

Archive ouverte UNIGE

https://archive-ouverte.unige.ch

Thèse 2005

Open Access

This version of the publication is provided by the author(s) and made available in accordance with the copyright holder(s).

Etude de la perception visuelle du mouvement et de la couleur par IRMf

Pignat, Jean Michel

How to cite

PIGNAT, Jean Michel. Etude de la perception visuelle du mouvement et de la couleur par IRMf. Doctoral Thesis, 2005. doi: 10.13097/archive-ouverte/unige:385

This publication URL: Publication DOI: https://archive-ouverte.unige.ch/unige:385 10.13097/archive-ouverte/unige:385

© This document is protected by copyright. Please refer to copyright holder(s) for terms of use.

Université de Genève

Faculté de Médecine Section de Médecine Clinique Département des Neurosciences cliniques et Dermatologie Service de Neurologie

Thèse réalisée sous la direction de Professeur Christoph Michel

« Etude de la perception visuelle du mouvement et de la couleur par IRMf »

Thèse Présentée à la Faculté de Médecine de l'Université de Genève pour obtenir le grade de Docteur en médecine

par

Jean Michel PIGNAT

de

Vouvry (VS)

Genève

Thèse n⁰ 10415

2005

A mes parents

Remerciements

Je tiens à adresser mes remerciements les plus sincères au Professeur Christophe Michel qui n'a cessé de m'apporter son indéfectible soutien sans lequel l'achèvement de cette thèse n'eût pu être envisagé. J'aimerais de même vivement remercier les Drs François Lazeyras et Mohamed Seghier qui ont assuré le support technique nécessaire à l'acquisition des données et qui m'ont surtout offert leur précieuse aide pour toute la partie statistique du travail. Un clin d'œil à mes deux correcteurs, Florian Barbey et Gaetan Layaz ainsi qu'aux personnes qui se sont prêtées à l'expérience de l'IRMf pour le bien de la science. Finalement, j'aimerais encore remercier Irma, ma tendre épouse, pour sa patience et ses encouragements répétés.

Thèse réalisée grâce au soutien financier des fondations de Reuter et Schmidheiny et de la Société Académique de l'Université de Genève (Fondation Ingeborg Neageli)

0.	Résumé		6
1.	Introduct 1.1.	tion Préambule	7 7
	1.2.	Perception visuelle : un processus actif et créatif	7
2.	Neuroan	atomie des voies visuelles	9
	2.1.	Synopsis des voies visuelles	9
	2.2.	La rétine	10
		2.2.1. Introduction	10
		2.2.2. Les photorécepteurs	10
		2.2.3. La transduction et les interneurones	11
	23	2.2.4. Les cellules ganglionnaires et les champs recpteurs	11
	2.3.	2.3.1 Introduction	13
		2.3.2. Les voies visuelles M et P	14
		2.3.3. Le novau géniculé latéral	14
		2.3.4. Les aires corticales	15
	2.4.	Perception du mouvement et de la couleur	17
		2.4.1. Voie dorsale : perception du mouvement	17
		2.4.2. Voie ventrale : perception de la couleur	18
	0.5	2.4.3. Cortex associatif : finalisation de la perception visuelle	20
	2.5.		20
3.	Objectifs	et méthodologie	23
	3.1.	Objectifs	23
	3.2.	Méthodologie	24
		3.2.1. Paradigmes de stimulation	24
		3.2.2. Sujets	25
	3.3.	Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle	25
		3.3.1. Principes physiques de l'IRMI	25
	2.4	Traitement des dennées	20
	5.4.	3 4 1 Prétraitement du signal IRMf	27
		3.4.2. Calcul statistique	28
		3.4.2.1. Introduction	28
		3.4.2.2. t-test impair	29
		3.4.3. Atlas de Talairach et de Tournoux	30
		3.4.4. Identification des cartes fonctionnelles	31
		3.4.5. Comparaison statistique	31
4	Résultat	S	33
г.	4.1.		33
	4.2.	Aire visuelle primaire V1	33
	4.3.	Aires visuelles V2 et V3	41

		4.3.1. Aires v2 ventrale et dorsale	41
		4.3.2. Aires V3 et V3a	45
	4.4.	Aire visuelle V4	45
	4.5.	Aire visuelle V5	45
5.	Discuss	sion	53
	5.1.	Aire visuelle primaire V1	53
	5.2.	Aires visuelles V2 et V3	54
		5.2.1 Aires visuelles secondaires ventrale et dorsale	54
		5.2.2 Aires visuelles V3 V3a	55
	5.3.	Aires de la couleur	55
	5.4.	Aire du mouvement V5	56
6	Conclus	ion	58
7	Bibliogra	aphie	59

0. <u>Résumé</u>

Le système visuel humain s'appuie sur une organisation neurocellulaire hautement développée pour traiter la complexité des images perçues. Les informations codant pour la couleur et le mouvement subissent dès la rétine un traitement différencié et suivent des voies (parvocellulaire et magnocellulaire) cortico-sous-corticales parallèles. Mais cette dichotomie anatomique et fonctionnelle ne peut être considérée de manière réductrice. Des afférences de chacune des deux voies peuvent suivre le cheminement opposé et de même une troisième voie (koniocellulaire) participe au traitement de ces deux informations.

Recourant à l'IRMf, ce travail porte sur l'analyse des activations corticales consécutives à des stimulations spécifiques – mouvement et couleur de longueur d'onde courte. Les résultats révèlent que les voies magnocellulaire et koniocellulaire participent principalement à l'analyse du mouvement sans traiter l'information couleur. La voie koniocellulaire utilise essentiellement l'information couleur pour analyser le mouvement. Finalement, un stimulus en mouvement semble activer V1 de manière plus intense qu'un stimulus statique.

1. Introduction

1.1. Préambule

Prétendre que l'évolution a posé un regard bienveillant sur le développement de notre système visuel confine au propos euphémique. En effet, ce système sensoriel s'illustre par un tel degré de performance qu'il s'impose comme notre principale source d'informations sensitives du monde environnant. Il suffit de considérer la quantité et la complexité de l'information contenue dans chaque image pour se convaincre que seul un outil de perception hautement élaboré peut être à même de la traiter¹.

1.2. Perception visuelle : un processus actif et créatif

L'héritage de la pensée empirique du XVIIe et XVIIIe siècles, sous l'impulsion de certains philosophes comme Locke et Berckeley, a amené les chercheurs jusqu'à la fin du XIXe siècle à comparer notre système visuel à une simple caméra qui enregistrait passivement en deux dimensions les images que notre monde projetait sur la rétine. On supposait, par ce biais, que chaque image fournissait un ensemble de sensations élémentaires apposées les unes à côté des autres que notre cerveau. dans un deuxième temps, réassemblait de manière linéaire, composant par composant. Or, dès les premières années du XXe siècle, cette analogie fut battue en brèche par une nouvelle théorie holistique, toujours d'actualité, que proposa l'école de la Gestaltpsychologie fondée par les psychologues allemands Max Wertheimer et Kurt Koffka². Leur hypothèse n'était plus de considérer la perception visuelle comme un phénomène atomiste mais plutôt de l'apprécier comme un processus actif et créatif. Cette école suggérait que l'image en projection sur la rétine était décomposée en informations unitaires particulières - telles que forme, couleur, mouvement ou encore perspective - que notre cerveau réorganisait dans un deuxième temps afin de recréer un objet tridimensionnel (Gestalt) apparenté à l'objet réel. Notre cerveau créait donc une perception tridimensionnelle du monde qui devait différer de l'image bi-dimensionnelle initialement projetée sur la rétine.

C'est au cours de la deuxième partie du XXe siècle que diverses expériences ont pu formellement éprouver les hypothèses de la *Gestaltpsychologie* et établir ainsi le principe du traitement en parallèle de l'information visuelle. Il a été montré que la rétine décompose l'image en perceptions élémentaires que sont la couleur, la forme, la perspective et le mouvement. Ces dernières sont alors acheminées séparément dans leur aire corticale spécifique selon des voies cortico-sous-corticales parallèles^{3,4}. Finalement, l'ensemble de ces perceptions élémentaires sont

recombinées au niveau du cortex pour produire une image cohérente représentative de la réalité dont elle émane.

De manière concrète, il est établi que ces contenus élémentaires de l'information visuelle se propagent le long des deux voies neurophysiologiques classiques⁵, les voies magnocellulaire et parvocellulaire alors que récemment une troisième voie, dénommée koniocellulaire⁶, fut mise en évidence.

C'est en regard de ces récentes observations que s'inscrit notre expérience, dans laquelle nous voulons déterminer le rôle spécifique joué par chacune des voies dans le traitement des informations codant pour le mouvement et la couleur. Toutefois, l'utilisation d'un paradigme de stimulation complexe et le recours à l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) ont quelque peu durci les conditions expérimentales rendant l'analyse des données acquises plus sensible. Par conséquent, une attention particulière a été de même portée sur la méthodologie afin d'améliorer leur interprétation.

2. <u>Neuroanatomie des voies visuelles</u>

2.1. <u>Synopsis des voies visuelles</u>

Avant de développer en détail la complexité structurelle et fonctionnelle du système visuel, il nous paraît judicieux de présenter préalablement un synopsis de l'anatomie des voies visuelles qui s'étendent de l'organe sensitif, la rétine, au cortex où la perception de l'image devient effective.

Les photons qu'émet notre monde environnant traversent notre œil et viennent stimuler les photorécepteurs de la rétine. Ces stimuli lumineux sont alors transformés en une activité électrique membranaire qui va se propager au sein du réseau cellulaire rétinien. S'appuyant sur une organisation neuronale élaborée, la rétine procède ainsi au premier traitement de l'information visuelle : cette dernière est décomposée en différents contenus élémentaires que sont la forme, la couleur, la perspective et le mouvement. Dès cet instant, le principe de traitement en parallèle de l'information devient une réalité et ces composants élémentaires vont, dès lors, suivre des voies parallèles distinctes qui les achemineront dans leur centre d'analyse propre.

Concrètement, l'information codant pour la forme et la couleur transitera par une voie dénommée parvocellulaire, tandis que celle qui code pour le mouvement et la perspective empruntera une voie parallèle, appelée magnocellulaire⁵.

Emanant de la rétine, ces deux voies parallèles vont alors s'engager dans le nerf optique et faire un premier relais dans des régions distinctes du ganglion géniculé latéral du thalamus. Puis, elles entament leur cheminement cortical qui va les amener dans l'aire V1, dénommée aussi cortex strié. Ce premier relais cortical est d'importance puisque c'est à ce niveau qu'émerge pour la première fois une ébauche de perception de l'image initialement projetée sur la rétine.

Les voies magnocellulaire et parvocellulaire quittent alors le cortex strié, passent par les aires intermédiaires V2 et V3 et, finalement, abandonnent leur cheminement cortical parallèle en s'engageant sur deux voies anatomiques bien distinctes. Ainsi, la voie magnocellulaire entreprend un itinéraire dorsal pour aboutir dans l'aire corticale V5 située dans le cortex temporal moyen, tandis que la voie parvocellulaire poursuit un trajet ventral avant de se projeter dans l'aire V4 localisée dans le cortex temporal inférieur. A ce niveau cortical, la perception des informations élémentaires est, dès lors, complète et achevée.

Finalement, les informations mouvement-perspective et forme-couleur sont acheminées dans le cortex associatif, respectivement dans le cortex pariétal postérieur – responsable de la fonction visuo-spatiale – et dans le cortex temporal antéro-inférieur, où elles sont recombinées pour élaborer l'image tri-dimensionnelle finale que notre monde avait projetée sur notre rétine.

2.2. <u>La rétine</u>

2.2.1. Introduction

En préambule à la description des mécanismes physiologiques qui sous-tendent la fonction de la rétine, il paraît opportun de souligner que cet organe ne peut être apprécié tel un simple récepteur sensitif. En effet, il est composé de neurones dont l'organisation est de manière univoque analogue à celle présente dans le cortex. Cette constatation suggère deux observations : premièrement, la complexité de sa structure neuronale explicite sa participation prépondérante dans le traitement initial de l'information visuelle et, deuxièmement, c'est à travers son étude qu'il a été possible de mieux comprendre le fonctionnement du système cortical⁷.

2.2.2. Les photorécepteurs

Les photons émis par notre monde environnant pénètrent dans l'œil par la cornée, traversent les différentes structures oculaires et viennent finalement se projeter sur la rétine située postérieurement. Rappelons que les différentes structures anatomiques de l'œil – la cornée, l'humeur aqueuse, le cristallin et le corps vitré – remplissent une fonction non négligeable dans l'acheminement de la lumière sur la rétine. En effet, cet ensemble doit être considéré comme un système optique simple dont les propriétés physiques permettent de concentrer les photons sur le plan focal qui se confond, en fait, avec la rétine. Ainsi, cette focalisation permet de minimiser les distorsions optiques susceptibles de perturber irréversiblement la qualité de la vision. La rétine est une structure organique, composée de plusieurs couches cellulaires - la couche cellulaire externe, la couche intermédiaire et la couche bipolaire - qui tapissent le fond de l'œil et dont la partie postérieure contient exclusivement les récepteurs photosensibles. Cette organisation cellulaire implique que les rayons lumineux doivent traverser préalablement les différentes couches cellulaires avant de stimuler les photorécepteurs⁸; cette contrainte entraîne une distorsion optique, certes discrète mais néanmoins réelle. Mais la nature n'a pas son pareil pour éluder ce genre de phénomènes. En effet, il existe une région rétinienne, appelée fovéa, où les corps des cellules composant les couches intermédiaire et ganglionnaire, sont repoussés en périphérie. Les photorécepteurs deviennent, dès lors, la première structure rétinienne que les photons atteignent et, par conséquent, la modification du flux lumineux liée à la densité neuronale est annulée. C'est d'ailleurs pour cette raison que nous orientons notre regard de telle sorte que les scènes du monde qui nous intéressent puissent se projeter sur la fovéa.

Les photorécepteurs sont des neurones qui contiennent des photopigments réagissant physiquement à la lumière. On dénombre deux types de récepteurs, les bâtonnets et les cônes, dont les fonctions diffèrent fondamentalement. Les bâtonnets, par leur riche contenu en photopigments et par la convergence de leurs potentiels d'action vers les interneurones, sont spécifiquement sensibles à l'intensité

lumineuse et contribuent de ce fait à la vision nocturne. Quant aux cônes, ils remplissent deux autres fonctions primordiales. Premièrement, leur forte concentration au sein de la fovéa, la moindre convergence de leurs potentiels d'action ainsi que leur réponse rapide à la lumière, consentent à optimaliser l'acuité visuelle et, par conséquent, à garantir la haute résolution spatio-temporelle de l'image. Deuxièmement, ils assurent le traitement de l'information couleur. Pour préserver une perception fidèle de l'ensemble des couleurs contenues dans le spectre de la lumière, les cônes se subdivisent en trois sous-types différents qui réagissent à des longueurs d'onde monochromatique spécifiques : les cônes S, M et L répondent respectivement au bleu (« small wavelength »), au rouge (« middle wavelength ») et au vert (« long wavelength »)^{9,10,11}.

2.2.3. La transduction et les interneurones

L'absorption de la lumière par les pigments des photorécepteurs, entraîne une cascade d'événements biochimiques intracellulaires, dénommée transduction, qui aboutit à la génération d'un potentiel d'action¹². Cette activation électrique va alors se propager au travers du réseau cellulaire rétinien en transitant par les interneurones (cellules bipolaires, amacrines et horizontales), pour finalement stimuler les cellules ganglionnaires. Il est important de souligner que ce réseau d'interneurones ne correspond pas uniquement à une simple structure cellulaire de transition dénuée de fonction. En effet, ils ont pour rôle de regrouper et de transmettre aux cellules ganglionnaires une activité électrique qui soit la plus représentative des multiples caractéristiques - information spatio-temporelle, couleur... - du stimulus lumineux qui a frappé la rétine. Concrètement, ces interneurones vont faire converger de manière différenciée les potentiels d'action émanant des bâtonnets ou des cônes. Ainsi, un nombre conséquent de potentiels d'action provenant de bâtonnets voisins sont orientés vers un interneurone unique : ce principe permet de sommer les potentiels et, par conséquent, de faciliter la détection de faibles intensités lumineuses. Au contraire, les cônes ont plutôt tendance à se connecter de manière individuelle aux interneurones ; ceci permet d'assurer une bonne résolution spatiale puisque l'activité de chaque cône qui représente un point précis dans le champ visuel sera préservée et, par conséquent, analysée.

2.2.4. Les cellules ganglionnaires et les champs récepteurs

Les cellules ganglionnaires constituent le dernier relais rétinien par lequel transite l'information visuelle avant de s'engager dans le réseau visuel cortico-sous-cortical. Souligner le rôle prépondérant que tiennent ces cellules dans le traitement de l'information visuelle revient à évoquer un des concepts fondamentaux du processus de la vision, celui du champ récepteur. Ce concept permet de comprendre le mécanisme qui sous-tend le traitement de l'information visuelle et ce à chaque étape, de la rétine au cortex strié.

Le champ récepteur est une aire concentrique qui délimite une partie précise de la surface rétinienne en regroupant un certain nombre de photorécepteurs voisins. La rétine est donc décomposée en une multitude de champs récepteurs qui se chevauchent et qui s'apposent linéairement les uns à côté des autres. Chaque champ a la particularité d'être connecté à une seule cellule ganglionnaire. Par conséquent. l'activité électrique spontanée de cette dernière est directement modulée par l'ensemble des potentiels d'action que produisent les photorécepteurs. Toutefois, les activations du champ récepteur et de la cellule ganglionnaire à laguelle il se rapporte ne suivent pas une simple relation linéaire. En effet, le champ récepteur se compose de deux parties : une partie centrale et une partie périphérique. L'originalité réside dans le fait que la stimulation de l'une ou l'autre de ces parties active la cellule ganglionnaire de manière antagoniste. Par ailleurs, il existe deux classes de champs récepteurs : les champs à centre « on » et ceux à centre « off ». Leur distinction se fonde sur le type d'activation électrique que présente la cellule ganglionnaire stimulée. Le recours à des cas de figure mettant en scène un spot lumineux éclairant une partie spécifique d'un champ récepteur est mieux à même d'illustrer les caractéristiques fonctionnelles de ce champ. En effet, en appliquant ce spot sur la partie centrale d'un champ « on », la cellule ganglionnaire va présenter par dépolarisation une augmentation de sa fréquence de décharge ; tandis que ce même spot stimulant la périphérie entraînera par hyperpolarisation une diminution, voire une interruption de son activité. Finalement, un spot éclairant l'ensemble du champ récepteur engendrera au niveau de la cellule une activation intermédiaire. A l'inverse, le phénomène opposé se produira en effectuant la même expérience avec un champ à centre « off » - soit une hyperpolarisation si le spot illumine la partie centrale, ou une dépolarisation en stimulant la périphérie¹³.

Précédemment, nous avions relevé que les propriétés des différents photopigments avaient pour principale fonction de détecter la quantité absolue de lumière émise ou réfléchie par l'objet perçu. Or, cette quantité de lumière dépend essentiellement de la source lumineuse; par conséquent, elle ne peut, suivant les circonstances, représenter une source d'information suffisante pour permettre la perception de l'objet. En fait, l'essentiel de l'information visuelle réside dans le contraste, c'est-àdire dans les différences d'intensité lumineuse qui peuvent apparaître en différents points de l'espace.

C'est sous cet éclairage qu'il nous est possible, désormais, de mieux saisir le rôle prépondérant que joue le champ récepteur dans le processus la vision. En effet, par l'intermédiaire de son organisation en centre et périphérie fonctionnellement antagonistes, il est en mesure de déceler ce contraste.

La fonction du champ récepteur ne se limite pas à la seule détection des variations spatiales d'intensité lumineuse ; il est de même sensible aux changements d'intensité lumineuse qui peuvent survenir au cours du temps. En effet, la fréquence de décharge de la cellule ganglionnaire évolue en suivant les variations d'intensité dans le temps. Reprenons l'expérience du spot qui illumine, par exemple, un centre « on », nous pouvons alors observer que l'augmentation progressive de son intensité entraîne un accroissement progressif de la fréquence de décharge de la cellule ganglionnaire.

En résumé, ces champs récepteurs dont la fonction, par son organisation en centre et périphérie fonctionnellement antagoniste, est de moduler l'activité des cellules ganglionnaires, constituent un paramètre clé dans le processus de la vision. En effet, c'est par ce biais que notre rétine est à même de détecter les caractéristiques spatiotemporelles de l'image et, par conséquent, d'amorcer la perception de la forme, du mouvement, voire de la couleur.

Mais la rétine recourt encore à d'autres stratégies pour mieux extraire ces informations élémentaires de l'image. En effet, les cellules ganglionnaires se décomposent majoritairement en deux classes fonctionnelles distinctes, les cellules M et les cellules P. Concrètement, ces cellules fonctionnellement différentes vont introduire une dimension supplémentaire dans le traitement de l'image ; en recevant des signaux provenant des mêmes photorécepteurs, elles vont pouvoir réaliser, à partir de la même information visuelle, une analyse différenciée.

Les cellules M (pour *magni* ou grand) sont de grandes cellules qui se rapportent à de grands champs récepteurs. Cette particularité les rend sensibles aux grands objets. Par ailleurs, les cellules M répondent spécifiquement aux changements rapides de stimulus lumineux, raison pour laquelle elles sont impliquées dans l'analyse du mouvement. Les cellules P (pour *parvi* ou petit), quant à elles sont plus petites mais plus nombreuses. Elles se rapportent à de petits champs récepteurs dont la quantité élevée permet de mieux détecter les contrastes de l'image. D'autre part, il faut souligner que les cellules P s'activent pour des longueurs d'onde spécifiques. Ces deux caractéristiques illustrent bien l'implication des cellules P dans l'analyse de la forme et de la couleur.

En d'autres termes, les cellules ganglionnaires M et P achèvent la décomposition de l'information visuelle en contenus élémentaires distincts que sont la forme, le mouvement, la perspective et la couleur.

2.3. Les voies visuelles cortico-sous-corticales

2.3.1. Introduction

Toute la partie précédente a été consacrée aux stratégies qu'avait élaborées la rétine pour procéder au premier traitement en profondeur de l'information. Nous y avons montré comment la rétine, essentiellement par l'intermédiaire de ses photorécepteurs, de ses champs récepteurs et de ses cellules ganglionnaires, est à même de décomposer l'information visuelle en informations élémentaires que sont la forme, le mouvement la perspective et la couleur.

Dans la présente partie, nous allons développer les principes structurels et fonctionnels des régions cortico-sous-corticales impliquées dans le processus de la vision. Nous verrons comment ils étayent l'hypothèse communément acceptée d'un traitement en parallèle des contenus élémentaires de l'information visuelle¹⁴, c'est-à-

dire, comment ces contenus suivent des voies parallèles jusque dans leurs aires corticales respectives où leur perception deviendra alors effective.

2.3.2. Les voies visuelles M et P

Le fait de dénombrer au moins deux voies visuelles repose sur des considérations essentiellement histologiques⁵. En effet, les voies M et P sont les projections axonales respectives des cellules ganglionnaires M et P. En conséquence, il devient évident que la ségrégation des informations élémentaires se poursuit, puisque, par la voie M, va transiter l'information mouvement alors que la voie P va acheminer l'information codant pour la couleur et la forme.

2.3.3. Le noyau géniculé latéral

Les voies parallèles M et P qui quittent la rétine vont faire un premier relais dans le ganglion géniculé latéral du thalamus qui se compose de six couches cellulaires^{15,16}. D'un point de vue purement anatomique, la ségrégation de ces voies est maintenue car la voie M se projette dans la partie ventrale de ce noyau du thalamus (deux premières couches) alors que la voie P aboutit dans sa partie dorsale (quatre dernières)^{17,18,19}.

Il est judicieux de souligner que cette structure thalamique assume un rôle important dans l'acheminement de l'information visuelle. Elle a pour principale fonction de préserver l'information qui a précédemment été traitée par la rétine et de maintenir, par la même, la ségrégation de ses contenus élémentaires. A cette fin, le ganglion géniculé latéral du thalamus s'appuie sur un typage cellulaire et une organisation neuronale spécifiques¹⁶. En effet, il se compose histologiquement des mêmes cellules ganglionnaires M et P que nous avions précédemment décrites dans la rétine ; d'autre part, les cellules rétiniennes et thalamiques qui font synapse entre elles appartiennent au même type cellulaire: les cellules M sont connectées entre elles et ce phénomène s'observe de même pour les cellules P¹⁸. Les cellules thalamiques assument donc les mêmes fonctions que leurs homonymes de la rétine : les cellules M présentent une sensibilité spécifique au contraste de la luminance et aux changements d'intensité dans le temps, alors que les cellules P détectent plutôt le contraste de la couleur et les variations d'intensité dans l'espace^{17,18}. Par ailleurs, il est important de souligner que les caractéristiques cellulaires et synaptiques du ganglion géniculé latéral du thalamus contribuent à préserver les spécificités structurelles et fonctionnelles du champ récepteur; en d'autres termes, la topographie de l'image projetée sur la rétine est conservée dans le thalamus - la reproduction de cette topographie à différents niveaux du système visuel est appelée rétinotopie.

Notons encore qu'il existe entre les couches cellulaires thalamiques une structure cellulaire qu'on appelle intralaminaire et qui participe aussi aux relais des voies visuelles, comme nous le verrons ultérieurement.

2.3.4. Les aires corticales

Après avoir transité par le noyau géniculé latéral du thalamus, les deux voies parallèles poursuivent leur cheminement et font leur premier relais cortical dans le cortex strié ou aire V1, appelé cortex visuel primaire. D'un point de vue histologique, le cortex se divise en six couches cellulaires qui contiennent des cellules pyramidales et non-pyramidales. Comme nous le présenterons ultérieurement, les projections axonales des neurones M et P du ganglion géniculé latéral font synapse de manière ségréguée avec les cellules corticales des deux à quatrième couches^{20,21,22}. Le détail de ces connexions sera présenté dans le chapitre suivant.

Le cortex visuel primaire va donner une nouvelle dimension à l'information visuelle qu'il traite. En effet, c'est à ce niveau que se réalise la première reconnaissance des objets de notre monde environnant.

La particularité de notre système visuel est de faire subir à l'image projetée sur la rétine, une série de traitement par étapes successives qui aboutira à sa perception. En d'autres termes, chaque niveau d'analyse a pour fonction d'extraire du stimulus visuel initial une information de plus en plus complète. Concrètement, par l'intermédiaire des champs visuels à centre et périphérie fonctionnellement antagonistes, les neurones ganglionnaires de la rétine et du thalamus sont à même de déceler le contraste contenu dans l'image. L'organisation cellulaire du cortex visuel primaire va pouvoir, quant à lui, dégager de ce contraste une information plus complexe, soit celle qui contient la linéarité. C'est ainsi que V1 va procéder à l'identification des contours de l'objet et permettre ainsi sa première reconnaissance consciente.

Anatomiquement, les neurones corticaux s'agencent de manière verticale et forment ainsi une colonne²¹ qui s'étend de la pie-mère à la substance blanche. Cette colonne est aussi entrecoupée par des « blobs » qui sont situés dans les couches corticales superficielles 2 et 3, et sur lesquels nous reviendrons ultérieurement. Toutefois, les colonnes ne représentent pas uniquement une entité anatomique, mais constituent bien un module fonctionnel ; et nous verrons les raisons pour lesquelles la majorité d'entre elles s'appellent colonnes d'orientation²².

Les propriétés fonctionnelles du cortex visuel primaire et, par conséquent, de ses colonnes, s'appuient, entre autres, sur la différence fonctionnelle qui existe entre les neurones corticaux²³. En effet, ces derniers se subdivisent en deux classes cellulaires, les cellules simples et les cellules complexes.

Parler d'une activité cellulaire différenciée au sein d'un groupe de neurones impliqués dans la vision, revient irrémédiablement à l'associer à la notion de champ récepteur²⁴. En effet, ces cellules, en intégrant l'information provenant de plusieurs champs récepteurs voisins, vont pouvoir extraire du contraste une information linéaire dont l'orientation et la position peuvent être décelées. En d'autres termes,

leur activation ne sera plus modulée par un spot lumineux simple, mais par les informations linéaires contenues dans l'image.

La cellule simple reçoit les potentiels d'actions de plusieurs cellules ganglionnaires qui se rapportent à des champs récepteurs voisins. Ainsi, elle va plutôt avoir un champ récepteur rectiligne avec maintien d'une partie centrale et périphérique fonctionnellement opposées. Par conséquent, la cellule simple présente un maximum d'activité en présence d'une barre qui illumine en même temps tous ces champs récepteurs voisins, soit une activation maximale en présence d'une barre lumineuse ayant une orientation définie à un endroit précis du champ visuel²⁵.

Les cellules complexes, quant à elles, vont intégrer non pas les champs récepteurs des cellules ganglionnaires mais ceux des cellules simples. Par conséquent, ils se rapportent à un champ récepteur rectangulaire large qui initiera une activité maximale pour une barre lumineuse d'orientation spécifique. Soulignons, toutefois, que leur champ aura une sensibilité moindre pour la position du stimulus dans le champ visuel car leurs parties « on/off » sont moins bien délimitées. Néanmoins, le fait d'intégrer les champs récepteurs des cellules simples permet à la cellule complexe d'être sensible au mouvement. En effet, la cellule complexe présente une activation maximale lorsque les cellules simples dont elle intègre les potentiels d'action, sont stimulées les unes après les autres. La dimension temporelle devient dès lors une réalité physiologique²⁵. Il est important de souligner que l'intégration des champs récepteurs par les cellules simples et complexes s'effectue de telle manière que le cortex visuel primaire possède une carte rétinotopique du champ visuel.

En guise de conclusion, nous pouvons dire que chaque colonne, par le truchement de ses cellules simples et complexes, s'active pour des stimuli linéaires qui ont une position et un axe d'orientation spécifique dans le champ visuel. C'est la raison pour laquelle ces colonnes sont appelées colonnes d'orientation^{26,27}.

Hormis les colonnes d'orientation, il existe d'autres modules fonctionnels qui participent à l'analyse de l'information visuelle. Nous avons précédemment évoqué les « blobs ». Ils constituent un amas de cellules pyramidales qui font synapses avec les projections axonales des cellules intralaminaires du noyau géniculé latéral. Peu de choses sont connues à leur sujet, si ce n'est qu'elles répondent aux couleurs et que leurs champs récepteurs ne possèdent pas d'orientation définie.

Mentionnons qu'il existe aussi une troisième entité fonctionnelle, qu'on appelle colonne de dominance et qui participe à la dominance oculaire ainsi qu'à la perception de la perspective.

L'ensemble composé des colonnes d'orientation – de toutes les orientations pour une région donnée –, de « blobs » et des colonnes de dominance, est appelé hypercolonne. Cette dernière représente, en fait, un set de colonnes qui regroupe l'ensemble des informations visuelles contenues dans une région précise du champ visuel.

2.4. Perception du mouvement et de la couleur

Après avoir fait relais dans l'aire V1, les voies magnocelullaire et parvocellulaire vont poursuivre leur cheminement cortical en suivant des voies distinctes qui vont se projeter dans des régions corticales spécifiques^{3,28,29}. La voie magnocellulaire va prendre une direction dorsale pour aboutir dans le cortex temporal moyen, ou aire V5, dans lequel la perception du mouvement et de la forme deviendra effectives. Tandis que la voie parvocellulaire suivra un trajet ventral qui l'amènera dans le cortex temporal inférieur, ou aire V4, où seront perçues de manière définitive la couleur et la forme.

2.4.1. Voie dorsale : perception du mouvement

Comme nous l'avons précédemment présenté. l'origine de la voie magnocellulaire se confond avec les projections axonales des cellules ganglionnaires M de la rétine. Ces projections font un premier relais avec les neurones M des deux premières couches cellulaires du noyau géniculé latéral du thalamus. Dans cette structure, la décomposition de l'information visuelle en contenus élémentaires par la rétine, est préservée. Par conséquent, l'information qui va nous permettre de percevoir le mouvement sera spécifiquement traité par les neurones M. Puis, les axones de ces derniers pénètrent dans le cortex strié et se projettent dans l'aire V1 de manière spécifique. En premier, ils font synapse dans les colonnes de la couche 4C, puis dans celles de la couche 4B. Nous avions vu gu'en intégrant l'activation progressive de plusieurs champs récepteurs, les cellules complexes étaient à même d'introduire une dimension temporelle dans le contenu en information visuelle et, par conséquent, d'initier la perception du mouvement. En effet, les cellules complexes de la couche 4B vont chacune s'activer selon une direction particulière prise par le stimulus, c'est ce que l'on appelle la sélectivité directionnelle. Finalement, la voie M prend une direction dorsale d'où sa dénomination, voie dorsale. Celle-ci achève alors son cheminement dans le cortex temporal moven ou aire V5, soit de manière directe. soit en faisant relais avec la « bande » épaisse de l'aire visuelle V2.

L'organisation structurelle et fonctionnelle de l'aire V5 est comparable à celle de V1 où l'on retrouve un agencement cellulaire en colonnes. Chaque colonne est composée de cellules qui répondent spécifiquement à une direction unique prise par le stimulus. En conséquence, il va exister pour chaque région du champ visuel, une série de colonnes qui seront sensibles à toutes les directions du mouvement. Cette propriété repose à nouveau sur les champs récepteurs auxquels se rapportent les cellules. En effet, ces dernières répondent à un mouvement en intégrant les activations provenant de plusieurs champs récepteurs voisins qui sont les uns après les autres activés par des changements de luminance³⁰. La réponse à la luminance des cellules composant la voie magnocellulaire explique pourquoi l'essentiel des potentiels d'actions qui les activent, émanent des bâtonnets.

Néanmoins, le mécanisme d'analyse précédemment présenté n'est pas suffisant pour expliquer la perception du mouvement. En effet, les objets habituellement vus sont plus complexes que de simples barres lumineuses. Il se peut ainsi que ces objets soient plus grands que les champs récepteurs. Par conséquent, il peut apparaître un problème, communément appelé problème d'ouverture; en d'autres termes, le champ récepteur ne risque de « voir » que d'une seule manière trois directions différentes prises par les variations de luminance. Pour y remédier, l'aire V5 va intégrer l'information de plusieurs champs récepteurs qui, pour un même mouvement, s'activent différemment.^{31,32,33,34}.

En résumé, que ce soit dans V1 ou V5, les neurones corticaux sont à même de détecter un objet en mouvement. Toutefois, les cellules de la couche 4B de V1 présentent une même activation pour un objet qui se meut dans deux directions différentes, alors que les neurones de V5 ne s'activent que pour une direction unique.

Quelques mots encore sur la perception de la profondeur. Une des tâches de notre système visuel est de donner une perspective, c'est-à-dire une troisième dimension, à l'image projetée en deux dimensions sur la rétine. Dans ce dessein, notre cerveau a développé diverses stratégies. A cet effet, il intègre différentes informations, telles que la reconnaissance des objets familiers, la convergence des lignes, la taille, les ombres portées, voire le mouvement. Mais, pour percevoir la profondeur, il s'appuie essentiellement sur la stéréoscopie, soit, en d'autres termes, sur les différences de l'image projetée sur la rétine des deux yeux³⁵. Ce recoupement ne peut se faire qu'à partir de V1 car c'est à ce niveau qu'est mise en parallèle l'information binoculaire. Le traitement par la suite est essentiellement assuré par V5. A noter que dans cette analyse, la reconnaissance de l'objet n'est pas nécessaire.

2.4.2. Voie ventrale : perception de la couleur

Avant de présenter les mécanismes qui sous-tendent la perception de la couleur et de la forme, rappelons préalablement le trajet anatomique que suit la voie parvocellulaire. Cette dernière trouve son origine dans les projections axonales des cellules ganglionnaires P. Un premier relais synaptique s'opère dans le ganglion géniculé latéral du thalamus avec les neurones thalamiques P dont les propriétés, identiques à leurs homonymes de la rétine, permettent de préserver la ségrégation des voies visuelles ainsi que le contenu de l'information couleur et forme. Puis, la voie P poursuit son cheminement et fait synapse dans la couche 4C de V1 avant de se projeter dans les « blobs » et « interblobs » des deuxième et troisième couches. A ce niveau s'opère la séparation explicite des voies parallèles où la voie P prend, désormais, un cheminement ventral. Les projections axonales émanant des « blobs » et « interblobs » vont faire un premier relais dans le cortex visuel secondaire V2, respectivement dans les « bandes » minces et les « interbandes », avant d'achever son cheminement ventral dans l'aire V4 située dans le lobe temporal inférieur^{36,37}.

Le spectre visible de la lumière se décompose en une multitude de photons dont les longueurs d'onde portant chacune une couleur s'étendent de 400nm (violet) à 700nm

(rouge). Afin d'assurer la perception discriminative des couleurs, notre système visuel s'appuie sur des propriétés structurelles et fonctionnelles bien définies³⁸.

C'est en premier lieu au niveau des photorécepteurs que s'opère la première discrimination physique des différentes longueurs d'onde. En effet, les cônes se décomposent en trois groupes de photorécepteurs dont les pigments propres présentent une probabilité définie d'absorber les différents photons du spectre de lumière – les cônes S, M et L étant sensibles aux longueurs d'onde courtes (420nm bleu), moyennes (530nm vert) et longues (560nm rouge). En d'autres termes, le système trichromatique³⁹ de la rétine permet de différencier physiologiquement les différentes couleurs et surtout de préserver la stabilité de l'information couleur puisque les photopigments sont plus sensibles à la longueur d'onde qu'à l'énergie du photon. Relevons, par ailleurs, que cette séparation trichromatique se poursuit au niveau des interneurones puisque ces derniers se dépolarisent pour l'une des couleurs et s'hyperpolarisent pour les autres.

Néanmoins, la stimulation des cônes par les photons ne peut être transmise telle quelle dans notre cerveau car la discrimination des couleurs pourrait en pâtir. En effet, les longueurs d'onde présentant la probabilité maximale d'être absorbées par un photopigment demeurent très proches les unes des autres. Par exemple, une longueur d'onde intermédiaire autour de 540-550nm aurait la même probabilité de stimuler un cône M qu'un cône L d'où la même probabilité de voir du vert ou du jaune-rouge. Pour suppléer à ce problème, la rétine va combiner les différents signaux : soit en sommant les signaux provenant des trois cônes, soit en faisant la différence des signaux provenant des cônes L et M ou encore en opérant une autre différence sur les signaux provenant des cônes S et LM combinés. Ces trois mécanismes antagonistes de transformation du signal sont respectivement dénommés, mécanisme achromatique, mécanisme vert-rouge et mécanisme bleujaune⁴⁰.

Pour comprendre les principes physiologiques qui régissent l'activité des cellules ganglionnaires induite par l'excitation des cônes, il faut à nouveau se référer aux champs récepteurs. Selon le type de signal qui est recombiné, des cellules ganglionnaires spécifiques vont subir une modulation d'activité. La somme des signaux provenant des trois cônes – mécanisme achromatique – est porteuse d'une information contenant la brillance, c'est pourquoi, elle active principalement les neurones M qui se rapportent toujours à leur champ récepteur de centre « on » ou « off ». Quant aux deux autres signaux combinés – mécanisme vert-rouge et bleujaune –, ils vont principalement stimuler les neurones P dont les champs récepteurs vont présenter l'antagonisme du signal sous forme d'un centre « on » pour une couleur et une périphérie « off » pour son opposée. C'est ainsi que procède la rétine pour transformer le signal couleur initial en un signal qui restaure la discrimination des couleurs.

Puis, tout en suivant une projection rétinotopique, l'information couleur va prendre la voie P, transiter par le ganglion géniculé et les aires visuelles V1 et V2, et finalement achever son périple dans l'aire V4.

La voie P n'assure pas uniquement l'acheminement et l'analyse de l'information couleur, mais participe aussi à la perception de la forme. En effet, certaines cellules

de V4 sont sensibles à l'orientation de barres lumineuses et par conséquent sont à même de détecter les contours des objets⁴¹.

2.4.3. Cortex associatif : finalisation de la perception visuelle

Une fois que les aires extrastriées V4 et V5 ont achevé la perception des informations élémentaires, notre cerveau doit regrouper ces dernières pour recomposer l'image de l'objet qui a été projetée sur la rétine. A cet effet, les informations sont acheminées dans le cortex associatif où les différentes aires du cerveau se connectent entre elles⁴¹. Après avoir été traité par V5, l'information codant pour le mouvement se projette dans le cortex pariétal, plus précisément, les aires intrapariétales latérale et ventrale ainsi que l'aire pariétale postérieure. Cette connexion peut s'expliquer par le fait que le mouvement et la perspective sont des informations qui participent à la perception de l'espace.

Les informations codant pour la couleur et la forme, quant à elles, prennent un cheminement ventral et aboutissent dans les aires temporales inférieures centrales et antérieures.

2.5. <u>La voie koniocellulaire</u>

La première partie a été consacrée à la présentation des mécanismes physiologiques et cognitifs qui permettent d'élaborer la perception visuelle de notre monde à partir des informations lumineuses que ce dernier émet. L'hypothèse qui explique le mieux l'élaboration de la vision se fonde sur la notion de décomposition par la rétine de l'information visuelle en contenus élémentaires (forme, couleur, mouvement et perspective) qui seront traités en parallèle et de manière distincte en suivant des voies anatomiques ségréguées.

Néanmoins, cette notion de ségrégation des voies visuelles ne doit pas être appréciée au sens strict du terme. En effet, depuis près d'une décennie, de nombreuses études tendent à prouver que chacune des voies participe dans une mesure plus ou moins étendue à l'analyse de l'information spécifique dont est responsable habituellement l'autre voie. Concrètement, si la ségrégation complète des voies était effective, un stimulus couleur isoluminant en mouvement ne pourrait stimuler la voie magnocellulaire et devrait être perçu uniquement comme stationnaire car les neurones de cette voie répondent au mouvement en détectant les contrastes de luminance⁴². Or, de nombreuses expériences neurophysiologiques réalisées sur le primate^{43,44} ainsi qu'en imagerie fonctionnelle⁴⁵, montrent que les cellules des voies magnocellulaire et dorsale peuvent être aussi activées par des stimuli couleur isoluminants ou uniquement caractérisés par des variations de couleur. Des expériences psychophysiologiques menées sur des sujets victimes d'achromatopsie centrale semblent confirmer cette observation. En effet, certains patients, malgré leur cécité à la couleur, peuvent détecter les bords de couleur isoluminant, percevoir le

mouvement de stimuli isoluminants, et même déceler les « aftereffects » des stimulations couleur et mouvement^{46,47}. Ces constatations supposent donc l'existence d'une voie qui projetterait l'information couleur dans l'aire V5 sans passer par le centre lésé de la couleur⁴⁸.

Il est important de souligner que l'aire V5 n'est pas la seule structure corticale qui soit sensible à une stimulation couleur en mouvement. Des études électrophysiologiques menées similairement tant chez l'homme que chez le macaque⁴⁹, ont révélé qu'une activation significative de la voie parvocellulaire peut être induite par une stimulation mouvement. Il faut noter enfin qu'une absence complète de perception du mouvement après une lésion majeure de MT n'a été que rarement décrite dans la littérature⁵⁰.

Dès lors, nous pouvons avancer que non seulement les informations codant pour couleur et le mouvement subissent un traitement différencié en suivant des voies ségréguées, mais qu'ils sont aussi en mesure de s'influencer mutuellement. Le mécanisme qui rend cette interaction possible repose fort probablement sur le réseau dense de connections cortico-corticales qui relient les aires visuelles dorsales et ventrales, telle que nous le montrent des expériences pratiquées chez le primate⁵¹ ou chez l'homme⁵² en imagerie fonctionnelle.

En résumé, ces résultats insistent sur la nécessité de proposer un modèle plus complet qui dépasse la notion de simple ségrégation des voies visuelles afin d'expliquer le processus central de la perception visuelle.

Se fondant sur l'ampleur et la complexité des connexions neuronales qui caractérisent l'organisation cellulaire du cerveau, l'hypothèse d'une troisième voie visuelle rétino-géniculo-corticale, connue sous le nom de voie koniocellulaire ou voie K, suscite depuis quelques années un intérêt croissant. C'est Casagrande qui lui a donné une première réalité anatomique, physiologique et biochimique lors d'études sur le primate³. Cette voie supplémentaire bien distincte semble, néanmoins, contenir des similitudes avec la voie parvocellulaire. En effet, elle paraît se projeter directement dans les « blobs » de l'aire V1, ce qui signifierait qu'elle pourrait être responsable pour l'acheminement de l'information codant pour la couleur. Toutefois, le type de stimuli visuels qu'elle transporte diffère. En effet, la voie K acheminerait plutôt des inputs visuels provenant des cônes S de la rétine qui sont sensibles aux photons de longueur d'onde courte, tel que le bleu, alors que la voie parvocellulaire transmet essentiellement des stimuli couleur de longueur d'onde plus grande provenant des cônes M et L. Cette distinction n'est pas négligeable sachant que l'essentiel de la perception de la couleur et de la brillance est assurée par les cônes M et L. Dès lors, il est probable que la voie K, par l'intermédiaire de la stimulation des cônes S, tient une fonction qui n'est plus exclusivement liée à l'analyse de la couleur; il pourrait aussi intervenir dans la perception du mouvement. Cette supposition est étayée par des expériences qui tendent à montrer que l'aire corticale V5 reçoit des inputs visuels provenant des cônes S⁵³.

Des études parallèles^{54,55} ont révélé que la contribution des cônes S dans la stimulation des voies M et P paraissait négligeable, laissant suggérer une connexion synaptique privilégiée entre les cônes S et la voie K. S'appuyant sur cette observation et utilisant un paradigme mouvement-tritan – tritan signifiant stimulation exclusive des cônes S et, par conséquent, de la voie K –, une étude menée par

Morand en électrophysiologie⁵⁶ mit en évidence les constatations suivantes. La stimulation tritan-mouvement initie une activité neuronale dans les aires corticales V5/MT qui apparaît bien plus rapidement que si elle émanait de la voie M habituelle ; ceci tendrait à confirmer l'existence de la voie K qui, par un chemin direct, stimulerait de manière très rapide ces aires corticales. Parallèlement, il semble que cette activation apparaisse simultanément dans les aires striées et extra-striées, sousentendant que tout le réseau neuronal visuel est activé de manière rapide et synchrone. Cette constatation suppose que l'information transite très rapidement d'une région cortico-sous-corticale à l'autre, et ce de manière bidirectionnelle, comme le suggère le modèle de réseau neuronal complexe que propose Mesulam⁵⁷. Selon lui, l'information passe continuellement d'un centre neuronal à l'autre sans subir de traitement de fond. En d'autres termes, à chaque relais cortico-sous-cortical, un traitement de l'information n'est pas une condition nécessaire pour assurer son analyse lors d'un relais ultérieur. Par conséquent, la théorie d'un traitement hiérarchisé de l'information visuelle doit être évoqué avec nuance.

3. Objectifs et méthodologie

3.1. Objectifs

Nous avons décidé de mener notre étude sur la base des résultats obtenus par l'expérience précédemment citée de Morand⁵⁶, qui confirment la réalité électrophysiologique de la voie koniocellulaire. En utilisant les potentiels évoqués, elle a montré qu'une activité électrique différente d'un point de vue temporel distinguait la voie M de la voie K. Mais malgré l'application des solutions inverses, la localisation des sources électriques intra-croticales ne put être réalisée avec une résolution spatiale optimale. Dans ce contexte, le recours à une méthodologie bénéficiant d'une haute résolution spatiale telle que l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), permet de compléter l'évaluation des aires visuelles impliquées dans le traitement du mouvement et de la couleur. Par l'intermédiaire de notre expérience, nous souhaitons concrètement révéler les différentes aires visuelles qui s'activent dans quatre conditions différentes afin de répondre aux questions suivantes :

- Pour chaque condition, quelles sont les aires corticales qui sont activées ?
- Une stimulation mouvement-tritan (activation de la voie K) et une stimulation mouvement portée par un contraste de luminance (activation de la voie M) entraînent-elles l'activation d'aires visuelles différentes ou non ?
- Existe-t-il une autre aire corticale spécifique participant à l'élaboration de la perception du mouvement, dans laquelle se projetterait la voie K ?
- Un stimulus n'activant que les cônes S est-il tout de même en mesure d'activer les aires corticales responsables du traitement de la couleur ?

L'identification des aires visuelles se fera sur la base des cartes anatomiques du cortex visuel définies en imagerie fonctionnelle par Hasnain⁵⁸.

Bien que l'objectif prioritaire de ce travail repose essentiellement sur des considérations neurophysiologiques et cognitives, nous avons tout de même porté une attention particulière à la dimension méthodologique de cette recherche. En effet, les conditions expérimentales qui ont accompagné tant l'élaboration du paradigme (stimulation visuelle en mode tritanopique) que l'acquisition des données par IRMf (bruit) constituent une source d'erreurs potentiellement conséquente que seule une application adéquate des certains outils d'analyse, telles que les statistiques, peuvent lever. Nous reviendrons donc ultérieurement sur ces difficultés inhérentes à la méthodologie et aux solutions que nous proposons.

3.2. Méthodologie

3.2.1. Paradigmes de stimulation

Quatre tâches visuelles distinctes ont été présentées sur deux supports distincts : le premier support était une grille figurant des barres verticales noires et blanches alternées, tandis que le deuxième représentait un damier circulaire. Chaque support fut alors présenté sur deux modes différents, soit en noir et blanc, c'est-à-dire avec une luminance définie, soit sur un mode tritanopique⁶⁰. Cette dernière technique a été développée pour stimuler sélectivement les cônes S. Elle consiste à présenter une image bleue sur un fond jaune ; le jaune a pour fonction de saturer les cônes L et M qui fournissent les principales informations concernant la luminance de la couleur. Cette saturation permet une stimulation sélective par le bleu des cônes S dont la sensibilité à la luminance est suffisamment faible pour donner à l'image une impression d'isoluminance.

Les damiers et les grilles, créés avec un Macintosh 7100/66 utilisant un software Shell et Macglib, étaient projetés sur un écran transparent de fréquence 75 Hz, placé à une distance de 100 cm du sujet. Un jeu de miroir placé à l'intérieur du tunnel permettait aux sujets de voir l'écran. Lors de la présentation des conditions, était placée au centre de l'écran une croix qu'ils devaient fixer durant toute la stimulation.

Les conditions visuelles étaient présentées comme suit :

- 1. Damier circulaire noir/blanc (fréquence spatiale de 0.8 cycles/deg) en rotation pendant 20 sec en alternance avec 40 sec de repos, le tout répété cinq fois.
- 2. Même présentation mais en mode tritanopique.
- 3. Barres verticales noir/blanc (fréquence spatiale de 1.1 cycles/deg) en mouvement horizontal de droite à gauche à une vitesse de 12 deg/sec pendant 20 sec avec 40 sec de repos, le tout répété cinq fois.
- 4. Même présentation mais mode tritanopique.

Mais un des problèmes principaux de l'expérimentation était de préserver les caractéristiques propres de la stimulation en mode tritanopique. Même si la génération en soi d'une couleur en mode tritanopique ne comporte pas de difficultés particulières, sa projection sur un écran transparent demeure, par contre, beaucoup plus délicate. En effet, des variations fréquentielles peuvent survenir dans l'image lors de sa projection entraînant de possibles modifications de couleur ; ceci diminue la probabilité de voir les cônes S sélectivement stimulées et augmente, par conséquent, le risque d'activer certaines régions corticales non désirées. En raison de ce paramètre physique, de nombreux essais ont dû être effectués avant de sélectionner les sujets pour lesquels les conditions expérimentales pouvaient être considérées comme propres.

3.2.2. <u>Sujets</u>

Sur l'ensemble des sujets qui ont participé à l'expérience, seuls trois ont été retenus. Selon le questionnaire de Oldfield-Edinburg⁵⁹, ils étaient tous droitiers. Aucun n'était connu pour des antécédents neurologiques ou psychiatriques et tous avaient une vision normale ou corrigée.

3.3. Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle

3.3.1. Principes physiques de l'IRMf

L'imagerie par résonance magnétique (IRM) est une technique d'imagerie utilisée pour élaborer des images intracorporelles avec une haute résolution spatiale. Elle se fonde sur les principes de la résonance magnétique nucléaire (RMN), décrite en 1946 par Block et Purcell^{61, 62}. La RMN consiste à placer dans un champ magnétique un noyau atomique dont le moment magnétique ne doit pas être nul, et de lui appliquer un deuxième champ magnétique qui oscille à une fréquence déterminée. Le noyau entre alors en résonance avec le second champ magnétique et absorbe l'énergie émise par ce champ à chaque application. Puis, le noyau libère cette énergie, dénommée signal RMN, lors de chaque relaxation du champ oscillant.

Moyennant une technologie élaborée, l'IRM va alors convertir les énergies émises par les noyaux entrés en résonance, en une image bi- ou tridimensionnelle qui représente une coupe du corps humain. La valeur de chaque pixel est proportionnelle à l'intensité du signal RMN réalisant ainsi le contraste des images.

Quelques noyaux atomiques, tels que l'hydrogène 1 et 2, le carbone 13, le fluor 19, présentent la caractéristique d'entrer en résonance avec un champ oscillant et d'émettre l'énergie absorbée. Profitant de l'importante concentration d'hydrogène dans le corps, l'IRM va produire ses images en enregistrant l'énergie émise par le proton. Il peut être utile de rappeler que le contraste des images peut être modulé par trois paramètres indépendants : la densité de protons et les deux temps de relaxation T1 et T2 des tissus.

A partir de l'IRM s'est développée, ces dix dernières années, l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) qui est une méthode d'imagerie fonctionnelle permettant de visualiser l'activité cognitive du cerveau de manière non invasive. A cette fin, l'IRMf repose sur un phénomène physiologique fondamental, l'effet BOLD⁶³.

L'activité neuronale modifie localement le comportement de certains paramètres neurophysiologiques du cerveau, tels le débit sanguin, le métabolisme du glucose ou encore celui de l'oxygène⁶⁴. Pour mettre en évidence l'activation d'un groupe neuronal, l'IRMf utilise une stratégie détournée en mesurant la variation du taux d'oxygénation sanguin – d'où le nom « effet BOLD », pour « Blood Oxygenation Level Dependent »⁶³. En d'autres termes, le signal obtenu par IRMf est une réponse hémodynamique qui mesure de manière indirecte l'activité neuronale.

La cause réelle qui induit la modification du taux d'oxygène n'est pas encore bien comprise. Néanmoins, ce changement a pour effet de modifier la susceptibilité magnétique de l'oxygène et, par conséquent, l'homogénéité du champ magnétique local qui peut être observée en utilisant des séquences T2*. Un modèle tend à expliquer ce phénomène : il reposerait sur les propriétés magnétiques des deux formes de la molécule d'hémoglobine, l'oxyhémoglobine et la désoxyhémoglobine qui sont respectivement dia- et paramagnétique. Ainsi, lorsque le réseau neuronal local est activé, le flux sanguin augmente entraînant une augmentation de la quantité d'oxyhémoglobine par rapport à la quantité de désoxyhémoglobine. Par conséquent, il en résulte une diminution locale du gradient générant une augmentation de la cohérence de la phase des spins par laquelle les valeurs T*2 sont alors augmentées.

3.3.2. Protocole d'acquisition

Les expériences ont été menées sur un scanner RM Picker 1,5 [T] utilisant une séquence EPI multicoupes en T2*. Le protocole d'acquisition des données différait peu d'un sujet à l'autre.

Les images étaient obtenues à partir de 13 coupes consécutives avec une résolution finale de 128 par 128. Les paramètres de la séquence étaient les suivants : TE = 40 msec, temps d'acquisition 1,4 sec, temps entre chaque acquisition 2 sec, « flip angle » = 80 °, FOV (Field of view) = 28 cm et épaisseur de la coupe 5mm.

Le protocole d'acquisition se présentait sur un mode « on/off » ; ce mode offre l'avantage de pouvoir comparer statistiquement l'ensemble des données « on » avec celui des données « off ». La stimulation était présentée 20 sec (« on ») pour 40 sec de repos (« off »), le tout répété 5 fois, i.e. (10 acq activation + 20 acq repos) x 5 = 150 acquisitions pour une coupe. 5 volumes supplémentaires ont dû être acquis en début d'expérience, ils ne sont utilisés que pour la stabilisation du signal EPI (Figure 1).



Figure 1.

Paradigme de stimulation présentant en alternance une série de blocs stimulation précédant un bloc de repos.

3.4 <u>Traitement des données</u>

L'ensemble de l'analyse des données a été réalisé par le « software » MedX (version 3.2) installé sur une station DEC Alpha qui procède avec un système d'exploitation UNIX OSF/1.

3.4.1. Prétraitement du signal IRMf

L'acquisition des données IRMf est soumise à des contraintes physiques et à une réalité physiologique qui aspirent à dénaturer le signal émis. Il paraît dès lors judicieux de procéder à des opérations qui traitent le signal afin de récupérer sa composante initiale autorisant ainsi une analyse plus « réelle » de l'activité cérébrale.

Durant l'enregistrement, de petits mouvements inopinés de la tête surviennent, décalant l'alignement du cerveau d'un volume à l'autre. En d'autres termes, ces mouvements modifient spatialement le signal sous forme d'introduction – linéaire ou non – de bruit. Ce dernier peut être réduit en appliquant des algorithmes mathématiques qui filtrent le signal en réalignant l'ensemble des volumes entre eux ; ce procédé s'appelle « correction de mouvement ».

Pour le réalignement de nos images fonctionnelles, nous avons appliqué une méthode de transformation appelé AIR (version 3.7) pour *Automated Image Registration*^{65, 66, 67, 68} qui ne réaligne pas les images selon leurs contours mais directement selon l'intensité des pixels.

L'idée de cet algorithme repose sur le fait que si deux volumes cérébraux sont parfaitement alignés, les voxels du premier volume sont identiques à ceux du deuxième, à une constante multiplicative près ! Toutefois, si tel n'est le cas, ce facteur multiplicatif varie alors d'un voxel à l'autre.

Pratiquement, AIR procède comme suit : un volume de référence est choisi sur lequel tous les autres vont se réaligner. Un seuil d'intensité est fixé de telle manière qu'il puisse exclure tous les voxels à l'extérieur du cerveau, i.e ceux qui ont une intensité valant zéro.

Posons x_i un voxel du volume de référence et y_i celui d'un volume à réaligner, on obtient alors

$$r_i = y/x_i ;$$

l'algorithme utilise alors comme une fonction « coût » f_c , définie par

 $f_c = s_r / \bar{r}$ où s_r est la déviation standard des r_i et \bar{r} la moyenne des r_i .

En appliquant un modèle de transformation (linéaire ou non linéaire) sur les paramètres de réalignement, ces derniers sont ajustés, par calcul des dérivées partielles \P_c de f_c , de telle sorte qu'ils puissent minimiser de manière itérative f_c . Une fois cette opération accomplie, les paramètres de transformation sont appliqués sur l'ensemble des volumes restants au moyen de différents modèles d'interpolation (linéaire, sinc etc.)⁶⁹. Rappelons toutefois que l'interpolation linéaire est, certes, facilement applicable et rapide, mais elle induit une corrélation des pixels voisins entre eux qui modifie leur intensité. Ce phénomène s'apparente à un bruitage du signal qui peut être à l'origine d'erreurs lors du calcul statistique des données.

Par ailleurs, il est judicieux de considérer la chronologie du métabolisme lors de la sélection des blocs « on » et « off » : l'activité électrique du neurone précède la vasodilatation locale de quelques secondes (3-5 sec.), raison pour laquelle nous avons pris les blocs de données d'une même condition avec un décalage de deux acquisitions⁶⁷.

3.4.2. Calcul statistique

3.4.2.1 Introduction

L'analyse statistique des signaux enregistrés convoite deux finalités distinctes : la détection et la sélection des zones corticales stimulées. En d'autres termes, sur la base de la carte statistique calculée, on répertorie l'ensemble des régions qui paraissent « statistiquement » actives, puis à partir de ces dernières, s'effectue la la sélection des zones « réellement » activées.

Toutefois, comme nous l'avons précédemment indiqué, les conditions d'acquisitions demeurent sujettes à des perturbations qui se reflètent dans ces signaux mêmes. Nous avons insisté sur le fait que la couleur en mode tritanopique pouvait fluctuer lors de sa projection et que les mouvements de tête nécessitaient une correction mathématique. Par ailleurs, il faut rappeler que certaines régions corticales investiguées, comme les aires visuelles primaires, sont localisées au niveau du pôle occipital, soit très proche de gros vaisseaux sanguins, tel que le sinus droit, qui sont susceptibles d'engendrer des activations parasites.

En regard de l'enjeu et des paramètres perturbateurs, le traitement statistique s'est, par conséquent, construit sur un test statistique pour la détection de toutes les régions activées et sur l'analyse des déviations standard entre conditions et entre sujets pour la sélection définitive des régions sensées être réellement actives.

Le choix du test statistique s'est porté sur un des tests paramétriques de groupe que propose le « software » MedX version 3.2, soit le t-test impair⁷⁰.

3.4.2.2. t-test impair

De manière générale, le test paramétrique de type t-test impair est communément utilisé pour comparer la différence des valeurs moyennes de deux échantillons indépendants. Dans notre cas, nous voulons définir s'il existe des régions cérébrales qui montrent une différence d'activité entre la phase de repos et la période de stimulation. Afin de simplifier l'appréhension du problème, l'ensemble de la démarche s'appliquera à un seul voxel.

La première étape consiste à considérer le voxel comme une série chronologique qui est une fonction f de temps t représentant l'intensité du signal ; on a ainsi :

$$f := \Re \to \Re$$
avec t le temps $t \mapsto f(t) = y$ et y l'intensité au cours de t

Plus spécifiquement, *t* peut être défini selon les périodes de repos (t_{off}) ou d'activation (t_{on}). Par conséquent, nous obtenons deux groupes (ou échantillons) distincts d'intensité du signal, soient y_{off} et y_{on} :

$$f := \Re \to \Re$$
$$t_{off} \mapsto f(t_{off}) = y_{off}$$
$$t_{on} \mapsto f(t_{on}) = y_{on}$$

Nous supposons que ces deux échantillons suivent une distribution normale $N \sim (m, S^2) = (0,1)$, qu'ils sont indépendants et que la variance S^2 de leur « population » respective demeure inconnue. Par conséquent, le test d'hypothèse que nous allons appliquer à la différence des moyennes peut être fondé sur une distribution de Student (distribution en t).

Procédons premièrement au calcul de leur moyenne respective en fonction de N_{off} et N_{on} , les nombres totaux d'unités temporelles pour chaque période ; on a ainsi :

$$\begin{split} \overline{y}_{off} &= \left(\sum_{i=1}^{N_{off}} y_{i,off}\right) \middle/ N_{off} \quad \text{eff} \\ \overline{y}_{on} &= \left(\sum_{i=1}^{N_{on}} y_{i,on}\right) \middle/ N_{on} \; . \end{split}$$

Puis, calculons l'erreur standard de la différence $S_{_D}$ des deux échantillons à partir de l'estimation de leur déviation standard et en introduisant $dl = N_{_{off}} + N_{_{on}} - 2$, le degré de liberté ; on a alors :

$$S_{D} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{N_{off}} (y_{i,off} - \bar{y}_{off})^{2} + \sum_{i=1}^{N_{off}} (y_{i,on} - \bar{y}_{on})^{2}}{N_{off} + N_{on} - 2}} \bullet \left(\frac{1}{N_{off}} + \frac{1}{N_{on}}\right)}.$$

Nous pouvons alors poser le test d'hypothèse ainsi que le test statistique t_a :

$$H_0: \mathbf{m}_{off} - \mathbf{m}_{on} = \mathbf{\Lambda}_0$$
$$t_0 = \frac{\overline{y}_{off} - \overline{y}_{on}}{S_D}$$

où m_{off} et m_{off} sont les moyennes supposées des « populations » des deux échantillons. Finalement, en fonction de l'intervalle de confiance que nous souhaitons appliquer (avec $a \le 0.05 \Rightarrow t_{a,dl}$), nous décidons si H_0 doit être refusé selon que $t_0 \ge t_{a,dl}$; dans ce cas, la différence des moyennes entre les deux échantillons est significative et le voxel représente une région cérébrale active⁷². Comme $N_{off} + N_{on} (\cong 145) \ge 40$, la distribution de Student se rapproche d'une distribution en Z⁷¹, raison pour laquelle le score Z a été choisi comme paramètre statistique de comparaison.

Ce test paramétrique est évidemment appliqué à l'ensemble des voxels qui constituent le volume cérébral de chaque sujet et le résultat obtenu est une carte statistique tridimensionnelle contenant les scores Z de tous les voxels. Selon le seuil $a (\Rightarrow t_{a,dl})$, toutes les régions d'intérêt peuvent alors être détectées.

3.4.3. Atlas de Talairach et Tournoux

Le caractère unique de chaque anatomie cérébrale pose le problème évident de la comparaison entre les différents sujets – comparaison « inter-sujet ». Une interprétation globale ne devient dès lors possible que si l'ensemble des volumes cérébraux sont « normalisés » sur une carte anatomique standard. En d'autres termes, les images cérébrales de tous les sujets doivent subir des transformations géométriques de sorte que leurs coordonnées soient superposables à celles de l'atlas standard qu'ont défini Talairach et Tournoux⁷³.

Concrètement, un logiciel développé par MEDX procède à cette normalisation qui se déroule comme suit : dans un premier temps, il opère une fusion entre les images fonctionnelles et leurs images anatomiques correspondantes sur lesquelles huit points de référence sont alors placés manuellement (exemple : les commissures antérieure et postérieure...). Puis, se fondant sur ces points de repère, un algorithme d'interpolation linéaire transforme le volume fusionné de telle manière que ce dernier puisse se superposer à celui de Talairach.

3.4.4. Identification des cartes fonctionnelles

Une fois la carte statistique de l'ensemble des régions actives établie, il s'agit de procéder à l'identification et à la sélection de ces zones. Etaient retenues les activations dont le score Z était contenu dans l'intervalle de confiance prédéfini. Puis, les coordonnées de toutes ces activations étaient comparées avec les références anatomiques qu'a proposées Hasnain pour les aires visuelles⁷⁴. (Tableau 1). Finalement, si la correspondance géométrique devenait effective et que la déviation standard calculée pour une région sur l'ensemble des sujets demeurait inférieure à la valeur donnée par Hasnain, la région activée était alors définitivement sélectionnée. Il est utile de rappeler que, par convention, x, y et z représentent les variables géométriques des coordonnées et que l'unité s'exprime en millimètre. Précisons encore que le voxel de référence qui a été choisi pour déterminer le point de coordonnée de chaque activation était celui qui présentait le score Z le plus élevé.

3.4.5 <u>Comparaison statistique</u>

Finalement, l'interprétation des données statistiques reposait essentiellement sur la comparaison statistique, d'une condition à l'autre, des régions d'intérêt sélectionnées. Il est toutefois essentiel de souligner, qu'en raison des caractéristiques physiologiques de la réponse hémodynamique⁷⁵ (l'intensité et le délai d'apparition de la réponse vasculaire demeurant tributaire de la densité neuronale et du diamètre vasculaire), la comparaison des régions entre elles ou entre les différents sujets est source conséquente de biais qu'il est préférable d'écarter.

Nous nous sommes appuyés sur quatre critères quantitatifs dérivant du score Z, pour procéder à la comparaison des activations :

- 1. Le score Z maximal de chaque activation
- 2. Le score Z moyen après avoir posé deux seuillages statistiques différents, soit Z=1.96 (α =0.025) et Z=2.81 (α =0.0025).
- 3. Le nombre de voxels activés en fonction des deux seuils statistiques.
- 4. La surface de la région activée en fonction des deux seuils statistiques.

Aires	x ± DS	y ± DS	z ± DS
Hémisphère Gauche			
V1	-7.2 ± 3.3	-82.5 ± 5.3	-1.9 ± 7.5
V2v	-7.7 ± 4.2	-75.3 ± 5.1	-7.5 ± 4.9
V2d	-11.7 ± 4.6	-91.5 ± 4.3	2.7 ± 8.6
V3	-17.9 ± 5.9	-89.6 ± 5.0	5.9 ± 7.5
V3a	-25.7 ± 2.9	-83.8 ± 4.9	11.0 ± 6.1
V4	-21.8 ± 4.5	-65.8 ± 5.0	-9.9 ± 3.6
V5	-39.0 ± 2.6	-71.9 ± 4.2	-0.8 ± 4.1
Hémisphère Droite			
V1	6.2 ± 2.6	-79.9 ± 5.7	0.9 ± 5.0
V2v	7.8 ± 4.0	-71.1± 5.9	-3.3 ± 5.9
V2d	8.2 ± 3.5	-87.6 ± 4.3	6.1 ± 4.5
V3	12.0 ± 5.9	-87.6 ± 5.5	10.3 ± 7.5
V3a	17.4 ± 9.3	-84.1 ± 6.1	15.9 ± 3.4
1/4			40.0.00
V4	19.4 ± 3.3	-72.6 ± 5.6	-12.0 ± 2.9

Tableau 1.

Localisation moyenne et déviation standard des aires visuelles definies selon Hasnain.

Par ailleurs, relevons que la valeur de la surface activée n'est, en fait, que le produit du nombre de voxels multiplié par le volume du voxel ($8mm^3 = 2^3mm$). Toutefois, sa prise en compte nous semblait utile puisqu'une surface est un critère explicite qui facilite la comparaison.

4. <u>Résultats</u>

4.1. Introduction

Par sujet et par condition, nous avons obtenu un volume d'images statistiques. D'emblée, nous avons pu constater que les différents sets d'images contenaient un nombre variable de zones activées, indépendamment des sujets et des conditions. Ces variabilités sont imputables à l'ensemble des paramètres perturbateurs qui ont caractérisé les conditions d'expérimentation, notamment, la projection d'une couleur en mode tritanopique, le bruit introduit dans le signal (mouvement de la tête etc.) malgré leur correction mathématique ou encore les artefacts d'origine vasculaire. D'ailleurs, une des activations souvent observée se situait entre le cervelet et le cortex occipital et représente probablement l'activité pulsatile du sinus droit. Par conséquent, nous avions insisté sur le fait que la sélection d'une région corticale reposait entre autres sur la constance de sa présence d'un sujet à l'autre. C'est ainsi que deux aires visuelles, V1 et V5, ont étaient identifiées de manière presque systématique dans toutes les conditions et chez tous les sujets. Néanmoins, de manière isolée, ces deux aires n'ont pu être décelées dans deux conditions sur l'ensemble des sujets. Rappelons que l'augmentation du signal IRMf après activation d'un groupe neuronal reste faible (3% en moyenne)⁶³; ainsi, la détection d'une zone cérébrale activée peut devenir problématique, d'autant plus que le rapport signal sur bruit demeure plutôt tenu. Etant donné cette caractéristique inhérente à la méthodologie de l'IRMf, nous verrons que l'absence ou la présence de certaines activations ne doivent pas être toujours considérées comme le reflet d'une réalité neurophysiologique.

Les résultats sont présentés en suivant l'ordre chronologique d'activation des différentes régions corticales qui sont impliquées dans le processus de la vision. Nous évoquerons en premier lieu le cortex visuel primaire V1 et nous finirons par l'examen des aires extrastriées V4 et V5.

4.2. Aire visuelle primaire V1

Comme l'illustrent les figures 1 et 2, une activation corticale compatible avec l'aire V1 a été mise en évidence bilatéralement lors de chaque paradigme de stimulation, sauf dans la condition 1 bilatéralement chez le premier sujet et les conditions 1 et 4 à droite chez le troisième sujet. Pour chaque sujet, la variabilité des coordonnées lors des quatre conditions n'était pas significative pour que l'identité de V1 puisse être contestées (Tableau 2).

Sujet 1			
Coordonnées hémisphère gauche	x	у	Z
Condition 1	-	-	-
Condition 2	-8	-80	-12
Condition 3	-8	-88	-8
Condition 4	-6	-88	-8
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	-7	-85	-9
Coordonnées hémisphère droit	x	у	Z
Condition 1	-	-	_
Condition 2	6	-80	-12
Condition 3	6	-84	-8
Condition 4	6	-82	-10
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	6	-82	-10

Sujet 2			
Coordonnées hémisphère gauche	x	У	z
Condition 1	-8	-78	-8
Condition 2	-4	-82	-6
Condition 3	-6	-84	-2
Condition 4	-4	-82	-6
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	-5.5	-81	-5.5
Coordonnées hémisphère droit	x	У	Z
Condition 1	6	-78	-6
Condition 2	6	-76	-6
Condition 3	4	-78	-6
Condition 4	8	-78	-6
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	6	-77	-6

Sujet 3			
Coordonnées hémisphère gauche	x	у	Z
Condition 1	-2	-80	4
Condition 2	-4	-86	-4
Condition 3	-2	-84	2
Condition 4	-4	-80	-2
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	-3	-82	0
Coordonnées hémisphère droit	x	у	Z
Condition 1	-	-	-
Condition 2	2	-82	2
Condition 3	2	-82	4
Condition 4	-	-	-
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	2	-82	3

Tableau 2

Coordonnées de l'aire V1 pour l'ensemble des conditions et des sujets.

L'absence d'activité ne semble pas traduire une réalité physiologique puisque cette aire apparaît chez les autres sujets. Comme nous l'avons évoqué en préambule de la présentation des résultats, cette non-activation occasionnelle de V1 peut être raisonnablement attribuée aux caractéristiques du signal IRMf.

Par ailleurs, nous pouvons relever que la coordonnée z de V1 chez le premier sujet apparaît bilatéralement quelques millimètres (-9 mm) en deçà de ce qui est attendu. Cette observation ne devrait pas remettre en cause l'identification de V1 car les coordonnées de cette dernière demeurent dans les trois conditions très homogènes. Cette différence millimétrique ne doit être, en fait, que l'expression d'une localisation individuelle ou d'un décalage apparu lors des opérations de réalignement ou de normalisation.

Les paramètres quantitatifs résultant de l'analyse statistique du cortex visuel primaire sont illustrés dans le tableau 3.

Paradigme stationnaire 1 : damier circulaire noir et blanc

Hémisphère gauche				
Coordonnées moyennes [mm]	-5 ± 4	-81 ± 4	-2 ± 8	
Score Z maximum [u.s.]			4.81 ± 0.39	
Score 7 moven [u.s.] de l'activité pour	Z = 1.96 (p = 0.025)		2.82 ± 0.47	
	Z = 2.81 (p = 0.0025)		3.45 ± 1.2	
Nombro do pivolo octiváo pour	Z = 1.96 (p = 0.025)		100 ± 22	
Nombre de pixels actives pour	Z = 2.81 (p	Z = 2.81 (p = 0.0025)		
Surface activée (mm ³) nour	Z = 1.96 (p	= 0.025)	804 ± 175	
	Z = 2.81 (p	= 0.0025)	360 ± 305	

Hémisphère droit*				
Coordonnées moyennes [mm]	6 ± 0	-78 ± 0	-6 ± 0	
Score Z maximum [u.s.]			4.75	
Score Z moven (u.e.) de l'activité nour $Z = 1.96 (p = 0.025)$			2.66	
	Z = 2.81 (p = 0.0025)		3.37	
Nombre de rivele estivée reur $Z = 1.96$ (j		= 0.025)	71	
Nombre de pixels actives pour	Z = 2.81 (p = 0.0025)		25	
Surface activée [mm ³] pour	Z = 1.96 (p	= 0.025)	568	
	Z = 2.81 (p	= 0.0025)	200	

Paradigme stationnaire 2 : damier circulaire tritanopique

Hémisphère gauche				
Coordonnées moyennes [mm]	-5 ± 2	-82 ± 3	-7 ± 4	
Score Z maximum [u.s.]			5.19 ± 1.21	
Sooro 7 moven [u a l da l'activité pour	Z = 1.96 (p = 0.025)		2.78 ± 0.21	
Score z moyen [u.s.] de ractivite pour	Z = 2.81 (p = 0.0025)		3.42 ± 0.32	
Nombro do pixolo activás pour	Z = 1.96 (p	= 0.025)	78 ± 60	
	Z = 2.81 p = 0.0025)		30 ± 28	
Surface activée [mm ³] pour	Z = 1.96 (p	= 0.025)	621 ± 484	
	Z = 2.81 (p	= 0.0025)	243 ± 227	

Hémisphère droit				
Coordonnées moyennes [mm]	5 ± 2	-79 ± 3	-5 ± 7	
Score Z maximum [u.s.]			4.9 ± 0.10	
Secre 7 moven [u.e.] de l'activité pour	Z = 1.96 (p = 0.025)		3.03 ± 0.11	
	Z = 2.81 (p = 0.0025)		3.65 ± 0.27	
Nombro do pixolo activás pour	Z = 1.96 (p	= 0.025)	57 ± 22	
Nombre de pixels actives pour	Z = 2.81 (p = 0.0025)		29 ± 11	
Surface activée [mm ³] pour	Z = 1.96 (p	= 0.025)	453 ± 172	
	Z = 2.81 (p	= 0.0025)	235 ± 85	

Paradigme mouvement 3 : grille verticale noir et blanc

Hémisphère gauche				
Coordonnées moyennes [mm]	-5 ± 3	-85 ± 2	-3 ± 5	
Score Z maximum [u.s.]			4.36 ± 0.52	
Score Z moyen [u.s.] de l'activité pour	l'activité pour $\frac{Z = 1.96 (p = 0.025)}{Z = 2.81 (p = 0.0025)}$			
Nombre de pixels activés pour	Z = 1.96 (p = 0.025) Z = 2.81 (p = 0.0025)		60 ± 14 24 ± 6	
Surface activée [mm ³] pour	Z = 1.96 (p Z = 2.81 (p	= 0.025) = 0.0025)	480 ± 113 192 ± 48	

Hémisphère droit				
Coordonnées moyennes [mm]	4 ± 4	-81 ± 3	-3 ± 6	
Score Z maximum [u.s.]			3.54 ± 0.38	
Score 7 moven [u.s.] de l'activité pour	Z = 1.96 (p = 0.025)		2.52 ± 0.22	
	Z = 2.81 (p = 0.0025)		3.11 ± 011	
Nombre de nixels activés nour	Z = 1.96 (p	= 0.025)	27 ± 26	
Nombre de pixels actives pour	Z = 2.81 (p = 0.0025)		10 ± 11	
Surface activée [mm ³] pour	Z = 1.96 (p	= 0.025)	213 ± 204	
	Z = 2.81 (p	= 0.0025)	80 ± 90	

Paradigme mouvement 4 : grille verticale tritanopique

Hémisphère gauche				
Coordonnées moyennes [mm]	-5 ± 1	-83 ± 4	-5 ± 3	
Score Z maximum [u.s.]		3.84 ± 0.46		
Score Z moyen [u.s.] de l'activité pour	Z = 1.96 (p Z = 2.81 (p	Z = 1.96 (p = 0.025) Z = 2.81 (p = 0.0025)		
Nombre de pixels activés pour	Z = 1.96 (p = 0.025) Z = 2.81 (p = 0.0025)		92 ± 50 43 ± 28	
Surface activée [mm ³] pour	Z = 1.96 (p Z = 2.81 (p	= 0.025) = 0.0025)	736 ± 400 344 ± 227	

Hémisphère droit				
Coordonnées moyennes [mm]	7 ± 1	-80 ± 3	-8 ± 3	
Score Z maximum [u.s.]		3.80 ± 0.35		
Score Z moyen [u.s.] de l'activité pour	$\frac{Z = 1.96 \text{ (p}}{Z = 2.81 \text{ (p}}$	Z = 1.96 (p = 0.025) Z = 2.81 (p = 0.0025)		
Nombre de pixels activés pour	Z = 1.96 (p = 0.025) Z = 2.81 (p = 0.0025)		43 ± 7 9 ± 8	
Surface activée [mm ³] pour	Z = 1.96 (p Z = 2.81 (p	= 0.025) = 0.0025)	344 ± 57 72 ± 68	

Tableau 3

Coordonnées moyennes, valeurs statistiques, nombre de pixels et surface de l'activation de V1 pour chaque paradigme.

À noter que les valeurs des coordonnées, du nombre de pixels et de la surface ainsi que leurs déviations standard sont ramenés a l'unité par défaut ou par excès.

N.B. Les unités s'expriment respectivement en millimètres [mm], en unités statistiques [u.s.] selon Z, en nombre purs et en millimètres carrés [mm³].



En regard de ces résultats, aucune hypothèse originale concernant V1 ne peut être élaborée dans notre étude. Les images statistiques présentent de telles variations qu'aucune différence significative d'activation ne peut être mise en évidence entre les différents paramètres ou modalités. Les deux hémisphères semblent présenter la même activité. Le mode tritanopique ne stimule pas différemment V1 ; de même, les paradigmes en mode stationnaire ou en mouvement ont apparemment le même effet sur V1.

Seule certitude que nous pouvons avancer, V1 est activé dans toutes les conditions.

4.3. <u>Aires visuelles V2 et V3</u>

4.3.1 Aires V2 ventrale et dorsale

Seul le sujet 2 a présenté dans les quatre conditions une région d'activation qui semble, selon les cartes fonctionne se rapporter à la partie ventrale de l'aire V2 (tableau 4 et figures 4 et 5). De même, après trois des quatre stimuli (sauf la condition barres verticales en mode tritanopique), nous avons observé, chez ce même sujet, une zone qui pourrait être compatible avec la partie dorsale de V2. (tableau 4 et figures 6 et 7)

Par souci de rigueur, nous avons tout de même calculé les différentes valeurs statistiques des activations observées. Même s'il n'est possible de les confronter aux résultats des autres sujets et, ainsi, d'en extraire des valeurs statistiquement plus fiables, elles peuvent donner une indication quant à la latérisation ou encore aux différences qui peuvent exister entre diverses conditions expérimentées chez un même individu.

Sujet 2 (aire visuelle secondaire V2 ventrale)			
Coordonnées hémisphère gauche	x	у	Z
Condition 1	-10	-74	-8
Condition 2	-8	-74	-6
Condition 3	-8	-80	-6
Condition 4	-8	-72	-6
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	-9	-75	-6
Coordonnées hémisphère droit	x	у	Z
Condition 1	14	-70	-8
Condition 2	16	-68	-8
Condition 3	-	-	-
Condition 4	8	-78	-6
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	13	-72	-7

Sujet 2 (aire visuelle secondaire V2 dorsale)			
Coordonnées hémisphère gauche	x	у	Z
Condition 1	-8	-92	2
Condition 2	-8	-92	2
Condition 3	-6	-86	2
Condition 4	-	-	-
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	-7	-90	2
Coordonnées hémisphère droit	x	у	Z
Condition 1	4	-90	2
Condition 2	4	-88	2
Condition 3	2	-88	2
Condition 4	-	-	-
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	4	-89	2

Tableau 4

Coordonnées des aires V2 ventrale et dorsale pour l'ensemble des conditions mais pour un seul sujet (sujet 2), les autres ne présentant aucune activité compatible avec l'activation des aires V2.





4.3.2. <u>Aires V3 et V3a</u>

Aucune aire dont les coordonnées coïncident avec celles standards de V3 et V3a n'a pu être identifiée de manière significative, en raison de la variance importante caractérisant les coordonnées des différentes régions suspectes. Certes, dans l'une ou l'autre des conditions, une activité s'y approchant grossièrement a pu être décelée, mais l'absence d'activation systématique parle plutôt en faveur d'artéfacts occasionnels.

4.3. <u>Aire visuelle V4</u>

Après un examen attentif des images fonctionnelles chez les trois sujets, aucune région corticale correspondant à l'aire V4 n'a été mise en évidence, quel que soit le type de stimulation.

4.4. Aire visuelle V5

Dans toutes les conditions, une aire corticale dont les coordonnées se rapportent de manière explicite à l'aire V5, a pu être identifiée (figures 8 et 9). Pour chaque sujet et quelles que fussent les conditions, les coordonnées demeuraient significativement homogènes comme le montre le tableau 5.

Ce qui mérite d'être relevé c'est la reproductibilité de l'activation de V5 dans toutes les conditions et chez les trois sujets. Ce phénomène est d'autant plus remarquable que nous observons sur l'ensemble des images fonctionnelles une variabilité d'activation très importante, que ce soit entre individus ou entre paradigmes. Néanmoins, V5 est activée de manière récurrente avec une intensité conséquente mais stable.

Malgré la récurrence de l'activité, nous ne pouvons déceler des variabilités statistiques significatives entre les différentes conditions, entre les deux hémisphères, voire entre les modes de stimulation (stationnaire ou en mouvement). En effet, pour toutes les valeurs statistiques calculées, nous mesurons des déviations standard (en l'occurrence toujours 1DS) très importantes. Ceci témoigne de la large distribution des valeurs échantillonnales dans un sous-groupe, d'autant plus que leur nombre est très restreint, i.e. trois. Par exemple, dans la condition « barres en noir et blanc », les scores Z maximaux variaient selon les trois sujets entre 3.25 et 6.19, d'où la mesure d'une déviation standard s'élevant à 1.40. Dans ces conditions, aucune comparaison significative ne peut être entreprise.

Néanmoins, l'activation de V5 nous permettra déjà d'entreprendre une critique qualitative et de répondre à certaines questions qui ont orienté notre étude.

Sujet 1			
Coordonnées hémisphère gauche	x	у	Z
Condition 1	-36	-74	-4
Condition 2	-38	-76	-2
Condition 3	-42	-70	0
Condition 4	-42	-74	2
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	-40	-73	-1
Coordonnées hémisphère droit	x	у	Z
Condition 1	40	-68	-6
Condition 2	40	-72	-4
Condition 3	36	-72	-6
Condition 4	36	-72	-2
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	38	-71	-4

Sujet 2			
Coordonnées hémisphère gauche	x	У	Z
Condition 1	-42	-68	0
Condition 2	-38	-66	-2
Condition 3	-44	-64	-4
Condition 4	-42	-62	-6
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	-41	-65	-3
Coordonnées hémisphère droit	x	у	Z
Condition 1	42	-68	-2
Condition 2	40	-64	0
Condition 3	42	-64	-4
Condition 4	38	-64	2
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	40	-65	-1

Sujet 3			
Coordonnées hémisphère gauche	x	у	Z
Condition 1	-48	-72	-8
Condition 2	-	-	-
Condition 3	-40	-72	-4
Condition 4	-42	-66	-8
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	-43	-70	-6
Coordonnées hémisphère gauche	x	У	z
Condition 1	42	-70	-2
Condition 2	-	-	-
Condition 3	44	-70	-4
Condition 4	38	-62	-6
Coordonnée moyenne par sujet (sans DS)	41	-67	-4

Tableau 5Coordonnées de l'aire V5 pour l'ensemble des conditions et des sujets.

Paradigme stationnaire 1 : damier circulaire noir et blanc

Hémisphère gauche				
Coordonnées moyennes [mm]	-42 ± 6	-71 ± 3	-4 ± 4	
Score Z maximum [u.s.]		4.49 ± 1.40		
Score Z moyen [u.s.] de l'activité pour	Z = 1.96 (p Z = 2.81 (p	Z = 1.96 (p = 0.025) Z = 2.81 (p = 0.0025)		
Nombre de pixels activés pour	Z = 1.96 (p = 0.025) Z = 2.81 (p = 0.0025)		91 ± 61 29 ± 23	
Surface activée [mm ³] pour	Z = 1.96 (p Z = 2.81 (p	= 0.025) = 0.0025)	728 ± 488 232 ± 187	

Hémisphère droit				
Coordonnées moyennes [mm]	41 ± 1	-67 ± 1	-5 ± 2	
Score Z maximum [u.s.]			4.78 ± 1.47	
Score Z moyen [u.s.] de l'activité pour	Z = 1.96 (p) Z = 2.81 (p)	$\frac{Z = 1.96 (p = 0.025)}{Z = 2.81 (p = 0.0025)}$		
Nombre de pixels activés pour	Z = 1.96 (p Z = 2.81 (p	67 ± 38 23 ± 18		
Surface activée [mm ³] pour	Z = 1.96 (p Z = 2.81 (p	= 0.025) = 0.0025)	536 ± 306 187 ± 144	

Condition stationnaire 2 : damier circulaire tritanopique

Hémisphère gauche				
Coordonnées moyennes [mm]	-38 ± 0	-71 ± 7	-2 ± 0	
Score Z maximum [u.s.]			4.50 ± 0.09	
Score Z moyen [u.s.] de l'activité pour	Z = 1.96 (p) Z = 2.81 (p)	Z = 1.96 (p = 0.025) Z = 2.81 (p = 0.0025)		
Nombre de pixels activés pour	Z = 1.96 (p = 0.025) Z = 2.81 (p = 0.0025)		82 ± 28 30 ± 6	
Surface activée [mm ³] pour	Z = 1.96 (p Z = 2.81 (p	= 0.025) = 0.0025)	656 ± 226 240 ± 45	

Hémisphère droit				
Coordonnées moyennes [mm]	40 ± 0	-68 ± 6	-2 ± 3	
Score Z maximum [u.s.]				
Score 7 moven (u.s.) de l'activité pour	Z = 1.96 (p = 0.025)		2.74 ± 0.18	
	Z = 2.81 (p	Z = 2.81 (p = 0.0025)		
Z = 1.96 (p = 0.025)		86 ± 8		
Nombre de pixels actives pour	Z = 2.81 (p = 0.0025)		28 ± 4	
Surface estivés [ram ³] neur	Z = 1.96 (p	= 0.025)	688 ± 68	
	Z = 2.81 (p	= 0.0025)	220 ± 28	

Paradigme mouvement 3 : grille verticale noir et blanc

Hémisphère gauche				
Coordonnées moyennes [mm]	-42 ± 2	-69 ± 4	-3 ± 2	
Score Z maximum [u.s.]			4.77 ± 1.10	
Score Z moyen [u.s.] de l'activité pour	Z = 1.96 (p) Z = 2.81 (p)	Z = 1.96 (p = 0.025) Z = 2.81 (p = 0.0025)		
Nombre de pixels activés pour	Z = 1.96 (p = 0.025) Z = 2.81 (p = 0.0025)		110 ± 37 35 ± 16	
Surface activée [mm ³] pour	Z = 1.96 (p Z = 2.81 (p	= 0.025) = 0.0025)	877 ± 293 283 ± 132	

Hémisphère droit					
Coordonnées moyennes [mm]	41 ± 4	-67 ± 4	-4 ± 1		
Score Z maximum [u.s.]			5.43 ± 0.98		
Score Z moyen [u.s.] de l'activité pour	Z = 1.96 (p = 0.025)		2.80 ± 0.20		
	Z = 2.81 (p = 0.0025)		3.60 ± 0.10		
Nombre de pixels activés pour	Z = 1.96 (p = 0.025)		79 ± 18		
	Z = 2.81 (p	= 0.0025)	31 ± 16		
Surface activée [mm ³] pour	Z = 1.96 (p	= 0.025)	632 ± 147		
	Z = 2.81 (p	= 0.0025)	250 ± 130		

Paradigme mouvement 4 : grille verticale tritanopique

Hémisphère gauche					
Coordonnées moyennes [mm]	-42 ± 0	-67 ± 6	-4 ± 5		
Score Z maximum [u.s.]			4.21 ± 0.47		
Score Z moyen [u.s.] de l'activité pour	Z = 1.96 (p = 0.025) Z = 2.81 (p = 0.0025)		2.56 ± 0.06 3.24 ± 0.10		
Nombre de pixels activés pour	Z = 1.96 (p = 0.025) Z = 2.81 (p = 0.0025)		91 ± 65 26 ± 21		
Surface activée [mm ³] pour	Z = 1.96 (p = 0.025) Z = 2.81 (p = 0.0025)		730 ± 522 208 ± 171		

Hémisphère droit					
Coordonnées moyennes [mm]	37 ± 1	-66 ± 5	3 ± 5		
Score Z maximum [u.s.]			4.48 ± 0.68		
Score Z moyen [u.s.] de l'activité pour	$\frac{Z = 1.96 \text{ (p}}{Z = 2.81 \text{ (p}}$	2.63 ± 0.06 3.39 ± 0.25			
Nombre de pixels activés pour	$\frac{Z = 1.96 \text{ (p}}{Z = 2.81 \text{ (p}}$	77 ± 45 23 ± 12			
Surface activée [mm ³] pour	Z = 1.96 (p) Z = 2.81 (p)	= 0.025) = 0.0025)	616 ± 361 181 ± 100		

Tableau 5

Coordonnées moyennes, valeurs statistiques, nombre de pixels et surface de l'activation de V5 pour chaque paradigme.

N.B. Les unités s'expriment respectivement en millimètres [mm], en unités statistiques [u.s.] selon Z, en nombre purs et en millimètres carrés [mm³].

À noter que les valeurs des coordonnées, du nombre de pixels et de la surface ainsi que leurs déviations standard sont ramenés a l'unité par défaut ou par excès.





Figure 8 Aire corticale V5 droite aux coordonnées moyennes (40 -67 -4) [mm].







Figure 9

Aire corticale V5 gauche aux coordonnées moyennes (-41 -70 -3) [mm].

5. Discussions

Les informations codant pour la couleur et le mouvement subissent dès la rétine un traitement différencié et suivent, par la suite, des voies cortico-sous-corticales parallèles – voies parvocellulaire et magnocellulaire. Mais les récentes études ont montré que cette dichotomie anatomique et fonctionnelle ne devait être considérée de manière réductrice. Des afférences de chacune des deux voies peuvent suivre le cheminement opposé. D'autre part, l'existence d'une troisième voie, appelée koniocellulaire, semblerait jouer aussi un rôle prépondérant dans le traitement de ces deux informations.

Le but de notre étude est d'évaluer les différentes régions corticales qui peuvent être activées par des stimuli distincts. Concrètement, nous voulons étudier quelles sont les aires corticales qui participent au traitement du mouvement ou d'un certain type de couleur, soient le bleu ou les couleurs de longueur d'onde courte.

5.1. Aire visuelle primaire V1

D'après les coordonnées mesurées de l'activation dans l'ensemble des conditions et ce pour tous les sujets, l'identification de l'aire visuelle primaire ne semble faire aucun doute, même si, ça et là, V1 n'était mesurable. L'homogénéité des coordonnées et leur réapparition systématique quelles que soient les conditions nous en apportent la preuve. Par ailleurs, les connaissances anatomo-physiologiques que nous avons du processus de la vision coïncident pleinement avec notre observation. En effet, nous avions précédemment souligné le fait que la voie magnocellulaire établissait son premier relais cortical dans V1. De même, de récentes expériences avaient montré, chez le primate^{6,76} et chez l'être humain⁷⁷, que la voie K, transportant l'information codant pour les couleurs de courtes longueurs d'onde (bleu, p.ex.), se projetait de manière spécifique dans les « blobs » de V1. Ainsi, notre expérience tend à confirmer, chez l'être humain, l'activation de V1 par la voie K.

Toutefois, nous n'avons mesuré aucune différence significative d'activation de V1 après les stimulations tritanopiques et nous ne pouvons ainsi confirmer l'hypothèse d'une suractivation de V1 après ce type de stimulus, comme l'a suggérée l'expérience de Wandell⁷⁷. Nous ne pouvons non plus l'infirmer car nos résultats semblent entachés de nombreux artéfacts rendant périlleuse la comparaison quantitative des activations inter-conditions.

Néanmoins, l'activation systématique de V1 mérite d'un point de vue méthodologique, un commentaire. En effet, dans toutes les conditions, chaque stimulus en mouvement était comparé statistiquement avec le stimulus homonyme au repos. Or, en comparant deux stimuli (en mouvement versus au repos) qui activent nécessairement le cortex visuel primaire, l'activation de cette dernière devrait s'annuler. Mais ce n'est pas le cas. Cette observation suggère que le stimulus perpétuellement en mouvement génère une activation corticale continuellement

renouvelée qui serait, par conséquent, plus intense qu'un stimulus statique. Néanmoins, cette supposition devrait être vérifiée par d'autres études.

5.2. <u>Aires visuelles V2 et V3</u>

5.2.1. <u>Aires visuelles secondaires ventrale et dorsale</u>

L'aire visuelle secondaire V2 est composée d'une partie ventrale et d'une partie dorsale. Dans notre étude, seul un sujet paraissait activer l'aire visuelle secondaire, avec une dominance pour l'hémisphère gauche mais sans distinction particulière pour l'une ou l'autre de ses parties. Même si bilatéralement pour les deux régions de V2, il existe au moins une condition dans laquelle aucune activité n'a été décelée. cette observation se doit de laisser à cette région activée. le bénéfice du doute quant à sa réelle identité. En effet, statiquement les coordonnées présentent d'une condition à l'autre une étonnante homogénéité. D'ailleurs, en regard des connaissances actuelles sur les voies visuelles. l'activation de V2 est compréhensible. En effet, nous avions évoqué le fait que V2 faisait office de relais cortical tant pour la voie magnocellulaire que pour la voie parvocellulaire⁷⁸; après avoir fait synapse dans la couche 4 C, la voie M guitte V1 et peut faire relais dans la bande épaisse de V2 avant de poursuivre son cheminement qui l'amènera dans V5^{79,80}. Cette activation de V2 après une stimulation tritanopique n'en demeure pas moins peu banale car cela suggère que la voie K ferait aussi relais dans l'aire visuelle secondaire. D'autres études devront à l'avenir le démontrer. Il est évident qu'avec un seul sujet, il n'est possible, pour des raisons de fiabilité statistique, de comparer les différences d'activité qui peuvent survenir après toutes les stimulations. C'est pourquoi, nous nous contenterons d'une interprétation qualitative.

Il ne reste pas moins que cette activation unique chez le sujet 2, nous laisse quelque peu perplexes. En effet, en comparant les trois sujets, nous constatons que les aires V1 et V5 sont chez tous, fortement activées et ce de manière homogène. Ceci nous laisse supposer que l'absence d'activité chez les deux autres sujets ne serait pas simplement de faux négatifs consécutifs aux conditions inhérentes à l'IRMf. Il se pourrait, au contraire, que ce soit l'activation corticale chez le sujet 2, qui puisse être qualifiée d'artéfactuelle. D'autant plus que l'analyse statistique d'un paradigme en bloc, se fait par l'intermédiaire d'un groupe contrôle. Dans notre cas, c'est la même stimulation mais sans mouvement. Ce dernier devrait aussi activer V2 et, en conséquence, après le traitement statistique de deux mêmes régions activées, il ne devrait plus apparaître d'activation. Quoi qu'il en soit, seules des études complémentaires pourraient trancher la question.

5.2.2. Aires visuelles V3 et V3a

Quant à V3, aucune activation correspondant à ses coordonnées n'a été formellement mise en évidence.

Pourtant, de nombreuses expériences menées en cognition visuelle tendent à montrer que V3 constitue une aire dans laquelle se projettent les deux voies magnocellulaire et parvocellulaire⁸¹. D'ailleurs, il semblerait que cette aire constitue le premier relais cortical dans lequel leur séparation explicite deviendrait effective, en vue de leur cheminement complètement distinct qui les amènera dans leurs aires respectives. Il n'est, dès lors, pas étonnant que V3 puisse contenir des régions neuronales différenciées qui assument des fonctions différentes selon qu'elles reçoivent des afférences M (analyse du mouvement) ou P (analyse de la forme et de la couleur)^{82,83}. Néanmoins, aucune étude évoque une éventuelle activation de V3 par l'intermédiaire de la voie koniocellulaire.

L'absence d'activité de V3 dans notre expérience ne doit pas être soumise à une analyse trop pertinente car les conditions inhérentes de l'expérimentation ou de la méthodologie peuvent avoir eu raison d'une activation probablement peu soutenue. D'autres expériences sont, néanmoins, nécessaires pour étudier un éventuel relais de la voie K avec V3.

5.3. Aire de la couleur V4

Comme nous l'avons évoqué dans les résultats, aucune région corticale qui pourrait correspondre à l'aire V4 n'a été identifiée parmi les activations observables, quelle que soit la condition de stimulation.

En raison de la ségrégation des voies visuelles, il paraît explicite que les stimulations mouvement portées par les variations de luminance activent essentiellement la voie magnocellulaire et, par conséquent, l'aire visuelle V5. Néanmoins, nous avions précédemment insisté sur le fait que cette ségrégation ne devait être appréciée de manière réductrice. Des expériences récentes, menées en électrophysiologie chez le macaque⁴⁹ et en neuropathologie tant chez l'être humain⁵⁰ que chez le primate⁸⁴, avaient montré que ce même type de stimulus pouvait être perçu, par l'intermédiaire de V4, après lésion de l'aire V5. Par ailleurs, les aires V4 et V5 semblent bénéficier d'un réseau cortico-cortical dense qui permet un transfert d'information continu, et ce tant chez le primate^{51,85} que chez l'homme⁵². En conséquence, l'absence univoque d'activation de V4 dans notre étude, pourrait s'expliquer par le fait que les neurones dans V4 sensibles au mouvement seraient en trop faible quantité pour induire une variation de signal susceptible d'être visualisée par IRMf.

Par contre, l'absence d'activation de V4 après un stimulus tritanopique, demeure moins banale. En effet, bien qu'une stimulation tritanopique (bleu) semble préférentiellement activer la voie distincte K, par l'intermédiaire des cônes S⁸⁶, il reste, néanmoins, que ce stimulus demeure aussi porteur d'une information couleur qui transite par la voie parvocellulaire⁸⁷. L'expérience de Dacey et Lee soulignait

d'autant plus ce phénomène qu'elle montrait l'activation de la voie P après stimulation des cônes S situés dans un champ récepteur « off »⁸⁸. Par ailleurs, il a été montré que la voie K se projette dans les « blobs » de V1. Cette absence d'activation pourrait être, en fait, le témoignage d'une réalité neurophysiologique qui confirmerait la contribution négligeable de la voie K dans l'activation de la voie P et de l'aire V4. En d'autres termes, la voie koniocellulaire est non seulement anatomiquement mais aussi fonctionnellement distincte de la voie P^{76,89} et, ainsi, ne participe de manière prépondérante au traitement de l'information couleur.

D'ailleurs, plusieurs études récentes ont bien souligné la participation de la voie K dans le traitement de l'information mouvement, après avoir constaté l'activation de l'aire V5^{90,77,55,44}.

Comme nous l'avons évoqué, l'absence d'activation de l'aire V4 peut être le témoignage d'une réalité neurophysiologique. Toutefois, il serait judicieux de rappeler que la voie parvocellulaire et l'aire V4 n'assurent pas uniquement le transfert et l'analyse des informations codant pour la couleur. En effet, ces mêmes entités sont aussi responsables du traitement de la forme⁹¹ (Desimone, 1987). Or, des stimuli présentant un damier ou des barres véhiculent forcément une information riche en fréquence spatiale, et induisent, par conséquent, l'activation de la voie P et de l'aire V4. Néanmoins, le fait que notre choix méthodologique se soit porté sur un paradigme de stimulation en bloc (« on » vs « off »), entraîne, lors de l'analyse statistique, une disparition de cette activation puisque tant dans la condition « on » que « off », la même information contenant la forme est présente – il y a soustraction de la même activité.

5.4. Aire du mouvement V5

En guise de préambule, nous tenons à préciser qu'en regard de l'ensemble des résultats statistiques, seule une interprétation qualitative nous semble plus pertinente. En effet, à partir de l'importante disparité des valeurs mesurées pour chaque sujet, nous n'avons obtenu que des déviations standard élevées, nous empêchant, par conséquent, d'extraire de nos comparaisons inter-conditions, des différences significatives.

La première constatation importante que nous pouvons relever est que l'aire V5 est activée dans les quatre conditions. En d'autres termes, cela signifie que tant la voie magnocellulaire que koniocellulaire semblent se projeter dans V5.

L'activation de V5 après stimulation exclusive de la voie M – tel est le cas dans la condition 1 et 3 – se conforme pleinement à la théorie du traitement en parallèle de l'information visuelle, qui stipule que le traitement du mouvement est spécifiquement assuré par la voie magnocellulaire, puis l'aire V5^{45,92}. Par contre, l'activation de cette dernière par un stimulus tritanopique est un phénomène bien moins banal puisqu'elle témoigne de l'existence de la troisième voie visuelle, appelée koniocellulaire. En effet, le résultat de notre expérience tend à confirmer le fait que la stimulation précise

des cônes S entraîne l'activation spécifique de cette voie^{86,94} qui demeure explicitement distincte des voies M et P^{46,89,94}. D'ailleurs, de récentes études en imagerie^{77,90} ou en psychophysique^{53,44,55} avaient montré que V5 recevait des afférences des cônes S par l'intermédiaire de la voie K qui, a fortiori, joue un rôle concret dans le traitement du mouvement. Néanmoins, malgré les expériences précédentes, il apparaît que nous ne pouvons savoir, d'après nos résultats fonctionnels, si les cônes S transmettent bien leurs potentiels d'action à la voie K. En effet, l'étude de Morand⁵⁶ a montré en électrophysiologie qu'un stimulus tritanopique activait la même voie que le stimulus porté par le contraste de luminance, soit la voie magnocellulaire. Toujours est-il que notre système visuel n'use apparemment pas d'un seul mécanisme pour traiter le mouvement – sensibilité aux variations de luminance dans le temps par l'intermédiaire de l'organisation des champs récepteurs –, mais, il semble aussi pouvoir percevoir le mouvement contenu dans une image iso-luminante et couleur.

L'examen quantitatif des valeurs statistiques du mode tritanopique comparé au mode luminant, ne permet d'extraire une différence d'activité. Ainsi, nous ne pouvons étayer l'hypothèse que peut-être, par l'intermédiaire de la voie K, la couleur d'un stimulus faciliterait la perception de son mouvement. D'autres études devront être réalisées pour confirmer cette hypothèse.

Finalement, la dernière question à laquelle nous voulions répondre était la mise en évidence d'une autre aire extrastriée dans laquelle la voie K se projetterait specifiquement. Malheureusement, l'absence de région corticale sélectivement activée en mode tritanopique ne nous permet d'avancer une quelconque interprétation en ce sens.

6. Conclusion

Notre étude s'inscrit dans la mouvance actuelle qui prétend que la théorie de la ségrégation des voies visuelles en voies magnocellulaire et parvocellulaire est insuffisante pour expliquer une part non négligeable de phénomènes observés lors des expériences menées depuis une décennie. En effet, il paraît de plus en plus évident qu'une information visuelle spécifique (couleur, mouvement ou autre) peut être traitée dans certaines conditions par la voie opposée. Plus encore, l'existence d'une troisième voie visuelle, la voie K, s'affirme comme une réalité physiologique et anatomique. Sur la base de ce constat, nous avons entrepris notre recherche dont le but est de répondre à certaines questions non résolues concernant la voie konicellulaire. Ainsi par le choix d'un paradigme stimulant de manière spécifique les voies M et K, nous avons pu extraire les constatations suivantes sur le traitement du mouvement et de la couleur :

- L'aire V1 est activée aussi bien par la voie M que K. Par ailleurs, il semblerait qu'un stimulus en mouvement active l'aire V1 de manière plus intense qu'un stimulus statique
- Les voies M et K assurent essentiellement le traitement de l'information mouvement et ne participent pas à l'analyse de la couleur, V4 n'étant pas activée.
- La voie K reçoit, certes, des potentiels d'action transmis par les cônes S, mais semble essentiellement utiliser cette information couleur pour analyser le mouvement.
- Toutefois, il se peut que l'activation des cônes S ne se poursuivent pas uniquement dans la voie K mais puisse aussi emprunter la voie M.
- Finalement, nous n'avons pu de même mettre en évidence une aire particulière autre que V4 et V5, dans laquelle la voie K se serait spécifiquement projetée.

7. Bibliographie

- 1. Kandel R, Schwartz J (2000). Principle of Neural Science. Ch.25-29: pp492-589. Fourth edition. Ed: Mc Graw Hill.
- 2. Koffka K (1935). Principles of gestalt psychology. Publ. Lund Humphries, London
- 3. Livingston MS, Hubel DH (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, colour, movement and depth. J Neurosci 7: 3416-3468.
- 4. Livingston MS (1988). Segregation of form, colour, movement and depth, anatomy, physiology and perception. Science 240: 740-749.
- 5. Ungerlieder LG, Mishkin M (1982). Two cortical visual system. In: Ingle DJ, Goodale MA. Analysis of visual behavior. P549-586. Ed: MIT Press.
- 6. Casagrande VA (1994). A third parallel visual pathway to primate areal V1. TINS 17: 305-310.
- 7. Dowling JE (1987). The retina: on approachable part of the brain. Cambridge. Ed: Belknap.
- 8. Young RV (1970). Visual cells. Sci Ani 223: 80-91
- 9. Hurley JB (1994). Termination of photoreceptor responses. Curr Opin Neurobiol 4(4): 481-487.
- 10. O'Brien DF (1982). The chemistry of the vision. Science 218: 961-966.
- 11. Lagnado L, Baylor D (1992). Signal flow in visual transduction. Neuron 8: 955-1002
- 12. Stryer L (1987). Molecules of visual excitation. Sci Am 257(1): 42-50.
- 13. Schiller PH (1992). The ON and OFF channels of visual system. Trend Neurosci 15(3): 86-92.
- 14. Stone J, Drehehr B (1979). Hierarchical and parallel mechanisms in the organization of visual cortex. Brain Res Rev 1: 345-394.
- 15. Kaas JH, Guillery RW, Allman JM (1972). Some principles of organization of the lateral geniculate nucleus. Brain Behav Evol 6: 253-299.
- 16. Walls GL (1953). The lateral and visual histophysiology. Berkeley. Ed: Univ California Press.
- 17. Sehemann SM (1988). Functional organization of the cat's lateral geniculate nucleus. In Benhivoglio M. Cellular thalamic mechanisms. pp.163-183. Ed: Excerpta medica.
- 18. Schiller PH (1984). The connections of the retina ON and OF pathways to the lateral geniculate nucleus of the monkey. Vision Res 24: 923-932.
- 19. Hubel DH, Wiesel TN (1972). Laminar and columnar distribution of geniculocortical fibers in the macaque monkey. J Comp Neurol 146: 421-450.
- 20. McGuire BA, Horney JP, Wiesel TN (1984). Patterns of synaptic input to layer 4 of cat striate cortex. J Neurosci 4: 3021-3033.
- 21. Gilbert CD, Wiesel TN (1989). Columnar specificity of intrinsec horizontal and corticocortical connections in cat visual cortex. J Neurosci 9: 2432-2442.

- 22. Stryker MP, Chapman B, Miller KD, Zahs KR (1990). Experimental and theoritical studies of the organization of afferents to single-orientation columns in visual cortex. Cold Spring Harbor Symp Quant Biol 55: 515-527.
- 23. Hubel DH, Wiesel TN (1979). Brain mechanisms of vision. Sci Am 241(3): 150-162.
- 24. Hubel DH, Wiesel TN (1959). Receptive field s of single neurones in cat's striate cortex. J Physiol (Lond) 148: 574-591.
- 25. Hubel DH, Wiesel TN (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. J Physiol (Lond) 160: 106-154.
- 26. Hubel DH, Wiesel TN, Stryker MP (1978). Anatomical demonstrations of orientation columns in macaque monkey. J Comp Neurol 177: 361-371.
- 27. Ts'o DY, Frostig RP and Grunwald A (1990). Functional organization of primate visual cortex revealed by high resolution optical imaging. Science 249: 417-420.
- 28. Livingstone MS, Hubel DH (1984). Specificity of intrinsec connections in primate primary visual cortex. J Neurosci 4: 2830-2835.
- 29. Zeki S, Watson JP, Friston KJ, Frackowiak RS (1991). A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. J Neurosci 11; 641-649.
- 30. Albright TD, Desimone R, Gross CG (1984). Columnar organization of directionnally selective cells in visual area MT of the macaque. J Neurophysiol 51: 16-31.
- 31. Movshon JA (1990). Visual processing of moving images. In: Images and understanding : thoughts about images; ideas about understanding. PP 122-137. New York: Cambridge Univ. Press.
- 32. Britten KH, Shadlen MN, Movshon JA (1992). Analysis of visual motion: a comparison of neuronal psychophysical performance. J Neurosci 12: 4745-4765.
- 33. Salzman CD, Murasugi CM, Newsome WT (1992). Microstimulation in visual area MT: effects on discrimination performance. J Neurosci 12: 2331-2355.
- 34. Maunsell JH, Nealey TA, DePriest DD (1990). Magnocellular and parvocellular contributions to responses in the middle temporal visual area (MT) of the macaque monkey. J Neurosci 10: 3323-3334.
- 35. Busettini C, Masson GS, Miles FA (1996). A role for stereoscopic depth cues in the rapid visual stabilization of the eyes. Nature 380: 342-345.
- 36. Merigan WH (1989). Chromatic and achromatic vision of macaques: role of the P pathway. J Neurosci 9: 776-783.
- 37. Heywood CA, Gadotti A, Cowey A (1992). Cortical area V4 and its role in the perception of colour. J Neurosci 12: 4056-4065.
- 38. Lennie P, D'Zamura M (1988). Mechanisms of color vision. CRC Crit Rev Neurobiol 3: 333-400.
- 39. Bushbaum G, Gottschalk A (1983). Trichromacy, opponent colours coding and optimum colour information transmission in the retina. Proc R Soc Lond B Biol Sci 220: 89-113.
- 40. Hurvich LM, Jameson D (1957). An opponent-process theory of color vision. Psychol Rev 64: 384-404.
- 41. Treisman A (1986). Features and objects in visual processing. Sci Am 255(5): 114-125.

- 42. Schiller PH, Logothetis NK, Charles ER (1990). Functions of the colour-opponent and broad-band channels of the visual system. Nature 343: 68-70.
- 43. Dobkins KK, Albright T (1994). What hapenns if it changes colour when it moves? The nature of chromatic input to macaque visual area MT. J Neurosci 14: 4854-4870.
- 44. Gegenfurtner KR, Kiper DC, Beusmans JM, Carandini M, Zaidi Q, Movshon JA (1994). Chromatic properties of neurons in macaque MT. Vis Neurosci 11 : 455-466.
- 45. Ffytche DH, Skidmore BD, Zeki S (1995). Motion from hue activates area V5 of human visual cortex. Proc R Soc Lond B 260 : 353-538.
- 46. Troscianko T, Davidoff J, Humphreys G, Landis T, Fahle M, Greenlee M, Brugger P, Phillips W (1996). Human color discrimination on a non-parvocellular pathway. Current Biology 6 : 200-210.
- 47. Barbur JL, Harlow AJ, Plant GT (1994). Insights into the different exploits of colour in the visual cortex. Proc R Soc Lond B 268 : 327-334.
- 48. Salin PA, Bullier J (1995). Corticocortical connections in the visual system: structure and function. Physiol Rev 75: 107-154.
- 49. Ferrera VP, Kirsten KR, Maunsell JHR (1994). Responses of neurons in the parietal and temporal visual pathways during a motion task. J Neurosci. 14 : 6171-6186.
- 50. Zhil J, Von Cramon D, Mai N, Schmid CH (1991). Disturbance of movement vision after bilateral posterior brain damage. Brain 114 : 2235-2252.
- 51. Van Essen DC (1985). Functional organizationof primate visual cortex. In: Cerebral Cortex (Peters A, Jones RG, eds). Vol 3, pp 549-586. New York: Plenum.
- 52. Clarke S (1994). Modular organization of human extrastriate visual cortex : evidence from cytochrome oxidase pattern in normal and macular degeneration cases.
- 53. Lee J, Stromeyer CF (1989). Contribution of human short-waves cones to luminance and motion detection. J Physiol 413 : 563-593.
- 54. Wandell BA, Allen BP, Newsome WT, Sharpe LT (1999). Color signal in human motion-selective cortex. Neuron 24 : 901-909.
- 55. Dougherty RF, Press WA, Wandell (1999). Perceived speed of colored stimuli. Neuron 24 : 893-899.
- 56. Morand S, Thut G, Gonzales SA, Clarke S, Landis T, Michel CM (2000). Spatiotemporal interaction of color and motion perception in the human brain. Cereb Cortex 10(8) : 817-825.
- 57. Mesulam MM (1998) From sensation to cognition. [Review]. Brain 121: 1013-1052.
- 58. Hasnain MK, Fox PT, Woldorff MG (1998). Intersubject variability of functional areas in the human visual cortex. Hum Brain Mapping 6 ; 301-315.
- 59. Oldfield RC (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. Neuropsychologia 9 : 97-113.
- 60. Cavanagh P, Henaff M-A, Michel F, Landis T, Troscianko T, Intriligator J (1998). Complete sparing of high-contrast color input to motion perception in cortical color blindness. Nature Neurosci 1 : 242-247.

- 61. Bloch F (1946). Nuclear induction. Phys Rev 70 : 460.
- 62. Purcell EM, Taurry HC, Pound RV (1946). Resonance absorption by nuclear magnetic moment in a solid. Phys Rev 69 : 39.
- 63. Ogawa S, Menon R, Tank D, Kim S, Merkle H, Ellerman J, Ugurbil K (1993). Functional brain mapping by blood oxygen level dependent contrast. Biophysical J 64 : 803-812.
- 64. Magistretti PJ (1999) Chapter 14 Brain energy metabolism. Fundamental Neurosciences, 389 413, Academic Press.
- 65. Woods RP, Cherry SR, Mazziotta JC (1992). Rapid automated algorithm and reslincing PET images. J. of Comput. Assist. Tomogr. 16 : 620-633.
- 66. Woods RP, Mazziotta JC, Cherry SR (1993). MRI-PET registration with automated algorithm. J. Comput. Assist. Tomogr. 17 : 536-546.
- 67. Woods RP, Grafton ST, Holmes CJ, Cherry JC, Mazziotta JC (1998). Automated Image Registration : I. General Methods and Intrasubject, Intramodality Validation. J. Comput. Assist. Tomogr. 22(1) : 139.
- Woods RP, Grafton ST, Watson JDG, Sicotte NL, Mazziotta JC (1998). Automated Image Registration : I. Intrasubject Validation of Linear and Nonlinear Models. J. Comput. Assist. Tomogr. 22(1) : 153.
- 69. Zimine Y (1998). Motion correction in functional magnetic resonance imaging. Travail de Diplôme, Faculté des Sciences, UNIGE, Prof Descouts P.
- 70. Montgomery DC, Runger GC (2002). Applied statistics and probability for engineers, third Edition, Ed Wiley, Ch.9.
- 71. Montgomery DC, Runger GC (2002). Applied statistics and probability for engineers, third Edition, Ed Wiley, Ch.10.
- 72. Rabe-Hesketh S, Bullmore E, Brammer M (1997). The analysis of functional magnetic resonance images. Statistical Methods in Medical Research 6 : 215-237.
- 73. Talairach J, Tournoux P (1995). Co-planar stereotaxic atlas of the humain brain. Thieme
- 74. Hasnain MK, Fox PT, Woldorff MG (1998). Intersubject variability of functional areas in the human visual cortex. Hum Brain Mapp 6(4) : 301-315
- 75. Aguirre GK, Zarahn E, D'Esposito M (1998). The variability of human BOLD hemodynamic response. Neuroimage 8 : 360-369.
- 76. Hendry SH, Reid RC (2000). The koniocellular pathway in primate vision. Annu Rev Neurosci. 23:127-153.
- 77. Wandell BA, Poirson AB, Newsome WT, Baseler HA, Boynton GM, Huk A, Gandhi S, Sharpe LT (1999). Color signals in human motion-selective cortex. Neuron 24(4) : 901-909.
- 78. Livingstone MS, Hubel DH (1987). Psychophysical Evidence for separate channels for the perception of form, colour, movement and depth. J. Neurosci. 7 : 3416-3446.
- 79. Shipp S, Zeki S (1985). Segregation of pathways leading from area V2 to areas V4 and V5 of macaque monkey visual cortex. Nature 315(6017) : 322-325.
- 80. Desimone R, Wessinger, M, Schneider W (1990). Attentional control of visual perception: cortical and sub-cortical mechanisms. Cold Sprong Harbor Symp Quant. Biol 55 : 963-971.

- 81. Zeki S (1978) Functional specialisation in the visual cortex of the rhesus monkey. Nature 274 : 423-428.
- 82. Felleman DJ, Van Essen DC (1987). Receptive field properties of neurons in area V3 of macaque monkey extrastriate cortex. J Neurophysiol. 57(4) : 889-920.
- 83. Gegenfurtner KR, Kiper DC, Levitt JB (1997). Functional properties of neurons in macaque area V3. J Neurophysiol. 77(4) : 1906-1923.
- 84. Yamasaki DW, Wurtz RH (1991). Recovery of function after lesions in the superior temporal sulcus in the monkey. J Neurophysiol. 66 : 651-673.
- 85. Felleman DJ, Van Essen DC (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. Cerebral Cortex 1 : 1-47.
- 86. Reid RC, Victor JD, Shapley RM (1997). The use of m-sequences in the analysis of visual neurons: linear receptive field properties. Vis Neurosci. 14(6) : 1015-1027.
- 87. Derrington AM, Lennie P (1984). Spatial and temporal contrast sensitivities of neurones in lateral geniculate nucleus of macaque. J Physiol. 357 : 219-240.
- Dacey DM, Lee BB (1994). The 'blue-on' opponent pathway in primate retina originates from a distinct bistratified ganglion cell type. Nature. 367(6465) : 731-735.
- 89. Casagrande VA (1994). A third parallel visual pathway to primate area V1. TINS 17 : 305-310.
- 90. Seidemann E, Poirson AB, Wandell BA, Newsome WT (1999). Color signal in area MT of the macaque monkey. Neuron 24 : 911-917.
- 91. Desimone R, Schein SJ (1987). Visual properties of neurons in area V4 of the macaque : sensitivity to stimulus form. J Neurophysiol. 57(3) : 835-868.
- 92. Tootell RB, Reppas JB, Kwong KK, Malach R, Born RT, Brady TJ, Rosen BR, Belliveau JW (1995). Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging. J Neurosci. 15(4): 3215-3230.
- 93. Dobkins KR (2000). Moving colors in the lime light. Neuron. 25(1): 15-8.