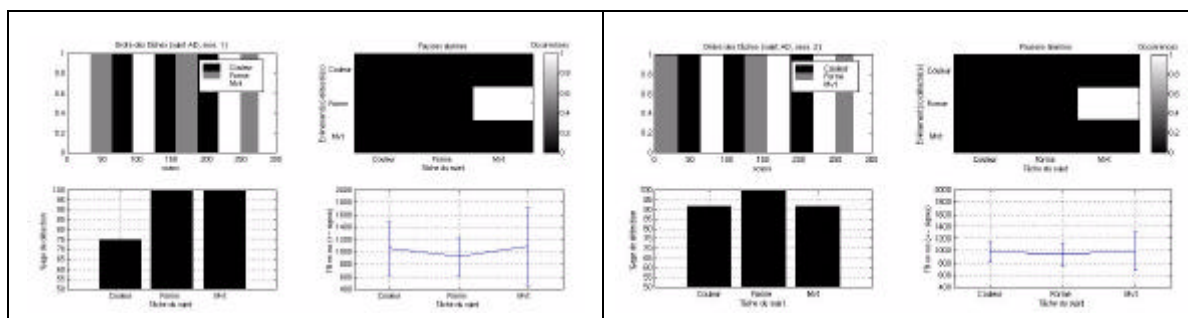


Figure 86 : Sujet AD

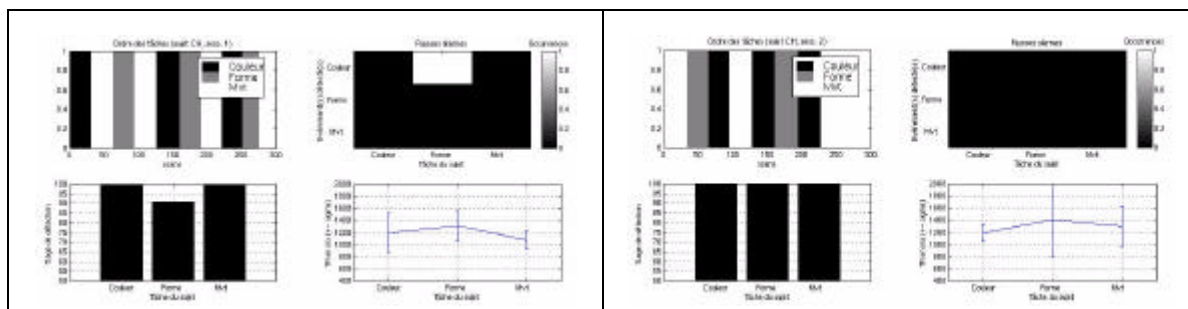


Figure 87 : Sujet CH

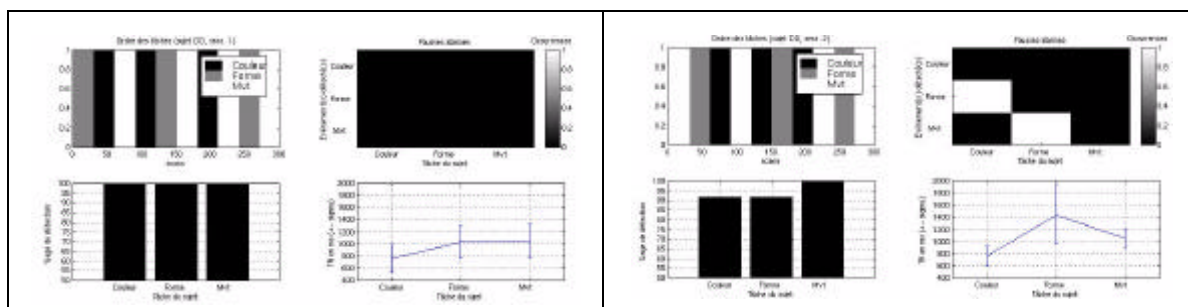


Figure 88 : Sujet DD

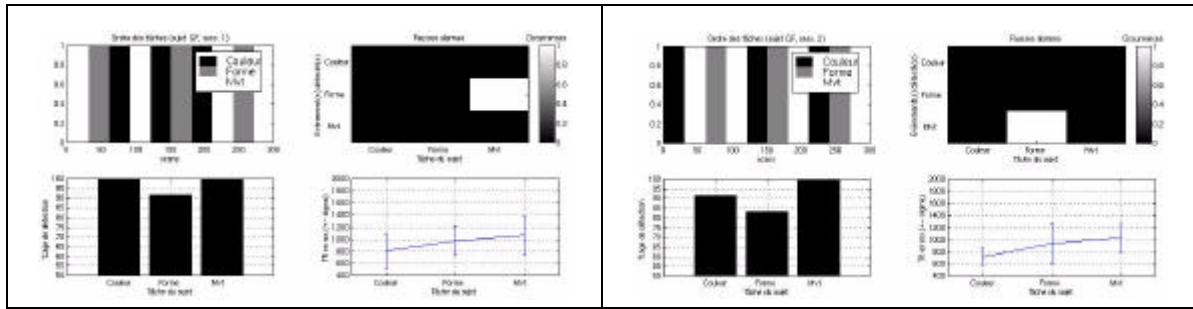


Figure 89 : Sujet GF

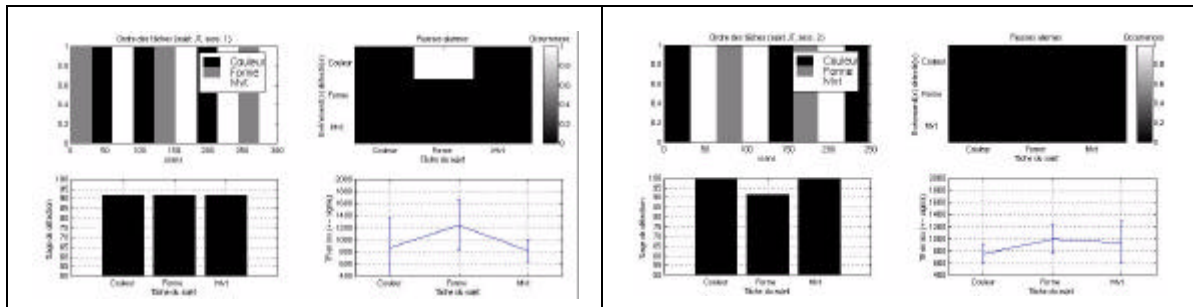


Figure 90 : Sujet JT

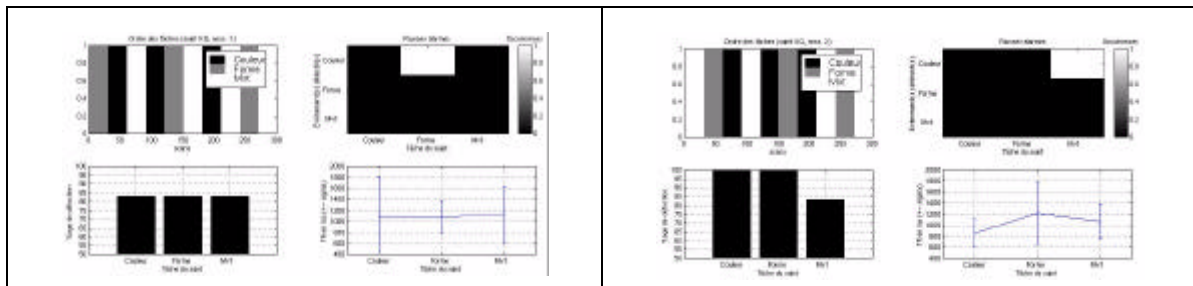


Figure 91 : Sujet KG

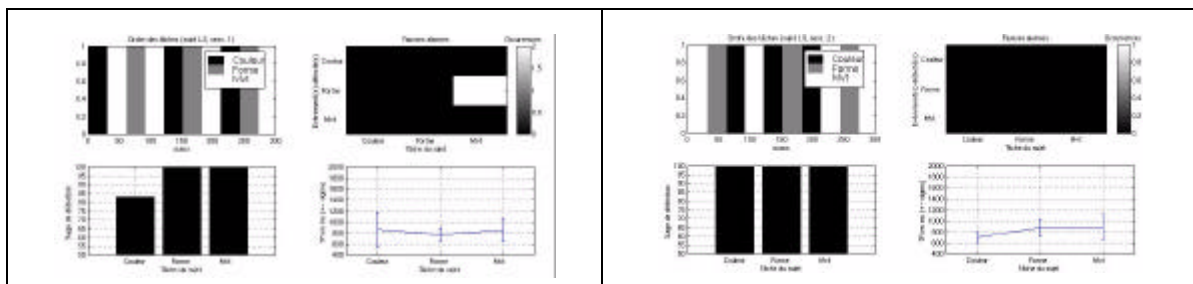


Figure 92 : Sujet LS

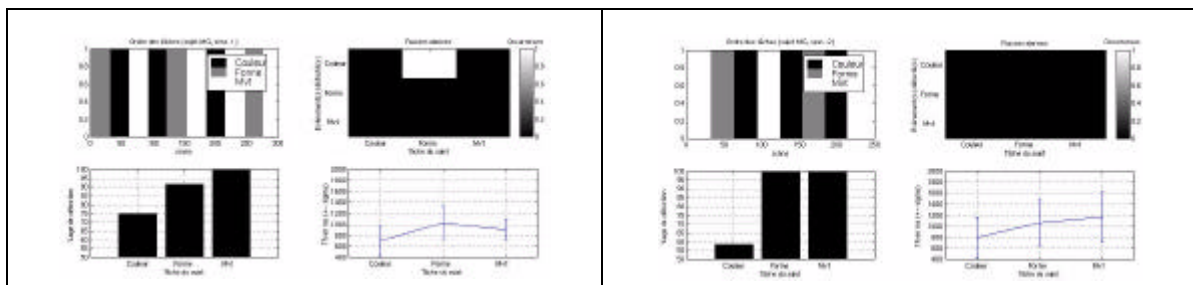


Figure 93 : Sujet MG

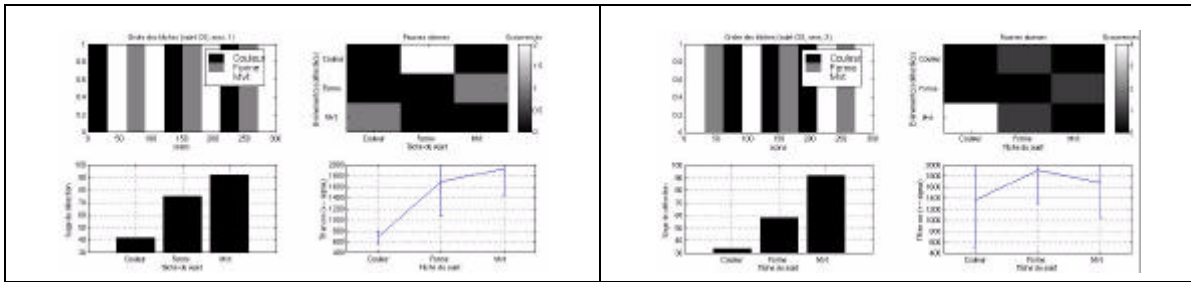


Figure 94 : Sujet OS

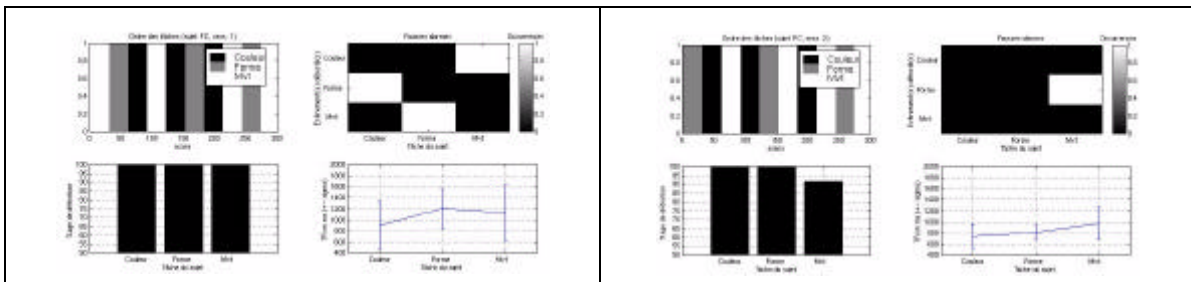


Figure 95 : Sujet PC

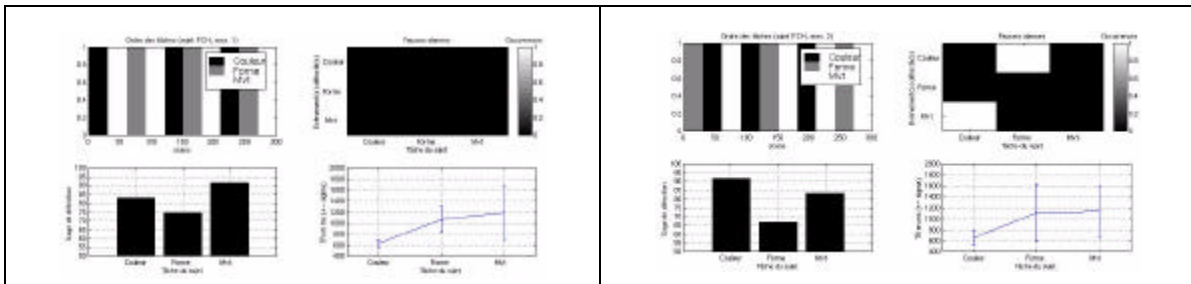


Figure 96 : Sujet PCH

Index

A

Acquisition
 multi-coups · 53

Activation · *Voir aussi* BOLD (Images) *Voir* Imagerie d'activation

Activité neurale · 56

Ajustement des données au modèle · 68; 70

Akinétopsie · 19; 32; 42

Analyse
 à effets aléatoires · 78
 à effets fixes · 78

Anatomie sulco-gyrale · 16

Apraxie
 de construction · 32
 du regard · 32

Ataxie optique · 32

Attention
 sélective à un attribut · 134

B

Béta · *Voir* Paramètres β

BOLD
 Effet · 58
 Images · 59
 Signal · 57

C

Chronométrie mentale · 59

Codage spatial · 50
 en fréquence · 50
 par encodage de phase · 51
 sélection de coupe · 50

Contraste
 des images · 54
 produit de · 57

Correction de mouvement · 65

Cortex strié · *Voir* Cortex visuel primaire

Cortex visuel primaire · 28

Couplage hémodynamique · 56

Covariables · 67

de non-intérêt · 67

d'intérêt · 67

Cytoarchitectonie · 18

D

Degrés de liberté · 77

Distorsions · 60

Données ajustées (ou données estimées) · 69; 71

Double-écho (images) · 61; 65

E

Echo-planar · *Voir* Séquence d'acquisition

Écho
 de gradient · 49
 de spin · 49

Effet stroboscope · 98

Effets aléatoires (Analyse à) · 144

Effets fixes (Analyse à) · 143

Équilibre dynamique · 55

Erreur estimée (ou résiduelle) · 69

Excentricité · 39

F

Fantôme (de Fourier) · 61

FID · 48

Flux optique · 23

G

Géons · 25

Gyri (un gyrus) · 16

H

Hémodynamique · 21

Hypothèse de convolution · 68; 79

Hypothèse nulle · 71; 75

I

Imagerie
 anatomique · 21

d'activation · 21
fonctionnelle · 21
Inférence statistique · 74

L

Lobes cérébraux · 16

M

Magnification corticale · 39
Matrice de dessin expérimental · 67
Méthode soustractive · 62
Mise en correspondance
inter-modalité · 66
intra-modalité · 65
Modèle de données · 67
Moment magnétique
intrinsèque · *Voir* Spin
longitudinal · 47
transverse · 48
Mouvement cohérent · 24
Multimodale (aire) · 28

N

Neuropsychologie · 18
Normalisation anatomique · 66; 110

O

Orthogonalisation · 73

P

Paradigme · 62
Parallaxe de mouvement · 23
Paramètres β · 69
Perfusion · 56
Phase de lecture · 50
Plausibilité biologique · 27
Points antialiasés · 107
Pondération (en T1, T2 ou T2*) · 54
Probabilité corrigée · 75
Problème de l'ouverture · 25
Prosopagnosie · 32
Protocole
en blocs · 62
événementiel · 79
Psychophysique · 19

R

Radiofréquence · 48
Recalage anatomo-fonctionnel · 66
Réponse impulsionnelle hémodynamique · 68
Résidus · *Voir* Erreur estimée
Résonance (fréquence de) · 47
Rétinopathie · 28; 39

S

Sélection de coupe · *Voir* Codage spatial
Séquence d'acquisition
classique · 53
echo-planar · 53
Sillons · 16
Spin · 47
Stéréotaxique (espace, coordonnées) · 17
Stimulation passive · 62

T

T1 · *Voir* Temps de relaxation longitudinale
T2 · *Voir* Temps de relaxation transverse
T2* · *Voir* Pondération en T2*
Talairach (espace, coordonnées de) · *Voir* Stéréotaxique
Temps
d'acquisition · 54
de relaxation longitudinale (T1) · 48
de relaxation transverse (T2) · 48
de répétition · 54
d'écho · 49; 53
Test
de Fisher (Test F) · 71
de Student (Test T) · 72
d'hypothèse · 71
Test
statistique · 75
TR · *Voir* Temps de répétition

V

V1 · *Voir* Cortex visuel primaire
Vision passive · *Voir* Stimulation passive
Voxel · 52

Z

Z-score · 75