



HAL
open science

Etude des corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement par neuroimagerie multimodale

Gaëlle Nicolas

► **To cite this version:**

Gaëlle Nicolas. Etude des corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement par neuroimagerie multimodale. Ingénierie biomédicale. Université Grenoble Alpes [2020-..], 2023. Français. NNT : 2023GRALS013 . tel-04166282

HAL Id: tel-04166282

<https://theses.hal.science/tel-04166282>

Submitted on 19 Jul 2023

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

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

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES

École doctorale : ISCE - Ingénierie pour la Santé la Cognition et l'Environnement

Spécialité : MBS - Modèles, méthodes et algorithmes en biologie, santé et environnement

Unité de recherche : Grenoble Images Parole Signal Automatique

Etude des corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement par neuroimagerie multimodale.

Study of the neural correlates of intra-saccadic motion perception by multimodal neuroimaging.

Présentée par :

Gaëlle NICOLAS

Direction de thèse :

Anne GUERIN-DUGUE

Professeure des Universités, Université Grenoble Alpes

Directrice de thèse

Michel DOJAT

Directeur de recherche, INSERM Université Grenoble Alpes

Co-directeur de thèse

Emmanuelle KRISTENSEN

Ingénieure de recherche, CNRS

Co-encadrante de thèse

Rapporteurs :

Thérèse COLLINS

Professeure des Universités, Université Paris Cité

Denis PELISSON

Directeur de recherche, INSERM U1028 - CNRS UMR5292

Thèse soutenue publiquement le 20 mars 2023, devant le jury composé de :

Thérèse COLLINS

Professeure des Universités, Université Paris Cité

Présidente

Denis PELISSON

Directeur de recherche, INSERM U1028 - CNRS UMR5292

Rapporteur

Eric CASTET

Directeur de recherche, CNRS Université Aix-Marseille

Examinateur

Elena MORO

Professeure des Univ. - Praticien hosp., Université Grenoble Alpes

Examinatrice

Benoît COTTEREAU

Directeur de recherche, CNRS CERCO

Examinateur

Anne GUERIN-DUGUE

Professeure des Universités, Université Grenoble Alpes

Directrice de thèse

Michel DOJAT

Directeur de recherche, INSERM Université Grenoble Alpes

Co-directeur de thèse



Résumé

L'objectif principal de ce travail de thèse est d'étudier les corrélats neuronaux de la perception du mouvement durant la saccade oculaire, chez l'homme, en montrant l'implication du réseau d'aires visuelles et oculomotrices qui sous-tend cette perception intra-saccadique. Pour étudier cela, nous avons utilisé : (1) deux techniques complémentaires de neuroimagerie non-invasives, l'EEG et l'IRMf, toutes les deux conjointement avec l'oculométrie ; et (2) deux méthodes de reconstruction de sources en EEG, une méthode classique et une nouvelle méthode informée par IRMf. Cette nouvelle méthode développée dans l'équipe d'accueil, pour la reconstruction de sources en EEG informée par IRMf, est appelée S4 (« Spatial Sparsity in the Source Space » ; Samadi et al., 2016). Ainsi, avant d'utiliser cette nouvelle méthode S4, dans le cadre de l'expérience en EEG-oculométrie de perception intra-saccadique du mouvement, nous avons dû mener un travail méthodologique d'évaluation de cette nouvelle méthode. C'est l'objectif méthodologique de ce travail de thèse qui vise à évaluer cette nouvelle méthode S4 de reconstruction de sources en EEG. Finalement, nos résultats ont montré que les aires visuelles V1, V2, V3 et MT/V5 de la voie magnocellulaire étaient activées lorsque le mouvement du stimulus était perçu pendant la saccade et surtout que les conditions optimales de perception étaient obtenues pour une fréquence rétinienne du stimulus entre 16 et 20 Hz, en cohérence avec les résultats psychophysiques de Castet & Masson, (2000).

Abstract

The main objective of this thesis is to study the neural correlates of intra-saccadic motion perception, showing the involvement of the network of visual and oculomotor areas underlying this intra-saccadic motion perception. To study this, we used: (1) two complementary non-invasive neuroimaging techniques, EEG and fMRI, both in conjunction with eye-tracking; and (2) two methods of EEG source reconstruction, a classical method and a new method informed by fMRI. This new method developed in our team, is called S4 ("Spatial Sparsity in the Source Space"; Samadi et al., 2016). Thus, before using this new S4 method, in the EEG-oculometry experiment of intra-saccadic motion perception, we had to conduct a methodological work to evaluate this new method. This is the methodological objective of this thesis, which aims to evaluate this new S4 method of EEG source reconstruction. Finally, our results showed that the visual areas V1, V2, V3 and MT/V5 of the magnocellular pathway were activated when the motion of the stimulus was perceived during the saccade and, above all, that the optimal conditions of perception were obtained for a retinal frequency of the stimulus between 16 and 20 Hz, in coherence with the psychophysical results of Castet & Masson (2000).

Remerciements

A Anne et Michel, un grand merci de m'avoir fait confiance pour mener ce projet de thèse et pour m'avoir accompagné, guidé et soutenu durant ces trois années (et demi). Anne, merci pour ton implication et ton suivi sans faille, qui m'ont permis, sans aucun doute, de dépasser mes limites et d'avancer dans les moments difficiles. Merci également pour toutes les heures que tu as passé (surtout en visio !) à me décortiquer des équations et des principes de traitement du signal. Cela m'a vraiment aidé dans la compréhension du sujet de thèse et de notre objectif. Michel, merci pour ton implication et ton guidage sur les aspects neurosciences de ces travaux. Merci également pour ta positivité sans faille même dans les moments de doutes intenses. Grâce à cela, j'ai appris à prendre du recul sur nos travaux et à ne pas considérer une absence (ou un mauvais) résultat comme un échec. Enfin, encore merci à vous deux pour toutes ces heures d'expériences que nous avons passé ensemble au CHU, sur les plateformes EEG et IRM.

A Emmanuelle, un grand merci pour ta présence dans mon équipe d'encadrement de thèse. Cette thèse n'aurait pas été la même sans toi et sans nos fous rires sur des choses qui ne marchaient pas (ou des résultats bizarres). Merci également pour tout le temps que tu as pris à m'accompagner pour programmer. Même si je ne serai jamais une grande développeuse, maintenant je sais utiliser Matlab plus sereinement. Enfin, merci pour ton suivi sur le côté humain durant ces trois années qui m'a remotivé dans des périodes de fortes remises en question.

Merci aux membres du jury d'avoir examiné et évalué ce travail de thèse. Merci pour votre bienveillance et nos échanges soutenus lors de la soutenance.

Merci à tous les gens avec qui j'ai collaboré pendant ces trois années de thèse. Merci à Nathalie et Louise pour m'avoir permis de travailler avec vous sur le projet EyeProxy. Merci à Léa, pour t'être occupé de toutes les visites médicales des participants et pour le temps que nous avons passé ensemble à « manipuler » au CHU. Enfin, merci à Sylvain pour le temps que tu as passé à me former à l'acquisition sur la plateforme EEG.

Merci à tous mes collègues doctorants et post-doctorants du GIPSA et du GIN avec qui j'ai partagé ce bout de chemin. Merci pour vos conseils, votre bonne humeur et pour les moments

que nous avons partagés ensemble. Je ne saurai faire une liste exhaustive alors je remercie tous ceux qui, de près ou de loin, ont partagé ces trois années avec moi.

Merci à ma famille, à mes parents et à mes frères qui m'ont soutenu jusqu'au bout. Enfin, merci à Quentin pour ta présence.

Table matière

Abréviations	6
Introduction générale	7
PARTIE 1	12
Chapitre 1 : Système visuel humain et mouvements oculaires	13
1. Système visuel humain.....	13
2. Mouvements oculaires.....	19
3. Conclusion.....	20
Chapitre 2 : Perception intra-saccadique du mouvement	22
1. Définition.....	22
2. Théorie extra-rétinienne (active).....	23
3. Théorie visuelle (passive).....	35
4. Rôle fonctionnel.....	43
5. Aspects cliniques et développementaux.....	44
6. Conclusion.....	45
Chapitre 3 : Cadre méthodologique	48
1. Localisation et délimitation des aires visuelles.....	48
2. EEG : Potentiels évoqués.....	62
3. EEG : Reconstruction de sources.....	72
4. Conclusion.....	85
PARTIE 2	87
Chapitre 4 : Description de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement (1^{ère} étude)	89
1. Description de l'expérience.....	89
2. Prétraitements.....	94
3. Estimation des potentiels évoqués.....	99
4. Analyse statistique des données.....	101
5. Conclusion.....	101
Chapitre 5 : Résultats de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement (1^{ère} étude)	103
1. Résumé des statistiques sur les données analysées.....	103
2. Résultats oculométriques et comportementaux.....	104
3. Résultats EEG.....	108
4. Conclusion.....	114

Chapitre 6 : Discussion des résultats de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement (1 ^{ère} étude)	117
1. Introduction	117
2. Considération méthodologiques	117
3. Oculométrie	119
4. Comportementaux sur la perception intra-saccadique du mouvement.....	119
PARTIE 3	129
Chapitre 7 : Localisation fonctionnelle des aires visuelles par un protocole rapide de localizers en IRMf et EEG	131
1. Description de l'expérience de localisation fonctionnelle.....	132
2. Prétraitements et analyse statistique des données.....	136
3. Conclusion.....	138
Chapitre 8 : Evaluation de la délimitation fonctionnelle des aires visuelles par un protocole de localizers en IRMf.....	140
1. Métriques d'évaluation.....	140
2. Résultats	144
3. Discussion	157
Chapitre 9 : Méthodologie pour la reconstruction de sources EEG informée par IRMf	169
1. Introduction	169
2. Reconstruction de sources avec la méthode S4 avec les données EEG des expériences de localisation fonctionnelle à partir d' <i>a priori</i> conjoints IRMf et EEG	171
3. Reconstruction de sources avec la méthode S4 avec les données EEG de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement	176
4. Reconstruction de sources en tenant compte des covariables	183
5. Conclusion.....	185
PARTIE 4	187
Chapitre 10 : Description de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement (2 ^{ème} étude).....	189
1. Description de l'expérience.....	189
2. Prétraitements	194
3. Estimation des potentiels évoqués.....	195
4. Analyse statistique des données	199
5. Conclusion.....	200
Chapitre 11 : Résultats oculométriques et comportementaux (2 ^{ème} étude de 2021).....	202
1. Statistiques sur les données analysées	202
2. Résultats oculométriques.....	203
3. Comportementaux sur la perception du mouvement.....	210
4. Conclusion.....	211

Chapitre 12 : Résultats EEG (2^{ème} étude)	213
1. Analyse des distributions des covariables	213
2. Espace des électrodes	216
3. Espace des sources avec la méthode MNE.....	220
4. Espace des sources avec la méthode S4	228
5. Impact de la délimitation des aires visuelles sur les résultats EEG de la tâche de perception intra-saccadique avec la méthode MNE.....	233
6. Conclusion.....	233
Chapitre 13 : Discussion des résultats oculométriques, comportementaux, EEG et méthodologiques (2^{ème} étude)	237
1. Introduction	237
2. Oculométrie et comportemental	238
3. EEG	240
4. Impact de la délimitation des aires visuelles sur les résultats EEG de la tâche de perception intra-saccadique avec la méthode MNE.....	252
5. Limitations.....	252
6. Conclusion.....	254
Conclusion générale et perspectives	256
1. Conclusion générale	256
2. Perspectives méthodologiques et cliniques	259
Annexe 1 : Article de Journal Of Vision	263
Annexe 2 : Prétraitements des données IRM de l'expérience de localizers dans le cadre de l'étude sur l'évaluation de la délimitation des aires visuelles par un protocole en IRMf	287
Annexe 3 : Délimitation des aires visuelles V1-V2, de l'aire MT/V5 et du FEF par notre protocole de localizers en IRMf	291
Annexe 4 : Résultats EEG (2^{ème} étude)	294
Bibliographie	298

Abréviations

BFs	Basses fréquences spatiales
EEG	Electroencéphalographie
EFRP	Potentiel évoqué par une fixation « Eye Fixation Related Potential »
ERP	Potentiel évoqué par une stimulation externe « Event Related Potential »
ESRP	Potentiel évoqué par une saccade « Eye Saccade Related Potential »
FEF	Champ oculomoteur frontal « Frontal Eye Field »
fROI	Aires fonctionnelles délimitées par nos expériences de localizers en IRMf
Fr	Fréquence rétinienne
Fs	Fréquence spatiale
Ft	Fréquence temporelle
HF	Hautes fréquences spatiales
GCL	Corps genouillés latéraux
GLM	Modèle Linéaire Général
IPS	Sillon intra-pariétal « Intra-parietal sulcus »
IRMf	Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle
MNI	Espace standard d'analyse « Montreal Neurological Institute »
PE	Potentiel évoqué
PHC	Gyrus parahippocampique
SD	Ecart type
SE	Erreur standard
3D	Trois dimensions (volume)

Introduction générale

La perception de notre environnement s'effectue par l'intermédiaire de nos mouvements oculaires (succession de fixations et de saccades), à un rythme de 3 ou 4 fixations/saccades par seconde. Si les fixations sont de longues périodes de stabilisation de l'œil (250 ms) pour extraire les informations d'une scène visuelle, les saccades, au contraire, sont de durée très courte (20-40 ms). Les mouvements saccadiques de positionnement de l'œil permettent à la fovéa, la région centrale de la rétine à haute résolution spatiale, d'accéder aux informations d'intérêt d'une scène visuelle. Ainsi, durant la saccade, l'image de notre environnement projetée sur la rétine change à très grande vitesse, produisant des signaux de mouvement intra-saccadique (i.e. un flux visuel très bref) le long de sa trajectoire rétinienne, dans la direction opposée à la saccade. Cependant, ces changements sur la rétine ne sont pas perçus consciemment et ne viennent pas perturber notre vision de l'environnement, qui reste claire et stable. Deux théories, basées sur des postulats différents, proposent d'expliquer l'absence de perception consciente du mouvement durant la saccade. La première théorie, dite extra-rétinienne, considère que la diminution de l'activité visuelle durant la saccade serait due à un signal extra-rétinien, semblable à une décharge corollaire, qui inhiberait le système visuel durant la saccade. Plus particulièrement, cette inhibition serait sélective pour les basses fréquences spatiales, portées par la voie magnocellulaire. La seconde théorie, dite théorie visuelle, postule quant-à-elle, que la diminution de l'activité visuelle durant la saccade serait due à des facteurs purement visuels comme le masquage temporel ou le contexte visuel de la scène.

Castet & Masson, (2000) ont montré que la perception consciente du mouvement du stimulus pendant la saccade était possible, à condition que le stimulus spatio-temporel soit optimisé pour la bande passante des détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire. L'idée des auteurs a été d'utiliser la vitesse de déplacement de l'œil durant la saccade pour moduler la fréquence du stimulus projeté sur la rétine (i.e. la fréquence rétinienne). Ainsi, ils ont pu démontrer que la perception intra-saccadique du mouvement était possible lorsque cette fréquence était compatible avec la bande passante des détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire.

En nous plaçant dans la continuité des travaux psychophysiques de Castet & Masson, (2000), l'objectif principal de ce travail de thèse est d'étudier les corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement chez l'homme. A l'aide de la neuroimagerie multimodale et de l'oculométrie, nous avons recherché le réseau d'aires visuelles qui sous-tend cette perception intra-saccadique. Ce réseau exploré comprend des aires visuelles dites de « bas

niveau », comme les aires visuelles primaires V1, V2 et l'aire V3 ; des aires dites de « haut niveau » comme l'aire sensible au mouvement MT/V5, et des aires impliquées dans la programmation et la génération des saccades, comme le Frontal Eye Field (FEF) et le sillon intra-pariétal (IPS). Notre hypothèse générale était que ces aires, situées, en partie pour certaines, sur la voie magnocellulaire, seraient actives lorsque le mouvement du stimulus est perçu pendant la saccade.

Pour tester cette hypothèse, nous avons mené une première étude sur la perception intra-saccadique du mouvement, basée sur le paradigme psychophysique initial de Castet & Masson, (2000). Pour cela nous avons utilisé des enregistrements conjoints en électroencéphalographie (EEG) et en oculométrie et avec une méthode classique de reconstruction de sources en EEG. Puis, pour affiner ces résultats, nous avons mené une seconde étude, réplique de la première, en utilisant cette fois-ci, en plus de la méthode classique de reconstruction de sources, une méthode plus complexe informée par Imagerie par Résonance Magnétique Fonctionnelle (IRMf). Cette méthode appelée S4 (« Spatial Sparsity in the Source Space », Samadi et al., 2016) a été développée récemment dans notre laboratoire. La méthode S4 nécessite des données EEG et IRMf issues du même protocole expérimental. Du fait de la particularité du protocole de perception intra-saccadique du mouvement, il n'a pas été envisagé de l'implémenter en IRM, mais d'utiliser des expériences de localisation fonctionnelle d'aires cérébrales, dupliquées en EEG et IRMf. La méthode S4 devait nous permettre de détecter finement les corrélats neuronaux et leurs décours temporels.

Ainsi, nous avons mené un travail méthodologique d'analyse de la méthode S4 pour l'utiliser dans le cadre de la seconde étude de perception intra-saccadique du mouvement. Ce travail méthodologique constitue le second apport de ce travail de thèse. D'abord, nous avons évalué la qualité de la délimitation fonctionnelle des aires visuelles par un protocole rapide de localisation en IRMf, avant de les utiliser comme *a priori* pour la méthode S4. Ensuite, nous avons étudié le fonctionnement de la méthode S4 dans ses conditions originales, grâce à l'utilisation conjointe des données EEG et IRMf issues des expériences de localisation fonctionnelle. Enfin, nous avons étendu la méthode S4, pour une utilisation lorsque les données conjoints EEG et IRMf de l'expérience d'intérêt ne sont pas disponibles, comme dans le cas de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement.

La première partie du manuscrit sera consacrée à l'état de l'art. Dans le Chapitre 1, nous décrirons le système visuel humain, de la rétine au cortex, ainsi que les mouvements oculaires et leurs caractéristiques. Ensuite, dans le Chapitre 2, nous définirons la perception intra-

saccadique du mouvement et les deux théories qui tentent d'expliquer ce phénomène. Le rôle fonctionnel ainsi que les aspects cliniques et développementaux de la perception intra-saccadique du mouvement seront aussi abordés. Enfin, dans le Chapitre 3, nous présenterons le cadre méthodologique : pour l'IRM, il s'agira de décrire les différentes méthodes de localisation et de délimitation des aires visuelles (cytoarchitecture et IRMf) tandis qu'en EEG il s'agira de décrire l'analyse des potentiels évoqués et la reconstruction de sources en EEG.

La seconde partie du manuscrit sera consacrée à notre première étude. L'objectif était de faire une première exploration des corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement, en utilisant des enregistrements conjoints en EEG et en oculométrie, pour démontrer l'implication durant la saccade, des aires visuelles primaires V1-V2 et de l'aire sensible au mouvement MT/V5, et ainsi confirmer les résultats psychophysiques précédemment obtenus par Castet & Masson, (2000). Pour cela, nous avons répliqué le paradigme psychophysique initial en l'adaptant à l'expérience en EEG. Cette partie est composée de trois chapitres. Dans le Chapitre 4, nous décrivons le protocole expérimental mis en place ainsi que la méthodologie pour l'acquisition et le prétraitement des données EEG, oculométriques et comportementales. Dans le Chapitre 5, nous présenterons les résultats oculométriques, comportementaux et EEG, dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources. Enfin, dans le Chapitre 6, nous discuterons des résultats de cette première étude.

Dans la troisième partie du manuscrit, il s'agira de présenter les travaux méthodologiques que nous avons mené, sur l'évaluation de la délimitation fonctionnelle des aires visuelles et sur la méthode S4 de reconstruction de sources. D'abord, dans le Chapitre 7, nous décrivons les expériences de localisation fonctionnelle des aires visuelles par un protocole rapide de localizers en IRMf et EEG. Ensuite, dans le Chapitre 8, nous présenterons l'étude que nous avons mené pour évaluer quantitativement la délimitation fonctionnelle des aires visuelles par un protocole rapide de localizers en IRMf. Enfin, dans le Chapitre 9, nous présenterons le travail méthodologique que nous avons effectué sur la méthode S4 de reconstruction de sources, quand on l'utilise dans ses conditions originales et quand on élargit le cadre de son utilisation.

Pour finir, la dernière partie du manuscrit sera consacrée à notre seconde étude. L'objectif de cette étude était d'affiner les résultats de la première étude. D'abord, en explorant l'implication du plus large réseau d'aires visuelles et oculomotrices, qui sous-tend la perception intra-saccadique du mouvement et qui comprend les aires V1, V2, V3, MT/V5, FEF et IPS. Ensuite, en explorant l'évolution de l'activité de ces aires visuelles en fonction de la fréquence rétinienne et celle de ces aires oculomotrices en fonction de la taille de la saccade, grâce à une estimation des potentiels évoqués par régression Spline. Enfin, en utilisant la méthode S4 de

reconstruction de sources informée par IRMf. Cette dernière partie du manuscrit est composée de quatre chapitres. Dans le Chapitre 10, nous décrivons les changements méthodologiques advenus entre les deux études, au niveau du protocole expérimental et du prétraitement des données. Dans le Chapitre 11, nous présenterons les résultats oculométriques et comportementaux ; puis dans le Chapitre 12, les résultats EEG dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources. Enfin, nous discuterons de l'ensemble de ces résultats dans le Chapitre 13.

Pour finir, nous concluons sur les perspectives méthodologiques et cliniques de ces travaux de thèse.

PARTIE 1

Etat de l'art

La première partie du manuscrit sera consacrée à l'état de l'art. Dans le Chapitre 1, nous décrirons le système visuel humain, de la rétine au cortex, ainsi que les mouvements oculaires et leurs caractéristiques. Ensuite, dans le Chapitre 2, nous définirons la perception intra-saccadique du mouvement et les deux théories qui tentent d'expliquer ce phénomène. Le rôle fonctionnel ainsi que les aspects cliniques et développementaux de la perception intra-saccadique du mouvement seront aussi abordés. Enfin, dans le Chapitre 3, nous présenterons le cadre méthodologique : pour l'IRM, il s'agira de décrire les différentes méthodes de localisation et de délimitation des aires visuelles (cytoarchitectonie et IRMf) tandis qu'en EEG il s'agira de décrire l'analyse des potentiels évoqués et la reconstruction de sources en EEG.

Chapitre 1 : Système visuel humain et mouvements oculaires

Ce premier chapitre vise à présenter le traitement de l'information visuelle par le système visuel humain, de la rétine au cortex visuel ainsi que les mouvements oculaires. Nous présenterons d'abord les étapes du traitement de l'information visuelle, de la rétine au cortex visuel primaire. Ensuite nous décrirons les voies visuelles corticales et les différentes aires visuelles qui les composent. Enfin, nous décrirons les mouvements oculaires.

1. Système visuel humain

1.1. De la rétine au cortex visuel

Le premier niveau d'intégration de l'information visuelle se fait au niveau de la rétine, qui est la partie tapissée au fond de l'œil, recevant les rayons lumineux transmis de la cornée par convergence (pour une revue voir Masland, (2001)). Au niveau anatomique, la rétine est composée de trois régions particulières : (1) la macula, située au centre de la rétine, qui se caractérise par une forte concentration de cônes pour optimiser la vision centrale ; (2) la fovéa, située au centre de la macula, uniquement composée de cônes, qui constitue le point de la rétine où l'acuité visuelle est la meilleure ; et (3) la papille, qui n'est pas constituée de photorécepteurs car c'est la région où le nerf optique émerge. Au niveau fonctionnel, la rétine est composée de deux types de photorécepteurs, les cônes et les bâtonnets, qui transforment les rayons lumineux (les photons) en signaux nerveux (potentiels récepteurs). Ces deux types de photorécepteurs se distinguent par leur sensibilité. Les cônes sont particulièrement sensibles aux informations chromatiques et permettent la vision photopique. A l'inverse, les bâtonnets sont particulièrement sensibles aux informations de luminance achromatiques et permettent la vision scotopique. Le nombre de bâtonnets est environ vingt fois supérieur au nombre de cônes et leur répartition n'est pas homogène sur la rétine, ainsi la fovéa est constituée principalement de cônes tandis que les régions périphériques de la rétine sont principalement constituées de bâtonnets (Curcio & Allen, 1990).

Toujours sur la rétine, le second niveau d'intégration de l'information visuelle se fait au niveau des cellules ganglionnaires. Ces cellules ganglionnaires se distinguent en trois types selon leurs propriétés anatomiques et fonctionnelles : magnocellulaires (M), parvocellulaires (P) et koniocellulaires (K). Les cellules M possèdent un grand corps cellulaire, une arborisation dendritique étendue et des axones myélinisés qui permettent une transmission rapide de l'information visuelle. Ce sont des cellules sensibles aux contrastes de luminance, aux

mouvements, aux basses fréquences spatiales (BFs) et aux hautes fréquences temporelles (Curcio & Allen, 1990; Kaplan & Shapley, 1986; Kaplan & Stein, 2004). Les cellules P, quant-à-elles, possèdent un plus petit corps cellulaire, une arborisation dendritique peu étendue et des axones non-myélinisés, qui font que la transmission de l'information visuelle est plus lente. Ce sont des cellules sensibles aux informations chromatiques, aux hautes fréquences spatiales (HF_s) et aux basses fréquences temporelles (Curcio & Allen, 1990; Kaplan & Shapley, 1986; Kaplan & Stein, 2004). Les cellules K ne seront pas détaillées ici en raison de leur moindre intérêt pour ce travail de thèse.

Le troisième niveau d'intégration des informations visuelles est constitué par les corps genouillés latéraux (GCL). Les CGL sont constitués de six couches qui se différencient par les afférences des cellules ganglionnaires qu'elles reçoivent (Figure 1). Les deux premières couches (1 et 2) reçoivent les informations visuelles qui transitent par les cellules M tandis que les quatre dernières couches (3 à 6) reçoivent les informations visuelles qui transitent par les cellules P. La caractérisation du traitement de l'information visuelle, distincte selon les afférences des cellules ganglionnaires, est donc conservée dans les CGL et se poursuit jusqu'au cortex visuel. De plus, chaque CGL code pour les informations visuelles présentes dans l'hémichamp visuel controlatéral et reçoit des afférences de l'œil controlatéral sur les couches 1, 4 et 6 et des afférences de l'œil ipsilatéral sur les couches 2, 3 et 5.

En sortie des CGL, la caractérisation du traitement de l'information visuelle, distincte selon les afférences des cellules ganglionnaire (M ou P), est donc conservée jusqu'au cortex visuel primaire et au-delà (Figure 1). La voie magnocellulaire, ou voie dorsale, est formée par les axones des neurones M issus du CGL. Cette voie permet de véhiculer très rapidement les informations de mouvement et de BF_s, de l'aire visuelle primaire V1, jusqu'au sillon intra-pariétal (IPS) en passant par les aires visuelles V2, V3 (sur leur partie dorsale) jusqu'à l'aire MT/V5 (Kaplan & Stein, 2004; Van Essen & Deyoe, 1995). Les aires visuelles sur cette voie seraient principalement impliquées dans la perception du mouvement, de la profondeur et dans la localisation des objets (Livingstone & Hubel, 1988; Merigan & Maunsell, 1993). La voie parvocellulaire, ou voie ventrale, est formée majoritairement par les axones des neurones P issus du CGL. Cette voie permet de véhiculer les informations chromatiques et de HF_s, de l'aire visuelle primaire V1, jusqu'au cortex inféro-temporal en passant par les aires visuelles V2, V3 (sur leur partie ventrale) et l'aire V4 (Kaplan & Stein, 2004; Van Essen & Deyoe, 1995). Les aires visuelles sur cette voie seraient principalement impliquées dans la perception de la couleur, des formes complexes et dans l'identification de scènes visuelles (Livingstone & Hubel, 1988; Merigan & Maunsell, 1993).

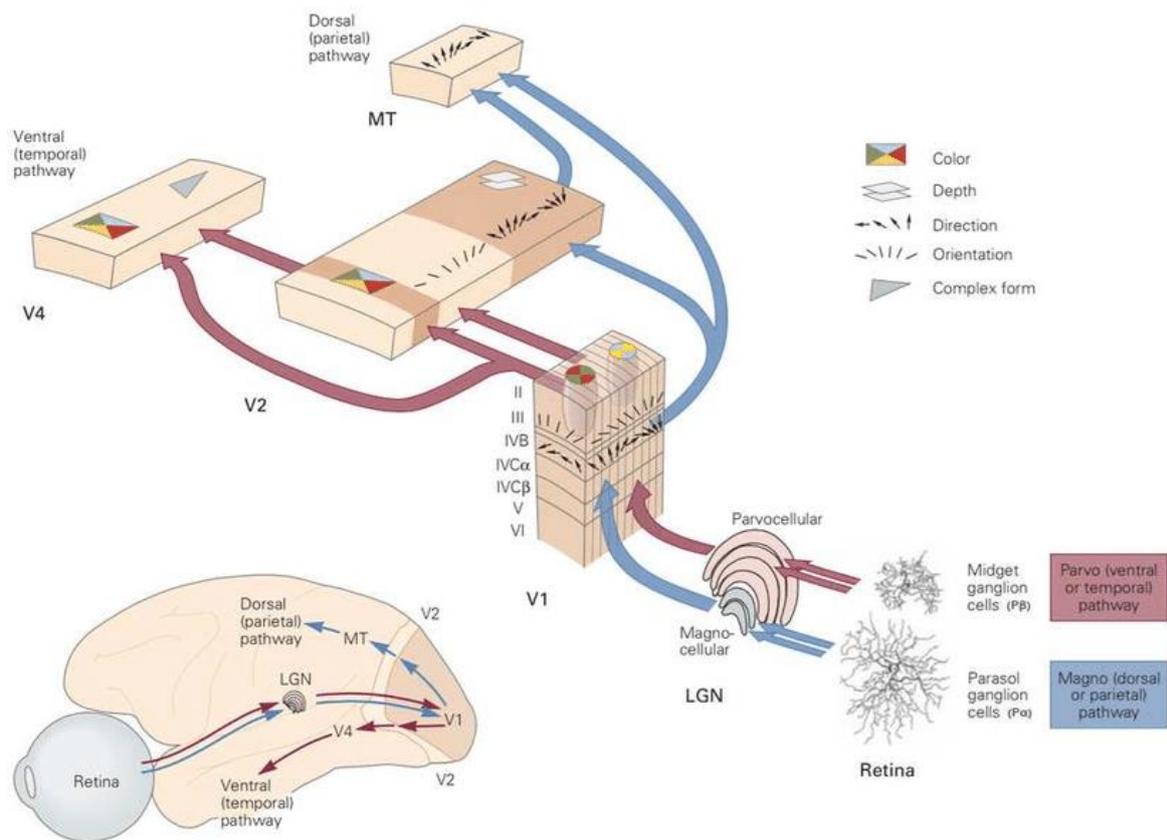


Figure 1. Représentation schématique des deux voies visuelles, en bleu, la voie magnocellulaire et en rouge, la voie parvocellulaire. LGN : corps genouillés latéraux, MT : aire MT/V5. Issue de Kandel et al., (2000).

Cependant, ces deux voies visuelles ne sont pas totalement indépendantes l'une de l'autre car de nombreuses connexions existent entre les aires visuelles situées de part et d'autre de ces voies (Breitmeyer, 2014; Merigan & Maunsell, 1993). De plus, des études cliniques ont montré que des lésions sur une aire de la voie magnocellulaire ou de la voie parvocellulaire, n'entraînaient pas uniquement des déficits visuels caractéristiques des informations transmises par chaque voie (Merigan, Byrne, et al., 1991; Merigan, Katz, et al., 1991; Schiller et al., 1990).

1.2. Aires visuelles et oculomotrices

La plupart des aires visuelles ont une organisation rétinotopique, signifiant que l'organisation spatiale des informations provenant du champ visuel est conservée dans le cortex visuel lors du traitement de l'information visuelle. Il y a une correspondance entre la disposition spatiale des éléments du champ visuel sur la rétine et leur disposition spatiale à la surface du cortex visuel (Warnking, 2002), c.-à-d. que des neurones qui codent pour une portion donnée du champ visuel seront situés juste à côté des neurones qui codent pour des portions adjacentes du champ visuel. De cette façon, les éléments d'un hémichamp visuel se projettent sur l'hémisphère controlatéral, avec l'hémichamp visuel droit projeté sur l'hémisphère gauche et

l'hémichamp visuel gauche projeté sur l'hémisphère droit. La Figure 2a représente le champ visuel, découpé en méridiens horizontaux et verticaux, qui marquent les frontières entre les différentes aires visuelles. La Figure 2b représente la projection de ces méridiens sur l'hémisphère controlatéral, ici l'hémisphère gauche. Enfin, la Figure 2c représente la localisation des aires visuelles primaires V1 et V2 et de l'aire V3, les unes par rapport aux autres.

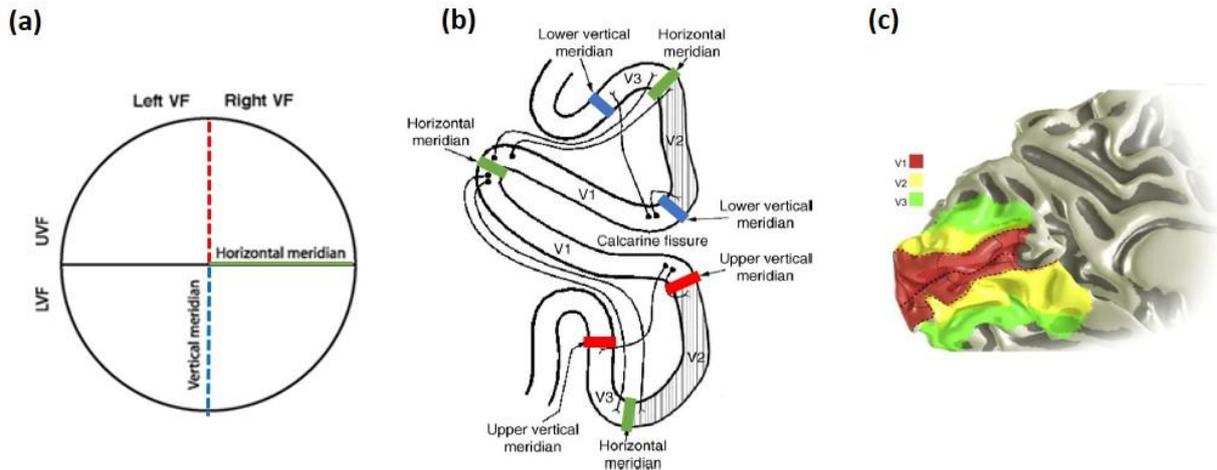


Figure 2. (a) Représentation schématique du champ visuel avec les méridiens horizontaux, qui sépare le champ visuel en haut (UVF) et bas (LVF), et les méridiens verticaux qui sépare le champ visuel en gauche (Left VF) et droit (Right VF) ; (b) Représentation schématique de la projection des méridiens sur l'hémisphère gauche du cortex visuel, marquant les frontières entre les aires visuelles V1, V2 et V3 ; et (c) Localisation des aires visuelles primaires V1 et V2 et de l'aire V3 sur le cortex visuel. Adaptée de Wichmann & Müller-Forell, (2004) et de Wandell & Winawer, (2011).

Ainsi, l'aire visuelle primaire V1 est localisée de chaque côté de la scissure calcarine, le long de laquelle, se projette le méridien horizontal. Ce méridien horizontal marque la séparation entre la partie dorsale de l'aire (V1d), qui représente le quart inférieur du champ visuel, et la partie ventrale de l'aire (V1v), qui représente le quart supérieur du champ visuel. L'aire visuelle primaire V2 est localisée autour de l'aire V1 avec la projection du méridien vertical qui marque la frontière entre ces deux aires. Comme pour l'aire V1, le quart supérieur du champ visuel est représenté sur la partie ventrale de l'aire (V2v) tandis que le quart inférieur du champ visuel est représenté sur la partie dorsale de l'aire (V2d). Enfin, l'aire visuelle tertiaire V3 est localisée autour de l'aire V2, avec la projection du méridien horizontal qui marque la frontière avec l'aire V2 et la projection du méridien vertical qui marque la frontière avec les aires visuelles rétinotopiques suivantes.

La première aire visuelle corticale à recevoir et à traiter l'information visuelle est donc l'aire visuelle primaire V1, située à l'intérieur des lobes occipitaux, autour de la scissure

calcarine. Elle est constituée de colonnes de dominances oculaire, qui codent successivement les informations visuelles provenant de l'œil gauche et de l'œil droit, de colonnes d'orientations, qui contiennent des neurones sélectifs à l'orientation et de blobs qui contiennent des neurones sélectifs à la couleur (Adams et al., 2007; Horton & Adams, 2005). Concernant la détection des informations visuelles de mouvement, il a été montré que les neurones sélectifs à la direction dans l'aire V1, localisés principalement dans la couche 4B, détectaient le mouvement local des parties du stimulus plutôt que son mouvement global (Shipp & Zeki, 1989; Ungerleider & Desimone, 1986b, 1986a). De plus, des études chez le singe ont mis en évidence que les neurones de l'aire V1 codaient principalement pour des vitesses lentes (Maunsell & van Essen, 1983; Mikami et al., 1986a, 1986b). Enfin, des études en électrophysiologie ont également montré que certains neurones de cette aire étaient sensibles aux fréquences spatiales (Everson et al., 1998; Silverman et al., 1989). En poursuivant dans la hiérarchie du cortex visuel et du traitement de l'information visuelle, après l'aire visuelle primaire V1, se trouve l'aire visuelle primaire V2. Cette aire a des propriétés fonctionnelles similaires à celles de l'aire V1 avec des neurones sélectifs à l'orientation, à la direction et à la couleur. En outre, elle contient également des neurones qui répondent à des propriétés visuelles plus complexes, comme les contours illusoire (Von der Heydt et al., 1984) ou la perception de la profondeur (Von Der Heydt et al., 2000). Puis, située juste derrière l'aire visuelle primaire V2, se trouve l'aire V3 qui contient un nombre plus important de neurones sélectifs à la couleur dans sa partie ventrale, et un nombre plus important de neurones sélectifs au mouvement global dans sa partie dorsale (Braddick et al., 2001; Burkhalter et al., 1986).

En remontant le long de la voie magnocellulaire, nous retrouvons ensuite l'aire extra-striée MT/V5. Elle est située sur le lobe temporo-occipital, à la jonction entre le sillon occipital latéral antérieur et le sillon temporal inférieur (Dupont et al., 1994; Tootell et al., 1995; Watson, et al., 1993; Zeki, 2015; Zeki et al., 1991). Cette aire se caractérise par sa très forte concentration de neurones sélectifs à la direction et est connue pour être l'aire visuelle codant les informations complexes de mouvement (Born & Bradley, 2005; Bradley, 2001). En effet, de nombreuses études ont montré que les neurones de cette aire répondaient au mouvement global d'un stimulus plutôt qu'au mouvement local de chacune des parties du stimulus. Cela est dû au fait que les champs récepteurs de neurones de l'aire MT/V5 sont plus grands que ceux des aires visuelles primaires et notamment de l'aire visuelle primaire V1 (Born & Bradley, 2005; Hock & Nichols, 2013; Rust et al., 2006; Zeki, 2015; Zeki et al., 1991). Ces plus grands champs récepteurs résulteraient de la convergence des connexions ascendantes venant en parallèle des aires V1, V2, V3 et également des CGL (Zeki, 2015). De plus, il est connu que les signaux de

mouvement provenant de stimuli rapides pouvaient atteindre l'aire MT/V5 avant d'atteindre les aires visuelles primaires (Beckers & Zeki, 1995; Ffytche et al., 1995; Gaglianese et al., 2012; Schoenfeld et al., 2002). En effet, les neurones de l'aire MT/V5 peuvent être activés suffisamment tôt pour influencer ensuite les neurones des aires visuelles primaires V1 et V2 (Bullier, 2001; Nowak & Bullier, 1997).

Une autre aire extra-striée importante dans le traitement des informations visuelles est l'aire extra-striée V4, située le long de la voie parvocellulaire. Plus précisément, elle est située sur la partie ventrale des lobes occipitaux, adjacente à l'aire V3 et postérieure au gyrus inféro-temporal (Goddard et al., 2011; Wandell et al., 2007). Cette aire se caractérise par sa forte concentration de neurones sélectifs à la couleur et possèdent également des neurones sélectifs aux formes géométriques simples (pour une revue voir : Roe et al., (2012)). Toujours sur la voie parvocellulaire, se trouve également le gyrus parahippocampique (PHC) qui se situe dans le cortex temporo-occipital inférieur. Ce gyrus est particulièrement impliqué dans la reconnaissance des scènes environnementales (i.e. des « places » comme des paysages naturels, des paysages urbains, etc.) (Aguirre et al., 1998; Epstein et al., 2001; Mégevand et al., 2014).

Comme ce travail de thèse était centré sur la saccade oculaire, nous nous sommes intéressés à deux aires oculomotrices en particulier : le champ oculomoteur frontal (ou « Frontal Eye Field », FEF) et le sillon intra-pariétal (IPS). L'aire FEF est située sur le lobe frontal, à la jonction entre le sillon précentral et la partie caudale du sillon frontal supérieur (pour des revues voir : Paus, (1996); Petit & Pouget, (2019)). Cette aire est principalement impliquée dans la programmation et le contrôle des saccades oculaires, notamment pour des saccades dans la direction controlatérale, c.-à-d. l'aire FEF sur l'hémisphère gauche va programmer les saccades qui vont de la gauche vers la droite et inversement (Bruce et al., 1985; Schall, 2004; Schlag et al., 1998; Silver & Kastner, 2009; Vernet et al., 2014). Des études ont également montré que l'aire FEF avait une organisation topographique selon la taille de la saccade, avec les petites saccades qui activaient plutôt la portion ventro-latérale de l'aire FEF tandis que les grandes saccades activaient plutôt la portion dorso-médiale de l'aire FEF (Bruce et al., 1985; Paus, 1996). De la même manière, les parties latérales et ventrales de l'aire IPS sont impliquées dans le contrôle des saccades oculaires pour la coordination perceptuo-motrice (Paré & Wurtz, 2001; Schiller & Tehovnik, 2005; Shikata et al., 2008). Cette aire est également activée par des saccades vers des cibles controlatérales (Colby et al., 1996; Sereno et al., 2001) et contient une représentation topographique du champ visuel, mis en évidence par des études utilisant des tâches de saccades retardées (Schluppeck et al., 2005; Sereno et al., 2001; Swisher et al., 2007).

Pour conclure, toutes ces aires visuelles et oculomotrices sont interconnectées par de nombreuses connexions ascendantes et descendantes. De fait, sur l'ensemble du système visuel et oculomoteur chez le singe, Felleman & Van Essen, (1991) ont reporté plus de 305 connexions (ascendantes ou descendantes) entre les aires visuelles et oculomotrices. Il existe aussi de nombreuses autres aires visuelles et oculomotrices que nous n'avons pas détaillées ici dans un souci de concision, car elles n'étaient pas d'intérêt pour ce travail de thèse.

2. Mouvements oculaires

Les mouvements oculaires sont caractérisés principalement par les saccades, qui permettent d'explorer la scène visuelle en déplaçant le regard, et les fixations, qui permettent d'acquérir l'information d'une scène visuelle.

Les saccades sont des mouvements balistiques qui permettent de déplacer le regard afin d'amener l'objet d'intérêt d'une scène visuelle au centre de la fovéa. Plusieurs caractéristiques définissent une saccade (Figure 3).

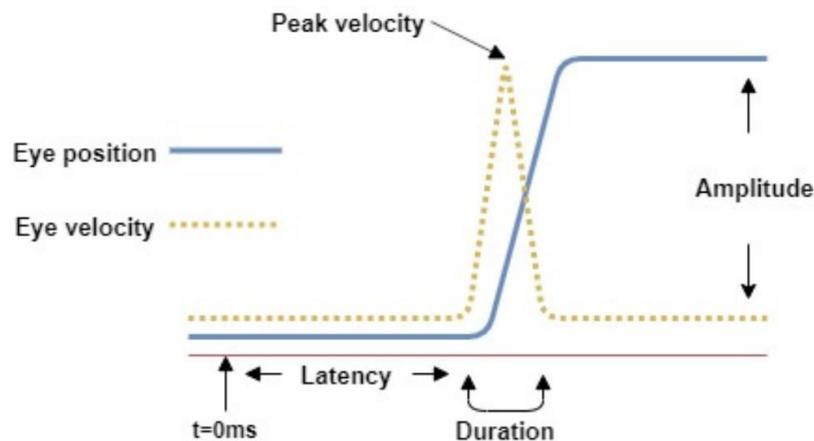


Figure 3. Représentation schématique de la position spatiale de l'œil en fonction du temps lors d'une saccade (courbe bleue) avec la vitesse pic correspondante (courbe jaune). Les caractéristiques de la saccade sont également représentées : sa taille, sa durée, sa vitesse pic et sa latence. Issue de Aljaafreh et al., (2020).

La première caractéristique de la saccade est sa taille, qui correspond à la distance parcourue (en degré angulaire) entre deux fixations. La distribution de la taille des saccades n'est pas uniforme, avec des tailles généralement situées entre 5 et 10°, variant selon la tâche (Reinagel & Zador, 1999). Ensuite la saccade est définie par sa direction, qui peut être horizontale, verticale ou oblique. Des études ont montré que les saccades horizontales étaient plus fréquentes et que celles-ci avaient une taille plus élevée comparées aux saccades verticales et obliques (Beers, 2007; Tatler & Vincent, 2008). La saccade est également définie par sa

vitesse pic, qui correspond à sa vitesse maximale. Le déroulement temporel d'une saccade ne change pas et se compose d'une accélération progressive jusqu'à la vitesse pic, suivie d'une décélération. La vitesse pic d'une saccade se situe généralement entre 200 et 350 °/s tandis que sa vitesse moyenne et son accélération moyenne sont respectivement de 100 °/s et de 8000 °/s². Enfin, la saccade est définie par sa latence, qui correspond au temps entre l'apparition du stimulus et le début de la saccade. En moyenne, la latence d'une saccade est de 200 à 300 ms (Clark, 1999). Pour finir, la dernière caractéristique de la saccade est sa durée, comprise entre 30 et 120 ms, et reliée linéairement à sa taille (Beers, 2007). La taille, la vitesse pic et la durée de la saccade sont connues pour former la séquence principale (« main sequence ») (Bahill et al., 1975). La séquence principale représente la relation entre ces trois caractéristiques, avec une forte corrélation positive entre la taille et la durée et entre la taille et la vitesse pic. Lorsque la taille de la saccade augmente, la durée et la vitesse pic de la saccade augmentent et inversement.

Les fixations sont des longues périodes de stabilisation du regard qui permettent d'extraire les informations d'intérêt d'une scène visuelle. Elles se caractérisent principalement par leur durée et leur position spatiale. En moyenne, la durée d'une fixation est comprise entre 200 et 250 ms (Henderson, 2003). La position spatiale d'une fixation représente l'endroit qui a été fixé et permet de mettre en évidence les régions d'intérêt d'une scène visuelle.

Plusieurs facteurs, de « bas niveau » (exogènes) et de « haut niveau » (endogènes), ont une influence sur les mouvements oculaires. Par exemple, pour les facteurs exogènes, les propriétés physiques de la scène visuelle, comme la luminance ou le contraste ont une influence sur la position et la durée des fixations (Henderson, 2003). Concernant l'influence des facteurs endogènes sur les mouvements oculaires, l'étude la plus connue est celle de Yarbus, (1967) qui a montré l'influence de la tâche demandée aux participants sur les mouvements oculaires.

3. Conclusion

Pour conclure, le système visuel humain est composé de nombreuses aires visuelles ayant une organisation rétinotopiques du traitement de l'information visuelle. Il apparaît également que le système visuel présente une sélectivité dans la traitement de l'information visuelle, dès la rétine et qui se poursuit jusqu'au cortex visuel. Concernant les mouvements oculaires, ceux-ci sont caractérisés principalement par les saccades et les fixations, qui subissent l'influence de nombreux paramètres, exogènes ou endogènes.

Chapitre 2 : Perception intra-saccadique du mouvement

Ce chapitre a pour objectif de définir et de présenter la perception intra-saccadique, c.-à-d. ce qu'il se passe dans le système visuel lorsque nous exécutons une saccade. D'abord, nous définirons la perception intra-saccadique puis nous présenterons les deux théories qui tentent d'expliquer ce phénomène. Ensuite, nous présenterons le rôle fonctionnel ainsi que les aspects cliniques et développementaux de cette perception intra-saccadique. Enfin nous concluons sur les principaux aspects de cette perception intra-saccadique.

1. Définition

Pour étudier la perception intra-saccadique, il faut considérer : (1) la fixation pré-saccadique, fixation de départ de la saccade ; (2) la saccade, d'une durée comprise entre 30 et 120 ms selon sa taille ; et (3) la fixation post-saccadique, fixation d'arrivée de la saccade. La période intra-saccadique désigne la période de temps, d'une durée comprise entre 20 et 40 ms et incluse dans la durée de la saccade (30-120 ms), pendant laquelle l'intégration visuelle est possible. Durant cette période intra-saccadique, la perception visuelle de notre environnement est modifiée. En effet, durant cette courte période intra-saccadique, l'image de notre environnement projetée sur la rétine se déplace à très grande vitesse dans la direction opposée au mouvement des yeux. L'image de l'environnement, projetée initialement sur la périphérie de la rétine lors de la fixation pré-saccadique, va alors se déplacer pour se projeter au centre de la rétine, sur la fovéa, lors de la fixation post-saccadique. Ce déplacement rapide de l'image sur la rétine durant la saccade produit des signaux de mouvement intra-saccadique (i.e. un flux de mouvement très bref) le long de sa trajectoire rétinienne dans le sens opposé à la saccade (Figure 4). La perception intra-saccadique du mouvement désigne spécifiquement la perception de ce flux de mouvement présent uniquement durant la saccade.

Cependant, dans la vie de tous les jours, nous n'avons pas de perception visuelle consciente de ce flux de mouvement intra-saccadique. Celui-ci ne vient pas perturber notre vision de l'environnement qui nous apparaît clair et stable. Quels sont alors les mécanismes cérébraux à l'œuvre pour que nous n'ayons pas de perception visuelle consciente de ce flux de mouvement intra-saccadique ?

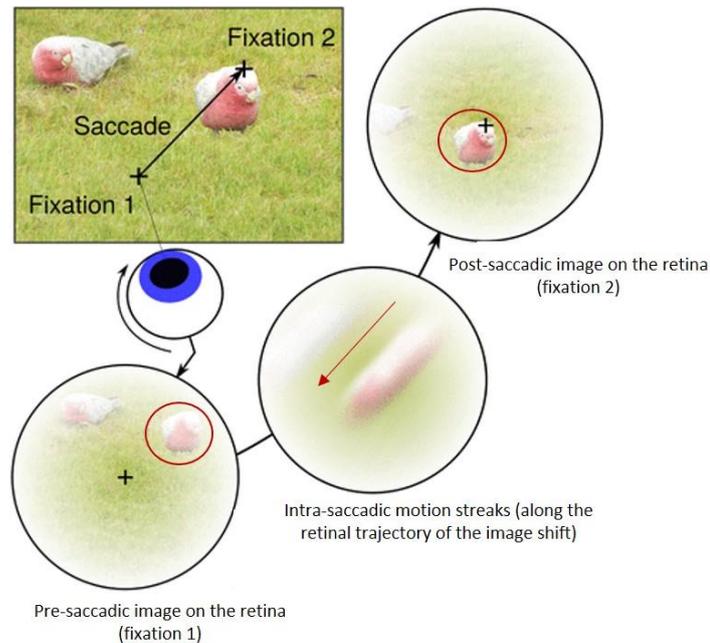


Figure 4. Illustration de la perception intra-saccadique. Une saccade est effectuée de l’herbe (fixation 1 pré-saccadique) vers le perroquet sur la droite (fixation 2 post-saccadique). Lors de cette saccade, l’image du perroquet sur la rétine, initialement projetée en périphérie durant la fixation 1 pré-saccadique, va se déplacer pour se projeter dans la fovéa durant la fixation 2 post-saccadique. Ce déplacement va produire un flux de mouvement intra-saccadique le long de sa trajectoire rétinienne, dans le sens opposé de la saccade. Adaptée de Schweitzer & Rolfs, (2020).

Deux grandes théories, basées sur des postulats différents, existent dans la littérature et tentent de répondre à ces questions (pour des revues, voir : Castet, 2010; Ibbotson, 2009; Ross et al., 2001; Wurtz, 2008). La première théorie, dite théorie extra-rétinienne ou active, considère que l’activité du système visuel pendant la saccade est activement réduite par des signaux extra-rétiniens provenant de structures centrales et couplés à la commande motrice d’exécution de la saccade. La seconde théorie, dite théorie visuelle ou passive, postule au contraire que seuls des processus visuels passifs sont responsables de la diminution de l’activité visuelle durant la saccade. Chacune de ces théories a été étayée par de nombreux arguments psychophysiques et neurophysiologiques présentés dans les sections suivantes.

2. Théorie extra-rétinienne (active)

La théorie extra-rétinienne postule que des signaux extra-rétiniens inhibent l’activité visuelle durant la saccade. Ces signaux extra-rétiniens seraient semblables à des décharges corollaires et proviendraient de structures nerveuses centrales non-visuelles, comme la commande motrice d’exécution de la saccade.

2.1. Arguments psychophysiques

Les tout premiers travaux à faire état d'une inhibition de l'activité visuelle durant la saccade sont apparus dans les années 1900 (Dodge, 1900; Holt, 1903). Trois hypothèses sur le système visuel humain étaient largement admises à l'époque et dans les décennies qui ont suivi.

La première hypothèse était que le système visuel humain était optimisé pour une certaine fenêtre de fréquences spatiales (F_S) définie généralement grâce à une courbe de sensibilité au contraste. Cette courbe dépend de l'acuité visuelle et permet de mesurer les seuils de perception au contraste pour différentes fréquences F_S . La fenêtre optimale de fréquences F_S du système visuel humain se situe entre 0.1 et 45 $cy/^\circ$ (limite de l'acuité visuelle) avec un pic de sensibilité au contraste entre 3 et 5 $cy/^\circ$ (Campbell & Robson, 1968; Kelly, 1979a). La deuxième hypothèse était que le mouvement d'un objet rétrécissait la taille de cette fenêtre optimale de fréquences F_S et diminuait son pic de sensibilité au contraste (Kelly, 1979b). Il est possible de représenter, également sous la forme d'une courbe, la sensibilité au contraste du système visuel dans le domaine spatio-temporel (i.e. la modulation de la sensibilité aux fréquences F_S en fonction de la fréquence temporelle (F_T)) (Figure 5). Il est important de faire la distinction ici entre la fréquence F_T d'un objet (ou stimulus) et sa fréquence temporelle rétinienne (F_R) qui est la fréquence F_T de cet objet (ou stimulus) projetée sur la rétine. La fréquence F_R dépend principalement de la vitesse pic de la saccade et par relation, par la séquence principale, de la taille de la saccade. La fréquence F_T et la fréquence F_R se calculent comme :

$$F_T = V_{stim} \times F_S, \quad (1)$$

$$F_R = (V_{stim} - V_{peak}) \times F_S, \quad (2)$$

avec V_{stim} la vitesse du stimulus dans le même sens que la saccade, V_{peak} la vitesse pic de la saccade, et F_S la fréquence spatiale du stimulus. Dans le cas où l'œil est fixe, sa vitesse étant nulle alors la fréquence F_T du stimulus est la même que la fréquence F_R . Enfin, la dernière hypothèse était que le système visuel humain n'était pas capable de traiter les objets se déplaçant très rapidement (Dodge, 1900; Kelly, 1979a).

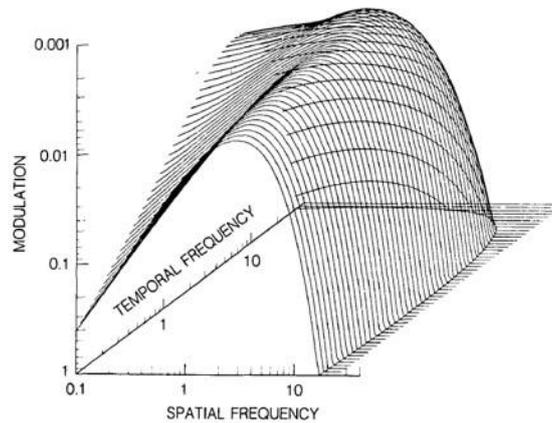


Figure 5. Courbe de sensibilité au contraste du système visuel humain dans le domaine spatio-temporel. Chaque ligne représente la sensibilité au contraste d'une F_s ($\text{cy}/^\circ$) à une F_T (Hz) fixe. Extrait de Kelly, (1979b).

Dans les années 1970, Volkman et al., (1978) ont publié une étude importante dans laquelle ils ont mesuré la sensibilité au contraste à un réseau sinusoïdal horizontal de différentes fréquences F_s , présenté pendant une fixation ou pendant une saccade. Pour cela, ils ont créé un nouveau paradigme dont le principe était de flasher un réseau sinusoïdal horizontal dix millisecondes pendant une saccade horizontale, exécutée sur un fond gris uni (Figure 6). Ce paradigme ne générant donc pas de mouvement du stimulus sur la rétine car la saccade était parallèle à l'orientation du réseau sinusoïdal flashé à l'écran durant la saccade. Néanmoins, ce paradigme (appelé paradigme « H-H » par Castet (2010)) est essentiel car la plupart des études suivantes qui étudient l'activité visuelle durant la saccade sont basées sur ce paradigme. Les résultats de cette première étude ont donc montré que la sensibilité au contraste était fortement réduite pour les basses fréquences spatiales (BFs) lors de la présentation du réseau sinusoïdal durant la saccade comparée à sa présentation durant la fixation.

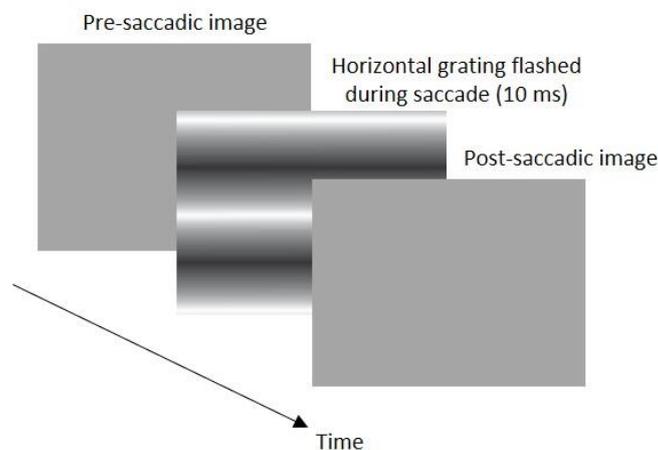


Figure 6. Représentation schématique du paradigme de Volkman et al., (1978). Adaptée de Castet (2010).

Quelques années après, Burr & Ross, (1982a) ont mené une expérience pour remettre en cause les hypothèses : (1) que le mouvement d'un objet rétrécissait la taille de la fenêtre optimale de fréquences F_s et diminuait son pic de sensibilité au contraste ; et (2) que le système visuel humain n'était pas capable de traiter les objets se déplaçant très rapidement. Dans leur étude, ils ont mesuré la sensibilité au contraste pour lequel il était possible de discriminer, avec les yeux fixes, la direction d'un stimulus se déplaçant très rapidement. Pour cela ils ont utilisé comme stimulus un réseau sinusoïdal spatio-temporel, i.e. en BF_s et avec une vitesse élevée. Ils ont démontré que le mouvement très rapide du stimulus ne rétrécissait pas la taille de la fenêtre optimale de fréquences F_s , ni ne diminuait le pic de sensibilité au contraste. L'effet du mouvement du stimulus était plutôt de faire glisser cette fenêtre optimale de fréquences F_s le long de l'échelle des fréquences F_s , vers les BF_s sans diminuer ni sa hauteur, ni sa largeur. Ce décalage vers les BF_s permettait alors au système visuel de traiter les vitesses élevées, jusqu'à 800 °/s. La sensibilité au contraste était donc maintenue grâce à un couplage vitesse et fréquences F_s . Pour des vitesses faibles (< 100 °/s), la sensibilité au contraste était maximale pour les hautes fréquences spatiales (HF_s) et nulle pour les BF_s . A l'inverse, pour des vitesses élevées (entre 100 °/s et 800 °/s), la sensibilité au contraste était nulle pour les HF_s et maximale pour les BF_s . Partant de leurs résultats et sachant que la vitesse pic de la saccade se situe généralement entre 100 et 900 °/s selon sa taille, les auteurs se sont demandés pourquoi nous ne percevons pas ces BF_s à chaque fois que nous faisons une saccade.

Ainsi, dans une deuxième étude parue la même année, Burr et collaborateurs (1982b) ont fait l'hypothèse que cette absence de perception visuelle consciente des BF_s durant la saccade serait due à l'inhibition des détecteurs sensibles au mouvement. Pour cette étude, ils ont utilisé le paradigme « H-H » de Volkman et al., (1978) pour comparer la sensibilité au contraste d'un réseau sinusoïdal horizontal lors d'une saccade horizontale ou lors d'une fixation. Premièrement, ils ont montré, lors de la saccade, que la réduction de la sensibilité au contraste était progressive du côté des BF_s , avec une réduction de plus en plus forte pour des fréquences F_s de plus en plus basses. Cette gamme de fréquences F_s pour laquelle il y a une réduction de la sensibilité au contraste correspond justement aux fréquences qui sont mises en évidence par le mouvement d'un objet à des vitesses saccadiques. Ces premiers résultats rejoignent ceux de Volkman et al., (1978). Deuxièmement, ils ont montré une amélioration de la sensibilité au contraste pour les HF_s lors de la saccade en comparaison avec la fixation. Les résultats de cette deuxième étude ont donc conduit les auteurs à proposer la théorie générale de la réduction de la sensibilité au contraste (« motion contrast-sensitivity reduction ») pendant la saccade qui se base sur : (1) la dépendance de cette réduction aux fréquences F_s , avec une forte

réduction pour les BF_s et une amélioration pour les HF_s ; et (2) une inhibition spécifique et active des détecteurs sensibles au mouvement durant la saccade.

Pour approfondir cette théorie, Burr et collaborateurs (1994) ont mené une troisième étude, toujours avec le paradigme « H-H », dans laquelle ils ont mesuré la sensibilité au contraste de différents réseaux sinusoïdaux horizontaux. Ces réseaux avaient une fréquence F_s qui modulait soit la luminance (contraste blanc/noir) soit la chrominance (contraste rouge/vert isoluminant). Ils ont d'abord retrouvé des résultats équivalents à ceux de leur étude précédente (Burr et al., 1982b) avec, pour des réseaux sinusoïdaux modulés en luminance, une réduction de la sensibilité au contraste pour les BF_s et à l'inverse, une amélioration de la sensibilité au contraste pour les HF_s. Cela conforte leur hypothèse que cette réduction de la sensibilité au contraste pour les BF_s permet de supprimer ces BF_s qui deviendraient saillantes à des vitesses élevées, compatibles avec les vitesses saccadiques, et qui seraient donc perçues à chaque saccade. Ensuite, ils ont montré que la sensibilité au contraste n'était pas modifiée (c.-à-d. pas de réduction ni d'amélioration) pour des réseaux sinusoïdaux modulés en chrominance et ce, quelle que soit la fréquence F_s . En se basant sur ces résultats, les auteurs ont fait l'hypothèse que la réduction de la sensibilité au contraste pour les BF_s durant la saccade serait due à l'inhibition active des détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire qui transmet les informations de luminance et de mouvement (Kaplan & Stein, 2004). De plus, selon les auteurs, cette réduction apparaîtrait précocement au niveau des corps genouillés latéraux (LGN) puisque c'est au niveau des couches du LGN que l'on trouve la première différenciation entre la voie magnocellulaire, qui transmet les informations de luminance et de mouvement, et la voie parvocellulaire, qui transmet les informations de couleurs. Ces résultats sur la sensibilité au contraste pendant la saccade ont été confirmés par la suite dans de nombreuses études (Diamond et al., 2000; Ross et al., 1996; Shioiri & Cavanagh, 1989; Uchikawa & Sato, 1995).

Un autre argument psychophysique fort en faveur de cette théorie extra-rétinienne est celui du décalage temporel de la réduction de la sensibilité au contraste pendant la saccade. De nombreuses études (Bridgeman et al., 1975; Diamond et al., 2000; Knöll et al., 2011; Latour, 1962; Mohler & Cechner, 1975; Volkman et al., 1968; Zuber & Stark, 1966) ont démontré que la réduction de la sensibilité au contraste débutait entre 80 et 50 ms avant la saccade, était maximale pendant la saccade et continuait entre 50 et 75 ms après la saccade (Figure 7). A la fin de cette période, la sensibilité au contraste revenait progressivement à la normale. Ainsi, pour les défenseurs de cette théorie extra-rétinienne, un mécanisme passif ne peut pas être à l'œuvre entre 80-50 ms avant et 50-75 ms après la saccade.

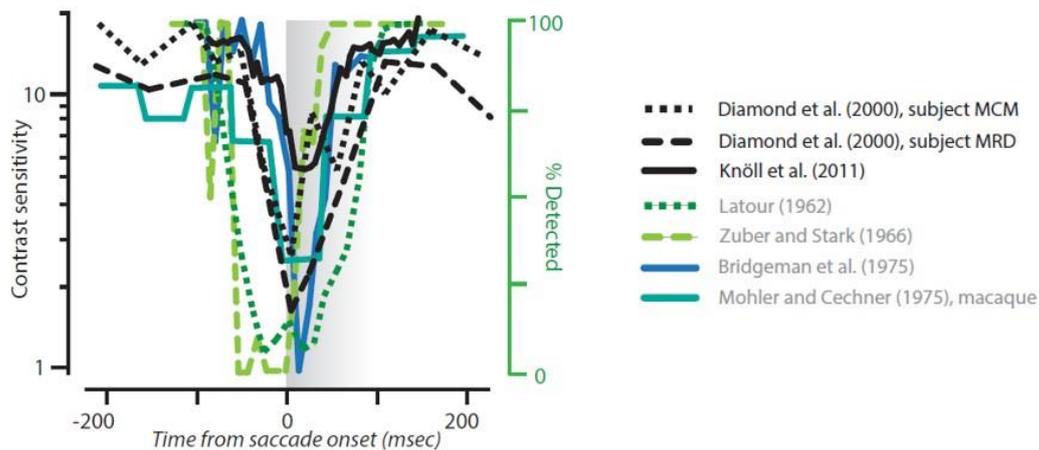


Figure 7. Représentation schématique de la réduction de la sensibilité au contraste (axe des ordonnées noir) et de la probabilité de détecter un stimulus visuel (axe des ordonnées vert) avant, pendant et après la saccade selon plusieurs études psychophysiques. Issue de Krock & Moore, (2014).

Un mécanisme actif de suppression, comme un signal extra-rétinien, doit alors nécessairement exister pour désactiver les détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire avant, pendant, et après la saccade. Cette inhibition active serait déclenchée par un signal extra-rétinien de type décharge corollaire associé à une commande oculomotrice. Helmholtz, (1910) est le premier à avoir proposé l'idée qu'une décharge provenant du système moteur agissait sur le système perceptif visuel pendant les mouvements oculaires mais c'est ensuite Sperry, (1950) qui a émis l'hypothèse que cette décharge motrice, qu'il nomme décharge corollaire, éliminerait l'activité visuelle durant les saccades.

Il est important de noter que jusqu'à présent, nous avons délibérément choisi de ne pas parler de « suppression saccadique ». En effet, ce terme introduit par Zuber et al., (1964) a souvent été repris dans la littérature pour désigner de façon très générale « *that vision is suppressed around the time of saccades, [...] particularly for motion* » (Diamond et al., 2000). De ce fait, dans la suite de ce manuscrit, le terme de « suppression saccadique » désignera spécifiquement la réduction de la sensibilité au contraste lors de la saccade dans le cadre de la théorie extra-rétinienne, c.à.d. observée principalement avec le paradigme « H-H » (sans mouvement du stimulus sur la rétine) et associé à une décharge corollaire.

2.2. Arguments neurophysiologiques

Suite à ces résultats psychophysiques, les corrélats neuronaux de la suppression saccadique ont donc été recherchés et observés chez le singe ainsi que chez l'homme, dans de nombreuses aires cérébrales. Ils ont été trouvés notamment dans les CGL, les aires visuelles primaires V1 et V2, l'aire V3, l'aire sensible au mouvement MT/V5, l'aire sensible à la couleur

V4 ainsi que dans les structures impliquées dans la programmation et la génération des saccades (FEF, IPS, colliculus supérieur (CS)) (pour une revue voir : Krock & Moore, 2014) (Figure 8).

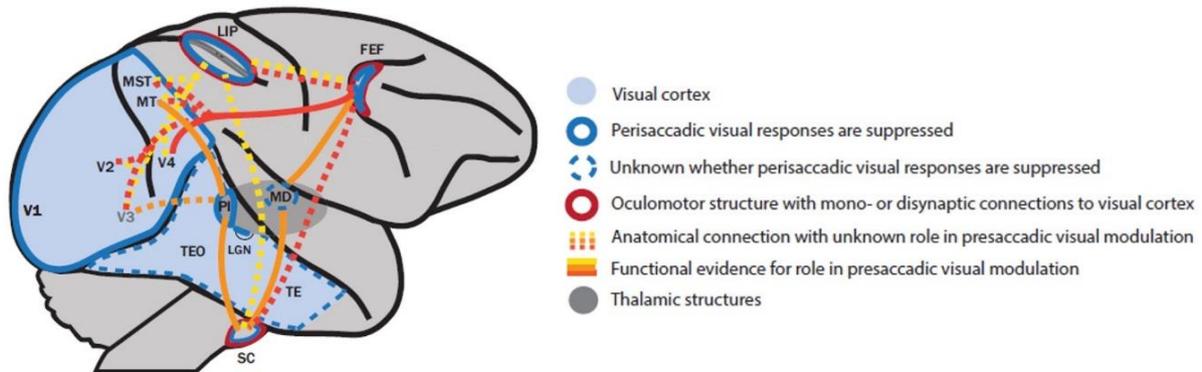


Figure 8. Résumé schématique des réseaux corticaux et sous-corticaux qui sous-tendent la suppression saccadique chez le singe. Les corrélats neuronaux de la suppression saccadique ont été observés dans le CGL, les aires visuelles primaires V1 et V2, l'aire V3, l'aire sensible au mouvement (MT/MST), l'aire V4 et dans des structures impliquées dans la génération et la programmation des saccades comme le FEF, l'IPS et le CS. Issue de Krock & Moore, (2014).

CGL et aires visuelles primaires (V1, V2)

Burr et al., (1994) ont été les premiers à postuler que le mécanisme actif de suppression saccadique de la voie magnocellulaire serait présent précocement, dès le CGL puisque c'est dans les couches du CGL que se retrouve la première différenciation entre la voie magnocellulaire et la voie parvocellulaire. Chez le singe, Ramcharan et al., (2001) ont mesuré, par enregistrement unitaire de neurones dans le CGL, la réponse des neurones M et P à un réseau sinusoïdal flashé avant, pendant et après la saccade. La tâche des singes était de fixer une cible puis de faire une saccade vers cette cible après que celle-ci est changée de position. Le réseau sinusoïdal était flashé durant la totalité de l'essai. Contrairement à ce qui était attendu, les neurones M du CGL ont montré une amélioration de leur réponse durant la saccade et jusqu'à 50 ms après la saccade comparé à leur réponse durant la fixation. Avant la saccade, leur réponse n'était pas différente de celle lors de la fixation. Pour les neurones P du CGL, aucune différence n'a été observée entre leur réponse avant, pendant et après la saccade et leur réponse lors de la fixation. Ces résultats ont été contredits ensuite par Reppas et al., (2002), pour un protocole expérimental similaire, qui ont montré que la modulation de la réponse des neurones M du CGL lors de la saccade était plus complexe qu'une simple amélioration. En effet, la réponse de ces neurones lors de la saccade suivait plutôt une modulation biphasique, avec une forte réduction de leur réponse durant la saccade suivie d'une forte amélioration de leur réponse

après la saccade. Ils ont retrouvé cette modulation biphasique dans 90 % des neurones M et 21 % des neurones P du CGL. De plus le décours temporel de cette modulation biphasique était très similaire à celle trouvée en psychophysique (Figure 9). Reppas et al., (2002) expliquent la contradiction de leur résultats avec ceux précédents de Ramcharan et al., (2001) principalement par le protocole expérimental utilisé qui, dans leur cas, permettait une meilleure mesure de la réponse des neurones lors de très courtes périodes de temps grâce à un ratio signal sur bruit amélioré. Toujours chez le singe et pour un protocole expérimental similaire, Royal et al., (2006) ont également observé cette modulation biphasique dans 42 % des neurones M et 28 % des neurones P du CGL. La réduction de la réponse des neurones M et P commençait 100 ms avant le début de la saccade et se poursuivait jusqu'à 50 ms après la saccade puis s'ensuivait une amélioration de la réponse post-saccadique. Des résultats analogues ont également été observés dans l'aire V1 du singe, lors de microsaccades (Hass & Horwitz, 2011) et plus récemment, lors la comparaison entre saccades réelles et saccades simulées (Niemeyer et al., 2022).

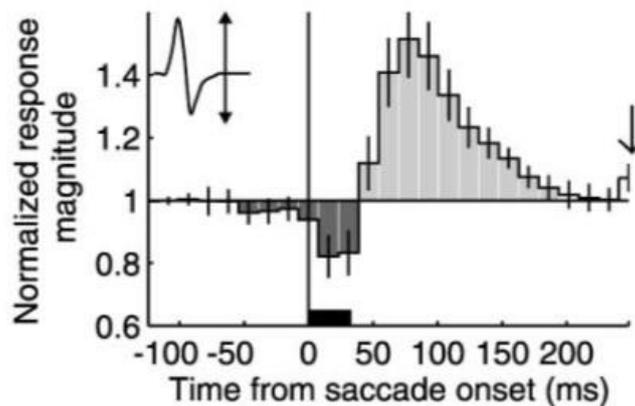


Figure 9. Représentation de la modulation moyenne de la réponse des 47 neurones M du CGL en fonction du temps (0 : début de la saccade). La réponse de ces neurones est fortement réduite 75 ms avant le début de la saccade et jusque 50 ms après puis s'ensuit une très forte amélioration post-saccadique. Extrait de Reppas et al., (2002).

Chez l'homme, des études en IRMf (Kleiser et al., 2004; Sylvester et al., 2005; Sylvester & Rees, 2006) ont montré que le signal BOLD dans le CGL et dans les aires visuelles primaires V1 et V2 était fortement réduit pendant la saccade et ce, de façon similaire pour la voie magnocellulaire et pour la voie parvocellulaire. Sylvester et al., (2005) ont ainsi utilisé l'IRMf pour mesurer l'activité dans le CGL et dans les aires visuelles primaires (V1 et V2) pendant que les participants faisaient des saccades dans six conditions (2 critères « saccade » × 3 critères « stimulation visuelle »). Le critère « saccade » modulait la présence ou l'absence de saccades, les participants étaient dans le noir complet et devaient soit effectuer de grandes saccades

horizontales en réponse à une tonalité, soit fixer droit devant eux sans faire de saccade. Le critère « stimulation visuelle » manipulait la nature du stimulus qui était un réseau sinusoïdal modulé en luminance (contraste blanc/noir) ou en chrominance (contraste rouge/vert isoluminant) et sa présence, présent ou absent. Ils ont montré que dans la condition « No Stimulus + Saccades », le signal BOLD dans le CGL et dans les aires visuelles primaires augmentait significativement en comparaison avec la condition « No Stimulus + No Saccades ». En revanche, dans la condition « Stimulus + Saccades », le signal BOLD était fortement réduit dans le CGL et dans l'aire V1 en comparaison avec la condition « Stimulus + No Saccades » et ce de manière similaire pour les stimuli modulés en luminance et en chrominance. La réduction était significativement plus forte dans le CGL que dans l'aire V1. La réduction du signal BOLD entre ces deux conditions (« Stimulus + Saccades » vs. « Stimulus + No Saccades ») était également présente dans l'aire V2 mais non significative (Figure 10).

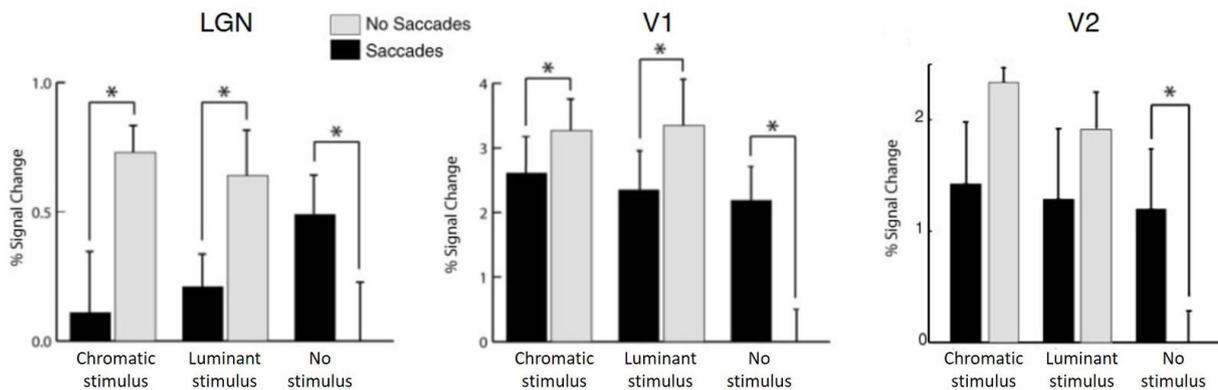


Figure 10. Représentation de la modulation du signal BOLD selon la présence (Saccades) ou non (No Saccades) de la saccade et selon l'absence du stimulus (No stimulus) et s'il est présent, modulé en luminance (Luminant stimulus) ou en chrominance (Chromatic stimulus) pour le LGN, l'aire V1 et l'aire V2. Lors de l'absence du stimulus (No stimulus), le signal BOLD augmente significativement dans la condition Saccades comparé à la condition No Saccades pour les trois aires, LGN, V1 et V2. Lors de la présence du stimulus, indépendamment de sa nature (Luminant ou Chromatic), le signal BOLD est réduit significativement dans la condition Saccades comparé à la condition No Saccades pour le LGN et l'aire V1. Cette réduction est présente pour l'aire V2 mais non-significative. Adaptée de Sylvester et al., (2005).

Les auteurs concluent que l'augmentation du signal BOLD dans la condition « Saccades + No stimulus » (c.-à-d. des saccades qui sont faites dans le noir complet) impliquerait nécessairement un signal extra-rétinien « positif » car il n'y avait pas de stimulation visuelle rétinienne. Ce signal extra-rétinien « positif » dépendrait uniquement de la présence de la saccade. A l'inverse, la réduction du signal BOLD dans la condition « Saccades + Stimulus » impliquerait un signal rétinien « négatif » qui serait dépendant de la présence du stimulus visuel mais indépendant de sa nature (modulé en luminance ou en chrominance). La modulation du

signal BOLD dans le CGL et dans l'aire V1 résulterait, selon les auteurs, de la somme d'un signal extra-rétinien « positif » lié à la présence de la saccade et d'un signal rétinien « négatif » lié à la présence de la stimulation visuelle. Cette idée a été approfondie dans une étude publiée l'année d'après (Sylvester & Rees, 2006). Leur hypothèse était que s'il existe un signal extra-rétinien « positif » à chaque fois qu'une saccade est exécutée, le signal BOLD dans le CGL et dans les aires visuelles primaires devrait être réduit uniquement lors de fortes stimulations visuelles durant la saccade car elles engendreraient un fort signal rétinien « négatif ». Dans le cas de faibles stimulations visuelles, le signal extra-rétinien « positif » issu de la saccade serait plus fort et masquerait donc le signal rétinien « négatif » issu de la stimulation visuelle. Pour tester cette hypothèse, ils ont utilisé le même protocole que celui de leur étude précédente (décrit ci-dessus) en changeant le critère « stimulation visuelle ». Ce critère « stimulation visuelle » manipulait la luminance moyenne d'un réseau sinusoïdal (contraste blanc/noir) de 0 % à 90 % du maximum de la luminance (10 cd/m²). Le critère « saccade » était le même que dans leur étude précédente et modulait la présence ou l'absence de saccades. D'abord, ils ont répliqué leurs résultats précédents en montrant, en l'absence de stimulation visuelle, que l'activité du signal BOLD augmentait dans le CGL et les aires V1 et V2 dans la condition Saccades en comparaison avec la condition No Saccades. Puis ils ont conforté leur hypothèse d'un masquage du signal rétinien « négatif » issu de la stimulation visuelle par le signal extra-rétinien « positif » issu de la saccade. En effet, ils ont montré une réduction significative du signal BOLD entre la condition Saccades et la condition No Saccades pour le stimulus à 90% du maximum de la luminance, soit le stimulus qui apporte la stimulation visuelle la plus forte. Le signal rétinien « négatif » de ce stimulus serait assez fort pour contrer le signal extra-rétinien « positif » provenant de la saccade et ne serait donc pas masqué par celui-ci. En revanche, pour les autres degrés de luminance, il n'y a pas de différence significative entre la condition Saccades et la condition No Saccades. Dans ces cas-là, le signal rétinien « négatif » ne serait pas assez fort et serait donc masqué par le signal extra-rétinien « positif » issu de la saccade.

Il est difficile de tirer des conclusions sur la présence de la suppression saccadique exclusivement dans la voie magnocellulaire car certaines études (Hass & Horwitz, 2011; Kleiser et al., 2004; Reppas et al., 2002; Royal et al., 2006; Sylvester et al., 2005; Sylvester & Rees, 2006) ont également démontré la présence de la suppression saccadique dans la voie parvocellulaire du CGL et des aires visuelles primaires, V1 et V2. La distinction binaire, proposée par Burr et al., (1994), à savoir que la voie magnocellulaire serait la seule affectée par la suppression saccadique tandis que la voie parvocellulaire serait épargnée n'est donc pas

tranchée. Néanmoins, il apparaît nettement que l'activité et la réponse des neurones du CGL et des aires visuelles primaires est modulée avant, pendant et après la saccade.

Aire sensible au mouvement (MT/V5)

La suppression saccadique a également été observée dans l'aire temporale sensible au mouvement, à la fois chez le singe (aire MT) et chez l'homme (aire V5). Chez le singe, Bremmer et al., (2009) ont mesuré l'activité des neurones de l'aire MT lorsqu'ils présentaient une barre verticale flashée avant, pendant et après une saccade horizontale, générant un flux de mouvement sur la rétine. Ils ont trouvé une réduction générale des réponses des neurones de l'aire MT avec un décalage temporel similaire à celui décrit précédemment en psychophysique, à savoir : cette réduction commençait avant la saccade, était maximale pendant et revenait à la normale après la fin de la saccade. Thiele et al., (2002) ont également mesuré l'activité des neurones dans l'aire MT du singe mais dans deux conditions différentes. Une condition active dans laquelle les singes devaient faire des saccades horizontales sur un fond texturé fixe provoquant un flux de mouvement sur la rétine par la saccade, et une condition passive dans laquelle le singe fixait une croix de fixation sur un fond texturé en mouvement provoquant un flux de mouvement sur la rétine par le déplacement du fond texturé. Les résultats ont montré que la suppression saccadique était présente dans la condition active, lorsque le flux de mouvement sur la rétine était induit par la saccade, avec une réduction de la réponse de 68 % des neurones de l'aire MT. Au contraire, la réponse de ces neurones n'était pas réduite dans la condition passive, lorsque le flux de mouvement sur la rétine était induit par le déplacement du fond texturé. Ces résultats sur le décalage temporel et la nature de la suppression saccadique dans l'aire MT du singe ont ensuite été confirmés et étendus dans d'autres études, toujours sur le singe et par enregistrement unique de neurones (Cloherty et al., 2010; Ibbotson et al., 2007).

Cette réduction de l'activité pendant la saccade a aussi été observée chez l'homme dans l'aire V5 en IRMf (Kleiser et al., 2004). Dans cette étude, les participants devaient faire des saccades horizontales tandis qu'un réseau sinusoïdal horizontal était flashé avant ou pendant la saccade. Le stimulus était modulé en luminance (contraste blanc/noir) ou en chrominance (contraste rouge/vert isoluminant). Pour des stimuli modulés en luminance, ils ont observé une réduction du signal BOLD pendant la saccade de l'ordre de 34 % comparé au signal BOLD avant la saccade. À l'inverse, pour des stimuli isoluminants modulés en chrominance, ils n'ont pas observé de réduction du signal BOLD pendant la saccade (Figure 11).

Ces résultats observés chez le singe dans l'aire MT et chez l'homme dans l'aire V5 confortent : (1) l'idée que la suppression saccadique serait présente dans la voie magnocellulaire et plus particulièrement dans l'aire V5, spécialisée dans le traitement du mouvement ; et (2) avec un décours temporel analogue à celui décrit précédemment en psychophysique, dans le LGN et dans les aires visuelles primaires, V1 et V2.

Aire sensible à la couleur (V4)

Comme vu précédemment pour le CGL et les aires visuelles primaires, V1 et V2, la suppression saccadique ne se limite pas à la voie magnocellulaire et touche aussi la voie parvocellulaire et notamment, l'aire V4. Pour des stimuli modulés en luminance, Kleiser et al., (2004), dans la même étude en IRMf chez l'homme que pour l'aire MT/V5 (décrite ci-dessus), ont observé une réduction de 50 % du signal BOLD dans l'aire V4 pendant la saccade, en comparaison avec le signal BOLD avant la saccade. Comme pour l'aire MT/V5, aucune réduction n'a été observée pour des stimuli isoluminants modulés en chrominance (Figure 11). Des résultats similaires ont été trouvés chez le singe, par Han et al., (2009) qui montrent que la réduction de la réponse des neurones de V4 commençait 50 ms avant le début de la saccade, en cohérence avec le décours temporel de la suppression saccadique décrit précédemment en psychophysique et dans l'aire V5.

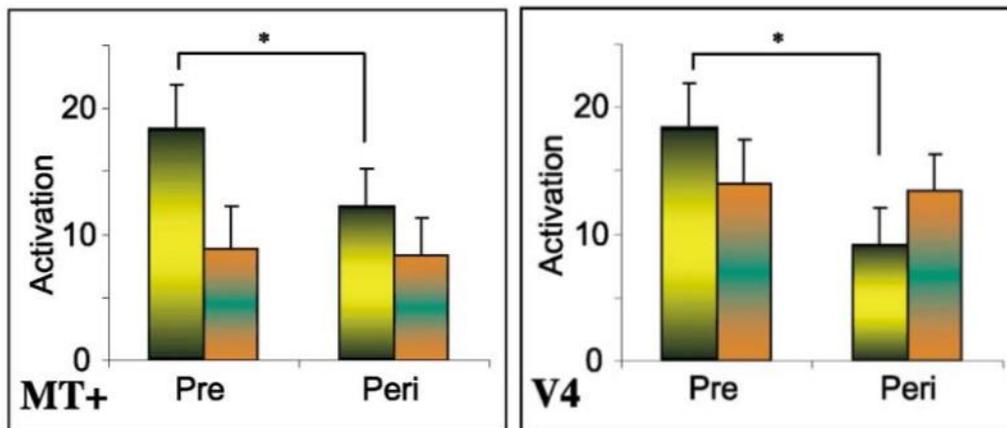


Figure 11. Graphique des activations des aires MT/V5 (MT+) et V4 avant la saccade (Pre) et pendant la saccade (Peri) pour des stimuli modulés en luminance (représenté ici en jaune/noir) ou en chrominance (représenté ici en orange/vert). Pour ces deux aires cérébrales, le signal BOLD est réduit pendant la saccade (de l'ordre de 34 % pour l'aire MT/V5 et 50% pour l'aire V4) par rapport au signal BOLD avant la saccade pour des stimuli modulés en luminance. Il n'y a pas de différence dans le signal BOLD entre avant et pendant la saccade pour des stimuli isoluminants modulés en chrominance. Issue de Kleiser et al., (2004).

La présence de la suppression saccadique dans l'aire V4 sur la voie parvocellulaire n'est pas en désaccord avec l'idée d'une réduction générale de l'activité de la voie magnocellulaire notamment car des études chez le singe (Ferrera et al., 1992; Ferrera et al., 1994) ont démontré que l'aire V4 recevait beaucoup de connexions afférentes depuis la voie magnocellulaire.

Structures oculomotrices (FEF et CS)

Krock & Moore, (2016) se sont intéressés à la suppression saccadique dans l'aire FEF car c'est une structure importante impliquée dans la programmation et la génération des saccades. Ils ont mesuré chez le singe, la réponse des neurones de l'aire FEF à un stimulus (un ensemble de points modulés en luminance ou en chrominance dispersés sur un écran) flashé lors d'une fixation et lors de la phase précédant une saccade, c.-à-d. entre l'apparition de l'indice visuel pour exécuter la saccade et le début de la saccade. Ils ont établi que la réduction de la réponse des neurones de l'aire FEF débutait 80 ms avant le début de la saccade et ce indépendamment de la nature du stimulus (modulé en luminance ou en chrominance). Cette réduction dans l'aire FEF précéderait donc celle observée dans l'aire V4, de 30 ms environ, ce qui en ferait un site précoce de la suppression saccadique. Selon les auteurs, cette réduction de la réponse des neurones dans l'aire FEF serait ensuite transmise dans l'aire V4 par de nombreuses connections excitatrices entre ces deux aires (Anderson et al., 2011).

Ainsi, le même principe de transmission de la suppression saccadique, d'une structure saccadique à une aire visuelle, s'appliquerait entre le CS et l'aire MT/V5 (Berman & Wurtz, 2010; Robinson et al., 1991; Robinson & Wurtz, 1976). En effet, il a été démontré que la réduction de la réponse des neurones du CS, lors de microsaccades, commençait 70 ms avant le début de la microsaccade et finissait 70 ms après la fin de la microsaccade (Hafed & Krauzlis, 2010). De la même manière que pour les aires FEF et V4, cette réduction dans le CS précède celle observée dans l'aire MT/V5 de 20 ms environ et en ferait un autre site précoce de la suppression saccadique.

3. Théorie visuelle (passive)

La théorie visuelle, au contraire de la théorie extra-rétinienne, considère que ce sont des facteurs visuels qui sont responsables de la diminution de l'activité visuelle durant la saccade. Selon cette théorie : (1) le mouvement d'un objet ou d'une image à des vitesses saccadiques générerait sur la rétine un flux de mouvement (i.e. une image floue, de contraste plus faible du fait du mouvement induit) ; (2) ce flux de mouvement intra-saccadique serait masqué par les

images avant (pré-) et après (post-) la saccade, c'est la notion de masquage temporel ; et (3), en l'absence d'images pré- et post-saccadiques, et pour des situations psychophysiques adaptées aux détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire, la perception intra-saccadique du mouvement serait possible.

3.1. Arguments psychophysiques

Campbell & Wurtz, (1978) (dans une extension de l'étude Marin et al., (1972)) ont été les premiers à mettre en évidence que le masquage temporel visuel des images pré- et post-saccadiques nous empêchait de percevoir le flux de mouvement pendant la saccade. Dans leur expérience, les participants étaient assis dans une pièce plongée dans le noir et devaient faire des saccades horizontales entre deux diodes rouges dans deux conditions (Figure 12a). Dans la condition sans masquage temporel, la pièce était noire avant et après la saccade et s'illuminait uniquement 40 ms durant la saccade. Dans la condition avec masquage temporel, à l'inverse, la pièce s'illuminait 40 ms avant et 40 ms après la saccade et restait noire pendant la saccade. Leur expérience a démontré deux résultats importants. Premièrement, dans la condition avec masquage temporel, les participants percevaient une image claire de la scène visuelle. Cette perception claire était due au masquage temporel des images pré- et post-saccadiques qui empêchait les participants de percevoir le flux de mouvement pendant la saccade. Les auteurs ont nommé cet effet de masquage temporel sur la perception intra-saccadique, « l'omission saccadique », car ce sont uniquement des stimuli visuels (images pré- et post-saccadiques) qui masquaient un autre stimulus visuel (le flux de mouvement) pendant la saccade. Deuxièmement, dans la condition sans masquage temporel, les participants percevaient bien le flux de mouvement (Figure 12b). Ce résultat est important car il démontre qu'il est possible de percevoir le mouvement pendant la saccade en l'absence d'images pré- et post-saccadiques. Cette idée d'omission saccadique, comme phénomène passif purement visuel, vient s'opposer à la suppression saccadique, comme phénomène actif de réduction de la sensibilité au contraste pendant la saccade par un signal extra-rétinien.

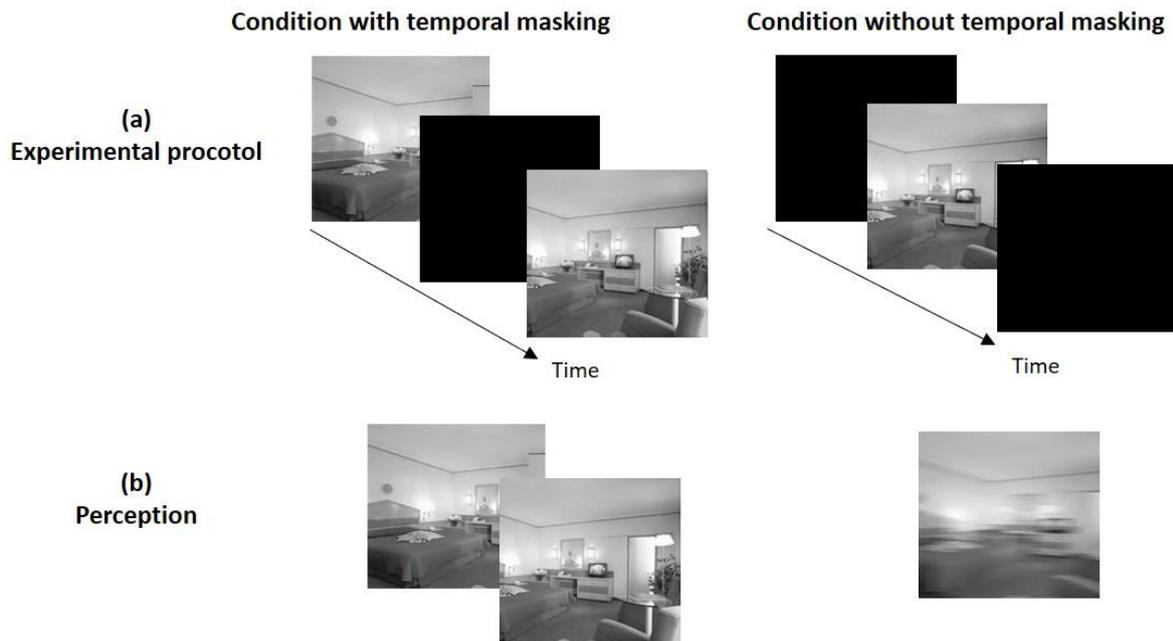


Figure 12. Représentation schématique de l'expérience de Campbell & Wurtz, (1978). (a) Le protocole expérimental contenait deux conditions, dans la condition avec masquage temporel, la pièce était illuminée 40 ms avant et 40 ms après la saccade tandis que dans la condition sans masquage temporel, la pièce était illuminée uniquement 40 ms durant la saccade. (b) Dans la condition avec masquage temporel, la perception était claire et stable tandis que dans la condition sans masquage temporel, la perception était floue à cause du flux de mouvement intra-saccadique. Adaptée de Castet (2010).

Un peu après, en 2000, Castet & Masson (2000) ont démontré qu'il était possible de percevoir le mouvement durant la saccade si les conditions psychophysiques étaient optimisées pour activer les détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire et en l'absence de masquage temporel par des images pré- et post-saccadiques. L'idée des auteurs a été d'utiliser la vitesse de l'œil durant la saccade pour réduire la vitesse d'un stimulus en mouvement sur la rétine et donc réduire la fréquence temporelle du stimulus projeté sur la rétine (fréquence temporelle rétinienne, F_R) afin que celle-ci soit dans la bande-passante des détecteurs sensibles au mouvement de la voie magnocellulaire. Pour rappel, la fréquence F_R est estimée à partir de la vitesse de l'œil durant la saccade par l'équation 2. Ils ont donc utilisé un réseau sinusoïdal vertical se déplaçant de gauche à droite, avec une vitesse de 360 °/s ou de 300 °/s et une fréquence spatiale F_S de 0.17 cy/° (Figure 13a). Ce stimulus était présenté en continu avec une augmentation puis une diminution progressive de son contraste pour éviter l'effet de masquage temporel pré- et post-saccadique et pour qu'il soit visible uniquement durant la saccade. La présentation continue du stimulus permettait alors une transition progressive entre les différentes plages spatio-temporelles de la voie magnocellulaire, notamment celle au-dessus de

la fréquence critique de fusion¹ et celle optimale pour les détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire. La différence majeure avec le stimulus utilisé dans le paradigme « H-H » (réseau sinusoïdal horizontal, voir Figure 6) était que le réseau sinusoïdal vertical permettait d'induire un flux de mouvement sur la rétine durant une saccade horizontale. Ce flux de mouvement sur la rétine était dû à l'orientation du stimulus qui était perpendiculaire à celle de la saccade, au contraire du stimulus utilisé dans le paradigme « H-H » pour lequel son orientation était parallèle à celle de la saccade. Dans cette étude, la tâche des participants était de faire une saccade horizontale d'un point rouge à un point vert, dans le même sens que le mouvement du stimulus (i.e. de gauche à droite), et d'indiquer s'ils avaient perçu ou non le mouvement du stimulus pendant la saccade. La vitesse de l'œil durant la saccade était contrôlée par la taille de la saccade, qui variait à chaque essai, elle-même contrôlée par l'écartement entre le point rouge et le point vert.

Ils ont démontré que les saccades, effectuées dans le même sens que le mouvement du stimulus, pouvaient amener à plusieurs types de percept selon la taille de la saccade effectuée. D'abord lors de la fixation et pour une V_{stim} de 360 °/s, la F_R se situait aux alentours de 61.2 Hz due à la vitesse de l'œil qui était nulle durant la fixation. Celle-ci était au-dessus de la bande passante des détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire et il n'était donc pas possible de percevoir le mouvement du stimulus durant la fixation. Pour les saccades de petites tailles (environ 2°) générant une vitesse pic faible, le mouvement du stimulus n'était pas perçu par les participants car la F_R était encore trop élevée, entre 35 et 50 Hz, et trop proche de la fréquence critique de fusion pour les détecteurs du mouvement. Au contraire, pour des saccades de taille moyenne (environ 6°) générant une vitesse pic plus élevée, le mouvement du stimulus pouvait être perçu par les participants car la F_R , entre 15 et 25 Hz, était dans la bande passante des détecteurs du mouvement. Enfin pour des saccades de plus grande taille (environ 12°) générant une vitesse pic trop élevée, les participants percevaient le stimulus comme étant flashé, c.-à-d. fixe et sans mouvement, car la F_R était trop faible et proche de 0 Hz comme pour un objet statique. Ces trois types de percept sont visibles à la Figure 13b où la courbe de probabilité de détection du mouvement du stimulus par les participants augmente puis diminue quand la F_R diminue, c'est-à-dire quand la taille de la saccade augmente.

¹ La fréquence critique de fusion correspond à la fréquence à partir de laquelle, un stimulus visuel discontinu est perçu comme continu par le système visuel (Landis, 1954; Rey & Rey, 1965).

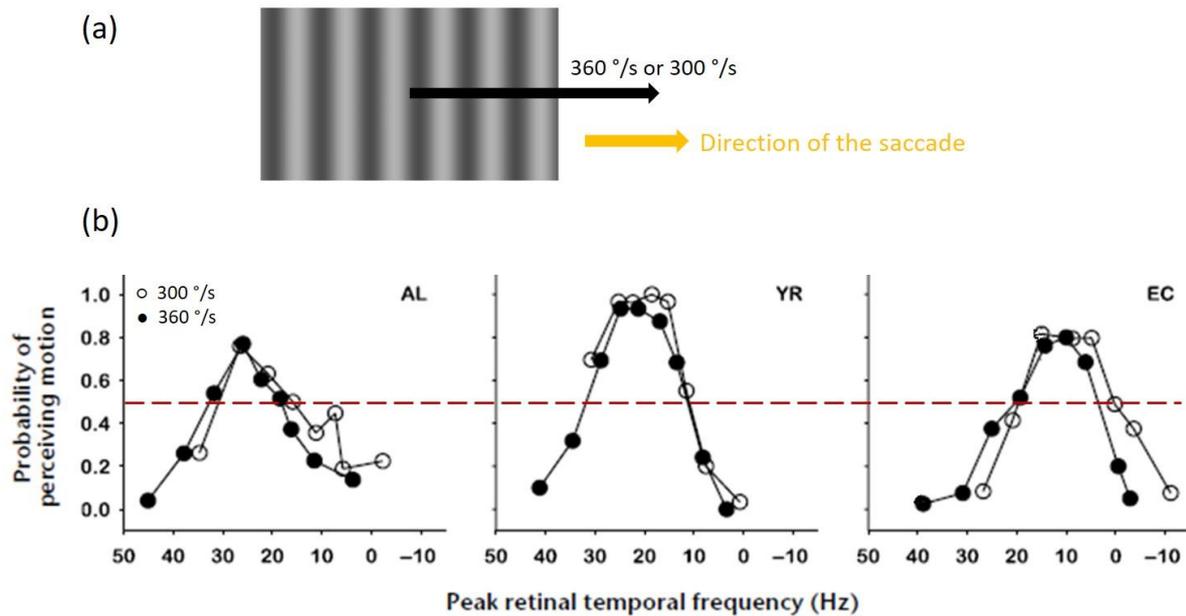


Figure 13. (a) Réseau sinusoïdal vertical se déplaçant de gauche à droite, avec une vitesse de 360 °/s ou de 300 °/s et une fréquence F_S de 0.17 cy/°. (b) Probabilité de percevoir le mouvement du stimulus pendant la saccade en fonction de la F_R pour trois participants. La ligne rouge en pointillés marque le seuil pour lequel il y avait une probabilité au-dessus de la chance de percevoir le mouvement du stimulus pendant la saccade. La F_R optimale pour percevoir le mouvement du stimulus pendant la saccade se situait entre 15 et 25 Hz selon les participants et ce quelle que soit la vitesse du stimulus. Adaptée de Castet & Masson (2000).

Les auteurs ont conclu que la perception du mouvement du stimulus pendant la saccade était modulée par la F_R , qui dépend de la vitesse pic de la saccade et par relation de sa taille. En effet, quelle que soit la vitesse du stimulus utilisée (360 ou 300 °/s), les courbes de probabilité de détection du mouvement du stimulus en fonction de la F_R se superposaient et formaient un U inversé avec une F_R optimale pour les détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire qui se situait entre 15 et 25 Hz selon les participants (Figure 13b). Ils ont donc montré que le mouvement pouvait être perçu pendant la saccade si les conditions psychophysiques étaient optimisées pour activer les détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire. Ces résultats psychophysiques sur la perception du mouvement pendant la saccade ont ensuite été confirmés et étendus dans d'autres études (García-Pérez, 2001; Mathôt et al., 2015).

Ces travaux ont également été poursuivis dans une étude qui alliait masquage temporel et perception du mouvement pendant la saccade (Castet et al., 2002). Dans cette étude, les participants faisaient une saccade horizontale (40 ms) pendant qu'un réseau sinusoïdal vertical fixe était brièvement présenté (différentes durées entre 18 et 50 ms). Leurs résultats confortaient ceux de Campbell & Wurtz, (1978). D'abord en démontrant que la perception du mouvement du stimulus était reportée uniquement lorsque le stimulus était présent durant la saccade, c.-à-

d. lorsque la durée de présentation du stimulus était inférieure à la durée de la saccade (40 ms) avec les images pré- et post-saccadiques grises. Ensuite en montrant que la perception du mouvement pendant la saccade était réduite lorsque la durée du stimulus était allongée au-delà de la saccade, c.-à-d. en apparaissant avant et en restant après la saccade créant des images pré- et post-saccadiques claires.

Plus récemment, Idrees et al., (2020) ont montré que la réduction de la sensibilité au contraste sélective aux BF_s pendant la saccade avait une origine purement visuelle et dépendait principalement du contexte visuel. Dans la première expérience de cette étude, les participants devaient faire des saccades sur des images avec un fond texturé fin (HF_s) ou grossier (BF_s) tandis qu'un carré lumineux était flashé à un temps aléatoire avant, pendant, ou après la saccade et à un emplacement aléatoire (gauche, droite, haut ou bas). Dans les deux cas, les participants échouaient à localiser le carré lumineux lorsque celui-ci était flashé pendant la saccade à cause d'une forte réduction de la sensibilité au contraste pendant la saccade. En traçant le taux de bonne réponse en fonction de l'écart de temps entre le début de la saccade et le flash, celui-ci atteignait un maximum juste après le début de la saccade pour les deux fonds texturés. Plus précisément, le décours temporel de cette diminution du taux de bonne réponse était différent selon le fond texturé. Pour un fond texturé grossier, la diminution commençait plus tôt, durait plus longtemps et avait un minima plus faible en comparaison avec un fond texturé fin. Ainsi pour les auteurs, la réduction de la sensibilité au contraste pendant la saccade dépendrait d'une interaction « visuelle-visuelle » qui résulterait de la combinaison de signaux purement visuels. Enfin Baumann et al., (2021) ont approfondi cette idée d'une modulation due à une interaction « visuelle-visuelle » en demandant à des participants de faire des saccades sur une image de fond qui présentait différents motifs de luminance. Ils ont démontré que la combinaison de différents processus visuels modulait fortement la réduction de la sensibilité au contraste pendant la saccade. Cela reflétant une interaction entre : (1) les activations visuelles induites par la saccade et qui résultaient de la translation des images sur la rétine ; et (2) les activations visuelles induites par un stimulus externe et qui résultaient d'une barre lumineuse flashée autour de la saccade.

3.2. Arguments neurophysiologiques

Il existe également des corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement retrouvés dans plusieurs aires cérébrales. D'abord, Bair & O'Keefe, (1998) ont étudié la réponse des neurones de l'aire MT chez le singe lors de saccades. La tâche des singes

était de maintenir leur regard dans une fenêtre de fixation (cercle de 1.5° autour d'une cible) en faisant des petites saccades qui pouvaient aller dans toutes les directions durant lesquelles un stimulus en mouvement était présenté. Ils ont trouvé que les saccades avaient un effet sur la réponse des neurones de l'aire MT qui dépendait : (1) de la direction de la saccade relativement à la direction préférée du neurone ; et (2) de l'activité du neurone avant et pendant la saccade. Dans le premier cas où le neurone avait déjà une réponse forte (car le stimulus allait dans la même direction que la direction préférée du neurone) la saccade, faite également dans la direction préférée du neurone, ne changeait pas la réponse de ce neurone car celle-ci était déjà maximale (Figure 14a). Par contre, si la saccade était effectuée dans une autre direction que celle préférée du neurone, alors la réponse du neurone était réduite de 50 % pendant 40 ms après le début de la saccade (Figure 14b). Dans le second cas où le neurone, à l'inverse, avait une réponse faible (car le stimulus allait dans une direction autre que la direction préférée du neurone), la saccade faite dans le même sens que la direction préférée du neurone augmentait la réponse de celui-ci pendant environ 40 ms après le début de la saccade (Figure 14c). Par contre si la saccade était effectuée dans une direction différente de celle préférée du neurone alors sa réponse était légèrement modifiée avec une légère réduction suivie d'une légère amélioration (Figure 14d).

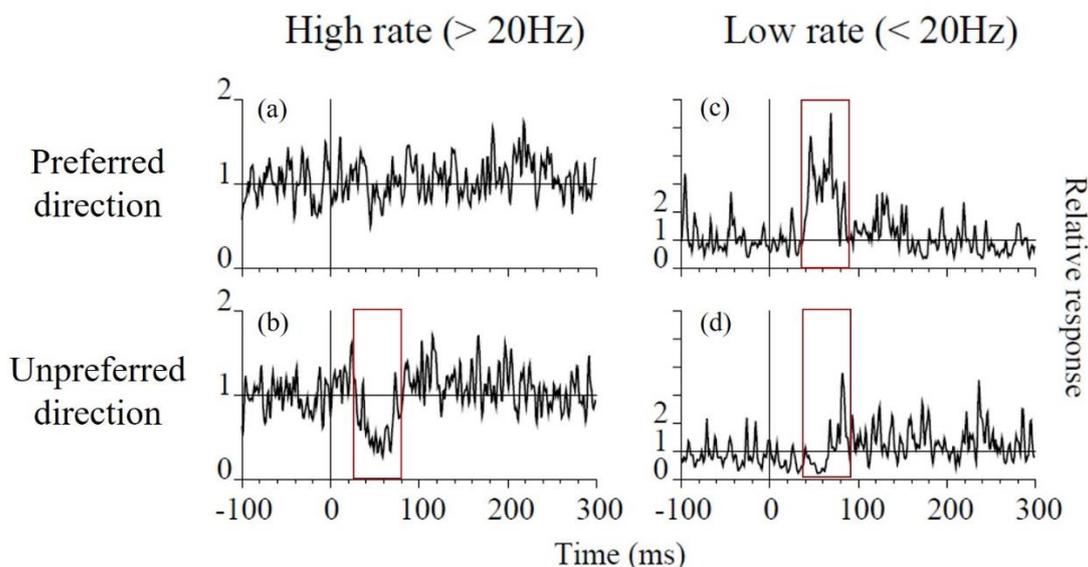


Figure 14. Représentation de la modulation de la réponse des neurones de l'aire MT chez le singe. Dans le cas où le neurone à une réponse forte : (a) une saccade faite dans la direction préférée du neurone ne modifie pas sa réponse ; et (b) une saccade faite dans une autre direction que celle préférée du neurone entraîne une réduction de la réponse de l'ordre de 50 % entre 40 et 80 ms après le début de la saccade. Dans le cas où le neurone à une réponse faible : (c) une saccade faite dans la direction préférée du neurone provoque une forte amélioration de la réponse 40 à 80 ms après le début de la saccade ; et (d) une saccade faite dans une direction différente de celle préférée du neurone provoque une légère suppression suivie d'une légère amélioration de la réponse. Adaptée de Bair & O'Keefe, (1998).

Ces résultats montrent donc que le flux de mouvement généré sur la rétine par la saccade impactait l'activité de l'aire MT en modifiant transitoirement le taux d'excitation de ses neurones. Ces résultats dans l'aire MT du singe ont ensuite été confirmés et étendus dans d'autres études (Ibbotson et al., 2007; Price et al., 2005; Thiele et al., 2002).

Chez l'homme, Anagnostou et al., (2000) ont enregistré l'activité EEG de participants qui faisait une tâche de discrimination durant la saccade. Dans cette tâche, les participants devaient exécuter des saccades horizontales guidées pendant lesquelles, un stimulus (en forme de U) était présenté pendant 30 ms. Pour la condition contrôle, ce même stimulus était présenté pendant 30 ms mais les participants devaient garder les yeux fixes. Les participants devaient discriminer l'orientation de l'ouverture du stimulus en forme de U (haut, bas, gauche ou droite). Leur résultats ont montré, au niveau psychophysique, que les participants n'avaient pas de difficulté à discriminer correctement l'orientation de l'ouverture du stimulus pendant la saccade avec un taux de bonnes réponses de 90,38 % contre 95,55 % dans la condition contrôle avec fixation. Ce premier résultat, comme les précédents, démontre qu'il n'y a pas de réduction majeure de la perception visuelle pendant la saccade. Au niveau électrophysiologique, ils ont montré dans la condition avec saccades, la présence d'une forte composante négative 195 ms après la présentation du stimulus (appelée S195). Cette composante S195 présentait des similarités avec une forte composante négative 140 ms après la présentation du stimulus mais dans la condition contrôle avec fixation (appelée F140). Les topographies entre les deux composantes n'étaient pas tout à fait identiques avec une distribution occipitale négative plus large et étalée pour la composante S195 tandis que la distribution de la composante F140 se concentrait plutôt sur deux extrêmes négatifs occipitaux (Figure 15). Les auteurs expliquent la différence de latence entre ces deux composantes (la composante F140 était plus précoce que la composante S195) par le fait que le traitement visuel était retardé pendant la saccade comme il l'avait montré dans une de leur précédente étude (Skrandies & Laschke, 1997b).

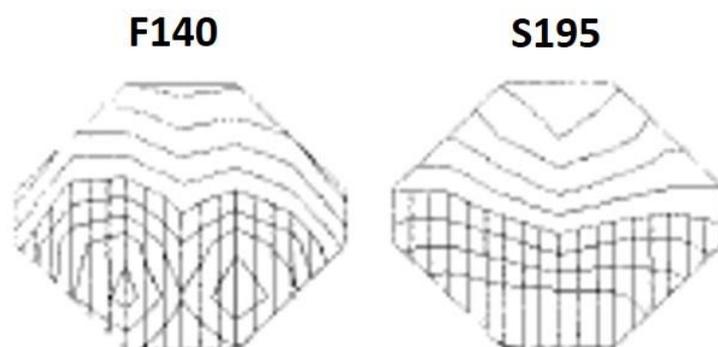


Figure 15. Topographies des composantes F140 et S195. Extrait de Anagnostou et al., (2000)

Les résultats de cette étude confirment que l'activité visuelle n'est pas globalement inhibée pendant la saccade avec des activations visuelles pendant la saccade proches de celles pendant la fixation. Pour finir, toujours dans leur étude de 2020, Idrees et collaborateurs (2020) ont mis en évidence que la réduction de la sensibilité au contraste pendant la saccade apparaissait à un niveau précoce au niveau de la rétine, bien avant le CGL. Dans la deuxième expérience de cette étude, ils ont enregistré l'activité des cellules ganglionnaires des rétines de porc et de souris. Ils ont observé que la réduction de la réponse de ces cellules durait plus longtemps dans le condition où les saccades étaient simulées (i.e. l'œil était fixe et le fond texturé se déplaçait) contrairement à la condition où les saccades étaient réelles (i.e. le fond texturé était fixe et l'œil se déplaçait). Ces résultats pour des saccades simulées ont démontré que la réduction de la sensibilité au contraste serait liée aux caractéristiques spatio-temporelles du traitement de l'information visuelle dès la rétine. Récemment les auteurs ont étendu cette idée en décrivant, au niveau de la rétine, le processus computationnel de la réduction de la sensibilité au contraste par enregistrement des cellules ganglionnaires de rétines de porc, de souris et de singes (Idrees et al., 2022).

4. Rôle fonctionnel

Suite à l'ensemble de ces résultats qui démontrent que le flux de mouvement est disponible et perçu (selon les conditions psychophysiques) durant la saccade, une question importante a émergé : quel est le rôle fonctionnel de ce flux de mouvement intra-saccadique ?

Schweitzer & Rolfs, (2020a) se sont demandés comment le système visuel gardait en mémoire la trajectoire d'un objet qui changeait d'emplacement sur la rétine à chaque saccade. La tâche du participant était de faire une saccade en direction d'un stimulus cible qui bougeait soit vers le haut, soit vers le bas durant la saccade. Dès la fin de la saccade, un stimulus distracteur (identique au stimulus cible) était présenté du côté opposé (ex. cible en haut et distracteur en bas). Le participant devait ensuite identifier le stimulus cible parmi les deux stimuli. L'hypothèse des auteurs était le flux de mouvement intra-saccadique servirait d'indice pour localiser le stimulus alors qu'il changeait d'emplacement sur la rétine lors de la saccade. Ils ont observé que les participants étaient capables d'identifier correctement les stimuli cibles en se basant seulement sur ce flux de mouvement intra-saccadique. Pour les auteurs, la perception du flux de mouvement intra-saccadique permettrait une continuité visuelle en traçant l'emplacement d'un objet au fur et à mesure des saccades. Dans une seconde étude publiée la même année (Schweitzer & Rolfs, 2020b), les auteurs ont investigué plus en détails l'hypothèse

précédente et ont démontré que l'information du changement de position du stimulus cible grâce au flux de mouvement intra-saccadique pouvait faciliter la correction post-saccadique du regard sur ces cibles. Dans cette tâche, les participants faisaient une première saccade vers un stimulus cible parmi plusieurs stimuli (disposés en forme de cercle autour de la croix de fixation). Durant la saccade, tous les stimuli, dont le stimulus cible, faisaient une rotation de 30° dans le sens des aiguilles d'une montre ou dans l'autre sens. Lors de cette rotation, seul le stimulus cible restait visible selon deux conditions : le mouvement de rotation du stimulus était apparent ou le mouvement de rotation du stimulus n'était pas apparent (présence d'un écran blanc entre la position initiale et la position finale du stimulus). Cette rotation amenait la saccade à toujours atterrir entre le stimulus cible et un autre stimulus distracteur. Ainsi une deuxième saccade vers le stimulus cible était nécessaire pour corriger le déplacement intra-saccadique du stimulus. Ils ont démontré que la présence du flux de mouvement intra-saccadique sur la rétine, dû au déplacement du stimulus cible, augmentait la probabilité de faire une seconde saccade vers le stimulus cible et réduisait leur latence. La présence du flux de mouvement intra-saccadique sur la rétine permettrait d'avoir une continuité dans le suivi des objets en mouvement lors d'une saccade et de faciliter la correction du regard post-saccadique sur une cible.

5. Aspects cliniques et développementaux

Il est bien connu que les mouvements oculaires et plus particulièrement les mouvements saccadiques sont altérés dans certaines maladies comme par exemple la maladie d'Alzheimer (Molitor et al., 2015), la schizophrénie (Trillenberget al., 2004) ou encore la maladie de Parkinson (Jung & Kim, 2019). Par exemple, dans le cas de la maladie de Parkinson, les saccades sont hypométriques (c.-à-d. que les saccades manquent la cible car leur taille est réduite) et plusieurs saccades sont donc nécessaires pour atteindre une cible visuelle. Dans une tâche d'anti-saccades, les patients Parkinsoniens font plus d'erreurs avec plus de difficulté à inhiber la saccade réflexe (Cameron et al., 2012). L'altération des mouvements saccadiques chez ces patients Parkinsoniens serait lié au dysfonctionnement du CS (Bellot et al., 2022; Moro et al., 2020). Ainsi, peu d'études se sont interrogées sur la présence de la modulation de l'activité du système visuel durant la saccade dans ces maladies. En effet, seuls les aspects liés à l'hypothèse d'une suppression saccadique extra-rétienne ont été explorés. Par exemple, Lencer et al., (2021) ont étudié la présence de la suppression saccadique dans la schizophrénie. Chez les patients schizophrènes, l'altération des mouvements saccadiques proviendraient d'un

déficit dans le traitement des copies d'efférences visuelles (informant de la vitesse et de la direction de l'œil) provenant des structures centrales. Le cerveau ne serait donc pas capable de corriger ou de compléter une perception visuelle incomplète à cause de la dégradation de la capacité du cerveau à gérer et interpréter ces copies d'efférences. Les auteurs ont cherché à savoir si ce déficit dans le traitement des copies d'efférences impactait la suppression saccadique chez les patients schizophrènes, c.-à-d. s'il avait une suppression saccadique plus forte ou atténuée. Ils ont montré que les caractéristiques (force et décours temporel) de la suppression saccadique chez les patients schizophrènes était similaire à celles de la suppression saccadique du groupe contrôle. Les patients schizophrènes faisaient néanmoins des saccades de plus petites tailles comparés au groupe contrôle. Les auteurs ont conclu que le traitement des copies d'efférences par le cerveau n'était pas assez détérioré pour avoir un impact sur la suppression saccadique chez ces patients.

D'un point de vue développemental, (Bruno et al., 2006) et (Braun et al., 2021) ont étudié la suppression saccadique chez des enfants/adolescents et chez des personnes âgées. Chez les enfants/adolescents, Bruno et al., (2006) ont trouvé que la suppression saccadique était plus forte chez les enfants/adolescents comparés aux adultes. Ils ont suggéré que cela pouvait être dû à l'immaturation du système oculomoteur des enfants/adolescents. Chez les personnes âgées, Braun et al., (2021) ont démontré que la suppression saccadique était présente de la même manière que chez les jeunes adultes. La suppression saccadique serait alors un mécanisme qui resterait assez stable au cours du vieillissement.

6. Conclusion

Il est bien établi que l'activité du système visuel est modulée avant, pendant et après la saccade sous la forme d'une réduction de la sensibilité au contraste suivie de sa restauration. Deux théories distinctes tentent d'expliquer cette modulation de l'activité du système visuel pendant la saccade. D'abord la théorie extra-rétinienne qui postule que la réduction de la sensibilité au contraste serait due à un signal extra-rétinien, semblable à une décharge corollaire et provenant de structures centrales, qui inhiberait le système visuel pendant la saccade. Le point central de cette théorie repose sur des expériences en psychophysiques utilisant le paradigme « H-H » pour lequel une saccade horizontale est exécutée pendant qu'un réseau sinusoïdal horizontal est flashé. La limite majeure de ce paradigme est qu'il ne produit pas de flux de mouvement intra-saccadique sur la rétine car la saccade est exécutée parallèlement à l'orientation des barres du stimulus. Ainsi, comme le note Castet, (2010) : « *results obtained*

with the H-H paradigm (or its variants) should not be interpreted any longer as evidence that the main process preventing us from perceiving intra-saccadic motion results from a contrast-sensitivity reduction mechanism.». Concernant la sélectivité de la réduction de la sensibilité au contraste dans la voie magnocellulaire, Braun et al., (2017) ont résumé les différents résultats liés à cette sélectivité. Ils ont reporté que la diversité des conditions expérimentales utilisées (contraste, fréquence, taille du stimulus, mouvement du stimulus etc.) pouvait en partie expliquer les différents résultats obtenus notamment en neurophysiologie. Pour ces auteurs, la modulation de la sensibilité au contraste pendant la saccade serait dépendante du stimulus utilisé. Seirafi et al., (2014) se sont eux aussi interrogés sur la pertinence des stimuli utilisés (qui se résume principalement à des réseaux sinusoïdaux et des flashes) et ont montrés que l'activité du système visuel pendant la saccade était également réduite pour des stimuli plus écologiques et proches de la réalité comme des visages. Cependant, malgré les différences observées, il ressort comme évidence que le mouvement saccadique affecte principalement la voie magnocellulaire impliquée dans la perception du mouvement. Ensuite, la théorie visuelle postule quant à elle, que la réduction de la sensibilité au contraste pendant la saccade serait due à des facteurs purement visuels comme le masquage temporel des flux de mouvement intra-saccadiques par des images pré- et post-saccadiques, ou le contexte visuel de la scène. Cette théorie postule également que la perception du mouvement pendant la saccade serait possible, en l'absence de masquage temporel, si les conditions psychophysiques sont adaptées aux détecteurs sensibles au mouvement de la voie magnocellulaire. Cette idée est confortée par les études qui ont montré que les flux de mouvement intra-saccadique ont un rôle fonctionnel, notamment dans le traçage de l'emplacement d'un objet au fur et à mesure des saccades.

Pour conclure, ces deux théories, bien que distinctes, ne sont pas mutuellement exclusives car la perception intra-saccadique du mouvement ne peut pas être considérée comme un simple phénomène « on-off ». L'activité visuelle durant la saccade serait plutôt modulée différemment selon la nature du stimulus visuel et résulterait d'interactions entre des signaux oculomoteurs et visuels.

Chapitre 3 : Cadre méthodologique

Ce chapitre vise à décrire les différentes méthodologies en IRMf et en EEG que nous avons utilisées dans ce travail de thèse pour étudier la perception intra-saccadique du mouvement. D'abord, du côté de l'IRMf, nous nous concentrerons sur les différentes méthodes de localisation et de délimitation des aires visuelles primaires V1 et V2, de l'aire sensible au mouvement MT/V5 et de l'aire oculomotrice FEF. Ensuite, du côté de l'EEG, nous définirons dans un premier temps les potentiels évoqués ainsi que les méthodes usuelles d'estimation des potentiels évoqués. Dans un second temps, nous présenterons le problème de la reconstruction de sources EEG sur la surface corticale, avec la présentation plus spécifique des méthodes de reconstruction de sources informée par la neuroimagerie fonctionnelle (IRMf). Un focus plus important sera fait sur la méthode de reconstruction de sources « *Spatial Sparsity in the Source Space* » (S4) puisqu'il s'agit d'une méthode récente d'intégration EEG et IRMf que nous avons utilisée dans ce travail de thèse.

1. Localisation et délimitation des aires visuelles

Il existe plusieurs méthodes de localisation et de délimitation des aires cérébrales. Dans le cas des aires impliquées dans la vision, les deux méthodes classiques de cartographie sont la cytoarchitectonie et la délimitation fonctionnelle grâce à l'IRMf. La cytoarchitectonie est une méthode qui s'appuie sur l'agencement des cellules dans le cortex, sur des cerveaux post-mortem, tandis que la délimitation non-invasive par IRMf s'appuie sur la réponse fonctionnelle des aires visuelles à différents stimuli visuels. Ainsi, ces deux méthodes de cartographie sont complémentaires dans la compréhension de la localisation et de l'organisation des différentes aires cérébrales (Amunts et al., 2007).

1.1. Cytoarchitectonie

La cytoarchitectonie est une méthode de cartographie *ex-vivo* qui se base sur les différences de disposition, de type et d'organisation des cellules dans le cortex, observées sur des cerveaux humains post-mortem et classifiées par Brodmann à la fin du 19^{ème} siècle (Brodmann, 1909). C'est grâce à cette méthode, que Karl Zilles, Katrin Amunts et leur équipe ont construit un premier atlas probabiliste des aires cérébrales, l'atlas de Jülich (<https://julich-brain-atlas.de/>, Amunts et al., 2020). Les cartes de probabilité cytoarchitectoniques des aires cérébrales ont été construites en trois étapes. D'abord, les frontières entre les aires cérébrales

ont été définies par cytoarchitectonie sur des cerveaux post-mortem, puis ces cerveaux post-mortem ont été passés dans un IRM pour obtenir une image anatomique 3D. Enfin ces images anatomiques 3D ont été recalées et superposées dans un espace standard pour créer des cartes de probabilité cytoarchitectoniques représentant la probabilité d'une zone d'être trouvée à une position particulière (Amunts & Zilles, 2006).

La cytoarchitectonie est une méthode anatomique très précise mais qui a le désavantage (1) d'être très couteuse en temps, comme le note Amunts et al., (2007) : « *Finally, the mapping itself is a time-consuming process, which requires approximately 1 person year for an area.* » ; et (2) d'être non-reproductible puisque basée sur des cerveaux humains post-mortem.

Délimitation cytoarchitectonique des aires visuelles primaires V1 et V2

Dès 1974, Stensaas et al., (1974) ont utilisé la cytoarchitectonie sur 26 cerveaux humains post-mortem pour étudier la topographie et la variabilité de l'aire visuelle primaire V1 chez l'homme. Ils ont observé que la variation de la surface de l'aire V1 avait un facteur 3 entre les cerveaux. La surface de l'aire V1 était en moyenne de 21,34 cm² pour un hémisphère avec une surface minimum de 12,84 cm² et une surface maximum de 37,02 cm². Un peu plus tard, Andrews et al., (1997) ont fait des mesures cytoarchitectoniques sur 15 cerveaux humains post-mortem pour l'aire visuelle primaire V1. Ils ont également reporté que la taille de l'aire V1, à la fois en volume et en surface, variait avec un facteur 2 à 3 entre les cerveaux (Table 1). De plus ils ont observé une forte corrélation entre le volume et la surface de l'aire V1 pour un hémisphère donné, avec la surface de l'aire V1 qui augmentait quand le volume augmentait et inversement ($r = 0,81$, $p < 0,001$).

Dans les années 2000, Amunts et al., (2000) ont utilisé la cytoarchitectonie pour délimiter les aires de Brodmann 17 (équivalent à l'aire V1) et 18 (équivalent à l'aire V2) sur 10 cerveaux humains post-mortem. Cette étude marque les prémices de l'atlas cytoarchitectonique probabiliste de Jülich. Les auteurs ont d'abord créé des cartes cytoarchitectoniques des aires de Brodmann 17 et 18 de chaque cerveau, puis ils ont acquis des images anatomiques des cerveaux pour pouvoir les recalculer par la suite sur l'espace stéréotaxique de Talairach. Enfin, ils ont créé une carte de probabilité cytoarchitectonique de ces deux régions, par superposition des cartes cytoarchitectoniques individuelles, c.-à-d. si un voxel de l'aire 17 était partagé par 7 cerveaux sur 10, alors ce voxel avait 70 % de probabilité d'appartenir à l'aire 17. Les voxels partagés par un grand nombre de cerveaux étaient plus susceptibles d'appartenir à l'aire ciblée comparés aux voxels qui n'étaient activés que dans certains cerveaux. Le volume mesuré moyen (en cm³)

pour ces deux aires, ainsi que les coordonnées [x, y, z] moyennes (en mm) dans l'espace stéréotaxique de Talairach sont reportés dans la Table 1. Le résultat des cartes cytoarchitectoniques individuelles démontrent également, comme les études précédentes, une très grande variabilité inter-individuelle en termes de taille et de localisation des aires visuelles primaires V1 et V2 mais aussi une grande variabilité intra-individuelle entre l'hémisphère gauche et l'hémisphère droit (Figure 16).

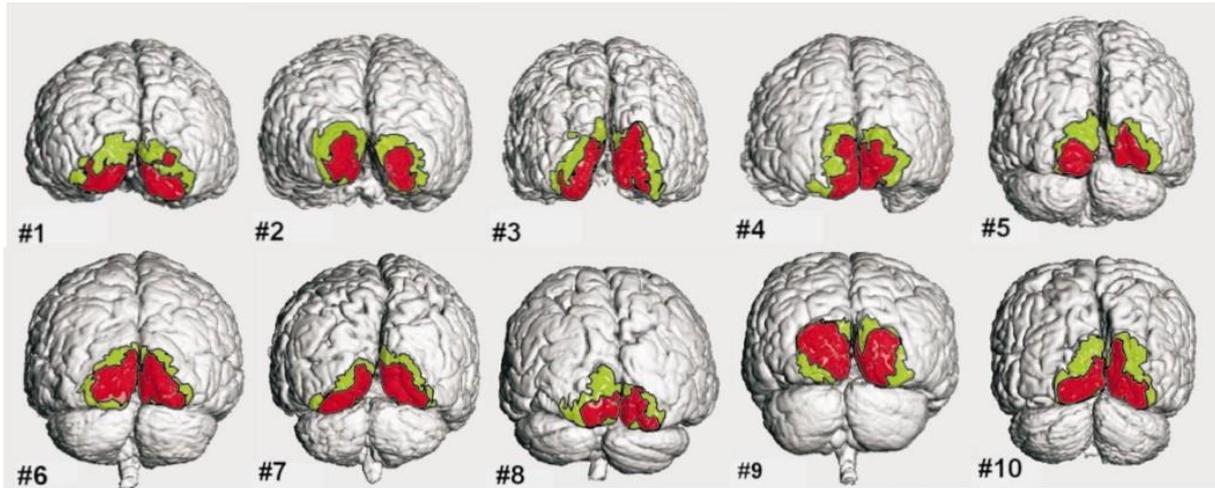


Figure 16. Représentation des aires visuelles 17 (V1) en rouge et 18 (V2) en vert délimitées par cytoarchitectonie. Vue du pôle occipital avec l'hémisphère gauche à gauche de l'image. Il existe une très grande variabilité inter-individuelle en termes de taille et de localisation des aires visuelles primaires mais aussi une grande variabilité intra-individuelle entre les deux hémisphères. Issue de Amunts et al., (2000).

Délimitation cytoarchitectonique de l'aire visuelle sensible au mouvement MT/V5

Il était déjà établi que l'aire visuelle sensible au mouvement MT/V5 était localisée dans la région temporo-occipitale, pas très loin de l'intersection entre le sillon occipital latéral antérieur et le sillon temporal inférieur (Dumoulin, 2000; Huk et al., 2002; Tootell & Taylor, 1995; Watson et al., 1993). Ainsi, en se servant de ces sillons comme repères anatomiques, Malikovic et al., (2001, 2007) ont délimité cette aire par cytoarchitectonie sur les dix cerveaux humains post-mortem de Amunts et al., (2000). De la même manière que pour les aires visuelles primaires V1 et V2, ils ont créé une carte de probabilité cytoarchitectonique de l'aire MT/V5 (Figure 17). Leurs résultats ont montré que le volume moyen de l'aire MT/V5 était de $0,84 \text{ cm}^3$ ($\pm \text{SD} : 0,4 \text{ cm}^3$) avec le volume de l'hémisphère droit ($0,46 \text{ cm}^3 \pm \text{SD} : 0,3 \text{ cm}^3$) légèrement plus élevé que celui de l'hémisphère gauche ($0,38 \text{ cm}^3 \pm \text{SD} : 0,1 \text{ cm}^3$). Comme pour les aires visuelles primaires V1 et V2, leurs résultats ont également démontré une très grande variabilité inter-individuelle de la taille de l'aire MT/V5, avec un facteur de variation de 2,8 pour l'hémisphère gauche et de 5,5 pour l'hémisphère droit. Les coordonnées [x, y, z] moyennes (en

mm) dans l'espace standard MNI, pour l'aire MT/V5 seuillée à 40 %, sont données dans la Table 1. Ce seuil de 40% a été choisi par les auteurs, car le volume de l'aire MT/V5 dérivé de la carte de probabilité seuillée à 40% se rapprochait le plus du volume de l'aire MT/V5 de chaque cerveau individuel.

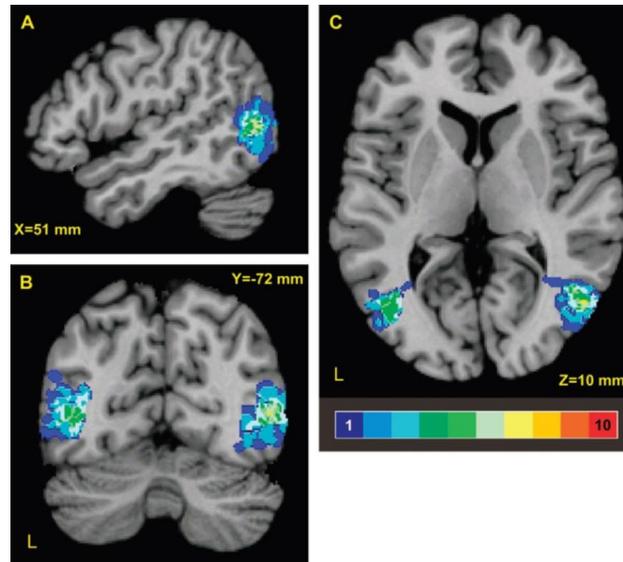


Figure 17. Carte de probabilité cytoarchitectonique de l'aire MT/V5 dans l'espace standard MNI. Chaque voxel a une couleur, du bleu marine (ce voxel fait partie de l'aire MT/V5 pour 1 cerveau sur 10) au rouge foncé (ce voxel fait partie de l'aire MT/V5 pour les 10 cerveaux) qui représente sa probabilité d'appartenir à l'aire MT/V5. Cette carte de probabilité met bien en évidence la forte variabilité inter-individuelle en termes de taille et de localisation pour l'aire MT/V5. Issue de Malikovic et al., (2007).

1.2. IRMf

Une autre méthode classique de cartographie des aires visuelles est la délimitation fonctionnelle grâce à l'IRMf. Pour cela, deux types de paradigmes sont utilisés, les paradigmes de rétinotopie et les paradigmes de localizers. Les paradigmes de rétinotopie permettent d'observer l'organisation spatiale des populations de neurones d'une aire visuelle dotée de la propriété de rétinotopie, principalement les aires visuelles (de V1 à V4). Les stimuli utilisés sont périodiques et se déplacent lentement dans le champ visuel dans le but d'activer périodiquement chaque zone de l'aire visuelle ciblée (Figure 18). Le désavantage de ces paradigmes de rétinotopie est le temps d'acquisition dans l'IRM, environ 50 min. Il est donc difficile de les utiliser dans le cadre d'études avec des personnes âgées ou avec des patients. Les paradigmes de localizers, quant-a-eux, permettent de délimiter les aires visuelles occipito-pariétales du plus haut niveau comme l'aire MT/V5, la Face Fusiform Area (FFA), le Lateral Occipital Complex (LOC) ou des aires oculomotrices comme le FEF, qui ne sont pas visées par des protocole de rétinotopie. La délimitation de ces aires se fait grâce à des stimuli plus

complexes et appropriés, couplés à des tâches cognitives simples (Figure 18). Dans le cas de ces paradigmes de localizers, les activations fonctionnelles correspondant aux aires ciblées sont trouvées en faisant des contrastes entre deux conditions. Souvent les contrastes se font entre une condition « active » avec un stimulus et une condition « de repos » sans stimulation visuelle. L'avantage de ces protocoles de localizers leur rapidité d'acquisition (10 à 20 min). A noter que la bordure entre les aires visuelles primaires V1 et V2 peut aussi être délimitée grossièrement en utilisant un stimulus de type « diabolo » qui alterne la stimulation du méridien horizontal et du méridien vertical (Fize et al., 2003; Seghier et al., 2000).

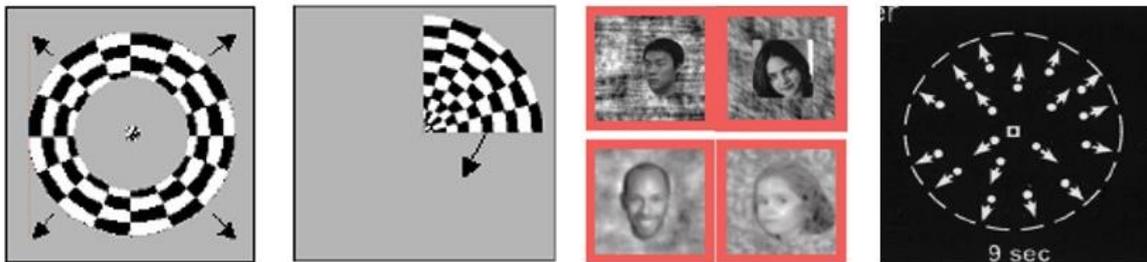


Figure 18. Exemples de stimuli utilisés dans le cadre de la délimitation des aires visuelles par IRMf. Gauche : stimuli rétinotopiques de Dougherty et al., (2003) avec des cercles qui se contractent ou s'étendent autour d'un point de fixation ; ou un quart de cercle qui tourne autour d'un point de fixation. Centre : stimulus utilisé dans un paradigme de localizer pour délimiter l'aire FFA. Droite : stimulus utilisé dans un paradigme de localizer pour délimiter l'aire MT/V5 (Rosenke et al., 2021).

Outre le fait qu'elle soit non-invasive, l'avantage de cette méthode, comparée à la cytoarchitectonie, est qu'elle permet d'obtenir de manière individuelle, la représentation topographique de son champ visuel sur son cortex visuel ainsi que la localisation des aires visuelles de plus niveau comme l'aire MT/V5, l'aire FFA, l'aire LOC ou encore l'aire FEF. De plus, comme pour la cytoarchitectonie, il est possible de créer des cartes de probabilités fonctionnelles des aires visuelles par superposition d'un ensemble de cartes fonctionnelles individuelles.

Délimitation fonctionnelle des aires visuelles primaires V1 et V2

Wilms et al., (2010) ont mené une étude pour comparer la délimitation fonctionnelle des aires visuelles primaires V1 et V2 par un protocole de rétinotopie avec la délimitation cytoarchitectonique de ces aires issue de Amunts et al., (2000). Les auteurs ont créé une carte de probabilité fonctionnelle des aires V1 et V2 par superposition des activations rétinotopiques individuelles (Figure 19). Ils ont mesuré le volume moyen de ces deux aires pour chaque hémisphère et pour le total (Table 1). Les volumes de ces aires délimitées fonctionnellement

étaient toujours plus petits comparés aux volumes de ces aires délimitées par cytoarchitectonie (voir Table 1, Amunts et al., (2000)). Cela s'explique par le fait que les aires visuelles délimitées par rétinotopie correspondent seulement à la partie du cortex visuel qui a été couverte par la stimulation visuelle avec un certain degré d'excentricité (ici entre $0,5^\circ$ et 12°). Au contraire, dans le cas de la cytoarchitectonie il n'y a pas de contraintes concernant la stimulation visuelle puisque cette méthode, basée sur l'agencement et le type des cellules dans le cortex, permet de délimiter l'entièreté des aires visuelles. Ils ont aussi mesuré le taux de recouvrement entre les aires V1 et V2 délimitées fonctionnellement par rétinotopie et les aires V1 et V2 délimitées par cytoarchitectonie (i.e. le pourcentage de voxels de l'aire fonctionnelle délimitée par rétinotopie assignés à la même aire, délimitée par cytoarchitectonie). Ainsi pour l'aire V1, 88,5 % des voxels de l'hémisphère gauche, 81 % des voxels de l'hémisphère droit et 85,4 % des voxels totaux étaient assignés à l'aire V1 délimitée par cytoarchitectonie. Pour l'aire V2, 77,7 % des voxels de l'hémisphère gauche, 83,2 % des voxels de l'hémisphère droit et 74,9 % des voxels totaux étaient assignés à l'aire V2 délimitée par cytoarchitectonie. Les auteurs expliquent que les résultats de recouvrement de l'aire V1 étaient meilleurs comparés à ceux de l'aire V2 car la normalisation spatiale des données d'IRMf, pour passer de l'espace natif du participant à un espace standard, affectait moins les points anatomiques dominants, comme le sillon calcarin, par rapport aux points anatomiques plus petits et plus variables. De ce fait, l'aire V1 qui se positionne autour et à l'intérieur du sillon calcarin était moins affectée par la normalisation spatiale que l'aire V2.

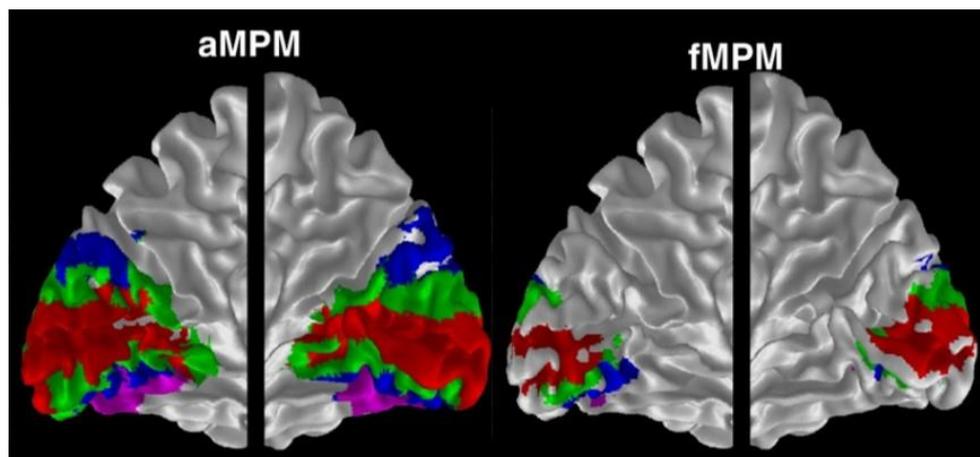


Figure 19. Représentation de la carte de probabilité cytoarchitectonique (aMPM) et de la carte de probabilité fonctionnelle rétinotopique (fMPM) de Wilms et al., (2010) avec en rouge l'aire V1, en vert l'aire V2, en bleu l'aire V3 et en rose l'aire V4. Issue de Wilms et al., (2010).

De la même manière, Rosenke et al., (2018) ont comparé la délimitation fonctionnelle, avec un protocole de rétinotopie, des aires visuelles primaires V1 et V2, avec la délimitation par cytoarchitecture de ces aires issue de Amunts et al., (2000). Les pourcentages de recouvrement qu'ils mesuraient (voir Table 1) étaient cohérents avec ceux trouvés précédemment par Wilms et al., (2010) et marquaient une bonne correspondance dans l'ensemble entre les délimitations fonctionnelles par rétinotopie et celles par cytoarchitecture.

Les études précédentes se sont principalement intéressées aux aires visuelles primaires V1 et V2 dans le volume, de manière à les comparer avec les cartes de probabilité volumiques issues de la cytoarchitecture. D'autres études se sont plutôt intéressées à la surface des aires visuelles primaires V1 et V2. Dougherty et al., (2003) ont mesuré la surface des aires visuelles primaires V1 et V2, délimitées fonctionnellement chez sept sujets, par un protocole de rétinotopie en IRMf. Leurs résultats ont montré une forte corrélation entre la taille de l'aire V1 et celle de l'aire V2 ($r = 0,62$, $p < 0,001$) avec la taille de l'aire V2 qui faisait environ 75 % de la taille de l'aire V1 (Table 1). De manière semblable, Wu et al., (2012) ont également mesuré la surface des aires visuelles primaires V1 et V2, délimitées fonctionnellement par un protocole de rétinotopie. Le plus de leur étude était d'avoir étendu la stimulation visuelle jusqu'à 60° d'excentricité (contre 12° chez Dougherty et al., (2003)). Ils ont mesuré la surface moyenne de chaque hémisphère (Table 1). Il était alors normal que la surface de l'aire V1, mesurée par Wu et al., (2012), soit plus grande comparée à celle mesurée par Dougherty et al., (2003) car les stimuli utilisés avaient une excentricité plus large qui permettait d'étendre le champ visuel périphérique et donc de couvrir une plus large portion de l'aire V1. A la différence de Dougherty et al., (2003), ils n'avaient pas trouvé de corrélation entre la taille de l'aire V1 et celle de l'aire V2. Cependant la taille de l'aire V2 faisait environ 82 % de la taille de l'aire V1, ce qui restait cohérent avec les 75% de Dougherty et al., (2003).

Plus récemment, Benson et al., (2021), dans le cadre du Human Connectome Project (<https://www.humanconnectome.org/>), ont délimité fonctionnellement les aires visuelles V1, V2 et V3 chez 181 participants avec un protocole de rétinotopie. La stimulation visuelle utilisée avait une excentricité maximale de 7°. Ils ont reporté que la surface de l'aire V1 pour un hémisphère se situait entre 6,2 cm² et 21,8 cm², soit une variation de l'ordre de 3,5 environ. Pour l'aire V1 totale, la surface se situait entre 12 cm² et 40 cm². Consistant avec les précédents résultats de Dougherty et al., (2003), les auteurs ont également observé une taille de l'aire V2 presque aussi grande que celle de l'aire V1 (la surface médiane de l'aire V2 était de 97% celle de l'aire V1) et une corrélation entre la taille de l'aire V1 et celle de l'aire V2 ($r = 0,77$, $p < 0,05$).

Délimitation fonctionnelle de l'aire visuelle sensible au mouvement MT/V5

Plusieurs études ont cartographié l'aire visuelle MT/V5 avec un protocole de localizers en IRMf. D'abord, Dumoulin et al., (2000) ont utilisé un protocole de localizers dans le but de répliquer et de quantifier des résultats précédemment obtenus en cytoarchitectonie (Tootell & Taylor, 1995; Watson et al., 1993) qui avaient montré que l'aire MT/V5 était placée à l'intersection des sillons occipital latéral antérieur et temporal inférieur. Pour cela, les auteurs ont contrasté une condition « active » avec une condition « ligne de base ». Dans la condition « active » le stimulus présenté était un motif en damier dont chaque point changeait de luminance à une fréquence de 2 Hz. Dans la condition « baseline », le stimulus présenté était également un motif en damier mais fixe, c.-à-d. dont les points ne changeaient pas de luminance. Leurs résultats ont montré que les activations correspondant à l'aire MT/V5 se trouvaient à l'intérieur d'un sillon dans 95 % des cas, avec 53 % des activations dans la partie ascendante du sillon temporal inférieur, 11 % des activations dans la partie médiane du sillon temporal inférieur et 26 % des activations dans le sillon occipital latéral antérieur. En moyenne, l'aire MT/V5 était positionnée à 1 cm de la jonction entre ces trois sillons (Figure 20). Les coordonnées moyennes de l'aire MT/V5 dans l'espace stéréotaxique de Talairach sont données dans la Table 2. Ces résultats ont confirmé ceux précédents en cytoarchitectonie (Tootell & Taylor, 1995; Watson et al., 1993) sur la localisation de l'aire MT/V5 en relation avec des repères anatomiques tels que la jonction entre le sillon temporal inférieur et le sillon occipital latéral. Ces mêmes résultats seront reconfirmés une nouvelle fois en cytoarchitectonie par Malikovic et al., (2007).

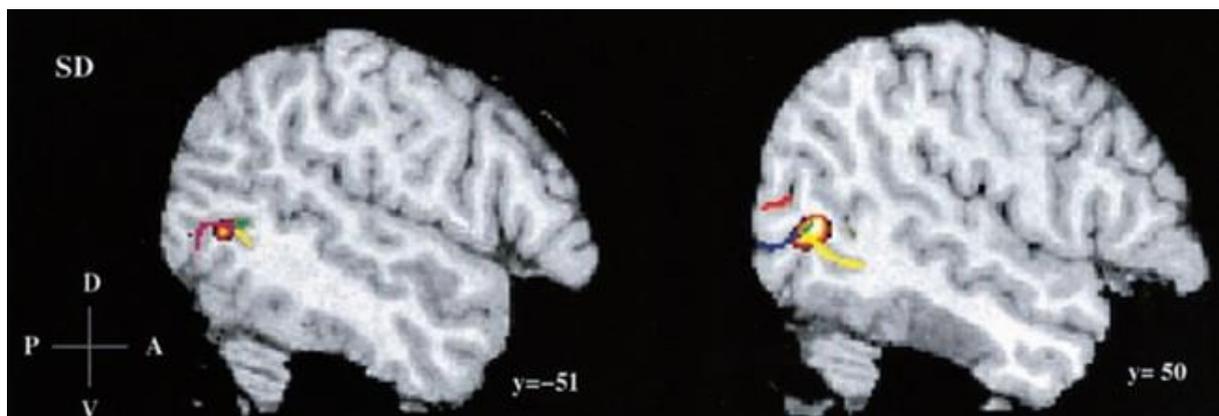


Figure 20. Exemple de la localisation de l'aire MT/V5 chez un participant dans l'étude de Dumoulin et al., (2000) pour l'hémisphère gauche (gauche) et pour l'hémisphère droit (droite). Dans les deux hémisphères, l'aire MT/V5 se situait à la jonction entre la partie ascendante (vert), médiane (jaune) du sillon temporal inférieur et le sillon occipital latéral (rouge). Issue de Dumoulin et al., (2000).

Ensuite, Wilms et al., (2005) ont comparé la délimitation fonctionnelle de l'aire MT/V5 par un protocole rapide de localizers en IRMf avec la délimitation cytoarchitectonique de cette aire réalisée par Malikovic et al., (2001). Pour obtenir les activations liées à l'aire MT/V5, les auteurs ont contrasté une condition « dynamique » et une condition « statique ». La condition « dynamique » comprenait des stimuli qui étaient des points blancs se déplaçant sur un écran (toutes les 1,3 secondes) dans le but de générer un mouvement activant particulièrement l'aire MT/V5. La condition « statique » comprenait ces mêmes stimuli mais qui étaient fixes, sans mouvement. Le temps total de présentation des stimuli pour cette expérience de localizers était de 20 min. Ils ont mesuré le taux de recouvrement entre la carte de probabilité fonctionnelle de l'aire MT/V5 issue de leur expérience de localizers en IRMf et la carte de probabilité cytoarchitectonique de l'aire MT/V5 issue de Malikovic et al., (2001). Les pourcentages de recouvrement entre les deux cartes de probabilité (calculés par le taux de vrais positifs) ainsi que le volume en cm³, pour une carte de probabilité fonctionnelle seuillée à 40% sont donnés dans la Table 2. Le tableau complet comprenant les pourcentages de recouvrement ainsi que le volume selon le seuillage de la carte de probabilité (40% ,50% ,60% ,70%) peut être consulté dans Wilms et al., (2005). Le fait que les pourcentages de recouvrement ne soient pas très élevés peut s'expliquer par la différence de volume entre l'aire MT/V5 délimitée fonctionnellement et l'aire MT/V5 délimitée par cytoarchitectonie. Ainsi, l'aire MT/V5 fonctionnelle était deux à trois fois plus grande que l'aire MT/V5 cytoarchitectonique et « débordait » autour de celle-ci. Les auteurs ont également noté une asymétrie de volume entre l'hémisphère droit et l'hémisphère gauche pour les deux types de délimitation. Les volumes étaient plus importants dans l'hémisphère droit comparé à l'hémisphère gauche, ce qui serait dû à une plus grande variabilité inter-individuelle à droite qu'à gauche. En effet, la distance moyenne entre le voxel le plus actif chez chaque participant et le voxel le plus actif de l'ensemble des participants était de 9,5 mm (\pm SD : 7,6 mm) pour l'hémisphère droit et de 8,7 mm (\pm SD : 3,9 mm) pour l'hémisphère gauche. Les auteurs en ont conclu que l'activité dans l'hémisphère gauche était plus localisée et recentrée spatialement comparée à l'activité dans l'hémisphère droit. Les coordonnées moyennes de l'aire MT/V5 fonctionnelle dans l'espace stéréotaxique de Talairach sont données dans la Table 2. Ils ont calculé que la distance entre leurs coordonnées et celles de la littérature était de 12 mm en moyenne pour l'hémisphère gauche et de 10 mm en moyenne pour l'hémisphère droit.

Enfin, d'autres études ont inclus, en plus de la délimitation de l'aire MT/V5, la délimitation du FEF (voir paragraphe ci-dessous pour les détails de la délimitation du FEF). Par exemple, Stiers et al., (2006) ont proposé un protocole rapide de localizers (environ 20 min) en

IRMf permettant de délimiter plusieurs aires visuelles de haut niveau dont l'aire MT/V5 et le FEF. Pour cela, ils ont utilisé un paradigme en blocs, un bloc était constitué d'objets statiques, de scènes en mouvement, ou d'une condition contrôle sous la forme d'un écran noir avec un point de fixation rouge au centre. Les participants n'avaient pas de tâche à faire, à part d'être attentif aux stimuli durant l'expérience. Les activations dans l'aire MT/V5 ont été définies en contrastant la condition scène en mouvement et la condition objets statiques. Leurs résultats ont également démontré, comme ceux précédents (Dumoulin, 2000; Tootell & Taylor, 1995; Watson et al., 1993) que les activations les plus significatives pour l'aire MT/V5 se trouvaient dans la partie ascendante du sillon temporal inférieur. De plus, le nombre de voxels actifs était significativement plus grand dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche (le nombre de voxels de l'hémisphère gauche correspondait à 74 % du nombre de voxels de l'hémisphère droit). Ce résultat était en accord avec ceux précédents de Wilms et al., (2005). Ils ont aussi reporté les coordonnées moyennes dans l'espace stéréotaxique de Talairach de l'aire MT/V5, qui sont données dans la Table 2.

Délimitation fonctionnelle de l'aire oculomotrice FEF

A la différence des aires visuelles primaires V1 et V2 et de l'aire MT/V5, l'aire oculomotrice FEF se cartographie principalement grâce à des tâches de saccades volontaires ou réflexives, guidées ou non (voir Table 3 de la revue de Vernet et al., 2014). A propos de sa localisation, il est bien établi que celle-ci se positionne entre le sillon précentral et la partie caudale du sillon frontal supérieur (pour des revues voir : Paus, 1996; Petit & Pouget, 2019; Vernet et al., 2014). La Figure 21, issue de Vernet et al., (2014) représente la localisation bilatérale de l'aire FEF selon différentes études qui l'ont délimité par un protocole de localiser en IRMf pour Luna et al., (1998) (bleu) et Petit & Haxby, (1999) (rouge), par tomographie par émission de positons pour Paus, (1996) (vert) et Tehovnik et al., (2000) (rose) et par magnétoencéphalographie pour Ioannides et al., (2004) (jaune). Ces études localisaient toutes l'aire FEF sur la partie fronto-pariétale du cerveau autour de la jonction entre le sillon précentral et la partie caudale du sillon frontal supérieur. La variabilité antérieure-postérieure de localisation de l'aire FEF entre ces études peut s'expliquer par les différentes méthodes de délimitation (plus ou moins précises) et les différentes tâches de saccade utilisées. Les coordonnées du FEF de chaque étude présentée dans la Figure 21 peuvent être consultées dans la Table 2.

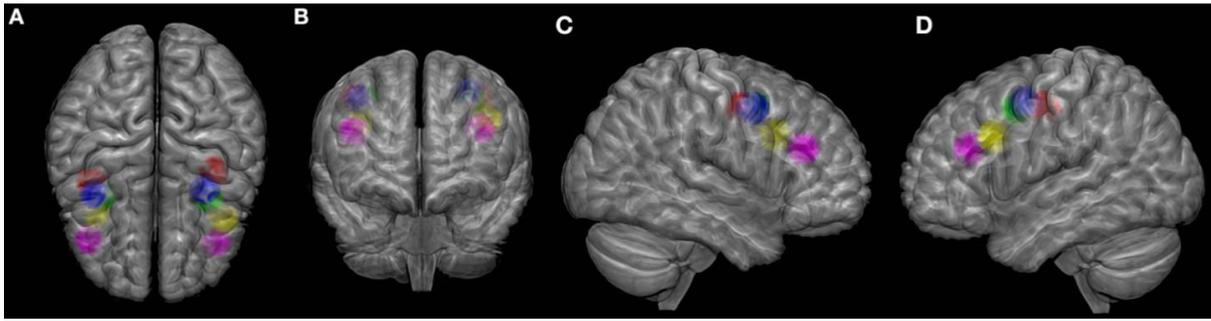


Figure 21. Localisation du FEF selon différentes études sur la surface corticale standard dans l'espace standard MNI. (A) vue de dessus, (B) vue de devant, (C) vue de l'hémisphère droit et (D) vue de l'hémisphère gauche. Chaque couleur représente la localisation du FEF selon une étude, en vert : Paus, (1996) ; en bleu : Luna et al., (1998) ; en rouge : Petit & Haxby, (1999); en jaune : Ioannides et al., (2004) et en rose : Tehovnik et al., (2000). Issue de Vernet et al., (2014).

Concernant l'étude de Stiers et al., (2006), dont le protocole est décrit plus haut, les activations correspondantes à l'aire FEF ont été trouvées par une tâche d'exploration libre. Les auteurs ont contrasté une condition scène en mouvement avec exploration libre et une condition contrôle avec fixation. Les résultats ont montré, comme les précédents, que les activations principales correspondantes à l'aire FEF se trouvaient autour de la jonction entre le sillon précentral et le sillon frontal supérieur. Les coordonnées moyennes dans l'espace stéréotaxique de Talairach de l'aire FEF peuvent également être consultées dans la Table 2.

1.3. Conclusion

En résumé, concernant les aires visuelles primaires V1 et V2, les différences de taille observées entre les différentes études proviennent de plusieurs facteurs. D'abord, il existe une très grande variabilité inter-individuelle concernant la taille et la position des aires visuelles primaires V1 et V2. Ensuite, pour les études en rétinotopie, la taille des aires visuelles va dépendre principalement de l'excentricité des stimulations visuelles utilisées. Plus la stimulation visuelle sera large et couvrira le champ visuel périphérique, plus la taille de ces aires sera importante. Enfin, pour les études en cytoarchitectonie, chacune estime l'aire sur la surface d'une certaine façon car c'est une métrique difficile à mesurer précisément avec cette méthode, ce qui peut amener de la variabilité dans les résultats obtenus. Néanmoins, ce qui est consistant, c'est la grande variabilité inter-individuelle qui est observée en termes de taille et de position pour les aires visuelles primaires V1 et V2.

Concernant l'aire MT/V5, il ressort de ces études que sa délimitation fonctionnelle concorde bien avec sa délimitation par cytoarchitectonie, ce qui suggère un bon couplage structuro-fonctionnel de cette aire. Ainsi il existe un nombre important d'études sur la

délimitation de l'aire MT/V5 que ce soit par un protocole de localizers (Amano et al., 2009; Dumoulin, 2000; Huang et al., 2019; Huk et al., 2002; Wilms et al., 2005), par cytoarchitectonie (Malikovic et al., 2001, 2007; R. B. H. Tootell & Taylor, 1995) ou par d'autres méthodes basées sur la connectivité (Fan et al., 2016) ou la multimodalité (Glasser et al., 2016) par exemple. Comme pour les aires visuelles primaires V1 et V2, il existe également une très grande variabilité inter-individuelle pour cette aire.

Pour finir, il existe une multitude d'atlas des aires visuelles, pour n'en citer que quelques-uns, avec une délimitation par cytoarchitectonie (Amunts et al., 2020), par IRMf (Destrieux et al., 2010; Rosenke et al., 2021; Stiers et al., 2006; Wang et al., 2015), par connectivité (Fan et al., 2016) ou encore par multimodalité (Glasser et al., 2016).

Table 1. Table récapitulative du volume (cm³), de l'aire sur la surface (cm²), des coordonnées moyennes (mm) dans l'espace stéréotaxique de Talairach et du % de recouvrement reportés dans les différentes études pour les aires visuelles primaires V1 et V2. LH : hémisphère gauche, RH : hémisphère droit, Total : ensemble du cerveau . μ : moyenne, - : minimum, + : maximum.

Study	Method	Volume (cm ³)			Surface area (cm ²)			Coordinates [x, y, z] (mm)			% of overlap					
		LH	RH	Total	LH	RH	Total	LH	RH	Total	LH	RH	Total			
<i>Primary visual areas V1, V2</i>																
Stensaas et al., (1974)	Cyto	V1			for one hemisphere: μ : 21,34 -: 12,84; +: 37,02											
Andrews et al., (1997)	Cyto	V1			V1											
		μ : 5,12	μ : 5,68	μ : 10,77	μ : 23,15	μ : 24,77	μ : 47,67									
		-: 3,18	-: 4,27	-: 7,77	-: 14,38	-: 14,41	-: 28,79									
		+ : 7,57	+ : 7,03	+ : 14,21	+ : 33,65	+ : 32,21	+ : 65,86									
Amunts et al., (2000)	Cyto	V1						V1								
		μ : 23,2						[-10, -77, 3]			[20, -73, 2]					
		V2						V2								
		μ : 19,5						[-13, -75, 6]			[23, -71, 6]					
Wilms et al., (2010)	fMRI (Retino)	V1									V1					
		μ : 7,27	μ : 5,66	μ : 12,92							μ : 88,5	μ : 81	μ : 85,4			
		V2									V2					
		μ : 4,27	μ : 4,17	μ : 8,45							μ : 77,7	μ : 83,2	μ : 74,9			
Rosenke et al., (2018)	fMRI (Retino)				V1						V1					
					μ : 22,92						μ : 88					
					V2						V2					
					μ : 21,15						μ : 64					
Dougherty et al., (2003)	fMRI (Retino)				V1			V1								
					μ : 15,78	μ : 13,62				[-13, -63, 3]			[9, -67, 5]			
					-: 9,36	-: 12,36										
					+: 22,71			+: 19,41								
					V2											
					μ : 11,87	μ : 10,44										
					-: 7,26	-: 6,25										
					+: 14,86			+: 14,73								
Wu et al., (2012)	fMRI (Retino)				V1											
					μ : 22,23	μ : 21,81										
					V2											
					μ : 16,79			μ : 19,35								
Benson et al., (2021)	fMRI (Retino)				V1											
					for one hemisphere			-: 12								
					-: 6,2; +: 21,8			+: 40								

Table 2. Table récapitulative du volume (cm³), de l'aire sur la surface (cm²), des coordonnées moyennes (mm) dans l'espace stéréotaxique de Talairach et du % de recouvrement reportées dans les différentes études pour l'aire MT/V5 et le FEF. LH : hémisphère gauche, RH : hémisphère droit, Total : ensemble du cerveau . μ : moyenne, - : minimum, + : maximum.

Study	Method	Volume (cm ³)			Surface area (cm ²)			Coordinates [x, y, z] in mm			% of overlap		
		LH	RH	Total	LH	RH	Total	LH	RH		LH	RH	Total
<i>Motion area MT/V5</i>													
Malikovic et al., (2007)	Cyto	μ : 0,38	μ : 0,46	μ : 0,84				[-41, -70, 6]	[44, -68, 8]				
Dumoulin et al., (2000)	fMRI (Localizers)							[-47, -76, 2]	[44, -67, 0]				
Wilms et al., (2005)	fMRI (Localizers)	μ : 1,53	μ : 2,26	μ : 3,79				[-45, -69, 12]	[50, -66, 8]	μ : 18,1	μ : 28,6		
Huk et al., (2002)	fMRI (Localizers)				μ : 5,62	μ : 5,48							
Stiers et al., (2006)	fMRI (Localizers)							[-43, -70, 7]	[44, -67, 8]				
Wang et al., (2015)	fMRI (Localizers)				μ : 3,50	μ : 3,75							
<i>Frontal Eye Field FEF</i>													
Paus, (1996)	PET							[-32, -2, 46]	[31, -2, 47]				
Luna et al., (1998)	fMRI (Localizers)							[-30, -7, 49]	[34, -3, 47]				
Petit & Haxby, (1999)	fMRI (Localizers)							[-35, -18, 46]	[36, -10, 47]				
Tehovnik et al., (2000)	PET							[-37, 26, 29]	[37, 26, 29]				
Ioannides et al., (2004)	MEG							[-41, 12, 34]	[32, 10, 34]				
Stiers et al., (2006)	fMRI (Localizers)							[-27, 2, 69]	[29, 1, 68]				
Wang et al., (2015)	fMRI (Localizers)				μ : 7	μ : 7,15							

2. EEG : Potentiels évoqués

3.1. Définition

L'EEG est une méthode d'électrophysiologie non-invasive permettant l'enregistrement de l'activité électrique cérébrale, grâce à des électrodes placées à la surface du scalp. Les signaux enregistrés en EEG au niveau des électrodes résultent de la sommation spatiale et temporelle des potentiels post-synaptiques des cellules pyramidales. Ces cellules pyramidales, organisées en couches parallèles, forment des macro-colonnes, considérées comme des dipôles, qui engendrent des courants intra-cellulaires, appelés courants de sources ou courants primaires. Ces derniers créent des courants de conduction secondaire à la surface du scalp, suivant la conductivité des tissus et du champ électrique. Les potentiels électriques mesurés par l'EEG résultent de ces courants de conduction secondaires. Le signal EEG est ensuite amplifié pour pouvoir être analysé.

Une des méthodes d'analyse de l'EEG est l'analyse des potentiels évoqués, qui sont des variations du signal électrique de l'EEG en réponse à des stimuli sensoriels, moteurs ou cognitifs (pour des revues voir : Bressler & Ding, 2002; Thigpen & Keil, 2017). Chaque potentiel évoqué par une stimulation d'intérêt, « Event Related Potential » (ERP), est alors une forme d'onde pouvant être constituée de plusieurs composantes identifiables. Une composante est une déviation positive ou négative de l'ERP estimé ayant une certaine localisation temporelle et spatiale. Ainsi, ces composantes suivent une nomenclature précise composée d'une lettre selon leur polarité, positive (P) ou négative (N), et d'une indication en lien avec sa temporalité. Cela sera un nombre pouvant être soit relatif à la latence du pic d'amplitude, par rapport à la stimulation, soit relatif au rang de cette déviation à cette polarité. Ces composantes se distinguent aussi par leur localisation spatiale sur le scalp. En réponse à une stimulation d'intérêt, l'enchaînement des différentes composantes d'un ERP s'interprète en termes de séquence des processus neuronaux déclenchés par cette stimulation. De ce fait pour chaque composante, la latence permet d'accéder à l'information temporelle du processus neuronal tandis que la polarité et la localisation sur le scalp permettent d'accéder à l'information spatiale en lien avec les lieux de ce processus neuronal tels qu'observés à la surface du scalp.

Ainsi, dans le cadre de ce travail de thèse portant spécifiquement sur la vision, nous nous intéressons, (1) aux composantes des potentiels évoqués par une stimulation externe visuelle ; et (2) aux composantes des potentiels évoqués par un événement oculaire, plus particulièrement par une saccade ou une fixation, dans le contexte des enregistrements conjoints EEG-oculométrie.

3.2. Composantes évoquées

Par un stimulus externe visuel

Dans le cadre de la vision, les différentes composantes des ERP évoquées par une stimulation visuelle externe mettent en évidence le déroulement temporel du traitement de l'information visuelle et notamment les mécanismes attentionnels liés à une stimulation visuelle externe (pour une revue voir : Key et al., 2005) (Figure 22).

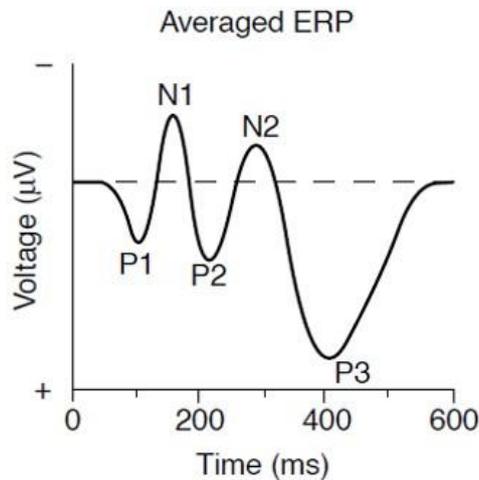


Figure 22. Exemple schématique des différentes composantes d'un ERP évoquées par l'apparition d'une stimulation visuelle externe. Issue de Luck et al., (2005). Sur ce graphique, l'axe des amplitudes est inversé, les amplitudes négatives sont représentées en haut et celles positives représentées en bas.

Les principales composantes des ERP visuels sont :

- La P1 (comme première composante positive, ou P100 car se produisant à une latence d'environ 100 ms) est une composante précoce, positive, apparaissant environ 100 ms après l'apparition de la stimulation visuelle externe, principalement sur les électrodes occipitales. Cette composante est souvent associée au processus d'attention visuelle (Luck, 2005) et il est connu que les paramètres de la stimulation visuelle, comme la luminance ou le contraste, module son amplitude (Johannes et al., 1995; Luck et al., 2005).
- La N1 (ou N100) qui est aussi une composante précoce, négative, visible principalement sur les électrodes pariéto-occipitales, et apparaissant environ 100 ms après l'apparition de la stimulation visuelle externe. Cette composante est souvent associée à un processus cognitif de discrimination visuelle et d'orientation de l'attention (Hillyard & Anllo-Vento, 1998; Vogel & Luck, 2000).

- La P2 (ou P200), qui est une composante positive, apparaissant environ 200 ms après l'apparition de la stimulation visuelle externe, sur les électrodes occipitales, est représentative de plusieurs processus cognitifs comme l'attention sélective (Hackley et al., 1990) ou la détection des caractéristiques d'un stimulus (Luck & Hillyard, 1994).
- La N2 (ou N200), qui est une composante négative, apparaissant environ 200 ms après l'apparition de la stimulation visuelle externe, sur les électrodes temporo-occipitales. Cette composante est le marqueur de plusieurs processus cognitifs comme l'inhibition ou l'identification d'un stimulus (Key et al., 2005; Patel & Azzam, 2005).
- La P3 (ou P300), qui est une composante positive, présente sur les électrodes centro-pariétales, environ 300 ms après l'apparition de la stimulation visuelle externe. C'est une composante qui émerge lorsque le participant doit résoudre activement une tâche et produire une réponse. Cette composante est le marqueur d'un processus cognitif de catégorisation et de prise de décision (Hruby & Marsalek, 2003). Elle est mise en évidence grâce à des paradigmes « *oddball* » dans lequel deux stimuli sont présentés, dont l'un moins fréquemment que l'autre. La P3 a une amplitude plus élevée en réponse à la présentation du stimulus présenté moins fréquemment (Polich, 2012).

Toutes ces composantes ont été initialement étudiées à partir de tâches ne requérant pas de mouvements oculaires (i.e. le participant devait garder les yeux fixes et éviter de cligner des yeux pendant la tâche) pour éviter, (1) les artefacts sur le signal EEG dus aux clignements des yeux et aux saccades ; et (2) l'activité cérébrale liée aux mouvements oculaires. Pour étudier les processus neuronaux liés à la perception visuelle avec des tâches plus écologiques et proches de situations naturelles, dans lesquelles le participant peut bouger les yeux à son propre rythme, il est nécessaire de pouvoir prendre en compte l'activité cérébrale liée aux mouvements oculaires et de pouvoir la distinguer des autres activités d'intérêt. Du point de vue expérimental, cela est possible grâce aux enregistrements conjoints en EEG et oculométrie. Cet enregistrement conjoint permet d'analyser l'activité oculomotrice en relation avec le/les processus cognitifs d'intérêt. Par contre les mouvements oculaires engendrent des artefacts dans le signal EEG qui devront être identifiés afin de les corriger, par exemple avec la méthode classique de l'Analyse en Composantes Indépendantes (ICA) (Comon, 1992).

Par un événement oculaire

Grâce aux enregistrements conjoints EEG-oculométrie, il est possible d'accéder au temps d'apparition des saccades et des fixations ainsi qu'à l'évolution temporelle des positions oculaires lors d'une tâche visuelle et cela en superposition des signaux EEG. Ainsi, il est possible d'accéder aux ERP liés aux événements oculaires, en plus de ceux évoqués par une stimulation visuelle externe. L'ERP synchronisé sur le début d'une saccade, ou sur le début d'une fixation, est respectivement appelé « Eye Saccade Related Potential » (ESRP) et « Eye Fixation Related Potential » (EFRP).

Les EFRP ont principalement été étudiés dans le cadre d'études en lecture (Dimigen et al., 2011; Frey et al., 2013) et des processus visuels (par exemple : Devillez et al., 2015; Kaunitz et al., 2014). La composante précoce la plus importante de l'EFRP est la composante Lambda qui est une composante positive apparaissant environ 100 ms après la fin de la saccade (i.e. le début de la fixation) sur les électrodes occipitales et pariétales postérieures. Elle est caractéristique de l'arrivée d'une nouvelle information visuelle dans le cortex visuel primaire (Barlow & Cigánek, 1969; Jagla et al., 2007). La forme et l'amplitude de la réponse Lambda sont principalement influencées par la taille de la saccade (Yagi, 1979) et par la différence de luminance entre deux stimuli visuels (Gaarder et al., 1964). Kazai & Yagi, (2003) ont montré que la composante Lambda, synchronisée sur le début de la fixation, pouvant s'apparenter à la composante P1, synchronisée sur l'apparition de la stimulation externe visuelle, en montrant que ces deux composantes partageaient des sources corticales similaires, au niveau du cortex occipital. Di Russo et al., (2002) ont également montré que la sous-composante pariéto-occipitale de la composante N1 pouvait être générée par des sources corticales similaires à celles qui génèrent la composante P1.

Les composantes spécifiques de ESRP sont : l'activité pré-saccadique et le pic saccadique (Jagla et al., 2007). L'activité pré-saccadique apparaît entre 300 et 100 ms avant le début de la saccade et reflète la préparation motrice pour la programmation et l'exécution de la saccade. Le pic saccadique, quant-a-lui, reflète la contraction des muscles oculomoteurs lors de l'exécution de la saccade (Thickbroom & Mastaglia, 1985). C'est une composante très piquée, qui apparaît quelques millisecondes seulement après le début de la saccade.

3.3. Estimation des potentiels évoqués

Estimation des potentiels évoqués par un stimulus isolé

Les potentiels évoqués sont extraits du signal EEG en plusieurs étapes. Comme le signal EEG est un signal très bruité, il est nécessaire d'améliorer le rapport Signal-à-Bruit en répétant un grand nombre de fois la stimulation. Cela va permettre d'extraire le signal d'intérêt (activité cérébrale en réponse à la stimulation), du bruit (activité cérébrale non-reliée à la stimulation). L'estimation des potentiels évoqués est basée sur la synchronie des réponses à la même stimulation. Par conséquent, le signal EEG est d'abord segmenté en segments temporels, synchronisés sur l'apparition de la stimulation visuelle d'intérêt. Ensuite, les segments temporels sont moyennés sur l'ensemble des essais. Cela permet de ne conserver que l'activité liée à l'apparition de la stimulation d'intérêt et d'éliminer celle non-liée à la stimulation visuelle d'intérêt. Cette méthode simple d'estimation est non-biaisée si trois conditions sont respectées : (1) la durée de la réponse cérébrale est considérée comme inférieure à la durée inter-stimulation ; (2) les réponses à d'autres stimulations sont considérées comme négligeables ; et (3) le processus est stationnaire à travers les essais, c.-à-d. que les mêmes stimuli évoquent les mêmes réponses. Cependant, dans le cas de l'estimation des ERP synchronisés sur un événement oculaire, ces conditions ne sont pas toujours respectées. Ainsi, il n'est pas possible d'utiliser cette méthode d'estimation pour les EFRP/ESRP car elle conduit à une estimation biaisée.

Estimation des potentiels évoqués par déconvolution

Il y a environ 3 à 4 fixations par seconde lorsque le participant peut bouger normalement les yeux durant une tâche. Toutes ces fixations et ces saccades produisent autant d'événements oculaires qui évoqueront une activité cérébrale associée. L'estimation de l'EFRP/ESRP par la méthode précédente d'estimation sera alors biaisée à cause du chevauchement des réponses évoquées par chaque événement oculaire. En plus l'EFRP/ESRP peut être chevauché par le potentiel évoqué à l'apparition d'une stimulation visuelle. Enfin, en autorisant les mouvements oculaires lors de la tâche, la reproductibilité à l'identique des conditions d'estimations des EFRP/ESRP peut ne plus être assurée (même taille/orientation de saccade, même durée de fixation, même luminance/contraste local, etc.). Ces différences vont alors conduire à des modulations non-contrôlées de l'activité cérébrale par des covariables, pouvant être confondantes ou non. Ainsi pour résumer, dans ces conditions, l'estimation des potentiels

évoqués se heurte à deux problèmes principaux : (1) le problème du recouvrement entre plusieurs potentiels évoqués, qui peuvent être de même type (c.-à-d. évoqués par le même type d'événements) ou de type différents (c.-à-d. évoqués par différents types d'événements) ; et (2) le problème de l'influence de covariables sur l'amplitude et la forme des composantes des potentiels évoqués (Dimigen et al., 2011; Kazai & Yagi, 2003; Nikolaev et al., 2016).

Le premier problème dans l'estimation des potentiels évoqués concerne le recouvrement entre plusieurs potentiels évoqués de même type ou de type différents. Pour résoudre ce problème, les potentiels évoqués peuvent être estimés grâce au Modèle Linéaire Général (GLM) qui permet de déconvoluer les potentiels évoqués qui se chevauchent (Dandekar et al., 2012; Smith & Kutas, 2015a ; Kristensen et al., 2017). Cette déconvolution linéaire permet de séparer les différents potentiels évoqués qui se chevauchent en ne connaissant que le signal EEG observé et la latence des différents événements (par exemple, l'intervalle inter-stimulus ou la latence de la saccade/fixation). Lors de l'estimation des potentiels évoqués par déconvolution linéaire, chaque observation à un temps t dans le signal de l'EEG peut être décrite comme la somme linéaire de plusieurs potentiels évoqués qui se recouvrent. La Figure 23 adaptée de Ehinger & Dimigen, (2018) illustre l'estimation des potentiels évoqués par déconvolution linéaire avec un exemple simple d'une expérience comportant deux conditions (A et B). Cette estimation par déconvolution linéaire est généralisable à d'autres protocoles expérimentaux.

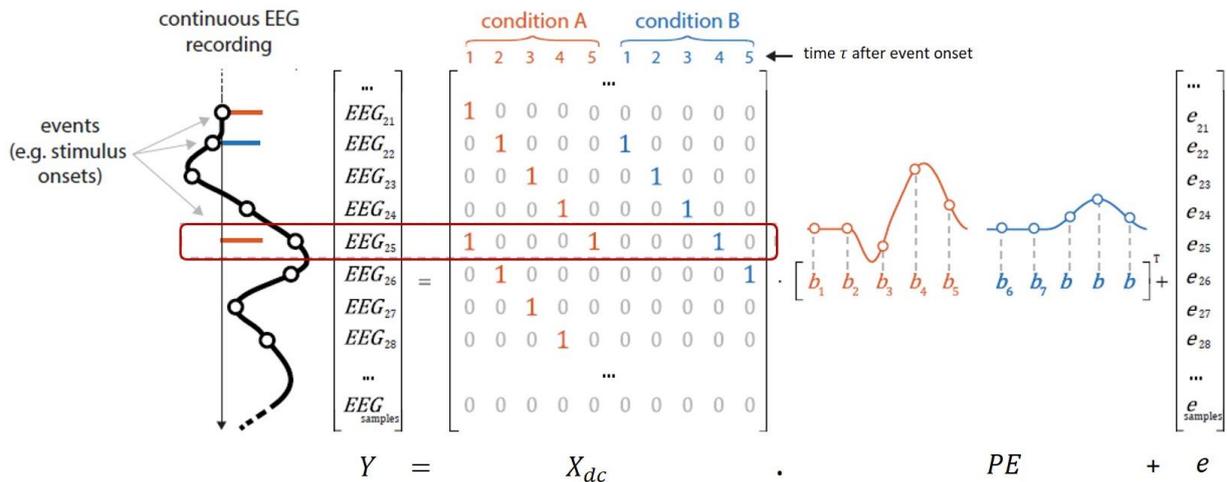


Figure 23. Représentation schématique de l'estimation des potentiels évoqués par déconvolution linéaire pour une expérience comportant deux conditions (A et B). Chaque observation à un temps t dans le signal continu de l'EEG (Y) peut être considérée comme la somme linéaire de : (1) plusieurs potentiels évoqués par la condition A (orange) ou la condition B (bleu) qui se recouvrent ; et (2) du bruit supposé gaussien (e) à moyenne nulle et de variance inconnue, modélisant l'activité non-liée à la tâche. Pour estimer correctement les potentiels évoqués (PE), il faut construire une matrice de design (X_{dc}) prenant en compte comme régresseurs, la latence des événements adjacents à un événement donné. Adaptée de Ehinger & Dimigen, (2018).

Dans cet exemple (Figure 23), chaque observation EEG a un temps t peut être considérée comme la somme linéaire de plusieurs potentiels, évoqués par la condition A (orange) et par la condition B (bleu). Plus précisément, l'observation EEG au temps $t = 25$ (entourée en rouge) est la somme de deux potentiels évoqués par la condition A respectivement au temps $t - \tau A_1$ et $t - \tau A_2$, et d'un potentiel évoqué par la condition B au temps $t - \tau B_1$. Ainsi cette observation EEG au temps $t = 25$ contient, un potentiel évoqué « précoce » par l'événement de la condition A apparaissant au même temps ($t = 25, \tau A_1 = 0$), plus un potentiel évoqué « tardif » par un précédent événement de la condition A ($t = 21, \tau A_2 = -4$), plus un potentiel évoqué « tardif » à un précédent événement de la condition B apparu deux échantillons plus tôt ($t = 22, \tau B_1 = -3$). Le but de la déconvolution linéaire par GLM est d'estimer correctement chaque potentiel évoqué (PE) induit par différents types d'événements. Pour cela, il faut construire une matrice de design (X_{dc}) prenant en compte la latence (ici τA_i et τB_i pour cet exemple) des événements identifiés dans chaque segment. Cette latence τ décrit la latence (en nombre d'échantillons) par rapport au début de chaque segment. Chaque point de temps τ est ajouté comme régresseur dans la matrice de design X_{dc} pour les deux conditions, ici dans l'exemple, seuls les cinq points de temps τ suivant chaque événement sont pris en considération ($\tau = 1$ à $\tau = 5$). Cela veut dire que la durée de chaque PE estimé sera de 5. La matrice de design X_{dc} est une matrice Toeplitz, dont les éléments sont nuls exceptés à la latence τ des i -èmes événements où les éléments sont égaux à 1. Par conséquent, dans cet exemple, le signal EEG observé à un temps $y(t)$ peut-être modélisé par :

$$y(t) = \sum_{i=1}^{N_a} pe^A(t - \tau A_i) + \sum_{i=1}^{N_b} pe^B(t - \tau B_i) + e(t), \quad (3)$$

avec i l'instance d'un événement ; N_a et N_b , respectivement, le nombre d'événements dans la condition A et B ; τA_i et τB_i , respectivement, la latence du i -ème événement de la condition A et de la condition B ; $pe^A(t)$ et $pe^B(t)$, respectivement, les potentiels évoqués dans la condition A et la condition B et $e(t)$ le bruit modélisant l'activité non-liée à la tâche. L'équation 1 peut être exprimée sous forme matricielle en concaténant les segments de tous les essais, telle que :

$$Y = X_{dc} \cdot PE + E, \quad (4)$$

avec Y , les observations EEG ; X_{dc} , la matrice de design comprenant un nombre N_r de régresseurs ; PE , la matrice des potentiels évoqués inconnus à estimer, organisés en colonnes et E , le bruit. La résolution au sens des moindres carrés (minimisation de la variance du bruit) fournit une équation matricielle pour l'estimation des potentiels évoqués \widehat{PE} , dans le cadre de la déconvolution par GLM, telle que :

$$\widehat{PE} = (X'_{dc} \cdot X_{dc})^{-1} \cdot X_{dc} \cdot Y, \quad (5)$$

Cette méthode est particulièrement bien adaptée à l'estimation des potentiels évoqués dans le contexte d'enregistrement EEG et mouvements oculaires. L'ERP à estimer peut-être celui à l'apparition d'un stimulus visuel, celui au début d'une fixation suivant l'apparition d'une cible etc. (Dandekar et al., 2012; Dimigen et al., 2011; Nikolaev et al., 2016).

Estimation des potentiels évoqués par régression Spline

Le deuxième problème dans l'estimation des potentiels évoqués concerne l'influence de covariables sur les potentiels évoqués eux-mêmes. Cette influence peut se révéler très diverse. Par exemple, l'amplitude de la composante évoquée P1 est fortement influencée par la luminance du stimulus avec une amplitude qui augmente quand la luminance augmente (Johannes et al., 1995). Si la covariable « luminance » n'est pas contrôlée dans l'expérience entre deux conditions (i.e. le stimulus dans la condition A a une luminance plus élevée que celui dans la condition B) alors l'interprétation des résultats issus de l'expérience peut être erronée. La différence d'amplitude de la P1 entre les deux conditions pouvant être interprétée comme le résultat de la tâche cognitive alors que cette différence d'amplitude est due à la différence de luminance des stimuli entre les deux conditions.

Différentes solutions ont été proposées pour prendre en compte l'influence d'une covariable sur l'amplitude des composantes des potentiels évoqués. L'une des solutions proposée est d'équilibrer, entre les conditions d'intérêts, les caractéristiques de la covariable. Ainsi l'impact de la covariable sur l'amplitude des potentiels évoqués sera le même dans les deux conditions. Cette procédure « d'équilibrage » ou de « mise en correspondance » peut être appliquée sur une caractéristique, comme la durée de la fixation (Devillez et al., 2015; Frey et al., 2013; Nikolaev et al., 2016) ou sur plusieurs caractéristiques à la fois, comme cela a été fait par Nikolaev et al., (2016) en équilibrant la durée de la fixation, la taille et la direction de la saccade entre leur deux conditions d'intérêt. Cette procédure d'équilibrage est facile à mettre

en place mais son désavantage est qu'elle demande un très grand nombre d'essais pour pouvoir fonctionner correctement, car de nombreux essais sont rejetés pour réussir l'équilibrage. Comme autre solution, Cornelissen et collaborateurs (2019) ont proposé d'ajouter la covariable comme régresseur supplémentaire dans la matrice de design X_{dc} pour la déconvolution dans le GLM. Cependant, certaines relations entre une covariable et une variable dépendante ne sont pas linéaires, comme c'est le cas entre la luminance du stimulus et l'amplitude de la composante évoquée P1. Dans ce cas-là, la modélisation de la relation entre les deux variables avec une simple fonction linéaire n'est pas suffisante (Figure 24a). Par conséquent, pour pouvoir considérer une relation non-linéaire flexible entre une covariable et une variable dépendante, Smith & Kutas, (2015b) et Ehinger & Dimigen, (2018) ont proposé d'intégrer ces covariables dans une régression Spline. En utilisant des fonctions Splines, l'hypothèse est faite que l'ajustement aux données de la variable dépendante doit être lisse, en fonction de la covariable. Pour cela, un ensemble de fonctions Splines est défini et réparti selon la distribution observée des valeurs de la covariable (Figure 24b). Le nombre de fonctions Splines à considérer est un point important pour éviter le sous-ajustement, à cause d'un nombre de fonctions Splines trop faible ou le sur-ajustement, à cause d'un nombre de fonctions Splines trop grand. Un coefficient de pondération γ est estimé pour chaque fonction Spline puis celles-ci, pondérées par leur coefficient γ , sont ensuite additionnées pour modéliser la valeur de la variable dépendante à chaque point de la covariable (Figure 24c).

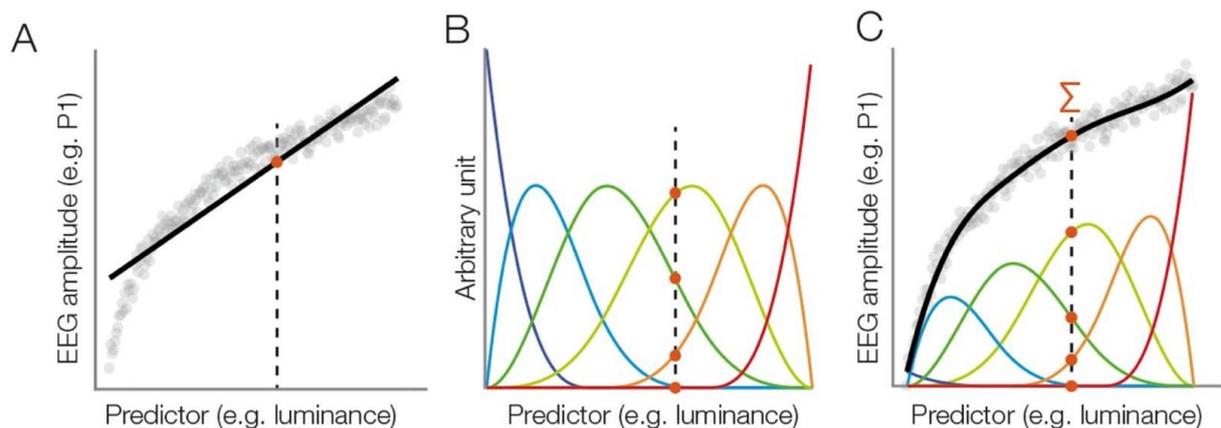


Figure 24. Exemple de modélisation d'une relation non-linéaire entre une covariable (la luminance) et une variable dépendante (l'amplitude de la composante évoquée P1). (a) La modélisation de la relation entre les deux variables par une fonction linéaire (ligne noire) ne correspond pas bien aux données. (b) Pour modéliser des relations non-linéaires entre les deux variables, un ensemble de fonctions Splines est défini et réparti sur l'ensemble des valeurs de la variable confondante. Dans cet exemple, six fonctions Splines ont été utilisées, ainsi six valeurs (représentées par des points rouges), vont être estimées pour chaque point de la covariable (trait en pointillé). Trois de ces fonctions Splines ont des valeurs à 0 (courbe rouge, bleu clair et bleu foncé). (c) Chaque Spline est ensuite pondérée par son coefficient γ puis elles sont sommées entre elles pour prédire la variable dépendante, ici l'amplitude de la réponse P1, pour chaque point de la covariable, ici la luminance. Issue de Ehinger & Dimigen, (2018).

Par exemple, considérons l'amplitude aPE d'un ERP à estimer à un temps quelconque dépendant d'un covariable CV , de valeur quelconque cv , alors :

$$aPE = \sum_{j=1}^{N_s} \gamma_j b_j(cv), \quad (6)$$

Si cette estimation est effectuée pour tous les pas de temps t , alors :

$$aeeg(t) = \sum_{j=1}^{N_s} \gamma_j(t) \cdot B_j^M(ssize), \quad (7)$$

et la déconvolution en utilisant la régression Spline fournira les fonctions temporelles $\gamma_j(t)$ permettant la reconstruction des ERP. Ainsi, dans le cas d'une régression Spline sur la condition A et pour une covariable CV , le signal EEG observé $y(t)$ peut être calculé par :

$$y(t) = \sum_{j=1}^{N_s} b_j(cv_i) \gamma_j pe_j^A(t - \tau A_i) + \sum_{i=1}^{N_b} pe^B(t - \tau B_i) + e(t), \quad (8)$$

avec $b_j(cv_i)$, la j -ème fonction spline estimée à la valeur cv_i de la covariable cv ; $\gamma_j pe_j^A(t)$, le j -ème coefficient Spline de la décomposition Spline pour le potentiel évoqué pe^A dans la condition A ; N_s , le nombre de fonctions Splines ; N_b , le nombre d'événements dans la condition B ; τA_i et τB_i , respectivement la latence du i -ème événement de la condition A et de la condition B ; pe^B , le potentiel évoqué par la condition B et $e(t)$, le bruit modélisant l'activité non-liée à la tâche. Finalement, le potentiel évoqué dans la condition A, PE^A peut être reconstruit pour n'importe quelle valeur cv de la covariable CV par :

$$\widehat{PE^A}(t, cv) = \sum_{j=1}^{N_s} B_j(cv) \widehat{\Gamma PE_j^A}(t), \quad (9)$$

Ainsi, l'estimation des potentiels évoqués par régression Spline permet deux types d'analyses. La première analyse, la plus courante, consiste à fixer la covariable à une certaine valeur et à considérer l'estimation de la variable dépendante en fonction du temps. La seconde

analyse, permet à l'inverse, de fixer le temps et de considérer l'estimation de la variable dépendante en fonction de la covariable.

Plus particulièrement, dans le cadre de ce travail de thèse, l'estimation des potentiels évoqués par régression Spline a été utilisée pour modéliser l'influence de la taille de la saccade et celle de la fréquence rétinienne (i.e. la fréquence temporelle du stimulus projetée sur la rétine durant la saccade) sur l'amplitude et la forme des potentiels évoqués. La fréquence rétinienne a été choisie comme covariable suite aux résultats de Castet & Masson, (2000), qui avaient démontré que la perception du mouvement du stimulus pendant la saccade était modulée par la fréquence rétinienne (voir Chapitre 2, point 3.1).

3. EEG : Reconstruction de sources

La reconstruction de sources en EEG a pour objectif d'estimer les sources corticales qui sont à l'origine des signaux enregistrés au niveau des électrodes de l'EEG. Ainsi par reconstruction de sources, un potentiel évoqué estimé dans l'espace des électrodes peut être reconstruit dans l'espace des sources corticales. Cette estimation ne peut se faire qu'en résolvant un problème inverse pour trouver la meilleure combinaison de sources corticales qui explique les signaux observés dans l'espace des électrodes. Cependant c'est un problème mal-posé, sans solution unique, dû au nombre infini de différentes configurations de sources corticales qui peuvent générer exactement le même motif d'activité dans l'espace des électrodes, le nombre de sources corticales étant bien supérieur au nombre d'électrodes. La résolution du problème inverse ne peut se faire qu'en introduisant des contraintes *a priori* sur la distribution d'activité des sources corticales qui peuvent être de différentes nature : statistiques, biophysiques, anatomiques ou fonctionnelles (issues de l'IRMf par exemple). De nombreuses méthodes, qui se distinguent entre autres par le type de contraintes *a priori* appliquées aux sources corticales, ont été développées pour résoudre ce problème inverse. Ces méthodes se répartissent dans trois catégories : les méthodes paramétriques (i.e. dipolaires), les méthodes par balayage et les méthodes non-paramétriques (i.e. distribuées) (pour des revues voir : Baillet et al., 2001; Gahou et al., 2018; Grech et al., 2008; Jatoi et al., 2014; Michel et al., 2004). D'abord, les méthodes dipolaires supposent que le nombre de sources corticales doit être inférieur ou égal au nombre d'électrodes pour arriver à une solution unique. L'hypothèse est faite que l'activité cérébrale est produite par un petit nombre de sources corticales, fixé à l'avance (Bai & He, 2005). Ensuite, les méthodes par balayage scannent l'ensemble des sources corticales pour trouver la combinaison de sources corticales qui représentent au mieux les données observées au niveau

des électrodes de l'EEG. Ces méthodes utilisent le filtrage spatial des données pour discriminer les signaux qui proviennent de sources corticales d'intérêt et ceux qui viennent de sources corticales de non-intérêt. Une des méthodes par balayage les plus connues est la méthode « Multiple Signal Classification » (MUSIC, Mosher et al., 1992; Mosher & Leahy, 1996). Enfin, les méthodes distribuées supposent que l'activité cérébrale est distribuée sur l'ensemble du cerveau et que celle-ci peut être représentée par un nombre important de sources corticales qui ont une orientation et une localisation fixe, réparties sur l'ensemble de la surface corticale. De cette manière, seule l'amplitude des sources corticales est inconnue et reste à estimer, ce qui rend possible la modélisation linéaire des données EEG observées. Les méthodes distribuées les plus connues sont la méthode « Minimum Norm Estimates » (MNE, Hämäläinen & Ilmoniemi, 1994) et la méthode « Low Resolution brain Electromagnetic Tomography » (LORETA, Pascual-Marqui et al., 2002).

Dans la suite de ce chapitre de thèse, nous nous concentrerons plus particulièrement sur les méthodes distribuées de reconstruction de sources puisque ce sont des méthodes distribuées que nous avons utilisées dans ce travail de thèse.

3.1. Modèle direct et problème inverse

Dans un premier temps, la reconstruction de sources en EEG nécessite de définir le modèle direct. Le modèle direct sert à modéliser les courants électriques neuronaux au niveau des sources corticales étant donné les propriétés physiques et électromagnétiques de la tête (pour une revue voir Hallez et al., 2007). La définition de ce modèle direct comporte trois sous-étapes. La première étape est la création d'un « espace des sources » pour contraindre la résolution du problème inverse à un certain espace, en l'occurrence à la surface corticale. En effet, il est admis que les sources corticales, à l'origine des signaux EEG, sont assimilées à des dipôles de courants présents uniquement sur la surface corticale. La surface corticale représentant l'espace des sources peut être individuelle (i.e. par segmentation de l'IRM anatomique du participant) ou standard (i.e. dans l'espace standard MNI par exemple). Elle se compose d'un maillage triangulaire dont les sommets, appelés « vertices », symbolisent les sources corticales. La seconde étape est le recalage de la position des électrodes de l'EEG sur l'IRM anatomique grâce aux points fiduciaux (nasion et points pré-auriculaires). Ce recalage permet d'avoir les électrodes de l'EEG et les sources corticales dans le même système de coordonnées $[x, y, z]$. La dernière étape est la construction du modèle de tête (ou matrice de gain G) qui décrit la contribution de chaque source corticale à chaque électrode de l'EEG étant

donné la géométrie de la tête et la conductivité des différents tissus de la tête. Les méthodes BEM (« Boundary element method » ; Fuchs et al., 2001) et FEM (« Finite element method » ; Thevenet et al., 1991) sont les plus utilisées pour construire le modèle de tête. Le modèle direct est alors un modèle linéaire défini comme :

$$Y = GX + n, \quad (10)$$

avec trois dimensions composant les variables du modèle : N , le nombre d'électrodes ; T , le nombre d'échantillons de temps et M , le nombre de sources corticales sur la surface corticale (i.e. le nombre de vertices décrivant la surface corticale). Ainsi, Y est la matrice de taille $N \times T$, contenant les observations EEG, G est la matrice de gain de taille $N \times M$, qui décrit la contribution de chaque source corticale à chaque électrode, X est la matrice (inconnue) de taille $M \times T$ contenant l'évolution temporelle de l'activité cérébrale de chaque source corticale de taille $M \times T$ et n est la matrice de bruit de taille $N \times T$, non-corrélée avec les observations (Figure 25).

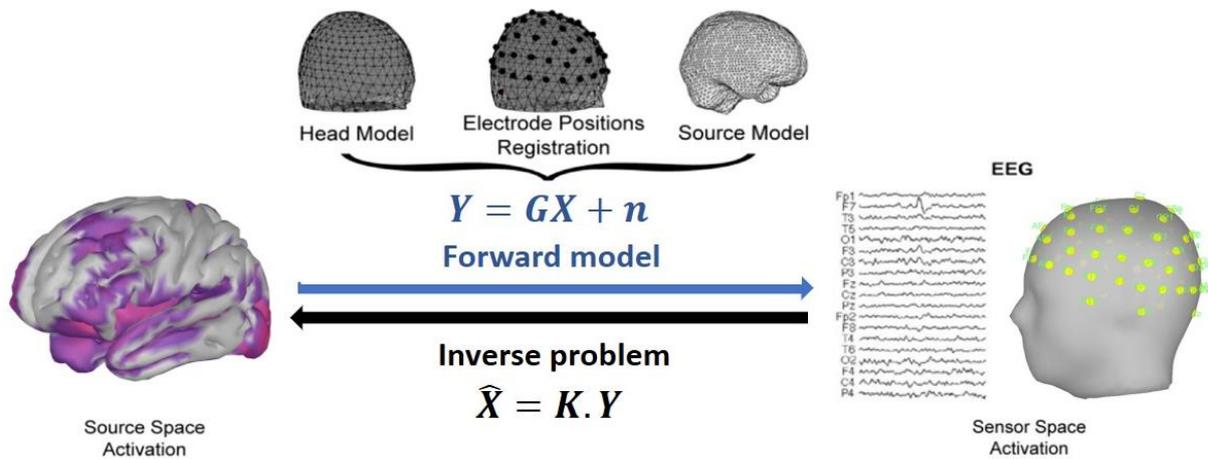


Figure 25. Représentation schématique des deux étapes de modélisation pour la résolution du problème inverse en EEG. La première étape est la définition du modèle direct (*forward model*) qui vise à estimer les courants électriques neuronaux au niveau des sources corticales étant donné les propriétés physiques et électromagnétiques de la tête. La seconde étape est la résolution du problème inverse (*inverse problem*) qui revient à estimer les sources corticales à l'origine des signaux enregistrés au niveau des électrodes.

Dans un second temps, la résolution du problème inverse requiert d'inverser la matrice de gain G , seulement celle-ci est mal-conditionnée car le nombre de sources corticales est très supérieur au nombre d'électrodes et donc non-inversible directement. Il est nécessaire, pour

résoudre ce problème inverse, d'ajouter des informations supplémentaires sous la forme de contraintes *a priori* sur la distribution d'activité des sources corticales. L'inversion de G dépend alors du choix de la matrice de covariance des sources corticales qui contient les contraintes *a priori* sur les distributions d'activité des sources corticales. La résolution du problème inverse revient à trouver (Wang et al., 1992) :

$$\hat{X} = K.Y, \quad (11)$$

$$\hat{X} = \overbrace{RG'(GRG' + \lambda^2 C)^{-1}}.Y, \quad (12)$$

avec K un opérateur inverse, contenant les contraintes *a priori* sur les distributions d'activité des sources corticales, et qui, appliqué au signal observé dans l'espace des électrodes, donne une estimation de l'activité cérébrale des sources corticales qui en serait l'origine ; R , la matrice de covariance des sources corticales, de taille $M \times M$, contenant les contraintes *a priori* sur la distribution d'activité des sources corticales ; C , la matrice de covariance du bruit des électrodes, de taille $N \times N$; et λ le paramètre de régularisation. La matrice de covariance des sources R encode la variation de chaque source corticale par rapport à chacune des autres sources corticales tandis que la matrice de covariance du bruit C encode la variation du bruit de chaque électrode par rapport à chacune des autres électrodes ; elle est estimée durant une période de repos.

La résolution de ce problème inverse se réduit alors à trouver une bonne estimation de l'opérateur inverse K contenant les contraintes *a priori* sur la distribution d'activité des sources corticales. Les différentes méthodes de reconstruction de sources diffèrent dans le choix et l'implémentation de ces contraintes *a priori* sur les distributions d'activité des sources corticales (Figure 25).

3.2. Méthodes de reconstruction de sources

Dans cette partie, nous présentons la méthode classique de reconstruction de sources, « Minimum Norm Estimates » (MNE, Hämäläinen & Ilmoniemi, 1994) que nous avons utilisée ainsi que des méthodes de reconstruction de sources informées par l'IRMF, comme la méthode « Functional Area Source Correlation Constraints » (FACE, Cottureau et al., 2012), la méthode bayésienne « Multiple Sparse Priors » (MSP, Friston et al., 2008; Henson et al., 2010, 2011) et la méthode « Spatial Sparsity in the Source Space » (S4, Samadi et al., 2016). Cette dernière méthode sera plus particulièrement décrite puisqu'elle a été également utilisée pour ce travail.

Minimum Norm Estimates (MNE)

Une des premières méthodes de reconstruction de sources et la plus classique, est la méthode MNE (Hämäläinen & Ilmoniemi, 1994) dont les contraintes *a priori* sur la distribution d'activité des sources corticales sont uniquement de nature statistique. La méthode MNE estime la distribution de l'activité des sources corticales par une estimation linéaire régularisée (norme L_2) qui doit minimiser l'amplitude globale de l'activité des sources corticales et dans le même temps maximiser la ressemblance entre l'activité cérébrale estimée et celle observée. Par conséquent, la méthode MNE favorise les sources corticales dites « surfaciques » au détriment des sources corticales « profondes » qui sont moins bien estimées. Ainsi, cette méthode a tendance à produire des solutions qui lissent l'activité cérébrale sur de grandes régions de la surface corticale.

Plus spécifiquement, dans le cas de cette méthode MNE, il n'y a pas de contraintes *a priori* de nature spatiale sur la distribution d'activité des sources corticales, la matrice de covariance des sources R (dans l'équation 8) est égale à la matrice identité, c.-à-d. que les sources corticales sont considérées comme non-corrélées et ayant toutes approximativement la même variance *a priori*.

Functional Area Source Correlation Constraints (FACE)

La méthode FACE (Cottreau et al., 2012) introduit des contraintes *a priori* de nature spatiale dans la matrice de covariance des sources R sous la forme de localisation d'aires cérébrales fonctionnelles issues de l'IRMf (Figure 26a). D'abord, pour chaque participant, les aires cérébrales fonctionnelles d'intérêt (fROI), c.-à-d. des aires cérébrales sur lesquelles il y a des hypothèses d'activation (ou parfois de non-activation) *a priori*, sont définies en IRMf en lien avec l'expérience d'intérêt en EEG. Par exemple, pour une expérience d'intérêt en EEG portant sur la vision des couleurs, les fROI définies en IRMf seront les aires visuelles primaires V1, V2 et l'aire sensible à la couleur V4 car il y a l'hypothèse *a priori* que ces aires sont actives lorsque nous percevons des couleurs. Cette méthodologie peut s'appliquer à d'autres domaines cognitifs que le domaine visuel, comme le langage, la mémoire, l'action motrice, l'audition, etc. Ensuite, pour chaque fROI, une matrice de covariance des sources (R_{fROI}) va être construite d'après la distance géodésique entre chaque source corticale au sein de la fROI (Figure 26b). Enfin chaque matrice de covariance des sources R_{fROI} est intégrée sous la forme de sous-matrice dans la matrice générale de covariance des sources R (Figure 26c). Les auteurs proposent alors quatre manières différentes de construire la matrice générale de covariance des

sources R selon le poids donné aux éléments diagonaux et leurs voisins dans les sous-matrices de covariance des sources R_{fROI} .

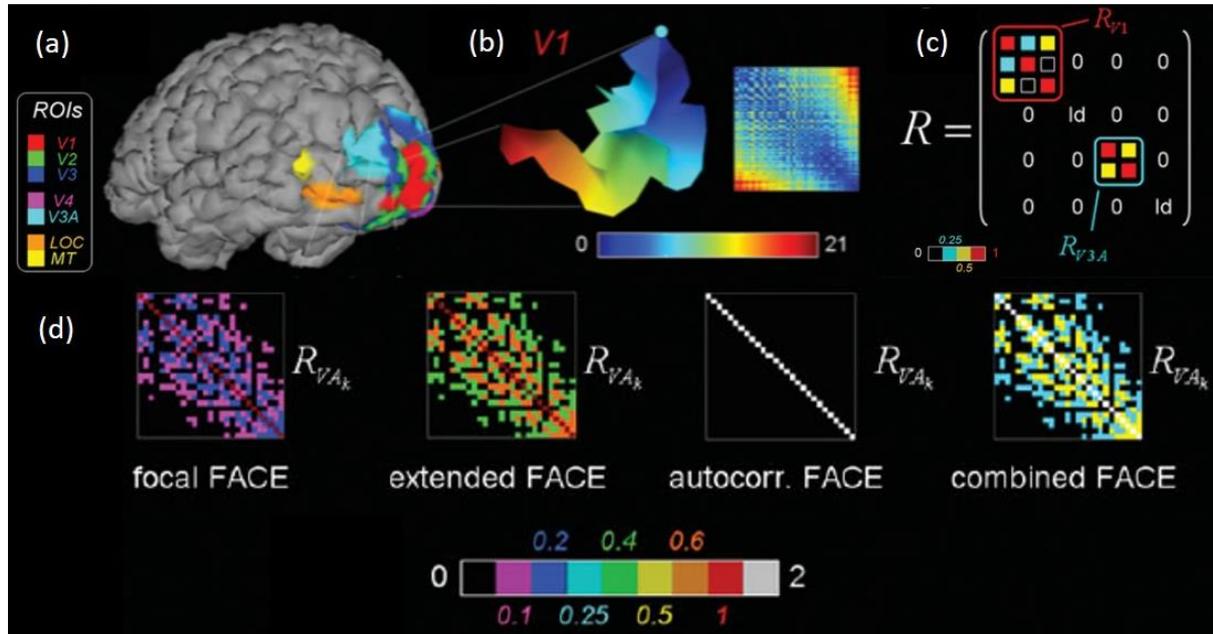


Figure 26. Représentation schématique de la construction de la matrice générale de covariance des sources R . (a) Localisation sur la surface corticale des différentes fROI, dans cet exemple, ce sont les aires cérébrales de la vision qui sont utilisées comme contraintes *a priori* de nature spatiale. (b) Exemple de construction de la matrice de covariance des sources spécifique à l'aire V1 (R_{V1}) d'après la distance géodésique entre chaque source corticale à une source corticale choisie (ici le point en bleu clair). (c) Exemple de matrice de covariance des sources générale R après intégration des sous-matrices correspondant à l'aire V1 (R_{V1}) et à l'aire V3 (R_{V3a}). (d) Représentation schématique des quatre manières différents de construire les sous-matrices de covariance des sources R_{fROI} selon le poids donné aux éléments diagonaux et à leurs voisins. Adaptée de Cottreau et al., (2012).

Premièrement, la construction « Focal FACE » qui suppose des corrélations des activations cérébrales sur de toutes petites régions dans la fROI, obtenues par exemple lorsque le champ visuel est stimulé par de petits objets. Deuxièmement, la construction « Extended FACE » qui modélise plutôt une corrélation large et étendue des activations cérébrales dans la fROI, obtenue par exemple par une stimulation plus globale du champ visuel. Troisièmement, la construction « Autocorrelated FACE » qui, contrairement aux deux premières constructions, ne considère pas les corrélations des activations cérébrales au sein de la fROI mais suppose une autocorrélation dans les aires visuelles. Une autocorrélation égale à 1 reviendrait à l'estimation de la solution proposée par la méthode MNE. Les auteurs de la méthode FACE préconisent une valeur d'autocorrélation maximale de 2 ou 3 dans les fROI afin de ne pas rater les activations cérébrales qui peuvent être présentes en dehors des fROI. Enfin la construction « Combined FACE » qui combine les autocorrélations de la construction « Autocorrelated FACE » et les

corrélations au sein de la fROI entre les constructions « Focal FACE » et « Extended FACE ». Ces quatre méthodes de construction des sous-matrices de covariance des sources R_{fROI} , qui se différencient par le poids donné aux éléments diagonaux et leurs voisins, sont représentées à la Figure 26d.

Multiple Sparse Priors (MSP)

Une autre façon d'introduire des contraintes *a priori* de nature spatiale sur la distribution d'activité des sources corticales est proposée par la méthode bayésienne MSP (Friston et al., 2008; Henson et al., 2010, 2011). Cette méthode encourage particulièrement les solutions parcimonieuses (i.e. seulement quelques sources corticales sont actives à un moment donné) pour la reconstruction. Pour cela, la méthode MSP considère la matrice de covariance des sources R comme la combinaison linéaire de plusieurs matrices de covariance intégrant les contraintes spatiales *a priori* correspondant à des régions focales et étendues qui sont appelées des « patches ». La combinaison linéaire est pondérée par des hyperparamètres. Ainsi, pour $i = 1 \dots N_p$ avec N_p le nombre de patches, l'estimation de la matrice de covariance des sources R , se fait par :

$$R = \sum_{i=1}^{N_p} h_i Q_i, \quad (13)$$

avec chaque Q_i , une matrice de covariance des sources *a priori* de taille $M \times M$ représentant une région focale (patch) de la surface corticale susceptible d'être activée et pondérée par h_i son hyperparamètre. Le nombre de patches N_p ainsi que leur taille sont définis selon des connaissances *a priori* sur l'activité cérébrale des sources corticales et leur distribution spatiale sur la surface corticale (López et al., 2012, 2014). L'un des points importants de cette méthode est d'optimiser l'ensemble des patches aboutissant aux matrices Q_i par l'intermédiaire des hyperparamètres h_i . Les hyperparamètres h_i vont déterminer quelles sont les matrices Q_i qui fournissent les solutions les plus parcimonieuses pour la résolution du problème inverse. De ce fait, les patches correspondants qui ne sont pas utiles pour le modèle ne seront pas retenus et la solution optimale du modèle ne comportera que les patches ayant les plus forts hyperparamètres. Dans cette méthode, c'est donc le poids donné à chaque patch qui va déterminer la localisation des sources reconstruites. L'ajout d'informations *a priori* extérieures, comme des informations

de localisation fonctionnelles issues de l'IRMf par exemple, se fait simplement par l'ajout de patches supplémentaires pour le calcul de la matrice de covariance des sources R .

Spatial Sparsity in the Source Space (S4)

Dans le cas des méthodes préalablement citées, la reconstruction de sources est appliquée sur des données EEG (Y) correspondant à un protocole expérimental d'intérêt différent de celui utilisé en IRMf pour obtenir les contraintes spatiales *a priori*. Au contraire, la méthode « Spatial Sparsity in the Source Space » (S4, Samadi et al., 2016) de reconstruction de sources a été conçue en considérant l'utilisation conjointe de données en EEG et en IRMf issues du même protocole expérimental, réalisé séquentiellement en EEG et en IRMf. Cela permet d'obtenir les mêmes marqueurs temporels en EEG et en IRMf afin de former les mêmes contrastes d'intérêt en EEG et en IRMf et de reconstruire la part de l'information EEG qui est la plus corrélée avec l'information en IRMf suivant ce contraste. Cette méthode, comme la méthode MSP, fait l'hypothèse que l'activité cérébrale est parcimonieuse. Cette hypothèse sera introduite dans l'algorithme de minimisation pour l'inversion du modèle direct. Ainsi, la méthode S4 projette le modèle direct et effectue son inversion dans un espace de dimension réduite, qui est l'espace des sources EEG les plus corrélées avec le contraste d'intérêt de la tâche expérimentale (espace des sources HCTP, « Highly Correlated with interested Task Paradigm ») à l'inverse des méthodes préalablement citées qui effectuent cette inversion dans l'espace des électrodes.

La méthode S4 comporte trois étapes principales : (1) trouver les sources EEG pour définir l'espace des sources HCTP grâce à un algorithme de séparation de sources avec référence ; (2) projeter le modèle direct sur ce nouvel espace des sources HCTP ; et (3) résoudre le problème inverse dans cet espace des sources HCTP en intégrant les contraintes spatiales *a priori* dans la pondération du terme de pénalité conduisant à la solution d'estimation de la carte spatiale de l'activité cérébrale reconstruite (Figure 27).

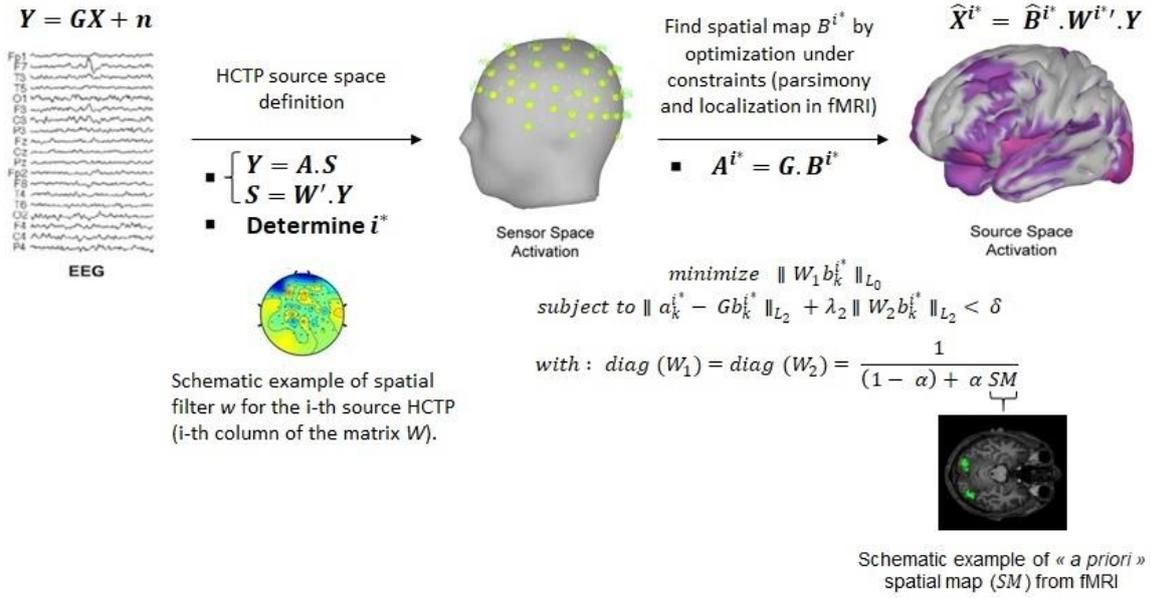


Figure 27. Représentation schématique des différentes étapes de la méthode S4 de Samadi et al., (2016).

La première étape consiste à trouver les sources HCTP pour définir l'espace des sources HCTP. L'hypothèse est que les sources EEG S expliquent les données Y observées dans l'espace des électrodes via une matrice de mélange A de taille $N \times N$:

$$Y = A \cdot S, \quad (14)$$

L'objectif est de trouver les sources EEG, à partir des combinaisons spatiales des électrodes, qui vont maximiser leur rapport de variance entre deux conditions, une condition d'intérêt et une condition contrôle. Pour cela, les sources EEG sont extraites du signal EEG grâce à un algorithme de séparation de sources avec référence, appelé R-SS, utilisant la décomposition en valeurs propres généralisées (GEVD) (Samadi et al., 2013). Les sources EEG sont classées par ordre décroissant selon leur rapport de variance. Elles seront appelées les sources HCTP. Le principe de l'algorithme est de trouver pour chaque source, le filtre spatial w , tel qu'il maximise le rapport de variance entre les deux conditions :

$$\lambda(w) = \frac{w' \cdot \widehat{R}_1 \cdot w}{w' \cdot \widehat{R}_2 \cdot w} \quad (15)$$

avec \widehat{R}_l , $l = 1, 2$, la matrice de covariance de taille $N \times N$ dans chacune des deux conditions. Les sources sont ensuite rangées par valeur décroissante de leur valeur propre $\lambda(w)$ et les

coefficients des filtres spatiaux w sont rangés en colonnes pour former la matrice W . Cette matrice W est la matrice de passage de l'espace des électrodes à l'espace des sources HCTP, définissant le projecteur spatial de l'espace des électrodes à l'espace des sources HCTP :

$$S = W'.Y, \quad (16)$$

avec S , la matrice des décours temporels des N sources HCTP estimées, de taille $N \times T$. La matrice de mélange est alors estimée par $A = (W')^{-1}$. Dans cet algorithme, le choix du nombre de sources HCTP (noté i^*) est un paramètre important à déterminer. Il est possible de le déterminer de trois façons différentes :

1. *a priori*, en le surévaluant à une valeur constante fixée de manière heuristique ;
2. *a posteriori*, grâce à des métriques d'évaluation des résultats en se donnant une vérité terrain ;
3. *a priori*, selon un critère de classification bayésien comme le propose Samadi et al., (2016).

Le choix du nombre de sources HCTP a un impact sur le temps de calcul puisque la méthode d'inversion est effectuée séquentiellement et indépendamment pour chacune des sources HCTP depuis la première jusqu'à la dernière choisie. Dans la deuxième façon, on choisit de reconstruire sur un nombre maximum de sources HCTP suffisant puis *a posteriori* le nombre de sources HCTP retenu serait celui qui maximise l'évaluation *a posteriori*. La troisième façon est celle proposée par Samareh Samadi (2019). Pour cela, les valeurs propres λ sont utilisées comme une mesure de la pertinence des sources HCTP d'appartenir à la condition d'intérêt. La probabilité de chaque source HCTP d'appartenir à la condition d'intérêt (ω_1) est calculée comme :

$$p(s^i \in \omega_1) = \frac{\lambda_i}{\sum_{j=1}^N \lambda_j}, \quad (17)$$

avec $\lambda_i, i = 1, \dots, N$ les valeurs propres des N sources HCTP. Considérons que les i premières sources sont à retenir comme source HCTP. Ainsi les i premières sources appartiendront à la classe ω_1 et toutes les suivantes à la classe complémentaire ω_2 . Trouver le nombre optimal de sources revient à trouver i^* minimisant la probabilité d'erreur ainsi calculée :

$$P_{error}(i) = p(s^i \in \omega_2 | \omega_1).p(\omega_1) + p(s^i \in \omega_1 | \omega_2).p(\omega_2), \quad (18)$$

avec $p(s^j \in \omega_2 | \omega_1) = 1 - p(s^j \in \omega_1)$ et $p(s^j \in \omega_1 | \omega_2) = 1 - p(s^j \in \omega_2)$; $p(\omega_1) = \frac{i}{N}$ et $p(\omega_2) = \frac{N-i}{N}$, les probabilité a priori d'appartenir respectivement à la condition d'intérêt et à la condition contrôle. Le nombre i^* de sources à conserver est alors celui qui minimise cette probabilité d'erreur de classification telle que : $i^* = \arg \left[\min_i P_{error}(i) \right]$.

Après avoir estimé le nombre i^* de sources à conserver, la deuxième étape est donc de projeter le modèle direct (équation 6) sur ce nouvel espace des sources HCTP. En ne considérant que le nombre i^* de sources HCTP, cette projection s'écrit :

$$\hat{X}^{i^*} = B^{i^*} \cdot S^{i^*}, \quad (19)$$

avec B^{i^*} , le projecteur spatial (inconnu) de taille $M \times i^*$, des i^* sources HCTP, dans l'espace des sources corticales ; et S^{i^*} , la matrice de taille $i^* \times T$, contenant le décours temporel des i^* sources HCTP. Résoudre le problème inverse dans l'espace des sources HCTP revient alors à trouver B^{i^*} en projetant le modèle direct (équation 14) dans l'espace des sources HCTP par multiplication avec la matrice S^{i^*} . En considérant les sources HCTP comme étant non-corrélées et normalisées ($S^{i^*} S^{i^*'} \sim Id$) et non-corrélées avec le bruit ($n S^{i^*'} \sim 0$), sachant que les sources HCTP non retenues (de rang supérieur à i^*) sont orthogonales à celles retenues ($S^{i^*} S^{\bar{i}^*'} \sim Id$), nous obtenons :

$$Y \cdot S^{i^*'} = G \cdot X \cdot S^{i^*'} + n S^{i^*'}, \quad (20)$$

sachant que $\hat{X} = B^{i^*} \cdot S^{i^*} + B^{\bar{i}^*} \cdot S^{\bar{i}^*}$, alors :

$$A^{i^*} = G \cdot B^{i^*}, \quad (21)$$

L'équation 21 détermine A^{i^*} , la matrice de mélange. Comme l'activité cérébrale est localisée, la matrice B^{i^*} est parcimonieuse et représente les contributions des sources corticales reliées aux sources HCTP.

La dernière étape consiste à résoudre le problème inverse (équation 19) dans cet espace des sources HCTP en intégrant les contraintes spatiales *a priori* dans la pondération du terme

de pénalité conduisant à la solution pour obtenir chaque carte spatiale B^{i*} des contributions aux activités cérébrales. L'objectif est de minimiser les contributions dans les régions qui se trouvent en dehors des *a priori* spatiaux obtenus par IRMF. Pour cela, il faut minimiser conjointement le terme d'attachement aux données et le terme de pénalisation qui contient les contraintes spatiales. Dans le cas de la méthode S4, l'optimisation se fait grâce à la norme L_0 pour promouvoir les solutions parcimonieuses avec la concentration des contributions sur un nombre réduit de sources corticales, telles que :

$$\begin{aligned} & \text{minimiser} \quad \| W_1 b_k^{i*} \|_{L_0} \\ & \text{considérant} \quad \| a_k^{i*} - G b_k^{i*} \|_{L_2} + \lambda_2 \| W_2 b_k^{i*} \|_{L_2} < \delta \end{aligned} \quad (22)$$

avec b_k^{i*} , la k -ième colonne de la matrice B^{i*} ; a_k^{i*} , la k -ième colonne de la matrice A^{i*} et W_1, W_2 , les matrices de pondération contenant les *a priori* spatiaux issus de l'IRMF. Le paramètre λ_2 sert à régler la pondération entre, le terme d'attachement aux données ($\| a_k^{i*} - G b_k^{i*} \|$) et le terme de pénalisation contenant les contraintes spatiales ($\| W_2 b_k^{i*} \|$). Notons que l'implémentation de la minimisation de $\| W_1 b_k^{i*} \|_{L_0}$ a été effectuée par l'algorithme WENO « Weighted Elastic Net » (Babaie-Zadeh et al., 2012; Hong & Zhang, 2010), en remplaçant la minimisation d'une norme L_0 par une norme L_1 pondérée.

L'information spatiale issue de l'IRMF se trouve sous la forme d'un vecteur SM de taille $M \times 1$, dont les valeurs sont normalisées entre 0 et 1. La pondération de la carte spatiale se calcule par relation inverse avec cette carte spatiale (SM) comme :

$$\text{diag} (W_1) = \text{diag} (W_2) = \frac{1}{(1 - \alpha) + \alpha SM} \quad (23)$$

pour obtenir la diagonale de la matrice de pondération. En effet, pour les vertices activés dans la carte spatiale et avec une valeur forte de α , leur pondération sera faible, alors que pour les vertices non activés, leur pondération sera plus importante. Ainsi la minimisation de la norme pondérée du vecteur $\| b_k^{i*} \|$ va promouvoir des composantes de valeur d'autant plus faible que la pondération est forte, c'est-à-dire que l'activité dans la carte spatiale de l'IRMF SM sera faible. α est un paramètre important de la méthode S4, à fixer par l'utilisateur. Plus sa valeur est proche de 1, plus la confiance dans la carte spatiale de l'IRMF sera élevée. Quand $\alpha = 1$, la

confiance est maximale et contraint très fortement le support spatial de la reconstruction, à la carte spatiale de l'IRMf. A l'inverse, quand $\alpha = 0$, la confiance est nulle et la carte spatiale de l'IRMf n'est donc pas prise en compte pour les résultats et la reconstruction s'effectue sans distinction sur toute la surface corticale.

Ensuite, nous obtenons un nombre de cartes spatiales ($b_k^{i^*}$ pour k allant de 1 à i^*) de l'activité cérébrale correspondant aux i^* sources HCTP. L'ensemble de ces cartes spatiales forme la matrice \hat{B}^{i^*} , colonne par colonne. La reconstruction temporelle de l'activité cérébrale au niveau des sources corticales \hat{X}^{i^*} peut alors être estimée telle que :

$$\hat{X}^{i^*} = \hat{B}^{i^*} \cdot W^{i^*} \cdot Y \quad (24)$$

Il faut se rappeler qu'à travers le filtrage spatial W^{i^*} , seulement la part du signal EEG Y qui explique le plus le contraste entre la condition d'intérêt et la condition contrôle est reconstruite. Enfin pour obtenir l'activité spatiale globale à la surface corticale qui explique le plus le contraste entre les deux conditions, il faut combiner en une seule carte, les i^* cartes spatiales des sources HCTP contenues dans la matrice B^{i^*} . Pour cela la méthode S4 utilise l'optimisation multi-critères de Pareto, pour obtenir une carte spatiale unique combinant les cartes spatiales des i^* sources HCTP ($b_k^{i^*}$ pour k allant de 1 à i^*) (Deb, 2003). Pour une optimisation multi-critères par Pareto, il n'y a pas de solution unique individuelle pour chaque critère, mais un ensemble de solutions, appelés « Fronts de Pareto ». La notion de dominance permet de définir les différents fronts de Pareto. Dans le cas où l'on cherche à maximiser l'optimisation multi-critères, une configuration A sera meilleure qu'une configuration B si A domine B : (1) soit parce que tous les critères de A sont plus grands que ceux de B ; ou (2) soit parce que les critères de A et de B sont égaux et qu'il existe au moins un critère de A qui soit plus grand que celui de B. Ainsi A et B sont non-dominés entre eux s'il n'est pas possible de choisir. Dans le cas de la méthode S4, cette optimisation multi-critères de Pareto est effectuée deux fois, une première fois pour avoir les contributions positives et une deuxième fois pour avoir les contributions négatives.

4. Conclusion

Pour conclure, deux types d'analyses sont couramment utilisées pour les signaux en EEG. D'abord, l'analyse des potentiels évoqués qui sert à étudier principalement, le déroulement temporel du traitement de l'information visuelle. Les composantes des potentiels évoqués sont représentatives d'un ou de plusieurs processus cognitifs sous-jacents. Dans le cadre de vision, il est possible de distinguer les potentiels évoqués par une stimulation visuelle externe (ERP), synchronisés sur l'apparition du stimulus visuel, de ceux évoqués par des mouvements oculaires (ESRP et ERFP) synchronisés sur la saccade ou sur la fixation. L'estimation de ces potentiels évoqués nécessite de prendre en compte deux problèmes : le recouvrement et l'influence de covariables sur l'amplitude et la forme de ces potentiels. Pour prendre en compte le problème de recouvrement, le Modèle Linéaire Général (GLM) a été proposé pour l'estimation des potentiels évoqués tandis que l'estimation par régression Spline permet de prendre en compte en plus l'influence d'une covariable.

Ensuite, l'analyse de l'EEG par reconstruction de sources permet de trouver, sur le cerveau, la localisation des sources corticales qui sont responsables de l'activité enregistrée en EEG. En plus de l'information temporelle, ces méthodes permettent d'accéder à l'information spatiale des régions du cerveau (i.e. les sources corticales) responsables des signaux enregistrés sur les électrodes en EEG. Pour cela, il faut résoudre un problème inverse qui est mal posé et il est donc nécessaire d'ajouter des contraintes *a priori* sur la distribution spatiale des sources corticales. Les différentes méthodes de reconstruction de sources EEG se distinguent dans le choix de ces contraintes, leur implémentation mais également dans leur paramètre de régularisation. Ainsi, la méthode MNE utilise des contraintes *a priori* de nature statistique sur la distribution d'activité des sources corticales tandis que les méthodes FACE, MSP et S4, utilisent en plus, des contraintes *a priori* de nature spatiale pouvant provenir de l'IRMf par exemple. Elles se distinguent entre elles par l'implémentation de ces contraintes spatiales *a priori* dans la matrice de covariance des sources. Pour finir, ces méthodes se distinguent également par le paramètre de régularisation qu'elles utilisent. Les méthodes MNE et FACE, utilisent la norme L_2 qui amènent des solutions plus lisses et étendues sur de grandes régions tandis que la méthode S4, utilise la norme L_0 qui permet de promouvoir les solutions parcimonieuses avec la concentration de l'activité cérébrale sur des régions plus focales du cerveau. Quant à la méthode MSP, la régularisation se fait par l'intermédiaire des hyperparamètres, qui vont promouvoir les solutions les plus parcimonieuses pour la résolution du problème inverse.

PARTIE 2

Première contribution neuroscientifique : Etude des corrélats neuronaux de la perception intra- saccadique du mouvement (1^{ère} étude de 2019)

Dans cette deuxième partie du manuscrit, nous présentons nos premiers travaux sur les corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement. Ces travaux ont fait l'objet d'une publication « *Neural correlates of intra-saccadic motion perception* » dans la revue « *Journal Of Vision* ». L'article original est présenté en Annexe 1.

L'objectif de cette première étude était de faire une première exploration des corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement en utilisant des enregistrements conjoints en EEG et en oculométrie. Pour cela, nous avons répliqué le paradigme psychophysique initial de Castet & Masson, (2000) en l'adaptant à l'expérience en EEG. Dans cette première expérience, nous avons estimé les potentiels évoqués à l'apparition de la saccade (ESRP) dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources, après reconstruction de sources avec la méthode MNE. Le but était : (1) de démontrer l'implication, durant la saccade, des aires visuelles primaires V1-V2 et de l'aire sensible au mouvement MT/V5, qui transmettent les informations de mouvement sur la voie magnocellulaire ; et (2) de confirmer les résultats psychophysiques précédemment obtenus par Castet & Masson, (2000).

Cette deuxième partie du manuscrit est composée de trois chapitres. Dans le Chapitre 4, nous décrivons le protocole expérimental mis en place ainsi que la méthodologie pour l'acquisition et le prétraitement des données EEG, oculométriques et comportementales. Dans le Chapitre 5, nous présentons les résultats oculométriques, comportementaux et EEG, dans l'espace des électrodes, par analyse des potentiels évoqués, et dans l'espace des sources, par reconstruction de sources EEG avec la méthode MNE. Enfin, dans le Chapitre 6, nous discuterons des résultats présentés.

Chapitre 4 : Description de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement (1^{ère} étude)

L'objectif de ce chapitre est de décrire le protocole expérimental et la méthodologie pour l'acquisition et le prétraitement des données EEG, oculométriques et comportementales, de la première étude de perception intra-saccadique du mouvement réalisée en 2019.

Toutes les passations expérimentales de cette expérience ont été réalisées par Adrien Rabier et Violette Allam, étudiants ingénieurs en 2019 et Anne Guerin-Dugué. Le programme de génération du stimulus et de l'expérience a été écrit par Bastien Faure-Brac, étudiant ingénieur en 2018.

1. Description de l'expérience

1.1. Participants

Au total, 21 personnes (9 femmes et 12 hommes ; moyenne d'âge \pm SD : $21,6 \pm 2,4$ ans) ont participé à cette première expérience. Tous les participants avaient une vision normale ou corrigée à la normale, étaient naïfs quant à l'objectif de l'expérience et avaient déclaré qu'ils n'étaient pas sous traitement médical et qu'ils n'avaient pas d'antécédents de troubles psychiatriques ou neurologiques. L'étude a été approuvée par le comité d'éthique (CERNI) du Pôle Grenoble Cognition (n° IRB : IRB00010290-2017-12-12-29) et menée selon les principes exprimés dans la Déclaration d'Helsinki. Tous les participants ont donné leur consentement écrit et éclairé avant le début des expériences et ont été indemnisés pour leur participation.

Seules les données de 19 participants ont été analysées. Un participant a été exclu car il avait mal compris la tâche et une autre a été exclu car ses données étaient inexploitables dû à un bruit excessif dans le signal EEG.

1.2. Protocole expérimental

Stimulus visuel

Le stimulus visuel que nous avons utilisé était le même que le stimulus présenté dans l'expérience initiale de Castet & Masson, (2000). Il s'agissait d'un réseau sinusoïdal vertical en BF_s ($F_s = 0,17$ cy/°), avec une vitesse élevée ($V_{stim} = 360$ °/s) et se déplaçant de la gauche vers la droite, dans le même sens que la saccade. Cette condition sera appelée la condition Stimulus. Une condition Control a été ajoutée afin de comparer les activités EEG ne pouvant pas induire

de perception intra-saccadique avec les mêmes mouvements oculaires qu'en condition Stimulus. Dans cette condition Control, le stimulus présenté était un réseau sinusoïdal horizontal se déplaçant du bas vers le haut, dans un sens orthogonal à la saccade. La fréquence spatiale F_s et la vitesse V_{stim} étaient les mêmes que pour le stimulus dans la condition Stimulus. La fréquence temporelle F_T de ces deux stimulus était élevée et égale à 61,2 Hz (équation 2). Le stimulus avait une luminance moyenne de 22 cd/m² avec un contraste variant entre 0 et 17 %, défini tel que : $C_m = \frac{L_{max} - L_{min}}{L_{max} + L_{min}}$.

Chaque essai durait entre 3300 et 3500 ms et était divisé en cinq périodes, basées sur l'évolution temporelle du contraste du stimulus visuel, représenté schématiquement à la Figure 28a. Durant la première période, appelée « contraste nul » (null contrast), entre les temps T_0 et T_1 , le contraste du stimulus était nul et le fond était gris uniforme avec une luminance moyenne de 22 cd/m². Deux marqueurs isoluminants (22 cd/m²), une croix rouge et un point vert, ont été ajoutés sur ce fond gris uniforme. Ils ont été positionnés de manière équidistante au centre de l'écran, respectivement à gauche et à droite, à une distance aléatoire comprise entre 1,5 et 6,5°. Cette période durait 600 ms. Durant la seconde période, appelée « montée du contraste » (raising contrast), entre les temps T_1 et T_2 , le contraste du stimulus augmentait de 0 à 17 % en utilisant le profil de montée d'une fonction cosinus. Quand le contraste du stimulus avait atteint son maximum au temps T_2 , la croix rouge se transformait en point rouge. Cette transformation de la croix rouge en point rouge était l'indice visuel pour que le participant exécute sa saccade vers le point vert. Cette période avait une durée aléatoire échantillonnée suivant une distribution uniforme entre 400 et 600 ms. Durant la troisième période, appelée « contraste constant » (constant contrast), entre les temps T_2 et T_3 , le contraste du stimulus était maximal et restait constant avec une luminance variant entre 25,74 cd/m² et 18,26 cd/m² (i.e. entre $(1 + 0,17) \times 22$ et $(1 - 0,17) \times 22$). Cette période durait 1500 ms. Durant la quatrième période, appelée « contraste descendant » (decreasing contrast), entre les temps T_3 et T_4 , le contraste du stimulus diminuait de 17 à 0 % en utilisant le profil de descente d'une fonction cosinus. Cette période durait 500 ms. Enfin durant la dernière période, appelée « contraste nul » (null contrast), entre les temps T_4 et T_5 , le contraste du stimulus était nul et la luminance du fond uniforme gris était constante à 22 cd/m². Cette période durait 300 ms.

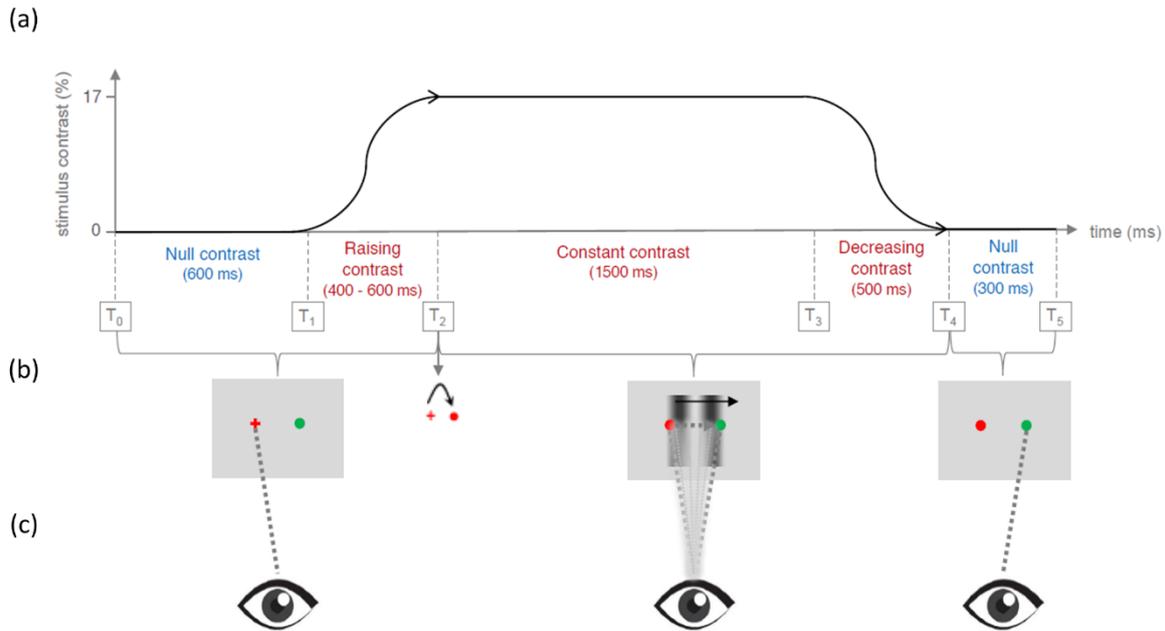


Figure 28. Illustration schématique de la stimulation visuelle durant un essai. (a) Représentation de l'évolution temporelle du contraste du stimulus visuel, de 0 à 17 %. (b) Disposition des éléments visuels sur l'écran dans la condition Stimulus au cours du temps. Pendant les périodes de stabilisation du regard (entre T_0 et T_2 , et entre T_4 et T_5), il y avait sur l'écran uniquement une croix rouge et un point vert sur un fond gris uniforme. Au moment T_2 , la croix rouge se transformait en point rouge. Cette transformation était l'indice visuel pour exécuter la saccade. Enfin entre les temps T_2 et T_4 , il y avait sur l'écran, en plus du point rouge et du point vert, le stimulus visuel qui se déplaçait de gauche à droite, représenté par une flèche noire. (c) Illustration de la position des yeux durant un essai. Entre les temps T_0 et T_2 , les yeux étaient fixés sur la croix rouge. Puis au temps T_2 , à l'apparition de l'indice visuel, le participant exécutait une saccade du point rouge vers le point vert. Enfin les yeux restaient fixés sur le point vert entre les temps T_4 et T_5 .

Au début de chaque essai, le participant devait stabiliser son regard sur la croix rouge à gauche de l'écran. Puis, lorsque la croix rouge se transformait en point rouge, celui-ci devait exécuter une saccade le plus naturellement possible vers le point vert à droite de l'écran. Une fois la saccade exécutée, le participant devait stabiliser son regard sur le point vert (Figure 28c).

Deux conditions visuelles ont été implémentées, qui se différençaient par l'orientation spatiale et la direction temporelle du stimulus. Dans la condition Stimulus, le stimulus était le réseau sinusoïdal vertical se déplaçant de la gauche vers la droite, dans le même sens que la saccade exécutée par les participants. Comme le stimulus et la saccade exécutée étaient dans la même direction, il était possible de percevoir le mouvement du stimulus pendant la saccade selon la vitesse de l'œil (cf. Chapitre 2 point 3.1). Dans la condition Control, à l'inverse, le stimulus était un réseau sinusoïdal horizontal se déplaçant du bas vers le haut, dans une direction orthogonale à la saccade exécutée. Dans cette condition, le fait que le stimulus et la saccade soient dans des directions orthogonales ne permettait pas de percevoir le mouvement du stimulus pendant la saccade. Ces deux conditions ont été contrebalancées aléatoirement pour

chaque participant. L'évolution temporelle du contraste du stimulus était la même dans les deux conditions.

Le stimulus a été créé via un programme écrit en langage Python. La boîte à outils *Psychopy* a été utilisée pour contrôler l'évolution temporelle du stimulus tandis que la boîte à outils *Pylink* a été utilisée pour contrôler l'oculomètre. Tous les paramètres définissant le stimulus : sa luminance moyenne, son contraste, sa fréquence spatiale, sa vitesse et son évolution temporelle ont été repris de l'expérience initiale de Castet & Masson, (2000).

Tâche de catégorisation

La tâche des participants était d'exécuter une saccade horizontale entre la croix rouge, à gauche de l'écran et le point vert, à droite de l'écran puis de fixer le point vert jusqu'à la fin de l'essai. L'indice visuel pour exécuter la saccade était la transformation de la croix rouge en point rouge. A la fin de chaque essai, les participants devaient catégoriser leur perception du mouvement du stimulus pendant la saccade. Lorsqu'ils percevaient le mouvement du stimulus avec un fort contraste spatio-temporel apparent entre les bandes blanches et noires composant le réseau sinusoïdal, ils devaient appuyer sur la touche Strong. A l'inverse, quand ce n'était pas le cas, ils devaient appuyer sur la touche Weak/Null.

Avant la phase principale de l'expérience, chaque participant avait passé deux phases de familiarisation afin de bien comprendre la tâche et de s'habituer à la perception du mouvement du stimulus pendant la saccade. Durant la première phase de familiarisation, les deux marqueurs (i.e. point rouge et point vert) et le stimulus dans la condition Stimulus avec un contraste constant maximum (17 %) étaient présentés sur l'écran. Le participant devait faire des saccades de taille 4° entre les deux marqueurs, et dans deux directions (de la gauche vers la droite et de la droite vers la gauche) afin qu'il comprenne de lui-même la nature du stimulus et la perception qu'il pouvait en avoir. Dans cette configuration, lorsque le participant faisait une saccade de la gauche vers la droite, il devait reporter à l'expérimentateur, avoir perçu des barres verticales blanches et noires en mouvement, se déplaçant de gauche à droite, dans le même sens que sa saccade. A l'inverse, lorsqu'il faisait une saccade de la droite vers la gauche, celui-ci devait reporter ne rien percevoir. Cette distinction de direction permettait au participant de bien faire la différence au niveau de sa perception entre percevoir un stimulus en mouvement pendant une saccade et ne rien percevoir. La taille de saccade de 4° avait été choisie car la vitesse maximale d'une saccade de cette taille était d'environ 250 °/s et constituait le point où la perception du mouvement du stimulus pendant la saccade devenait évidente avec une

fréquence temporelle rétinienne F_R proche de 20 Hz pour une vitesse de stimulus de 360 °/s (Castet & Masson, 2000). Une fois que le participant s'était familiarisé avec la perception du mouvement du stimulus pendant la saccade, l'expérimentateur lui présentait une deuxième configuration avec cette fois des saccades de plus petites tailles (entre 1,5 et 2°). De la même manière, le participant devait faire des saccades dans les deux directions. Comme précédemment, lors d'une saccade de gauche à droite, il devait reporter à l'expérimentateur avoir perçu des barres verticales blanches et noires en mouvement, se déplaçant de la gauche vers la droite mais cette fois-ci de manière moins évidente, avec un contraste spatio-temporel plus faible entre les barres blanches et noires du stimulus. Cette deuxième configuration venait donc en opposition avec la première, afin que le participant apprenne le « motif perceptuel » lui permettant de faire la différence entre la perception évidente du mouvement du stimulus pendant la saccade (i.e. avec un fort contraste spatio-temporel apparent entre les barres (catégorie Strong)) et la perception quand ce n'était pas le cas (i.e. perception du mouvement du stimulus avec un faible contraste spatio-temporel apparent entre les barres ou pas de perception du mouvement du stimulus (catégorie Weak/Null)). Cette étape était très importante pour que le participant comprenne que la tâche était une tâche de catégorisation entre une catégorie Strong et une catégorie Weak/Null et pour qu'il puisse trouver son seuil de catégorisation de sa perception par rapport à la catégorie Strong.

La deuxième phase de familiarisation était la même que la phase principale de l'expérience (présentée dans la Figure 28) mais avec un nombre réduit d'essais. Cette phase de familiarisation comportait 80 essais et durait environ 5 minutes. Elle permettait au participant d'ajuster son propre seuil de catégorisation interne, entre les catégories Strong et Weak/Null, dans les mêmes conditions que celles de la phase principale de l'expérience.

Enfin, après ces deux phases de familiarisation, la phase principale de l'expérience comportait cinq blocs de 96 essais, d'une durée de 6 minutes chacun environ et séparés par une pause de quelques minutes. En tout, 480 essais ont été enregistrés, 300 dans la condition Stimulus et 180 dans la condition Control. La durée totale de l'expérience était d'une heure environ.

1.3. Matériel

L'expérience a été réalisée sur la plateforme PerSee du laboratoire GIPSA-Lab. Les signaux EEG ont été enregistrés avec 32 électrodes actives unipolaires Ag/AgCl incluant une électrode de référence (FCz). Le lobe droit de l'oreille a été utilisé comme électrode de masse.

Les électrodes étaient positionnées selon le système 10-20 (Jasper, 1958) et leur impédance était maintenue en-dessous de 5 K Ω . Les signaux ont été amplifiés grâce à un amplificateur GAMMAsys (g.tec, Inc) avec un taux d'échantillonnage de 1200 Hz. Pour corriger les artéfacts oculaires dans les signaux EEG, l'activité électro-oculographique (EOG) de l'œil gauche a été enregistrée. Deux électrodes EOG ont été placées au-dessus et en-dessous de l'œil et deux autres électrodes ont été placées sur les canthi externes des yeux. L'électrode de référence et de masse de l'EOG ont été placées respectivement au milieu du front et sur l'épaule gauche.

L'activité monoculaire de l'œil gauche a été enregistrée avec l'EyeLink 1000 (SR Research) avec un taux d'échantillonnage de 1000 Hz. Les participants étaient assis à 68 cm de l'écran d'ordinateur (moniteur Sony CRT de 21 pouces), qui avait une résolution de 640 \times 480 pixels et un taux de rafraichissement de 160 Hz. L'étalonnage de la luminance de l'écran de l'ordinateur a été faite avec un spectrophotomètre (SpyderX Elite). Le stimulus était présenté sur cet écran avec un angle visuel de 27° \times 21°.

2. Prétraitements

2.1. Données oculométriques

Une calibration en 9 points a été effectuée au début de chaque bloc dans la phase principale de l'expérience et parfois à l'intérieur des blocs, lorsque le participant n'arrivait pas à stabiliser son regard au début des essais. Trois seuils ont été utilisés par l'oculomètre pour détecter automatiquement les saccades et les fixations : une distance supérieure à 0,1° de la précédente position du regard, une vitesse supérieure à 30 °/s et une accélération supérieure à 8000 °/s². La latence (à partir de l'apparition de l'indice visuel au temps T_2), la taille horizontale, le profil de vitesse et la vitesse pic ont été extraits pour chaque saccade. Pour cela, l'extension non-linéaire du filtre de Savitsky-Golay a été utilisée pour estimer la vitesse de la saccade (Dai et al., 2017; Nyström & Holmqvist, 2010) car il permet d'estimer plus précisément les dérivées temporelles de séries temporelles ayant des variations abruptes. La vitesse pic a été estimée comme la valeur maximale de la vitesse durant la saccade.

Suite à l'estimation de la vitesse pic de chaque saccade, la fréquence temporelle du stimulus projeté sur la rétine durant la saccade horizontale dans la condition Stimulus, i.e. la fréquence rétinienne F_R été estimée avec l'équation 2. Cette fréquence F_R a été calculée pour tous les essais, indépendamment de leur condition, mais son interprétation différait selon la condition. L'interprétation de cette fréquence F_R comme fréquence temporelle rétinienne, n'était pertinente que dans la condition Stimulus. Pour sélectionner les essais valides, il était

équivalent de définir un seuil basé soit sur la vitesse pic, soit sur la fréquence F_R , étant donné que cette fréquence dépendait uniquement de la vitesse pic de la saccade, tous les autres paramètres étant constants (équation 2). Ainsi le choix a été fait de mettre des seuils sur la fréquence F_R (ξ_{FL} et ξ_{FH} , décrits dessous) puisque dans la condition Stimulus, cette fréquence F_R était la fréquence temporelle rétinienne qui modulait la perception du mouvement du stimulus pendant la saccade (Castet & Masson, 2000). Pour la condition Control, ces seuils sur la fréquence F_R étaient juste une transcription en Hertz d'un seuillage équivalent sur la vitesse pic de la saccade puisque dans cette condition il n'y avait pas d'interprétation psychophysique de cette fréquence F_R .

Pour déterminer la validité d'un essai et sélectionner la saccade principale, c'est-à-dire la saccade horizontale d'intérêt durant l'essai, cinq critères ont été utilisés. Associés à trois seuils (ξ_{FL} , ξ_{FH} et ξ_{VH}), ces cinq critères permettaient d'assurer que la saccade principale sélectionnée était la seule saccade entre les temps T_2 et T_3 qui pouvait induire une perception intra-saccadique du mouvement du stimulus lorsque sa vitesse pic était suffisante. Ces cinq critères étaient :

- (1) durant la période de montée du contraste (entre les temps T_1 et T_2), il ne devait pas y avoir de clignements des yeux ;
- (2) durant la période de montée du contraste (entre les temps T_1 et T_2), il ne devait pas y avoir de saccade avec une vitesse pic amenant à une fréquence F_R entre les seuils ξ_{FL} et ξ_{FH} ;
- (3) après l'indice visuel pour exécuter la saccade (temps T_2), il devait y avoir seulement une saccade avec une vitesse pic amenant à une fréquence F_R entre les seuils ξ_{FL} et ξ_{FH} ;
- (4) après l'indice visuel pour exécuter la saccade (temps T_2), le rang de la saccade, dont la taille était la plus proche de la taille cible, devait être égal à un ou deux ;
- (5) si la saccade principale avait une vitesse pic supérieure à un certain seuil (ξ_{VH} , décrit dessous), celle-ci était considérée comme une valeur aberrante.

Le seuil bas sur la fréquence F_R (ξ_{FL}) était de 2 Hz et a été introduit pour s'assurer que la vitesse pic de la saccade principale était inférieure à la vitesse du stimulus. En effet, quand la vitesse pic de la saccade atteignait celle du stimulus, les participants dans l'étude de Castet & Masson, (2000) reportaient une perception de « flash » du stimulus sans perception de mouvement. Ce seuil à 2 Hz a été introduit pour exclure les essais induisant potentiellement cette perception qui n'était pas l'objet de notre étude. Le seuil haut sur la fréquence F_R (ξ_{FH}) était de 40 Hz, en lien avec la bande passante en fréquence temporelle des détecteurs du

mouvement de la voie magnocellulaire (Hawken et al., 1996; Movshon & Newsome, 1996). Le dernier seuil, celui sur la vitesse pic de la saccade (ξ_{VH}), permettait de détecter les valeurs aberrantes dans la distribution des vitesses pics des saccades principales. Il a été calculé tel que :

$$\xi_{VH} = Q_{75\%} + 1.5 \times (Q_{75\%} - Q_{25\%}), \quad (25)$$

avec $Q_{25\%}$ le premier quantile et $Q_{75\%}$, le troisième quantile de la distribution des vitesses pics pour chaque participant.

2.2. Données comportementales

Dans leur étude, Castet & Masson, (2000) avait utilisé une tâche de détection, dans laquelle les participants devaient répondre si, oui ou non, ils avaient détecté le mouvement du stimulus pendant la saccade. La variable discriminante dans cette tâche était le mouvement du stimulus. Selon la taille de la saccade, trois types de perception étaient possibles : pas de perception, perception du mouvement du stimulus et perception d'un « flash » (cf. Chapitre 2, point 3.1). La courbe de probabilité de détection du mouvement du stimulus pendant la saccade en fonction de la fréquence F_R avait alors une forme de U inversé (Figure 29, quadrant haut gauche, courbe bleue). De ce fait, en considérant cette fonction de probabilité en forme de U inversé, la probabilité de percevoir le mouvement serait optimisée pour une vitesse pic approximative de 250 °/s, donc une fréquence F_R de 18,7 Hz (équation 2) et par relation une taille de saccade de 4° en prenant en compte une séquence principale standard (Figure 29, quadrant bas gauche, flèches bleues).

Dans cette expérience, contrairement à Castet & Masson, (2000), nous avons utilisé une tâche de catégorisation, dans laquelle les participants devaient catégoriser leur perception du mouvement par rapport à la condition Stimulus-Strong. Dans ce cas, la variable discriminante était le mouvement du stimulus avec un fort contraste spatio-temporel apparent. Ainsi, dans l'expérience de Castet & Masson, (2000), une saccade de petite taille (mais suffisamment grande pour avoir une fréquence F_R dans la bande passante des détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire) avait une probabilité non-nulle d'induire une perception de mouvement. Ici, pour cette même taille de saccade et donc cette même fréquence F_R , le contraste spatio-temporel apparent ne serait pas suffisamment évident pour être catégorisé comme Strong dans la condition Stimulus. Pour que le contraste spatio-temporel apparent soit catégorisé comme Strong, la fréquence F_R devrait être réduite (et donc la taille de la saccade devrait augmenter),

ce qui entraînerait un décalage de la fonction de probabilité vers les basses fréquences F_R en comparaison avec la fonction de probabilité de Castet & Masson, (2000) (Figure 29, quadrant haut gauche, courbe rouge). La taille de la saccade $\zeta_{S0.5}$, la vitesse pic correspondante $\zeta_{V0.5}$ et donc la fréquence F_R $\zeta_{F0.5}$, seraient les seuils pour lesquels la probabilité d'assigner la perception du mouvement à la catégorie Strong dans la condition Stimulus serait au niveau de la chance (Figure 29, flèches rouges).

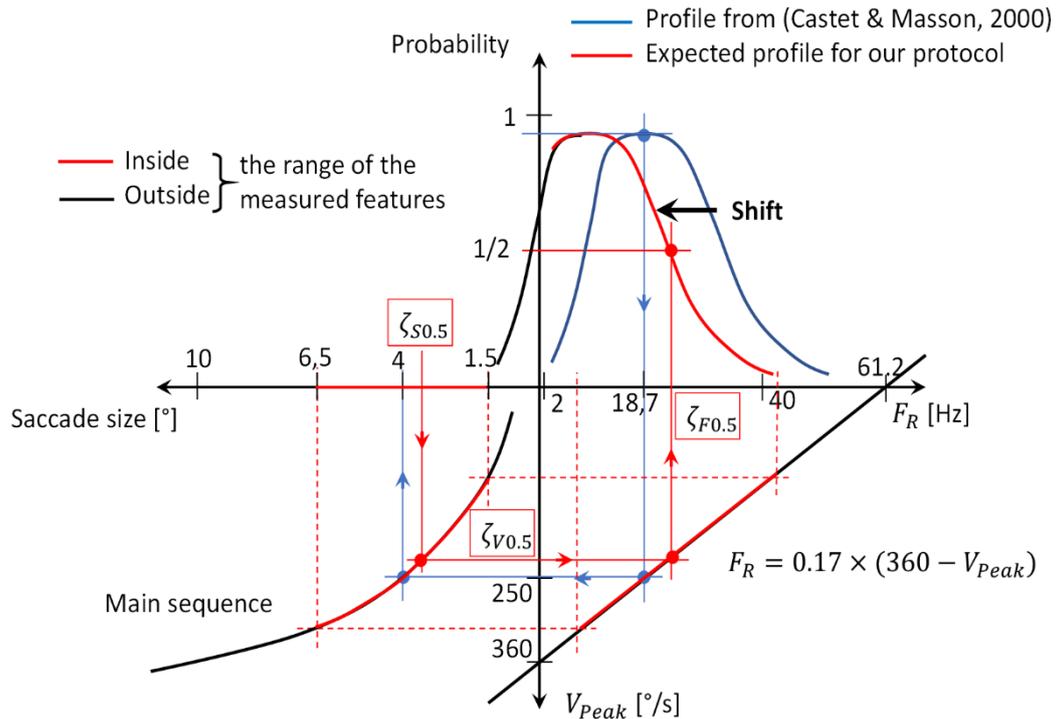


Figure 29. Représentation de la relation entre la taille de la saccade et la probabilité de percevoir le mouvement par l'intermédiaire de la vitesse pic et de la fréquence F_R . Probabilité en fonction de la fréquence F_R (quadrant haut droit), elle-même reliée à la vitesse pic (quadrant bas droit), reliée à son tour à la taille de la saccade (quadrant bas gauche). La probabilité de percevoir le mouvement du stimulus, reliée à la vitesse pic, serait décalée (quadrant haut droit) par rapport aux résultats obtenus par Castet & Masson, (2000; Figure 2). $\zeta_{S0.5}$, $\zeta_{V0.5}$ et $\zeta_{F0.5}$, désignent respectivement, la taille de la saccade, la vitesse pic et la fréquence F_R , pour lesquels la probabilité de percevoir le mouvement serait supérieur à la chance.

De plus, dû au seuil bas sur la fréquence F_R ξ_{FL} de 2 Hz et à l'intervalle réduit des tailles de saccades (entre $1,5^\circ$ et $6,5^\circ$), le profil descendant de la courbe, correspondant à la perception du « flash » chez Castet & Masson, (2000), ne devrait pas être observé (Figure 29, quadrant haut gauche, courbe noire).

Enfin nous avons estimé, pour chaque participant, la probabilité d'assigner la perception du mouvement à la condition Stimulus-Strong, reliée à la fréquence F_R , pour ajuster une fonction psychométrique en utilisant la boîte à outils *psignifit* (Schütt et al., 2016).

2.3. Données EEG

Les signaux EEG et oculométriques ont été synchronisés grâce à des « triggers » envoyés simultanément durant l'expérience, sur les deux systèmes d'acquisition (EEG et oculométrie). Les signaux EEG ont ensuite été rééchantillonnés à 1000 Hz, correspondant à la fréquence d'échantillonnage de l'oculomètre. Le logiciel EEGLAB a été utilisé pour le prétraitement des signaux EEG (Delorme & Makeig, 2004). Les données EEG ont d'abord été filtrées avec un filtre « passe-haut » de fréquence de coupure de 1 Hz, un filtre « passe-bas » de fréquence de coupure de 70 Hz et un filtre « coupe-bande » de fréquence de coupure de 50 Hz. Puis, les données EEG ont été segmentées de 500 ms avant T_1 à 3000 ms après T_1 (incluant T_3) pour créer les segments d'intérêts. Ces segments ont été inspectés visuellement et ceux trop bruités (activités musculaires ou artéfacts non-physiologiques) ont été supprimés. De la même manière, les électrodes trop bruitées sur un grand nombre de segments ont été supprimées. Ensuite, les essais non-valides au niveau oculométrique ont également été supprimés. L'Analyse en Composantes Indépendantes (ICA) (InfoMax, Bell & Sejnowski, (1995)) a été utilisée pour corriger les artéfacts oculaires. Les sources les plus corrélées avec les déviations verticales et horizontales de l'EOG ont été sélectionnées pour corriger les artéfacts oculaires dus aux clignements des yeux et aux saccades. Les sources liées aux clignements des yeux ont été facilement identifiées puis supprimées (Viola et al., 2009) tandis que l'identification de celles liées aux saccades, basée sur leur topographie et leur évolution temporelle, était moins évidente selon les participants. Pour certains participants, il n'était pas possible d'identifier les sources liées aux mouvements oculaires. Par conséquent, la correction des saccades n'a donc pas été implémentée afin d'avoir la même chaîne de prétraitement des données EEG pour tous les participants. Ensuite, les segments avec une variance supérieure à la variance moyenne plus trois écarts-types ont été supprimés. Finalement, les électrodes supprimées ont été interpolées spatialement par interpolation sphérique.

Au temps T_2 , un label a été ajouté hors-ligne, basé sur la catégorisation du mouvement du stimulus faite par le participant (Strong vs. Weak/Null) et sur la condition (Stimulus vs. Control) afin de pouvoir estimer les potentiels évoqués séparément pour chaque condition. Les saccades principales ont également été labélisées hors-ligne selon leur taille et leur fréquence F_R induite. Pour finir, dans le but de focaliser notre analyse sur la période de la perception du mouvement du stimulus, nous avons segmenté les données en segments plus réduits commençant 200 ms avant T_2 et finissant 1500 ms après T_2 .

3. Estimation des potentiels évoqués

3.1. Estimation dans l'espace des électrodes

L'estimation des potentiels évoqués a été faite pour comparer les potentiels évoqués par des saccades (ESRP) qui induisaient ou non une perception intra-saccadique du mouvement dans deux conditions d'intérêt : Stimulus-Strong et Control-Weak/Null. Ainsi, les données EEG dans la condition Stimulus-Weak/Null n'ont pas été analysées.

Dans cette étude, comme notre objet d'intérêt était la saccade, le choix avait été fait d'estimer les potentiels évoqués synchronisés sur l'apparition de la saccade (ESRP) plutôt que sur le début de la fixation (EFRP). De ce fait, pour pouvoir étudier les composantes qui sont synchronisées sur le début de la fixation, comme la composante Lambda, nous devons prendre en compte les caractéristiques de la saccade (taille, durée) qui ont une influence sur ces composantes, dans l'estimation de ces ESRP (cf. Chapitre 3, point 3.2). De plus, nous devons également prendre en compte, la vitesse pic de la saccade, qui modulait la perception du mouvement par l'intermédiaire de la fréquence F_R (équation 2).

Pour prendre en compte ces trois caractéristiques de la saccade (taille, durée et vitesse pic), la sélection des segments pour l'analyse EEG a été faite par appariement des distributions, pour ces trois caractéristiques de saccades, entre nos deux conditions d'intérêt (cf. Chapitre 3, point 3.3). Comme la taille de la saccade est reliée à la durée et à la vitesse pic de la saccade et que la vitesse pic est elle-même reliée linéairement à la fréquence F_R , un seuil sur la fréquence F_R (ξ_f) a été mis en place pour permettre l'appariement des distributions de ces trois caractéristiques des saccades entre nos deux conditions d'intérêt. Ce seuil ξ_f a été recherché comme la fréquence maximale qui : (1) maximisait la probabilité d'attribuer la perception intra-saccadique du mouvement à la condition Stimulus-Strong ; et (2) qui permettait l'appariement des distributions des caractéristiques des saccades (taille, durée et vitesse pic) entre nos deux conditions d'intérêt. De ce fait, les segments sélectionnés devaient avoir une saccade principale induisant une fréquence F_R plus faible que ce seuil ξ_f . Quand la valeur de ce seuil était faible, les distributions des deux caractéristiques de saccade (taille et vitesse pic) étaient appariées entre les deux catégories d'intérêt mais le nombre de segments sélectionnés était petit. A l'inverse, quand la valeur de ce seuil était élevée, le nombre de segments sélectionnés était grand et donc la variabilité des caractéristiques de la saccade était également élevée, ce qui ne permettait pas d'apparier les distributions entre les deux conditions d'intérêt, pour au moins une des caractéristiques des saccades. La recherche de ce seuil ξ_f a été faite avec le test de Kruskal-

Wallis, qui a été utilisé pour tester l'hypothèse que les distributions sur les caractéristiques des saccades étaient égales entre les deux conditions d'intérêt. L'équivalent de ce seuil ξ_f sur la vitesse pic était noté ξ_v . Cette procédure nous a permis de sélectionner le maximum de segments EEG pour l'analyse, tout en nous assurant de l'appariement des distributions de la vitesse pic, de la taille et de la durée de la saccade, entre nos deux conditions d'intérêt. Une fois ces deux seuils (ξ_f, ξ_v) définis, les distributions sur les caractéristiques des saccades (taille, durée et vitesse pic) étaient égales entre les deux conditions d'intérêt. La seule différence entre ces deux conditions était la catégorisation de la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus.

Ensuite, l'estimation des ESRP pouvait être biaisée par : (1) le recouvrement entre le potentiel évoqué par l'apparition du stimulus, environ 700 ms avant qu'il ne s'estompe (Dimigen et al., 2011) et celui évoqué par l'apparition de la saccade principale, d'une latence de 250 ms environ (Clark, 1999) ; et (2) le recouvrement entre ceux évoqués à l'apparition de différentes saccades consécutives. Pour cela, les potentiels évoqués ont été estimés avec le Modèle Linéaire Général (GLM) (cf. Chapitre 3, point 3.3). Cela a été appliqué indépendamment pour les deux conditions d'intérêt et pour chaque participant afin d'obtenir les potentiels évoqués estimés à l'apparition du stimulus, à l'apparition de la saccade principale et à l'apparition d'autres saccades. Ceux estimés à l'apparition du stimulus et à l'apparition d'autres saccades ont été considérés comme des variables de non-intérêt dans notre analyse. L'ESRP estimé à l'apparition de la saccade principale a été obtenu d'abord dans l'espace des électrodes avant reconstruction dans l'espace des sources.

3.2. Estimation dans l'espace des sources

A partir de l'estimation de l'ESRP à l'apparition de la saccade principale, obtenue dans l'espace des électrodes, le logiciel Brainstorm (Tadel et al., 2011) a été utilisé pour estimer celui dans l'espace des sources. Pour la modélisation de la surface corticale, nous avons utilisé l'anatomie standard ICBM152 dans l'espace MNI (Fonov et al., 2009). Les valeurs de conductivité des différents tissus de la tête ont été conservées par défaut (1 S/m pour la tête et l'intérieur du crâne et 0,0125 S/m pour l'extérieur du crâne) et l'orientation des dipôles a été définie perpendiculairement par rapport à la surface. Nous avons utilisé la méthode Boundary Element Method (BEM) dans la boîte à outils OpenMEEG pour calculer le modèle de tête (ou matrice de gain) (Gramfort et al., 2010) et la méthode Weighted Minimum Norm Estimation (wMNE, Gramfort et al., 2014; Hämäläinen & Ilmoniemi, 1994) pour estimer les sources dans chaque région d'intérêt sur la surface corticale (ROI). La matrice de covariance du bruit a été

calculée pour chaque participant sur les signaux de la période de ligne de base, entre -500 ms et 0 ms avant le temps T_1 . Les courants de densité ont été normalisés par z-score par rapport à une période pré-saccadique entre -200 ms et -50 ms (Tadel et al., 2019). Les cartes normalisées des sources estimées ont ensuite été lissées spatialement avec un filtre gaussien avec une largeur totale à mi-hauteur de 4 mm. Ce lissage spatial a été fait sur des valeurs absolues pour éviter que les pics négatifs et positifs qui sont proches les uns des autres s'annulent (Tadel et al., 2019). Enfin, l'atlas de Destrieux (Destrieux et al., 2010) a été utilisé pour localiser nos ROI sur la surface corticale puis, pour chaque ROI, les fenêtres de latence ont été définies visuellement par délimitation des composantes de chaque potentiel évoqué.

4. Analyse statistique des données

Des ANOVA avec mesures répétées intra-sujets ont été utilisées pour les analyses de groupes en oculométrie et en EEG. Le logiciel Statistica (Statsoft, USA) a été utilisé pour les analyses statistiques. Pour l'ensemble de ces ANOVA, le niveau de significativité des tests a été fixé à $\alpha = 0,05$ et pour chaque effet significatif, des tests post-hocs de Tukey ont été utilisés pour les comparaisons par paires.

En oculométrie, des ANOVA ont été réalisées sur les distributions des caractéristiques de la saccade (vitesse pic, taille, durée) pour tous les segments, dans toutes les conditions et toutes les catégories, avant sélection des segments par appariement sur les distributions des caractéristiques de la saccade. Des ANOVA ont également été réalisées sur les distributions des caractéristiques de la saccade (vitesse pic, taille, durée) pour les segments sélectionnés, après appariement sur les distributions des caractéristiques de la saccade pour s'assurer qu'il n'y avait pas de différence entre ces distributions entre les deux conditions d'intérêt.

En EEG, des ANOVA ont été réalisées dans l'espace des électrodes, pour chaque groupe d'électrodes d'intérêt sur l'activité moyenne à l'intérieur de chaque fenêtre de latence sélectionnée. Dans l'espace des sources, des ANOVA ont été réalisées pour chaque ROI sur l'activité moyenne à l'intérieur de chaque fenêtre de latence sélectionnée.

5. Conclusion

Ce chapitre visait à décrire la méthodologie de la première étude de perception intra-saccadique du mouvement. Les résultats de cette 1^{ère} étude et leur discussion sont présentés dans les chapitres suivants (Chapitres 5 et 6).

Chapitre 5 : Résultats de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement (1^{ère} étude)

Ce chapitre vise à présenter les résultats oculométriques, comportementaux et EEG, dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources, de la 1^{ère} étude de perception intra-saccadique du mouvement. D'abord, nous présenterons le résumé des statistiques sur les données analysées. Ensuite, nous présenterons les résultats oculométriques et comportementaux. Enfin, nous présenterons les résultats EEG, dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources. Pour finir, nous concluons sur les principaux résultats obtenus.

1. Résumé des statistiques sur les données analysées

Cinq critères oculométriques ont été utilisés pour sélectionner les essais valides (cf. Chapitre 4, point 2.1). Ces critères ont été appliqués à tous les essais, indépendamment de la condition et de la catégorie. En moyenne, $19,5 \pm 3,0$ % des essais par participant ont été retirés. Pour l'analyse EEG, les essais non valides correspondaient aux essais trop bruités (après inspection visuelle, puis critère de variance après ICA, cf. Chapitre 4, point 2.3). La Table 1 résume le nombre d'essais moyens par participant et le nombre d'essais total, par condition et par catégorie, après application des critères oculométriques et EEG.

Table 1. Nombre total d'essais restants après les différentes étapes de prétraitement en oculométrie et en EEG et nombre moyen d'essais restants par participant basé sur les moyennes individuelles, dans chaque condition.

Condition	Stimulus			Control		
	Strong	Weak/Null	Total	Strong	Weak/Null	Total
Total number of trials	2246	1781	4027	21	2391	2412
Average number of trials (\pm SE)	$126,7 \pm 11,6$	$88,3 \pm 10,0$	$219,8 \pm 12,0$	$1,2 \pm 0,5$	$128,5 \pm 6,7$	$133,3 \pm 5,9$

Comme attendu, la Table 1 montre un nombre d'essais équilibré entre les conditions Stimulus-Strong et Control-Weak/Null. Pour l'analyse en EEG, un segment était extrait à l'apparition de l'indice visuel (i.e. quand la croix rouge se transformait en point rouge) dans chaque essai. Le nombre de segments correspondait donc au nombre d'essais. Notre contraste d'intérêt pour les analyses EEG était défini par les conditions Stimulus-Strong et Control-Weak/Null. Le nombre d'essais dans ces deux conditions devait donc être équivalent pour avoir

un rapport signal-sur-bruit similaire en relation avec le nombre de segments en EEG. De plus, pour estimer correctement la probabilité d'assigner la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus à la condition Stimulus-Strong, il était nécessaire d'avoir un nombre d'essais suffisant dans la condition Stimulus-Weak/Null. Enfin, comme attendu, le nombre d'essais dans la condition Control-Strong était très faible (21 essais). Ces essais ont donc été retirés des analyses suivantes en EEG. Dans les prochaines sections de cette deuxième partie et par souci de clarté, la condition Control-Weak/Null sera appelée simplement Control.

2. Résultats oculométriques et comportementaux

2.1. Résultats oculométriques

Exécution de la tâche

Trois paramètres ont été analysés pour s'assurer que le participant faisait correctement la tâche : la taille de la saccade, la vitesse pic et les réponses des participants. Les résultats correspondant à un participant sont présentés dans la Figure 30.

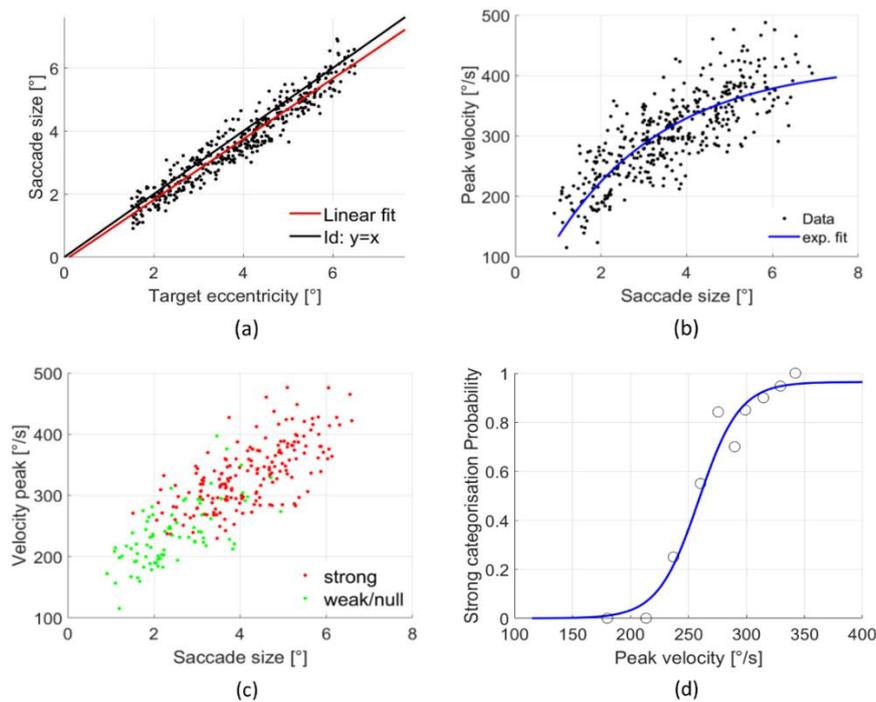


Figure 30. Illustration des trois paramètres analysés pour un participant (S05). (a) Pour tous les essais, taille de la saccade en fonction de la taille de saccade demandée. (b) Pour tous les essais, la vitesse pic de la saccade en fonction de la taille de la saccade (séquence principale) et son ajustement exponentiel, (c) Même chose que (b) mais seulement pour les essais dans la condition Stimulus. En rouge, catégorie Strong et en vert, catégorie Weak/Null. (d) Pour les essais dans la condition Stimulus, probabilité de percevoir le mouvement comme Strong en fonction de la vitesse pic de la saccade. Les cercles indiquent les données regroupées par classes.

La taille de la saccade exécutée suivait la taille de saccade demandée lorsque le participant faisait la tâche correctement (Figure 30a). Dans l'ensemble, les participants faisaient correctement la tâche avec une erreur relative moyenne entre la taille de saccade demandée et celle exécutée de $11 \pm 0,7$ %. La séquence principale, ajustée par une fonction exponentielle a également été analysée (Figure 30b). Dans la condition Stimulus, plus d'essais étaient catégorisés comme Strong quand la vitesse pic de la saccade augmentait (Figure 30c). Enfin, de la même manière, la probabilité d'assigner la perception du mouvement à la catégorie Strong augmentait quand la vitesse pic de la saccade augmentait (Figure 30d).

Distributions des caractéristiques des saccades avant sélection des segments par appariement

La Figure 31a représente les distributions des trois caractéristiques des saccades (taille, durée et vitesse pic) par condition, pour tous les participants et tous les segments, avant la sélection des segments pour l'analyse EEG, par appariement sur les caractéristiques des saccades (cf. Chapitre 4, point 3.1). La Figure 31b représente ces mêmes distributions mais par condition et par catégorie.

Pour chaque caractéristique des saccades (taille, vitesse pic et durée), des ANOVA à mesures répétées avec facteur intra-sujet ont été réalisées entre la condition Stimulus et la condition Control. Il n'y avait pas de différences significatives entre ces deux conditions pour les trois caractéristiques des saccades (taille : $F(1,18) = 0,00$, $p = 0,98$, $\eta p^2 = 0,00$; vitesse pic : $F(1,18) = 0,02$, $p = 0,89$, $\eta p^2 = 0,00$; durée : $F(1,18) = 0,55$, $p = 0,47$, $\eta p^2 = 0,03$).

De la même manière, des ANOVA à mesures répétées avec facteur intra-sujet ont été réalisées entre les conditions Stimulus-Strong, Stimulus-Weak/Null et Control pour chaque caractéristique des saccades. Des différences significatives ont été trouvées pour les trois caractéristiques des saccades. Plus spécifiquement, la taille de la saccade était modulée significativement par la condition ($F(2,36) = 206,54$, $p < 0,001$, $\eta p^2 = 0,92$) avec la taille de la saccade dans la condition Stimulus-Strong ($4,48 \pm 0,10^\circ$, $p < 0,001$) qui était significativement plus grande que celle dans la condition Control ($3,87 \pm 0,10^\circ$). De plus, la taille de la saccade dans la condition Control était significativement plus grande ($p < 0,001$) que celle dans la condition Stimulus-Weak/Null ($3,02 \pm 0,10^\circ$).

La vitesse pic de la saccade était également modulée significativement par la configuration ($F(2,36) = 127,82$, $p < 0,001$, $\eta p^2 = 0,88$) avec la vitesse pic dans la condition Stimulus-Strong ($249,40 \pm 8,63$ °/s, $p < 0,001$) significativement plus élevée que celle dans la

condition Control ($227,92 \pm 7,46$ °/s). De plus, la vitesse pic était plus élevée dans la condition Control ($p < 0,001$) comparée à la condition Stimulus-Weak/Null ($197,67 \pm 7,46$ °/s).

Finalement, la durée de la saccade était également modulée significativement par la condition ($F(2,36) = 73,60$, $p < 0,001$, $\eta p^2 = 0,80$). La durée de la saccade était significativement plus grande dans la configuration Stimulus-Strong ($40,42 \pm 1,06$ ms, $p < 0,001$) comparée à la condition Control ($37,09 \pm 0,82$ ms). La durée de la saccade dans la condition Control était significativement plus grande ($p < 0,001$) que celle dans la condition Stimulus-Weak/Null ($32,43 \pm 0,96$ ms). La Table 2 résume la moyenne (\pm erreur standard) des trois caractéristiques des saccades par condition et par catégorie.

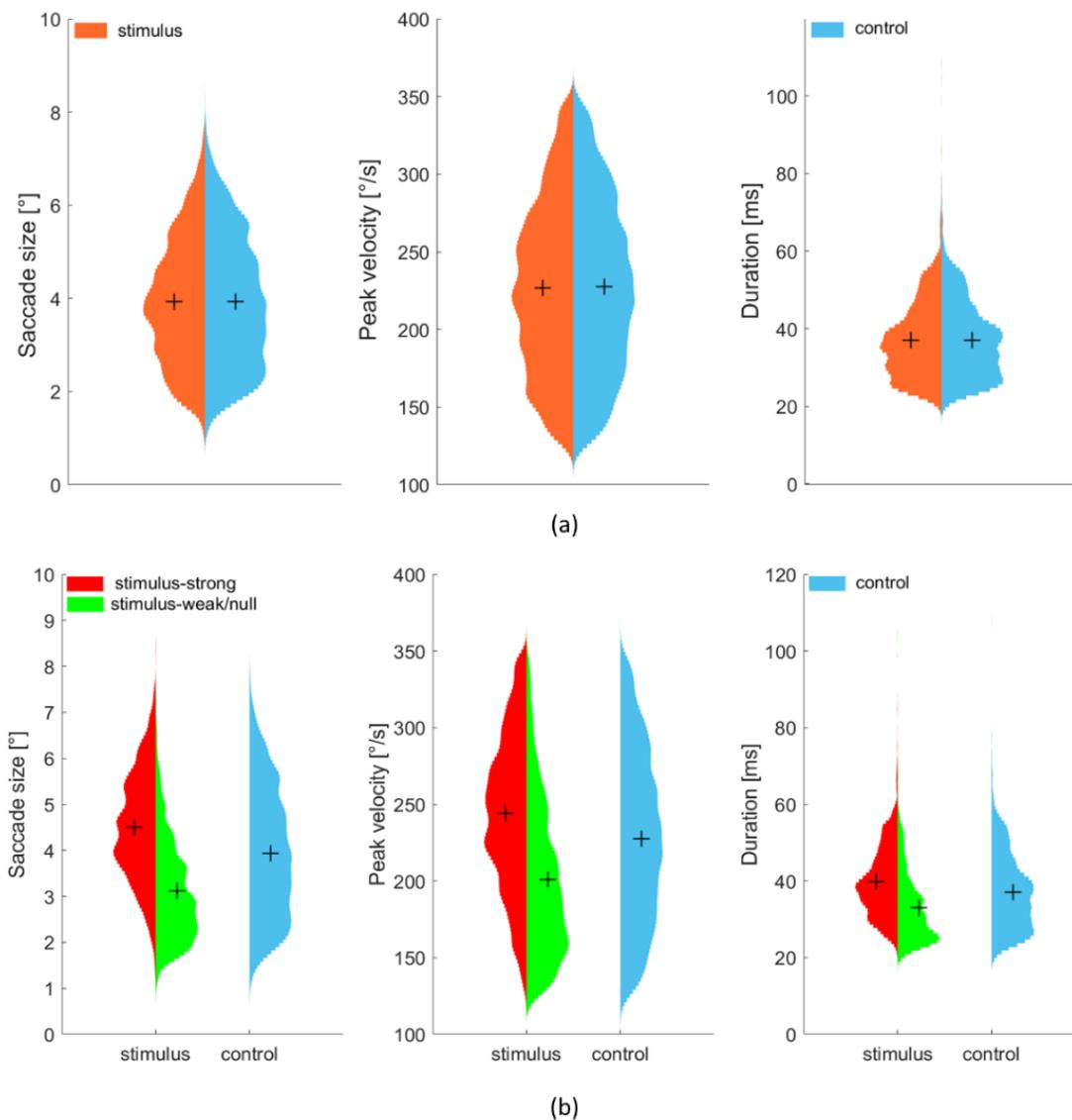


Figure 31. Distributions des trois caractéristiques des saccades, pour tous les essais (avant sélection des segments EEG par appariement), de la gauche vers la droite : taille (°), pic de vitesse (°/s) et durée (ms). (a) Par condition (Stimulus vs. Control) et (b) Par condition et par catégorie (en rouge : Stimulus-Strong, en vert : Stimulus-Weak/Null et en bleu : Control). La moyenne de chaque distribution est représentée par une croix.

Table 2. Moyenne (\pm erreur standard) de la taille, la vitesse pic et la durée de la saccade, par condition et par catégorie.

Condition	Stimulus		Control
Category	Strong	Weak/Null	Weak/Null
Saccade size ($^{\circ}$) (\pm SE)	4,48 \pm 0,10	3,02 \pm 0,10	3,87 \pm 0,10
Velocity peak ($^{\circ}$ /s) (\pm SE)	249,40 \pm 8,63	197,67 \pm 7,46	227,92 \pm 7,46
Saccade duration (ms) (\pm SE)	40,42 \pm 1,06	32,43 \pm 0,96	37,09 \pm 0,82

2.2. Résultats comportementaux

La Figure 32a représente la moyenne (\pm SE) de la vitesse pic en fonction de la taille de la saccade, pour tous les essais après ajustement par une fonction exponentielle. La Figure 32b représente la probabilité de catégoriser le mouvement du stimulus comme Strong en fonction de la fréquence F_R après ajustement par une fonction logistique.

Basées sur les moyennes individuelles, la fréquence F_R devait être inférieure à $22,24 \pm 2,02$ Hz pour avoir une probabilité au-dessus de la chance de catégoriser la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus comme Strong. La vitesse pic de la saccade correspondante devait être supérieure à $229,2 \pm 11,9$ $^{\circ}$ /s, correspondant à une taille de saccade moyenne de $3,22 \pm 0,23$ $^{\circ}$ (Figure 32).

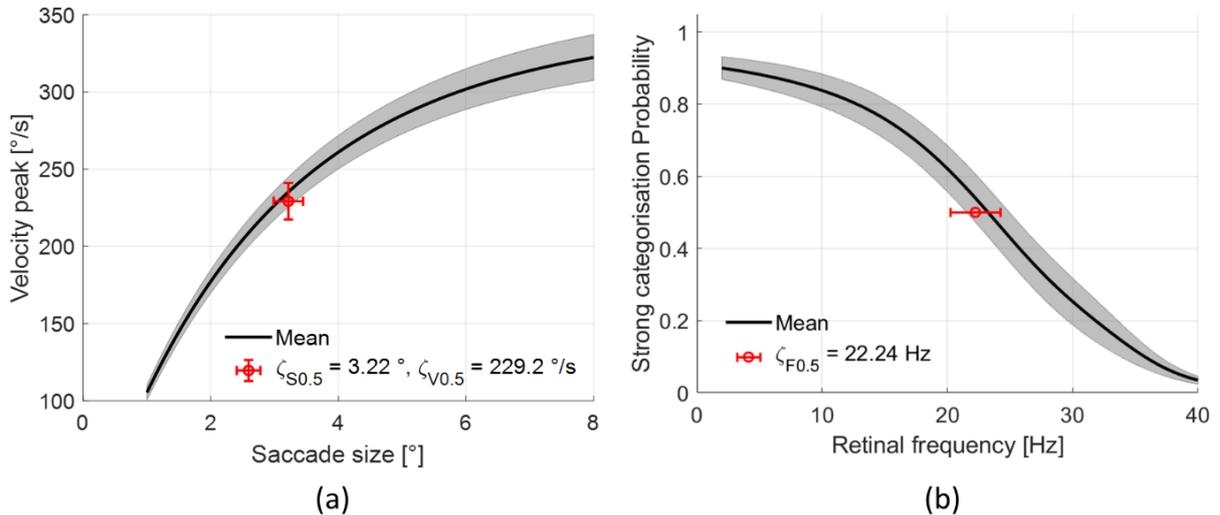


Figure 32. (a) Valeur moyenne (\pm SE en gris) de l'ajustement par la fonction exponentielle de la vitesse pic de la saccade en fonction de la taille de la saccade. (b) Probabilité de catégoriser le mouvement comme Strong. Basée sur les moyennes individuelles, $\zeta_{F0.5}$ est la fréquence F_R induisant une probabilité de percevoir le mouvement comme Strong au-dessus du niveau de la chance, correspondant à une vitesse pic $\zeta_{V0.5}$ et à une taille de saccade $\zeta_{S0.5}$. Ces valeurs sont représentées par une croix rouge (\pm SE).

3. Résultats EEG

3.1. Sélection des segments pour l'analyse en EEG

Pour rappel, comme dans cette étude s'intéressait particulièrement à la saccade, nous avons fait le choix d'estimer les potentiels évoqués synchronisés sur l'apparition de la saccade (ESRP). Ainsi, pour sélectionner les segments pour l'analyse en EEG, un seuil sur la fréquence F_R avait été mis en place pour appairer les distributions des caractéristiques des saccades (taille, durée et vitesse pic) entre nos deux conditions d'intérêt (Stimulus-Strong vs. Control) (cf. Chapitre 4, point 3.1). Ce seuil a été fixé à $\xi_f = 20,4$ Hz correspondant à une vitesse pic de $\xi_v = 240$ °/s (Figure 33).

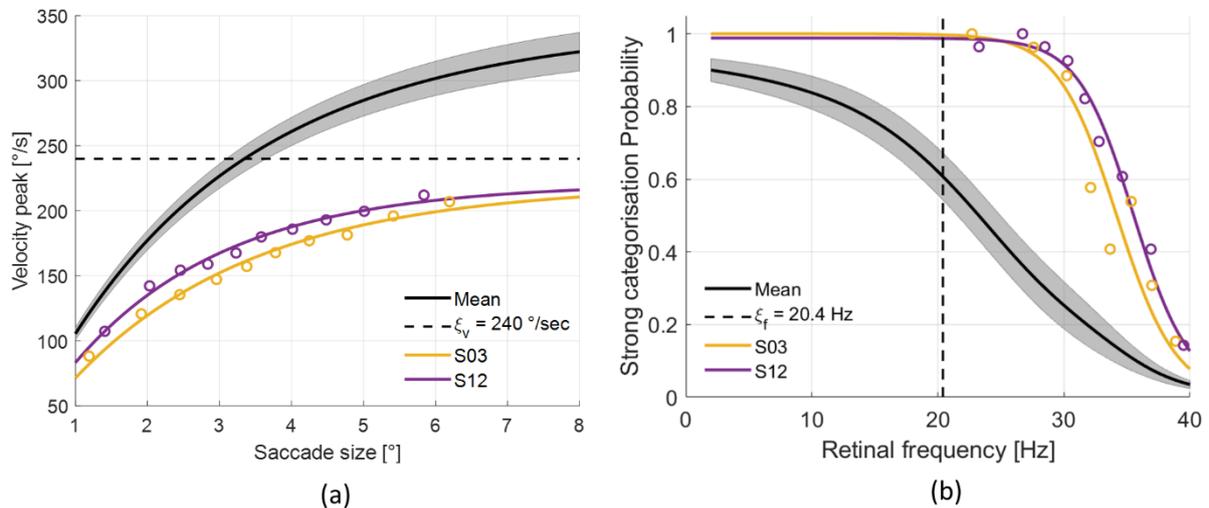


Figure 33. (a) Valeur moyenne (\pm SE en gris) de l'ajustement exponentiel de la vitesse pic de la saccade en fonction de la taille de la saccade. (b) Probabilité de la perception du mouvement d'appartenir à la condition Stimulus-Strong. En violet, ajustement exponentiel de la séquence principale du participant S12 et en jaune, même chose mais pour le participant S03. Les cercles représentent les données de ces deux participants regroupées par classes. Les lignes en pointillées représentent les seuils $\xi_v = 240$ °/s, à gauche et $\xi_f = 20,4$ Hz, à droite.

Suite à la mise en place de ce seuil, les données de trois participants (S03, S12 et S19) ont été retirées de l'analyse en EEG. Pour les participants S03 et S12, les données ont été retirées car toutes leurs saccades avaient une vitesse pic inférieure au seuil ξ_v (Figure 33a) amenant donc à des fréquences F_R supérieures au seuil ξ_f (Figure 33b). Les données du participant S19 ont été retirées parce que le nombre de segments restants après seuillage était insuffisant. La Table 3 résume le nombre total de segments sélectionnés et la moyenne (\pm SE) du nombre de segments sélectionnés par participant, ayant une vitesse pic supérieure au seuil ξ_v (ou équivalent, une fréquence F_R inférieure au seuil ξ_f pour la condition Stimulus-Strong).

Table 3. Nombre total de segments et moyenne (\pm SE) du nombre de segments par participant pour les analyses EEG, basées sur les moyennes individuelles.

Configuration	Stimulus-Strong	Control
Total number of epochs	1221	934
Average number of epochs (\pm SE)	76,3 \pm 7,9	58,4 \pm 4,7

Distributions des caractéristiques des saccades après sélection des segments par appariement

La Figure 34 représente les distributions des trois caractéristiques des saccades dans les deux conditions d'intérêt (Stimulus-Strong et Control) pour les segments sélectionnés pour l'estimation des potentiels évoqués, après appariement des distributions des caractéristiques des saccades.

Des ANOVA à mesures répétées avec facteur intra-sujet ont été utilisées entre les conditions Stimulus-Strong et Control pour s'assurer de la similarité des distributions des trois caractéristiques des saccades. Il n'y avait pas de différences significatives entre les deux conditions pour les trois caractéristiques des saccades (taille : $F(1,15) = 2,76$, $p = 0,12$, $\eta p^2 = 0,15$; vitesse pic : $F(1,15) = 0,71$, $p = 0,41$, $\eta p^2 = 0,04$ et durée : $F(1,15) = 0,03$, $p = 0,87$, $\eta p^2 = 0,002$). L'introduction de ce seuillage pour l'appariement des distributions avait réduit le nombre de segments utilisé pour l'estimation des potentiels évoqués mais l'équilibre du nombre de segments entre les deux catégories était conservé, de plus que le nombre moyen de segments, qui était resté suffisamment grand pour la puissance statistique (Boudewyn et al., 2018).

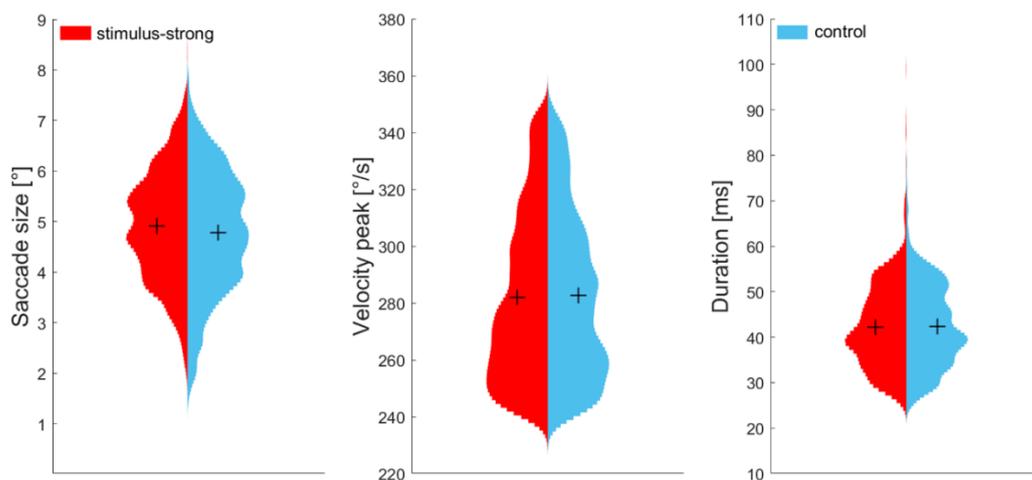


Figure 34. Distributions des trois caractéristiques des saccades pour les segments sélectionnés pour l'estimation des potentiels évoqués (après appariement des distributions des caractéristiques des saccades), ayant une vitesse pic supérieure au seuil ξ_v (ou de manière équivalente, une fréquence F_R inférieure au seuil ξ_f pour la configuration Stimulus-Strong). Gauche : taille ($^\circ$), centre : vitesse pic ($^\circ/s$) et droite : durée (ms). La moyenne de chaque distribution est représentée par une croix.

3.2. Résultats dans l'espace des électrodes

Neuf électrodes d'intérêt ont été sélectionnées dans les régions occipitale et pariéto-occipitales, rassemblées et moyennées en trois groupes : le groupe MO (occipital médian) comprenant les électrodes O1, O2 et Oz, le groupe LPO (pariéto-occipital gauche) comprenant les électrodes P3, P7 et PO7 et le groupe RPO (pariéto-occipital droit) comprenant les électrodes P4, P8 et PO8. Pour rappel, nous étions particulièrement intéressés par les composantes précoces de la perception visuelle, à savoir, les composantes Lambda, N1 et P300 (cf. Chapitre 3, point 3.2). Trois fenêtres de latence ont donc été choisies, basées sur la littérature et sur l'inspection visuelle du grand moyennage. La première fenêtre entre [120 – 190] ms correspondait à la composante Lambda, la seconde fenêtre entre [200 – 300] ms correspondait à la composante N1, enfin la dernière fenêtre entre [330 – 500] ms correspondait à la composante P300.

La Figure 35 représente le grand moyennage de l'ESRP à l'apparition de la saccade principale sur les trois groupes d'électrodes sélectionnés pour chaque configuration (Stimulus-Strong et Control). Des ANOVA à mesures répétées ont été réalisées dans chaque fenêtre de latence prédéfinie, avec la condition (Stimulus-Strong, Control) et le groupe d'électrodes (LPO, MO, RPO) comme facteurs intra-sujet.

Le pic positif de la composante Lambda a été observé en moyenne à 165 ms pour les deux configurations avec une augmentation commençant à 100 ms. L'amplitude de l'ESRP dans la fenêtre [120 – 190] ms était modulée significativement par la condition ($F(1,15) = 10,55, p = 0,006, \eta p^2 = 0,41$) et le groupe d'électrodes ($F(2,30) = 89,57, p < 0,001, \eta p^2 = 0,86$). Pour l'effet principal de la condition, l'amplitude de l'ESRP était inférieure dans la condition Stimulus-Strong ($-0,64 \pm 1,23 \mu V$) comparée à la condition Control ($1,40 \pm 0,83 \mu V$). Concernant l'effet principal du groupe d'électrodes, les comparaisons post-hoc ont montré une amplitude plus élevée pour le groupe MO ($2,71 \pm 0,66 \mu V$) comparé aux groupes LPO ($-2,11 \pm 0,84 \mu V, p < 0,001$) et RPO ($0,54 \pm 0,88 \mu V, p < 0,001$). Le groupe RPO avait aussi une amplitude plus élevée comparée au groupe LPO ($p < 0,001$). L'interaction condition \times groupe d'électrodes était aussi significative ($F(2,30) = 9,12, p = 0,004, \eta p^2 = 0,38$) mais n'était pas pertinente car elle prenait en compte des paires appartenant à différentes conditions et différents groupes d'électrodes.

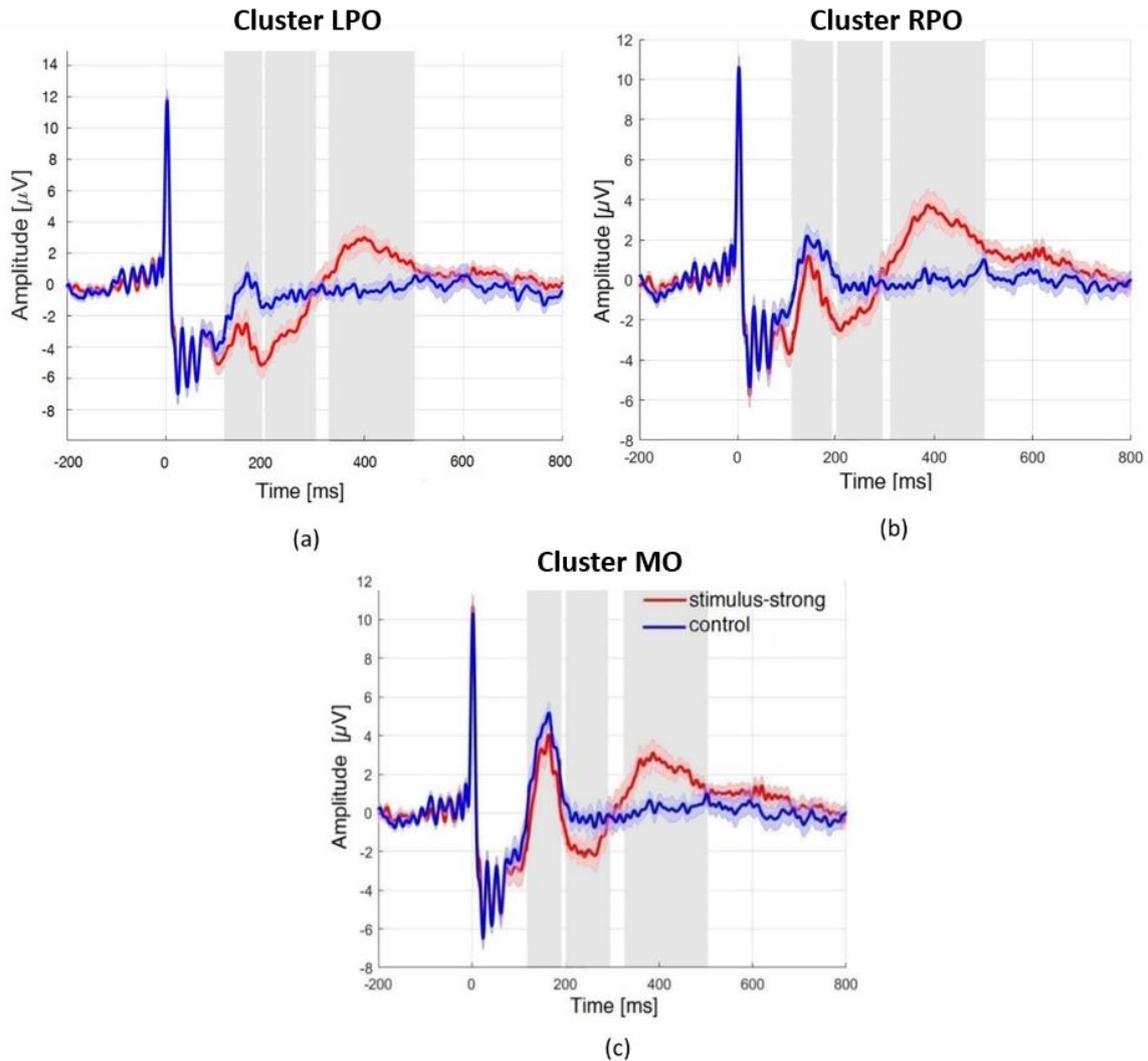


Figure 35. Grand moyennage pour l'ESRP à l'apparition de la saccade principale. (a) Groupe d'électrodes LPO (b) groupe d'électrodes RPO et (c) groupe d'électrodes MO. Le trait plein représente le grand moyennage de l'ESRP tandis que l'enveloppe transparente représente l'erreur standard intra-sujet à chaque échantillon de temps. Les zones grisées représentent les fenêtres de latence prédéfinies.

Pour la composante N1, le pic négatif a été observé à 240 ms dans le groupe d'électrodes MO dans la condition Stimulus-Strong seulement. De la même manière, l'amplitude de l'ESRP dans la fenêtre [200 – 300] ms était modulée significativement par la condition ($F(1,15) = 11,33$, $p = 0,005$, $\eta p^2 = 0,43$) et le groupe d'électrodes ($F(2,30) = 6,85$, $p = 0,004$, $\eta p^2 = 0,31$). Pour l'effet principal de la condition, l'amplitude négative de l'ESRP était supérieure dans la condition Stimulus-Strong ($-1,97 \pm 0,90 \mu V$) comparée à la condition Control ($-0,44 \pm 0,77 \mu V$). Pour l'effet principal du groupe d'électrodes, les comparaisons post-hoc ont montré une amplitude plus élevée pour le groupe LPO ($-1,86 \pm 0,64 \mu V$) comparée au groupe MO ($-0,91 \pm 0,63 \mu V$, $p = 0,02$) et RPO ($-0,84 \pm 0,69 \mu V$, $p = 0,007$). Il n'y avait pas de différences significatives entre les groupes d'électrodes MO et RPO. L'interaction condition \times groupe

d'électrodes était aussi significative ($F(2,30) = 4,42$, $p = 0,004$, $\eta p^2 = 0,38$) mais n'était pas pertinente car elle prenait en compte des paires appartenant à différentes catégories et différents groupes d'électrodes.

Enfin pour la composante P300, le pic de positivité était observé en moyenne à 385 ms avec une amplitude plus élevée dans la condition Stimulus-Strong comparée à la condition Control. L'amplitude du potentiel évoqué dans la fenêtre [330 – 500] ms était modulée significativement par la condition ($F(1,15) = 17,55$, $p < 0,001$, $\eta p^2 = 0,54$) avec une amplitude plus élevée dans la condition Stimulus-Strong ($2,31 \pm 0,97 \mu V$) comparée à la condition Control ($-0,02 \pm 0,70 \mu V$). Aucun effet principal du groupe d'électrodes, ni d'effet d'interaction condition \times groupe d'électrodes n'ont été retrouvés.

3.3. Résultats dans l'espace des sources

Nos ROI ont été choisies dans l'atlas de Destrieux (Destrieux et al., 2010) correspondant aux aires visuelles primaires V1-V2 et à l'aire sensible au mouvement MT/V5 sur l'hémisphère gauche. Pour cela, nous avons sélectionné : (1) le pôle occipital gauche (n°42) pour les aires V1-V2 ; et (2) l'aire correspondant à la jonction entre le sillon occipital antérieur gauche et le sillon pré-occipital gauche (n°59) pour l'aire MT/V5 (Figure 36), qui occupaient respectivement 15,60 cm² et 12,71 cm². Nous avons vérifié, grâce à l'atlas cytoarchitectonique de Jülich (Amunts et al., 2020), que ces aires issues de l'atlas de Destrieux correspondaient bien aux aires ciblées. L'aire n°42 recouvrait les aires V1-V2 à 59 % tandis que l'aire n°59 recouvrait l'aire MT/V5 à 85 %. Par la suite, l'aire V1-V2L fera référence à l'aire n°42 (pôle occipital) sur l'hémisphère gauche de l'atlas de Destrieux tandis que l'aire MT/V5L fera référence à l'aire n°59 (jonction entre le sillon occipital antérieur gauche et le sillon pré-occipital gauche) sur l'hémisphère gauche.

Deux fenêtres de latences ont été définies visuellement pour chaque ROI. Une précoce entre [60 – 230] ms et une tardive entre [290 – 390] ms pour l'aire V1-V2L et une précoce entre [100 – 215] ms et une tardive entre [270 – 450] ms pour l'aire MT/V5L.

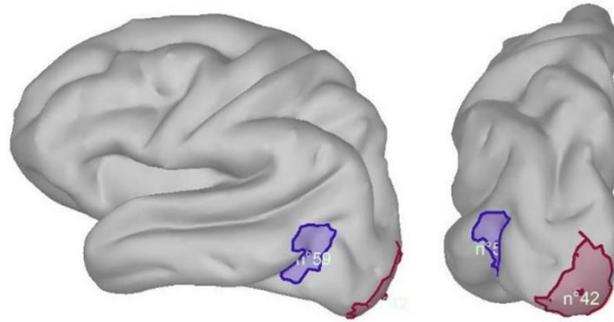


Figure 36. Représentation des deux ROI issues de l'atlas de Destrieux sur l'hémisphère gauche de la surface corticale standard (dans l'espace MNI) lissée à 50 %. Violet : aire MT/V5L (n°59) et en rouge : aire V1-V2L (n°42).

La Figure 37 représente le grand moyennage de l'ESRP estimé à l'apparition de la saccade principale pour chaque ROI (V1-V2L et MT/V5L) et chaque condition d'intérêt (Stimulus-Strong et Control). Des ANOVA à mesures répétées ont été réalisées dans chaque fenêtre de latence prédéfinie, avec la condition (Stimulus-Strong, Control) comme facteur intra-sujet dans chaque ROI.

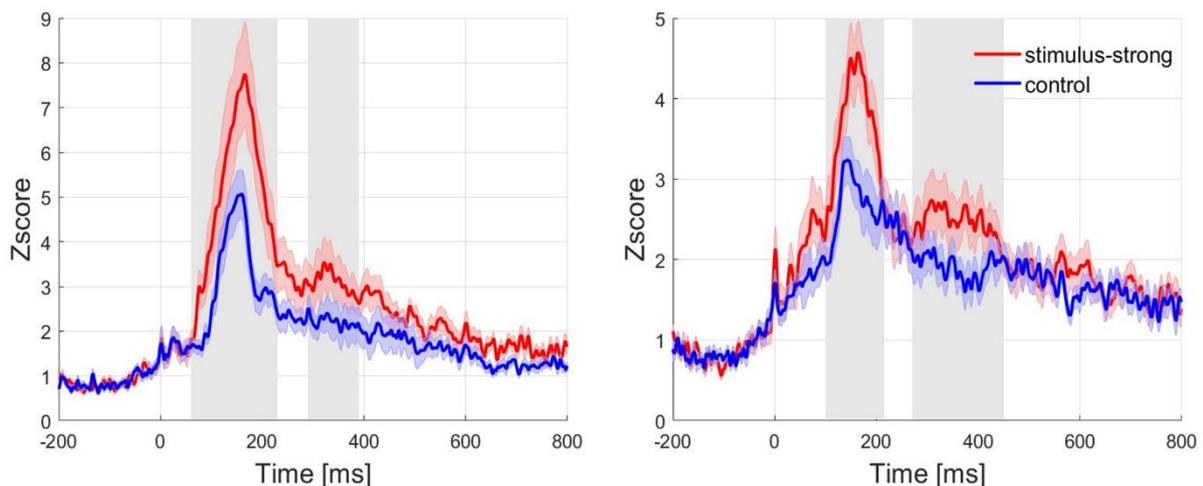


Figure 37. Grand moyennage pour l'ESRP dans chaque ROI. Gauche : aire V1-V2L et droite : aire MT/V5L. Le trait plein représente le grand moyennage de l'ESRP tandis que l'enveloppe transparente représente l'erreur standard intra-sujet à chaque échantillon de temps. Les zones grisées représentent les fenêtres de latence prédéfinies.

Pour l'aire V1-V2L, les analyses statistiques dans la fenêtre [60 – 230] ms ont montré que l'amplitude de l'ESRP était modulée significativement par la configuration ($F(1,15) = 11,92, p = 0,004, \eta p^2 = 0,44$). L'amplitude était plus élevée dans la condition Stimulus-Strong ($5,09 \pm 0,76$) comparée à la condition Control ($3,18 \pm 0,28$). De plus, indépendamment de la condition, le pic de cette composante précoce était observé à 165 ms dans le grand moyennage. Cette composante précoce commençait en moyenne à 60 ms dans la condition Stimulus-Strong

et à 83 ms dans la condition Control. De la même manière, l'amplitude de l'ESRP dans la fenêtre [290 – 390] ms était significativement modulée par la condition ($F(1,15) = 8,25$, $p = 0,02$, $\eta p^2 = 0,35$) avec une amplitude plus élevée dans la condition Stimulus-Strong ($3,10 \pm 0,46$) comparée à la condition Control ($2,21 \pm 0,35$).

Pour l'aire MT/V5L, les analyses statistiques dans la fenêtre [100 – 215] ms ont montré que l'amplitude de l'ESRP était modulée significativement par la condition ($F(1,15) = 17,12$, $p < 0,001$, $\eta p^2 = 0,53$). L'amplitude de l'ESRP était plus élevée dans la condition Stimulus-Strong ($3,68 \pm 0,32$) comparée à la condition Control ($2,68 \pm 0,23$). Finalement, l'amplitude de l'ESRP était significativement modulée par la condition dans la fenêtre [270 – 450] ms, ($F(1,15) = 10,34$, $p = 0,006$, $\eta p^2 = 0,41$) avec une amplitude plus élevée dans la condition Stimulus-Strong ($2,47 \pm 0,27$) comparée à la condition Control ($1,91 \pm 0,19$). Le pic de cette composante était à 370 ms et la déviation positive commençait à 270 ms dans la condition Stimulus-Strong.

4. Conclusion

Ce chapitre visait à décrire les résultats oculométriques, comportementaux et EEG de la première étude de perception intra-saccadique du mouvement. La discussion de ces résultats est présentée dans le chapitre suivant (Chapitre 6).

En résumé, les résultats oculométriques, comportementaux et EEG de cette première expérience ont montré que :

- (1) dans l'ensemble, les participants faisaient correctement la tâche ;
- (2) la vitesse pic et la taille de la saccade étaient en moyenne plus élevées dans la condition Stimulus-Strong comparées à la condition Control ;
- (3) la fréquence F_R devait être inférieure à 22,24 Hz, la vitesse pic supérieure à 229,2 °/s et la taille de saccade environ égale à 3,22°, pour avoir une probabilité au-dessus de la chance de catégoriser la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus comme Strong ;
- (4) il n'y avait pas de différences dans les distributions des caractéristiques des saccades (taille, vitesse pic et durée) entre les deux conditions d'intérêt (Stimulus-Strong et Control) après appariement ;
- (5) dans l'espace des électrodes, les composantes Lambda, N1 et P300 ont été observées dans les régions occipitales et pariéto-occipitales avec : une amplitude négative plus élevée dans la condition Stimulus-Strong comparée à la condition Control pour les

composantes Lambda et N1 et une amplitude positive plus élevée dans la condition Stimulus-Strong comparée à la condition Control pour la composante P300 ;

- (6) enfin, dans l'espace des sources, des composantes positives précoces et tardives ont été observées dans les aires d'intérêt V1-V2L et MT/V5L avec une amplitude plus élevée dans la condition Stimulus-Strong comparée à la condition Control.

Chapitre 6 : Discussion des résultats de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement (1^{ère} étude)

Ce chapitre vise à discuter des résultats oculométriques, comportementaux et EEG, dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources, de la 1^{ère} étude de perception intra-saccadique du mouvement. Dans un premier temps, nous discuterons des choix méthodologiques pour le protocole expérimental et le prétraitement des données. Ensuite, nous discuterons des résultats oculométriques, comportementaux et EEG, dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources. Pour finir, nous présenterons les limitations de cette 1^{ère} étude sur la perception intra-saccadique du mouvement.

1. Introduction

L'objectif de cette première étude était d'explorer, pour la première fois, les corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement grâce à des enregistrements conjoints en EEG et oculométrie. Le but était de montrer l'implication de la voie magnocellulaire, et particulièrement des aires visuelles primaires V1-V2 et de l'aire MT/V5, dans la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus.

Cette 1^{ère} étude était basée sur le paradigme psychophysique initial de Castet & Masson, (2000), qui avaient montré que la perception intra-saccadique du mouvement était possible lorsque les conditions visuelles étaient optimisées pour les détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire (cf. Chapitre 2, point 3.1). Dans notre cas, le protocole expérimental initial avait dû être adapté aux enregistrements conjoints en EEG et oculométrie (cf. Chapitre 4). Nos résultats ont montré qu'il y avait des changements au niveau de l'amplitude des potentiels évoqués synchronisés sur l'apparition de la saccade principale (ESRP) dans les conditions où la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus était forte comparée aux conditions où il n'y avait pas de perception intra-saccadique du mouvement du stimulus. La différence entre ces deux conditions était la perception (ou non) du mouvement du stimulus pendant la saccade suite à l'appariement, entre les deux conditions, des distributions des caractéristiques des saccades (taille, vitesse pic et durée).

2. Considération méthodologiques

Dans l'expérience initiale de Castet & Masson, (2000), la tâche des participants était une tâche de détection, dans laquelle les participants devaient indiquer si oui ou non, ils avaient

perçu le mouvement du stimulus pendant la saccade. Dans notre étude, nous avons opté pour une tâche de catégorisation binaire. De ce fait, les participants devaient faire une catégorisation binaire au sens de ce contraste. La variable discriminante entre les deux conditions d'intérêt était le mouvement du stimulus avec un fort contraste spatio-temporel apparent plutôt que la réponse oui/non à la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus, utilisée dans l'expérience initiale. En utilisant cette tâche de catégorisation, nous voulions ne pas avoir d'ambiguïté dans la condition d'intérêt sur la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus avec un fort contraste spatio-temporel apparent (i.e. condition Stimulus-Strong). Par conséquent, la condition opposée (i.e. Stimulus-Weak/Null) n'était pas définie par rapport à ce qu'elle était, mais par rapport à ce qu'elle n'était pas. En utilisant la terminologie de l'apprentissage automatique, la tâche demandée aux participants était d'effectuer une tâche de catégorisation « one-class » afin de se concentrer sur la condition d'intérêt par rapport à toutes les autres conditions (Deng et al., 2018; Khan & Madden, 2014). L'objectif de cette tâche de catégorisation était d'obtenir la condition d'intérêt (i.e. Stimulus-Strong) la plus homogène en termes de perception intra-saccadique du mouvement du stimulus avec un fort contraste spatio-temporel apparent, même si cela amenait à une hétérogénéité de la condition opposée (i.e. Stimulus-Weak/Null). Cette tâche était donc très adaptée pour notre étude, car il pouvait y avoir plusieurs raisons pour lesquelles le mouvement du stimulus n'était pas perçu pendant une saccade : 1) avec les yeux fixes le mouvement du stimulus projeté sur la rétine était trop rapide ; 2) avec une saccade trop lente le contraste spatio-temporel apparent du stimulus était trop faible pour percevoir le mouvement du stimulus ; 3) avec une saccade et un stimulus ne se déplaçant pas dans la même direction ; et 4) avec une saccade trop rapide le stimulus semblait être « flashé » sur la rétine (cf. Chapitre 2, point 3.1). Par conséquent, dû à l'hétérogénéité de la condition opposée (i.e. Stimulus-Weak/Null), aucune analyse EEG n'a été faite pour cette condition.

De plus, contrairement au paradigme initial de Castet & Masson, (2000), une condition Contrôle a été ajoutée, dans laquelle le stimulus était un réseau sinusoïdal horizontal se déplaçant du bas vers le haut. Ainsi, dans cette condition, le mouvement du stimulus ne pouvait pas être perçu lorsque le participant faisait une saccade de la gauche vers la droite. Par conséquent, les conditions Stimulus-Strong et Control-Weak/Null (notée Control par simplification) ont été comparées entre elles dans l'analyse EEG.

3. Oculométrie

Trois caractéristiques des saccades ont été analysées : la taille, la durée et la vitesse pic. Nos résultats sur ces trois caractéristiques ont montré qu'il n'y avait pas de différences entre les distributions de ces caractéristiques entre les deux conditions (Stimulus vs. Control) même si l'orientation du stimulus différait entre ces deux conditions. Cependant, quand la catégorie de la perception intra-saccadique du mouvement (Strong vs. Weak/Null) était prise en compte, nos résultats ont montré des différences dans les distributions des caractéristiques des saccades entre les deux conditions. Concernant la condition Control-Strong, il y avait très peu d'essais, qui ont été retirés des analyses. Ceux-ci pouvaient être interprétés comme des erreurs de réponse ou comme des perceptions possibles d'un mouvement vertical induit par des saccades avec de fortes courbures vers le haut. Nos analyses sur les caractéristiques des saccades étaient donc concentrées sur les trois conditions restantes, Stimulus-Strong, Stimulus-Weak/Null et Control. Nos résultats sur les distributions des caractéristiques des saccades entre ces trois conditions étaient consistants avec ceux de Castet & Masson, (2000) : les tailles et les vitesses pics des saccades étaient plus élevées quand le mouvement du stimulus était perçu comme Strong et inversement les tailles et les vitesses pics des saccades étaient moins élevées quand le mouvement du stimulus n'était pas perçu comme Strong (i.e. catégorie Weak/Null).

4. Comportementaux sur la perception intra-saccadique du mouvement

Dans leur expérience, Castet & Masson, (2000) avaient obtenu une courbe de probabilité de détection intra-saccadique du mouvement du stimulus en forme de U inversé puisque la tâche qu'ils avaient utilisée était une tâche de détection (oui/non) du mouvement du stimulus pendant la saccade. La probabilité de percevoir le mouvement était donc optimisée pour une fréquence F_R autour de 20 Hz et ce quelle que soit la vitesse du stimulus. Dans notre étude, à la différence de Castet & Masson, (2000), nous n'avions utilisé qu'une seule vitesse de stimulus (360 °/s) et la tâche était une tâche de catégorisation, avec comme variable discriminante, le mouvement du stimulus avec un fort contraste spatio-temporel apparent. Par conséquent, la courbe de probabilité de détection obtenue était décalée vers les basses fréquences F_R . Dans l'expérience initiale de Castet & Masson, (2000), une saccade de petite taille était suffisante pour induire une perception intra-saccadique du mouvement en réduisant la fréquence F_R pour qu'elle devienne inférieure à la fréquence haute de la bande passante des détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire. Dans notre expérience, pour une taille de saccade similaire et donc pour la même fréquence F_R , le contraste spatio-temporel apparent pouvait ne pas être

suffisamment fort pour être catégorisé comme Strong dans la condition Stimulus. Pour que le contraste spatio-temporel apparent soit catégorisé comme Strong dans notre expérience, la fréquence F_R devait être encore plus réduite et la taille de la saccade devait être alors plus grande. En effet, lors de la phase d'apprentissage, une taille de saccade de 4° avait été utilisée, correspondant à une fréquence F_R égale à environ 20 Hz qui constituait le point où la perception du mouvement du stimulus pendant la saccade devenait évidente. Ainsi, chaque participant avait adapté son seuil interne de catégorisation juste en deçà de cette taille de saccade.

Nos résultats ont montré que le seuil sur la fréquence $\zeta_{F0.5}$, pour lequel la probabilité d'assigner la perception du mouvement à la condition Stimulus-Strong était au niveau de la chance, était égal à 22,24 Hz. Ce seuil signifiait qu'au-dessus de cette fréquence de 22,24 Hz, la probabilité que les participants perçoivent le mouvement du stimulus avec un fort contraste spatio-temporel apparent, était inférieure au niveau de la chance. Les seuils correspondants sur la vitesse pic $\zeta_{V0.5}$ et la taille de la saccade $\zeta_{S0.5}$ étaient égaux à 229 °/s et 3,22 °, respectivement. Comme attendu, le seuil de catégorisation sur la taille de la saccade, pour catégoriser la perception intra-saccadique du mouvement comme Strong, était inférieur aux 4° utilisés dans la phase d'apprentissage. La courbe de probabilité de détection obtenue était décalée vers les basses fréquences F_R et par conséquent, la partie descendante de la courbe de probabilité en forme de U n'a pas été observée. Notre courbe de probabilité représentait seulement la partie ascendante de la courbe en U de Castet & Masson, (2000). Ainsi, même si notre tâche était un peu différente de celle de l'expérience initiale de Castet & Masson, (2000), notre expérience permettait de reproduire les résultats de Castet & Masson, (2000).

5. EEG

5.1. Dans l'espace des électrodes

Pour estimer les ESRP à l'apparition de la saccade principale : (1) le GLM (General Linear Model) avait été utilisé pour déconvoluer les potentiels évoqués qui se recouvraient ; et (2) la taille de la saccade avait été prise en compte par appariement des distributions des caractéristiques des saccades entre les deux conditions d'intérêts.

Dans cette étude, comme le sujet principal était la saccade, nous avons choisi d'estimer les potentiels évoqués synchronisés sur l'apparition de la saccade (ESRP) plutôt que sur le début de la fixation (i.e. la fin de la saccade). De ce fait, la latence des composantes observées sur l'ESRP était retardée d'une latence représentée par la durée de la saccade. De plus, comme ces composantes sont habituellement synchronisées sur le début de la fixation, leur estimation à

partir des signaux synchronisés sur l'apparition de la saccade était une version passe-bas de l'estimation à partir des signaux synchronisés sur le début de la fixation. L'effet de ce filtrage passe-bas était néanmoins faible puisque le jitter qui le provoquait correspondait à la variabilité de la durée de la saccade (entre 20 et 60 ms). Aussi, comme les distributions de la durée de la saccade étaient similaires entre les deux conditions d'intérêt (Stimulus-Strong vs. Control), l'effet du filtrage passe bas était également similaire entre les deux conditions.

Nos résultats EEG dans l'espace des électrodes ont montré que la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus activait séquentiellement des processus visuels révélateurs d'un traitement visuel lié à une tâche de prise d'information visuelle, de discrimination et de prise de décision. Les marqueurs de ces processus dans l'espace des électrodes ont été largement étudiés et sont composés, entre autres, de la composante Lambda, de la composante N1 et de la composante P300. Nos résultats ont montré la présence de ces trois composantes sur les trois groupes d'électrodes pariéto-occipitales (LPO, MO et RPO).

D'abord, la composante Lambda avait un pic positif en moyenne à 165 ms dans le grand moyennage pour les deux conditions et l'amplitude moyenne de cette composante, entre 120 et 190 ms, dans la condition Control, était inférieure à celle dans la condition Stimulus-Strong. De la même manière, la composante N1 a été observée entre 200 et 300 ms avec un pic négatif à 240 ms dans le grand moyennage pour la condition Stimulus-Strong uniquement. La composante N1 n'a pas été observée dans la condition Control. Pour rappel, la composante Lambda reflète l'entrée de nouvelles informations visuelles dans le cortex visuel et une étude d'Ossandon et collaborateurs (Ossandón et al., 2010) avait montré que des saccades, exécutées sur un fond gris uniforme, ne provoquaient pas de composante Lambda. Dans notre cas, les saccades étaient exécutées, dans les deux conditions entre un point rouge et un point vert, il y avait donc un contraste chromatique (du rouge au vert) durant la saccade. La présence d'une composante Lambda était attendue dans les deux conditions, révélant ce changement de scène visuelle durant la saccade. Il n'était donc pas surprenant d'observer cette composante Lambda dans la condition Control. De plus, le stimulus (i.e. réseau sinusoïdal) était superposé à la scène visuelle dans chaque condition mais avec une orientation orthogonale. Comme la saccade était dans un sens orthogonal au stimulus dans la condition Control, la fréquence temporelle de ce stimulus projeté sur la rétine (i.e. fréquence F_R) n'était pas réduite, sauf pour les saccades avec des trajectoires ascendantes très courbes. Ces saccades ont été observées, elles réduisaient légèrement la fréquence F_R et induisaient un certain flux de mouvement rétinien dans une direction ascendante. Concernant la perception, puisque la catégorisation impliquait la perception d'un mouvement de gauche à droite, les participants n'étaient pas supposés répondre

positivement dans cette situation, ce qui a été le cas dans 99,1 % des cas. L'hypothèse d'une activité EEG très marginale, induite par le mouvement du stimulus dans la condition Control, ne pouvait cependant pas être exclue. A l'inverse, par définition tous les essais induisaient une forte perception intra-saccadique du mouvement du stimulus dans la condition Stimulus-Strong. De plus, la composante N1, révélatrice d'un processus de discrimination entre un stimulus attendu et un stimulus inattendu, a été observée dans la condition Stimulus-Strong mais pas dans la condition Control. Il est également connu que la sous-composante pariéto-occipitale de la composante N1 partage des sources corticales similaires avec la composante P1 et que la composante Lambda, synchronisée sur le début de la fixation, et la composante P1, synchronisée sur l'apparition du stimulus, partagent des sources corticales similaires (Di Russo, 2003; Di Russo et al., 2005; Kazai & Yagi, 2003). Les différences observées ont donc été interprétées comme un ensemble, le complexe « Lambda-N1 », plutôt que distinctement l'une de l'autre car ces composantes précoces avaient des sources corticales communes dans la région pariéto-occipitale et apparaissaient séquentiellement au niveau temporel.

Ensuite, nos résultats ont montré que la composante P300, entre 350 et 500 ms, avait un pic positif à 385 ms dans le grand moyennage et était présente sur l'ensemble du scalp, avec une amplitude plus élevée dans la condition Stimulus-Strong que dans la condition Control. Cette composante est particulièrement impliquée dans les tâches de catégorisation et de prise de décision, ce qui était le cas de notre tâche car les participants devaient prendre une décision sur le statut (ici, le mouvement) du stimulus perçu. Ainsi, dans l'espace des électrodes du point de vue de ces trois composantes, nos résultats ont montré que la perception visuelle était similaire pendant les fixations et pendant les saccades.

5.2. Dans l'espace des sources

Après avoir obtenu les ESRP dans l'espace des électrodes, ceux-ci ont ensuite été reconstruits dans l'espace des sources. L'analyse dans l'espace des sources permettait d'avoir une information supplémentaire sur la localisation des régions cérébrales responsables de ce qui était observé dans l'espace des électrodes. Nous avons choisi spécifiquement la ROI V1-V2L correspondant aux aires visuelles primaires et la ROI MT/V5L correspondant à l'aire sensible au mouvement MT/V5 sur l'hémisphère gauche. Ces aires visuelles sont connues pour faire partie du réseau sous-tendant la perception intra-saccadique du mouvement sur la voie magnocellulaire. L'atlas de Destrieux (Destrieux et al., 2010) avait été choisi pour définir nos deux ROI d'intérêts. Pour s'assurer que les ROI choisies dans l'atlas de Destrieux

correspondaient bien aux aires visuelles d'intérêt, à savoir V1-V2 et MT/V5, le taux de recouvrement, avec ces mêmes aires définies dans l'atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich (Amunts et al., 2020), avait été calculé. Nos deux ROI présentaient chacune un bon taux de recouvrement avec l'aire correspondante dans l'atlas de Jülich, de 59 % pour la ROI V1-V2L et les aires visuelles V1-V2 gauche de l'atlas de Jülich, et de 85 % pour la ROI MT/V5L et l'aire MT/V5 gauche de l'atlas de Jülich. Concernant les aires visuelles primaires V1-V2, il est connu que c'est l'hémisphère controlatéral à l'hémichamp stimulé qui est activé tandis que pour l'aire MT/V5, des études ont montré que, lorsqu'un mouvement était perçu, il y avait des activations bilatérales dans les deux hémisphères avec une activation plus importante dans l'hémisphère controlatéral à l'hémichamp stimulé (cf. Chapitre 1). Dans cette étude, les participants devaient faire une saccade de la gauche vers la droite, la fin de la saccade se terminait alors dans l'hémichamp droit du champ visuel. En prenant en compte le temps d'intégration de l'information du stimulus en mouvement, la prise de décision (catégorisation) se ferait alors plutôt vers la fin de la saccade donc dans l'hémisphère gauche qui est l'hémisphère controlatéral à l'hémichamp visuel droit. C'est pourquoi, nous avons choisi d'étudier les aires visuelles primaires V1-V2 et de l'aire MT/V5 situées sur l'hémisphère gauche.

Nos résultats précédents dans l'espace des électrodes ont montré que l'activité dans la région occipitale était divisée en deux périodes temporelles : une période précoce incluant le complexe « Lambda-N1 » et une période plus tardive incluant la composante P300. Cette distinction temporelle a également été observée dans l'activité des sources reconstruites dans nos deux ROI V1-V2L et MT/V5L avec des activités distinctives selon que le mouvement du stimulus ait été perçu comme fort (i.e. Stimulus-Strong) ou non (i.e. Control) durant la saccade.

Une activité précoce a été observée sous la forme d'une déviation positive dans les deux conditions et les deux ROI. Pour rappel, les fenêtres de latence avaient été délimitées visuellement par délimitation des composantes. Les fenêtres de latence précoces, basées sur cette déviation positive, étaient de [60 – 230] ms pour la ROI V1-V2L et de [100 – 215] ms pour la ROI MT/V5L. Pour les deux ROI et dans ces fenêtres de latence précoces, l'amplitude moyenne de cette déviation positive était plus élevée dans la condition Stimulus-Strong, quand le mouvement du stimulus était perçu comme fort, comparée à la condition Control. Plus précisément dans la ROI V1-V2L, cette déviation précoce avait un pic positif dans le grand moyennage à 165 ms et l'amplitude moyenne entre 60 et 230 ms était plus élevée dans la catégorie Stimulus-Strong comparée à la catégorie Control. Di Russo et collaborateurs, (2003) avaient montré que la composante P1 et la sous-composante N150 de la composante N1

partageaient des sources corticales similaires, situées dans l'aire 17 de Brodmann, correspondant à l'aire visuelle primaire V1. Cette activité positive précoce, dans la ROI V1-V2L, a donc été interprétée comme contribuant partiellement au complexe « Lambda-N1 » observé dans l'espace des électrodes. La différence observée pour la composante Lambda dans l'espace des électrodes, sur les groupes d'électrodes pariéto-occipitales, a été également observée dans l'espace des sources mais dans une fenêtre de latence plus précoce et plus large. Premièrement, cette activité sous la forme d'une déviation positive était plus élevée et plus large dans la condition Stimulus-Strong comparée à la condition Control. Cette déviation positive observée dans la ROI V1-V2L était similaire, en termes de latence et de pic, à la composante Lambda observée dans l'espace des électrodes. A l'inverse, dans la condition Stimulus-Strong, en plus du changement de scène visuelle, les participants percevaient aussi le mouvement du stimulus pendant la saccade. Ils devaient répondre Strong s'ils percevaient : (1) un réseau sinusoïdal vertical ; (2) se déplaçant de la gauche vers la droite ; (3) avec un fort contraste spatio-temporel apparent ; et (4) durant la saccade. La perception du mouvement du stimulus pendant la saccade était l'élément discriminant entre les deux conditions, ce qui explique que l'activité sous la forme d'une déviation positive ait été plus fortement exprimée dans la condition Stimulus-Strong comparée à la condition Control. Deuxièmement, la latence de cette déviation apparaissait plus tôt (60 ms) dans la condition Stimulus-Strong comparée à la condition Control (83 ms) mais les deux déviations positives piquaient à 165 ms, indépendamment de la condition. Cette latence plus courte dans la condition Stimulus-Strong pouvait s'expliquer en prenant en compte le décours temporel typique de la suppression saccadique (environ 75 ms avant la saccade jusque 50 ms après la saccade) décrit par Diamond et al., (2000). A la fin de cette période, la sensibilité au contraste revenait progressivement à la normale. La latence de ce retour progressif à la normale correspondait à la latence de la déviation positive observée dans la ROI V1-V2 dans la condition Stimulus-Strong.

En progressant le long de la voie magnocellulaire, sur la ROI MT/V5L, une activité précoce (i.e. entre 100 et 215 ms) sous la forme d'une déviation positive plus élevée et plus large a été observée dans la condition Stimulus-Strong comparée à la condition Control. Comme expliqué précédemment, cette déviation positive observée dans la condition Control pouvait être liée à la perception d'un mouvement résiduel vers le haut lors d'une saccade ayant une forte courbure vers le haut. Selon la théorie « top-down » du contrôle attentionnel pour la détection des caractéristiques (pour une revue, voir Corbetta & Shulman, (2002)), la réponse devrait être facilitée puisqu'il s'agissait d'une caractéristique attendue du stimulus (ici, le mouvement de la gauche vers la droite). Enfin, une activité tardive (i.e. entre 270 et 400 ms) sous la forme d'une

déviations positives ont été observées, commençant à 270 ms et culminant à 370 ms en moyenne. Cette activité tardive a été interprétée comme contribuant à la composante P300 observée précédemment dans l'espace des électrodes. Des études récentes en EEG et en IRMf ont trouvé quelques différences, selon le paradigme expérimental utilisé, sur les sources corticales responsables de la composante P300. Par exemple, une tâche de recherche nécessitera davantage d'attention descendante (« top-down ») et donc un réseau de sources corticales plus vaste dans le lobe frontal tandis qu'une tâche de « pop-out » nécessitera davantage d'attention ascendante (« bottom-up ») et donc un réseau de sources corticales plus vaste dans le lobe pariétal (Zhang et al., 2020). Parmi ces sources corticales sur le lobe pariétal, le gyrus angulaire gauche est particulièrement intéressant car il est impliqué dans une grande variété de tâches de haut niveau et il est connecté à la région temporo-occipitale où se trouve l'aire MT/V5L (M. L. Seghier, 2013). Compte tenu de cette dichotomie, notre tâche de catégorisation de la perception du mouvement nécessitait davantage d'attention ascendante (« bottom-up ») que d'attention descendante (« top-down »). L'activité tardive observée pourrait donc s'expliquer par une contribution à la composante P300 qui serait une contribution majeure pour l'activité reconstruite dans l'aire MT/V5L et une contribution plus marginale pour l'activité reconstruite dans la ROI V1-V2L. Dans l'ensemble, l'activité reconstruite dans la condition Stimulus-Strong dans les deux ROI, V1-V2L et MT/V5L, était sans ambiguïté un corrélât neuronal de la perception intra-saccadique du mouvement, fournissant une réalité physiologique aux résultats psychophysiques de Castet & Masson, (2000).

L'objectif de cette étude était de mettre en évidence la corrélation entre la perception intra-saccadique du mouvement et l'activité dans les aires visuelles de la voie magnocellulaire qui supportent la perception du mouvement (V1-V2 et MT/V5) lorsque le stimulus était optimisé pour les détecteurs du mouvement. Nos résultats, dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources, indiquent que le mouvement du stimulus était bien perçu pendant la saccade, cela sans remettre en cause l'existence de la réduction de la sensibilité au contraste de la voie magnocellulaire durant les saccades. Cette étude montre que, pour les stimuli optimisés pour les détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire, la perception intra-saccadique du mouvement activaient les mêmes processus visuels précoces et tardifs que la perception des éléments saillants d'une scène visuelle à chaque fixation oculaire. Cela est consistant avec des études plus récentes qui ont montré que le flux de mouvement intra-saccadique était disponible et perçu pendant la saccade car il a un rôle fonctionnel (cf. Chapitre 2, point 4). Par exemple, Schweitzer & Rolfs, (2020) ont montré que les flux de mouvement intra-saccadique servaient d'indices pour suivre la position des objets qui changeaient rapidement d'emplacement au

travers des saccades. Même si ces études sur le rôle fonctionnel sont encore peu nombreuses, ces premiers résultats fourniraient un argument supplémentaire en faveur de la perception intra-saccadique du mouvement.

6. Limitations

D'abord, dans la tâche de catégorisation, les participants devaient catégoriser la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus en Strong versus Weak/Null. Nous avons choisi cette tâche de catégorisation pour avoir des situations où la perception intra-saccadique du mouvement était forte en termes de contraste spatio-temporel apparent. En effet, la catégorie Strong dans la condition Stimulus était bien définie (homogène en termes de mouvement et de contraste spatio-temporel apparent) et a fourni un haut niveau de confiance dans la modulation de l'activité EEG par rapport à la condition Control. A l'inverse, la catégorie Weak/Null était plus hétérogène car il n'était pas possible d'écarter la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus avec un faible contraste spatio-temporel apparent. De ce fait, nous avons seulement étudié les situations où la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus était forte (avec un fort contraste spatio-temporel apparent) en comparaison avec des situations où il n'y avait pas de perception intra-saccadique du mouvement mais nous n'avons pas étudié l'évolution en fonction de la force de la perception intra-saccadique.

Ensuite, au niveau méthodologique, dû à l'utilisation d'un casque à 32 électrodes, la résolution spatiale pour estimer et reconstruire les sources corticales de l'EEG était limitée. Dans ce contexte, la méthode de reconstruction de sources wMNE a été utilisée pour estimer et reconstruire les sources corticales de l'EEG. De plus, nous avons utilisé un atlas pour délimiter les ROI V1-V2L et MT/V5L ainsi qu'une surface corticale standard dans l'espace standard MNI, qui avait une précision limitée et qui ne permettaient pas de prendre en compte la variabilité anatomique inter-individuelle. Pour remédier à cela, nous pourrions introduire des expériences permettant de localiser fonctionnellement les aires visuelles chez les participants afin de délimiter précisément ces zones. Concernant les aires visuelles d'intérêt, il serait également possible de faire la distinction entre l'aire visuelle primaire V1 et l'aire visuelle primaire V2, mais également d'ajouter d'autres aires visuelles ou oculomotrices connues pour faire partie du réseau sous-tendant la perception intra-saccadique. De plus, il serait intéressant de prendre les aires visuelles d'intérêt sur l'hémisphère gauche mais également sur l'hémisphère droit. La précision de la reconstruction de sources en EEG pourrait aussi être améliorée à l'aide :

(1) d'un casque avec plus d'électrodes ; (2) de la surface corticale individuelle de chaque participant (grâce à l'IRMf) ; et (3) de méthodes de reconstructions de sources informées par IRMf, comme la méthode FACE ou la méthode S4.

7. Conclusion

Pour conclure, nos résultats ont démontré une activité des aires visuelles de la voie magnocellulaire lors de la perception intra-saccadique du mouvement et ont confirmé les résultats psychophysique de Castet & Masson, (2000). Ces résultats constituaient une première étape pour l'observation des corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement chez l'homme. Ensuite, afin d'affiner ces premiers résultats, nous avons reproduit cette expérience en tenant compte de la variabilité anatomique et fonctionnelle entre les participants. Pour cela, nous avons utilisé : (1) une délimitation fonctionnelle des aires visuelles par IRMf par une expérience de localizers (cf. Chapitres 7 et 8) ; (2) une surface corticale individuelle issue de l'IRM anatomique acquis lors de l'expérience de localizers ; et (3) en plus de la méthode classique de reconstruction MNE, la méthode S4 de reconstruction de sources informée par IRMf (cf. Chapitre 9).

La description, les résultats et la discussion des résultats de cette 2^{ème} étude de perception intra-saccadique du mouvement sont présentés dans la Partie 4.

PARTIE 3

Contributions méthodologiques

Dans cette troisième partie du manuscrit, nous présentons nos travaux méthodologiques que nous avons mené, sur l'évaluation de la délimitation fonctionnelle des aires visuelles et sur la méthode S4 de reconstruction de sources. D'abord, dans le Chapitre 7, nous décrivons les expériences de localisation fonctionnelle des aires visuelles par un protocole rapide en IRMf et EEG. Ensuite, dans le Chapitre 8, nous présenterons l'étude que nous avons mené pour évaluer quantitativement la délimitation fonctionnelle des aires visuelles par un protocole rapide de localizers en IRMf. Enfin, dans le Chapitre 9, nous présenterons le travail méthodologique que nous avons effectué sur la méthode S4 de reconstruction de sources, lorsqu'on l'utilise dans ces conditions originales et lorsqu'on élargit le cadre de son utilisation.

Chapitre 7 : Localisation fonctionnelle des aires visuelles par un protocole rapide de localizers en IRMf et EEG

Ce chapitre a pour objectif de décrire les expériences de localisation fonctionnelle des aires visuelles par un protocole rapide en IRMf et en EEG. Les données IRMf et EEG issues de ces expériences de localisation fonctionnelle ont ensuite été utilisées avec la méthode de reconstruction de sources S4 qui nécessitait d'avoir des données en EEG et en IRMf issues du même protocole expérimental afin de bénéficier d'un alignement temporel des données provenant des deux modalités de neuroimagerie. Dans notre cas, comme nous n'avons pas pu réaliser l'expérience de perception intra-saccadique en IRMf du fait de sa complexité, nous avons choisi d'utiliser des expériences de localisation fonctionnelle des aires cérébrales impliquées dans la vision et les mouvements oculaires. Ces expériences visaient à délimiter plus particulièrement les aires impliquées dans le traitement visuel de l'information du mouvement et de contrôle des saccades, soit les aires visuelles primaires V1-V2, l'aire sensible au mouvement MT/V5 et l'aire oculomotrice FEF.

Ces expériences de localisation fonctionnelle faisaient également partie d'un projet plus large, le projet EyeProxy, dont l'objectif était : (1) de définir une « norme » de signatures oculaires et neuronales chez des sujets sains ; et (2) d'étudier les aires cérébrales impliquées dans la génération des mouvements oculaires. Ce projet comportait trois tâches expérimentales faites une première fois en IRMf-oculométrie et une deuxième fois en EEG-oculométrie : une tâche de localisation fonctionnelle des aires visuelles par un protocole rapide de localizers (celle qui nous concerne), une tâche de choix saccadique et une tâche émotionnelle sur des visages. Dans un souci de clarté et de concision, les deux dernières tâches ne seront pas abordées puisque celles-ci n'ont pas fait partie de ce travail de thèse. De la même manière, l'expérience complète de localisation des aires visuelles comportait des périodes de scans fonctionnels visant à délimiter d'autres aires visuelles, comme l'aire visuelle sensible aux visages (FFA) et l'aire visuelle sensible aux objets (LOC), qui ne seront pas utiles à notre travail de thèse.

Dans un premier temps, nous décrivons le protocole expérimental de la tâche de localizers, qui était très proche entre les deux sessions (i.e. session en IRMf-oculométrie et session en EEG-oculométrie) puis nous présenterons les différentes étapes de prétraitements effectuées sur les données IRMf, EEG et oculométriques. Enfin nous concluons sur la manière dont nous nous sommes servis de ces données.

1. Description de l'expérience de localisation fonctionnelle

1.1. Participants

Au total, 45 personnes (23 femmes et 22 hommes ; tranche d'âge : 20-38 ans ; moyenne d'âge \pm SD : $24,8 \pm 4,4$ ans) ont participé à la première session de l'expérience en IRMf-oculométrie. Seules les données IRMf de 35 participants ont été analysées dans cette session car dix participants ont été exclus. Trois participants ont été considérés comme pilotes suite à des problèmes de tâches et de protocole expérimental, cinq participants ont retiré leur consentement et enfin les données IRMf de deux participants étaient inexploitable. Pour la deuxième session de l'expérience en EEG-oculométrie, sur les 45 participants de départ (moins les trois participants considérés comme pilotes et les cinq qui ont retirés leur consentement), 37 participants ont participé à cette deuxième session. Trois participants supplémentaires ont été exclus de l'analyse des données dû à des données EEG inexploitable. Au final, les données EEG de 34 participants ont été analysées dans cette deuxième session de l'expérience.

Au moment des expériences, les participants ne prenaient pas de traitement médical et n'avaient pas d'antécédents de troubles psychiatriques ou neurologiques. Tous les participants avaient une vision normale ou corrigée à la normale. Aucun d'eux n'avait d'expérience préalable avec la tâche expérimentale. L'étude a été approuvée par le comité d'éthique français (Comité de Protection des Personnes Sud-Est III, Eudra-CT 2020-100503-36) et menée selon les principes exprimés dans la Déclaration d'Helsinki. Tous les participants ont donné leur consentement écrit et éclairé avant le début des expériences et ont été indemnisés à hauteur de 30 euros par session expérimentale.

1.2. Protocole expérimental

Le protocole expérimental des expériences de localisation fonctionnelle des aires visuelles était constitué d'une tâche de localizers (environ 10 min) suivie, uniquement dans la session en IRMf-oculométrie, de l'acquisition d'une image anatomique. La durée totale des expériences (toutes tâches confondues : localizers, choix saccadique et tâche émotionnelle) était d'environ une heure pour la session en IRMf-oculométrie et de deux heures pour la session en EEG-oculométrie.

Un paradigme en blocs a été utilisé pour cette expérience (Figure 38). Chaque bloc était constitué d'un stimulus différent visant à déliméner une aire visuelle spécifique. Les blocs « DiabHoriz » (i.e. diablo horizontal) et « DiabVert » (i.e. diablo vertical) étaient utilisés

pour déliméner spécifiquement les aires visuelles primaires V1-V2. Les stimuli étaient constitués de deux triangles alignés symétriquement le long de l'axe horizontal (formant un diablo vertical) ou de l'axe vertical (formant un diablo horizontal), avec une excentricité de $5,3^\circ$ au total (soit $2,65^\circ$ de chaque côté du point central) et composé d'un motif radial en damier à 100 % de contraste, dont la polarité s'inversait à une fréquence temporelle de 4 Hz. Un point de fixation noir au centre des diabolos était présenté et passait au vert de façon aléatoire. La tâche des participants était d'appuyer sur un bouton quand le point de fixation changeait de couleur. Chaque bloc « DiabHoriz » et « DiabVert » était présenté deux fois durant une période de scans fonctionnels. Les blocs « Magno » étaient utilisés pour déliméner l'aire MT/V5 et l'aire FEF. Pour l'aire MT/V5, les stimuli étaient des réseaux sinusoïdaux alternant des bandes blanches et noires en basses fréquences spatiales ($0,5 \text{ cy}/^\circ$), avec un contraste de 100 % et une polarité de contraste inversée à une fréquence temporelle de 30 Hz pour le cycle complet de scintillement. Ces réseaux sinusoïdaux pouvaient avoir six orientations ($0^\circ, 30^\circ, 60^\circ, 90^\circ, 120^\circ, 150^\circ$) qui changeait toutes les trois secondes. Pour le FEF, un point rouge, à une fréquence temporelle de 1 Hz, était présenté par-dessus les réseaux sinusoïdaux et changeait d'emplacement de façon aléatoire toutes les secondes. La tâche des participants était de suivre le point rouge du regard. Le bloc « Magno » était présenté quatre fois durant une période de scans fonctionnels. Enfin le bloc « Rest » était la période de repos et était constitué d'une croix de fixation blanche sur un fond gris uni. Dans ce bloc, la tâche des participants était de fixer la croix de fixation. Ce bloc « Rest » était présenté quatre fois durant une période de scans fonctionnels. Tous les stimuli utilisés dans cette expérience ont été repris et adaptés de Denison et al., (2014) et tous les blocs avaient une durée de 14 secondes.

Ces blocs de stimuli étaient les mêmes dans les deux sessions de l'expérience (IRM-oculométrie et EEG-oculométrie), excepté pour le bloc « Magno ». Pour la session en EEG-oculométrie, le bloc « Magno » était divisé en deux blocs distincts (Figure 38). Un bloc « Magno », qui avait vocation à déliméner l'aire MT/V5, et qui ne comportait que les réseaux sinusoïdaux. La tâche des participants était de fixer une croix de fixation noire présentée sur les réseaux sinusoïdaux. Un bloc « Saccades », qui avait vocation à déliméner uniquement le FEF, et qui ne comportait que le point rouge qui se déplaçait sur un écran gris uniforme. La tâche des participants était de suivre le point rouge du regard. Les deux blocs étaient présentés quatre fois chacun, durant une période de scans fonctionnels. Cette distinction a été faite pour la session en EEG-oculométrie pour simplifier le prétraitement des données EEG, notamment au niveau de l'analyse en composantes indépendantes qui sert à éliminer les artéfacts oculaires (clignements et saccades) du signal EEG.

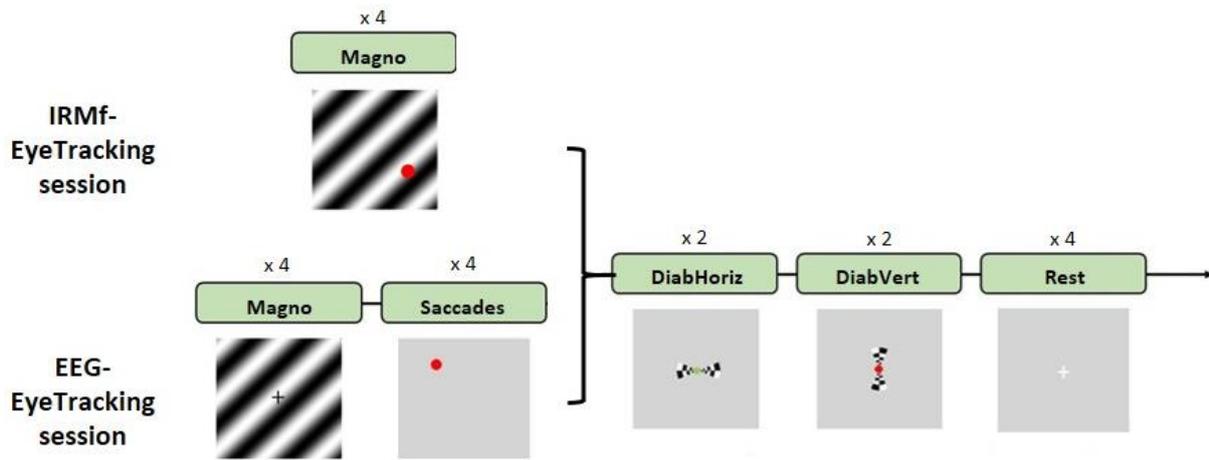


Figure 38. Stimuli utilisés dans la tâche de localizers en IRMf-oculométrie (haut) et en EEG-oculométrie (bas). Le paradigme en blocs était constitué de quatre blocs, un bloc « Magno », un bloc « Rest », un bloc « DiabVert » et un bloc « DiabHoriz », chacun présenté 2 ou 4 fois durant une période de scans fonctionnels. Dans la session en EEG-oculométrie, le bloc « Magno » était subdivisé en un bloc « Magno » et un bloc « Saccades ».

Les tâches demandées aux participants pendant la présentation des stimuli étaient des tâches simples car celles-ci servaient uniquement à garder le participant éveillé et attentif durant toute la durée de l'expérience. Dans son ensemble, la tâche de localizers était constituée de deux périodes de scans fonctionnels d'une durée de 4 minutes chacune environ.

1.3. Acquisition des données

Session IRMf-oculométrie

Dans la session en IRMf-oculométrie, les acquisitions ont été réalisées sur la plateforme IRMaGe de Grenoble grâce à un imageur IRM à 3-Tesla (Achieva dStream 3.0T TX, Philips, NL) et un oculomètre EyeLink 1000 + (SR Research) compatible avec l'IRM. Une antenne de tête à 32 canaux a été utilisée pour l'acquisition des scans fonctionnels. Une période de scans fonctionnels comprenait 72 images planaires à écho de gradient (EPI), pondérées en T2, avec les paramètres suivants : temps de répétition (TR) = 2500 ms ; temps d'écho (TE) = 30 ms ; angle de basculement de 80° ; matrice d'acquisition = 80 × 157 ; champ de vue = 120 × 240 × 72 mm ; 48 coupes transverses de 1,35 mm d'épaisseur et une taille de voxels de 1,5 × 1,5 × 1,35 mm. Les coupes étaient orientées de manière à recouvrir les aires visuelles primaires V1-V2, l'aire sensible au mouvement MT/V5 et l'aire oculomotrice FEF. Une image EPI supplémentaire a été acquise, couvrant tout le cerveau. Les paramètres de cette image étaient les mêmes que précédemment, excepté pour le nombre de coupes transverses qui était plus grand (90 coupes). Cette image EPI permettait de faciliter le réalignement des images fonctionnelles sur l'image anatomique dans l'étape de prétraitement des données IRM. Après

les périodes de scans fonctionnels, une image anatomique de haute résolution spatiale MP-RAGE 3D pondérée en T1 a été acquise avec les paramètres suivants : TR = 8,1 ms ; TE = 13,7 ms ; angle de basculement de 8° ; champ de vue = 250 × 257 × 220 mm ; 220 coupes sagittales de 1 mm d'épaisseur et une taille de voxels de 0.90 × 0.85 × 1 mm. Enfin, une séquence ASL pseudo-continue du cerveau entier a été faite pour mesurer la perfusion cérébrale (lecture EPI multicouche à un seul niveau ; délai labélisation et post-labélisation = 1800 ms ; TR = 4003 ms ; TE = 13 ms ; 25 coupes ; taille de voxels de 3,5 × 3,5 × 5 mm). Cette séquence a été utilisée pour s'assurer de l'absence d'anomalies de perfusion cérébrale qui pourraient interférer avec l'interprétation du signal BOLD. Durant les acquisitions, les participants étaient installés en position couchée, la tête entourée de mousse souple pour réduire les mouvements.

Les stimuli étaient affichés sur un écran LCD compatible avec l'IRM placé à l'arrière de l'aimant à 183 cm du participant. Les stimuli avaient une luminance moyenne de 147 cd/m² égale à celle du fond gris uniforme. Les participants voyaient l'écran par l'intermédiaire d'un miroir fixé sur la bobine de tête et donc voyaient les stimuli sous un angle visuel de 14° horizontalement et de 7° verticalement.

Les données oculométriques ont été enregistrées grâce à un oculomètre EyeLink 1000+ (SR Research) compatible avec l'IRM. L'activité monoculaire de l'œil gauche a été enregistrée à une fréquence d'échantillonnage de 1000 Hz. Les saccades et les fixations étaient détectées automatiquement par l'EyeLink selon trois seuils : une distance supérieure à 0,1° par rapport à la position précédente du regard, une vitesse supérieure à 30 °/s et une accélération supérieure 8000 °/s². Une calibration avec une mire de 9 points a été effectuée au début de chaque période de scans fonctionnels et celle-ci était répétée si une dérive du signal oculométrique était détectée.

Session EEG-oculométrie

Les acquisitions de cette session en EEG-oculométrie ont également été faites sur la plateforme IRMaGe de Grenoble. L'activité EEG a été enregistrée grâce à 64 électrodes actives unipolaires Ag/AgCl positionnées selon le système 10/20 (Jasper, 1958) et incluant une électrode de référence (FCz) et une électrode de masse (AFz). L'activité électro-oculographique (EOG) de l'œil gauche a été enregistrée à l'aide de quatre électrodes, positionnées au-dessus et en-dessous de l'œil gauche et au niveau des canthi externes des yeux, afin de corriger les artefacts oculaires. L'électrode de masse de l'EOG était placée sur l'épaule gauche. Les signaux ont été amplifiés à l'aide d'amplificateurs BrainAmp™ (Brain Products, Inc.) avec un taux d'échantillonnage de 1000 Hz. L'impédance a été maintenue en-dessous de 10 kΩ pour chaque

électrode. Pour finir, la position 3D des électrodes sur la tête du sujet a été enregistrée avec le système CapTrack™ (Brain Products, Inc.).

Les stimuli étaient affichés sur un écran positionné à 57 cm du participant et les mouvements de l'œil directeur ont été enregistrés à l'aide d'un oculomètre EyeLink 1000 (SR Research) selon les mêmes paramètres que lors de la session en IRMf-oculométrie.

2. Prétraitements et analyse statistique des données

2.1. Session IRMf-oculométrie

Dans cette session en IRMf-oculométrie, seules les données IRMf ont été prétraitées, les données oculométriques n'ayant pas été analysées mais ayant servi à contrôler le bon déroulé de l'expérience. Pour le prétraitement des données issues de l'acquisition en IRMf, nous avons utilisé le logiciel SPM12. Les images fonctionnelles ont d'abord été réalignées sur une image choisie comme référence pour corriger les déplacements liés aux mouvements de la tête durant l'acquisition. Dans notre cas, l'image de référence était l'image fonctionnelle dont l'acquisition était la plus proche de l'acquisition de l'image anatomique. A l'issue de cette étape, une image moyenne des images fonctionnelles a été calculée. Ensuite, l'image anatomique a été recalée sur la moyenne des images fonctionnelles par l'intermédiaire de l'image EPI couvrant tout le cerveau, de même taille que l'image anatomique. Cette étape de recalage anatomo-fonctionnel permet de représenter les activations cérébrales sur l'image anatomique qui possède une meilleure résolution spatiale à l'acquisition que les images fonctionnelles. Puis, les images fonctionnelles ont été lissées spatialement avec un noyau gaussien de FWHM égal à 5 mm (soit environ 3 fois la taille des voxels à l'acquisition) pour améliorer le rapport signal sur bruit et se placer dans la théorie des champs gaussiens pour le calcul de significativité statistique associé à chaque voxel et la correction pour comparaisons multiples au niveau des clusters. Enfin, l'image anatomique a été segmentée et les champs de déformations, permettant de normaliser les images fonctionnelles dans l'espace standard MNI et inversement, ont été estimés.

L'analyse statistique individuelle, qui suit le prétraitement des données, permet de détecter les activations cérébrales correspondant aux différents types de stimuli présentés dans la paradigme expérimental. Les données ont été modélisées avec le Modèle Linéaire Général (K. J. Friston et al., 1995). Une matrice de design a été créée pour chaque participant incluant quatre régresseurs correspondant aux différentes conditions expérimentales (DiabHoriz, DiabVert, Magno et Rest) et six régresseurs de non-intérêt (trois rotations et trois translations). Nous avons réalisé des contrastes d'intérêts au niveau individuel en fonction des stimuli utilisés

dans le paradigme expérimental. Nous avons utilisé le contraste DiabHoriz > DiabVert afin d'isoler les activations au fond de l'aire V1, le long de la scissure calcarine. Le contraste DiabVert > DiabHoriz, a servi à isoler les activations correspondant à la bordure entre l'aire V1 et l'aire V2. Enfin le contraste Magno > Rest a été utilisé pour isoler les activations correspondant au FEF et à l'aire MT/V5. Pour chaque participant et chaque contraste d'intérêt, nous avons obtenus des cartes spatiales d'activation que nous avons seuillées avec un seuil $p < 0,001$ non corrigé pour comparaisons multiples. Enfin, nous avons conservé dans ces cartes spatiales d'activation, les clusters d'activation dans les régions cérébrales d'intérêt (ROI) d'au moins 10 voxels contigus. Ces clusters retenus ont formé pour chaque participant nos ROI fonctionnelles (fROI) correspondant aux aires V1, V2, MT/V5 et FEF, sous la forme de masques binaires contenant le volume des voxels actifs.

2.2. Session EEG-oculométrie

Les données EEG et oculométriques ont d'abord été synchronisées hors-ligne grâce aux triggers envoyés simultanément aux deux systèmes durant l'expérience. Les données issues de l'EEG ont été prétraitées avec le logiciel EEGLab. Les données ont été rééchantillonnées à 250 Hz et filtrées avec un filtre passe-bande entre 0,1 et 100 Hz et un filtre coupe-bande à 50 Hz. Ces données filtrées ont ensuite été segmentées de -200 ms à 1400 ms pour créer des segments d'intérêts par rapport à l'apparition du stimulus. Ces segments ont été inspectés visuellement et ceux trop bruités (activités musculaires ou artéfacts non-physiologiques) ont été supprimés. De la même manière, les électrodes trop bruitées ont été retirées après inspection visuelle. Les artéfacts oculaires ont été supprimés en utilisant le signal enregistré avec les électrodes EOG et une analyse en composantes indépendantes (InfoMax ; Bell & Sejnowski, 1995). Pour les blocs DiabHoriz, DiabVert et Magno, les sources les plus corrélées avec les déviations verticales de l'EOG ont été sélectionnées pour corriger les artéfacts dus aux clignements des yeux. Pour le bloc Saccades, les sources les plus corrélées avec les déviations verticales et horizontales de l'EOG ont été sélectionnées pour corriger les artéfacts dus aux clignements des yeux et aux saccades respectivement. Puis, les segments avec une variance supérieure à la variance moyenne plus trois écarts-types ont également été supprimés. Enfin, les électrodes supprimées ont été interpolées spatialement (interpolation sphérique).

Ensuite, pour mieux mettre en évidence l'activité cérébrale structurée, liée à la condition et à la stimulation visuelle, les signaux EEG segmentés ont été filtrés temporellement pour concentrer l'activité EEG sur celle portée par le stimulus. Les signaux EEG ont été filtrés

temporellement avec un filtre passe-bande à la fréquence temporelle du stimulus visuel qui était de 8 Hz dans les conditions DiabHoriz et DiabVert et de 30 Hz dans la condition Magno. Dans la condition Rest, les signaux EEG n'ont pas été filtrés temporellement car il n'y avait pas de stimulus visuel dans cette condition. Enfin, dans la condition Saccades, les signaux EEG n'ont pas non plus été filtrés temporellement car cette condition se distinguait de la condition Rest par : (1) le déplacement du stimulus visuel (point rouge) toutes les secondes ; et (2) la présence de saccades. Pour concentrer l'activité EEG uniquement sur celle portée par la saccade (toutes les secondes), il aurait fallu filtrer temporellement le signal EEG avec un filtre coupe bande de fréquence centrale 1 Hz, mais avec une fréquence centrale aussi basse, une partie utile du signal aux très basses fréquences temporelles pourrait être altérée.

3. Conclusion

Pour conclure, ces expériences de localisation fonctionnelle des aires cérébrales impliquées dans la vision et les mouvements oculaires ont été menées afin d'avoir, pour un même protocole expérimental, des données issues de l'IRMf et de l'EEG. Ces données ont ensuite été utilisées pour la méthode de reconstruction de sources S4, dont le principe est d'effectuer en séquence la même expérience de façon à pouvoir bénéficier d'un alignement temporel des données provenant de ces deux modalités de neuroimagerie. Les données EEG issues de cette expérience ont alors uniquement servi dans le cadre de la méthode de reconstruction de sources S4. En revanche, les données IRMf issues de cette expérience ont également servi pour une étude visant à évaluer la qualité de la délimitation des aires visuelles, par comparaison avec la littérature et les informations issues d'un atlas probabiliste cytoarchitectonique, décrite dans le Chapitre 8.

Chapitre 8 : Evaluation de la délimitation fonctionnelle des aires visuelles par un protocole de localizers en IRMf

L'objectif de l'étude présentée dans ce chapitre était d'évaluer la qualité de la délimitation fonctionnelle des aires visuelles (V1, V2, MT/V5 et FEF) par le protocole rapide de localizers en IRMf par comparaison avec la littérature et avec deux atlas : l'atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich (Amunts et al., 2020) et l'atlas probabiliste fonctionnel de Wang (Wang et al., 2015). La comparaison de notre délimitation avec celle de l'atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich, permettait de vérifier que nos aires visuelles étaient correctement cartographiées. La comparaison avec l'atlas probabiliste fonctionnel de Wang, quant-à-elle, a permis de situer notre délimitation fonctionnelle par rapport à un autre atlas fonctionnel, pour lequel la délimitation avait été réalisée avec des tâches proches des nôtres. Ainsi, nous avons mené cette étude dans le but de s'assurer que les aires visuelles, délimitées par notre protocole de localizers en IRMf, étaient correctement cartographiées avant de les utiliser comme *a priori* dans le cadre de la méthode S4 de reconstruction de sources.

Nous présenterons d'abord les métriques d'évaluation utilisées pour comparer nos ROI fonctionnelles (fROI) avec : (1) les ROI issues de l'atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich (jROI) ; (2) les ROI issues de l'atlas probabiliste fonctionnel de Wang (wROI) ; et (3) avec la littérature. Puis nous détaillerons les résultats de la délimitation des fROI et enfin, nous discuterons de ces résultats par comparaison avec la littérature.

Cette étude a fait l'objet d'une communication affichée sous forme de poster au congrès OHBM 2022 de Glasgow.

1. Métriques d'évaluation

Suite aux expériences de localisation fonctionnelle en IRMf et aux précédentes étapes de prétraitement des données IRMf, nous avons obtenu pour chaque participant, les fROI correspondantes aux aires visuelles V1, V2, MT/V5 et FEF, sous la forme de masques binaires contenant le volume des voxels actifs. Des étapes de prétraitement supplémentaires ont été introduites dans le cadre de cette étude afin d'obtenir, en plus des fROI volumiques, les fROI surfaciques, par projection des fROI volumiques sur la surface corticale de chaque participant. Ces fROI surfaciques sont aussi nécessaires dans le cadre des méthodes de reconstruction de sources en EEG, puisque dans ces méthodes, « l'espace des sources » est contraint à la surface corticale, par conséquent, les *a priori* issus de l'IRMf (i.e. en volume) doivent être projetés sur

la surface corticale. Cette méthodologie de prétraitement pour projeter les fROI volumiques sur la surface corticale est présentée en Annexe 2. L'Annexe 2 contient également la méthodologie de prétraitement des ROI issues des atlas probabilistes de Jülich et de Wang.

Les métriques que nous avons utilisées étaient des métriques classiques pour évaluer et comparer la délimitation d'une aire cérébrale avec la littérature et avec des atlas. Les différentes métriques d'évaluation sont résumées et classées selon l'espace (espace individuel du participant ou espace standard MNI) et la grandeur (volume ou surface) dans la Table 4.

Métriques d'évaluation des fROI

Nous avons calculé les coordonnées $[x, y, z]$ (en mm) des centres de gravités des fROI volumiques dans l'espace de Talairach. Le passage de l'espace standard MNI à l'espace de Talairach a été fait avec la fonction `mni2tal` de SPM12. Pour faciliter la comparaison avec les coordonnées de la littérature, nous avons également calculé l'écart sur chaque axe $[\Delta x, \Delta y, \Delta z]$ (en mm) entre les coordonnées de nos fROI volumiques et les coordonnées reportées dans la littérature. L'inertie (en mm^2) a été calculée, dans l'espace standard MNI, pour mesurer la variabilité inter-individuelle de la position des aires visuelles à la fois pour les fROI volumiques et pour les fROI surfaciques. Elle a été calculée comme la moyenne des distances carrées entre le centre de gravité de la fROI de chaque participant et le centre de gravité de l'ensemble des fROI des participants. Ces deux premières métriques ont été calculées sur l'hémisphère droit et l'hémisphère gauche séparément. Puisque ce sont les fROI surfaciques qui seront utilisées par la suite dans les méthodes de reconstruction de sources, nous avons également mesuré l'aire sur la surface (en cm^2) de ces fROI, dans l'espace individuel du participant, en faisant la somme de l'aire sur la surface de chaque facette appartenant à la fROI.

Métriques de comparaison entre les fROI et l'atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich

D'abord, pour comparer nos fROI aux jROI de l'atlas probabiliste de Jülich, nous avons calculé le pourcentage de recouvrement entre nos fROI surfaciques et les jROI surfaciques correspondantes, dans l'espace individuel du participant. Les jROI étant issues d'un atlas probabiliste, nous les avons précédemment seuillées avec une probabilité de 40 % en accord avec la littérature (Eickhoff et al., 2005; Wilms et al., 2005) (cf. Annexe 2 pour les détails méthodologiques du prétraitement des jROI). Ce pourcentage de recouvrement, correspondant au taux de vrais positifs, a été calculé comme :

$$\% \text{ de recouvrement} = \frac{\text{Vertices en commun entre la fROI et la jROI}}{\text{Vertices de la jROI}} \times 100, \quad (26)$$

en considérant la jROI surfacique comme notre vérité terrain. Cet indicateur nous donne la proportion du nombre de vertices pertinents retrouvés par notre méthode de délimitation (i.e. protocole de localizers en IRMf) au regard du nombre de vertices présents dans la jROI. La distance (en cm) entre les centres de gravité de la fROI et de la jROI a aussi été calculée.

Ensuite, pour avoir une idée plus précise de la localisation de nos fROI par rapport à d'autres aires cérébrales, nous avons calculé le pourcentage de recouvrement entre nos fROI volumiques et l'ensemble des jROI volumiques de l'atlas de Jülich. Ce pourcentage de recouvrement a été calculé grâce à la boîte à outils Anatomy, dans le volume et dans l'espace standard MNI, afin de pouvoir accéder à l'ensemble des ROI contenues dans l'atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich (Eickhoff et al., 2005).

Ces métriques de recouvrement ont été calculées sur l'hémisphère droit et gauche indépendamment ainsi que sur l'ensemble (i.e. les deux hémisphères réunis). A noter que ces métriques ont été calculées uniquement pour les aires visuelles primaires V1-V2 et l'aire MT/V5. L'atlas de Jülich ne comportant pas de délimitation cytoarchitectonique spécifique pour le FEF, nous avons donc comparé la délimitation de notre FEF avec un autre atlas, l'atlas fonctionnel de Wang, dans lequel cette aire est incluse.

Métriques de comparaison entre les fROI et l'atlas probabiliste fonctionnel de Wang

D'abord, pour comparer nos fROI avec l'atlas fonctionnel probabiliste de Wang (wPMap), nous avons créé une carte de probabilité de notre délimitation fonctionnelle des aires visuelles (fPMap) (cf. Annexe 2). La création d'une carte de probabilité nécessite de rester dans l'espace standard MNI afin de pouvoir superposer les cartes d'activations individuelles de chaque participant. Pour chaque seuil des deux cartes de probabilité (wPMap et fPMap) sur la surface corticale, nous avons mesuré l'aire sur la surface (en cm²) et le pourcentage de recouvrement avec les jROI correspondantes dans l'atlas de Jülich.

Ensuite, nous avons comparé plus particulièrement la délimitation de nos fROI FEF avec la wROI FEF issue de l'atlas de Wang. Pour cela, nous avons choisi de seuiller la wROI FEF avec un seuil de 30 %. Ce seuil a été choisi afin d'avoir une surface de la wROI FEF la plus proche de la surface moyenne de notre fROI FEF sur l'ensemble des participants. Ainsi, nous avons calculé le pourcentage de recouvrement entre nos fROI FEF et la wROI FEF sur la surface et dans l'espace individuel du participant. Ce pourcentage de recouvrement

correspondait au taux de vrais positifs et a été calculé de la même manière que précédemment (i.e. pourcentage de recouvrement entre nos fROI et les jROI de Jülich), mais en considérant cette fois-ci, la wROI FEF comme notre vérité terrain. Pour finir, la distance (en cm) entre les centres de gravités de chaque fROI FEF et de la wROI FEF a aussi été calculée.

Table 4. Table récapitulative des différentes métriques utilisées pour évaluer et comparer la délimitation de nos fROI avec la littérature et avec deux atlas : l’atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich et l’atlas probabiliste fonctionnel de Wang. ○ : métriques d’évaluation des fROI ; ◆ : métriques de comparaison entre les fROI et l’atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich ; ❖ : métriques de comparaison entre les fROI et l’atlas probabiliste fonctionnel de Wang.

	Volume	Surface
Subject space		<ul style="list-style-type: none"> ○ Surface area (cm²) of the fROI <hr/> <p><u>Areas V1-V2, MT/V5:</u></p> <ul style="list-style-type: none"> ◆ Overlap (%) between the fROI and the corresponding jROI ◆ Distance (cm) between the center of gravity of the fROI and the jROI <hr/> <p><u>Area FEF:</u></p> <ul style="list-style-type: none"> ❖ Overlap (%) between the fROI and the corresponding wROI ❖ Distance (cm) between the center of gravity of the fROI and the wROI
		<ul style="list-style-type: none"> ○ Inertia (mm²) of the position of the fROI <hr/> <ul style="list-style-type: none"> ❖ Surface area (cm²) of the fPMap and the wPMap for each threshold of the probability map <hr/> <ul style="list-style-type: none"> ❖ Overlap (%) between the fPMap et the wPMap with the corresponding jROI for each threshold of the probability map
Standard space MNI	<ul style="list-style-type: none"> ○ Coordinates [x, y, z] (mm) of the center of gravity of the fROI in the Talairach space <hr/> <ul style="list-style-type: none"> ○ Gap on each axis [Δx, Δy, Δz] (mm) between the coordinates of our fROI and the literature coordinates <hr/> <ul style="list-style-type: none"> ○ Inertia (mm²) of the position of the fROI 	
		<p><u>Areas V1-V2, MT/V5:</u></p> <ul style="list-style-type: none"> ◆ Overlap (%) between the fROI and the set of jROIs contained in the Jülich atlas

2. Résultats

2.1. Aires visuelles primaires V1 et V2

Evaluation des fROI

Les coordonnées $[x, y, z]$ moyennes des centres de gravités de nos fROI volumiques, ainsi que l'écart $[\Delta x, \Delta y, \Delta z]$ avec les coordonnées de la littérature, ont été calculés pour chaque hémisphère (droit et gauche) dans l'espace de Talairach. Les coordonnées moyennes (en mm) de notre fROI pour l'aire V1 étaient de $[-16, -89, -1]$ pour l'hémisphère gauche et de $[20, -89, -2]$ pour l'hémisphère droit (Table 5). Notre fROI V1 avait un écart moyen par rapport aux coordonnées de la littérature, indépendamment de l'hémisphère, de 7,1 mm sur le plan sagittal (axe X : gauche \rightarrow droit), de 15,3 mm sur le plan coronal (axe Y : postérieur \rightarrow antérieur) et de 2,8 mm sur le plan axial (axe Z : bas \rightarrow haut) (Table 5). L'écart maximal se situait sur le plan coronal signifiant que notre fROI était située sur une partie plus postérieure du lobe occipital, plutôt à l'entrée de la scissure calcarine qu'à l'intérieure, comparée aux aires V1 définies dans la littérature. Pour l'aire V2, les coordonnées moyennes de notre fROI étaient de $[-12, -95, 7]$ pour l'hémisphère gauche et de $[15, -92, 4]$ pour l'hémisphère droit (Table 5). Notre fROI V2 avait un écart moyen par rapport aux coordonnées de la littérature, indépendamment de l'hémisphère, de 4,5 mm sur le plan sagittal, de 20,5 mm sur le plan coronal et de 1,5 mm sur le plan axial (Table 5). Comme pour la fROI V1, notre fROI V2 avait un écart maximal avec les aires V2 délimitées par la littérature sur le plan coronal. Notre fROI V2 était positionnée sur une partie plus postérieure du lobe occipital, plutôt à l'entrée de la scissure calcarine qu'à l'intérieure.

La mesure de la variabilité inter-individuelle de la position des aires a été mesurée par l'inertie (en mm^2), dans l'espace standard MNI, à la fois pour les fROI volumiques et les fROI surfaciques. Pour les fROI volumiques, l'inertie de la fROI V1 était de $40,3 \text{ mm}^2$ pour l'hémisphère gauche et de $55,7 \text{ mm}^2$ pour l'hémisphère droit. Pour la fROI V2, l'inertie était de $129,8 \text{ mm}^2$ pour l'hémisphère gauche et de 179 mm^2 pour l'hémisphère droit. Concernant les fROI surfaciques, l'inertie de la fROI V1 sur la surface corticale était de $110,4 \text{ mm}^2$ pour l'hémisphère gauche et de $111,2 \text{ mm}^2$ pour l'hémisphère droit (Figure 39a). Pour la fROI V2, l'inertie était de $155,3 \text{ mm}^2$ pour l'hémisphère gauche et de 195 mm^2 pour l'hémisphère droit (Figure 39b). La variabilité inter-individuelle de positionnement de la fROI V2 était plus élevée que celle de la fROI V1, à la fois dans le volume et en surface. De plus cette variabilité était

également toujours plus élevée dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche, à la fois dans le volume et en surface.

Table 5. Coordonnées [x, y, z] en mm et écart [Δx , Δy , Δz] en mm entre les coordonnées de notre fROI moyenne pour les aires V1 et V2 et les coordonnées de la littérature. Pour Hasnain et al., (1998) et Dougherty et al., (2003), les coordonnées de l'aire V2 sont reportées indépendamment pour l'aire V2 ventrale et pour l'aire V2 dorsale et non pour l'ensemble de l'aire V2. LH : hémisphère gauche et RH : hémisphère droit.

		Hasnain et al., (1998)	Amunts et al., (2000)	Dougherty et al., (2003)	Our fROI
[x, y, z] in mm					
V1	LH	[-7.2, -82.5, -1.9]	[-10, -77, 3]	[-13, -63, 3]	[-16, -89, -1]
	RH	[6.2, -79.9, 0.9]	[20, -73, 2]	[9, -67, 5]	[20, -89, -2]
V2	LH		[-13, -75, 6]		[-12, -95, 7]
	RH		[23, -71, 6]		[15, -92, 4]
[\Delta x, \Delta y, \Delta z] in mm					
V1	LH	[9, 7, 1]	[6, 12, 4]	[3, 26, 4]	
	RH	[14, 9, 1]	[0, 16, 0]	[11, 22, 7]	
V2	LH		[1, 20, 1]		
	RH		[8, 21, 2]		

Ensuite, l'aire sur la surface (en cm²) des fROI surfaciques a été calculée, dans l'espace individuel de chaque participant, pour chaque hémisphère et pour l'ensemble. Pour la fROI V1, l'aire sur la surface moyenne était de 13,5 cm² (min : 3,2 cm² et max : 31,2 cm²) et de 16,5 cm² (min : 8,1 cm² et max : 33 cm²) pour l'hémisphère gauche et droit respectivement. La variation de la surface de l'hémisphère gauche (coefficient de variation = 40 %) était plus élevée que celle de l'hémisphère droit (coefficient de variation = 31 %). Pour la fROI V2, l'aire sur la surface moyenne était de 10,5 cm² (min : 3,4 cm² et max : 18,6 cm²) pour l'hémisphère gauche et de 12,5 cm² (min : 6,2 cm² et max : 24,8 cm²) pour l'hémisphère droit (Figure 39c). Dans le cas de la fROI V2, la variation de la surface de l'hémisphère gauche (coefficient de variation = 39 %) et de l'hémisphère droit (coefficient de variation = 37 %) était comparables. Pour les deux fROI, de l'aire V1 et de l'aire V2, la surface de l'hémisphère droit était plus élevée que celle de l'hémisphère gauche. Concernant la surface totale des deux fROI (i.e. les deux hémisphères réunis), la fROI V1 avait une surface totale moyenne de 29,3 cm² (min : 15,6 cm² et max : 62,3 cm²) tandis que la fROI V2 avait une surface totale moyenne de 21,84 cm² (min : 13,1 cm² et max : 36,2 cm²) (Figure 39c). Il n'y avait pas de corrélation entre la surface de la fROI V1 et la surface de la fROI V2 ($r = 0,04$, $p = 0,839$) et la surface de la fROI V2 faisait

74,5 % de la surface de la fROI V1. Il y avait également une très grande variabilité de la surface totale des fROI V1 et V2 entre les participants, avec un facteur $\times 4$ pour la fROI V1 et $\times 2,7$ pour la fROI V2. La figure représentant les fROI V1 et V2 ayant l'aire sur la surface minimum et maximum est présentée en Annexe 3 (Figure 1).

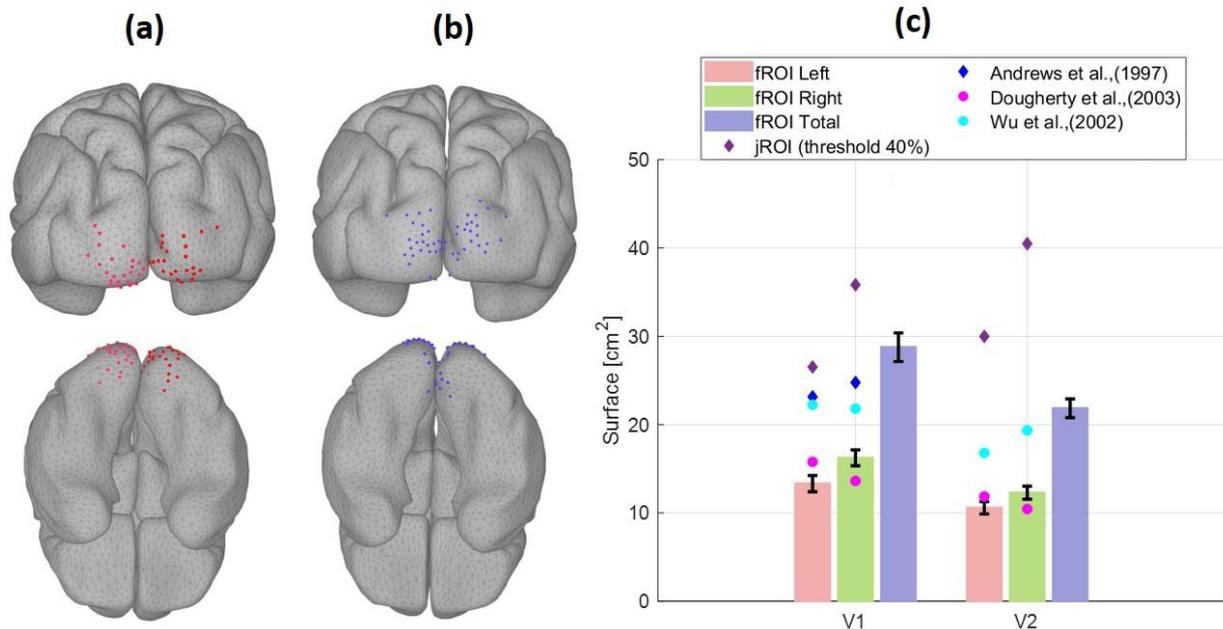


Figure 39. Représentation de la variabilité inter-individuelle de la position des fROI (inertie) et de l'aire sur la surface. L'inertie est représentée sur la surface corticale dans l'espace standard MNI. Sur chaque hémisphère, chaque point rouge et violet représente le centre de gravité de la fROI d'un participant et le point noir représente le centre de gravité de la jROI correspondante. (a) Inertie de la fROI V1 et (b) Inertie de la fROI V2. (c) L'aire sur la surface des fROI V1 et V2, pour l'hémisphère gauche, l'hémisphère droite et l'ensemble est représentée en comparaison avec l'aire sur la surface de ces aires reportée dans la littérature. \diamond : études cytoarchitectoniques et \circ : études rétinotopiques en IRMf.

Comparaison entre les fROI et l'atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich

Le pourcentage de recouvrement entre nos fROI surfaciques et les jROI surfaciques issues de l'atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich a été calculé par le taux de vrais positifs, dans l'espace individuel du participant, pour chaque hémisphère et pour l'ensemble (Table 6). Pour la fROI V1, le pourcentage de recouvrement moyen avec la jROI était de 23 % pour l'hémisphère gauche, de 26,1 % pour l'hémisphère droite et de 25,4 % pour l'ensemble. La distance moyenne (en cm) entre les centres de gravité des deux ROI a également été calculée (Table 6). Pour l'aire V1, cette distance était de 2 cm pour l'hémisphère gauche et de 1,8 cm pour l'hémisphère droite. Pour la fROI V2, le pourcentage de recouvrement moyen avec la jROI était de 23,4 % pour l'hémisphère gauche, de 21,5 % pour l'hémisphère droite et de 22,7 % pour l'ensemble. La distance moyenne (en cm) entre les centres de gravité des deux ROI était de 1,8

cm pour l'hémisphère gauche et de 1,6 cm pour l'hémisphère droit. La figure représentant le recouvrement minimum et maximum entre les fROI V1 et V2 et les jROI est présentée en Annexe 3 (Figure 2).

Table 6. Pourcentage de recouvrement moyen (\pm SE), minimum et maximum entre les fROI et les jROI pour les aires V1 et V2. Distance moyenne (\pm SE), minimum et maximum entre les centres de gravités (cm) des fROI et des jROI. LH : hémisphère gauche et RH : hémisphère droit.

	V1			V2		
	LH	RH	Total	LH	RH	Total
Mean overlap (%) (\pm SE)	23 (\pm 1,4)	26,1 (\pm 1,6)	25,4 (\pm 1,2)	23,4 (\pm 1,5)	21,5 (\pm 1,2)	22,7 (\pm 1)
Minimum	9,9	11,1	13,5	6,9	2,6	4,9
Maximum	50	44,7	42,3	40,5	36,7	35,1
Mean distance (cm) (\pm SE)	2 (\pm 0,6)	1,8 (\pm 0,6)		1,8 (\pm 0,7)	1,6 (\pm 0,6)	
Minimum	1,2	1,3		0,6	0,9	
Maximum	2,7	2,6		2,8	2,8	

Pour compléter ces résultats de recouvrement et avoir une idée plus précise de la localisation de nos fROI, nous avons calculé le pourcentage de recouvrement de nos fROI en prenant comme vérité terrain l'ensemble des ROI contenues dans l'atlas de Jülich. Ce pourcentage de recouvrement a été calculé dans le volume et dans l'espace standard MNI avec la toolbox Anatomy qui contient l'entièreté de l'atlas de Jülich. Dans un souci de clarté, ne sont présentés dans ce paragraphe, que les trois pourcentages de recouvrement les plus élevés pour chaque fROI et chaque hémisphère. Concernant l'aire V1, sur l'hémisphère gauche, le recouvrement moyen de la fROI V1 était de 39,8% avec l'aire V3 ventrale, de 24,5 % avec l'aire V1, et de 11,2 % avec l'aire V4 ventrale. Sur l'hémisphère droit, le recouvrement moyen était de 37 % avec l'aire V1, de 21,6 % avec l'aire V3 ventrale et de 10,7 % avec l'aire V2. Concernant l'aire V2, le recouvrement moyen de la fROI V2, sur l'hémisphère gauche, était de 43,2 % avec l'aire V1, de 21,3 % avec l'aire V3 dorsale et de 21,1 % avec l'aire V2. Pour l'hémisphère droit, le recouvrement était de 29,2 % avec l'aire V1, de 27,4 % avec l'aire V2, et de 16,1 % avec l'aire V3 dorsale.

Comparaison entre les fROI et l'atlas probabiliste fonctionnel de Wang

Pour la comparaison avec l'atlas probabiliste de Wang, nous avons créé une carte de probabilité, dans l'espace standard MNI et sur la surface corticale, par superposition des cartes d'activation individuelles. Concernant l'aire V1, le seuil maximal de notre fPMap était de 60 %, signifiant qu'aucun vertex n'était partagé pas plus de 60 % des participants. Le seuil maximal de la wPMap était plus élevé avec un seuil maximal de 80 %. Concernant l'aire V2, le seuil maximal de notre fPMap était également de 60 % tandis que celui de la wPMap était de 70 %. Le seuil de 0 % correspond aux cartes de probabilité sans seuillage (i.e. tous les vertices sont pris en compte même ceux présents uniquement chez un seul participant). Nous avons d'abord mesuré l'aire sur la surface (en cm²) pour chaque seuil de chaque carte de probabilité (fPMap et wPMap) (Figure 40).

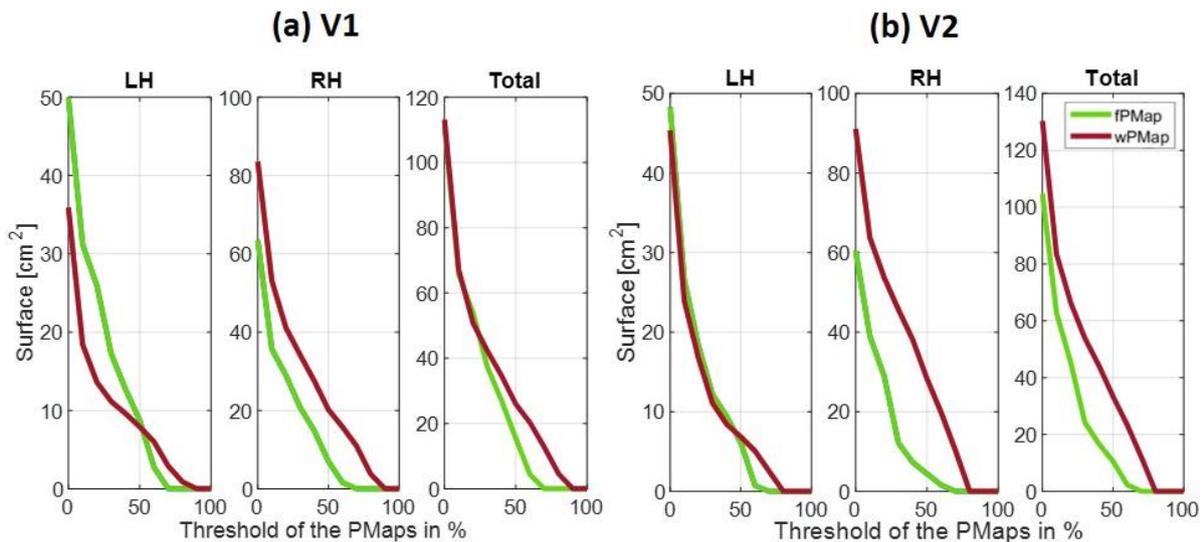


Figure 40. Aire sur la surface en cm² pour chaque carte de probabilité fonctionnelle en fonction du seuil, en rouge : wPMap et en vert : fPMap. (a) pour l'aire V1 et (b) pour l'aire V2. LH : hémisphère gauche, RH : hémisphère droit.

Plus précisément pour l'aire V1 sur l'hémisphère gauche, la surface de la wPMap était inférieure à celle de notre fPMap entre les seuils 0 % et 50 % (en moyenne de 8,19 cm²) puis supérieure au seuil 60 % (de 3,26 cm²). Sur l'hémisphère droit, la surface de la wPMap était supérieure à celle de la fPMap entre les seuils 0 % et 60 % (en moyenne de 13,09 cm²). Pour le total, la surface de la wPMap était également supérieure à celle de la fPMap entre les seuils 0 % et 60 % (en moyenne de 6,28 cm²). Etant donné que le seuil maximal de notre fPMap était de 60 %, nous n'avons pas comparé l'aire sur la surface entre les deux cartes de probabilités à des seuils plus élevés que 60 % pour l'aire V1. Pour l'aire V2 sur l'hémisphère gauche, la surface de la wPMap était très légèrement inférieure à celle de notre fPMap entre les seuils 0

% et 40 % (en moyenne de 1,84 cm²) puis supérieure aux seuils 50 % et 60 % (en moyenne de 2,54 cm²). Sur l'hémisphère droit, la surface de la wPMap était supérieure à celle de notre fPMap entre les seuils 0 % et 60 % (en moyenne de 26,6 cm²). Pour le total, la surface de la wPMap était supérieure à celle de notre fPMap entre les seuils 0 % et 60 % (en moyenne de 24,06 cm²). Comme pour l'aire V1, nous n'avons pas comparé l'aire sur la surface entre les deux cartes de probabilités à des seuils plus élevés que 60 % pour l'aire V2, puisque ce seuil correspondait au seuil maximal de notre fPMap.

Nous avons ensuite comparé le pourcentage de recouvrement pour chaque carte de probabilité à chaque seuil avec les jROI correspondantes dans l'atlas de Jülich (Figure 41).

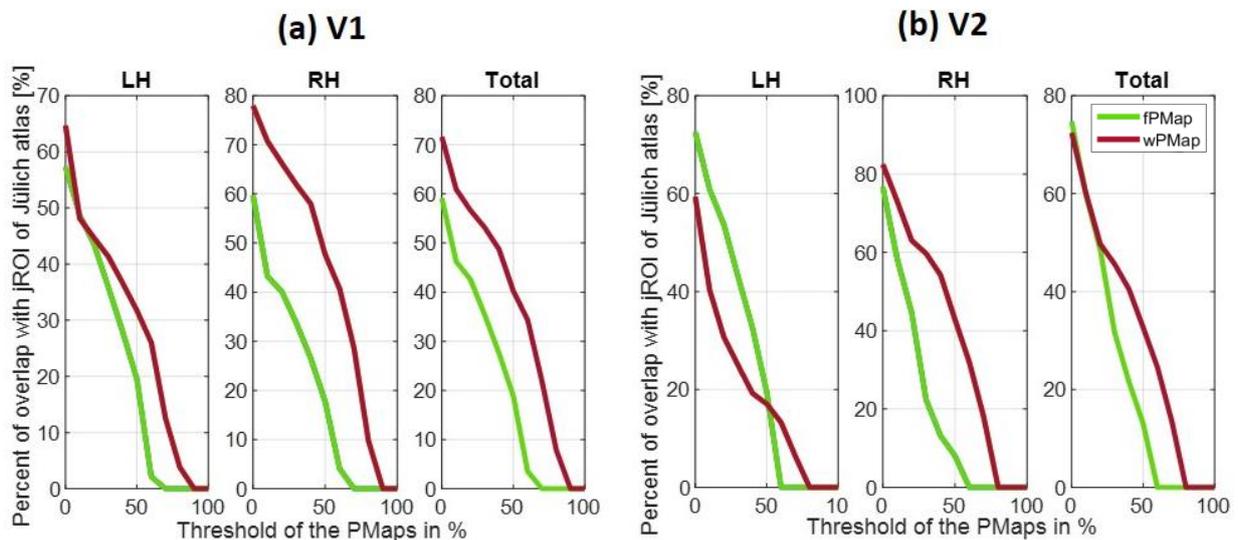


Figure 41. Pourcentage de recouvrement avec la jROI correspondante de l'atlas de Jülich pour chaque carte de probabilité fonctionnelle en fonction du seuil, en rouge : wPMap et en vert : fPMap. (a) pour l'aire V1 et (b) pour l'aire V2. LH : hémisphère gauche, RH : hémisphère droit.

Comme pour l'aire sur la surface, ce pourcentage a été calculé dans l'espace MNI et sur la surface corticale. Pour l'aire V1, le pattern était le même pour l'hémisphère gauche, l'hémisphère droit et le total, à savoir, un pourcentage de recouvrement, avec la jROI correspondante, plus élevé pour la wPMap comparé à celui de notre fPMap entre les seuils 0 % et 60 %. Plus précisément, sur l'hémisphère gauche, le pourcentage de recouvrement de la wPMap était supérieur de 8,31 % en moyenne, de 28,30 % pour l'hémisphère droit et de 18,91 % pour le total. Pour l'aire V2, le pourcentage de recouvrement de la wPMap était inférieur à celui de notre fPMap entre les seuils 0 % et 50 % (en moyenne de 15,09 %) puis supérieur au seuil 60 % (de 13,26 cm²) pour l'hémisphère gauche. Pour l'hémisphère droit, le pourcentage de recouvrement de la wPMap était supérieur entre les seuils 0 % et 60 % (en moyenne de 26,27

%). Enfin pour le total, le pourcentage de recouvrement de la wPMap était légèrement inférieur à celui de notre fPMap au seuil 0 % (de 2,33 %) puis supérieur entre les seuils 10 % et 60 % (en moyenne de 13,08 %).

2.2. Aire sensible au mouvement MT/V5

Evaluation des fROI

Les coordonnées moyennes (en mm) de notre fROI volumique correspondant à l'aire MT/V5 dans l'espace stéréotaxique de Talairach étaient de [-44, -69, 8] pour l'hémisphère gauche et de [46, -63, 6] pour l'hémisphère droit (Table 7). Ces coordonnées étaient très proches de celles de la littérature avec un écart moyen, indépendamment de l'hémisphère, de 2,2 mm sur le plan sagittal, de 3,1 mm sur le plan coronal et de 3,2 mm sur le plan axial (Table 7). L'inertie de positionnement de notre fROI MT/V5 volumique était de 84,2 mm² pour l'hémisphère gauche et de 67,7 mm² pour l'hémisphère droit. Sur la surface, l'inertie de positionnement de la fROI MT/V5 était de 101 mm² pour l'hémisphère gauche et de 111,8 mm² pour l'hémisphère droit (Figure 42a). La variabilité inter-individuelle de positionnement restait élevée pour la fROI MT/V5 avec une inertie plus élevée dans l'hémisphère gauche en volume comparée à l'hémisphère droit. Sur la surface, l'inertie de positionnement entre les deux hémisphères était similaire.

Concernant l'aire sur la surface de la fROI MT/V5, la surface moyenne était de 6,7 cm² (min : 1,8 cm² et max : 19 cm²) pour l'hémisphère gauche, de 5,5 cm² (min : 0,6 cm² et max : 12 cm²) pour l'hémisphère droit et de 12,2 cm² (min : 1,9 cm² et max : 28 cm²) pour l'ensemble (Figure 42b). La variation de la surface de l'hémisphère gauche (coefficient de variation = 50 %) était comparable à la variation de la surface de l'hémisphère droit (coefficient de variation = 54%). Il y avait également une très grande variabilité de la surface totale de la fROI MT/V5, avec un facteur $\times 14$ de variation de la surface totale entre les participants. La figure représentant les fROI MT/V5 ayant l'aire sur la surface minimum et maximum est présentée en Annexe 3 (Figure 3).

Table 7. Coordonnées [x, y, z] en mm et écart [Δx , Δy , Δz] en mm entre les coordonnées de notre fROI moyenne pour l'aire MT/V5 et les coordonnées de la littérature. LH : hémisphère gauche et RH : hémisphère droit.

		Dumoulin, (2000)	Wilms et al., (2005)	Stiers et al., (2006)	Malikovic et al., (2007)	Our fROI
[x, y, z] in mm						
MT/V5	LH	[-47, -76, 2]	[-45, -69, 12]	[-43, -70, 7]	[-41, -70, 6]	[-44, -69, 8]
	RH	[44, -67, 0]	[50, -66, 8]	[44, -67, 8]	[44, -68, 8]	[46, -63, 6]
[\mathit{\Delta}x, \mathit{\Delta}y, \mathit{\Delta}z] in mm						
MT/V5	LH	[3, 7, 6]	[1, 0, 4]	[1, 1, 1]	[3, 1, 2]	
	RH	[2, 4, 6]	[4, 3, 2]	[2, 4, 2]	[2, 5, 2]	

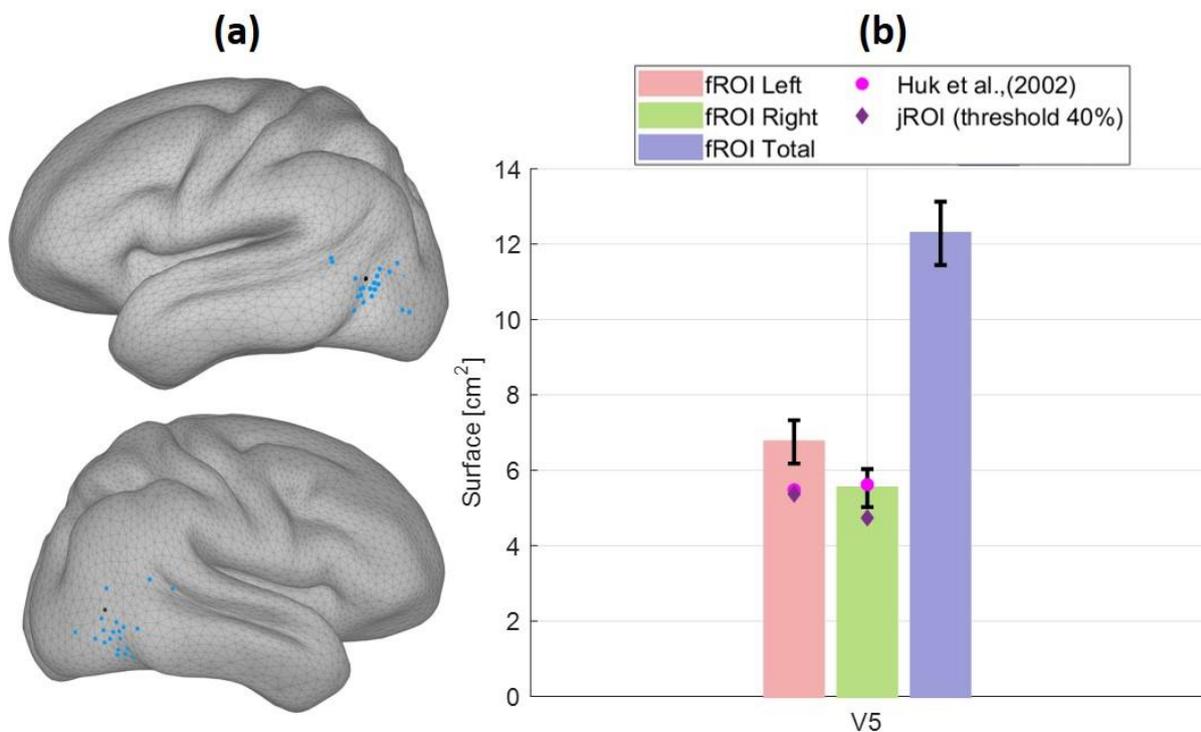


Figure 42. Représentation de la variabilité inter-individuelle de la position de la fROI MT/V5 (inertie) et de l'aire sur la surface. L'inertie est représentée sur la surface corticale dans l'espace standard MNI. Sur chaque hémisphère, chaque point bleu représente le centre de gravité de la fROI d'un participant et le point noir représente le centre de gravité de la jROI correspondante. (a) Inertie de la fROI MT/V5 et (b) aire sur la surface de la fROI MT/V5, pour l'hémisphère gauche, l'hémisphère droit et l'ensemble en comparaison avec l'aire sur la surface reportée dans la littérature. \diamond : études cytoarchitectoniques et \circ : études rétinotopiques en IRMf.

Comparaison entre la fROI et l'atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich

Le pourcentage de recouvrement moyen entre notre fROI MT/V5 et la jROI correspondante dans l'atlas de Jülich était de 49 % pour l'hémisphère gauche, de 44,5 % pour

l'hémisphère droit et de 46,8 % pour l'ensemble (Table 8). Pour cette fROI MT/V5, contrairement aux fROI V1 et V2, il y avait des participants pour lesquels la fROI ne se recouvrait pas du tout avec la jROI de l'atlas de Jülich. Ainsi, 3 participants et 4 participants, pour l'hémisphère gauche et droit respectivement, avaient 0 % de recouvrement avec la jROI correspondante. La distance moyenne entre les centres de gravité des deux ROI était de 1 mm pour l'hémisphère gauche et de 0,8 mm pour l'hémisphère droit (Table 8). La figure représentant le recouvrement minimum et maximum entre la fROI MT/V5 et la jROI correspondante est présentée en Annexe 3 (Figure 4).

Pour compléter ces résultats, le recouvrement moyen dans le volume et dans l'espace standard MNI, entre notre fROI MT/V5 et l'ensemble des jROI de l'atlas de Jülich, était de 40,9 % avec l'aire V4 latérale antérieure, de 13,4 % avec l'aire latérale postérieure et de 10,6 % avec l'aire MT/V5 pour l'hémisphère gauche. Pour l'hémisphère droit, le recouvrement moyen était de 36,1 % avec l'aire V4 latérale antérieure, de 11,4 % avec l'aire MT/V5 et de 5,2 % avec l'aire V4 latérale postérieure.

Table 8. Pourcentage de recouvrement moyen (\pm SE), minimum et maximum entre la fROI et la jROI pour l'aire MT/V5. Distance moyenne (\pm SE), minimum et maximum entre les centres de gravités (cm) de la fROI et de la jROI. LH : hémisphère gauche et RH : hémisphère droit.

	MT/V5		
	LH	RH	Total
Mean overlap (%) (\pm SE)	49 (\pm 5,1)	44,4 (\pm 5,5)	46,8 (\pm 4,5)
Minimum	0	0	0
Maximum	92,5	97,2	92,5
Mean distance (cm) (\pm SE)	1 (\pm 0,1)	0,8 (\pm 0,09)	
Minimum	0,02	0,09	
Maximum	2,7	1,7	

Comparaison entre la fROI et l'atlas probabiliste fonctionnel de Wang

Concernant l'aire MT/V5, le seuil maximal de notre fPMap était de 70 %, signifiant qu'au-delà de ce seuil, aucun vertex n'était partagé entre les fROI MT/V5 des participants. Le seuil maximal de la carte de probabilité de Wang était moins élevé avec un seuil maximal de 40 %. L'aire sur la surface (en cm²) de la wPMap était inférieure en moyenne de 9,2 cm² sur l'hémisphère gauche, entre les seuils 0 % et 40 %. Pour l'hémisphère droit, la surface de la wPMap est inférieure à celle de la fPMap (de 4,12 cm²) au seuil 0 % puis sensiblement égale

entre les seuils 10 % et 40 % (différence de 1,33 cm² en moyenne). Pour le total, la surface de la wPMap est inférieure à celle de la fPMap entre les seuils 0 % et 40 % (en moyenne de 8,94 cm²). De la même manière que pour les aires V1-V2, nous n'avons pas comparé l'aire sur la surface pour des seuils plus élevés que 40 % puisque ce seuil représente le seuil maximal de la wPMap (Figure 43a).

Le pourcentage de recouvrement entre la wPMap, la fPMap et la jROI correspondante a été calculé pour l'aire MT/V5. Pour l'hémisphère gauche, le pourcentage de recouvrement de la wPMap était inférieur à celui de notre fPMap entre les seuils de 0 % et de 40 % (en moyenne de 51,5 %). Pour l'hémisphère droit, il était égal pour le seuil 0 %, puis supérieur de 11,48 % au seuil 10 % et enfin inférieur entre les seuils 20 % et 40 % (de 17,90 % en moyenne). Pour le total, le pourcentage de recouvrement de la wPMap était inférieur entre les seuils 0 % et 40 % (en moyenne de 23,01 %) (Figure 43b).

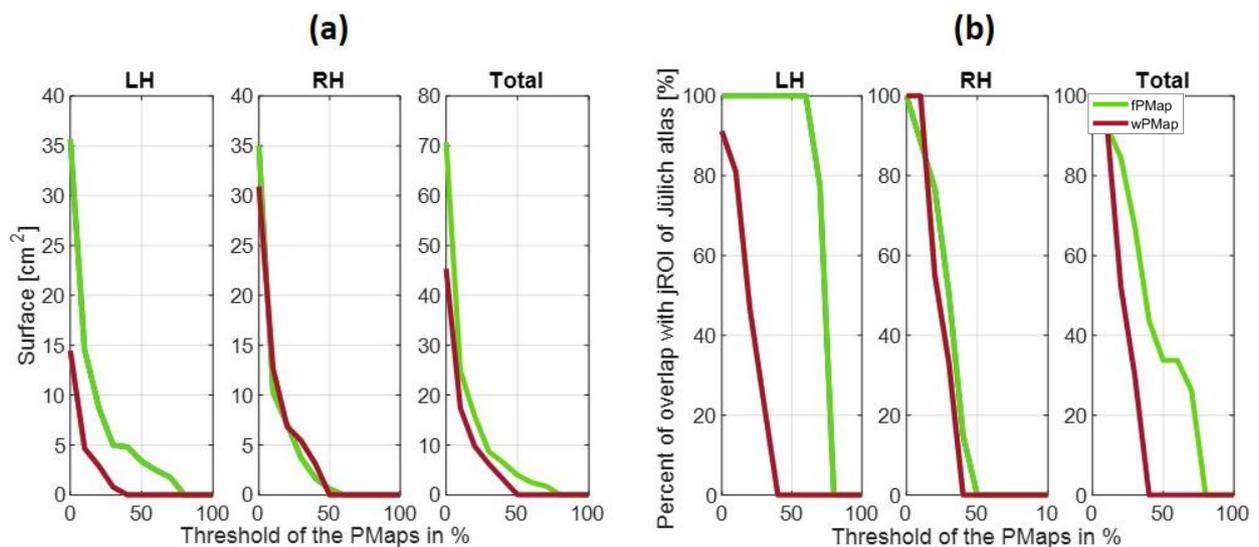


Figure 43. (a) Aire sur la surface en cm² pour chaque carte de probabilité fonctionnelle en fonction du seuil, (b) Pourcentage de recouvrement avec la jROI correspondante de l'atlas de Jülich pour chaque carte de probabilité fonctionnelle en fonction du seuil. Rouge : wPMap et vert : fPMap. LH : hémisphère gauche, RH : hémisphère droit.

2.3. Aire oculomotrice FEF

Dans le cas particulier de la fROI FEF, nous avons trouvé des activations correspondant à l'aire oculomotrice FEF uniquement pour 22 participants sur les 35 participants de départ. De plus, comme le FEF n'était pas présent dans l'atlas cytoarchitectonique de Jülich, nous avons comparé la délimitation de notre fROI FEF avec le FEF issu d'un autre atlas, l'atlas fonctionnel de Wang.

Evaluation des fROI

Les coordonnées moyennes (en mm) de notre fROI volumique correspondant à l'aire FEF étaient de [-37, 2, 40] pour l'hémisphère gauche et de [39, 5, 41] pour l'hémisphère droit (Table 9). En moyenne, indépendamment de l'hémisphère, l'écart entre notre fROI FEF et l'aire FEF décrite dans la littérature était de 5,2 mm sur le plan sagittal, de 10,6 mm sur le plan coronal et de 10,9 mm sur le plan axial (Table 9). La variabilité inter-individuelle de positionnement, calculée par l'inertie, était très élevée pour notre fROI FEF, que ce soit dans le volume ou sur la surface. Dans le volume, l'inertie de notre fROI FEF était de 374,4 mm² pour l'hémisphère gauche et de 332,1 mm² pour l'hémisphère droit. Sur la surface, l'inertie était de 216,5 mm² pour l'hémisphère gauche et de 186,5 mm² pour l'hémisphère droit (Figure 44). Pour cette fROI FEF, la variabilité était toujours plus élevée sur l'hémisphère gauche que sur l'hémisphère droit.

Concernant l'aire sur la surface, la surface moyenne de notre fROI FEF était de 8,59 cm² (min : 0,8 cm² et max : 27,5 cm²) pour l'hémisphère gauche, de 8,8 cm² (min : 0,4 cm² et max : 23,5 cm²) pour l'hémisphère droit et de 17,4 cm² pour l'ensemble (min : 4 cm² et max : 44 cm²) (Figure 44). La variation de la surface de l'hémisphère gauche (coefficient de variation = 90 %) était très élevée comparée à celle de l'hémisphère droit (coefficient de variation = 63 %). De plus il y avait également une très grande variabilité de la surface totale de la fROI FEF, avec un facteur $\times 9$ de variation entre les participants. La figure représentant les fROI FEF ayant l'aire sur la surface minimum et maximum est présentée en Annexe 3 (Figure 5).

Table 9. Coordonnées [x, y, z] en mm et écart [Δx , Δy , Δz] en mm entre les coordonnées de notre fROI moyenne pour l'aire FEF et les coordonnées de la littérature. LH : hémisphère gauche et RH : hémisphère droit.

	Paus, (1996)	Luna et al., (1998)	Petit & Haxby (1999)	Tehovnik et al., (2000)	Ioannides et al., (2004)	Stiers et al., (2006)	Our fROI	
[x, y, z] in mm								
FEF	LH	[-32, -2, 46]	[-30, -7, 49]	[-35, -18, 46]	[-37, 26, 29]	[-41, 12, 34]	[-27, 2, 69]	[-37, 2, 40]
	RH	[31, -2, 47]	[34, -3, 47]	[36, -10, 47]	[37, 26, 29]	[32, 10, 34]	[29, 1, 68]	[39, 5, 41]
[Δx, Δy, Δz] in mm								
FEF	LH	[5, 4, 6]	[7, 9, 9]	[2, 20, 6]	[0, 24, 11]	[4, 10, 6]	[10, 0, 29]	
	RH	[8, 7, 6]	[5, 8, 6]	[3, 15, 6]	[2, 21, 12]	[7, 5, 7]	[10, 4, 27]	

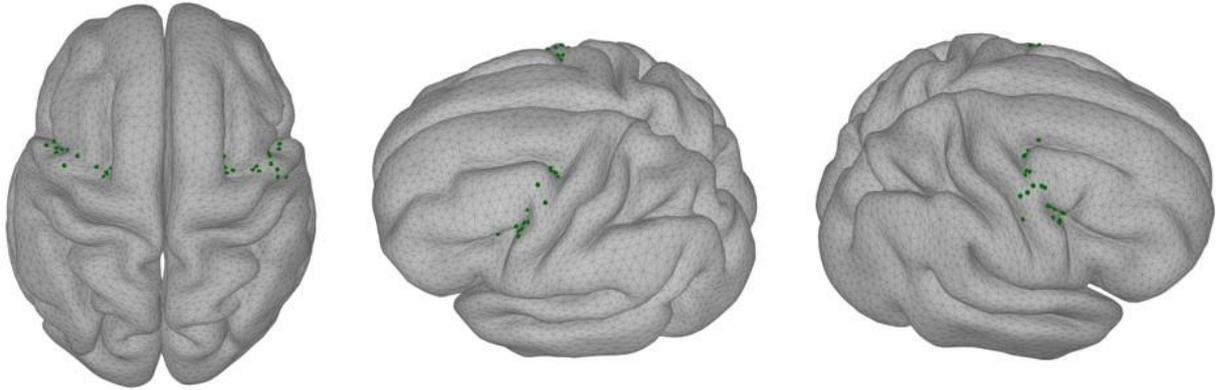


Figure 44. Représentation de la variabilité inter-individuelle de la position de la fROI FEF (inertie). L'inertie est représentée sur la surface corticale dans l'espace standard MNI. Sur chaque hémisphère, chaque point représente le centre de gravité de la fROI d'un participant. Gauche : vue de dessus, milieu : vue de l'hémisphère gauche et droite : vue de l'hémisphère droit.

Comparaison entre la fROI et l'atlas probabiliste fonctionnel de Wang

D'abord, concernant le FEF, le seuil maximal de notre fPMap était de 60 % tandis que celui de la wPMap était de 50 %. La surface de la wPMap pour l'hémisphère gauche était inférieure à celle de notre fPMap pour les seuils de 0 % à 50 % (en moyenne de 5,76 cm²). Pour l'hémisphère droit, le pattern était quasiment similaire à celui de l'hémisphère gauche, avec la surface de la wPMap inférieure à celle de notre fPMap entre les seuils 0 % et de 20 % (en moyenne de 10,80 %) puis sensiblement égale pour les seuils 30 % à 50 % (différence de 1,71 cm²). Pour le total, la surface de la wPMap était inférieure à celle de notre fPMap entre les seuils 0 % et 20 % (en moyenne de 20,85 cm²) puis sensiblement égale pour les seuils 30 % à 50 % (différence de 0,22 cm²) (Figure 45).

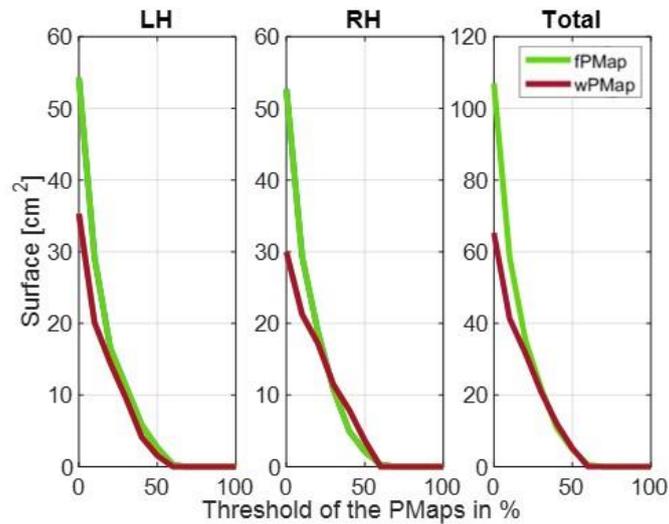


Figure 45. Aire sur la surface en cm² pour chaque carte de probabilité fonctionnelle en fonction du seuil, en rouge : wPMap et en vert : fPMap. LH : hémisphère gauche, RH : hémisphère droit.

Ensuite, de la même manière que pour les aires visuelles primaires V1-V2 et l'aire MT/V5 avec l'atlas de Jülich, nous avons calculé le pourcentage de recouvrement entre la fROI FEF de chaque participant et l'atlas probabiliste fonctionnel de Wang, ainsi que la distance (en cm) entre les centres de gravité de ces deux ROI. Le pourcentage de recouvrement moyen entre notre fROI FEF et la wROI correspondante de l'atlas de Wang était de 30,8 % pour l'hémisphère gauche, de 36,1 % pour l'hémisphère droit et de 33,1 % pour l'ensemble. Pour deux participants, notre fROI FEF avaient 0% de recouvrement avec la wROI FEF de l'atlas de Wang, notre fROI FEF étant plus proche du sillon frontal inférieur que du sillon frontal supérieur (Table 10). La distance moyenne entre les centres de gravité des deux ROI était de 1,4 cm pour l'hémisphère gauche et de 1,3 cm pour l'hémisphère droit (Table 10).

Table 10. Pourcentage de recouvrement moyen (\pm erreur standard), minimum et maximum entre la fROI et la wROI pour l'aire FEF. Distance moyenne (\pm erreur standard), minimum et maximum entre les centres de gravités (cm) de la fROI et de la wROI. LH : hémisphère gauche et RH : hémisphère droit

	FEF		
	LH	RH	Total
Mean overlap (%) (\pm SE)	30,8 (\pm 7,4)	36,1 (\pm 7,6)	33,1 (\pm 6,7)
Minimum	0	0	0
Maximum	91,6	100	94,4
Mean distance (cm) (\pm SE)	1,4 (\pm 0,2)	1,3 (\pm 0,2)	
Minimum	0,3	0,2	
Maximum	3,4	3,3	

3. Discussion

Cette étude avait pour objectif d'évaluer quantitativement la qualité de la délimitation fonctionnelle des aires visuelles (V1, V2, MT/V5 et FEF) par le protocole rapide de localizers en IRMf par comparaison avec la littérature et avec deux atlas : l'atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich (Amunts et al., 2000) et l'atlas probabiliste fonctionnel de Wang (Wang et al., 2015). Nous avons choisi ces atlas pour la comparaison car ce sont des atlas de référence, déjà utilisés précédemment dans d'autres études (Rosenke et al., 2018; Wilms et al., 2010). Il était important de mener cette étude puisque ces aires visuelles, délimitées fonctionnellement pour chaque participant, avaient ensuite vocation à être utilisées comme *a priori* dans les méthodes de reconstruction de sources en EEG, plus particulièrement pour la méthode S4. Cette étude a été menée afin de s'assurer que les aires visuelles que nous avons délimitées fonctionnellement en IRMf : (1) étaient correctement cartographiées par rapport aux aires visuelles ciblées ; et (2) que notre délimitation fonctionnelle était comparable à une autre délimitation fonctionnelle, réalisée avec des tâches proches des nôtres.

Pour rappel, dans cette expérience rapide de localisation fonctionnelle des aires visuelles en IRMf, différents blocs, constitués de stimuli spécifiques pour activer certaines aires visuelles, étaient présentés au participant. Pour obtenir les activations correspondantes à l'aire visuelle ciblée, nous avons contrasté différents blocs : contraste DiabHoriz > DiabVert pour l'aire V1, contraste DiabVert > DiabHoriz pour l'aire V2 et contraste Magno > Rest pour l'aire MT/V5 et le FEF. Durant cette expérience, les participants faisaient des tâches simples dans le but de rester éveillé et de garder leur attention sur les stimuli présentés. Le temps d'acquisition de cette expérience en IRMf avec un protocole de localizers était de 10 min environ, ce qui en faisait en avantage non-négligeable comparé aux protocoles de rétinotopie qui sont beaucoup plus longs (environ 50 min).

Aires visuelles primaires V1-V2

Dans cette expérience rapide de localisation fonctionnelle des aires visuelles, nous avons d'abord cherché à délimiter les aires visuelles primaires V1 et V2. L'aire V1 se situe principalement à l'intérieur de la scissure calcarine sur la surface médiale du lobe occipital et l'aire V2 forme un ruban cortical autour de l'aire V1 (Wandell & Winawer, 2011). La bordure entre l'aire V1 et l'aire V2 est définie par les méridiens verticaux supérieur (bordure ventrale) et inférieur (bordure dorsale) tandis que le méridien horizontal représente le fond de la scissure calcarine au niveau de l'aire V1 (Engel, 1997; Sereno et al., 1995). Nous avons donc utilisé un

stimulus de type « diabolo », centré sur l'axe horizontal ou vertical du méridien et précédemment utilisé chez le singe (Fize et al., 2003) et chez l'homme (Seghier et al., 2000), afin de délimiter les méridiens verticaux, qui forment la bordure V1-V2 et le méridien horizontal, qui représente le fond de la scissure calcarine pour l'aire V1.

Pour comparer la position de nos fROI V1 et V2 avec la littérature, nous avons mesuré les coordonnées des centres de gravité dans le volume de nos fROI V1 et V2, après normalisation spatiale dans l'espace standard MNI. Ces coordonnées ont ensuite été transformées dans l'espace de Talairach pour pouvoir comparer la position de nos fROI V1 et V2 par rapport à la littérature, qui rapporte, le plus souvent, les coordonnées dans cet espace. Nos résultats ont montré que notre fROI V1 avait un écart moyen, indépendamment de l'hémisphère, d'environ 1,5 cm avec les coordonnées de la littérature sur le plan coronal (axe postérieur → antérieur). Le centre de gravité de notre fROI V1 était situé sur une partie plus externe du lobe occipital, à l'entrée externe de la scissure calcarine plutôt qu'à l'intérieure. Plus spécifiquement, nos coordonnées avaient un écart maximal sur le plan coronal avec les études de Amunts et al., (2000) (aire V1 de l'atlas de Jülich) et de Dougherty et al., (2003). A l'inverse, comparé à l'étude de Hasnain et al., (1998), l'écart maximal avec nos coordonnées se trouvait sur le plan sagittal (gauche → droit). Cela peut s'expliquer par le fait que Hasnain et al., (1998) calculaient la moyenne des coordonnées de la bordure de la ROI et non pas de son centre de gravité. Pour la fROI V2, nous avons retrouvé le même pattern que pour la fROI V1 avec une localisation plus postérieure sur la surface externe du lobe occipital, comparé à Amunts et al., (2000) (aire V2 de l'atlas de Jülich). Il était difficile de comparer l'écart entre nos coordonnées et celles des études de Hasnain et al., (1998) et de Dougherty et al., (2003) car ces études reportaient les coordonnées de l'aire V2 séparée en V2 dorsale et V2 ventrale indépendamment. Nos résultats ont également montré, comme les études précédentes (Amunts et al., 2000; Dougherty et al., 2003; Hasnain et al., 1998), une très grande variabilité inter-individuelle de positionnement dans le volume, mais également sur la surface, des fROI V1 et V2. Une part de cette variabilité pouvait être attribuée aux différentes étapes de prétraitement des données IRM pour la comparaison : l'étape de normalisation spatiale du volume dans l'espace standard MNI (Mumford et al., 2011), l'étape de projection du volume sur la surface corticale (J. Wang et al., 2022) et enfin l'étape de transformation des coordonnées de l'espace standard MNI à l'espace de Talairach (Lancaster et al., 2007). La normalisation spatiale, par exemple, va introduire des différences dans le volume d'une ROI par déformation de l'image de cette ROI pour correspondre à l'espace standard MNI. Ainsi, si un participant a un lobe occipital deux fois plus grand que celui standard dans l'espace MNI, lors de la normalisation spatiale, le lobe occipital

du participant sera diminué de moitié pour correspondre à l'espace standard. De plus, comme expliqué par Wilms et al., (2010), la normalisation spatiale affecte moins les points anatomiques dominants comme la scissure calcarine, dans laquelle se situe l'aire V1, comparé aux points anatomiques plus petits et plus variables. Cela peut expliquer que la variabilité inter-individuelle de positionnement était plus élevée pour la fROI V2, qui est située plus loin de la scissure calcarine et donc plus affectée par la normalisation spatiale, que la fROI V1 située dans la scissure calcarine.

De ce fait, pour éviter les effets de la normalisation spatiale, nous avons calculé l'aire sur la surface de nos fROI V1 et V2 dans l'espace individuel du participant. Nos résultats ont montré que la surface moyenne de nos fROI V1 et V2 était inférieure à la surface des aires V1 et V2 reportée en cytoarchitectonie (Amunts et al., 2000; Andrews et al., 1997; Stensaas et al., 1974). En effet, la cytoarchitectonie est une méthode très précise, permettant de délimiter l'entièreté des aires cérébrales. A l'inverse, pour les études en IRMf, la portion de l'aire visuelle ciblée dépend de l'excentricité du stimulus utilisé. Les surfaces moyennes de nos fROI V1 et V2 étaient donc cohérentes avec celles reportées par Dougherty et al., (2003), car l'excentricité de nos stimuli était plutôt de même ordre, 12° pour Dougherty et al., (2003) et 5,3° dans notre étude. Il était donc normal que la surface moyenne de nos fROI V1 et V2 soit inférieure à celle de Wu et al., (2012), car ils utilisaient un stimulus ayant une excentricité plus grande, de 60°, ce qui leur permettait d'étendre le champ visuel périphérique et donc de couvrir une plus large portion des aires visuelles primaires. Pareillement à Wu et al., (2012) et à Benson et al., (2021), mais à l'inverse de Dougherty et al., (2003), nous n'avons pas trouvé de corrélation entre la surface de notre fROI V1 et celle de notre fROI V2. Conformément à la littérature (Dougherty et al., 2003; Wu et al., 2012), la taille de notre fROI V2 faisait environ 75 % de la taille de notre fROI V1. Toujours en accord avec la littérature, qui avait montré une variation de facteur $\times 3$ environ de la surface totale des aires visuelles entre les participants (Andrews et al., 1997; Benson et al., 2021; Dougherty et al., 2003; Stensaas et al., 1974), la variabilité inter-individuelle au niveau de la surface des fROI V1 et V2 était aussi très élevée, de l'ordre de 4 pour la fROI V1 et de 2,7 pour la fROI V2.

Le fait que nous n'ayons pas réussi à délimiter la portion des aires visuelles V1 et V2 se situant à l'intérieur de la scissure calcarine et que la surface de nos fROI V1 et V2 soit inférieure à celle de l'atlas cytoarchitectonique de Jülich nous a mené à des résultats de recouvrement avec l'atlas cytoarchitectonique de Jülich qui étaient insuffisants. En effet, nos résultats de recouvrement sur la surface se situaient aux alentours de 25 % pour nos deux fROI V1 et V2. Pour ces aires visuelles primaires V1 et V2, Wilms et al., (2010), dans le volume, et Rosenke

et al., (2018), sur la surface, ont reporté des pourcentages de recouvrement de l'ordre de 70-80%, entre une délimitation fonctionnelle et l'atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich (Amunts et al., 2000, 2020). Ce faible pourcentage de recouvrement peut être lié à trois facteurs. D'abord, le fait que notre méthode de délimitation échoue à délimiter la partie interne des aires visuelles primaires V1 et V2, situées à l'intérieur de la scissure calcarine. Cette partie interne représente plus de la moitié des aires visuelles primaires, ainsi nos fROI ont été « amputées » de plus de la moitié de la taille qu'elles auraient pu avoir. Ensuite, la surface de nos fROI était largement inférieure à celle des aires visuelles correspondantes dans l'atlas de Jülich, ce qui ne permettait pas d'avoir des pourcentages de recouvrement très élevés. Enfin, nos fROI n'étaient pas compactes et continues comme celles de l'atlas mais étaient plutôt morcelées en plusieurs clusters, parfois de quelques vertices. En lien avec ces résultats de recouvrement, nos fROI ne se situaient donc pas uniquement et en majeure partie dans l'aire visuelle ciblée. Par exemple dans le volume, pour la fROI V1, le recouvrement maximal se faisait avec l'aire V3 ventrale de l'atlas de Jülich tandis que pour la fROI V2, le recouvrement maximal se faisait avec l'aire V1 de l'atlas de Jülich. Cela s'explique par le fait que le contraste utilisé, par exemple pour l'aire V1 (i.e. DiabHoriz > DiabVert), visait à délimiter le méridien horizontal situé au fond de la scissure calcarine, là où réside l'aire V1. Cependant ce méridien horizontal représente également la bordure ventrale et dorsale entre les aires visuelles V2 et V3. Notre stimulation pour l'aire V1, n'était donc pas assez spécifique pour délimiter uniquement le méridien horizontal se situant au fond de la scissure calcarine.

Cela se retrouve lors de la comparaison de notre délimitation fonctionnelle avec celle de l'atlas fonctionnel de Wang (Wang et al., 2015). Dans cet atlas, la délimitation des aires visuelles primaires a été faite avec un protocole classique de rétinotopie chez 53 participants. L'avantage des protocoles de rétinotopie est leur précision dans la délimitation des aires visuelles primaires mais ils restent très coûteux en temps d'acquisition (environ 50 min). Pour comparer notre délimitation fonctionnelle avec celle de Wang, nous avons créé une carte de probabilité fonctionnelle des aires visuelles primaires par superposition des cartes d'activation individuelles (35 participants), dans l'espace standard MNI. Nos résultats ont montré, comme précédemment dans la comparaison avec l'atlas de Jülich, que la surface de notre carte de probabilité à différents seuils était, sur l'ensemble (i.e. les deux hémisphères réunis), inférieure de 6,28 cm² pour l'aire V1 et de 24,06 cm² pour l'aire V2. Cette plus grande surface des aires visuelles primaires V1-V2 pour l'atlas de Wang peut s'expliquer par deux facteurs. D'abord, par la différence de protocole entre notre délimitation et celle de Wang. Pour l'atlas de Wang, les auteurs ont utilisé un protocole de rétinotopie, très précis et qui permettait de délimiter une

très grande portion des aires visuelles primaires, dont le fond de la scissure calcarine, selon l'excentricité des stimuli utilisés (dans leur cas 15°). Ensuite, par la grande variabilité inter-individuelle de positionnement de nos fROI V1 et V2 entre les participants. Il y avait donc peu de recouvrement entre les cartes d'activations individuelles des participants à des seuils restrictifs, ce qui menait à une surface réduite comparée à celle de Wang. Cela se confirmait par le fait que nos cartes de probabilités fonctionnelles avaient des seuils maximum de 60 % pour les aires V1 et V2, tandis que celles de Wang avaient des seuils maximum de 80 % pour l'aire V1 et de 70 % pour l'aire V2. De la même manière, les résultats de recouvrement entre les cartes de probabilités et l'atlas de Jülich, étaient meilleurs pour la carte de probabilité de Wang (supérieurs en moyenne de 18,91 % pour l'aire V1 et de 13,08 % pour l'aire V2) comparés à ceux de notre carte de probabilité. Les pourcentages de recouvrement entre l'atlas de Wang et l'atlas de Jülich, de l'ordre de 60-70 % pour des seuils non-restrictifs (0 - 20 %) étaient cohérents avec les pourcentages de recouvrement reportés par Rosenke et al., (2018), qui avaient également calculé le pourcentage de recouvrement entre l'atlas de Wang et l'atlas de Jülich. Le fait que les pourcentages de recouvrement de notre carte de probabilité étaient moins bons que ceux de la carte de probabilité de Wang peut s'expliquer par les mêmes raisons que lors de la comparaison entre les fROI et les jROI de l'atlas de Jülich, à savoir : une grande variabilité inter-individuelle et une délimitation insuffisante de la portion des aires visuelles primaires à l'intérieur de la scissure calcarine. Cela mène à peu de recouvrement entre les cartes individuelles des participants lorsque la carte de probabilité était seuillée. Par conséquent, la surface des aires visuelles primaires V1-V2 était insuffisante ainsi que les pourcentages de recouvrement avec les aires correspondantes dans l'atlas de Jülich.

Pour conclure, la délimitation avec notre protocole rapide de localizers en IRMf pour les aires visuelles primaires V1 et V2 était insuffisante. Plusieurs raisons peuvent expliquer cela. D'abord, les stimuli visuels que nous avons utilisés (diabolos) n'étaient peut-être pas assez spécifiques pour délimiter correctement les méridiens horizontaux et verticaux qui font la bordure entre les aires V1 et V2, car la stimulation visuelle activait les méridiens horizontaux et verticaux bordant d'autres aires, comme l'aire V3. Ensuite, la durée de notre stimulation visuelle était certainement trop courte (environ 2 min) pour avoir un ratio signal sur bruit suffisant. Chez le singe, cette délimitation des aires visuelles primaires avec des diabolos marche bien mais la durée de la stimulation visuelle est beaucoup plus longue (environ 20 min) (Fize et al., 2003) et le protocole expérimental ne comporte qu'un seul type de stimulation visuelle, les diabolos. Dans notre cas, la stimulation visuelle avec les diabolos était entrecroisée avec des blocs comportant d'autres types de stimulation visuelle pour délimiter d'autres aires visuelles,

en l'occurrence MT/V5 et le FEF. Le focus dans notre expérience de localisation fonctionnelle, n'était donc pas fait uniquement sur les aires visuelles primaires V1 et V2. La bonne délimitation des aires visuelles primaires V1 et V2 nécessite donc un protocole de rétino-topie en IRMf (Serenio et al., 1995; Warnking et al., 2002) ayant le désavantage d'avoir une acquisition plus longue (entre 30 et 40 min).

Aire sensible au mouvement MT/V5

L'aire MT/V5 sensible au mouvement se situe dans la région temporo-occipitale, au niveau de l'intersection entre le sillon occipital latéral antérieur et le sillon temporal inférieur (Tootell & Taylor, 1995; Watson et al., 1993). La délimitation de cette aire MT/V5 se fait très souvent par des protocoles de localizers en contrastant une condition dans laquelle un stimulus est en mouvement et une condition dans laquelle le stimulus n'est pas en mouvement (Dumoulin, 2000; Huk et al., 2002; Stiers et al., 2006; Wilms et al., 2005). Dans notre cas, nous avons contrasté la condition comportant le réseau sinusoïdal qui scintillait avec la condition repos ne comportant pas de stimulation visuelle. La stimulation visuelle que nous avons utilisé était très spécifique et avait déjà été utilisée auparavant chez l'homme pour délimiter, entre autre, l'aire MT/V5 de la voie magnocellulaire (Denison et al., 2014; Kleinschmidt et al., 1996; Liu et al., 2006).

Nos résultats ont montré que notre fROI MT/V5 était plutôt bien localisée, avec des coordonnées moyennes en accord avec celles de la littérature. Le plus grand écart avec les coordonnées de la littérature était sur le plan coronal (axe postérieur → antérieur) avec notre fROI MT/V5 qui se situait plus antérieurement de 3,2 mm par rapport aux coordonnées de la littérature (Dumoulin, 2000; Malikovic et al., 2007; Stiers et al., 2006; Wilms et al., 2005). Comme pour les aires visuelles primaires, il existait une très grande variabilité de positionnement de l'aire MT/V5 entre les participants, au niveau du volume mais accentuée par la suite par la projection volume/surface. La projection volume/surface amène une part supplémentaire de variabilité, notamment en introduisant des corrélations artificielles entre les vertices de la surface (Ciantar et al., 2022; Glasser et al., 2013). Plus précisément, au niveau des hémisphères, nos résultats ont montré que la variabilité inter-individuelle de positionnement était plus grande dans l'hémisphère gauche comparé à l'hémisphère droit. Ce résultat était conforme avec les précédents résultats de Wilms et al., (2005) qui avaient montré une plus grande variabilité inter-individuelle de positionnement dans l'hémisphère gauche que dans l'hémisphère droit, avec notamment une distance moyenne, entre le voxel le plus actif de

chaque participant et le voxel le plus actif de l'ensemble, plus grande à gauche qu'à droite. Cependant, à la différence de Wilms et al., (2005) et de Stiers et al., (2006), nous avons trouvé que l'activité dans la fROI MT/V5 de chaque participant était plus recentrée et localisée spatialement dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche, avec une surface de la fROI MT/V5 environ 1 cm² plus grande à gauche qu'à droite. Ce résultat restait néanmoins cohérent avec le fait que l'inertie de positionnement était plus petite à droite qu'à gauche et avec d'autres études précédentes (Dupont et al., 1993, 1994) qui avaient démontré une prédominance des activations pour l'aire MT/V5 dans l'hémisphère droit comparé à l'hémisphère gauche. La surface de notre fROI MT/V5 est en accord avec celle reportée par Huk et al., (2002). Dans leur étude, les auteurs ont calculé indépendamment la surface de trois sous-régions (MT, MT+ et MST) de l'aire MT/V5. Nous avons donc sommé la surface des trois sous-régions de l'aire MT/V5 de Huk et al., (2002) afin de pouvoir la comparer avec la surface de notre fROI MT/V5.

Les résultats de la comparaison entre nos fROI MT/V5 et la ROI correspondante dans l'atlas de Jülich, ont montrés des pourcentages de recouvrement moyens corrects, entre 40 et 50 %. Il était difficile de comparer ces pourcentages de recouvrement avec ceux proposés par Wilms et al., (2005) pour deux raisons. D'abord les auteurs ont calculé le pourcentage de recouvrement entre leur délimitation fonctionnelle et l'atlas de Jülich dans le volume et non sur la surface. Ensuite, à la différence de Wilms et al., (2005), nous avons calculé le pourcentage de recouvrement entre la fROI MT/V5 de chaque participant et celle de l'atlas de Jülich, puis nous en avons fait la moyenne. Wilms et al., (2005), quant à eux, ont d'abord créé une carte de probabilité fonctionnelle en superposant les cartes individuelles, l'ont seuillée avec une probabilité de 40 % et enfin, ont calculé le pourcentage de recouvrement entre cette carte de probabilité seuillée à 40 % et l'aire MT/V5 dans l'atlas de Jülich, seuillée également à 40 %. Nous avons observé qu'il y avait trois participants dans l'hémisphère gauche et quatre dans l'hémisphère droit pour lesquels il y avait 0 % de recouvrement entre notre fROI MT/V5 et celle de l'atlas de Jülich. Pour ces participants, nous n'avons pas réussi à délimiter correctement l'aire MT/V5, qui tombait complètement à côté de celle de l'atlas de Jülich. Enfin, la surface de notre fROI MT/V5 était beaucoup plus grande et « débordait » autour de la ROI MT/V5 de l'atlas de Jülich. Il était donc normal, lorsque l'on comparait les pourcentages de recouvrement dans le volume, d'avoir une part de recouvrement importante, à la fois dans l'hémisphère gauche et dans l'hémisphère droit, entre notre fROI MT/V5 et l'aire V4 latérale antérieure, sa voisine (Malikovic et al., 2016).

La comparaison de notre délimitation fonctionnelle de l'aire MT/V5 avec celle issue de l'atlas de Wang, a également montré la bonne cartographie de l'aire MT/V5 avec notre protocole de localizers. Dans l'atlas de Wang, les auteurs ont utilisé les stimuli de Huk et al., (2002) pour délimiter l'aire MT/V5 fonctionnellement. Ces stimuli étaient composés de points blancs en forme de cercle, sur un fond noir qui s'étendaient où se contractaient. Les auteurs ont donc contrasté la condition comprenant ces stimuli avec une condition de repos, dans laquelle les points blancs étaient fixes. Comme précédemment dans la comparaison avec l'atlas de Jülich, nos résultats ont montré une surface supérieure, en moyenne de 8,94 cm² pour l'ensemble, pour notre carte de probabilité fonctionnelle comparée à celle de Wang. Cela signifie que l'aire MT/V5 dans l'atlas de Wang était plus recentrée spatialement, surtout dans l'hémisphère gauche, pour lequel la surface maximale était de 14,45 cm² (au seuil 0 %) tandis que celle maximale dans l'hémisphère droit était de 30,92 cm² (au seuil 0 %), soit deux fois plus élevée. Dans l'atlas de Wang, il y avait donc moins de variabilité de positionnement entre les participants du côté gauche que du côté droit, en lien avec les résultats de Wilms et al., (2005) et de Stiers et al., (2006), qui avaient montré que l'activité était plus recentrée spatialement du côté gauche que du côté droit. Cette concentration de l'activité, qui amenait à de petites surfaces, surtout dans l'hémisphère gauche pour l'atlas de Wang, peut expliquer le fait que le seuil maximal de la carte de probabilité de Wang soit de 40 %. A ce seuil de la carte la probabilité de Wang, la surface de l'aire MT/V5 était de 3,10 cm². A l'inverse, pour notre carte de probabilité, la surface au seuil 40 % était de 6,47 cm², soit deux fois plus grande que celle de Wang. De plus le seuil maximal de notre carte de probabilité était de 70 %.

Le fait que l'activité soit plus recentrée spatialement, surtout dans l'hémisphère gauche, ne signifie pas que celle-ci soit bien positionnée. En effet, les résultats de recouvrement entre les cartes de probabilité et l'atlas de Jülich ont montrés de meilleurs pourcentages de recouvrement pour notre carte de probabilité, surtout dans l'hémisphère gauche. Dans cet hémisphère, même sans seuillage de la carte de probabilité (seuil 0 %), l'aire MT/V5 de l'atlas de Wang ne recouvrait pas entièrement celle de l'atlas de Jülich (91 % de recouvrement). De plus ce pourcentage de recouvrement pour l'atlas de Wang décroissait rapidement, dans les deux hémisphères, avec plus que 23 % et 33 % de recouvrement au seuil 30 %, pour l'hémisphère gauche et l'hémisphère droit respectivement. A l'inverse, le pourcentage de recouvrement entre l'aire MT/V5 de notre carte de probabilité et l'atlas de Jülich était encore élevé au seuil 30 %, avec 100 % de recouvrement dans l'hémisphère gauche et 50 % dans l'hémisphère droit. Ces résultats confirmaient la bonne localisation de notre aire MT/V5 lorsque

la variabilité de positionnement inter-individuelle pouvait être réduite par création et seuillage d'une carte de probabilité.

Pour conclure, la délimitation fonctionnelle de l'aire sensible au mouvement MT/V5 avec notre protocole rapide de localizers était correcte en termes de localisation, d'aire sur la surface et de pourcentage de recouvrement. Ces bons résultats étaient dus à la stimulation visuelle utilisée, qui avait déjà prouvé son efficacité chez l'homme (Dumoulin, 2000; Huk et al., 2002; Stiers et al., 2006; Wilms et al., 2005) mais aussi au fait que c'est une aire moins repliée, ce qui rend sa cartographie plus facile comparé aux aires visuelles primaires V1 et V2. De plus sa bonne localisation fonctionnelle peut être validée par des indices anatomiques précis, i.e. à l'intersection du sillon occipital latéral antérieur et du sillon temporal inférieur (Dumoulin, 2000; Malikovic et al., 2007).

Aire oculomotrice FEF

L'aire oculomotrice FEF, impliquée dans la programmation et la génération des saccades oculaires, se situe sur le lobe fronto-pariétal, à la jonction entre la partie supérieure du sillon précentral et la partie caudale du sillon frontal supérieur (Paus, 1996; Petit & Pouget, 2019; Vernet et al., 2014). A la différence des aires visuelles primaires V1-V2 et de l'aire MT/V5, l'aire FEF se cartographie principalement grâce à des tâches de saccades volontaires, guidées ou non (Vernet et al., 2014). Dans notre expérience fonctionnelle de localisation, nous avons utilisé une tâche de saccades guidées dans laquelle les participants devaient suivre un point rouge des yeux. La particularité de notre protocole était que cette tâche de saccades guidées était mutualisée, dans le même bloc, avec le stimulus servant à délimiter l'aire MT/V5. Nous avons pu trouver la fROI FEF chez seulement 22 participants sur les 35 de départ.

Pour cette aire-là, la comparaison (pourcentage de recouvrement et distance entre les centres de gravité) a été faite avec l'atlas fonctionnel de Wang (Wang et al., 2015). Dans cet atlas, la tâche utilisée pour délimiter l'aire FEF était très proche de la nôtre (i.e. une tâche de saccades guidées, dans laquelle les participants devaient faire des saccades vers des stimuli cibles dont ils devaient se souvenir de l'emplacement). Les coordonnées de l'aire FEF, reportées dans la littérature, sont plus disparates comparées à celles des aires visuelles primaires et l'aire MT/V5, avec notamment une grande variabilité antéro-postérieure selon la méthode de délimitation utilisée (Vernet et al., 2014). Il était donc difficile de comparer précisément nos coordonnées avec celles de la littérature, néanmoins nos coordonnées étaient plutôt proches des coordonnées des études en IRMf (Luna, 1998; Petit & Haxby, 1999; Stiers et al., 2006). La

variabilité de positionnement pour cette aire-là était également très grande sur les deux hémisphères, avec les fROI FEF des participants qui se situaient tout au long du sillon précentral, jusqu'à sa partie inférieure (voir Figure 44). La disposition de nos fROI FEF, plus proche de la partie inférieure du sillon précentral se confirmait lors de la comparaison de nos fROI FEF avec la wROI FEF correspondante dans l'atlas de Wang. En effet, les pourcentages de recouvrement ont montré un recouvrement entre 30 et 38 % pour les deux hémisphères avec la wROI FEF. Ce recouvrement correspondait à la partie de la fROI FEF qui se trouvait à l'intersection de la partie supérieure du sillon précentral et de la partie caudale du sillon frontal supérieur. La variabilité de la délimitation du FEF par notre protocole de localizers se retrouvait également au niveau de la surface de nos fROI FEF avec une variation de facteur x 9 entre les participants. De fait, la surface de notre carte de probabilité pour le FEF était en moyenne plus élevée de 20,85 cm² comparée à celle de l'atlas de Wang pour des seuils qui n'étaient pas trop restrictifs (entre 0 et 20 %). Le fait de créer une carte de probabilité et de la seuiller permettait de réduire cette variabilité inter-individuelle sur la surface pour retrouver une surface équivalente à celle de la carte de probabilité de Wang à des seuils plus restrictifs (> 30 %).

Pour conclure, la délimitation fonctionnelle de l'aire FEF avec notre protocole rapide de localizers était très disparate selon les participants en termes d'aire sur la surface, de coordonnées et de pourcentage de recouvrement. Les indices anatomiques de la localisation de l'aire FEF, à la jonction de la partie supérieure du sillon précentral et de la partie caudale du sillon frontal supérieur (Paus, 1996; Petit & Pouget, 2019; Vernet et al., 2014), permettaient de mettre en évidence la localisation de nos fROI FEF sur une partie plutôt inférieure du sillon précentral, à 1,4 cm de distance en moyenne de la jonction anatomique entre les deux sillons d'intérêt. Enfin, pour rappel, sur les 35 participants de départ, l'aire FEF a été trouvée et délimitée uniquement chez 23 d'entre eux. Le fait de ne pas trouver l'aire FEF chez les autres participants peut être lié à la tâche qui a mal été faite par ces participants. Dans notre tâche les participants devaient faire des saccades guidées en suivant un point rouge des yeux, il est possible que certains participants n'est pas suivi ou mal suivi cette consigne pendant le bloc Magno.

4. Conclusion

Pour conclure, le but de cette étude était d'évaluer la qualité de la délimitation fonctionnelle des aires visuelles (V1, V2, MT/V5 et FEF) par le protocole rapide de localizers en IRMf par comparaison avec la littérature et avec deux atlas : l'atlas probabiliste

cytoarchitectonique de Jülich et l'atlas probabiliste fonctionnel de Wang. Les résultats ont démontré que la délimitation des aires visuelles primaires V1-V2 était insuffisante avec : (1) des fROI localisées sur la partie externe du lobe occipital plutôt qu'à l'intérieur de la scissure calcarine ; (2) un faible pourcentage de recouvrement avec la jROI correspondante dans l'atlas de Jülich ; et (3) une carte de probabilité (fPMap) moins bien localisée que la carte de probabilité de Wang (wPMap) en comparaison avec l'atlas de Jülich. La délimitation de l'aire sensible au mouvement MT/V5 était meilleure avec des coordonnées en accord avec la littérature, des pourcentages de recouvrement corrects avec la ROI correspondante dans l'atlas de Jülich et une meilleure localisation de la fPMap comparée à la wPMap. Enfin, pour l'aire oculomotrice FEF, la délimitation était très disparate entre les participants et difficilement comparable avec les coordonnées de la littérature. La comparaison de notre fROI FEF avec l'atlas de Wang, a mené à des pourcentages de recouvrement plutôt moyens dû à une moins bonne localisation de notre fROI FEF.

Dans le cadre de cette étude, nous avons également comparé l'impact de la délimitation des aires visuelles sur les résultats de la reconstruction de sources en EEG d'une tâche cognitive. Dans notre cas, cette tâche cognitive était la tâche de perception intra-saccadique du mouvement. Dans un souci de clarté et parce que la 2^{ème} expérience de perception intra-saccadique du mouvement n'a pas encore été décrite, ces résultats sont présentés dans le Chapitre 12 (point 5).

Ainsi, suite aux résultats de cette étude nous avons choisi pour la suite des analyses, notamment en reconstruction de sources en EEG informée par IRMf, de ne pas utiliser les fROI délimitées par notre protocole rapide de localizers en IRMf. A la place, nous avons utilisé les aires visuelles primaires V1-V2, l'aire sensible au mouvement MT/V5 issues de l'atlas cytoarchitectonique de Jülich et l'aire oculomotrice FEF issue de l'atlas fonctionnel de Wang.

Chapitre 9 : Méthodologie pour la reconstruction de sources EEG informée par IRMf

Ce chapitre vise à présenter le travail méthodologique que nous avons effectué sur les méthodes de reconstruction de sources EEG informées par IRMf et plus particulièrement sur la méthode S4 de reconstruction de sources. D'abord, nous expliquerons le fonctionnement de la méthode S4 à partir d'*a priori* conjoints EEG et IRMf issus des expériences de localisation fonctionnelle. Ensuite, nous présenterons l'utilisation de la méthode S4 à partir d'*a priori* IRMf issus d'un atlas et d'*a priori* EEG issus de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement. Puis, nous expliquerons la méthodologie employée pour utiliser la méthode S4 lorsque les *a priori* IRMf et EEG conjoints étaient distincts de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement. Enfin, nous présenterons la reconstruction de sources avec les méthodes MNE et S4 en prenant en compte les covariables.

1. Introduction

La reconstruction de sources en EEG a pour objectif d'estimer les sources corticales qui sont à l'origine des signaux enregistrés au niveau des électrodes de l'EEG, cela en résolvant un problème inverse pour trouver la meilleure combinaison de sources corticales qui explique les signaux observés dans l'espace des électrodes. Pour résoudre ce problème inverse, il existe plusieurs méthodes de reconstruction de sources (cf. Chapitre 3, point 3.2).

Dans la première partie de ce travail méthodologique, nous avons étudié la méthode S4 qui permet de reconstruire les sources EEG grâce à l'utilisation conjointe de données en EEG et en IRMf issues du même protocole expérimental (cf. Chapitre 3, point 3.2). Nous utilisons le terme « conjoint » pour indiquer le fait qu'il s'agissait de la même expérience qui a été réalisée en IRMf, puis en EEG. Les données EEG ont donc été utilisées deux fois : (1) pour former les contrastes d'intérêt ; et (2) ce sont les données que l'on cherchait à reconstruire à la surface corticale. L'utilisation conjointe des données EEG et IRMf permettait d'avoir les mêmes marqueurs temporels en EEG et en IRMf afin de former les mêmes contrastes d'intérêts dans les deux modalités et de rechercher les distributions spatiales des sources corticales expliquant le mieux ce contraste d'intérêt conjoint. La méthode S4 introduit une caractéristique novatrice dans la résolution du problème inverse : l'inversion ne s'effectue pas dans l'espace des électrodes, mais dans un espace de dimension réduit, qui est l'espace des sources temporelles les plus corrélées avec le contraste d'intérêt de la tâche expérimentale (sources HCTP).

L'avantage est que cette inversion se fait dans un espace de dimension plus réduit mais en conséquence il faut déterminer cet espace des sources « HCTP » (séparation de sources avec référence, par GEVD) et sa dimension (nombre de sources HCTP, noté i^*). La méthode d'inversion utilisée permet la pondération de la carte spatiale issue de l'IRMf avec un simple paramètre α . Ce paramètre représente la confiance que l'on a dans la carte spatiale issue de l'IRMf. Si sa valeur est fixée à 1, la confiance est maximale et les résultats seront contraints à la carte spatiale issue de l'IRMf. Au contraire, si sa valeur est fixée à 0, la confiance est nulle et la carte spatiale issue de l'IRMf ne sera donc pas prise en compte dans les résultats (équation 23). Le nombre de sources HCTP et la valeur du paramètre α sont deux paramètres importants à fixer par l'utilisateur.

L'espace des sources HCTP, défini par cette étape de séparation de sources, pouvait être appréhendé comme un *a priori* EEG dans le sens où ces données, combinées avec l'information IRMf, contraignaient la recherche des solutions du problème inverse. Il ne s'agissait pas de reconstruire toutes les sources corticales ayant contribué au signal EEG observé, mais de reconstruire seulement la part du signal EEG ayant *a priori* la plus contribué à expliquer le contraste entre les deux conditions d'intérêt en adéquation avec l'information IRMf.

Pour ce travail méthodologique sur la méthode S4, nous avons manipulé les *a priori* de la manière suivante. Lorsque les données EEG et IRMf pour l'expérience d'intérêt étaient disponibles, nous avons implémenté la méthode S4 dans sa version originale proposée par Samadi et al., (2016). Ce fut le cas avec les données issues des expériences de localisation fonctionnelle des aires visuelles (Table 11, ligne 1). Lorsque les données EEG et IRMf de l'expérience d'intérêt n'étaient pas disponibles, comme ce fut le cas pour l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement, nous avons proposé deux alternatives permettant d'élargir le cadre d'utilisation de la méthode S4 : (1) les *a priori* IRMf provenaient d'un atlas (Table 11, ligne 2) ; et (2) les *a priori* IRMf provenaient d'un atlas et les *a priori* EEG des expériences de localisation fonctionnelle, avec des données EEG distinctes de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement (Table 11, ligne 3).

Dans la deuxième partie de ce travail méthodologique, nous avons étudié la reconstruction de sources en tenant compte des covariables avec la méthode S4 et avec la méthode MNE.

Table 11. Résumé des différentes utilisations de la méthode S4, selon les données EEG que l'on cherchait à reconstruire à la surface corticale et les *a priori* IRMf et EEG. LOC : expérience de localisation fonctionnelle des aires visuelles et ISP : expérience de perception intra-saccadique du mouvement.

	Input EEG data	<i>A priori</i>	
		EEG data HCTP sources	fMRI
1	LOC	LOC	LOC
2	ISP	ISP	From an atlas
3	ISP	LOC	From an atlas

2. Reconstruction de sources avec la méthode S4 avec les données EEG des expériences de localisation fonctionnelle à partir d'*a priori* conjoints IRMf et EEG

Nous avons d'abord utilisé la méthode S4 dans ses conditions originales, c'est-à-dire en utilisant les *a priori* conjoints IRMf et EEG et les données EEG issus des expériences de localisation fonctionnelle des aires visuelles (Table 11, ligne 1). L'objectif était de bien comprendre le fonctionnement de la méthode S4 et de sélectionner la meilleure valeur du paramètre α , par des critères d'analyse des résultats.

Dans cette configuration, les contrastes d'intérêt pour définir les *a priori* EEG étaient les mêmes que ceux utilisés en IRMf en lien avec l'aire visuelle ou oculomotrice que l'on souhaitait localiser (cf. Chapitre 7, point 2.1), à savoir : (1) le contraste DiabHoriz vs. DiabVert pour l'aire visuelle primaire V1 ; (2) le contraste DiabVert vs. DiabHoriz pour l'aire visuelle primaire V2 ; (3) le contraste Magno vs. Rest pour l'aire sensible au mouvement MT/V5 ; et enfin (4) le contraste Saccade vs. Rest pour l'aire oculomotrice FEF. Les *a priori* IRMf étaient donc les aires visuelles primaires V1 et V2, l'aire sensible au mouvement MT/V5 et l'aire oculomotrice FEF, délimitées par nos expériences de localisation fonctionnelle. Ces *a priori* issus de nos expériences de localisation fonctionnelle sont notés fROI V1, fROI V2, fROI MT/V5 et fROI FEF. Sachant que la délimitation de ces aires par nos expériences de localisation fonctionnelle était imprécise (cf. Chapitre 8), nous avons également utilisé, comme *a priori* IRMf, les aires V1, V2, MT/V5 et FEF issues des atlas de Jülich et de Wang. Ces *a priori* issus des atlas sont notés jROI V1, jROI V2, jROI MT/V5 et wROI FEF. La surface corticale utilisée dans cette configuration était individuelle, issue de la segmentation de l'IRM anatomique de chaque participant.

Concernant les paramètres, neuf valeurs entre 0 et 1 avaient été fixées pour le paramètre α et le nombre maximal de sources HCTP avait été fixé à i^* , suivant le critère de classification

bayésien proposé par Samadi et al., (2016) (équations 17 et 18). Ces choix avaient été fait compte tenu du temps de calcul important de la méthode S4 (environ 3 heures² pour un participant et un contraste d'intérêt, soit 13 jours pour l'ensemble des 34 participants et des contrastes d'intérêt).

Métriques d'évaluation

Pour chaque participant et chaque ROI, nous avons analysé les résultats de la méthode S4 grâce à : (1) la courbe de probabilité d'erreur de classification en fonction du nombre de sources HCTP ; et (2) pour chaque hémisphère, la distance au centre de gravité du vertex ayant l'intensité moyenne maximale en fonction de la valeur du paramètre α .

La courbe de probabilité d'erreur de classification en fonction du nombre de sources HCTP permettait de mettre en évidence le nombre optimal i^* de sources HCTP à conserver qui minimisait la probabilité globale d'erreur de classification. Ici, le nombre maximal de sources HCTP correspondait au nombre optimal i^* de sources HCTP à conserver (fixé *a priori*, selon le critère de classification bayésien proposé par Samadi et al., (2016)) pour des raisons de temps de calcul.

La distance au centre de gravité de la ROI, du vertex ayant l'intensité moyenne maximale permettait de mettre en évidence la convergence de l'activité par rapport à la ROI en fonction de la valeur du paramètre α . L'intensité était calculée comme l'amplitude au cours du temps, en valeurs absolues, pour chaque vertex. Le vertex avec l'intensité maximale moyenne était celui ayant l'amplitude maximale moyennée sur l'ensemble du temps, en valeur absolue. Cette métrique de distance au centre de gravité a été calculée dans chaque hémisphère pour les fROI V1, V2 et MT/V5 et les jROI V1, V2 et MT/V5. Concernant le FEF, la comparaison des résultats utilisant la fROI ou la wROI, via cette métrique, n'avait pas de sens car nous n'avons pas eu le temps de faire la projection dans l'espace des sujets de la wROI FEF. Ainsi pour cette ROI, la méthode S4 n'était pas appliquée dans les mêmes conditions, la surface corticale étant notamment différente (i.e. surface corticale standard dans l'espace MNI pour la wROI et surface corticale individuelle pour la fROI).

² Environ 5 min. par source HCTP et par valeur de α , en comptant un nombre i^* de sources HCTP moyen de 3.

Résultats et discussion

Concernant le nombre optimal i^* de sources HCTP, la Figure 46 illustre, pour trois participants et pour la fROI V1, la courbe de probabilité d'erreur de classification en fonction du nombre de sources HCTP. En moyenne, sur l'ensemble des participants, le nombre optimal i^* de sources HCTP était égal à 4,3 pour le contraste DiabHoriz vs. DiabVert (fROI V1) ; à 4,2 pour le contraste DiabVert vs. DiabHoriz (fROI V2) ; à 3,7 pour le contraste Magno vs. Rest (fROI MT/V5) et à 3,8 pour le contraste Saccade vs. Rest (fROI FEF). Ainsi, quelle que soit la fROI, le nombre optimal i^* de sources HCTP sélectionnées selon ce critère bayésien de classification était en moyenne entre 3 et 4 sources.

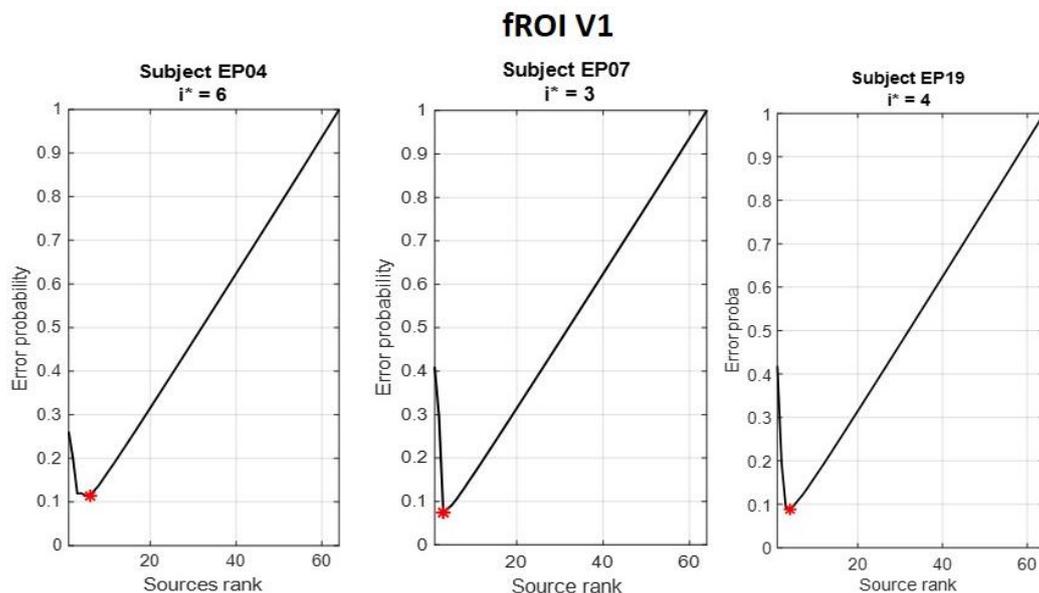


Figure 46. Courbe de probabilité d'erreur de classification en fonction du nombre de sources HCTP, pour la fROI V1 et trois participants. L'étoile rouge représente le nombre optimal i^* de sources HCTP qui minimise la probabilité globale d'erreur de classification.

Ensuite, pour sélectionner les meilleures valeurs du paramètre α , nous avons regardé la convergence de l'activité dans la ROI en fonction des valeurs du paramètre α grâce à la distance au centre de gravité de la ROI du vertex ayant l'intensité moyenne maximale. La Figure 47 illustre la distance entre le vertex avec l'intensité moyenne maximale et le centre de gravité de la ROI, en fonction de la valeur du paramètre α et cela, suivant si l'a priori IRMf provenait de nos expériences de localisation fonctionnelles (fROI : en bleu) ou de l'atlas de Jülich (jROI : en orange).

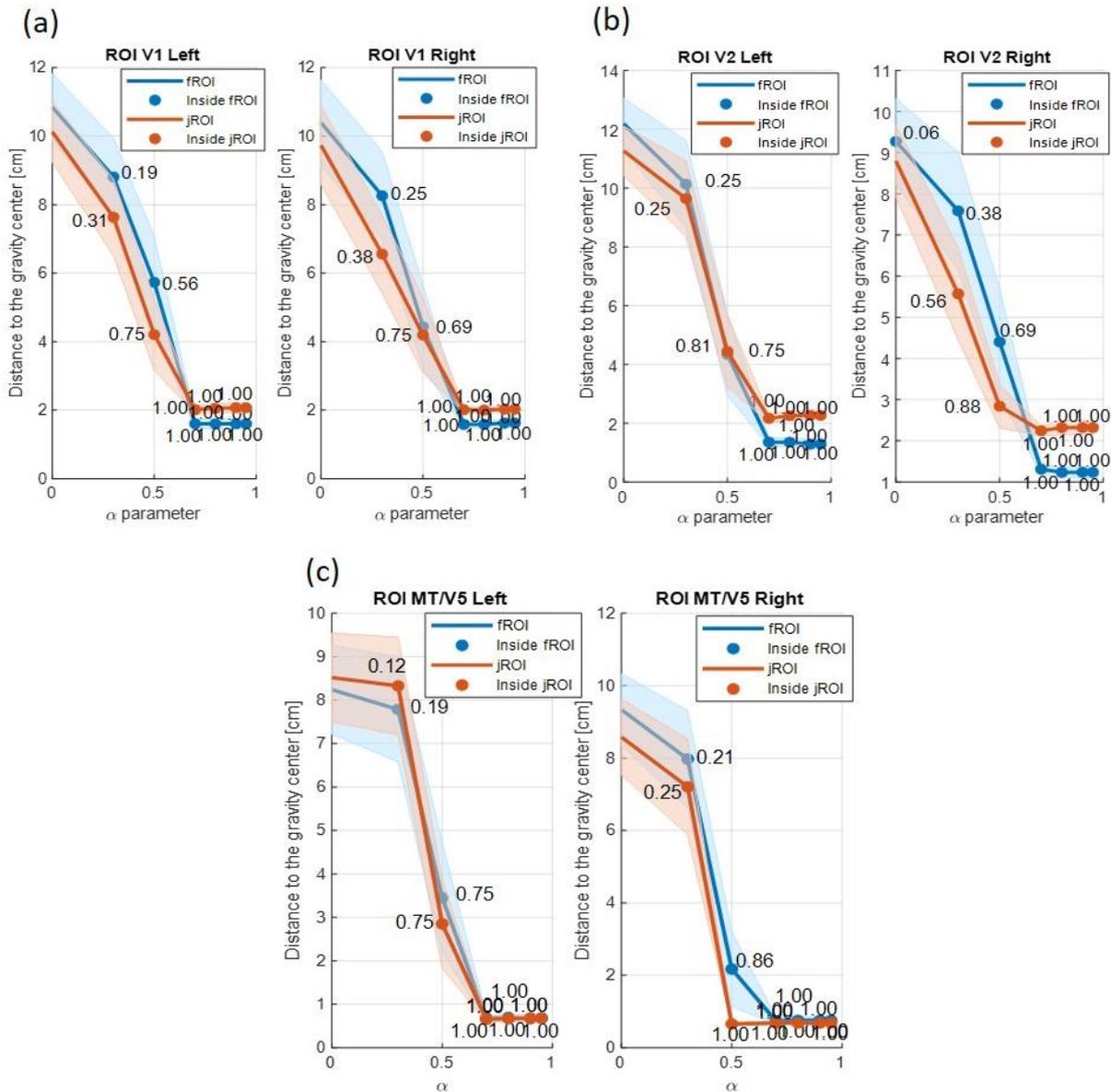


Figure 47. Distance moyenne à travers les participants (SE : zone colorée) au centre de gravité de la ROI (en cm), du vertex ayant l'intensité maximale en fonction de la valeur du paramètre α . Le rond plein représente les valeurs du paramètre α pour lesquelles, le vertex ayant l'intensité maximale est à l'intérieur de la ROI. Les chiffres accolés à chaque rond plein représentent la probabilité moyenne, au travers des participants, que le vertex avec l'intensité maximale soit à l'intérieur de la ROI. (a) ROI V1, (b) ROI V2 et (c) ROI MT/V5. Bleu : fROI issues des expériences de localisation fonctionnelle et orange : jROI issues de l'atlas de Jülich.

Comme attendu, lorsque le paramètre α augmentait : (1) la distance moyenne entre le centre de gravité de la ROI et le vertex ayant l'intensité maximale diminuait ; et (2) la probabilité que ce vertex avec l'intensité maximale soit dans la ROI augmentait.

Plus précisément pour les ROI V1 et V2, indépendamment de l'hémisphère, nous observons que la distance au centre de gravité diminuait plus rapidement pour les jROI comparées aux fROI jusqu'à une valeur $\alpha = 0,5$. De la même manière, la probabilité que le vertex avec l'intensité maximale se trouve dans la ROI augmentait également plus rapidement

pour les jROI comparées au fROI. Par exemple pour la ROI V2 sur l'hémisphère droit et $\alpha = 0,5$, la distance au centre de gravité était de 4,4 cm pour la fROI, avec une probabilité de 69 % que le vertex avec l'intensité maximale soit dans la ROI tandis que pour la jROI, la distance au centre de gravité était de 2,8 cm avec une probabilité de 88 % que le vertex avec l'intensité maximale soit dans la ROI. Par contre, pour des valeurs du paramètre α plus grandes, la distance au centre de gravité était plus faible pour les fROI comparées aux jROI. Ainsi, toujours pour la ROI V2 sur l'hémisphère droit et $\alpha = 0,9$, la distance au centre de gravité était de 1,2 cm pour la fROI et de 2,3 cm pour la jROI. Concernant la ROI MT/V5, sur l'hémisphère gauche la distance au centre de gravité diminuait de manière similaire entre la fROI et la jROI tandis que sur l'hémisphère droit, la distance au centre de gravité diminuait plus rapidement pour la jROI jusqu'à une valeur $\alpha = 0,5$. Finalement, pour des valeurs du paramètre α plus grandes, la distance au centre de gravité était similaire entre la fROI et la jROI.

De manière générale, nous avons également observé que c'était pour des valeurs élevées du paramètre α (à partir de 0,5) que la probabilité moyenne du vertex ayant l'intensité maximale se trouve dans la ROI, était au-dessus du niveau de la chance. Ces résultats étaient cohérents avec ce que représentait le paramètre α , à savoir la confiance que l'on avait dans la carte spatiale de l'IRMf. Il était donc normal que l'activité converge de plus en plus dans la ROI lorsque la valeur du paramètre α augmentait, jusqu'à n'être que dans la ROI lorsque la confiance dans la carte spatiale de l'IRMf était maximale ($\alpha = 1$). Concernant le paramètre α , ces résultats ont montré c'était un paramètre important à fixer et à prendre en compte dans la méthode S4. Les valeurs élevées du paramètre α étaient celles qui permettaient d'avoir une bonne partie de l'activité concentrée dans la ROI d'intérêt. Ainsi, si on ne s'intéressait qu'à ces résultats de la méthode S4, nous devrions choisir comme *a priori*, les fROI issues de nos expériences de localisation fonctionnelle car celles-ci permettaient une meilleure convergence de l'activité dans la ROI pour des valeurs élevées du paramètre α . Cependant, ces résultats ont ensuite été modulés par les résultats des expériences de localisation fonctionnelle, qui ont démontré que notre délimitation de ces fROI était imprécise et faible pour certaines aires, notamment pour les aires visuelles primaire V1 et V2 (cf. Chapitre 8).

Par conséquent, nous avons utilisé les ROI issues de l'atlas de Jülich et de l'atlas de Wang dans les algorithmes de reconstruction de sources corticales à partir des observations EEG issues de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement, que ce soit simplement pour estimer l'activité reconstruite dans la ROI ou également pour former les *a priori* IRMf nécessaires à la reconstruction.

3. Reconstruction de sources avec la méthode S4 avec les données EEG de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement

3.1. A partir d'*a priori* IRMf issus d'un atlas et d'*a priori* EEG issus de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement

Dans cette configuration, nous avons utilisé la méthode S4 avec des *a priori* IRMf issus d'un atlas et des *a priori* EEG issus de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement. Les données EEG que l'on cherchait à reconstruire étaient également celles de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement (Table 11, 2). Comme les données IRMf de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement n'étaient pas disponibles, nous avons utilisé un *a priori* IRMf plus large, qui comprenait l'union de toutes les aires visuelles et oculomotrices qui sous-tendent la perception intra-saccadique. L'objectif avec cette configuration de la méthode S4 était de s'intéresser à l'information spatiale (\hat{B}^{i^*}) en trouvant les régions du cerveau, à l'intérieur de cet *a priori*, qui contribuaient le plus à maximiser la différence entre les deux conditions d'intérêt dans l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement, à savoir Stimulus-Detect et Control-NoDetect.

La définition précise de cet *a priori* IRMf est présenté dans le Chapitre 10, point 3.2. Concernant les paramètres de la méthode S4, le nombre optimal i^* de sources HCTP a été fixé à i^* , suivant le critère de classification bayésien proposé par Samadi et al., (2016) tandis que le choix de la valeur du paramètre α était basé sur les résultats précédents. Ainsi, nous avons choisi une valeur de paramètre $\alpha = 0,9$.

Les résultats de cette reconstruction de sources avec la méthode S4 à partir d'*a priori* IRMf issus d'un atlas et d'*a priori* EEG issus de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement sont présentés dans le Chapitre 12, point 4.1.

3.2. A partir d'*a priori* IRMf issus d'un atlas et d'*a priori* EEG issus des expériences de localisation fonctionnelle

Dans cette configuration, nous avons utilisé la méthode S4 d'une manière différente, à savoir que les signaux EEG formant les *a priori* EEG étaient distincts des signaux EEG à reconstruire, provenant de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement (Table 11, ligne 3). L'idée pour cette configuration était de récupérer les filtres spatiaux ($W_{ROI}^{i^*}$ et $\widehat{B}_{ROI}^{i^*}$), obtenus après application de la méthode S4 sur les données EEG des expériences de localisation fonctionnelle, et de les appliquer sur les données EEG (Y_{ISP}) de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement, telle que :

$$\widehat{X}_{ROI}^{i*} = \widehat{B}_{ROI}^{i*} \cdot W_{ROI}^{i* \prime} \cdot Y_{ISP} \quad (27)$$

avec $ROI \in \{V1, V2, MT/V5, FEF\}$, la désignation de l'aire d'intérêt. Avec cette configuration de la méthode S4, l'objectif était d'explorer le décours temporel (\widehat{X}_{ROI}^{i*}) de l'activité cérébrale des sources corticales dans les ROI prédéfinies par les *a priori* IRMf issus d'un atlas et EEG issus des expériences de localisation fonctionnelle.

Problématique de l'interprétation des filtres spatiaux

Avant d'appliquer ces filtres spatiaux, issus des expériences de localisation fonctionnelle, il était nécessaire d'en avoir une bonne interprétation et de s'assurer qu'ils reflétaient correctement les aires cérébrales que l'on cherchait à localiser (V1, V2, MT/V5 et FEF). Pour obtenir les filtres spatiaux W_{ROI}^{i*} , la première étape était celle de la séparation de sources avec référence par GEVD, qui a été appliquée sur les données EEG des expériences de localisation fonctionnelle. Les contrastes d'intérêt utilisés et les *a priori* IRMf étaient ceux associés aux expériences de localisation fonctionnelle des aires visuelles. Le but de cette étape préliminaire était de trouver les combinaisons d'électrodes qui maximisaient le rapport de variance entre les deux conditions du contraste associé à chaque ROI (équation 15). La matrice W était alors la matrice de passage de l'espace des électrodes vers l'espace des sources HCTP, qui contenait les coefficients des filtres spatiaux w rangés en colonne. La Figure 48 représente, pour trois participants, la topographie des filtres spatiaux de la 1^{ère} source HCTP pour la ROI V1 (haut) et la ROI MT/V5 (bas).

Nous avons observé que la topographie des filtres spatiaux pour un contraste donné était très variable et hétérogène au travers des participants et que celle-ci était morcelée avec des contributions fortes des électrodes plutôt localisées (exemple participant EP34, Figure 48). Ces motifs de filtres spatiaux n'étaient pas totalement révélateurs des aires visuelles d'intérêt que l'on souhaitait localiser. Par exemple, pour le participant EP38 et l'aire MT/V5 (Figure 48, bas), les contributions les plus importantes provenaient des électrodes frontales, alors que l'on s'attendait à avoir plutôt des contributions importantes des électrodes pariéto-occipitales, plus proches de l'emplacement de l'aire MT/V5. De ce fait, il était plutôt difficile d'interpréter correctement ces filtres spatiaux et de les appliquer « tels quels » sur les données EEG Y_{ISP} de l'expérience d'intérêt.

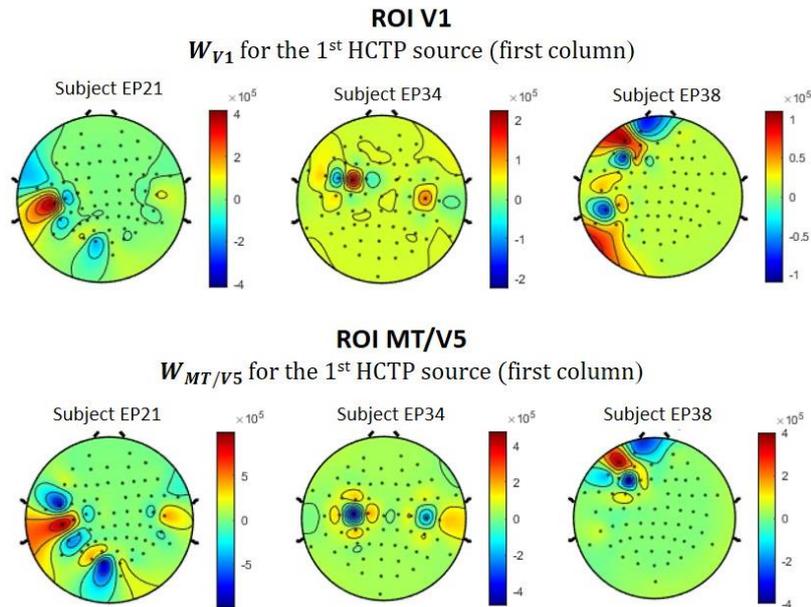


Figure 48. Topographie des filtres spatiaux pour la 1^{ère} source HCTP pour trois participants, pour la ROI V1 et la ROI MT/V5.

Nous avons fait l'hypothèse que ces filtres spatiaux ne seraient pas totalement révélateurs de ce qu'il se passait dans nos aires visuelles d'intérêt car ils intégreraient une activité cérébrale résiduelle non-liée à la condition. En effet, l'activité cérébrale que nous observons en EEG durant une condition donnée serait composée d'une activité cérébrale structurée, bien liée à la condition et au stimulus visuel mais aussi d'une activité cérébrale résiduelle, non-liée à la condition. Les filtres spatiaux mis en évidence intégreraient alors, en plus de l'activité structurée, cette activité résiduelle non-liée à la condition. Cela pourrait expliquer également la grande variabilité des motifs de filtres spatiaux entre les participants puisque cette activité résiduelle serait différente et indépendante pour chaque participant.

Pour trouver des motifs de filtres spatiaux qui mettraient plus en évidence l'activité structurée liée à la condition et réduire la variabilité inter-individuelle, nous avons alors choisi d'appliquer l'étape préliminaire de séparation de sources avec référence par GEVD, non plus sur les signaux EEG individuels de chaque participant, mais sur les signaux EEG moyennés sur l'ensemble des participants, pour un contraste donné. En faisant cela, l'hypothèse serait que les activités cérébrales résiduelles indépendantes pour chaque participant et donc non-corrélées entre elles, se réduiraient par effet de moyenne sur l'ensemble des signaux EEG de tous les participants.

Signaux EEG moyennés sur l'ensemble des participants

Ainsi, pour une condition donnée $cd \in \{horiz, vert, magno, sacc, rest\}$, la matrice $\bar{Y}_{norm}^{(cd)}$, de taille $N \times T$, avec N le nombre d'électrodes et T , le nombre d'échantillons de temps, contenait sur chaque ligne le signal EEG $\bar{y}_{norm,n}^{(cd)}$. Ce signal EEG $\bar{y}_{norm,n}^{(cd)}$ était centré, moyenné sur tous les essais de la condition cd , normalisé (i.e. divisé par l'écart-type $\sigma_n^{(p,Rest)}$ durant l'état de repos) et moyenné sur l'ensemble des participants, pour une électrode donnée n et sur T échantillons. La méthode de séparation de sources avec référence par GEVD a donc été appliquée, pour chaque ROI d'intérêt, sur ces signaux EEG $\bar{Y}_{norm}^{(cd)}$ moyennés sur l'ensemble des participants. La méthode de séparation de sources appliquée de cette manière, sur les signaux EEG moyennés sur l'ensemble des participants, sera appelée par la suite la GEVD commune en comparaison avec la GEVD par participant lorsque la méthode était appliquée indépendamment, sur les signaux EEG de chaque participant.

Pour savoir si l'utilisation de la GEVD commune améliorerait les filtres spatiaux par rapport à l'utilisation de la GEVD par participant, nous avons analysé de manière exploratoire, la topographie des filtres spatiaux pour un contraste donné dans le cas de la GEVD commune. La Figure 49 représente la topographie des filtres spatiaux moyens \bar{W}_{ROI} , des trois premières sources HCTP pour les ROI V1, V2, MT/V5 et FEF, avec la GEVD commune. Cette Figure 49 est à mettre en relation avec la Figure 48 qui représente de la même manière la topographie des filtres spatiaux, pour les ROI V1 et MT/V5 mais dans le cas de la GEVD par participant.

Nous avons observé que la topographie des filtres spatiaux était moins morcelée et moins localisée lorsque la GEVD commune (Figure 49) était utilisée en comparaison avec la GEVD par participant (Figure 48). Les filtres spatiaux dans le cas de la GEVD commune étaient plus en cohérence avec l'aire que l'on souhaitait localiser. Pour la ROI MT/V5, il apparaissait plutôt clairement que c'était les électrodes occipitales et pariéto-occipitales qui avaient une plus forte contribution dans le filtrage spatial. De la même manière, pour la ROI FEF, les contributions les plus importantes dans le filtrage spatial provenaient plutôt des électrodes frontales et centro-frontales. Enfin, pour les ROI V1 et V2, on retrouvait également des contributions plus importantes dans le filtrage spatial pour les électrodes occipitales mais cela apparaissait de manière moins évidente comparée à la ROI MT/V5.

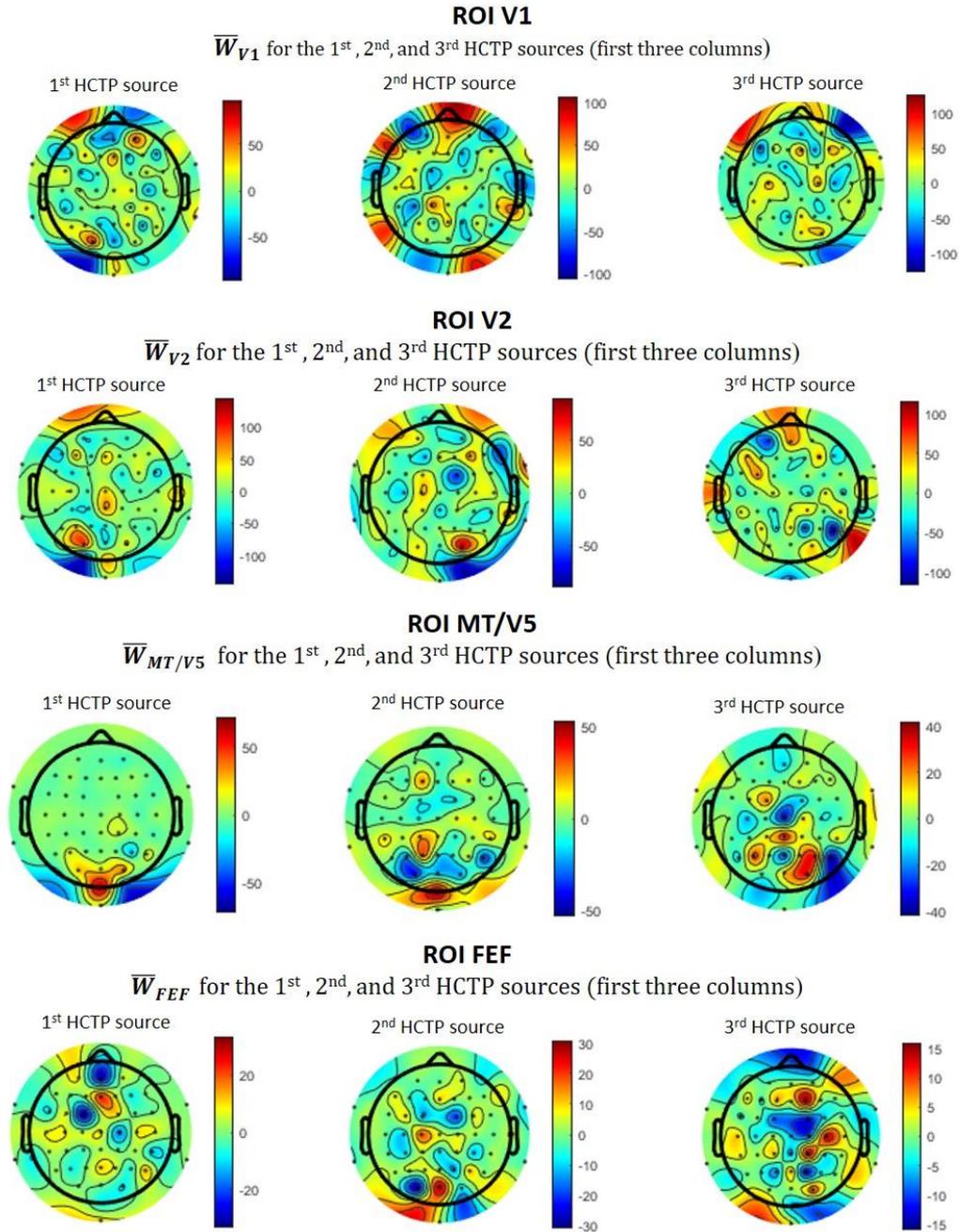


Figure 49. Topographie des filtres spatiaux pour les trois premières sources HCTP avec la GEVD commune pour les ROIs V1, V2, MT/V5 et FEF.

Une autre manière de représenter les différences entre la GEVD commune et la GEVD par participant était de représenter, après projection non-linéaire dans un espace à basse-dimension (dimension 2), à la fois les filtres spatiaux obtenus par GEVD par participant et ceux obtenus par GEVD commune et cela pour chaque ROI (Figure 50). Dans cette représentation, chaque point représente un filtrage spatial (vecteur à 64 dimensions) d'une source HCTP et chaque couleur représente un participant. Les filtres spatiaux de la GEVD commune sont

représentés par des croix noires. Pour chaque GEVD, ne sont représentés que les i^* premiers filtres spatiaux.

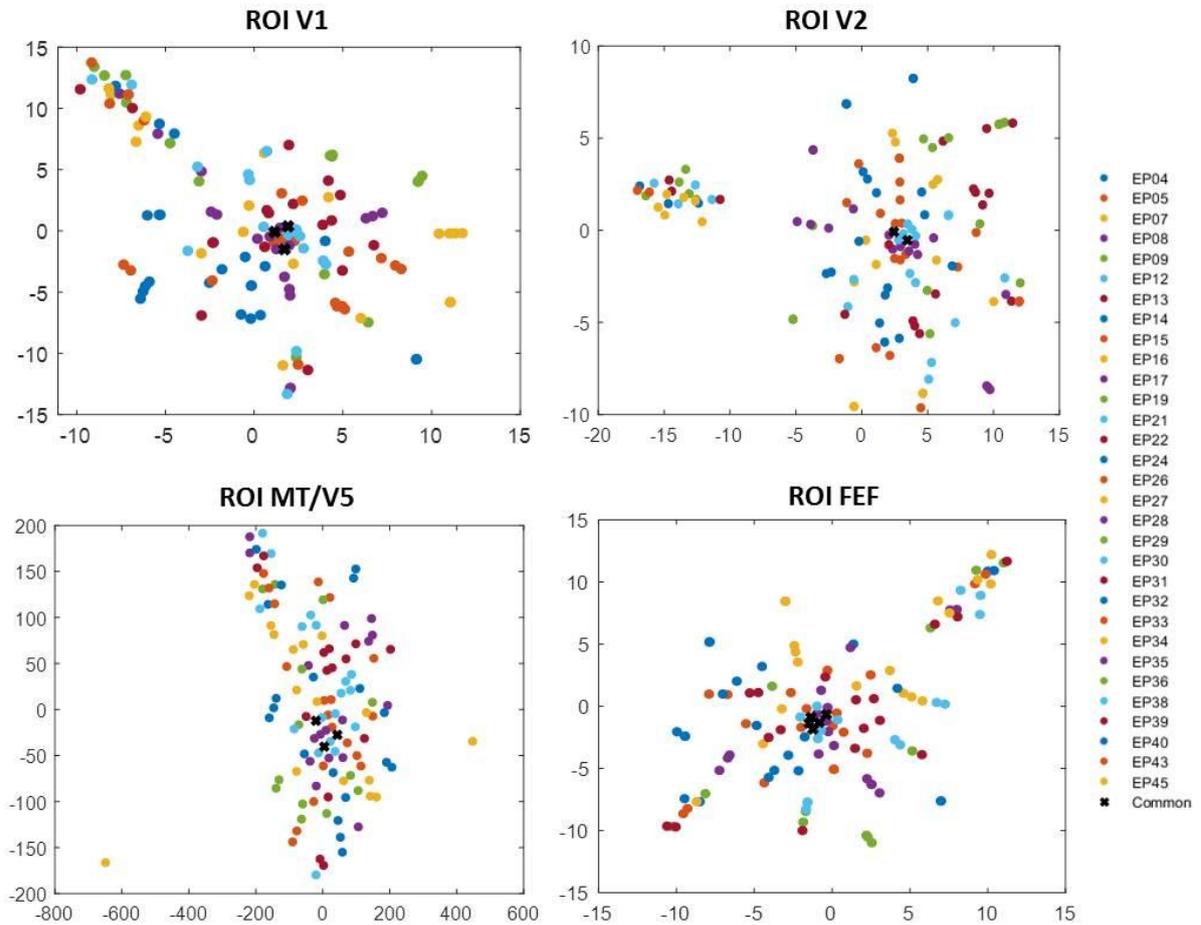


Figure 50. Pour chaque ROI, projection non-linéaire, sur un espace réduit à deux dimensions, des filtres spatiaux des i^* premières sources HCTP pour chaque participant (dans le cas de la GEVD par participant) et pour la GEVD commune. Chaque point représente un filtrage spatial et chaque couleur représente un participant. Les filtres spatiaux de la GEVD commune sont représentés par des croix noires.

Nous observons que le positionnement moyen des filtres spatiaux obtenus par GEVD commune était proche du barycentre de ceux obtenus par la GEVD par participant (Figure 50). Cela traduit l'importance de l'auto-corrélation spatiale par participant au détriment de leur inter-corrélation. Ainsi, l'utilisation de la GEVD commune permettait une simplification du paysage EEG avec des filtres spatiaux plus en cohérence avec la ROI que l'on souhaitait localiser. Le moyennage des signaux EEG sur l'ensemble des participants contribuait à mettre en évidence l'activité structurée liée à la condition et partagée entre les participants en réduisant les activités cérébrales résiduelles, non-liées à la condition et non-corrélées entre les participants. Cette simplification se traduisait également par le nombre optimal i^* de sources HCTP qui était en

général plus faible dans le cas de la GEVD commune par rapport à la GEVD par participant (Table 12).

Table 12. Nombre optimal i^* de sources HCTP dans le cas de la GEVD par participant (nombre moyen sur l'ensemble des participants) et dans le cas de la GEVD commune.

	GEVD per participant	Common GEVD
ROI V1	4,05	3
ROI V2	4,1	2
ROI MT/V5	3,7	3
ROI FEF	3,8	5

Application des filtres spatiaux sur les données EEG de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement

Comme les filtres spatiaux étaient mieux interprétables et plus révélateurs des ROI que l'on souhaitait localiser, nous avons pu ensuite les appliquer sur les données EEG de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement (équation 27). La Figure 51 présente un résumé de la méthodologie employée pour obtenir le décours temporel $\widehat{X}_{ROI}^{i^*}$ de l'activité des sources corticales dans chaque ROI d'intérêt, pour l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement. Dans cette Figure, *cd1 et cd2* font référence aux deux conditions pour un contraste donné. Par exemple pour la ROI V1, *cd1* = DiabHoriz et *cd2* = DiabVert.

D'abord, comme expliqué précédemment, l'étape de séparation de sources avec référence par GEVD a été appliquée sur les signaux EEG $\bar{Y}_{norm}^{(cd)}$ des expériences de localisation fonctionnelle, moyennés sur l'ensemble des participants, pour obtenir les filtres spatiaux \bar{W}_{ROI} moyens. Ensuite, les sources HCTP moyennes ont été calculées à partir des filtres spatiaux \bar{W}_{ROI} moyens et le nombre optimal i^* de sources HCTP a été fixé suivant le critère de classification bayésien proposé par Samareh Samadi. Enfin, l'étape d'inversion pour reconstruire les signaux EEG sur la surface corticale a été faite avec la matrice de gain G individuelle de chaque participant (i.e. surface corticale et position des électrodes (*xyz LOC*) sur le cuir chevelu) et avec les *a priori* IRMf individuels (i.e. projetés sur la surface corticale de chaque participant). Cette étape a permis d'obtenir la carte spatiale \hat{B}^{i^*} , sur la surface corticale, des i^* sources HCTP. Pour finir, la dernière étape était d'appliquer les filtres spatiaux (W^{i^*} et \hat{B}^{i^*}) sur les données EEG Y_{ISP} de l'expérience de perception intra-saccadique pour obtenir le décours temporel $\widehat{X}_{ROI}^{i^*}$ de l'activité des sources corticales dans chaque ROI d'intérêt, pour l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement.

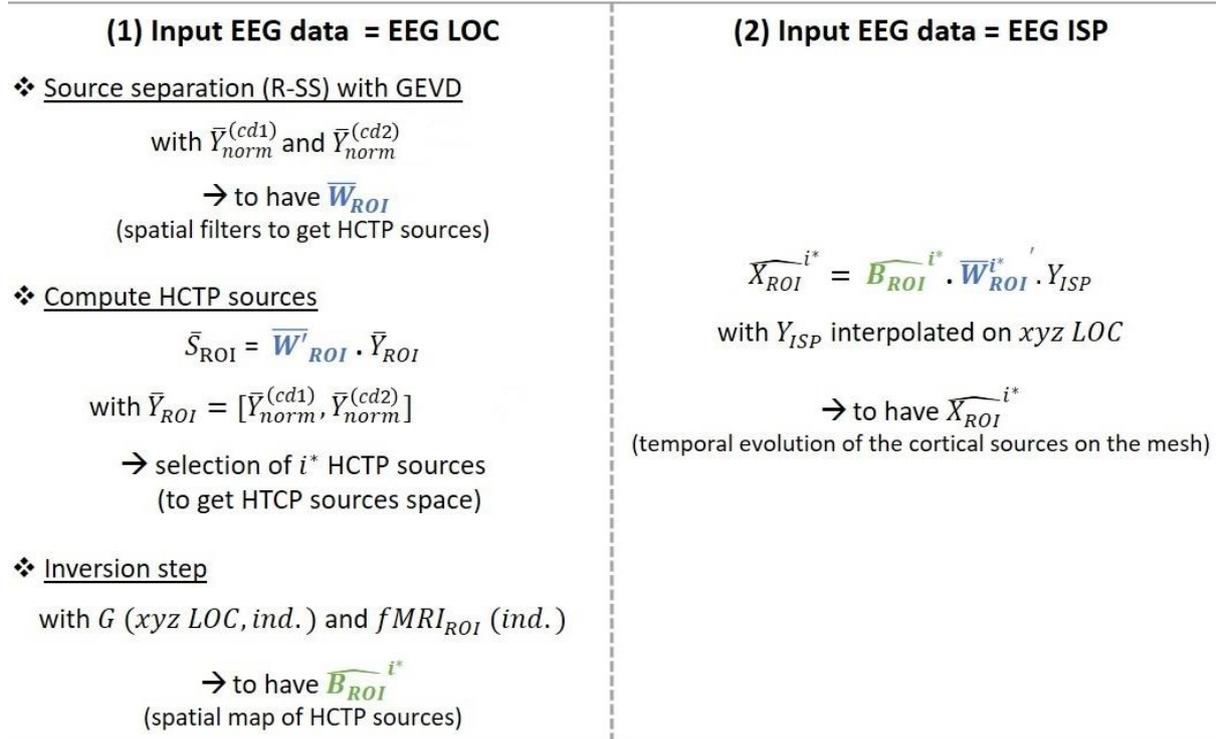


Figure 51. Représentation schématique de la méthodologie employée pour appliquer les filtres spatiaux, obtenus après application de la méthode S4 sur les données EEG des expériences de localisation fonctionnelle, sur les données EEG de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement. LOC : expérience de localisation fonctionnelle et ISP : expérience de perception intra-saccadique du mouvement.

Les résultats de cette reconstruction de sources avec la méthode S4 à partir d'*a priori* IRMf issus d'un atlas et EEG issus des expériences de localisation fonctionnelle sont présentés dans le chapitre 12, point 4.2.

4. Reconstruction de sources en tenant compte des covariables

La deuxième partie de ce travail méthodologique concernait la reconstruction de sources en tenant compte des covariables. Dans l'espace des électrodes, grâce à l'estimation des potentiels évoqués par régression Spline, il est possible de reconstruire un potentiel évoqué en tenant compte des covariables (cf. Chapitre 3, point 3.3). Pour rappel, pour n'importe quelle valeur cv d'une covariable, le potentiel évoqué PE peut-être reconstruit tel que :

$$\widehat{PE}(t, cv) = \sum_{j=1}^{N_s} B_j(cv) \cdot \widehat{PE}_j(t), \quad (28)$$

avec $B_j(cv)$, la j -ème fonction Spline estimée à la valeur cv de la covariable CV ; $\widehat{PE}_j(t)$, le j -ème coefficient Spline de la décomposition Spline pour le potentiel évoqué PE et N_s , le

nombre de fonctions Splines. Cette estimation par régression Spline permet deux types d'analyses : (1) la covariable est fixée et on considère l'estimation des potentiels évoqués en fonction du temps ; et (2) le temps est fixé et on considère l'estimation des potentiels évoqués en fonction de la covariable. Plus particulièrement dans le cadre de ce travail de thèse, les covariables étaient la fréquence rétinienne et la taille de la saccade.

4.1. Prise en compte des covariables avec la méthode MNE

Avec la méthode MNE, du fait de la linéarité de l'opérateur de reconstruction, pour prendre en compte les covariables, il suffit de reconstruire les coefficients Splines $\widehat{\Gamma PE_j}$, pour toutes les fonctions Splines. La reconstruction des coefficients Splines $\widehat{\Gamma PE_j}$ à la surface corticale est notée $\widehat{X\Gamma PE_j}$. En effet, on a

$$\widehat{X}(t, cv) = K \cdot PE(cv, t) \quad (29)$$

$$= K \cdot \sum_{j=1}^{N_S} B_j(cv) \cdot \widehat{\Gamma PE_j}(t) \quad (30)$$

$$= \sum_{j=1}^{N_S} B_j(cv) \cdot \underbrace{K \cdot \widehat{\Gamma PE_j}(t)} \quad (31)$$

$$= \sum_{j=1}^{N_S} B_j(cv) \cdot \widehat{X\Gamma PE_j}(t) \quad (32)$$

avec K , un opérateur inverse (équation 11). Cela nous a permis, de modéliser l'influence de la fréquence rétinienne et de la taille de la saccade sur l'amplitude et la forme des potentiels évoqués reconstruits dans l'espace des sources. Les résultats de l'étude des potentiels évoqués dans l'espace des sources avec la méthode MNE, pour les deux types d'analyse (en fixant la covariable ou le temps) sont présentés dans le Chapitre 12, point 3.

4.2. Prise en compte des covariables avec la méthode S4

A la différence de la méthode MNE, la reconstruction des potentiels évoqués en fonction des covariables dans la méthode S4 ne pouvait pas se faire simplement, par la simple reconstruction des coefficients Splines. Cela est dû à l'étape de séparation de sources par

référence à partir de la GEVD. En effet, l'espace des sources HCTP à partir des observations $\widehat{PE}(t, cv)$ ne peut pas être reconstruit par combinaison linéaire des sources HCTP obtenues à partir des coefficients Splines $\widehat{\Gamma PE}(t)$. Cette combinaison linéaire ne prendrait pas en compte les interactions entre les coefficients Splines pour l'obtention de l'espace HCTP à partir des observations $\widehat{PE}(t, cv)$. Aussi dans ce cas, il faudrait reconstruire le potentiel évoqué $PE(cv, t)$, pour chaque valeur cv de la covariable, ce qui conduirait à une implémentation beaucoup plus coûteuse en temps qu'avec la méthode MNE.

Les résultats de l'étude des potentiels évoqués dans l'espace des sources avec la méthode S4 pour le premier type d'analyse, en fonction du temps, à valeur de covariable fixée, sont présentés dans le Chapitre 12, point 4.2.

5. Conclusion

Ce chapitre visait à décrire le travail méthodologique que nous avons effectué sur les méthodes de reconstruction de sources et plus particulièrement sur la méthode S4. D'abord, ce travail nous a permis de bien comprendre le fonctionnement de la méthode S4 lorsque celle-ci était appliquée dans ses conditions originales. Nos résultats ont montré que le paramètre α était un paramètre important fixé par l'utilisateur. Ensuite, nous avons utilisé la méthode S4 sur l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement afin de rechercher, au niveau spatial, les régions du cerveau qui maximisaient la différence entre nos deux conditions d'intérêt. Enfin, nous avons utilisé la méthode S4 en combinant les données EEG issues de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement et les filtres spatiaux obtenus avec les données EEG issues des expériences de localisation fonctionnelle et IRMf issues d'un atlas, pour reconstruire le décours temporel des sources corticales dans nos régions d'intérêt sur le cerveau. Pour finir, nous avons effectué un travail méthodologique afin de pouvoir étudier, dans l'espace des sources, les potentiels évoqués en fonction de nos covariables d'intérêt : la fréquence rétinienne et la taille de la saccade.

PARTIE 4

Deuxième contribution neuroscientifique : Etude des corrélats neuronaux de la perception intra- saccadique du mouvement (2^{ème} étude de 2021)

Dans cette quatrième partie du manuscrit, nous présentons la suite de nos travaux sur les corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement. Dans notre première étude (cf. Partie 2), nous avons montré : (1) que les aires visuelles primaires V1-V2 et l'aire MT/V5, qui conduisent l'information de mouvement le long de la voie magnocellulaire, étaient actives pendant la saccade ; (2) que la perception intra-saccadique du mouvement était effective lorsqu'un paradigme visuel optimisé était utilisé pour les détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire ; et (3) que la perception intra-saccadique du mouvement présentait des corrélats neuronaux similaires à la perception visuelle durant la fixation. Ces résultats constituaient une première étape dans l'observation des corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement chez l'homme.

L'objectif de cette seconde étude était d'affiner ces premiers résultats. D'abord, en explorant l'implication du large réseau d'aires visuelles et oculomotrices, qui sous-tend la perception intra-saccadique du mouvement. Ensuite, en explorant l'évolution de l'activité des aires visuelles en fonction de la fréquence rétinienne et celle des aires oculomotrices en fonction de la taille de la saccade. Au niveau méthodologique, nous avons utilisé : (1) la surface corticale individuelle, issue de l'IRM anatomique acquis lors de l'expérience de localisation fonctionnelle ; et (2) deux méthodes de reconstruction de sources, la méthode MNE et la méthode S4 informée par IRMf.

Cette quatrième partie du manuscrit est composée de quatre chapitres. Dans le Chapitre 10, nous décrivons les changements méthodologiques advenus entre les deux expériences de perception intra-saccadique, au niveau du protocole expérimental et du prétraitement des données. Dans le Chapitre 11, nous présentons les résultats oculométriques et comportementaux puis dans le Chapitre 12, les résultats EEG, dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources. Enfin, nous discuterons de l'ensemble de ces résultats dans le Chapitre 13.

Chapitre 10 : Description de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement (2^{ème} étude)

L'objectif de ce chapitre est de décrire la 2^{ème} étude en EEG-oculométrie de perception intra-saccadique du mouvement, réalisée en 2021. Cette 2^{ème} étude est une réplique de la 1^{ère} étude de perception intra-saccadique en EEG-oculométrie réalisée en 2019, elle-même basée sur le paradigme psychophysique initial de Castet & Masson, (2000). De ce fait, dans un souci de clarté et pour éviter les répétitions, ne seront décrits dans ce chapitre, que les changements méthodologiques advenus entre les deux études de perception intra-saccadique du mouvement, au niveau du protocole expérimental et du prétraitement des données. La description complète de la 1^{ère} étude de perception intra-saccadique se trouve au Chapitre 4.

Dans un premier temps, nous décrirons les changements advenus entre la 1^{ère} et la 2^{ème} étude de perception intra-saccadique du mouvement au niveau du protocole expérimental puis ceux advenus au niveau du prétraitement des données oculométriques, comportementales et EEG. Enfin pour conclure, nous introduirons les différents types de résultats que nous présenterons dans les chapitres suivants (Chapitre 11 et 12).

1. Description de l'expérience

1.1. Participants

Au total, 35 participants (18 femmes et 17 hommes ; tranche d'âge : 21-38 ans ; moyenne d'âge \pm SD : $25,2 \pm 4,8$ ans) ont participé à cette 2^{ème} étude. Ces 35 participants étaient les mêmes que ceux ayant passé la session en IRM-oculométrie puis celle en EEG-oculométrie de l'expérience de localisation fonctionnelle (cf. Chapitre 7, point 1.1). Les participants ne prenaient pas de traitement médical et n'avaient pas d'antécédents de troubles psychiatriques ou neurologiques. Tous les participants avaient une vision normale ou corrigée à la normale et étaient naïfs quant à l'objectif de l'expérience. Cette étude a été approuvée par le comité d'éthique français (Comité de Protection des Personnes Sud-Est III, Eudra-CT 2020-100503-36) et menée selon les principes exprimés dans la Déclaration d'Helsinki. Tous les participants ont donné leur consentement écrit et éclairé avant le début des expériences et ont été indemnisés à hauteur de 30 euros pour leur participation. Au total, l'indemnisation des participants s'élevait à 100 euros quand ils avaient passé les trois expériences.

1.2. Protocole expérimental

Quelques changements, listés ci-dessous, ont eu lieu au niveau du protocole expérimental entre la 1^{ère} étude réalisée en 2019 et la 2^{ème} étude, réalisée en 2021. Tous les autres paramètres méthodologiques de ce protocole expérimental (non-listés ici) sont restés les mêmes entre les deux études de perception intra-saccadique du mouvement.

Changement du stimulus visuel dans la condition Contrôle

Pour rappel, dans la 1^{ère} étude, le stimulus visuel que nous avons utilisé était un réseau sinusoïdal vertical, se déplaçant de la gauche vers la droite dans la condition Stimulus et un réseau sinusoïdal horizontal, se déplaçant du bas vers le haut dans la condition Control (Figure 52). Il avait été observé dans cette 1^{ère} étude, que certains essais de la condition Control avaient été catégorisés avec une forte perception du mouvement du stimulus (i.e. catégorie Strong). Nous avons interprété ces réponses pour ces essais comme pouvant être, soit des erreurs de réponse, soit de possibles perceptions d'un mouvement vertical induit par des saccades ayant une forte courbure vers le haut.

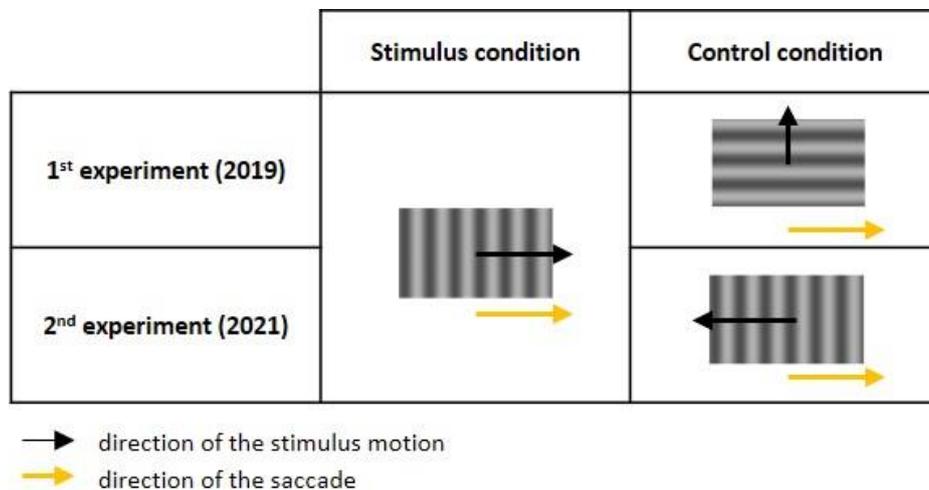


Figure 52. Stimuli utilisés pour chaque condition dans les deux études de perception intra-saccadique du mouvement. Dans la condition Stimulus, le stimulus utilisé est le même pour les deux études : un réseau sinusoïdal vertical se déplaçant de la gauche vers la droite, dans le même sens que la saccade. Dans la condition Control, le stimulus utilisé diffèrait selon l'expérience. Pour la 1^{ère} étude, il s'agissait d'un réseau sinusoïdal horizontal se déplaçant du bas vers le haut, dans un sens orthogonal à la saccade. Pour la 2^{ème} étude, il s'agissait d'un réseau sinusoïdal horizontal, se déplaçant de la droite vers la gauche, dans le sens opposé à la saccade. Flèche noire : direction du mouvement du stimulus et flèche jaune : direction de la saccade.

Ainsi, dans le cadre de la 2^{ème} étude, nous avons choisi de changer le stimulus visuel utilisé dans la condition Control afin d'éviter que le stimulus ne soit perçu dans cette condition

lors de saccades ayant une forte courbure vers le haut. Le nouveau stimulus que nous avons utilisé différait de l'ancien par son orientation et sa direction. Ce stimulus était un réseau sinusoïdal vertical, se déplaçant de la droite vers la gauche, dans le sens inverse de la saccade exécutée par les participants (Figure 52). Dû à la nouvelle direction de ce stimulus, les participants ne devaient pas percevoir le mouvement du stimulus durant la saccade puisque dans cette condition, la différence de vitesse entre l'œil et le stimulus, calculée comme $(V_{stim} + V_{peak})$, était maximisée pour aller loin vers les hautes fréquences rétinienne, hors de la bande passante des détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire. Ainsi, dans cette condition, la fréquence rétinienne devrait se situer entre 80 et 130 Hz, selon la vitesse pic de la saccade et par relation de la taille de la saccade, bien au-delà de la bande passante des détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire. Tous les autres paramètres du stimulus (vitesse, fréquence spatiale, évolution temporelle de son contraste, etc.) restaient inchangés par rapport à la 1^{ère} étude (cf. Chapitre 4, point 1.2).

Changement de la tâche demandée aux participants

Dans la 1^{ère} étude, la tâche demandée au participant était une tâche de catégorisation, avec comme variable discriminante, le contraste spatio-temporel apparent du stimulus. Les participants devaient répondre « Strong » lorsqu'ils percevaient le mouvement du stimulus avec un fort contraste spatio-temporel apparent entre les bandes blanches et noires composant le réseau sinusoïdal. A l'inverse, quand ce n'était pas le cas, les participants devaient répondre « Weak/Null ». Cette tâche était une adaptation de celle originale, issue de l'étude de Castet & Masson, (2000), car notre objectif, dans cette 1^{ère} étude, était de nous focaliser sur des situations où la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus était « Strong » (i.e. perception du mouvement du stimulus avec un fort contraste spatio-temporel apparent, en accord avec la phase de familiarisation sur une saccade de taille 4°) (cf. Chapitre 4, point 1.2). Le choix de cette tâche de catégorisation nous avait permis d'obtenir une classe « Strong » bien définie, homogène en termes de perception du mouvement et de contraste spatio-temporel apparent. Cependant, la classe « Weak/Null » était bien plus hétérogène, car elle pouvait comporter à la fois des essais pour lesquels le mouvement du stimulus avait été faiblement perçu et des essais pour lesquels le mouvement du stimulus n'avait pas été perçu. De ce fait, cette condition n'avait pas été analysée. Ce n'était donc pas une tâche de classification binaire entre perception, ou non, du mouvement du stimulus pendant la saccade.

Par conséquent, dans le cadre de cette 2^{ème} étude, nous avons choisi de reprendre la tâche initiale de Castet & Masson, (2000). Cette tâche était une tâche de détection, avec comme variable discriminante la perception du mouvement plutôt que le contraste spatio-temporel apparent du stimulus. Ainsi, dans cette 2^{ème} étude, les participants devaient indiquer, si oui (i.e. catégorie « Detect ») ou non (i.e. catégorie « NoDetect »), ils avaient perçu le mouvement du stimulus pendant la saccade en appuyant sur la touche du clavier correspondante.

Changement de la seconde phase de familiarisation de la tâche

Comme pour la 1^{ère} étude, chaque participant avait passé deux phases de familiarisation pour bien comprendre la tâche et s'habituer à la perception du mouvement du stimulus pendant la saccade. Si la première phase de familiarisation était restée inchangée par rapport à la 1^{ère} expérience (cf. Chapitre 4, point 1.2), des changements ont été introduits dans la deuxième phase de familiarisation. Pour rappel, lors de la 1^{ère} étude, cette deuxième phase de familiarisation était la même que la phase principale de l'expérience mais avec un nombre réduit d'essais (environ 80 essais). Dans le cadre de la 2^{ème} étude, nous avons subdivisé cette deuxième phase de familiarisation en deux parties (Figure 53).

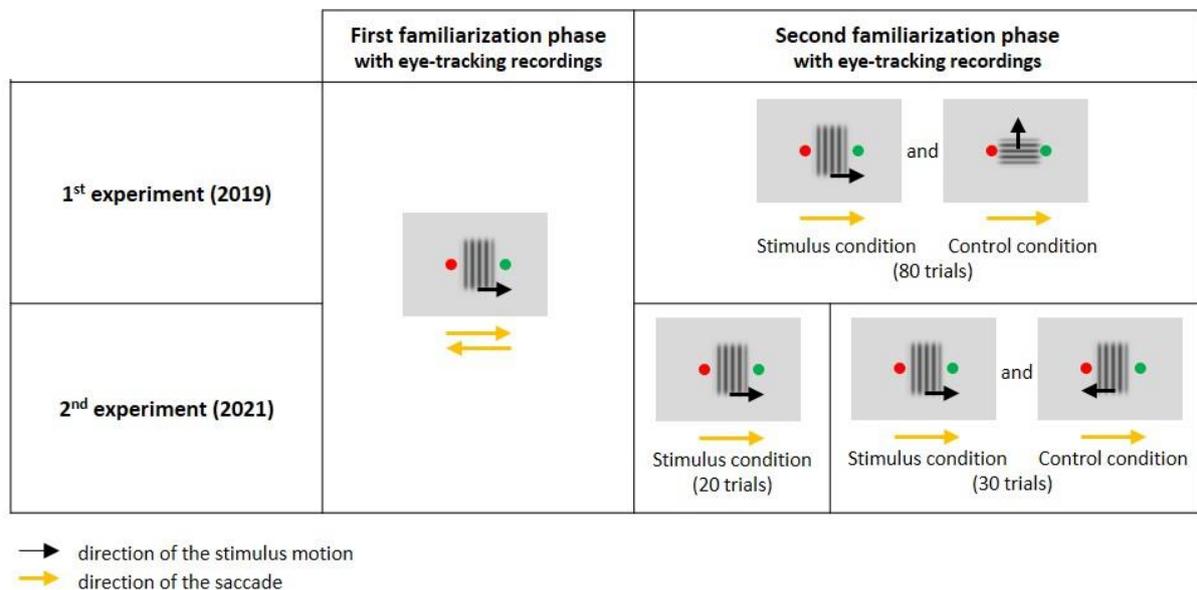


Figure 53. Représentation schématique des deux phases de familiarisation de la tâche. La première phase de familiarisation de la tâche est restée inchangée tandis que la seconde a été modifiée entre les deux études. Pour la 2^{ème} étude, cette phase de familiarisation a été subdivisée en deux parties. D'abord une partie avec un bloc comportant 20 essais de la condition Stimulus pendant lequel les mouvements oculaires et les réponses comportementales ont été enregistrés dans le but d'ajuster la vitesse du stimulus, si nécessaire, à la vitesse pic de la saccade. Ensuite, une partie avec un bloc comportant 30 essais de la condition Stimulus ou de la condition Control, avec si nécessaire la nouvelle vitesse du stimulus.

D'abord, les participants réalisaient un bloc d'entraînement de 20 essais, comportant uniquement des essais de la condition Stimulus, avec le même déroulement temporel que celui de la phase principale de l'expérience. Pendant ce bloc, nous avons enregistré les mouvements oculaires, ce qui nous avait permis de calculer la séquence principale du participant. Cette information de séquence principale nous a été utile pour ajuster, pour chaque participant, sa perception du mouvement du stimulus pendant la saccade. Pour cela, nous avons adapté si nécessaire, la vitesse du stimulus à la vitesse pic de la saccade pour une taille de saccade de 4° (i.e. taille pour laquelle la perception du mouvement du stimulus devient évidente). Les changements de vitesse du stimulus ont été fait à la baisse (de $360^\circ/\text{s}$ à $330^\circ/\text{s}$ environ) pour quelques participants, car leur vitesse pic de la saccade était basse comparée à la vitesse du stimulus. Les réponses comportementales durant ce bloc avaient également été enregistrées et permettait de confirmer le changement de vitesse du stimulus, lorsqu'il y en avait un. Par exemple, un participant qui avait une vitesse pic de saccade trop basse pour une taille de saccade de 4° ne percevait pas, ou pas bien, le mouvement du stimulus pendant la saccade (car la vitesse du stimulus était trop élevée comparée à la vitesse pic de sa saccade). Cela était confirmé par les réponses comportementales de ce participant qui avait répondu « NoDetect » pour la majorité des essais, surtout pour les essais avec une taille de saccade autour de 4° . Une fois cette première partie de la seconde phase de familiarisation effectuée, nous reprenions la première phase de familiarisation avec le changement de vitesse du stimulus pour s'assurer que le participant percevait mieux le mouvement du stimulus pendant la saccade dans cette nouvelle configuration.

Ensuite, une fois la vitesse du stimulus changée s'il y avait eu besoin, les participants réalisaient un bloc d'entraînement de 30 essais, comportant cette fois-ci des essais de la condition Control et de la condition Stimulus, afin d'être exactement dans les mêmes conditions que celles de la phase principale de l'expérience.

Enfin, une fois les deux phases de familiarisation terminées, les participants passaient la phase principale de l'expérience qui comportait cinq blocs de 96 essais, séparés par une pause de quelques minutes, pour une durée totale d'expérience d'environ une heure.

1.3. Matériel

L'expérience a été réalisée sur la plateforme IRMaGe du CHU Grenoble Alpes. Les signaux EEG ont été enregistrés grâce à 64 électrodes actives unipolaires Ag/AgCl incluant une électrode de référence (FCz) et une électrode de masse (AFz). Les électrodes ont été placées selon le système 10-20 (Jasper, 1958). L'impédance des électrodes était maintenue en dessous

de 10 K Ω et les signaux ont été amplifiés grâce à un amplificateur BrainAmp™ (Brain Products, Inc.) avec un taux d'échantillonnage de 1000 Hz. La position [x, y, z] des électrodes sur le cuir chevelu a été enregistrée grâce au système CapTrack™ (Brain Products, Inc.). Pour corriger les artéfacts oculaires dans les signaux EEG, l'activité EOG de l'œil gauche a été enregistrée avec deux électrodes placées au-dessous et en-dessous de l'œil et deux électrodes placées sur les canthi externes des yeux. L'électrode de masse de l'EOG a été placée sur l'épaule gauche.

L'activité monoculaire de l'œil gauche a été enregistrée grâce à l'EyeLink 1000 (SR Research) avec un taux d'échantillonnage de 1000 Hz. Une calibration en 9 points été effectuée au début de chaque bloc dans la phase principale de l'expérience et parfois à l'intérieur des blocs lorsque le participant n'arrivait pas à stabiliser son regard. Les participants étaient assis à 68 cm de l'écran d'ordinateur (moniteur Sony CRT de 21 pouces), qui était le même que celui utilisé lors de la 1^{ère} expérience en 2019 (cf. Chapitre 4, point 1.3).

2. Prétraitements

2.1. Données oculométriques

Le prétraitement des données oculométriques a été le même que celui réalisé en 2019, pour la 1^{ère} étude de perception intra-saccadique du mouvement (cf. Chapitre 4, point 2.1). Dans cette 2^{ème} étude, la seule différence venait de l'estimation de la fréquence rétinienne F_R dans la condition Control qui était différente de celle dans la condition Stimulus, car le stimulus se déplaçait dans le sens inverse de la saccade. La fréquence F_R dans la condition Control, a été estimée telle que :

$$F_R = (V_{stim} + V_{peak}) \times F_S, \quad (33)$$

La fréquence temporelle F_T a également été calculée avec l'équation 2, pour les essais dans la condition Control afin d'utiliser les mêmes seuils (ξ_{FL} et ξ_{FH}) pour la sélection de la saccade principale dans les deux conditions et pour avoir statistiquement le même nombre de saccades rejetées dans les deux conditions sur la base de ce critère de sélection (cf. Chapitre 4, point 2.1).

2.2. Données comportementales

La réponse du participant sur sa perception du mouvement du stimulus pendant la saccade a été sauvegardée, pour chaque essai valide. Les essais valides étaient ceux pour lesquels : (1) les critères de sélection de la saccade principale étaient remplis ; et (2) le segment associé en EEG avait passé toutes les étapes du prétraitement en EEG.

2.3. Données EEG

La chaîne de prétraitement des signaux EEG était la même que celle utilisée lors de la 1^{ère} étude de perception intra-saccadique du mouvement (cf. Chapitre 4, point 2.3). Les labels, ajoutés hors-ligne au temps T_2 étaient différents de ceux de la 1^{ère} étude pour la catégorie puisque la tâche était différente. De ce fait, les labels basés sur la perception du mouvement reportée par les participants était « Detect » lorsqu'ils avaient perçu le mouvement et « NoDetect » lorsqu'ils ne l'avaient pas perçu. Enfin, les données ont été segmentées en segments avec une taille différente de ceux lors de la 1^{ère} étude. Dans cette 2^{ème} étude, les segments commençaient 200 ms avant T_2 et finissaient 1700 ms après T_2 . Pour finir, ces segments ont été normalisés par z-score en fonction de l'amplitude moyenne de l'EEG par rapport à une période de ligne de base entre -200 et 0 ms avant le temps T_2 (i.e. fin de la montée du contraste du stimulus et indice visuel pour exécuter la saccade).

3. Estimation des potentiels évoqués

3.1. Estimation dans l'espace des électrodes

Pour l'estimation des potentiels évoqués, nous avons trois conditions d'intérêt dans cette 2^{ème} étude. La condition Stimulus-Detect contenait les essais de la condition Stimulus pour lesquels, les participants avaient perçu le mouvement du stimulus pendant la saccade. La configuration Stimulus-NoDetect contenait les essais de la condition Stimulus pour lesquels, les participants n'avaient pas perçu le mouvement du stimulus pendant la saccade. Enfin, la configuration Control-NoDetect contenait les essais dans la condition Control pour lesquels, les participants n'avaient pas perçu le mouvement du stimulus pendant la saccade. Pour finir, aucune analyse EEG n'a été faite pour la condition Control-Detect.

D'abord, nous avons estimé l'EFRP, synchronisé sur l'apparition de la fixation principale, à la différence de la 1^{ère} étude dans laquelle nous avons estimé l'ESRP, synchronisé sur l'apparition de la saccade principale. Ensuite, le Modèle Linéaire Général a été utilisé pour

déconvoluer les potentiels évoqués, à l'apparition du stimulus, de la fixation principale et des autres fixations, qui se recouvraient. De la même manière, nous devions également prendre en compte ; (1) la taille de la saccade ; et (2) la fréquence rétinienne, qui modulait la perception du mouvement par l'intermédiaire de la vitesse pic et par relation, de la taille de la saccade (cf. équation 2). Ici, à la différence de la 1^{ère} étude, nous avons utilisé une régression par Spline adaptative afin de prendre en compte la fréquence rétinienne ou la taille de la saccade dans l'estimation de l'EFRP (cf. Chapitre 3, point 3.3). Le nombre de fonctions Splines minimal était égal à trois (trois B-Splines d'ordre deux) car dans cette expérience, nous n'avions qu'une seule fixation principale d'intérêt pour chaque essai.

La fréquence F et la taille de la saccade ont été utilisées comme covariables dans la régression Spline. Concernant la fréquence F , quatre modèles ont été ajustés (qui dépendaient de la condition) :

$$F_R(ssize, c) = (V_{stim} - flag(c) \cdot V_{peak}(ssize)) \cdot F_S \quad (34)$$

$$F_T(ssize, "Control - NoDetect") = (V_{stim} - V_{peak}(ssize)) \cdot F_S \quad (35)$$

avec c , la configuration qui pouvait être Stimulus-Detect, Stimulus-NoDetect ou Control-NoDetect ; $flag(c)$ égal à 1 pour la condition Stimulus et égal à -1 pour la condition Control et $ssize$, la taille de la saccade, qui modulait cette covariable de fréquence F à travers la vitesse pic par relation (séquence principale). L'impact de la perception intra-saccadique du mouvement a été analysé en comparant les modèles basés sur la fréquence rétinienne $F_R(ssize, c)$ avec ($c =$ Stimulus-Detect ou Stimulus-NoDetect) (équation 34) d'une part et celui basé sur la fréquence temporelle $F_T(ssize, Control - NoDetect)$ d'autre part (équation 35). Cette fréquence F_T pour la condition Control-NoDetect représentait simplement une fréquence calculée avec les mêmes tailles de saccade que pour la fréquence F_R . La comparaison des trois modèles basés sur la fréquence rétinienne $F_R(ssize, c)$ (équation 34) a été utilisée pour décrire la modulation distinctive de la fréquence rétinienne F_R induite par la perception ($c =$ Stimulus-Detect), ou non ($c =$ Stimulus-NoDetect, Control-NoDetect) du mouvement du stimulus pendant la saccade.

Pour finir, pour chaque covariable (fréquence rétinienne ou taille de la saccade), le signal EEG $y_i(t)$ pour un segment donné i , a été modélisé avec l'équation 7, en prenant en considération : le potentiel évoqué à l'apparition du stimulus (considéré comme étant identique pour tous les segments), l'EFRP, à l'apparition de la fixation principale, et ceux évoqués à

l'apparition d'autres fixations que la fixation principale. Comme pour la 1^{ère} étude, les potentiels évoqués estimés à l'apparition du stimulus et à l'apparition des autres fixations ont été considérés comme des variables de non-intérêt dans notre analyse. La régression Spline a été faite séparément pour chaque modèle et chaque participant. L'EFRP a donc pu être estimé pour n'importe quelle valeur cv de chaque covariable selon l'équation 9. Ces estimations ont finalement été moyennées sur neuf clusters d'électrodes (Table 13) répartis sur l'ensemble de la tête des régions frontales aux régions pariéto-occipitales.

Table 13. Définition des neuf clusters d'électrodes. L : hémisphère gauche ; R : hémisphère droit ; F : frontal ; C : central ; P : pariétal et O : occipital.

Cluster	Averaged electrodes
LFC	F7, F3, FC5, F5, AF7
MFC	Fz, FC1, FC2, AFz, F1, F2
RFC	F8, F4, FC6, AF8, F6
LCP	T7, C3, TP7, CP5, C5
MCP	Cz, CP1, CP2, Pz, C1, C2, CPz
RCP	T8, TP8, C4, CP6, C6
LPO	P3, P7, PO7, P5, PO3
MO	O1, O2, Oz, POz, Iz
RPO	P8, P4, PO8, P6, PO4

3.2. Estimation dans l'espace des sources

Suite à l'estimation de l'EFRP par régression Spline dans l'espace des électrodes, nous avons utilisé deux méthodes de reconstruction de sources (MNE et S4) pour estimer celui dans l'espace des sources, en prenant en compte les covariables.

Avec la méthode MNE

Nous avons utilisé le logiciel Brainstorm (Tadel et al., 2011) pour la reconstruction de sources avec la méthode MNE. La méthode MNE de reconstruction de sources a été appliquée aux coefficient Splines afin de reconstruire l'EFRP dans l'espace des sources en fonction des covariables. La description détaillée de la prise en compte des covariables avec la méthode MNE se trouve dans le Chapitre 9, point 4.1.

Pour les ROI d'intérêt, nous avons utilisé l'atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich (Amunts et al., 2020) et l'atlas probabiliste fonctionnel de Wang (Wang et al., 2015) pour

localiser les aires visuelles et oculomotrices d'intérêt. Ces ROI d'intérêt faisaient partie du réseau sous-tendant la perception intra-saccadique : les aires visuelles primaires V1 et V2, l'aire tertiaire V3, l'aire sensible au mouvement MT/V5 et les aires oculomotrices FEF et IPS. Nous avons également rajouté deux ROI d'intérêt sur la voie parvocellulaire : l'aire ventrale antérieure V4v et le gyrus parahippocampique PHC. Ces aires étaient divisées en hémisphère gauche et hémisphère droit.

Pour modéliser l'espace des sources, nous avons utilisé la surface individuelle de chaque participant, créée précédemment par Brainvisa. Comme Brainvisa ne permettait pas de créer les autres surfaces (tête, intérieur et extérieur du crâne), celles-ci ont été créées par réaligement des surfaces standard dans l'espace individuel de chaque participant grâce au champ de déformation inverse. Les électrodes de l'EEG de chaque participant ont ensuite été recalées sur la tête du participant grâce à des points de repères (nasion et points pré-auriculaires). La méthode Boundary Element Method (BEM) dans la boîte à outils OpenMEEG a été utilisée pour calculer le modèle de tête (ou matrice de gain) (Gramfort et al., 2010). Les paramètres pour la construction du modèle de tête (valeurs de conductivité des différents tissus de la tête et l'orientation des dipôles) restaient inchangés par rapport à la 1^{ère} étude (cf. Chapitre 4, point 3.2). Nous avons utilisé la méthode Weighted Minimum Norm Estimation (wMNE, Gramfort et al., 2014; Hämäläinen & Ilmoniemi, 1994) sur les coefficients Splines afin de reconstruire l'EFRP dans l'espace des sources grâce à l'équation 32. La matrice de covariance du bruit a été calculée pour chaque participant sur les signaux concaténés de la période entre -800 ms et 0 ms avant le temps T_1 (i.e. début du montée du contraste). Les courants de densité ont été normalisés par z-score par rapport à une période de ligne de base entre -200 ms et -100 ms avant le début de la fixation, mis en valeurs absolues et moyennés à l'intérieur de chaque ROI d'intérêt.

Avec la méthode S4 à partir d'a priori IRMF issus d'un atlas et EEG issus de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement

La description détaillée de la prise en compte des covariables avec la méthode S4 se trouve dans le Chapitre 9, point 4.2. La description de l'utilisation de la méthode S4 à partir d'a priori IRMF issus d'un atlas et EEG issus de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement est décrite dans le Chapitre 9, point 2.2.

Les ROI d'intérêt étaient les mêmes que celles utilisées avec la méthode MNE, sous la forme d'un a priori commun qui comprenait l'union de toutes ces ROI d'intérêt. Dans cette configuration, nous avons utilisé les surfaces standards (corticale, tête, intérieur et extérieur du crâne) dans l'espace MNI. Les électrodes de l'EEG ont donc été recalées sur la tête standard

grâce à des points de repères (nasion et points pré-auriculaires). Les paramètres pour le calcul du modèle de tête restaient inchangés par rapport à la méthode MNE. Les courants de densité ont été normalisés par z-score par rapport à une période de ligne de base entre -200 ms et -100 ms avant le début de la fixation. Les cartes normalisées des sources estimées ont ensuite été lissées spatialement avec un filtre gaussien avec une largeur totale à mi-hauteur de 3 mm. Ce lissage spatial a été fait sur des valeurs absolues pour éviter que les pics négatifs et positifs qui sont proches les uns des autres s'annulent (Tadel et al., 2019).

Avec la méthode S4 à partir d'a priori conjoints IRMf et EEG distincts de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement

De la même manière, la description détaillée de la prise en compte des covariables avec la méthode S4 se trouve dans le Chapitre 9, point 4.2. La description de l'utilisation de la méthode S4 à partir d'a priori conjoints IRMf et EEG distincts de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement est décrite dans le Chapitre 9, point 3.

Dans cette configuration, les ROI d'intérêt étaient uniquement l'aire visuelle primaire V1, l'aire visuelle primaire V2, l'aire sensible au mouvement MT/V5 et l'aire oculomotrice FEF. Dans cette configuration, le modèle de tête était le même que celui utilisé dans la méthode MNE. De la même manière, les courants de densité ont été normalisés par z-score par rapport à une période de ligne de base entre -200 ms et -100 ms avant le début de la fixation, mis en valeurs absolues et moyennés à l'intérieur de chaque ROI d'intérêt.

4. Analyse statistique des données

Des tests de permutations pairés non-paramétriques ont été utilisés pour les analyses de groupes en EEG, dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources (Maris & Oostenveld, 2007; Nichols & Holmes, 2002).

Dans le cas de la première analyse (i.e. la covariable était fixe et l'estimation était considérée en fonction du temps), nous avons utilisé le logiciel FieldTrip intégré dans Brainstorm pour réaliser les tests de permutations pairés non-paramétriques avec correction par cluster pour comparaisons multiples. Ces tests étaient sous l'hypothèse nulle qu'il n'y avait pas de différences à un temps t donné entre nos deux conditions (i.e. soit Stimulus-Detect vs. Stimulus-NoDetect ; soit Stimulus-Detect vs. Control-NoDetect). Les labels des deux conditions ont été permutés pour chaque participant de manière aléatoire et les résultats de ces permutations ont été utilisés pour calculer une valeur de statistique t à chaque point de temps.

Cette procédure de permutation a été répétée 100 000 fois grâce à l'échantillonnage aléatoire de Monte-Carlo et nous a permis d'estimer la distribution empirique de la statistique t à chaque point de temps. Cette distribution a ensuite permis de calculer une carte temporelle de p-valeurs (i.e. une p-valeur à chaque point de temps). Ensuite, les p-valeurs ont été ajustées avec correction par cluster pour contrôler pour les comparaisons multiples. Ces tests de permutations ont été effectués dans chaque cluster d'électrodes sur l'ensemble de l'essai, entre -200 et 900 ms. Dans chaque ROI, ces tests de permutations ont été effectués dans deux fenêtres de latence prédéfinies : une fenêtre précoce allant de -200 ms à 200 ms et une fenêtre tardive allant de 200 à 600 ms. Le niveau de significativité des tests a été fixé à $\alpha = 0,05$. Enfin, pour chaque fenêtre de temps ayant une tendance à la significativité (α entre 0,05 et 0,07) nous avons réalisé un test de permutation pairé post-hoc non-corrigé pour comparaisons multiples sur l'activité moyennée à l'intérieur de cette fenêtre de temps et avec $\alpha = 0,05$.

Dans le cas de la seconde analyse, où le temps était fixé et l'estimation était considérée en fonction de la covariable, nous avons également utilisé des tests de permutations pairés mais cette fois-ci avec correction False Rate Discovery (FDR) pour comparaisons multiples (Groppe et al., 2011). Ces tests ont été réalisés dans chaque cluster d'électrodes et pour les ROI visuelles, dans une fenêtre de fréquences prédéfinie, entre 14,4 Hz et 25,5 Hz. Dans les ROI oculomotrices, ces tests ont été réalisés dans une fenêtre de taille de saccade prédéfinie, entre 2 et 4°. Ces fenêtres ont été choisies suite aux résultats de (Castet & Masson, 2000) qui avaient montré que la perception du mouvement du stimulus pendant la saccade était optimale pour fréquence rétinienne aux alentours de 15-20 Hz correspondant taille de saccade de 4°. Enfin, comme précédemment, 100 000 permutations ont été réalisées et le niveau de significativité des tests était fixé à $\alpha = 0,05$.

5. Conclusion

Ce chapitre visait à décrire le protocole expérimental et la méthodologie employée pour l'acquisition et le prétraitement des données EEG, oculométriques et comportementales, de la 2^{ème} étude de perception intra-saccadique du mouvement. Les résultats oculométriques et comportementaux de cette 2^{ème} étude sont présentés dans le Chapitre 11 tandis que les résultats EEG dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources sont présentés dans le Chapitre 12. Enfin, la discussion de l'ensemble de ces résultats est présentée dans le Chapitre 13.

Chapitre 11 : Résultats oculométriques et comportementaux (2^{ème} étude de 2021)

Dans ce chapitre, nous présentons les résultats oculométriques et comportementaux de la 2^{ème} étude de perception intra-saccadique du mouvement réalisée en 2021. Dans un premier temps, nous présenterons les statistiques sur les données analysées suite à la chaîne de prétraitement en oculométrie et en EEG présentée dans le Chapitre 10. Ensuite, nous décrirons les résultats oculométriques. Enfin, nous présenterons les résultats comportementaux sur la perception du mouvement. Pour conclure, nous résumerons les principaux résultats oculométriques et comportementaux obtenus.

1. Statistiques sur les données analysées

Cinq critères oculométriques ont été utilisés pour sélectionner les essais valides (cf. Chapitre 10, point 2.1). En moyenne, 21,3 % ($\pm 2,5$) des essais (toutes conditions confondues) n'étaient pas valides au niveau oculométrique et ont été retirés. Les essais restants ont ensuite été prétraités au niveau de l'EEG et ceux trop bruités (après inspection visuelle, puis critère de variance après ICA), en moyenne 9,9 % ($\pm 1,3$) des essais (toutes conditions confondues), ont été retirés. Le nombre total d'essais restants à la fin du prétraitement ainsi que le nombre moyen d'essais restants pour chaque participant, dans chaque condition, sont présentés dans la Table 14. Suite au prétraitement des données en EEG et en oculométrie, quatre participants ont été retirés de la suite des analyses : deux parce que leur nombre d'essais valides était trop faible et deux autres parce que les données étaient inexploitablement dû à un bruit excessif dans le signal EEG.

Table 14. Nombre total et nombre moyen (\pm SE) par participant, d'essais restants à la fin des étapes de prétraitement en EEG et en oculométrie pour chaque configuration.

Condition	Stimulus		Control	
	Detect	NoDetect	Detect	NoDetect
Total number of trials	3909	2315	360	3378
Mean (\pm SE)	134,7 \pm 9,2	79,8 \pm 8,3	12,41 \pm 3,8	116,4 \pm 5,4

Les conditions Stimulus-Detect, Stimulus-NoDetect et Control-NoDetect ont été utilisées pour définir nos deux contrastes d'intérêts pour nos analyses en EEG, i.e. le contraste « Stimulus-Detect vs. Control-NoDetect » et le contraste « Stimulus-NoDetect vs. Control-

NoDetect ». Le nombre d'essais valides dans chaque condition devait donc être équilibré afin d'avoir un rapport signal-sur-bruit équivalent relativement au nombre d'essais. La Table 14 montre que le nombre d'essais était bien équilibré entre ces trois conditions d'intérêt, tandis que le nombre d'essais dans la condition Control-Detect était faible comme attendu (360 essais). Néanmoins, dans cette condition Control-Detect, cinq participants avaient un nombre d'essais très élevé (entre 35 et 80 essais). Pour la suite des analyses, les essais dans la condition Control-Detect ont été retirés et n'ont pas été analysés.

2. Résultats oculométriques

Au niveau oculométrique, trois paramètres ont été analysés pour s'assurer que le participant faisait bien la tâche : la courbe d'amplitude, la latence de la saccade principale et la séquence principale. Le comportement oculaire des cinq participants, qui avaient un nombre d'essais important dans la condition Control-Detect, a aussi été analysé afin de trouver une explication à ces détections dans cette condition alors qu'ils ne devaient pas percevoir le mouvement du stimulus pendant la saccade dans cette condition.

2.1. Courbe d'amplitude

La courbe d'amplitude, qui est la relation entre la taille de la saccade effectuée par le participant et la taille de la saccade demandée, a été analysée. La courbe de régression linéaire des données devait être au plus proche de la courbe $y = x$, signifiant que le participant faisait des saccades de la taille demandée. L'erreur relative moyenne (\pm SD) était de 16,33 % (\pm 8,6) pour tous les essais, toutes conditions confondues. Dans l'ensemble, les participants faisaient correctement la tâche avec des tailles de saccades réalisées qui étaient plutôt proches de celles demandées. En regardant plus en détails, l'erreur relative minimale était de 8,71 % pour le participant EP34, avec des tailles de saccades réalisées quasiment égales à celle demandées (Figure 54a). A contrario, deux participants ne faisaient pas bien la tâche avec une erreur relative de 37,16 % et de 55,01 % respectivement pour les participants EP45 et EP44 (Figure 54a). Les saccades réalisées par ces deux participants étaient toujours de taille très inférieures à celles demandées. Par exemple, pour une saccade demandée de taille $4,3^\circ$, le participant EP44 réalisait une saccade de $0,53^\circ$ (Figure 54b). Ces deux participants ont donc été retirés de la suite des analyses en EEG.

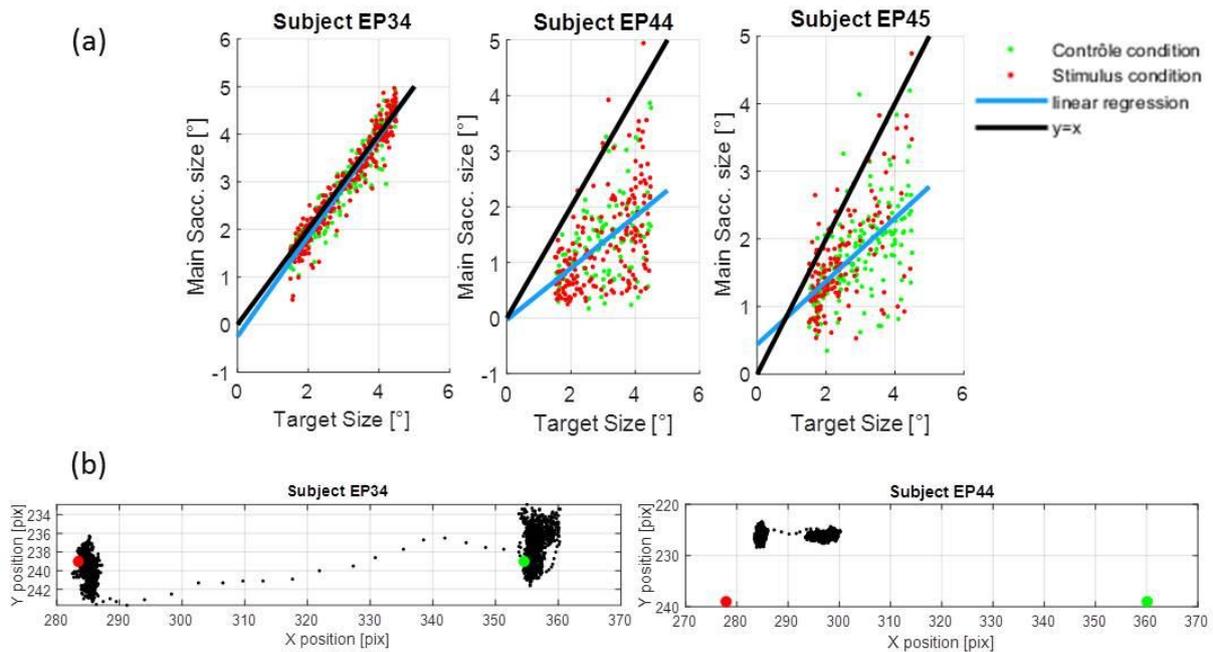


Figure 54. (a) Courbe d’amplitude entre la taille de la saccade réalisée et celle demandée pour un participant réalisant correctement la tâche (EP34) et deux participants ne réalisant pas bien la tâche (EP44 et EP45). En bleu, la courbe de régression linéaire et en noire la courbe $y = x$. (b) A gauche, exemple d’un bon essai pour lequel le participant (EP34) réalisait une saccade de la taille demandée entre le point rouge et le point vert et à droite, exemple d’un mauvais essai pour lequel le participant (EP44) réalisait une saccade de taille très inférieure à celle demandée entre le point rouge et le point vert.

2.2. Latence de la saccade principale

La latence moyenne (\pm SD) de la saccade principale pour l’ensemble des participants, toutes conditions confondues, était de 321, 58 ms (\pm 17,79).

2.3. Séquence principale

La séquence principale (i.e. vitesse pic de la saccade en fonction de la taille de la saccade) a été analysée pour l’ensemble des participants. La vitesse pic moyenne (\pm erreur standard) était de 225,86 °/s (\pm 8,45) sur l’ensemble des participants, toutes conditions confondues. Il y avait une grande variabilité inter-individuelle de la vitesse pic avec une vitesse pic minimale moyenne de 160,48 °/s pour le participant EP19 et une vitesse pic maximale moyenne de 301,72 °/s pour le participant EP38, toutes conditions confondues. La Table 15 présente la moyenne (\pm erreur standard) de la vitesse pic et de la taille de la saccade en fonction de la condition.

Table 15. Moyenne (\pm erreur standard) de la vitesse pic (en °/s) et de la taille de la saccade (en °) basées sur les moyennes individuelles.

Condition	Stimulus		Control
	Perception	Detect	NoDetect
Velocity peak (°/s) (\pm SE)	246,27 \pm 9,94	190,29 \pm 8,56	224,85 \pm 8,51
Saccade size (°) (\pm SE)	3,18 \pm 0,08	2,20 \pm 0,06	2,80 \pm 0,07

La position de la vitesse pic de la saccade dans le champ visuel a également été analysée pour l'ensemble des participants selon la condition. Les vitesses pics avait une position minoritaire dans l'hémichamp gauche du champ visuel, la saccade à effectuer étant à réaliser vers une cible dans l'hémichamp visuel droit. Dans la condition Stimulus-Detect, en moyenne (\pm SD), 37,72 % (\pm 4,43) des vitesses pics étaient positionnées dans l'hémichamp gauche. Dans la condition Stimulus-NoDetect, en moyenne 32,03 % (\pm 4,53) des vitesses pics étaient positionnées dans l'hémichamp gauche. Enfin, dans la condition Control-NoDetect, en moyenne 38,63 % (\pm 4,52) des vitesses pics étaient positionnées dans l'hémichamp gauche.

2.4. Détection dans la condition Control

Dans cette 2^{ème} étude, la condition Control a été modifiée afin de maximiser la différence de vitesse entre l'œil et le stimulus pour aller loin vers les hautes fréquences rétinienne, hors de la bande passante des détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire. Pour cela, nous avons utilisé un réseau sinusoïdal vertical, se déplaçant dans le sens inverse de la saccade, de la droite vers la gauche (cf. Chapitre 10, point 1.2). Cependant, nous avons observé, suite à ce changement d'orientation et de direction du stimulus dans cette condition, que beaucoup plus d'essais avaient été marqués comme détectés (i.e. catégorie Detect) dans la condition Control (Table 14, 360 essais) comparé à la 1^{ère} étude (voir Chapitre 6, Table 1, 21 essais). En moyenne (\pm SD), 12,41 % (\pm 3,8) des essais ont été marqués comme détectés dans la condition Control (Table 14) chez un participant. Sur l'ensemble des participants, cinq participants en particulier avaient un nombre très important d'essais marqués comme détectés dans la condition Control (entre 43 et 94 essais). Le comportement oculaire de ces cinq participants a donc été analysé plus en détails afin de trouver une explication au fait qu'ils percevaient le mouvement du stimulus pendant la saccade dans la condition Control alors qu'ils ne devaient pas le percevoir. Nous avons d'abord effectué une analyse visuelle exploratoire sur l'ensemble de ces cinq participants puis nous avons réalisé une analyse discriminante linéaire avec le logiciel Statistica, pour chaque participant, afin d'identifier les variables qui pourraient être discriminantes entre les catégories Detect et NoDetect dans la condition Control.

Analyse visuelle exploratoire

En analysant visuellement, de manière exploratoire, le comportement oculaire de ces cinq participants, nous avons relevé deux comportements pouvant expliquer les détections dans cette condition Control.

Premier comportement : nous avons observé que la saccade principale était trop longue et dépassait le point vert. Pour revenir positionner leur regard sur le point vert, les participants devaient alors faire un retour en arrière soit avec la saccade principale soit avec une autre saccade. Lors de ce retour en arrière, la saccade se retrouvait donc dans la même direction que le stimulus (i.e. de la droite vers la gauche), ce qui pouvait induire une perception du mouvement du stimulus si la vitesse pic de la saccade était suffisante pour abaisser la fréquence F_R et la placer dans la bande passante des détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire. La Figure 55a illustre un exemple de ce comportement pour le participant EP27. Dans cet essai, le participant dépassait largement le point vert d'arrivée de la saccade. Pour revenir le fixer, celui-ci faisait un retour en arrière avec la même saccade (i.e. la saccade principale). Lors de ce retour en arrière, la saccade se retrouvait dans la même direction que le stimulus avec une vitesse pic de $201^\circ/\text{s}$ qui amenait à une fréquence F_R de 27 Hz, dans la bande passante des détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire, induisant ainsi une perception intra-saccadique du mouvement du stimulus dans cet essai.

Deuxième comportement : nous avons observé que ces participants effectuaient plusieurs saccades en « sauts de puce » pour aller du point rouge vers le point vert. La trajectoire entre les deux points n'était pas rectiligne, l'essai était plutôt brouillon avec plusieurs saccades qui faisaient des retours en arrière, qui avaient de fortes courbures vers le haut, etc. Un exemple d'essai « brouillon » pour le participant EP26 est présenté dans la Figure 55b. Dans cet essai avec de multiples saccades, l'une d'elles (au centre) a une trajectoire en cercle prononcée dans la même direction que celle du stimulus. Cette saccade avait une vitesse pic de $313^\circ/\text{s}$ amenant donc à une fréquence F_R de 8 Hz. Ainsi, comme pour l'exemple précédent, la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus était possible dans cet essai car la fréquence F_R se trouvait à l'intérieur de la bande passante des détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire.

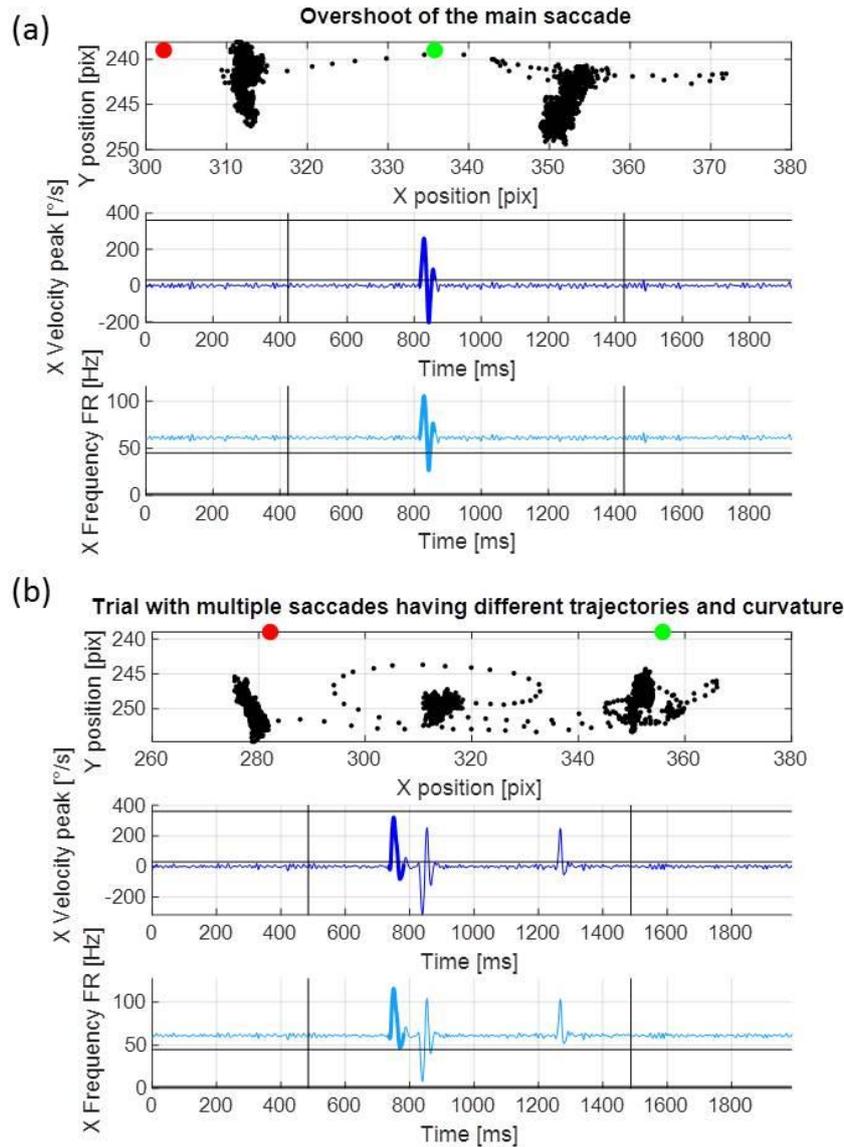


Figure 55. (a) Exemple d'un essai dans lequel le participant (EP27) réalisait une saccade principale trop longue qui dépassait le point vert et faisait donc en retour en arrière pour revenir fixer le point vert. (b) Exemple d'un essai « brouillon » avec « sauts de puces » dans lequel le participant (EP26) faisait de multiples saccades qui avaient des trajectoires et des courbures différentes. Haut : trajectoire et position (en pixels) des saccades sur l'écran par rapport aux points rouge et vert. Centre : vitesse pic (en °/s) des saccades. Le trait plus épais représente la vitesse pic de la saccade principale tandis que le trait plein noir représente le seuil de détection automatique des saccades, sur critère de vitesse, par l'oculomètre (30°/s). Bas : fréquence F_R (en Hz). Le trait plus épais représente la fréquence F_R de la saccade principale tandis que le trait plein noir représente le seuil haut de 45 Hz en lien avec la bande passante en fréquence temporelle des détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire.

Analyse discriminante linéaire

Après avoir analysé visuellement, de manière exploratoire, le comportement oculaire de ces cinq participants nous avons ensuite mené une analyse discriminante linéaire afin d'identifier les variables qui permettraient de discriminer la catégorie Detect de la catégorie NoDetect dans la condition Control. Pour cela, nous avons intégré plusieurs variables dans notre

analyse qui pourraient être discriminantes entre ces deux catégories : (1) le nombre de saccades ; (2) le rang de la saccade principale (c.-à-d. 1^{ère}, 2^{ème}, 3^{ème} saccade etc.) ; (4) la latence de la saccade principale ; (5) la durée de la saccade principale ; (6) la vitesse pic maximale de la saccade principale (quand la saccade principale était de la gauche vers la droite, dans la direction demandée) ; (7) la vitesse pic minimale parmi toutes les saccades (quand la saccade principale ou une autre saccade était dans la droite vers la gauche, dans la direction inverse à celle demandée) ; (8) la taille de la saccade demandée ; (9) la taille de la saccade principale réalisée ; (10) l'inertie de la fixation au départ de la saccade sur le point rouge ; (11) l'inertie de la fixation principale, suivant la saccade principale, sur le point vert ; (12) l'écart entre la position de l'œil et le point rouge au départ de la saccade ; (13) l'écart entre la position de l'œil et le point vert à l'arrivée de la saccade ; et enfin (14) l'indice du bloc dans lequel se trouvait l'essai. Dans notre analyse, nous n'avons qu'une seule fonction discriminante indépendante car dans l'analyse discriminante linéaire le nombre maximal de fonctions estimables est égal au nombre de catégories (ici deux) ou au nombre de variables discriminantes (ici, quatorze) moins un, en prenant la valeur la plus faible entre les deux.

Pour le participant EP15, 67 essais Control-Detect et 105 essais Control-NoDetect ont été introduits dans l'analyse. La fonction était significativement discriminante entre les deux catégories (Lambda de Wilk = 0,87 ; $\text{Chi}^2 = 22,36$; $p < 0,001$). Les coefficients standardisés, se rapportant aux variables centrées-réduites, ont montré que cette fonction discriminante était principalement définie (« tirée ») par la variable (14) l'indice du bloc dans lequel se trouvait l'essai (coef. centré-réduit = -0,85). Les variables (2) rang de la saccade principale (coef. centré-réduit = 0,14) et (11) inertie de la fixation principale (coef. centré-réduit = -0,35) contribuaient également à cette fonction mais dans une moindre mesure. En regardant alors plus en détails la probabilité de détection selon l'indice du bloc chez ce participant, nous avons observé que la probabilité de répondre Detect était plus élevée dans le premier bloc (38%) comparé aux blocs suivants (blocs deux à cinq, probabilité moyenne de 15 %).

Pour le participant EP19, 62 essais Control-Detect et 112 essais Control-NoDetect ont été introduits dans l'analyse. La fonction ne discriminait pas significativement les deux catégories (Lambda de Wilk = 0,93 ; $\text{Chi}^2 = 10,98$; $p = 0,052$).

Pour le participant EP26, 45 essais Control-Detect et 128 essais Control-NoDetect ont été introduits dans l'analyse. La fonction était significativement discriminante entre les deux catégories (Lambda de Wilk = 0,75 ; $\text{Chi}^2 = 47,9$; $p < 0,001$). Les coefficients standardisés ont montré que cette fonction discriminante était principalement définie par les variables (7) la vitesse pic minimale parmi toutes les saccades (coef. centré-réduit = -0,76), (13) l'écart entre la

position de l'œil et le point vert à l'arrivée de la saccade (coef. centré-réduit = 0,54) et (14) l'indice du bloc dans lequel se trouvait l'essai (coef. centré-réduit = -0,67). Dans une moindre mesure, trois autres variables contribuaient également à cette fonction, les variables (1) le nombre de saccades (coef. centré-réduit = 0,25), (9) la taille de la saccade principale réalisée (coef. centré-réduit = 0,17) et (12) l'écart entre la position de l'œil et le point rouge au départ de la saccade (coef. centré-réduit = -0,31). En regardant plus en détails les trois variables (variables (7), (13) et (14)) qui définissaient le plus la fonction discriminante, nous avons observé que les essais marqués comme détectés dans cette condition étaient plutôt ceux dans le premier bloc (probabilité de détection de 31 %) comparé aux blocs suivants (blocs deux à cinq, probabilité moyenne de détection de 16 %) ; qui avaient une vitesse pic minimale (i.e. vitesse d'une saccade allant dans la direction inverse, de la droite vers la gauche) plutôt élevée, entre 318 °/s et 211 °/s, et un écart entre la position des yeux et le point vert entre 0,5° et 1° (Figure 56).

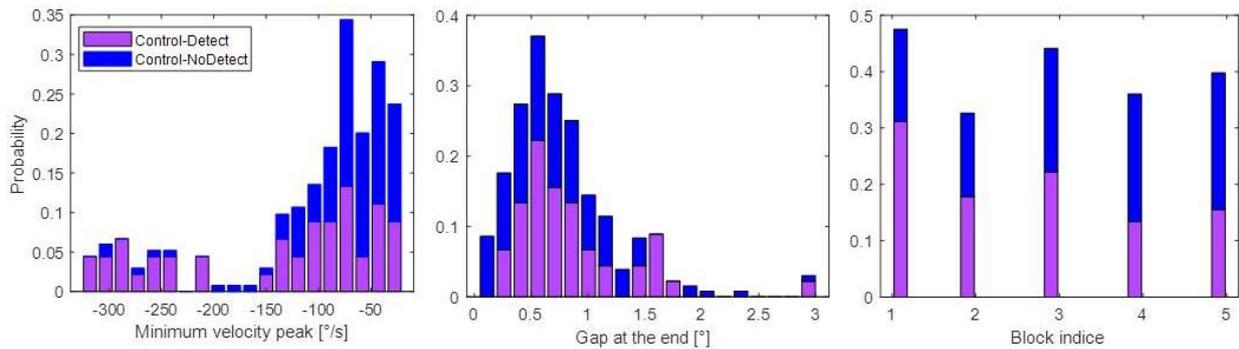


Figure 56. Histogrammes cumulés des probabilités des trois variables qui définissent le plus la fonction discriminante de l'analyse discriminante linéaire pour le participant EP26. Probabilité de détection selon la vitesse pic minimale parmi toutes les saccades (gauche) ; l'écart entre la position de l'œil et le point vert à l'arrivée de la saccade (centre) et l'indice du bloc (droite).

Pour le participant EP27, 43 essais Control-Detect et 131 essais Control-NoDetect ont été introduits dans l'analyse. La fonction n'était pas significativement discriminative entre les deux catégories (Lambda de Wilk = 0,96 ; $\text{Chi}^2 = 6,21$; $p = 0,101$).

Enfin pour le participant EP35, 93 essais Control-Detect et 80 essais Control-NoDetect ont été introduits dans l'analyse. La fonction était significativement discriminante entre les deux catégories (Lambda de Wilk = 0,88 ; $\text{Chi}^2 = 22,37$; $p < 0,001$). Les coefficients standardisés ont montré que cette fonction discriminante était principalement définie par les variables, (9) la taille de la saccade principale réalisée (coef. centré-réduit = 0,59) et (13) l'écart entre la position de l'œil et le point vert à l'arrivée de la saccade (coef. centré-réduit = -0,62). Deux autres variables contribuaient également à cette fonction discriminante dans une moindre mesure, (2)

le rang de la saccade principale (coef. centré-réduit = -0,24) et (14) l'indice du bloc dans lequel se trouvait l'essai (coef. centré-réduit = 0,29). En regardant plus en détails les variables (9) et (13) qui définissaient le plus la fonction discriminante, nous avons observé que les essais marqués comme Detect étaient ceux ayant une taille de saccade demandée plutôt moyenne (entre 2,47° et 3,51°) et un écart entre la position des yeux et le point vert entre 0,2° et 0,6°.

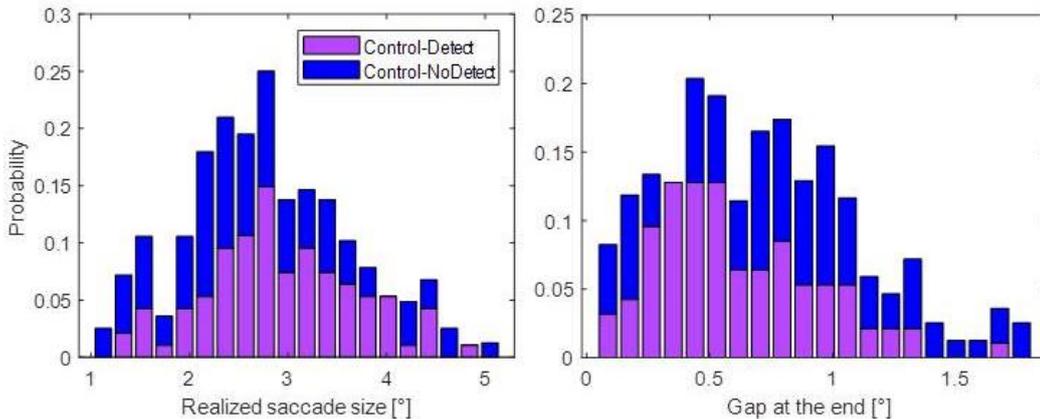


Figure 57. Histogrammes cumulés des probabilités des deux variables qui définissent le plus la fonction discriminante de l'analyse discriminante linéaire pour le participant EP35. Probabilité de détection selon la taille de la saccade principale réalisée (gauche) et l'écart entre la position de l'œil et le point vert à l'arrivée de la saccade (droite).

3. Comportementaux sur la perception du mouvement

Au niveau comportemental, nous avons analysé la réponse des participants dans la condition Stimulus, en fonction de la taille de la saccade et de la vitesse pic de la saccade principale. Nous avons observé, après analyse visuelle exploratoire, que deux motifs (« pattern ») de détection se détachaient. Le premier motif de détection était plutôt ordonné avec, comme attendu, des essais non-déTECTés (i.e. NoDetect) pour des petites vitesses pics et par relation de petites tailles de saccade et des essais détECTés (i.e. Detect) pour des vitesses pics plus élevées et par relation de plus grande taille de saccades (Figure 58a). Le second motif de détection était plutôt mélangé avec des essais détECTés et non-déTECTés pour l'ensemble des vitesses pics et par relation pour l'ensemble des tailles de saccades (Figure 58b).

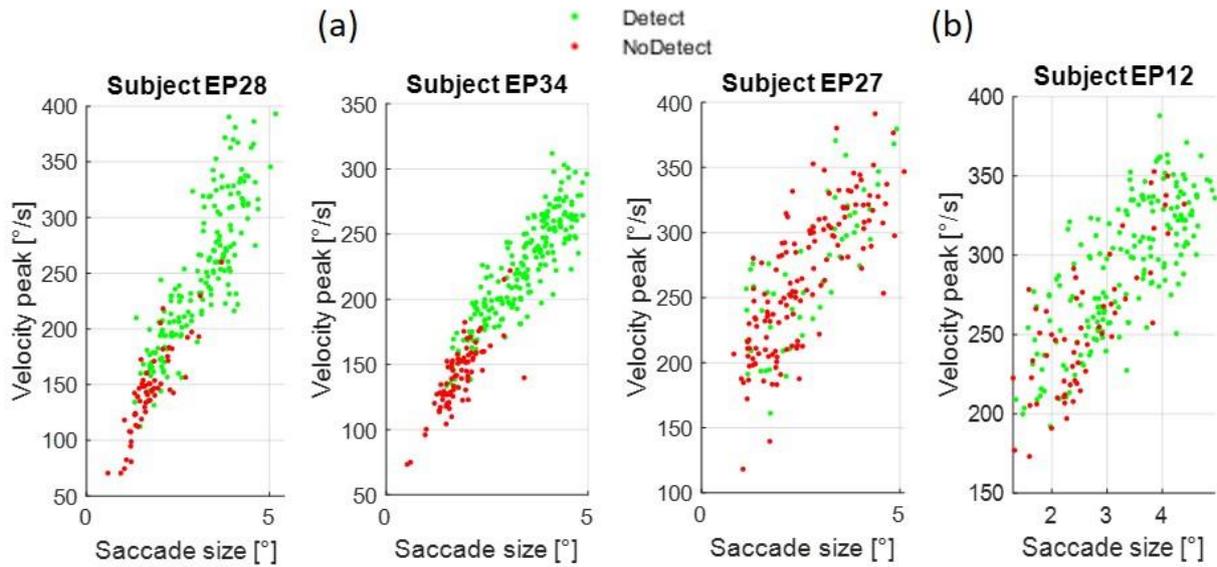


Figure 58. Réponses des participants dans la condition Stimulus en fonction de la vitesse pic de la saccade principale (en °/s) et de la taille de la saccade (en °). (a) Exemples de motif de détection ordonné pour deux participants avec des essais NoDetect pour les petites vitesses pics et donc les petites tailles de saccade et des essais Detect pour les vitesses pics plus élevées et donc des tailles de saccades plus élevées. (b) Exemple de motif de détection mélangé avec des essais Detect et NoDetect pour l'ensemble des vitesses pics et par relation l'ensemble des tailles de saccade.

4. Conclusion

Pour conclure, ce chapitre visait à décrire les résultats oculométriques et comportementaux de la 2^{ème} étude de perception intra-saccadique du mouvement réalisée en 2021. La discussion de ces résultats est présentée dans le Chapitre 13.

En résumé, les résultats oculométriques et comportementaux ont montré que :

- (1) les participants faisaient correctement la tâche dans l'ensemble sauf pour deux participants (EP44 et EP45) ;
- (2) la vitesse pic et la taille de saccade étaient en moyenne plus élevées dans la configuration Stimulus-Detect comparées aux configurations Stimulus-NoDetect et Control-NoDetect ;
- (3) la vitesse pic de la saccade était positionnée minoritairement dans l'hémichamp gauche du champ visuel, indépendamment de la configuration ;
- (4) cinq participants avaient beaucoup de détection dans la condition Control ;
- (5) deux motifs de détection se détachaient selon la réponse des participants, un motif de détection ordonné et un motif de détection mélangé.

Chapitre 12 : Résultats EEG (2^{ème} étude)

Dans ce chapitre, nous présentons les résultats EEG, de la 2^{ème} étude de perception intra-saccadique du mouvement, réalisée en 2021. Nous présenterons d'abord l'analyse des distributions des covariables. Ensuite, nous présenterons les résultats EEG dans l'espace des électrodes. Puis, nous décrirons les résultats EEG dans l'espace des sources avec la méthode MNE et ceux avec la méthode S4. Enfin, nous décrirons les résultats de l'impact de la délimitation des aires visuelles sur les résultats EEG de la tâche de perception intra-saccadique dans l'espace des sources avec la méthode MNE (en lien avec le Chapitre 8). Pour conclure, nous résumerons les principaux résultats EEG obtenus, dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources.

1. Analyse des distributions des covariables

L'amplitude et la forme des EFRP sont modulées par la taille de la saccade, qui est une caractéristique oculaire de bas niveau. A partir de la taille de la saccade, les fréquences F_R (fréquence rétinienne) et F_T (fréquence temporelle) ont été estimées grâce aux équations 34 et 35 du Chapitre 10. Pour étudier l'impact de la perception intra-saccadique du mouvement que l'amplitude et la forme des EFRP, ceux-ci ont été estimés par régression Spline en prenant comme covariable la fréquence F_R , la fréquence F_T ou la taille de la saccade.

Concernant la taille de la saccade (Figure 59) comme attendu sa distribution était plutôt décalée vers les petites tailles de saccades dans la condition Stimulus-NoDetect (en moyenne, min : 1,05°, médiane : 2,07°, max : 4,38°) tandis que celle dans la condition Stimulus-Detect était plutôt décalée vers les plus grandes tailles de saccades (en moyenne, min : 1,35°, médiane : 3,25°, max : 5,26°). La distribution de la taille de la saccade dans la condition Control-NoDetect était assez étendue (en moyenne, min : 1,17°, médiane : 2,79°, max : 5,00°), semblable à l'union des deux distributions précédentes.

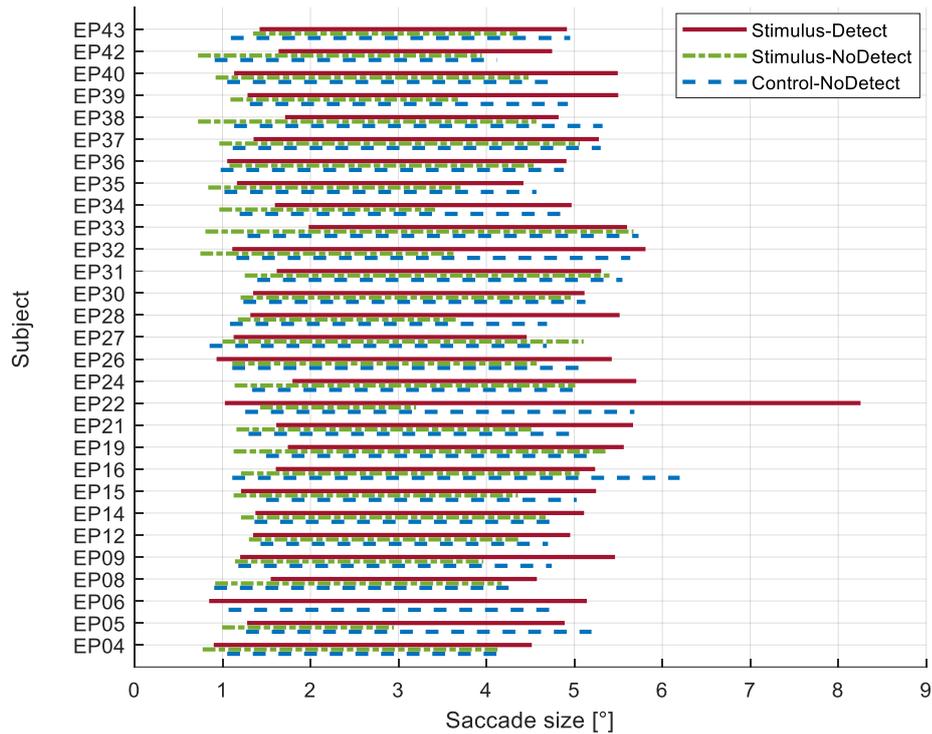


Figure 59. Pour chaque participant et dans chaque condition, distribution de la taille de la saccade (en °).

La Figure 60a représente les distributions, pour chaque participant et dans chaque condition, de la fréquence F_R tandis que la Figure 60b représente la distribution de la fréquence F_T , dans la condition Control-NoDetect, en comparaison avec les distributions de la fréquence F_R , pour les conditions Stimulus-Detect et Stimulus-NoDetect.

Comme attendu dans la condition Control-NoDetect, la fréquence F_R était loin vers les hautes fréquences, hors de la bande passante des détecteurs du mouvement (en moyenne, min : 80,90 Hz, médiane : 99,05 Hz, max : 114,19 Hz) (Figure 60a) ; et dans la condition Stimulus-NoDetect plutôt décalée vers les hautes fréquences, (en moyenne, min : 9,56 Hz, médiane : 27,62 Hz, max : 40,43 Hz) (Figure 60a). Dans la condition Stimulus-Detect, il y avait un décalage vers les basses fréquences, (en moyenne, min : 4,84 Hz, médiane : 17,68 Hz, max : 34,90 Hz) (Figure 60a). Enfin, la distribution de la fréquence F_T dans la condition Control-NoDetect était plutôt étendue (en moyenne, min : 5,85 Hz, médiane : 21,00 Hz, max : 39,15 Hz) (Figure 60b), devait être d'étendue semblable à l'union des distributions de la fréquence rétinienne F_R entre les conditions Stimulus-Detect et Stimulus-NoDetect.

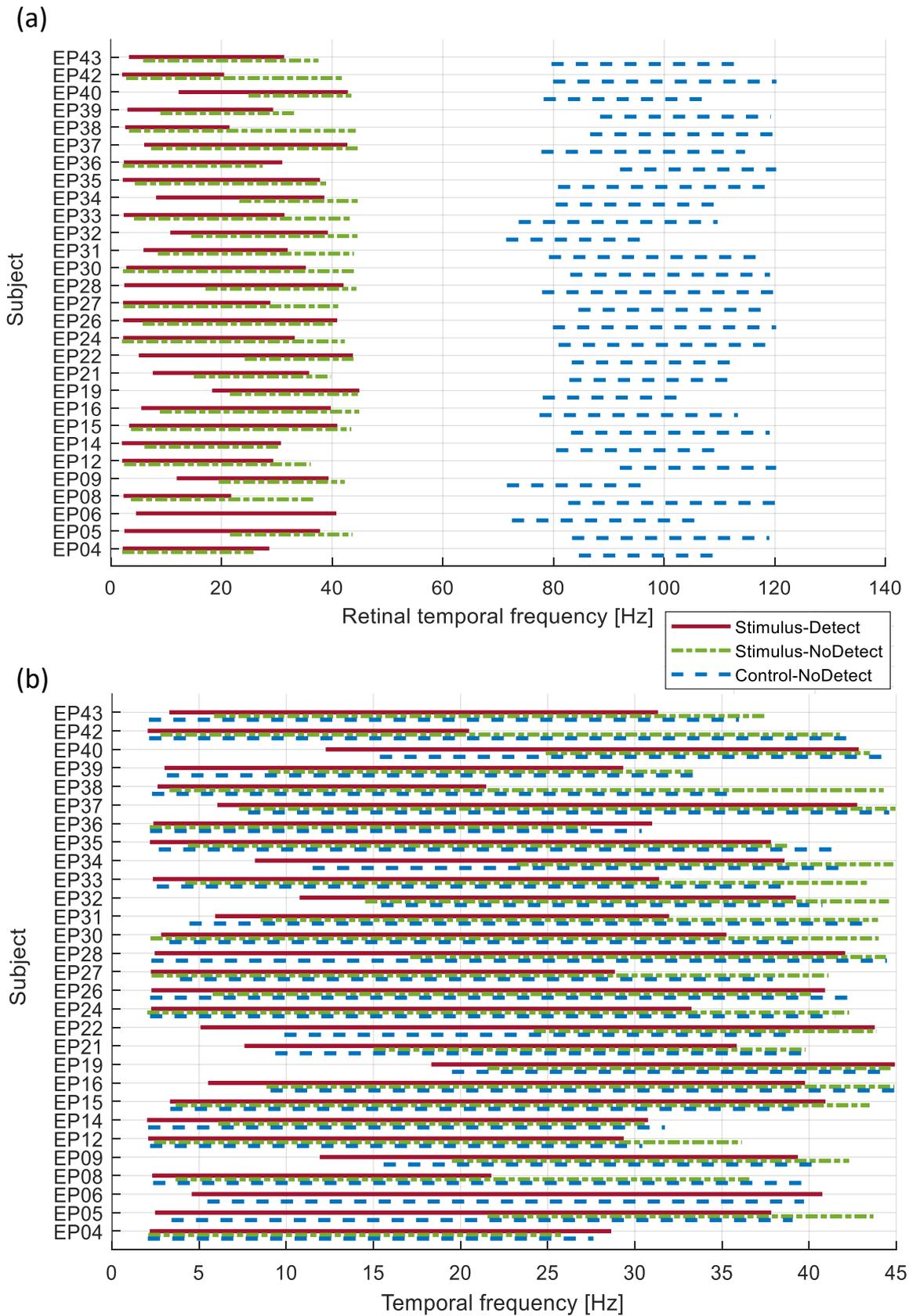


Figure 60. Pour chaque participant et dans chaque condition, (a) distributions de la fréquence rétinienne F_R (en Hz) et (b) distributions de la fréquence temporelle F_T (en Hz).

La fréquence rétinienne F_R a une interprétation physique forte puisqu'il s'agissait de la fréquence du stimulus projeté sur la rétine durant la saccade (i.e. la fréquence rétinienne). Comme le stimulus avait un sens opposé entre les conditions Stimulus et Control et que la direction de la saccade restait identique, le support de la distribution de la fréquence F_R en condition Control ne se superposait pas avec celle en condition Stimulus. Aussi pour analyser l'impact de la perception intra-saccadique du mouvement sur l'EFRP, il avait été choisi de les reconstruire en prenant en compte la covariable F_T . En effet les supports des distributions de cette covariable en fonction des conditions étaient similaires. Il était alors possible de comparer à travers les conditions pour les mêmes valeurs de fréquence F_T . Dans la condition Stimulus, cette fréquence F_T était la fréquence rétinienne F_R et il s'agissait pour la condition Control d'une fréquence temporelle indiquant une équivalence de taille de saccade.

La distribution d'intérêt étant Stimulus-Detect, les valeurs des covariables (fréquence F_T et taille de saccade) ont été choisies à partir de cette distribution. Ainsi, la distribution de la fréquence F_T était composée de vingt valeurs également réparties entre 5 et 35 Hz, comprenant la moyenne de la médiane de la fréquence F_T dans la condition Stimulus-Detect, égale à 17,68 Hz (voir Figure 60b). La distribution de la taille de la saccade, était composée, quant-à-elle, de dix valeurs également réparties entre 2 et 4°, comprenant la moyenne de la médiane de la taille de la saccade dans la condition Stimulus-Detect, égale à 3,25°.

2. Espace des électrodes

Parmi les neuf clusters d'électrodes répartis sur l'ensemble du scalp (voir Chapitre 10, Table 1), trois clusters ont été sélectionnés pour les analyses dans l'espace des électrodes : le cluster MO sur la région occipito-centrale, le cluster MCP sur la région pariéto-centrale et le cluster MFC sur la région fronto-centrale. Le cluster MO a été sélectionné car il comportait des électrodes situées sur la région occipitale au niveau des aires visuelles primaires tandis que le cluster MFC a été sélectionné car il comportait des électrodes situées sur la région frontale centrale au niveau de l'aire oculomotrice FEF. Enfin, le cluster MCP a été sélectionné pour mettre en évidence la composante P300 connue pour apparaître principalement sur les électrodes pariéto-occipitales.

Deux types d'analyses ont été faites. Pour la première, l'estimation des EFRP en fonction du temps était reconstruite à une valeur de fréquence F_T fixée à 17,68 Hz. La fenêtre de latence pour les tests statistiques dans ce premier type d'analyse, comprenait l'ensemble de l'essai, entre -200 et 900 ms. Pour la seconde, le temps était fixé (défini à partir de l'analyse

précédente) et l'estimation était considérée en fonction de la covariable F_T , variant entre 14,4 Hz et 25,5 Hz (voir Chapitre 10, point 4). Ces deux analyses croisées ont été effectuées sur les clusters MO et MCP, avec la covariable F_T et les deux contrastes (Stimulus-Detect vs. Control-NoDetect ; Stimulus-NoDetect vs. Control-NoDetect). Par contre, pour le cluster MFC, il a été choisi d'effectuer ce principe d'analyse croisée mais avec la covariable de taille de saccade puisque ce cluster serait plus révélateur de l'activité de l'aire oculomotrice FEF.

2.1. Cluster MO

La Figure 61 représente, pour le contraste Stimulus-Detect vs. Control-NoDetect et le cluster MO : (1) le grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps, lorsque la fréquence F_T était fixée (ligne du haut) ; et (2) la réponse moyennée dans la fenêtre de temps de différence significative entre les deux conditions, en fonction de la fréquence F_T .

Pour le contraste Stimulus-Detect vs. Control-NoDetect, dans le cadre de l'analyse en tenant compte de la fréquence F_T , lorsque celle-ci était fixée à 17,68 Hz (Figure 61, haut), les tests de permutations ont d'abord révélé une différence significative dans l'amplitude de l'EFRP, entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect ($p = 0,023$), dans la fenêtre de temps [172 - 270] ms. L'amplitude de l'EFRP était en moyenne moins élevée dans la condition Stimulus-Detect ($0,18 \pm 0,09$) comparée à la condition Control-NoDetect ($0,53 \pm 0,11$). Le pic négatif de la déviation négative, associée à une composante N1, a été observé à 227 ms dans la condition Stimulus-Detect seulement. Ensuite, dans cette fenêtre de temps [172 - 270] ms en fonction de la fréquence F_T (Figure 61, bas), les tests de permutations ont révélé une différence significative entre les deux conditions, avec la réponse moyennée dans la condition Stimulus-Detect qui était moins élevée que celle dans la condition Control-NoDetect ($p = 0,029$), dans la fenêtre de fréquence [14,47 - 25,82] Hz.

Pour le contraste (Stimulus-NoDetect vs. Control-NoDetect), les tests de permutations n'ont pas révélé de différences significatives dans l'amplitude de l'EFRP sur l'ensemble de l'essais, entre les deux conditions, lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz (Annexe 4, Figure 1).

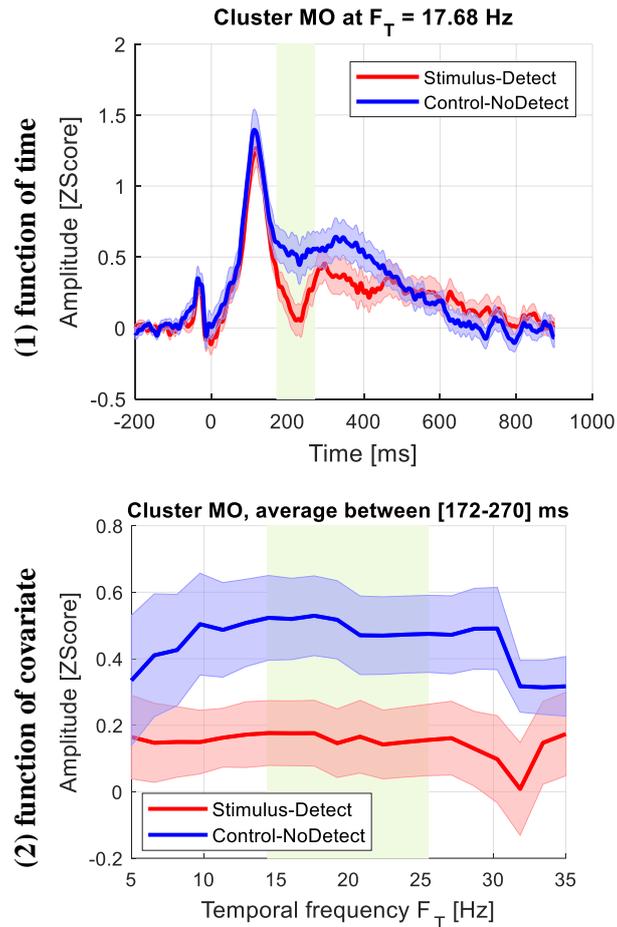


Figure 61. Pour le cluster MO : (1) Grand moyennage pour l’EFRP à l’apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz ; (2) Réponse moyennée dans une fenêtre de temps de différences significatives entre 172 et 270 ms, en fonction de la fréquence F_T . Le trait plein représente le grand moyennage tandis que l’enveloppe transparente représente l’erreur standard intra-participant. Les zones surlignées en vert représentent les segments significatifs après analyse statistique par des tests de permutations.

2.2. Cluster MCP

Pour le cluster MCP et le contraste Stimulus-Detect vs. Control-NoDetect, lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz (Figure 62, haut), les tests de permutations ont d’abord révélé une différence significative dans l’amplitude de l’EFRP, entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect ($p = 0,008$), dans la fenêtre de temps [297 - 685] ms. L’amplitude de l’EFRP était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($0,29 \pm 0,11$) comparée à la condition Control-NoDetect ($-0,16 \pm 0,11$). Ensuite, dans cette fenêtre de temps [297 - 685] ms en fonction de la fréquence F_T (Figure 62, bas), les tests de permutations ont révélé une différence significative entre les deux conditions, avec la réponse moyennée dans la condition Stimulus-Detect qui était plus élevée que celle dans la condition Control-NoDetect ($p = 0,015$), dans la fenêtre de fréquence [14,47 - 25,82] Hz.

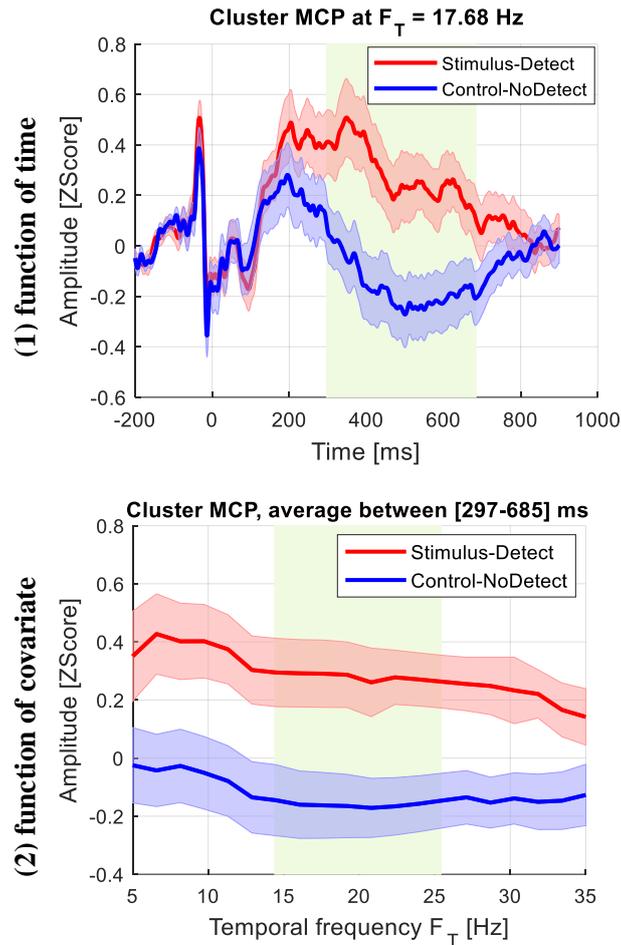


Figure 62. Pour le cluster MCP : (1) Grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz ; (2) Réponse moyennée dans une fenêtre de temps de différences significatives entre 297 et 685 ms, en fonction de la fréquence F_T . Le trait plein représente le grand moyennage tandis que l'enveloppe transparente représente l'erreur standard intra-participant. Les zones surlignées en vert représentent les segments significatifs après analyse statistique par des tests de permutations.

Pour le contraste Stimulus-NoDetect vs. Control-NoDetect, les tests de permutations ont également révélé des différences significatives dans l'amplitude de l'EFRP entre les deux conditions, lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz ($p = 0,032$), dans la fenêtre [187 - 711] ms (Annexe 4, Figure 2). L'amplitude de l'EFRP était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-NoDetect ($0,34 \pm 0,12$) comparée à la condition Control-NoDetect ($-0,09 \pm 0,11$). Pour la fréquence F_T , dans la fenêtre [187 - 711] ms, les tests de permutations ont révélé une différence significative, avec la réponse moyennée dans la condition Stimulus-NoDetect plus élevée que celle dans la condition Control-NoDetect ($p = 0,036$), dans la fenêtre de fréquence [14,47 - 25,82] Hz.

2.3. Cluster MFC

Pour le cluster MFC et le contraste Stimulus-Detect vs. Control-NoDetect (Figure 63), lorsque la taille de la saccade était fixée à $3,25^\circ$, les tests de permutations ont révélé une différence qui avait tendance à être significative entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect ($p = 0,062$), dans la fenêtre de temps [150 - 418] ms. Concernant le contraste Stimulus-NoDetect vs. Control-NoDetect, les tests de permutations n'ont pas révélé de différences significatives dans l'amplitude de l'EFRP entre les deux conditions, lorsque la taille de la saccade était fixée à $3,25^\circ$ (Annexe 4, Figure 3).

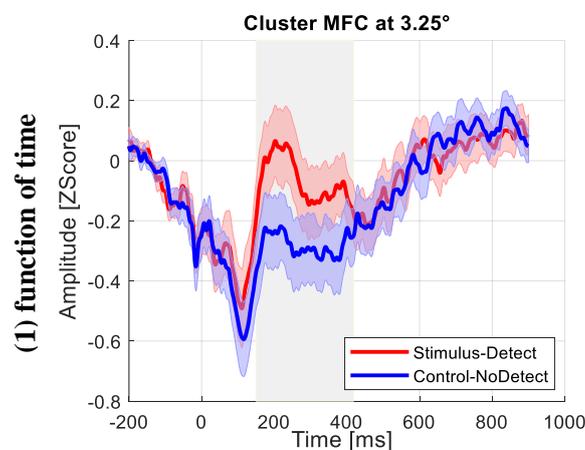


Figure 63. Pour le cluster MFC et le contraste Stimulus-Detect vs. Control-NoDetect, grand moyennage pour le potentiel évoqué à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la taille de la saccade était fixée à $3,25^\circ$. La zone grisée représente le segment temporel avec une tendance à la significativité après analyse statistique par des tests de permutations.

3. Espace des sources avec la méthode MNE

Pour l'analyse de l'EFRP à l'apparition de la fixation principale, reconstruite dans l'espace des sources corticales avec la méthode MNE, huit ROI d'intérêt, divisées en hémisphère droit et hémisphère gauche, ont été sélectionnées dans l'atlas cytoarchitectonique de Jülich et dans l'atlas probabiliste de Wang (cf. Chapitre 10, point 3.2). Les ROI correspondaient aux aires visuelles primaires V1, V2 ; à l'aire tertiaire V3 ; à l'aire ventrale antérieure V4v, à l'aire sensible au mouvement MT/V5 et aux aires oculomotrices FEF et IPS (Annexe 4, Figure 4). Le gyrus parahippocampique PHC, a priori non impliqué dans la détection du mouvement, était rajouté comme aire de contrôle.

Comme précédemment, deux types d'analyses ont été faites. D'abord, la covariable était fixée (la fréquence F_T à 17,68 Hz, ou la taille de la saccade à $3,25^\circ$) et l'estimation était

considérée en fonction du temps. Suite aux résultats dans l'espace des électrodes, deux fenêtres de latences ont été considérées pour les tests statistiques de permutations : une fenêtre de latence précoce entre -200 et 200 ms et une fenêtre de latence tardive, entre 200 et 600 ms. Ensuite, le temps était fixé (défini à partir des résultats de la première analyse) et l'estimation était considérée en fonction de la covariable (fréquence F_T ou de la taille de la saccade) selon la ROI. Les ROI V1, V2, V3, V4v, MT/V5 et PHC ont été analysées en tenant compte de la fréquence F_T . Les ROI oculomotrices (FEF et IPS) ont été analysées en tenant compte de la taille de la saccade car elles sont connues pour avoir une organisation topographique. Les fenêtres de fréquence F_T et de taille de saccade pour les tests statistiques étaient les mêmes que celles dans l'espace des électrodes. Pour l'analyse dans l'espace des sources corticales, seul le contraste Stimulus-Detect vs. Control-NoDetect a été considéré, suite aux résultats dans l'espace des électrodes.

3.1. Aire visuelle primaire V1

Dans l'aire V1 sur l'hémisphère gauche, les tests de permutations ont révélé une différence significative dans l'amplitude de l'EFRP, entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect, dans la fenêtre de temps précoce [51 - 143] ms ($p = 0,011$) et dans la fenêtre de temps tardive [325 - 366] ms ($p = 0,024$) (Figure 64, gauche). Dans la fenêtre de temps précoce [51 - 143] ms, l'amplitude de l'EFRP était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($4,15 \pm 0,27$) comparée à la condition Control-NoDetect ($3,76 \pm 0,25$). De la même manière, dans la fenêtre de temps tardive [325 - 366] ms, l'amplitude de l'EFRP était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($3,61 \pm 0,30$) comparée à la condition Control-NoDetect ($3,16 \pm 0,23$).

Dans l'aire V1 sur l'hémisphère droit, les tests de permutations ont révélé une différence significative dans l'amplitude du potentiel évoqué, entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect, dans la fenêtre de temps précoce [50 - 93] ms ($p = 0,039$) (Figure 64, droit). Dans cette fenêtre de temps précoce [50 - 93] ms, l'amplitude du potentiel évoqué était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($3,23 \pm 0,25$) comparée à la condition Control-NoDetect ($2,86 \pm 0,16$).

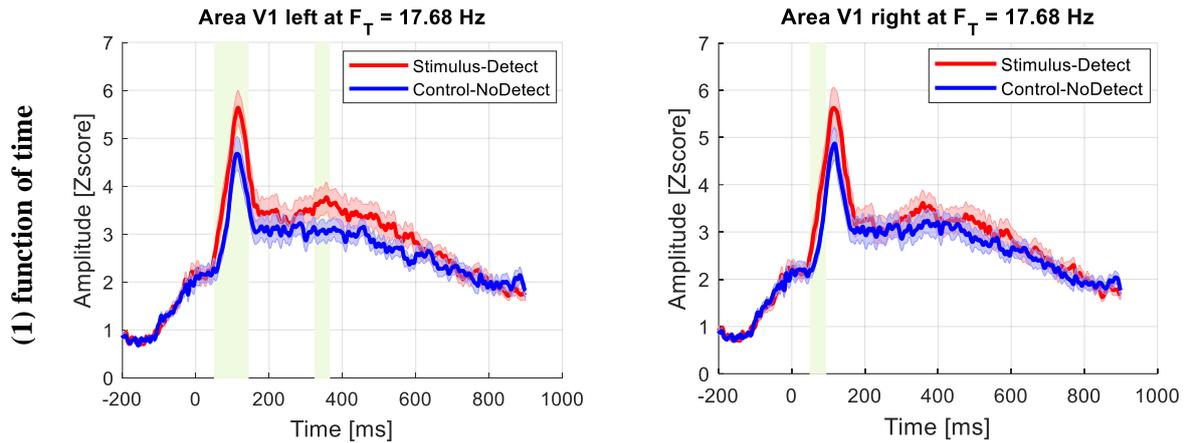


Figure 64. Pour l'aire V1, grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz. Gauche : hémisphère gauche et droit : hémisphère droit. Les zones surlignées en vert représentent les segments significatifs après analyse statistique par des tests de permutations.

3.2. Aire visuelle primaire V2

Dans l'aire V2 sur l'hémisphère gauche, les tests de permutations ont d'abord révélé une différence significative dans l'amplitude de l'EFRP, entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect, dans la fenêtre de temps précoce [51 - 155] ms ($p = 0,007$) et dans la fenêtre de temps tardive [326 - 363] ms ($p = 0,028$) (Figure 65, gauche). Dans la fenêtre de temps précoce [51 - 155] ms, l'amplitude de l'EFRP était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($4,02 \pm 0,27$) comparée à la condition Control-NoDetect ($3,64 \pm 0,24$). De la même manière, dans la fenêtre de temps tardive [326 - 363] ms, l'amplitude de l'EFRP était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($3,59 \pm 0,28$) comparée à la condition Control-NoDetect ($3,23 \pm 0,25$).

Dans l'aire V2 sur l'hémisphère droit, les tests de permutations ont d'abord révélé une différence significative dans l'amplitude de l'EFRP, entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect, dans la fenêtre de temps précoce [48 - 157] ms ($p = 0,039$) (Figure 65, droit). Dans cette fenêtre de temps précoce [48 - 157] ms, l'amplitude du potentiel évoqué était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($4,06 \pm 0,31$) comparée à la condition Control-NoDetect ($3,69 \pm 0,22$).

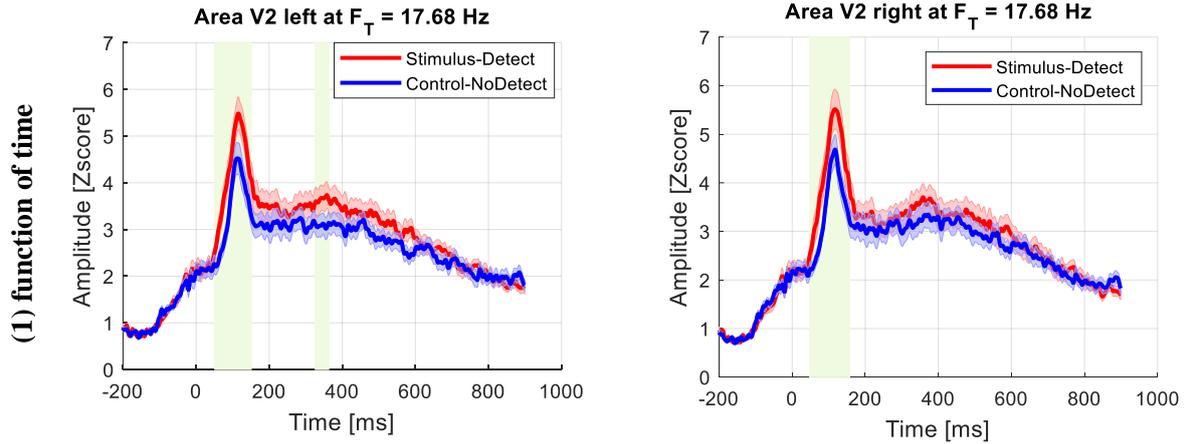


Figure 65. Pour l'aire V2, grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz. Gauche : hémisphère gauche et droit : hémisphère droit. Les zones surlignées en vert représentent les segments significatifs après analyse statistique par des tests de permutations.

3.3. Aire visuelle tertiaire V3

Dans l'aire V3 sur l'hémisphère gauche, les tests de permutations ont d'abord révélé une différence significative dans l'amplitude de l'EFRP, entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect, dans la fenêtre de temps précoce [55 - 159] ms ($p = 0,006$) (Figure 66, gauche). Dans la fenêtre de temps précoce [55 - 159] ms, l'amplitude de l'EFRP était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($4,04 \pm 0,32$) comparée à la condition Control-NoDetect ($3,68 \pm 0,27$).

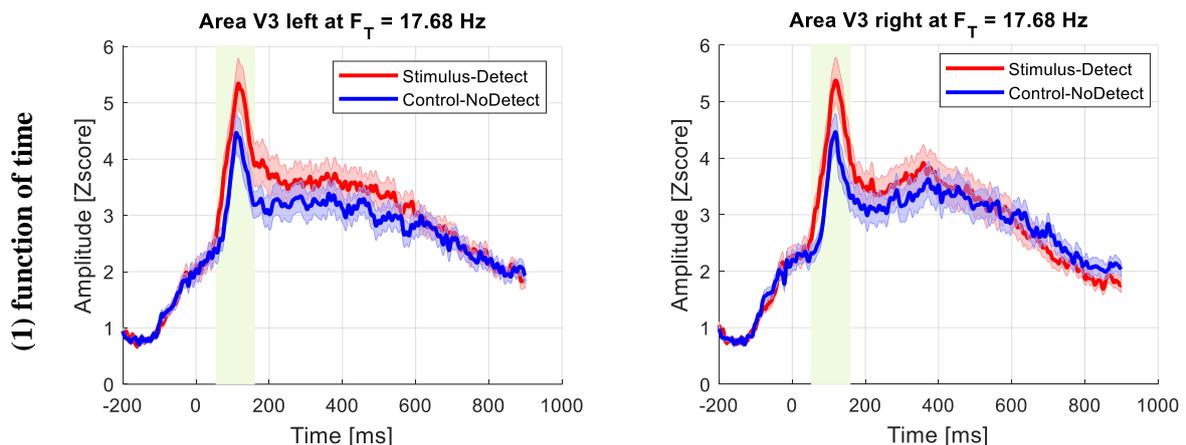


Figure 66. Pour l'aire V3, grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz. Gauche : hémisphère gauche et droit : hémisphère droit. Les zones surlignées en vert représentent les segments significatifs après analyse statistique par des tests de permutations.

Dans l'aire V3 sur l'hémisphère droit, les tests de permutations ont d'abord révélé une différence significative dans l'amplitude de l'EFRP, entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect, dans la fenêtre de temps précoce [53 - 157] ms ($p = 0,006$) (Figure 66, droit). Dans cette fenêtre de temps précoce [53 - 157] ms, l'amplitude de l'EFRP était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($3,99 \pm 0,33$) comparée à la condition Control-NoDetect ($3,68 \pm 0,28$).

3.4. Aire sensible au mouvement MT/V5

Dans l'aire MT/V5 sur l'hémisphère gauche, les tests de permutations n'ont pas révélé de différences significatives entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect (Figure 67).

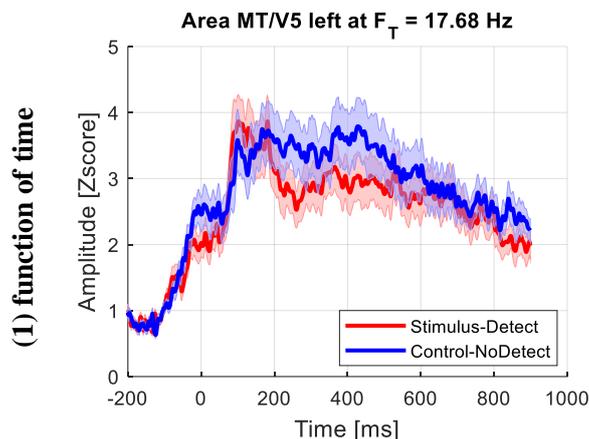


Figure 67. Pour l'aire MT/V5, grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz.

Dans l'aire MT/V5 sur l'hémisphère droit, les tests de permutations ont d'abord révélé une différence significative dans l'amplitude de l'EFRP, entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect, dans la fenêtre de temps précoce [87 - 200] ms ($p = 0,004$) et dans la fenêtre de temps tardive [259 - 330] ms ($p = 0,029$) (Figure 68, ligne haut). Dans la fenêtre de temps précoce [87 - 200] ms, l'amplitude de l'EFRP était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($3,91 \pm 0,42$) comparée à la condition Control-NoDetect ($3,30 \pm 0,31$). De la même manière, dans la fenêtre de temps tardive [259 - 330] ms, l'amplitude de l'EFRP était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($3,12 \pm 0,33$) comparée à la condition Control-NoDetect ($2,87 \pm 0,35$). Ensuite, dans cette fenêtre de temps précoce [87 - 200] ms en fonction de la fréquence F_T (Figure 68, cadran bas gauche), les tests de permutations ont révélé une différence significative, avec la réponse moyennée dans la

condition Stimulus-Detect plus élevée que celle dans la condition Control-NoDetect ($p = 0,028$), dans la fenêtre de fréquence [16,05 - 19,21] Hz. Dans la fenêtre de temps tardive [259 - 330] ms (Figure 68, cadran bas droit), il y avait également une différence significative, avec la réponse moyennée dans la condition Stimulus-Detect qui était plus élevée que celle dans la condition Control-NoDetect ($p = 0,023$), dans la fenêtre de fréquence [14,67 - 17,68] Hz.

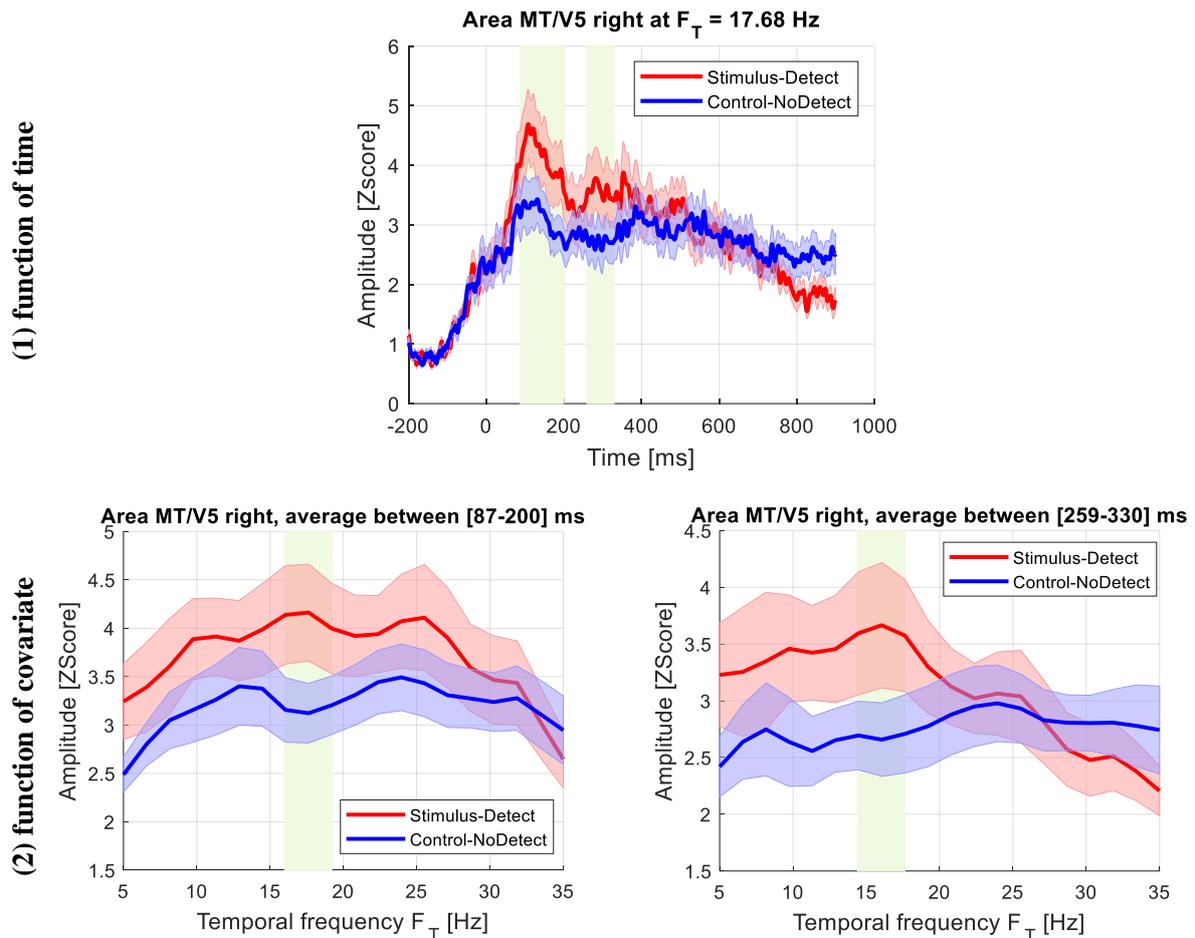


Figure 68. Pour l'aire MT/V5 sur l'hémisphère droit : (1) Grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz ; (2) Réponse moyennée dans une fenêtre de temps prédéfinie, en fonction de la fréquence F_T . Les zones surlignées en vert représentent les segments significatifs après analyse statistique par des tests de permutations.

3.5. Aire oculomotrice FEF

Dans l'aire oculomotrice FEF, indépendamment de l'hémisphère, les tests de permutations n'ont pas révélé de différences significatives entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect, lorsque la taille de la saccade était fixée à $3,25^\circ$ (Figure 69).

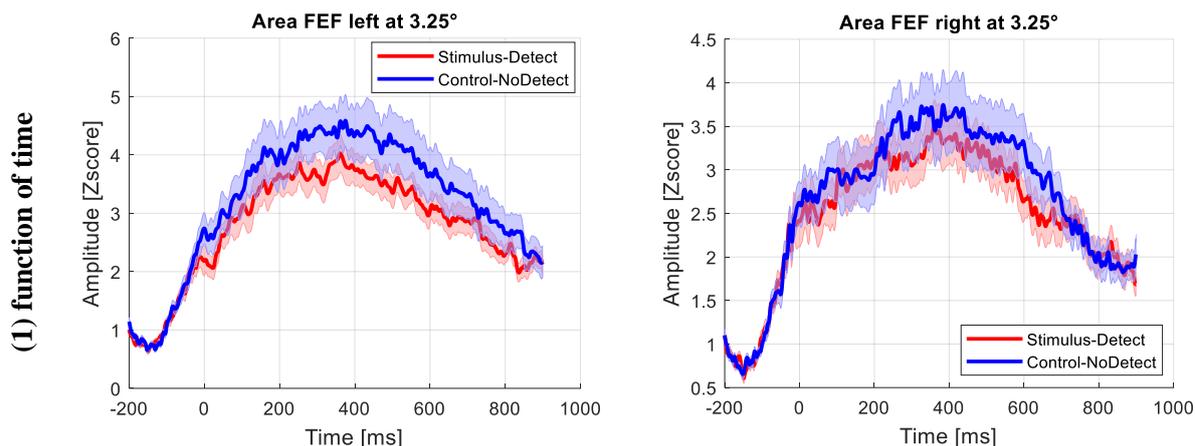


Figure 69. Pour l'aire FEF, grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la taille de la saccade était fixée à 3,25°. Gauche : hémisphère gauche et droit : hémisphère droit.

3.6. Aire oculomotrice IPS

Dans l'aire oculomotrice IPS sur l'hémisphère gauche, lorsque la taille de la saccade était fixée à 3,25°, (Figure 70, gauche), les tests de permutations ont d'abord révélé une différence significative dans l'amplitude de l'EFRP, entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect ($p = 0,001$), dans la fenêtre de temps précoce [51 - 88] ms. Dans cette fenêtre de temps précoce [51 - 88] ms, l'amplitude de l'EFRP était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($3,25 \pm 0,30$) comparée à la condition Control-NoDetect ($2,62 \pm 0,23$).

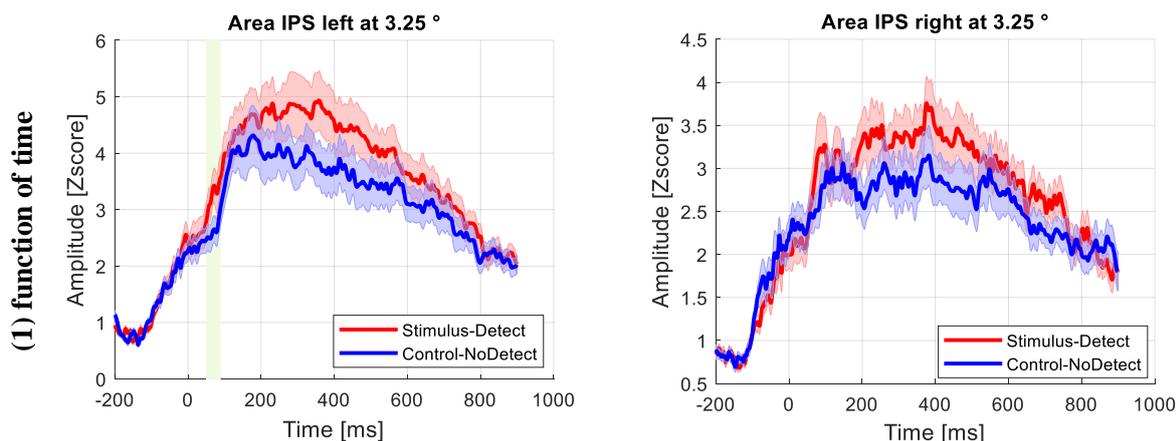


Figure 70. Pour l'aire IPS, grand moyennage pour le potentiel évoqué à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la taille de la saccade était fixée à 3,25°. Gauche : hémisphère gauche et droit : hémisphère droit. La zone surlignée en vert représente le segment significatif après analyse statistique par des tests de permutations.

Dans l'aire oculomotrice IPS sur l'hémisphère droit, les tests de permutations n'ont pas révélé de différences significatives entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect, lorsque la taille de la saccade était fixée à 3,25° (Figure 70, droit).

3.7. Aire ventrale antérieure V4v

Dans l'aire V4v, indépendamment de l'hémisphère, les tests de permutations n'ont pas révélé de différences significatives entre les conditions Stimulus-Detect et Control-NoDetect (Figure 71).

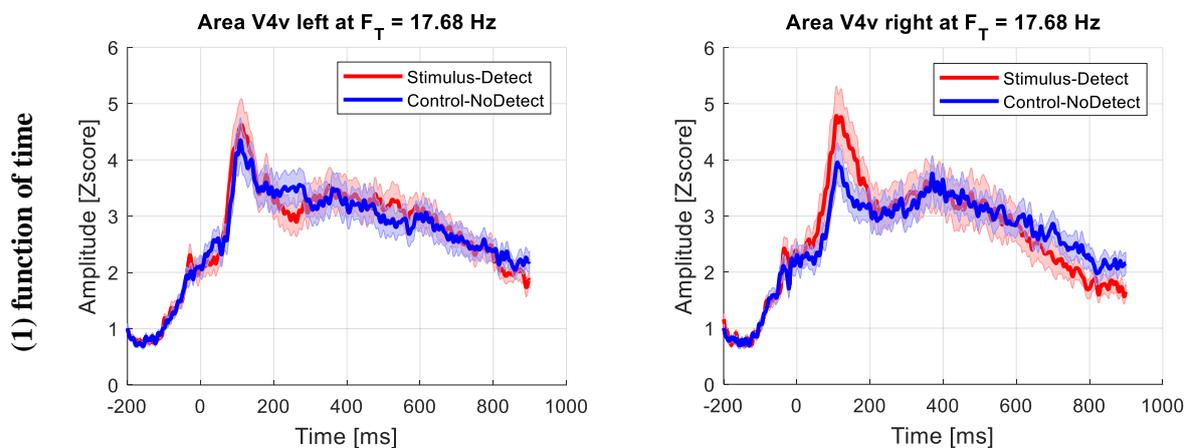


Figure 71. Pour l'aire V4v, grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz. Gauche : hémisphère gauche et droit : hémisphère droit.

3.8. Gyrus parahippocampique PHC

Dans l'aire PHC, indépendamment de l'hémisphère, les tests de permutations n'ont pas révélé de différences significatives dans l'amplitude de l'EFRP entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect (Figure 72).

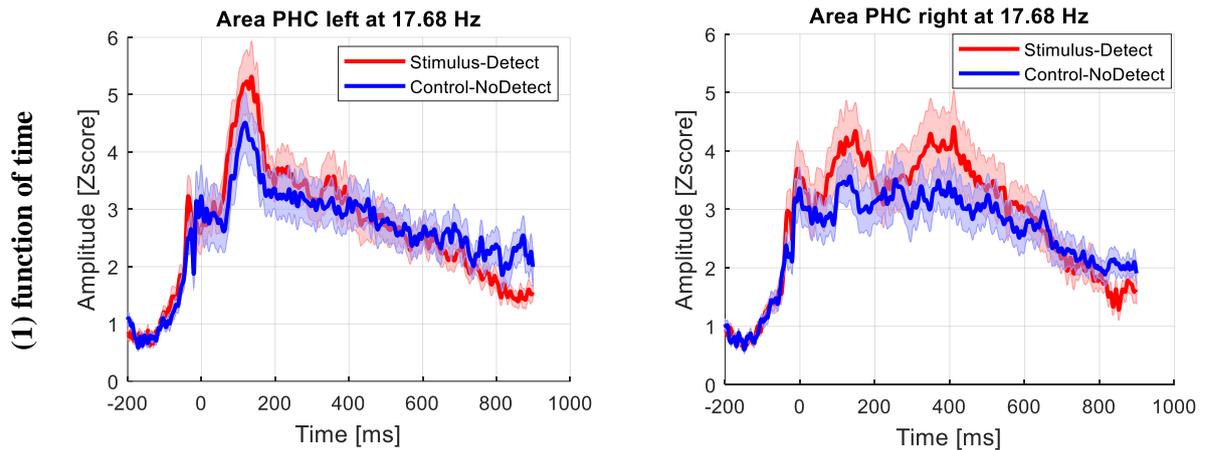


Figure 72. Pour l'aire PHC, grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz. Gauche : hémisphère gauche et droit : hémisphère droit.

4. Espace des sources avec la méthode S4

Avec la méthode S4, les données de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement ont été analysées dans deux types de configurations. Dans la première configuration, l'objectif était de s'intéresser à l'information spatiale en trouvant les régions du cerveau qui contribuaient le plus à maximiser la différence entre les conditions Stimulus-Detect et Control-NoDetect. Dans cette configuration, les *a priori* IRMf étaient issus d'un atlas et les *a priori* EEG étaient issus de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement (cf. Chapitre 9, point 2.2). L'*a priori* IRMf utilisé était large et comprenait l'union des aires visuelles et oculomotrices d'intérêt (V1, V2, V3, V4, MT/V5, PHC, FEF et IPS). Dans la deuxième configuration, l'objectif était de s'intéresser au déroulement temporel de l'activité cérébrale des sources corticales dans les ROI prédéfinies par les *a priori* conjoints IRMf et EEG. Les *a priori* IRMf et EEG étaient distincts de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement (cf. Chapitre 9, point 3). L'analyse a été effectuée sur l'estimation de l'EFRP reconstruit pour la fréquence F_T fixée à 17,68 Hz (pour les aires V1, V2 et MT/V5) et pour la taille de la saccade fixée à $3,25^\circ$ (pour l'aire FEF). La fenêtre de latence pour les tests statistiques comprenait l'ensemble de l'essai, entre -200 et 900 ms.

4.1. A partir d'*a priori* IRMf issus d'un atlas et EEG issus de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement

Pour chaque participant, l'optimisation multi-critères de Pareto a été utilisée pour obtenir la localisation des sources corticales qui participaient le plus à maximiser la différence

entre les conditions Stimulus-Detect et Control-NoDetect. Cette optimisation multi-critères de Pareto permettait de combiner les cartes spatiales des contributions des i^* sources HCTP pour obtenir une carte spatiale unique des contributions des sources corticales (cf. Chapitre 3, point 3.2). Ensuite, les cartes spatiales uniques de l'ensemble des participants (après optimisation multi-critères de Pareto) ont été cumulées entre elles pour obtenir une carte spatiale unique de probabilité sur l'ensemble des participants.

La Figure 73 illustre pour $\alpha = 0,09$, la probabilité moyenne, pondérée par leur contribution, que les sources corticales (qui maximisent la différence entre les deux conditions) se trouvent dans chaque aire d'intérêt (barres noires). Les barres vertes représentent une probabilité de référence, qui est la probabilité des sources corticales d'être dans une aire d'intérêt, si les sources corticales étaient uniformément réparties sur l'ensemble de l'*a priori* IRMf. Cette probabilité est liée à la taille de la ROI, si les sources corticales étaient uniformément réparties sur l'ensemble de l'*a priori*, la probabilité que celles-ci se trouvent dans l'aire V1 serait par exemple plus élevée (33,40 %) que celle dans l'aire MT/V5 (5,3 %). La probabilité moyenne pondérée que les sources corticales qui maximisent la différence entre les deux conditions, se trouvent dans chaque aire d'intérêt (barres noires) a été comparée avec cette probabilité de référence.

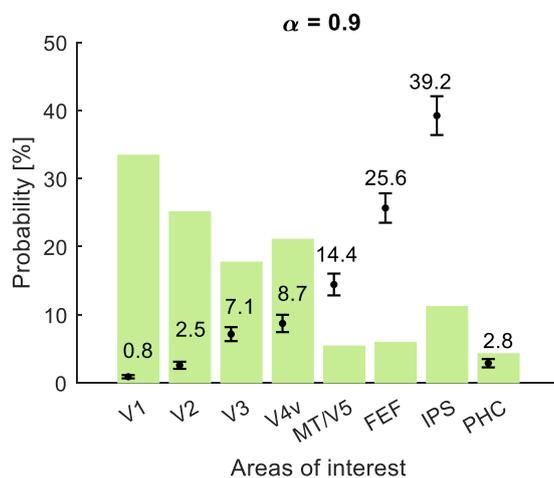


Figure 73. Pour $\alpha = 0,09$, probabilités moyennes pondérées, que les sources corticales qui maximisent la différence entre les deux conditions se trouvent dans chaque ROI d'intérêt, représentées par les barres noires avec les chiffres. Les barres vertes représentent la probabilité de référence des sources corticales d'être dans une aire d'intérêt.

Pour les aires MT/V5, FEF et IPS, la probabilité moyenne des sources corticales, qui maximisent la différence entre les deux conditions, de se trouver dans ces aires était supérieure à la probabilité de référence. La probabilité maximale était de 39,2 % pour l'aire IPS. A

l'inverse, pour les aires visuelles V1, V2, V3, V4v et le PHC, la probabilité moyenne était inférieure à la probabilité de référence. La probabilité minimale était de 0,8 % pour l'aire V1.

4.2. A partir d'*a priori* conjoints IRMf et EEG distincts de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement

Aire visuelle primaire V1

Dans l'aire V1, les tests de permutations ont révélé une différence significative dans l'amplitude de l'EFRP, entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect, dans la fenêtre de temps [-30 - 422] ms ($p = 0,032$) pour l'hémisphère gauche et dans la fenêtre de temps [-27 - 422] ms ($p = 0,028$) pour l'hémisphère droit.

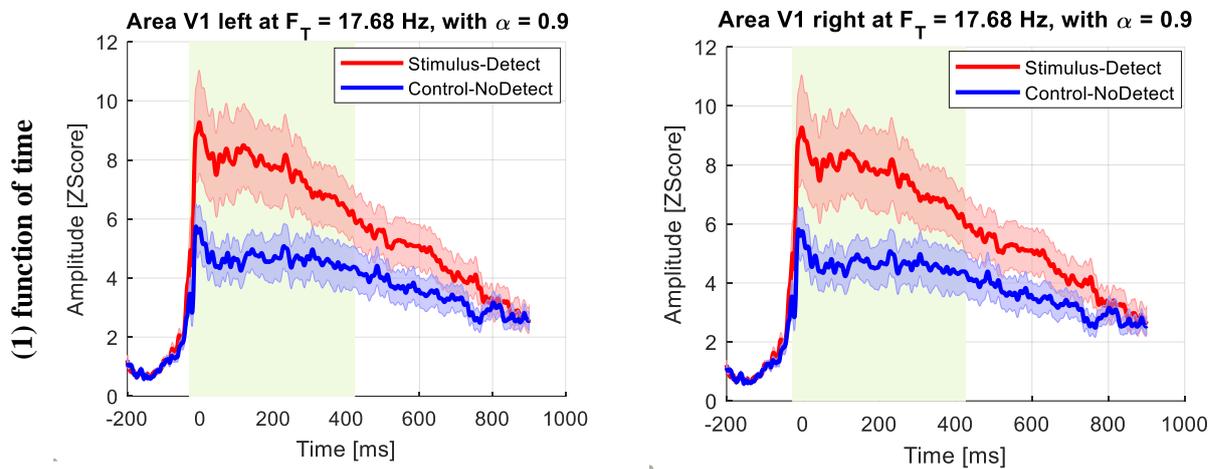


Figure 74. Pour l'aire V1, avec le paramètre $\alpha = 0,9$: grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz. Gauche : hémisphère gauche et droit : hémisphère droit. La zone surlignée en vert représente le segment significatif après analyse statistique par des tests de permutations.

Pour l'hémisphère gauche, dans cette fenêtre de temps [-30 - 422] ms, l'amplitude de l'EFRP était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($7,56 \pm 1,20$) comparée à la condition Control-NoDetect ($4,63 \pm 0,59$) (Figure 74, gauche). Pour l'hémisphère droit, dans cette fenêtre de temps [-27 - 422] ms, l'amplitude de l'EFRP était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($7,55 \pm 1,19$) comparée à la condition Control-NoDetect ($4,62 \pm 0,59$) (Figure 74, droit).

Aire visuelle primaire V2

Dans l'aire V2, indépendamment de l'hémisphère, les tests de permutations n'ont pas révélé de différences significatives dans l'amplitude de l'EFRP entre les conditions Stimulus-Detect et Control-NoDetect (Figure 75).

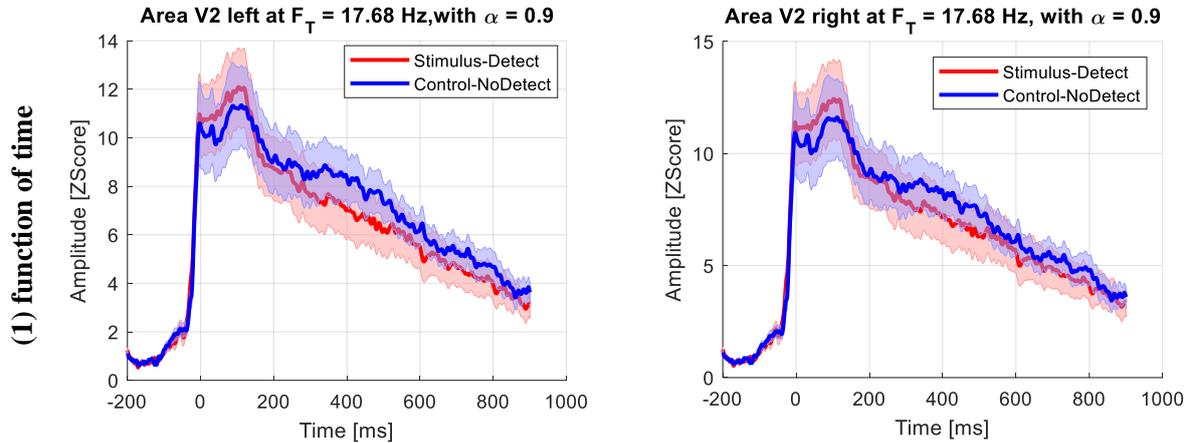


Figure 75. Pour l'aire V2, avec le paramètre $\alpha = 0,9$: grand moyennage pour le potentiel évoqué à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz. Gauche : hémisphère gauche et droit : hémisphère droit.

Aire sensible au mouvement MT/V5

Dans l'aire MT/V5, les tests de permutations ont révélé une différence significative dans l'amplitude de l'EFRP, entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect, dans la fenêtre de temps [-18 - 16] ms ($p = 0,010$) pour l'hémisphère gauche et dans la fenêtre de temps [-22 - 25] ms ($p = 0,005$) pour l'hémisphère droit.

Pour l'hémisphère gauche, dans cette fenêtre de temps précoce [-18 -16] ms, l'amplitude de l'EFRP était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($4,15 \pm 0,62$) comparée à la condition Control-NoDetect ($2,95 \pm 0,34$) (Figure 76, gauche). Pour l'hémisphère droit, dans cette fenêtre de temps précoce [-22 - 25] ms, l'amplitude du potentiel évoqué était en moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect ($4,30 \pm 0,62$) comparée à la condition Control-NoDetect ($2,85 \pm 0,31$) (Figure 76, droit).

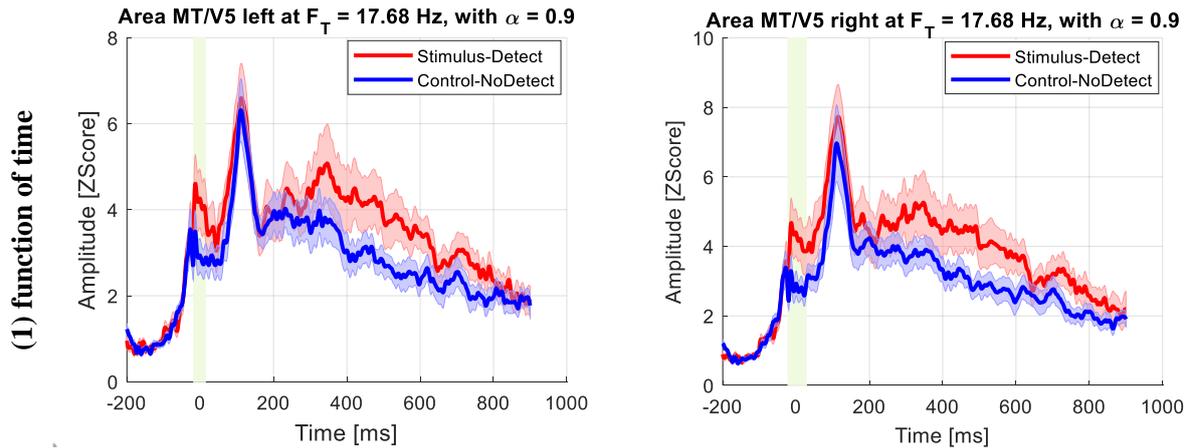


Figure 76. Pour l'aire MT/V5, avec le paramètre $\alpha = 0,9$: grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz. Gauche : hémisphère gauche et droit : hémisphère droit. Les zones surlignées en vert représentent les segments significatifs après analyse statistique par des tests de permutations.

Aire oculomotrice FEF

Dans l'aire FEF, indépendamment de l'hémisphère, les tests de permutations n'ont pas révélé de différences significatives dans l'amplitude de l'EFRP entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect, lorsque la taille de la saccade était fixée à $3,25^\circ$ (Figure 77).

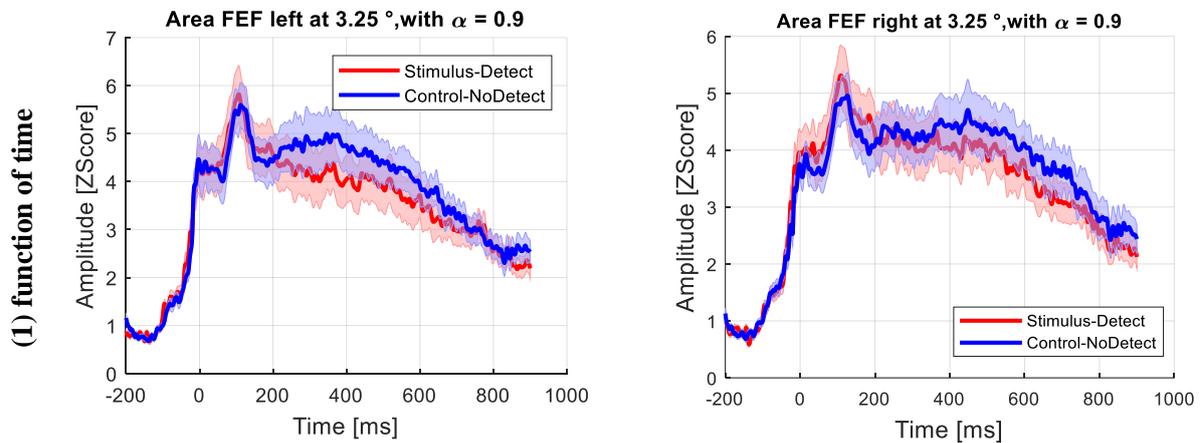


Figure 77. Pour l'aire FEF, avec le paramètre $\alpha = 0,9$: grand moyennage pour le potentiel évoqué à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la taille de la saccade était fixée à $3,25^\circ$. Gauche : hémisphère gauche et droit : hémisphère droit.

5. Impact de la délimitation des aires visuelles sur les résultats EEG de la tâche de perception intra-saccadique avec la méthode MNE

Ces résultats sur l'impact de la délimitation des aires visuelles sur les résultats EEG de la tâche de perception intra-saccadique avec la méthode MNE sont à mettre en lien avec le Chapitre 8. Pour cela, l'EFRP a également été reconstruit avec la méthode MNE, dans la fROI MT/V5, dans l'hémisphère gauche et dans l'hémisphère droit, issue de notre expérience de localisation fonctionnelle des aires visuelles (cf. Chapitre 9).

Ainsi, dans l'aire fROI MT/V5 sur l'hémisphère gauche, les tests de permutations n'ont pas révélé de différences significatives dans l'amplitude de l'EFRP entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect, quelle que soit la fenêtre temporelle.

Dans l'aire fROI MT/V5 sur l'hémisphère droit, les tests de permutations ont révélé une différence qui avait tendance à être significative entre l'EFRP dans la condition Stimulus-Detect et celui dans la condition Control-NoDetect, pour la fenêtre temporelle précoce [100 - 172] ms ($p = 0,062$) (Figure 78, droit).

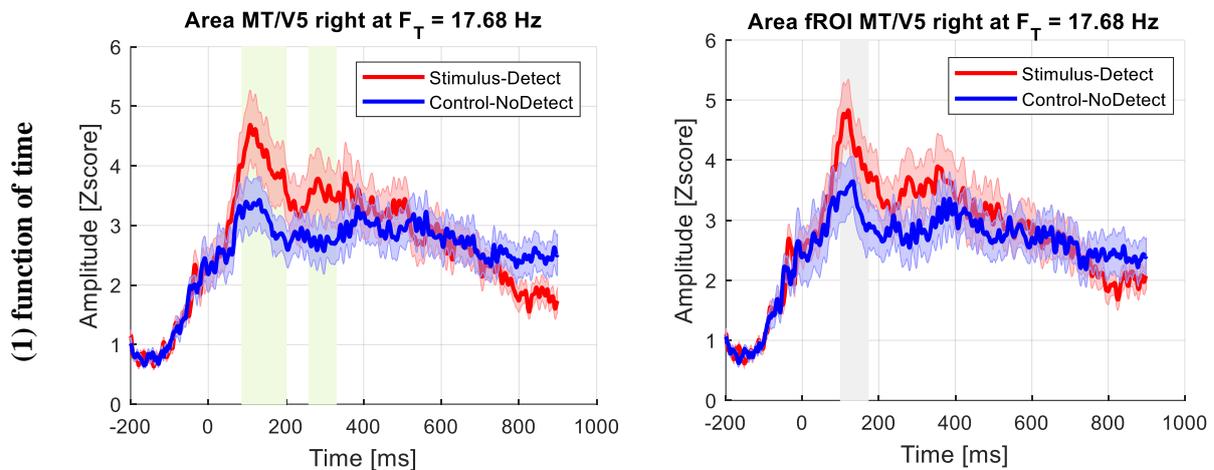


Figure 78. Pour l'aire MT/V5, grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz. Gauche : avec l'aire MT/V5 issue de l'atlas de Jülich et droit : avec la fROI issue des expériences de localisation fonctionnelle.

6. Conclusion

Pour conclure, ce chapitre visait à décrire les résultats EEG dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources, de la 2^{ème} étude de perception intra-saccadique du mouvement. La discussion de l'ensemble de ces résultats est présentée dans le chapitre suivant (Chapitre 12).

En résumé, les résultats ont montré dans l'espace des électrodes :

- (1) pour le cluster MO : une composante précoce, associée à la composante N1 qui ne variait pas en fonction de la fréquence F_T ;
- (2) pour le cluster MCP : une composante tardive, associée à la composante P300 avec qui ne variait pas en fonction de la fréquence F_T ;
- (3) pour le cluster MFC : pas de différences significatives ;

Dans l'espace des sources, avec la méthode MNE, les résultats ont montré :

- (1) pour les aires V1 et V2 :
 - sur l'hémisphère gauche : une composante positive précoce et une composante positive tardive ;
 - sur l'hémisphère droit : une composante positive précoce ;
- (2) pour l'aire V3 : indépendamment de l'hémisphère, une composante positive précoce ;
- (3) pour l'aire MT/V5 :
 - sur l'hémisphère gauche : pas de différences significatives ;
 - sur l'hémisphère droit : une composante positive précoce qui variait en fonction de la fréquence F_T (différence significative entre 16 et 20 Hz) et une composante positive tardive qui variait en fonction de la fréquence F_T (différence significative entre 14 et 18 Hz) ;
- (4) pour l'aire IPS :
 - sur l'hémisphère gauche : une composante positive très précoce ;
 - sur l'hémisphère droit : pas de différences significatives ;
- (5) pour les aires FEF, V4v et PHC : indépendamment de l'hémisphère, pas de différences significatives.

Dans l'espace des sources, avec la méthode S4, les résultats ont montré :

- (1) au niveau spatial :
 - lorsque $\alpha = 0,9$, la probabilité que les sources corticales qui maximisent le contraste soient dans les aires d'intérêt était forte pour les aires oculomotrices FEF, IPS et pour l'aire MT/V5 par rapport à la probabilité de référence. Pour les autres aires, cette probabilité était toujours en dessous de la probabilité de référence.

(2) au niveau temporel :

- pour l'aire V1 : indépendamment de l'hémisphère, une composante positive très précoce
- pour l'aire MT/V5 : indépendamment de l'hémisphère, une composante positive très précoce ;
- pour l'aire V2 et l'aire FEF : pas de différences significatives ;

Sur l'impact de la délinéation, les résultats ont montré qu'il n'y avait pas de différences significatives entre les deux conditions dans la fROI MT/V5, indépendamment de l'hémisphère.

Chapitre 13 : Discussion des résultats oculométriques, comportementaux, EEG et méthodologiques (2^{ème} étude)

Ce dernier chapitre a pour objectif de discuter des résultats oculométriques, comportementaux, EEG, analysés à la fois dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources et méthodologiques. Nous concluons cette discussion par les limites de cette étude.

1. Introduction

Dans notre première étude, nous avons montré que : (1) les aires visuelles primaires V1-V2 et l'aire MT/V5, localisées le long de la voie magnocellulaire, pouvaient être activées durant une saccade oculaire ; (2) ces activations étaient détectées pour un stimulus visuel optimisé pour les détecteurs sensibles au mouvement ; et (3) la perception intra-saccadique du mouvement présentait des corrélats neuronaux similaires à la perception visuelle durant la fixation. Ces résultats constituaient une première étape dans l'observation des corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement chez l'homme.

L'objectif de cette seconde étude était d'affiner ces premiers résultats. D'abord, en explorant l'implication du large réseau d'aires visuelles et oculomotrices, qui sous-tend la perception intra-saccadique du mouvement. Ensuite, en explorant l'évolution de l'activité des aires visuelles en fonction de la fréquence rétinienne et celle des aires oculomotrices en fonction de la taille de la saccade. Au niveau méthodologique, nous avons utilisé : (1) la surface corticale individuelle issue de l'IRM anatomique acquise lors de l'expérience de localisation fonctionnelle ; et (2) deux méthodes de reconstruction de sources : la méthode classique MNE et la méthode S4 informée par IRMf.

Notre hypothèse de l'activation des aires visuelles de la voie magnocellulaire (V1, V2, V3 et MT/V5), devrait se traduire par une différence au niveau de l'amplitude de l'EFRP entre la condition Stimulus-Detect, dans laquelle le participant avait perçu le mouvement du stimulus pendant la saccade et la condition Control-NoDetect, dans laquelle il ne l'avait pas perçu. De plus, nous nous attendions à une modulation de l'amplitude de l'EFRP par la fréquence rétinienne avec des différences d'amplitudes plus marquées dans la plage optimale de fréquence pour la perception intra-saccadique du mouvement, entre 15 et 25 Hz selon Castet & Masson, (2000). Rappelons que d'un point de vue méthodologique, nous avons introduit la fréquence temporelle F_T comme covariable dans les régressions Splines pour analyser les activités en fonction de la fréquence rétinienne dans la condition Stimulus-Detect, tout en

contrôlant les mouvements oculaires (taille de la saccade) dans la condition Control-NoDetect. Cette fréquence F_T était la fréquence rétinienne F_R dans la condition Stimulus-Detect et représentait, pour la condition Control-NoDetect, simplement une fréquence temporelle dont les valeurs ont été calculées avec les mêmes tailles de saccade. Mais ce n'était pas la fréquence rétinienne F_R dans la condition Control-NoDetect car dans cette condition, le stimulus allait dans la direction opposée à la saccade. Ainsi, dans la discussion des résultats pour la condition Stimulus-Detect, on notera simplement « fréquence rétinienne ».

A l'inverse, aucune différence dans l'amplitude de l'EFRP ne devrait être observée entre les deux conditions, pour les aires visuelles situées sur la voie parvocellulaire (V4v et PHC) non-sensibles au mouvement. De même pour les aires oculomotrices (FEF et IPS) puisque les mouvements oculaires étaient les mêmes dans les deux conditions.

2. Oculométrie et comportemental

Nous avons montré que la taille de saccade moyenne ($3,18^\circ$) et la vitesse pic moyenne ($246^\circ/\text{s}$), dans la condition où le mouvement du stimulus était perçu pendant la saccade (i.e. Stimulus-Detect) étaient cohérentes avec celles rapportées par Castet & Masson, (2000), soit une taille de saccade d'environ 4° , pour une vitesse pic d'environ $250^\circ/\text{s}$. Toujours en cohérence avec ces résultats, les tailles et les vitesses pics des saccades étaient plus élevées dans la condition Stimulus-Detect comparée aux conditions Stimulus-NoDetect et Control-NoDetect.

Dans cette 2^{ème} étude, nous avons modifié la condition Control en changeant l'orientation et la direction du stimulus afin de maximiser la différence de fréquence rétinienne entre les conditions Stimulus et Control. En effet, la direction du stimulus étant dans le sens opposé à la saccade dans la condition Control, l'écart de vitesse entre la vitesse du stimulus et la vitesse de l'œil augmente et la fréquence rétinienne est repoussée vers les hautes fréquences, hors de la bande passante des détecteurs sensibles au mouvement de la voie magnocellulaire (Foster et al., 1985; Hawken et al., 1996). Cependant, suite à ce changement, nous avons observé un nombre plus important d'essais marqués comme détectés (i.e. Detect) dans la condition Control (360 essais, i.e. environ 12 essais par participant) comparé à notre 1^{ère} expérience (21 essais, i.e. environ 1 essai par participant). De plus, cinq participants avaient un nombre d'essais particulièrement élevé dans la condition Control-Detect, supérieur à 43 essais. Ces essais ne pouvaient pas s'interpréter comme des erreurs au vue de leur nombre. Un trait caractéristique dans le comportement oculaire de ces cinq participants expliquait ce nombre

important d'essais en Control-Detect. Soit les participants faisaient des saccades trop grandes qui dépassaient le point vert d'arrivée et ils revenaient alors en arrière avec cette saccade (de la droite vers la gauche). Soit les participants faisaient plusieurs saccades pour arriver au point vert et les trajectoires de ces saccades étaient non-rectilignes. Dans les deux cas, ce comportement oculaire impliquait des saccades dans la direction inverse (de la droite vers la gauche) à la direction initialement demandée (de la gauche vers la droite). Le participant percevait donc le mouvement du stimulus dans ces essais, si la vitesse pic de la saccade était suffisante. Il devait s'agir d'une perception très fugace d'un mouvement dans le sens opposé qui induisait en erreur le participant. De plus, pour ces cinq participants, le nombre d'essais dans la condition Control-Detect était globalement plus élevé dans le premier bloc au début de l'expérience. Nous expliquons cela par le fait que ce premier bloc leur aurait servi de bloc d'ajustement pour mieux se concentrer sur la saccade oculaire unique à réaliser pour aller du point de fixation de départ (point rouge) à la cible (point vert). Par la suite, pour tous les participants, ces essais dans la condition Control-Detect ont été retirés de nos analyses.

Au niveau comportemental, pour la condition Stimulus, nous nous attendions à retrouver une courbe de probabilité de détection en fonction de la fréquence rétinienne en forme de U inversé comme celle décrite par Castet & Masson, (2000). Selon la taille de la saccade, trois types de perception étaient possibles : pas de perception (petites saccades), perception du mouvement du stimulus (saccades moyennes) et perception d'un « flash » (grandes saccades). Nos résultats sur les motifs de détection ont démontré qu'aucun participant n'avait eu cette perception de « flash » pour les grandes saccades. Notons que durant le debriefing après l'expérience, cette perception n'avait pas été reportée par les participant. En effet, il est difficile de faire la différence entre la perception du stimulus en mouvement et la perception du stimulus « flashé » car cette différence est ténue. En prenant en compte mon expérience personnelle, il m'aura fallu un apprentissage assez long, répété et ciblé sur ce percept pour bien faire la distinction entre ces deux perceptions. Ainsi, il est compréhensible que les participants n'aient pas réussi à faire la différence entre ces deux perceptions dans le cas de cette étude car l'apprentissage de la perception du « flash » nécessite un entraînement plus long sur la tâche.

Deux motifs de détection ont été observés dans la condition Stimulus. Le premier motif de détection était ordonné, avec comme attendu, des essais non-détectés pour des saccades de petite taille et des essais détectés pour des saccades de grande taille. Le second motif de détection était moins ordonné, avec des essais détectés et non-détectés mélangés et répartis sur l'ensemble des tailles de saccade. De ce fait, dû à la variabilité des motifs de détection en fonction des participants, nous avons choisi de ne pas estimer la courbe de probabilité de

détection en fonction de la fréquence rétinienne. Une telle courbe de probabilité de détection aurait été quasiment plate et donc, difficile à interpréter.

3. EEG

3.1. Méthodologie d'estimation des EFRP

Dans cette étude, nous avons estimé l'EFRP, synchronisé sur l'apparition de la fixation principale, par déconvolution utilisant une régression par Spline adaptative afin de prendre en compte comme covariable, la fréquence rétinienne ou la taille de la saccade dans l'estimation. Le choix a été fait d'estimer l'EFRP car les composantes des potentiels évoqués qui nous intéressaient, comme la composante Lambda, étaient synchronisées sur le début de la fixation (Barlow & Cigánek, 1969; Jagla et al., 2007). Ainsi, le temps $t = 0$ dans notre étude correspondait au début de la fixation et il devenait possible d'effectuer l'analyse de l'EFRP en fonction de la covariable pour un temps t fixé.

Concernant les covariables, nous avons choisi la fréquence rétinienne suite aux résultats de Castet & Masson, (2000) qui avaient montré que cette fréquence était médiatrice de la perception intra-saccadique du mouvement. Pour pouvoir comparer à taille de saccade équivalente avec la condition Control-NoDetect, la régression Spline a été réalisée avec la fréquence F_T comme covariable. Pour le cluster MFC et les aires oculomotrices FEF et IPS, la taille de la saccade avait été choisie comme covariable car il est connu que ces deux aires ont une organisation topographique (Bruce et al., 1985; Silver & Kastner, 2009). Nous avons alors effectué deux types d'analyse. Dans la première analyse, la covariable était fixée et nous avons étudié l'évolution de l'EFRP en fonction du temps. Pour trouver les fenêtres de temps où il y avait des différences significatives entre nos deux conditions, nous avons utilisé des tests pairés de permutations, avec correction par clusters pour comparaisons multiples (Maris & Oostenveld, 2007; Nichols & Holmes, 2002). Dans la seconde analyse, le temps était fixé (déterminé dans l'analyse précédente) et nous avons étudié l'évolution de l'amplitude de l'EFRP en fonction de la covariable. Pour trouver les fenêtres de covariable (i.e. de fréquence ou de taille de saccade) où il y avait des différences significatives, nous avons utilisé des tests pairés de permutations, avec correction FDR pour comparaisons multiples.

En analysant les distributions de ces deux covariables, nous avons observé une grande variabilité dans la distribution de la fréquence rétinienne et de la taille de la saccade sur l'ensemble des participants. Aux extrémités de ces distributions, les estimations étaient moins précises et plus bruitées car il y avait beaucoup moins de données disponibles. Par conséquent,

nous avons choisi de prendre une distribution de fréquences entre 5 et 35 Hz et une distribution de tailles de saccade entre 2 et 4°, afin d'avoir une bonne estimation de l'amplitude en fonction de ces plages de fréquences ou de tailles de saccades. Lorsque la covariable était fixée, la fréquence rétinienne était égale à 17,68 Hz par calcul de la moyenne de la médiane de la distribution dans la condition Stimulus-Detect. De la même manière, la taille de la saccade était égale à 3,25° par calcul de la moyenne de la médiane de la distribution dans la condition Stimulus-Detect. Comme indiqué précédemment, les distributions de ces deux covariables étaient aussi cohérentes avec les résultats de Castet & Masson, (2000).

3.2. Dans l'espace des électrodes

Trois clusters spécifiques avaient été sélectionnés dans l'espace des électrodes pour les analyses : (1) le cluster MO car il était situé sur la région occipitale centrale proche des aires visuelles primaires ; (2) le cluster MCP car il était situé sur la région pariéto-centrale et permettait de mettre en évidence la composante P300 (Hruby & Marsalek, 2003) ; et (3) le cluster MFC car il était situé sur la région frontale centrale proche de l'aire oculomotrice FEF. Comme dans la 1^{ère} étude, nos résultats EEG dans l'espace des électrodes ont permis de mettre en évidence que la perception intra-saccadique du mouvement activait séquentiellement des processus visuels révélateurs d'un traitement visuel lié à une tâche de discrimination et de prise de décision. Nos résultats ont montré la présence des composantes précoces Lambda et N1 sur le cluster MO ainsi que celle de la composante tardive P300 sur le cluster MCP.

Dans la 1^{ère} étude, nous avons observé et interprété ces deux composantes précoces (Lambda et N1) comme un ensemble, le complexe Lambda-N1, plutôt que distinctes l'une de l'autre car il est connu qu'elles partagent des sources corticales communes et apparaissent de manière séquentielle au niveau temporel (Di Russo, 2003; Di Russo et al., 2005; Kazai & Yagi, 2003). Cette caractéristique a été retrouvée dans les résultats de la 2^{ème} étude sur le cluster MO. Sur ce cluster, nous avons observé une composante Lambda, sans différences significatives entre les deux conditions, qui reflète l'entrée d'une nouvelle information dans le cortex visuel. Celle-ci était suivie d'une forte composante N1, dans la condition Stimulus-Detect uniquement, connue pour être associée à un processus cognitif de discrimination visuelle entre un stimulus attendu et un stimulus non-attendu (Hillyard & Anllo-Vento, 1998; Vogel & Luck, 2000). Concernant la comparaison entre les conditions Stimulus-NoDetect et Control-NoDetect, comme attendu, il n'y avait pas de différences significatives dans l'amplitude de l'EFRP entre -200 et 900 ms, entre ces deux conditions.

Ensuite, la composante plus tardive P300 a été observée sur le cluster MCP, dans les conditions Stimulus-Detect et Stimulus-NoDetect. Cette composante tardive P300 est connue pour être révélatrice d'un processus cognitif de catégorisation et de prise de décision (Hruby & Marsalek, 2003). Ainsi, la présence de cette composante tardive P300 mettait en évidence la détection par les participants du mouvement du stimulus pendant la saccade avec une prise de décision sur la nature (en termes de mouvement) du stimulus. La présence de cette composante dans la condition Stimulus-NoDetect dans l'EFRP reconstruit à 17.68 Hz qui est une fréquence rétinienne optimale pour percevoir le mouvement du stimulus questionne. Une interprétation possible serait que les participants auraient perçu le mouvement du stimulus pendant la saccade. Cependant cette perception aurait été plus fugace et moins évidente, comparée à leur perception du mouvement du stimulus dans la condition Stimulus-Detect et auraient donc marqué l'essai comme non-déTECTé. Ainsi, cette condition Stimulus-NoDetect n'était pas totalement homogène en termes de perception et pouvait comporter des essais pour lesquels les participants avaient eu une perception fugace du mouvement et des essais où ils n'avaient rien perçu.

Pour ces deux composantes et pour les deux conditions Stimulus-Detect et Control-NoDetect, nos résultats ont également démontré que l'amplitude de l'EFRP était constante en fonction de la fréquence rétinienne. Cela s'explique par des facteurs méthodologiques. Nous savons que la vitesse pic est reliée de façon non-linéaire à la taille de la saccade et que la fréquence rétinienne est reliée linéairement à la vitesse pic de la saccade. Quand la taille de la saccade diminue, la fréquence rétinienne augmente et inversement. Dans notre étude, lorsque la fréquence rétinienne était fixée à une valeur donnée, il y avait de manière sous-jacente, non pas une seule taille de saccade mais une distribution de tailles de saccade et de même, lorsque la taille de la saccade était fixée à une valeur donnée, il y avait de manière sous-jacente, une distribution de fréquences. Le fait d'avoir des tailles de saccade différentes associées à une valeur fixe de fréquence rétinienne s'explique par la variabilité de la séquence principale intra- et inter-participants. Ainsi, via deux régressions Splines unidimensionnelles, il n'était donc pas possible d'étudier indépendamment ces deux covariables (fréquence rétinienne et taille de saccade). De ce fait, nous avons fait l'hypothèse d'effets d'interaction entre ces deux covariables, qui par compensation, se traduisaient par une amplitude constante de l'EFRP en fonction de la fréquence rétinienne.

Enfin, concernant le cluster MFC, comme attendu il n'y avait pas de différences au niveau de l'amplitude de l'EFRP, entre -200 et 900 ms, que le participant ait perçu (Stimulus-Detect) ou non (Control-NoDetect) le mouvement du stimulus pendant la saccade.

En conclusion, ces premiers résultats dans l'espace des électrodes ont démontré la présence d'une composante précoce (le complexe Lambda-N1) et d'une composante plus tardive (la composante P300), toutes deux associées à des processus cognitifs de discrimination, de catégorisation et de prise de décision, lorsque le mouvement du stimulus visuel était perçu pendant la saccade. Ces résultats dans l'espace des électrodes nous ont permis, pour la suite de nos analyses dans l'espace des sources, de distinguer deux périodes temporelles pour contraindre les analyses statistiques. Une période précoce, entre -200 et 200 ms, et une période tardive, entre 200 et 600 ms. Ensuite, nous avons seulement étudié le contraste Stimulus-Detect vs. Control-NoDetect dans l'espace des sources du fait de l'ambiguïté de perception dans la condition Stimulus-NoDetect. Avec ce contraste, nous étions sûrs de comparer une condition où les participants avaient perçu le mouvement du stimulus pendant la saccade avec une condition où les participants ne l'avaient pas perçu.

3.3. Dans l'espace des sources avec la méthode MNE

Nous avons ensuite reconstruit l'EFRP obtenu dans l'espace des électrodes dans l'espace des sources avec la méthode MNE. Plusieurs aires visuelles et oculomotrices ont été choisies car connues pour être impliquées dans le réseau sous-tendant la perception intra-saccadique du mouvement. Nous avons aussi rajouté deux aires sur la voie parvocellulaire, l'aire V4v et le PHC qui nous servaient d'aires de « contrôle ». Ces aires étaient divisées en hémisphère gauche et en hémisphère droit. Le reconstruction de sources a été effectuée sur les aires latéralisées puisque nous avons obtenu, dans l'espace des électrodes, des activités latéralisées du fait de la direction de la saccade. De plus, dans les aires visuelles primaires V1-V2 (Wandell et al., 2007) et dans l'aire V3 (Arcaro & Kastner, 2015), il est connu que les hémisphères s'activent lorsque leur hémichamp controlatéral est stimulé. Pour l'aire MT/V5, lorsqu'un mouvement est perçu, des études ont montré qu'il y avait des activations bilatérales dans les deux hémisphères avec une activation plus importante dans l'hémisphère controlatéral à l'hémichamp stimulé (R. Tootell et al., 1995; Zeki et al., 1991).

Dans l'espace des sources, nous avons observé, comme dans l'espace des électrodes, une distinction temporelle dans l'activité des sources reconstruites dans les aires visuelles le long de la voie magnocellulaire : une période précoce incluant le complexe Lambda-N1 et une période tardive incluant la composante P300 lorsque le mouvement était perçu.

Aires visuelles le long de la voie magnocellulaire

Le long de la voie magnocellulaire, nous avons d'abord observé une activité précoce dans les aires visuelles primaires V1 et V2. Cette activité se traduisait par une déviation positive entre les deux conditions, avec une amplitude moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect comparée à la condition Control-NoDetect. Plus précisément, dans l'aire visuelle primaire V1, la latence de cette activité précoce positive était similaire entre les deux hémisphères (environ 50 ms) mais celle-ci était plus large (92 ms) dans l'hémisphère gauche comparé à l'hémisphère droit (43 ms). Des études ont montré que les sources corticales à l'origine de la composante Lambda se trouvaient dans le cortex occipital (Dimigen et al., 2009; Green, 1957; Scott et al., 1967). Cette activité positive précoce que l'on observe dans cette aire visuelle primaire V1 a été interprétée comme contribuant en partie au complexe Lambda-N1, et significative de l'arrivée d'une nouvelle information dans le cortex visuel. En effet, dans la condition Stimulus-Detect, les participants percevaient le mouvement du stimulus pendant la saccade, ce qui constituait une nouvelle information entrant dans le système visuel. L'intégration de cette nouvelle information (i.e. le stimulus en mouvement) dans le système visuel se faisait durant la saccade, au moment où l'œil avait une vitesse compatible avec la perception du mouvement. Les données oculomotrices ont montré que la vitesse pic de la saccade était plutôt à un moment où l'œil avait traversé le centre de l'écran et se trouvait dans l'hémichamp visuel droit. Une activité positive précoce fortement exprimée dans l'hémisphère gauche, correspond bien à une stimulation dans le champ visuel controlatéral. Cette activité précoce positive a aussi été observée au niveau de l'aire visuelle primaire V2 avec une latence (environ 50 ms) et une largeur (environ 100 ms) similaires entre les deux hémisphères. De la même manière, cette activité précoce positive a été interprétée comme contribuant en partie au complexe Lambda-N1 et significative de l'arrivée d'une nouvelle information dans le cortex visuel. Comparé à l'aire visuelle primaire V1, le temps d'intégration de l'information était sensiblement le même, avec une latence de 50 ms environ. Cela est cohérent avec des études chez le singe qui ont montré que le temps de passage moyen de l'information entre l'aire visuelle primaire V1 et l'aire visuelle primaire V2 était de moins de 10 ms en moyenne (Nowak et al., 1995 ; Nowak & Bullier, 1997) grâce au temps de conduction axonale qui est de 1,1 ms en moyenne entre ces deux aires (Girard et al., 2001).

Ensuite, toujours sur les aires visuelles primaires V1 et V2, une activité tardive a été observée dans l'hémisphère gauche, sous la forme d'une déviation positive entre les deux conditions. L'amplitude moyenne était plus élevée dans la condition Stimulus-Detect comparée

à la condition Control-NoDetect. Cette activité tardive différenciée entre les deux conditions a été interprétée comme contribuant en partie à la composante P300 observée dans l'espace des électrodes, signifiant une prise de décision sur la nature du stimulus (ici, le mouvement du stimulus) durant la saccade. En effet, les sources corticales à l'origine de la composante P300 ont été identifiées dans de nombreuses régions du cerveau comme la jonction temporo-pariétale, le cortex pariéto-occipital, préfrontal et les régions temporales médianes (Kiss et al., 1989; Linden, 2005; McCarthy & Wood, 1987). De la même manière, l'activité positive tardive a été observée principalement dans l'hémisphère gauche. En prenant en compte le temps d'intégration de l'information du stimulus en mouvement, la prise de décision se faisait plutôt dans une fenêtre de latence tardive de l'EFRP (i.e. dans la 2^{ème} partie de la fixation) et donc dans l'hémichamp visuel droit. C'est pourquoi, l'activité positive liée à cette prise de décision était observée dans l'hémisphère gauche, controlatéral à l'hémichamp visuel droit.

Ces résultats dans les aires visuelles primaires V1 et V2 étaient très similaires, avec par exemple, des latences des activités quasi-identiques. Nous expliquons cela par le fort taux de recouvrement de ces aires sur la surface corticale, avec en moyenne 80 % de recouvrement entre ces deux aires au travers des participants. Ce fort taux de recouvrement est le résultat de notre choix du seuillage à 40 % de la carte de probabilité de l'atlas probabiliste de Jülich (Amunts et al., 2020). Ce choix avait été fait, basé sur la littérature, en lien avec notre étude pour évaluer la délimitation fonctionnelle des aires visuelles par un protocole rapide de localizers en IRMf (cf. Chapitre 8). Il ne permettait pas d'obtenir la spécificité de l'aire visuelle primaire V1 par rapport à l'aire visuelle primaire V2 et inversement.

En poursuivant le long de la voie magnocellulaire, nos résultats ont montré que l'activité précoce positive observée dans les aires visuelles primaires V1 et V2, se propageait dans l'aire visuelle V3. Cette activité positive précoce avait une latence (environ 55 ms) et une largeur (environ 100 ms) similaires entre les deux hémisphères. Le délai de propagation de cette activité positive précoce, entre les aires visuelles primaires et l'aire V3, était de 5 ms environ, en cohérence avec les résultats de Inui & Kakigi, (2006). Ces auteurs avaient montré que le délai de passation de l'information entre les aires visuelles primaires et l'aire V3 était de 4-5 ms chez l'homme. Dans cette aire V3, nous n'observons plus l'activité positive tardive observée dans les aires visuelles primaires V1 et V2.

Toujours en progressant le long de la voie magnocellulaire, nos résultats ont montré que ces activités positives précoces et tardives atteignaient l'aire MT/V5, au niveau de l'hémisphère droit. Si l'aire MT/V5 code principalement l'hémichamp visuel controlatéral (Tootell et al., 1995; Van Essen et al., 1982), des études ont montré une dominance de l'hémisphère droit de

l'aire MT/V5 dans la perception des trajectoires de mouvement (Boulinguez et al., 2003; Hollants-Gilhuijs et al., 2000). Cette dominance de l'hémisphère droit de l'aire MT/V5 a également été montrée chez des patients souffrant de lésions dans le cortex pariétal et qui avaient une négligence des objets situés dans l'hémichamp visuel controlatéral au site de lésion. Plus précisément cette négligence était accentuée lorsque la lésion se situait dans l'hémisphère droit, avec des patients qui montraient, en plus de la négligence des objets dans l'hémichamp visuel gauche controlatéral, une négligence pour les objets situés dans l'hémichamp visuel droit ipsilatéral (Battelli et al., 2001; Heilman & Van Den Abell, 1980; Weintraub & Mesulam, 1987). De plus, nous savons que la composante Lambda est latéralisée en fonction de la direction de la saccade, avec une activation de l'hémisphère droit lorsque la saccade était faite de la gauche vers la droite (Dandekar et al., 2012; Skrandies & Laschke, 1997a), comme c'était le cas dans notre étude. Il était alors cohérent de retrouver des activations positives sur l'hémisphère droit de l'aire MT/V5 avec notamment une activité positive précoce étant interprétée comme contribuant en partie au complexe Lambda-N1. Comme pour les aires visuelles primaires V1 et V2, l'activité tardive différenciée que nous avons observée sur l'hémisphère droit de l'aire MT/V5 a été interprétée comme contribuant en partie à la composante P300 observée dans l'espace des électrodes, avec une prise de décision sur le mouvement du stimulus durant la saccade. Cela est en lien avec des études précédentes qui ont montré que les sources corticales de la composante P300 se trouvaient, entre autres, au niveau de la jonction temporo-pariétale, proches de l'emplacement de l'aire MT/V5 (Kiss et al., 1989; Linden, 2005; McCarthy & Wood, 1987). Concernant le temps de passage de l'information, la latence pour l'activité précoce était de 87 ms, soit environ 35 ms après le traitement de l'information dans les aires visuelles primaires. Cela est consistant avec des études précédentes qui ont montré que la latence de la réponse des neurones à une stimulation visuelle était en moyenne de 75 ms dans l'aire MT/V5 et de 55 ms dans l'aire visuelle primaire V1 (pour des revues voir : Bullier, 2001; Fahle & Greenlee, 2003). Cependant, nous avons observé que la latence de l'activité tardive positive, de 259 ms, était plus précoce que la latence de l'activité tardive observée dans les aires visuelles primaires V1 et V2, d'environ 325 ms. Ainsi, à l'inverse de l'activité précoce qui se propage graduellement des aires visuelles primaires aux aires extra-striées, l'activité tardive apparaîtrait d'abord dans l'aire extra-striée MT/V5 avant de se propager par des connexions descendantes, aux aires visuelles primaires. En effet, il est connu, que les neurones de certaines aires visuelles comme l'aire MT/V5 ou oculomotrices comme le FEF, sont activés suffisamment tôt pour influencer ensuite les neurones des aires visuelles primaires V1 et V2 (Bullier, 2001; Nowak & Bullier, 1997). Cela a également été

confirmé par des études avec enregistrements en EEG couplés MEG qui ont montré que les signaux de mouvement provenant de stimuli rapides atteignaient l'aire MT/V5 avant d'atteindre les aires visuelles primaires (Beckers & Zeki, 1995; Ffytche et al., 1995; Gaglianese et al., 2012; Schoenfeld et al., 2002).

En outre, nous avons également montré que l'amplitude de ces activités précoces et tardives dans l'aire MT/V5 sur l'hémisphère droit étaient modulées par la fréquence rétinienne. L'amplitude moyenne était plus élevée dans la condition Stimulus-Detect comparée à la condition Control-NoDetect. La différence entre les amplitudes de ces deux conditions était d'autant plus importante dans la fenêtre de fréquences rétiniennes entre 16 et 20 Hz pour l'activité positive précoce et entre 14 et 18 Hz pour l'activité positive tardive. Ces plages de fréquences sont bien consistantes avec les résultats de Castet & Masson, (2000), pour qui la fréquence optimale pour la perception intra-saccadique du mouvement du stimulus se situait entre 15 et 25 Hz. Dans l'espace des électrodes, nous avons fait l'hypothèse de la présence d'effets d'interaction entre la taille de la saccade et la fréquence rétinienne, qui par compensation, se traduisaient par une amplitude constante de l'EFRP en fonction de la fréquence rétinienne. Or dans ce cas-là, nous observons que l'amplitude de l'EFRP n'est pas constante en fonction de la fréquence rétinienne avec : (1) un profil en cloche pour l'EFRP dans la condition Stimulus-Detect ; et (2) la présence de différences d'amplitude plus marquées dans certaines plages de fréquences. La présence de ce profil en cloche dans la condition Stimulus-Detect met bien en évidence la contribution plus importante de la perception, due à la fréquence rétinienne comparée à la contribution de la taille de la saccade. En effet, pour des fréquences rétiniennes pas assez élevées (< 16 Hz) ou au contraire, trop élevées (>20 Hz), l'amplitude de l'EFRP dans la condition Stimulus-Detect était similaire à celle dans la condition Control-NoDetect, signifiant que le mouvement du stimulus pendant la saccade n'avait pas été perçu pour ces fréquences. Au contraire, dans la fenêtre de fréquences optimale (entre 16 et 20 Hz), l'amplitude de l'EFRP dans la condition Stimulus-Detect était plus élevée comparée à celle dans la condition Control-NoDetect, signifiant que le mouvement du stimulus pendant la saccade avait été perçu.

Concernant l'aire MT/V5 sur l'hémisphère gauche nous nous attendions à avoir des activités similaires à celles observées dans l'aire MT/V5 sur l'hémisphère droit. En effet, nous savons que l'aire MT/V5 de chaque hémisphère contient une représentation complète de l'hémichamp visuel controlatéral (Tootell et al., 1995; Van Essen et al., 1982) et que la saccade se déroulant de l'hémichamp visuel gauche vers l'hémichamp visuel droit, des activités auraient dues être observées sur l'aire MT/V5 de l'hémisphère gauche. De plus, nous avons trouvé des

activités positives précoces et tardives dans l'aire MT/V5 sur l'hémisphère gauche dans notre première expérience (Nicolas et al., 2021). Nous savons néanmoins que l'activité est latéralisée en fonction de la direction de la saccade (Dandekar et al., 2012; Skrandies & Laschke, 1997a). Par exemple, Skrandies & Laschke, (1997) ont montré que la composante Lambda était latéralisée en fonction de la direction de la saccade. Lorsque les participants faisaient des saccades la gauche vers la droite, ce qui était le cas dans nos deux études, des activités positives étaient observées sur l'hémisphère droit et inversement. Cette latéralisation a été observée de manière claire dans l'espace des électrodes dans nos deux études car la correction de saccades avec l'ICA n'avait pas été implémentée. Ainsi, cette différence de latéralisation pour l'aire MT/V5 entre nos deux études peut s'expliquer par des différences méthodologiques qui ne nous permettent pas de statuer clairement sur cette latéralisation. Néanmoins cela ne remet pas en question le résultat principal que nous trouvons : l'aire MT/V5 est plus activée (dans l'hémisphère gauche ou droit) lorsque le participant perçoit le mouvement du stimulus pendant une saccade comparée à lorsqu'il ne le perçoit pas.

Aires oculomotrices

Pour les aires oculomotrices FEF (Bruce et al., 1985; Paus, 1996) et IPS (Silver & Kastner, 2009), nous avons choisi d'estimer l'EFRP en fonction de la taille de la saccade. Par exemple, des études chez le singe ont montré que la taille des saccades était représentée de façon topographique avec des petites tailles qui activaient plutôt la portion ventro-latérale de l'aire FEF tandis que les grandes tailles activaient plutôt la portion dorso-médiale de l'aire FEF (Bruce et al., 1985; Paus, 1996). Comme attendu pour l'aire FEF, nous n'avons pas trouvé de différences au niveau de l'amplitude de l'EFRP entre les deux conditions car les mouvements oculaires étaient les mêmes dans les deux conditions, avec : (1) une saccade de la gauche vers la droite ; et (2) une reconstruction de l'EFRP pour une taille de saccade de 3,25 °.

Des études ont montré que l'aire FEF comme l'aire IPS, répondait préférentiellement pour les stimuli dans l'hémichamp controlatéral (Silver & Kastner, 2009; Swisher et al., 2007). Nos résultats dans cette aire oculomotrice IPS ont montré une activité positive précoce, entre 51 et 88 ms, dans l'hémisphère gauche. A l'inverse, sur l'aire IPS droite, aucune différence dans l'amplitude de l'EFRP entre les deux conditions n'a été retrouvée.

Aires visuelles le long de la voie parvocellulaire

Le long de la voie parvocellulaire, nous avons choisi les aires V4v et le PHC comme aires de contrôle car elles ne faisaient pas partie du réseau sous-tendant la perception intra-saccadique du mouvement. Comme attendu, nos résultats ont montré qu'il n'y avait pas de différences dans l'amplitude de l'EFRP entre les deux conditions dans ces aires.

3.4. Dans l'espace des sources avec la méthode S4

Dans l'espace des sources, nous avons également utilisé la méthode S4 dans deux configurations pour analyser les données de l'expérience de perception intra-saccadique de deux manières : (1) en s'intéressant à l'information spatiale, en trouvant les régions qui contribuaient le plus à maximiser la différence entre nos deux conditions d'intérêt ; et (2) en s'intéressant au déroulement temporel de l'activité cérébrale des sources corticales dans les aires d'intérêt.

La première configuration de la méthode S4 nous a permis d'étudier l'information spatiale, notamment en regardant la probabilité que les sources qui maximisaient la différence entre nos deux conditions se trouve dans nos régions d'intérêt. Nos résultats ont montré que les aires oculomotrices FEF et IPS et l'aire MT/V5 étaient les aires qui participaient le plus à maximiser la différence entre nos deux conditions. Pour l'aire MT/V5, ceci est en cohérence avec les résultats observés dans l'espace des sources avec la méthode MNE, qui ont montré que cette aire était plus activée lorsque le participant percevait le mouvement du stimulus pendant la saccade comparé à lorsqu'il ne le percevait pas. Pour les aires oculomotrices, FEF et IPS, ce résultat est plus controversé. En effet il peut être attendu d'avoir une forte activité en tant que telle dans les aires oculomotrices puisqu'elles sont au cœur de cette perception intra-saccadique du mouvement. Par contre, il est étonnant d'observer que leur activité respective participait à l'observation du contraste entre les deux conditions d'intérêt. Pour obtenir ces résultats, l'optimisation de Pareto a été réalisée séparément sur les valeurs positives et négatives des coefficients des projecteurs spatiaux (b_k). Il y avait pour chaque vertex, autant de coefficients que de sources HCTP retenues et comme la résolution du problème inverse favorisait les solutions avec des distributions statistiques à queue lourde, résumer cette information pour chaque vertex par une moyenne n'aurait pas de sens. C'est la raison pour laquelle l'optimisation de Pareto a été proposée pour ne garder qu'un nombre très faible de vertices pour lesquels un ou plusieurs coefficients b_k ont des valeurs suffisamment positives (ou suffisamment négatives). Ce nombre des vertices gagnant l'optimisation de Pareto était faible, environ 10 %

des vertices formant l'*a priori*. En comparaison des valeurs de b_k observées dans les aires V1 et V2, celles observées dans les aires oculomotrices avaient des distributions plus étendues et de moyenne plus importante, ce qui expliquait un plus grand nombre de vertices gagnant l'optimisation de Pareto. Ainsi il y avait une plus grande proportion de valeurs extrêmes dans les aires oculomotrices. L'hypothèse serait que le processus de la séparation de sources par référence aurait amplifié les faibles différences à travers les conditions, de fait de la forte activité dans ces aires. A l'inverse, les aires sur la voie parvocellulaire (V4v et PHC) ne participaient pas à maximiser le contraste entre nos deux conditions.

La seconde configuration de la méthode S4 nous a permis d'étudier le déroulement temporel de l'activité cérébrale des sources corticales dans les aires d'intérêt. Dans l'aire visuelle primaire V1, nos résultats ont montré la présence d'une activité positive sur une large gamme de temps. Cette activité se traduisait par une déviation positive très précoce (-30 ms) entre les deux conditions, avec une amplitude moyenne plus élevée dans la condition Stimulus-Detect comparée à la condition Control-NoDetect. Cette différence très précoce, 30 ms avant le début de la fixation, (i.e. soit pendant la saccade) souligne l'effet « pop-out » de la perception du mouvement du stimulus durant la saccade. A l'inverse, dans l'aire visuelle primaire V2, nos résultats n'ont pas montré la présence d'une activité différenciée entre les deux conditions au niveau temporel. Connaissant le fort recouvrement entre les aires visuelles primaires V1 et V2, on pourrait s'attendre à retrouver également une activité différenciée entre les deux conditions dans l'aire visuelle primaire V2. Néanmoins, même si l'*a priori* IRMf était commun entre ces deux aires, le contraste employé au niveau de l'étape de séparation de sources par référence avec GEVD était différent : DiabHoriz vs. DiabVert pour l'aire V1 et DiabVert vs. DiabHoriz pour l'aire V2 (voir Chapitre 10, point 3.3). Dans cette étape de séparation de sources par référence avec GEVD, nous avons donc recherché la part du signal EEG qui maximisait le plus la différence entre des conditions différentes pour les deux aires. Ainsi, cette part du signal EEG était différente pour nos deux aires visuelles mais celle-ci était reconstruite au même endroit car l'*a priori* IRMf était quasiment le même pour les deux aires visuelles primaires.

Ensuite, concernant l'aire MT/V5, nos résultats ont montré une activité positive très précoce commençant environ 20 ms avant le début de la fixation, dans les deux hémisphères indépendamment. Cette activité se traduisait par une amplitude plus élevée dans la condition Stimulus-Detect comparée à la condition Control-NoDetect. Comme pour l'aire visuelle primaire V1, cette activité différenciée très précoce mettait en évidence l'effet « pop-out » de la perception du mouvement du stimulus durant la saccade.

Enfin, pour l'aire FEF, nos résultats étaient cohérents avec ceux précédents obtenus avec la méthode MNE. Indépendamment de l'hémisphère, il n'y avait pas de différence dans l'amplitude de l'EFRP entre les deux conditions car les mouvements oculaires étaient exactement les mêmes dans les deux conditions, avec : (1) une saccade de la gauche vers la droite ; et (2) une saccade de taille 3,25 °.

3.5. Méthodologie d'utilisation de la méthode S4

Dans le cas de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement, les données EEG et IRMf n'étaient pas disponibles. Ainsi, pour élargir le cadre d'utilisation de la méthode S4, nous avons proposé d'utiliser les *a priori* IRMf provenant d'un atlas et les *a priori* EEG provenant des expériences de localisation fonctionnelle (cf. Chapitre 9, point 3.2). Nous avons montré que les filtres spatiaux provenant de la GEVD par participant était difficile à interpréter car ils prenaient en compte l'activité EEG résiduelle, non-liée à la tâche. Par conséquent, pour améliorer ces filtres spatiaux, nous avons proposé de moyenniser les signaux EEG sur l'ensemble des participants et d'appliquer l'étape de séparation de sources avec GEVD sur ces signaux moyennés (i.e. GEVD commune). Nos résultats méthodologiques ont précédemment montré que l'utilisation de la GEVD commune améliorerait les filtres spatiaux, avec des contributions plus en accord avec l'aire visuelle que l'on cherchait à localiser. L'apport de la GEVD commune en comparaison avec la GEVD par participant se confirme également lorsque l'on regarde les résultats dans l'espace des sources avec la méthode S4. Les résultats avec la GEVD par participant n'ont pas montré les différences significatives, qui étaient présentes lorsque nous utilisons la GEVD commune. Pour l'aire MT/V5 et l'aire FEF par exemple, dans le cas de la GEVD commune, nous avons observé la présence d'une composante positive précoce bien déterminée dans les deux conditions, pouvant être interprétée comme contribuant au complexe Lambda-N1. A l'inverse, dans le cas de la GEVD par participant, cette composante positive précoce apparaissait de manière beaucoup moins claire.

De manière plus générale, la méthode S4 utilisée dans ses conditions originales permettait de localiser, au niveau spatial, les régions qui contribuaient le plus à maximiser la différence entre nos deux conditions d'intérêt. Il ne s'agissait pas de s'intéresser à l'information temporelle de l'activité, qui n'était plus interprétable en termes de potentiels évoqués. En effet, l'information temporelle était distordue dans la méthode S4 car on ne reconstruisait que la part du signal EEG qui maximisait le contraste entre nos deux conditions d'intérêt. Cela était bien mis en évidence lorsque nous utilisons les données EEG des sources HCTP avec la méthode MNE pour converger vers le déroulement temporel obtenu avec la méthode S4 (Annexe 4, Figure

6). En prenant l'ensemble des sources HCTP (i.e. les 64 sources) reprojétées dans l'espace des électrodes et reconstruites avec la méthode MNE, nous obtenions le décours temporel précédemment obtenu avec la méthode MNE. Celui-ci était interprétable en termes de potentiels évoqués avec des composantes qui se dégageaient, puisque dans ce cas-là, l'étape de la séparation de sources avec référence par GEVD devenait une opération nulle. Cependant, plus le nombre de sources HCTP était réduit (de 32 sources à i^* sources), plus l'information temporelle était distordue. Cela car progressivement, on ne reconstruisait plus que la part du signal EEG qui maximisait le plus la différence entre nos deux conditions d'intérêt.

4. Impact de la délimitation des aires visuelles sur les résultats EEG de la tâche de perception intra-saccadique avec la méthode MNE

Ici, l'objectif était de montrer l'impact d'une délimitation imprécise des aires visuelles sur les résultats EEG d'une expérience cognitive. Nous avons donc reconstruit l'EFRP avec la méthode MNE dans la fROI MT/V5 que nous avons obtenue suite à notre expérience de localisation fonctionnelle des aires visuelles en IRMf (voir Chapitre 8).

Nos résultats ont montré que l'imprécision spatiale d'une aire visuelle avait un impact sur les résultats en EEG d'une expérience cognitive. En effet sur l'hémisphère droit, l'activité positive précoce que nous avons retrouvé dans la jROI MT/V5 issue de l'atlas de Jülich, interprétée comme contribuant au complexe Lambda-N1, n'était pas significative lorsque l'on utilisait notre fROI MT/V5. De plus, l'activité positive tardive était absente lorsque l'EFRP était reconstruit dans la fROI MT/V5. Cela aurait pu conduire à conclure faussement que l'aire MT/V5 sur l'hémisphère droit n'était pas activée lorsque le participant percevait le mouvement du stimulus.

5. Limitations

Plusieurs limitations méthodologiques existent dans cette étude. La première limitation concerne le changement du stimulus dans la condition Control. Nous avons fait ce changement pour maximiser la différence de fréquence rétinienne entre la condition Stimulus et la condition Control, afin d'avoir des fréquences rétiniennes loin hors de la bande passante des détecteurs au mouvement de la voie magnocellulaire. Cependant, nous avons observé que le nombre d'essais détectés dans la condition Control était supérieur avec ce changement de direction du stimulus dans cette condition. Ainsi, pour les études suivantes sur la perception intra-saccadique du

mouvement il faudrait alors revenir avec le stimulus dans la condition Control qui se déplace de bas en haut.

La deuxième limitation concerne la condition Stimulus-NoDetect. Comme il y avait une ambiguïté de la perception dans cette condition, nous n'avons pas utilisé les essais de cette condition dans nos analyses, qui représentaient environ $\frac{1}{4}$ du nombre total d'essais. Cela était une perte en termes de « temps » d'expérience car ces essais ont été réalisés par le participant mais n'ont pas été utilisés. Pour maximiser la perception entre la condition Stimulus et la condition Control, il serait intéressant d'adapter la vitesse du stimulus en fonction de la vitesse de l'œil. Cela permettrait d'avoir un nombre moindre d'essais marqués « non-déTECTés » dans la condition Stimulus.

La troisième limitation concerne le choix d'aires d'intérêt et notamment des aires V1, V2 et V3. Comme les aires fonctionnelles issues de nos expériences de localisation fonctionnelle en IRMf n'étaient pas bien délinéées, nous avons fait le choix de prendre les aires d'intérêt dans l'atlas probabiliste de Jülich. Ce choix a pour première conséquence de ne pas pouvoir prendre en compte la variabilité inter-individuelle des aires visuelles. Ensuite, ces aires issues de l'atlas avaient été seuillées avec un seuil à 40 %, qui était trop large et pas adapté dans le cadre de cette étude. En effet, ce seuil pas assez restrictif ne nous permettait pas d'obtenir la spécificité de l'aire visuelle primaire V1 par rapport à l'aire V2 et inversement. Enfin, les aires visuelles primaires n'ont pas été subdivisées en partie dorsale/ventrale. Cette subdivision nous aurait permis de mieux mettre en évidence l'activation de la partie dorsale (vs. ventrale) des aires sur la voie magnocellulaire (vs. parvocellulaire), lors de la perception intra-saccadique du mouvement.

La quatrième limitation concerne l'utilisation de la méthode S4 que nous n'avons pas pu utiliser dans ces conditions originales avec cette expérience. Ainsi, il faudrait que cette expérience de perception intra-saccadique soit faite dans l'IRMf. Cela permettrait de mettre vraiment en évidence les régions du cerveau qui maximisent le plus la différence entre la condition Stimulus-Detect et la condition Control-NoDetect, avec des données EEG corrélées avec le signal BOLD de l'IRMf pour l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement.

Enfin, pour éviter les effets d'interaction entre la taille de la saccade et la fréquence rétinienne, nous pourrions utiliser une estimation par régression Spline adaptative en deux dimensions. Cela permettrait de croiser ces deux covariables afin de pouvoir les fixer à une taille de saccade donnée et une fréquence rétinienne pour en analyser leur interaction. Par contre cette modification algorithmiquement simple suppose un nombre plus important de fonctions

Splines dans la régression et donc un nombre plus important de paramètres à estimer nécessitant alors plus de données, c'est-à-dire plus d'essais.

6. Conclusion

Pour conclure, nos résultats ont confirmé et précisé l'activité des aires visuelles le long de la voie magnocellulaire lors de la perception intra-saccadique du mouvement et que celle-ci était médiée par la fréquence rétinienne. Cela confirme une nouvelle fois les résultats comportementaux de Castet & Masson, (2000). Nos résultats ont également confirmé que l'implication des aires visuelles se situant sur la voie parvocellulaire n'était pas différente lors de la perception intra-saccadique du mouvement.

Les perspectives de recherche suite à cette seconde étude sur la perception intra-saccadique du mouvement sont présentées dans la conclusion générale.

Conclusion générale et perspectives

1. Conclusion générale

La perception intra-saccadique du mouvement est une question centrale pour la compréhension de la représentation stable de notre environnement. En effet, il est bien établi que l'activité du système visuel est modulée avant, pendant et après la saccade. Cette modulation prend la forme d'une diminution de l'activité visuelle durant la saccade qui nous empêche de percevoir consciemment les signaux de mouvement intra-saccadique sur la rétine, et nous permet d'avoir une représentation claire et stable de l'environnement. Pour reprendre la caractérisation de Binda & Morrone, (2022), cette modulation est caractérisée par trois facteurs : « Active ou Passive », « Réduite » et « Sélective ».

« Active », car selon la théorie extra-rétinienne, la diminution de l'activité visuelle durant la saccade serait due à un signal extra-rétinien, semblable à une décharge corollaire et provenant de structures centrales, qui inhiberait le système visuel durant la saccade. « Passive », car selon la théorie visuelle, la diminution de l'activité visuelle durant la saccade serait due à des facteurs purement visuels, comme le masquage temporel ou le contexte visuel de la scène. Cependant, ces théories ne sont pas mutuellement exclusives et la modulation de l'activité visuelle durant la saccade résulterait d'interactions entre des signaux moteurs et visuels (Idrees et al., 2020). « Réduite », car l'activité du système visuel durant la saccade est simplement réduite mais pas totalement supprimée. Enfin, « Sélective », car les basses fréquences spatiales portées par la voie magnocellulaire sont plus affectées par la diminution de l'activité visuelle que les hautes fréquences spatiales portées par la voie parvocellulaire. Cependant, Castet & Masson, (2000) ont démontré, grâce à une expérience psychophysique, que la perception consciente du mouvement du stimulus durant la saccade était possible si le stimulus spatio-temporel était optimisé pour la bande passante des détecteurs au mouvement de la voie magnocellulaire. Ils ont également démontré que cette perception intra-saccadique était modulée par la fréquence rétinienne, selon des fréquences en cohérence avec la bande passante des détecteurs au mouvement de la voie magnocellulaire.

En nous plaçant dans la continuité des travaux psychophysiques de Castet & Masson, (2000), l'objectif principal de ce travail de thèse était d'étudier les corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement chez l'homme, par neuroimagerie multimodale, en montrant l'implication du large réseau d'aires visuelles et oculomotrices qui sous-tend cette perception intra-saccadique. Pour cela, nous avons mené deux études, basées sur le paradigme

expérimental de Castet & Masson (2000) avec des enregistrements conjoints en EEG et en oculométrie et des données d'IRMf.

La première étude, présentée dans la Partie 2 du manuscrit, visait à explorer pour la première fois, les corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement. Le but de cette étude était : (1) de démontrer l'implication, durant la saccade, des aires visuelles primaires V1-V2 et de l'aire sensible au mouvement MT/V5, qui transmettent les informations du mouvement sur la voie magnocellulaire ; et (2) de confirmer les résultats psychophysiques précédemment obtenus par Castet & Masson, (2000). Dans cette première étude, les potentiels évoqués étaient estimés dans l'espace des électrodes et dans l'espace des sources, après reconstruction de sources avec la méthode classique MNE. Nous avons d'abord montré que les aires visuelles primaires V1-V2 et l'aire MT/V5, localisées le long de la voie magnocellulaire, pouvaient être activées durant une saccade oculaire. Ensuite, que ces activations étaient présentes lorsqu'un stimulus visuel optimisé pour les détecteurs sensibles au mouvement était utilisé. Enfin, que la perception intra-saccadique du mouvement présentait des corrélats neuronaux similaires à la perception visuelle durant la fixation, à savoir la même séquence de composantes évoquées illustrant des processus de traitement visuels, de discrimination et de prise de décision tels qu'usuellement observés lors de tâches visuelles à partir de prise d'information durant la fixation oculaire. Ces résultats constituaient une première étape dans l'observation des corrélats neuronaux de la perception intra-saccadique du mouvement chez l'homme (Nicolas et al., 2021).

La seconde étude, présentée dans la Partie 4, visait à affiner ces premiers résultats : (1) en montrant l'implication du large réseau d'aires visuelles et oculomotrices qui sous-tend la perception intra-saccadique du mouvement ; et (2) en explorant l'évolution de l'activité des aires visuelles en fonction de la fréquence rétinienne et celle des aires oculomotrices en fonction de la taille de la saccade. Dans cette seconde étude, les potentiels évoqués dans l'espace des sources avaient été estimés avec la méthode S4 informée par IRMf (Samadi et al., 2016), en plus de la méthode classique MNE. Pour pouvoir utiliser la méthode S4, nous avons mené des expériences de localisation fonctionnelle des aires visuelles en EEG et en IRMf puisque le protocole de perception intra-saccadique n'a pas été implémenté en IRM du fait de sa particularité. Avant d'utiliser cette méthode dans le cadre de cette seconde étude sur la perception intra-saccadique du mouvement, nous avons dû entreprendre un travail méthodologique de compréhension de cette nouvelle méthode.

Ce travail méthodologique, présenté dans la Partie 3, constituait le second objectif de ce travail de thèse. D'abord, nous avons évalué la qualité de la délimitation fonctionnelle des aires

visuelles (V1, V2, MT/V5 et FEF) par un protocole rapide de localizers en IRMf par comparaison avec la littérature et avec deux atlas. Le but était de s'assurer que les aires visuelles étaient correctement délimitées avant de les utiliser comme *a priori* dans la méthode S4. Les résultats de cette évaluation ont montré que la délimitation des aires visuelles, par notre protocole rapide de localizers, était insuffisante. Ensuite, nous avons étudié le fonctionnement de la méthode S4 dans ces conditions originales, grâce à l'utilisation conjointe des données EEG et IRMf issues des expériences de localisation fonctionnelle. Les résultats ont montré que le paramètre α , qui représente la pondération de la carte spatiale de l'IRMf (i.e. la confiance que l'on a dans cette carte spatiale) était un paramètre important fixé par l'utilisateur. De même le nombre de sources EEG à sélectionner, expliquant le plus le contraste d'intérêt était un paramètre clé, puisque la résolution du problème inverse s'effectuait dans cet espace. Avec la méthode S4, l'intégrité du signal EEG n'est pas reconstruite à la surface corticale mais seulement la part du signal EEG qui explique le plus ce contraste. Enfin, nous avons développé une méthodologie pour élargir le cadre de l'utilisation de la méthode S4, lorsque les données conjointes EEG et IRMf n'étaient pas disponibles pour former l'*a priori*, comme c'était le cas pour l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement. Nous avons proposé deux alternatives pour utiliser la méthode S4 sur les données EEG : (1) les *a priori* provenaient d'un atlas IRMf ; et (2) les *a priori* provenaient d'un atlas IRMf et des expériences de localisation fonctionnelle.

Les résultats de cette seconde étude, présentés dans la Partie 4, ont confirmé et précisé l'activité des aires visuelles le long de la voie magnocellulaire lors de la perception intra-saccadique du mouvement et ont, une nouvelle fois, confirmé les résultats comportementaux de Castet & Masson, (2000). En effet, nous avons montré que les aires visuelles V1, V2, V3 et MT/V5 étaient activées lorsque le mouvement du stimulus était perçu pendant la saccade et surtout que les conditions optimales de perception étaient obtenues pour une fréquence rétinienne du stimulus entre 16 et 20 Hz. A l'inverse, les aires sur la voie parvocellulaire, qui ne font pas partie du réseau sous-tendant la perception intra-saccadique du mouvement, n'étaient pas activées lorsque le mouvement du stimulus était perçu pendant la saccade. Ces résultats ont également démontré la complémentarité de la méthode S4 informée par IRMf avec la méthode MNE de deux manières. D'abord, la méthode S4 permettait de s'intéresser à l'information spatiale de la perception intra-saccadique, notamment en trouvant les zones corticales qui expliquaient le mieux la différence entre la condition où le mouvement du stimulus avait été perçu et la condition où il n'avait pas été perçu. Les résultats ont ainsi pointé les aires oculomotrices (FEF et IPS) et l'aire MT/V5. Une distinction a pu être faite entre ces

aires. Autant l'aire MT/V5 était l'aire clairement attendue comme devant contribuer à l'observation de différences EEG suivant si le mouvement du stimulus était perçu ou non. Autant la présence de aires oculomotrices était plus discutable. D'un côté, il s'agit d'aires au cœur des processus de contrôle des mouvements oculaires mais d'un autre côté, les mouvements oculaires étaient a priori ajustés entre les deux conditions. Ensuite, comme pour la méthode MNE, l'alternative de la méthode S4 que nous avons proposé nous a permis d'étudier le déroulement temporel des sources corticales dans les aires d'intérêt. Les résultats avec la méthode S4 ont montré des distinctions temporelles plus précoces pour les aires visuelles V1 et MT/V5, entre les deux conditions d'intérêt, comparées à la méthode MNE. Cela nous a permis de montrer que la perception du mouvement du stimulus pouvait se faire très rapidement, avant même le début de la fixation. L'ensemble de ces résultats confirme : (1) l'implication de la voie magnocellulaire dans la perception intra-saccadique du mouvement ; et (2) le rôle central de la fréquence rétinienne comme médiateur de cette perception selon des fréquences en phase avec la bande passante des détecteurs du mouvement de la voie magnocellulaire.

2. Perspectives méthodologiques et cliniques

En raison de la complexité de l'ensemble de ce travail de thèse, nous pouvons envisager plusieurs pistes de recherche méthodologique et clinique pour de prochains travaux.

Au niveau méthodologique, la première piste concerne le choix des aires d'intérêt sur la voie magnocellulaire. Dans nos deux études, nous avons fait le choix de prendre les aires d'intérêt sur un atlas. Pour la première étude, ce choix avait été fait car cette étude était exploratoire. En revanche, dans la seconde étude, ce choix avait été fait suite aux résultats (Chapitre 8) qui ont montré que la délimitation des aires visuelles par les expériences de localisation fonctionnelle était imprécise, conséquence d'un protocole IRMf trop contraint en temps. Ce choix a eu pour conséquence de ne pas pouvoir prendre en compte la variabilité inter-individuelle des aires visuelles. De plus, pour les aires visuelles primaires V1, V2 et V3, nous avons pris l'entièreté des aires sans distinction entre la partie dorsale et la partie ventrale. Or, nous savons que les aires visuelles primaires V1 et V2 et l'aire tertiaire V3 possèdent une partie dorsale, sur la voie magnocellulaire et une partie ventrale, sur la voie parvocellulaire (Chapitre 1). Une solution proposée serait de faire une délimitation rétinotopique des aires visuelles pour chaque participant qui permettrait de prendre en compte : (1) la variabilité inter-individuelle des aires visuelles ; (2) la spécificité de chaque aire visuelle ; et (3) la distinction entre la partie dorsale et la partie ventrale.

A partir de la réplication de cette même expérience, la seconde piste méthodologique concerne l'utilisation de la régression Spline pour prendre en compte, dans l'estimation des potentiels évoqués, la fréquence rétinienne et la taille de la saccade. Pour éviter les effets des interactions entre la taille de la saccade et la fréquence rétinienne, nous pourrions utiliser une estimation par régression Spline adaptative en deux dimensions. Cela permettrait de croiser ces deux covariables afin de pouvoir les fixer à une taille de saccade donnée et une fréquence rétinienne donnée pour en analyser leur interaction. Par contre cette modification algorithmiquement simple suppose un nombre plus important de fonctions Splines dans la régression et donc un nombre plus important de paramètres à estimer nécessitant alors plus de données, c'est-à-dire plus d'essais.

En conséquence si l'on souhaite n'avoir qu'une seule covariable à contrôler, la troisième piste méthodologique serait de contraindre la taille de la saccade tout en ayant un effet sur la fréquence rétinienne. Cela serait possible en contrôlant la fréquence rétinienne via les paramètres de génération du stimulus, à savoir la fréquence spatiale, la vitesse et la direction. Il serait alors nécessaire d'estimer préalablement la séquence principale propre à chaque participant pour cette personnalisation du stimulus.

Enfin, la dernière piste méthodologique concerne l'utilisation de la méthode S4 (Chapitre 9). Dans ces travaux de thèse nous n'avons pas pu utiliser la méthode S4 dans ses conditions originales car les données IRMf de l'expérience de perception intra-saccadique du mouvement n'étaient pas disponibles. Pour utiliser la méthode S4, dans ses meilleures conditions, il serait intéressant d'implémenter le protocole de perception intra-saccadique dans l'IRM. Cela permettrait de mettre vraiment en évidence les régions du cerveau qui maximisent le plus la différence entre la condition où le participant a perçu le mouvement du stimulus pendant la saccade et la condition où il ne l'a pas perçu. De plus, faire cette expérience dans l'IRMf permettrait également de s'intéresser à des régions sous-corticales, comme le corp genouillé latéral ou le colliculus supérieur, connues pour être impliquées dans la perception intra-saccadique du mouvement (Chapitre 2). Ces structures pourraient être délinéées anatomiquement chez chaque sujet puis le signal extrait de ces régions. Ensuite, le pourcentage de changement de signal entre les deux conditions dans ces régions sous-corticales pourrait être analysé. Nous pourrions alors observer que la réponse des neurones dans ces structures sous-corticales ne serait pas réduite mais au contraire augmenterait lorsque le mouvement du stimulus est perçu pendant les saccades. De manière plus générale, nous pourrions utiliser pour l'analyse des données dans l'espace des sources, d'autres méthodes de reconstruction de sources informées par IRMf, comme la méthode FACE ou la méthode MSP (Chapitre 4).

Pour finir, ces travaux de thèse ont une perspective de recherche clinique, notamment dans la maladie de Parkinson. En effet, il est connu que les mouvements oculaires et plus particulièrement les mouvements saccadiques sont altérés dans la maladie de Parkinson (Chapitre 2). Dans cette maladie, les saccades sont souvent trop petites et manquent leur cible (saccades hypométriques) et plusieurs saccades sont donc nécessaires pour atteindre une cible visuelle. L'altération de ces mouvements saccadiques chez les patients Parkinsoniens serait liée au dysfonctionnement du colliculus supérieur (Bellot et al., 2022; Moro et al., 2020), or nous savons que le colliculus supérieur fait partie du réseau sous-cortical sous-tendant la perception intra-saccadique du mouvement. Nous pouvons alors faire l'hypothèse que les patients Parkinsoniens auraient plus de difficulté à faire la tâche de perception intra-saccadique, avec des perturbations dans la perception du mouvement du stimulus pendant la saccade, comparés à des participants sains appariés en âge. Pour mettre en place ce protocole chez des patients Parkinsoniens, il faudrait au préalable étudier la perception intra-saccadique du mouvement chez les participants âgés afin d'avoir une idée plus précise du phénomène de perception intra-saccadique chez ces participants âgés. Cela permettrait ensuite d'ajuster le protocole pour la réalisation de cette tâche chez les patients Parkinsoniens.

Ainsi, à plus long terme, cette expérience de perception intra-saccadique pourra être utilisée dans le cadre de futurs travaux centrés sur une meilleure compréhension de la maladie de Parkinson.

Annexe 1 : Article Journal Of Vision

Neural correlates of intra-saccadic motion perception

Gaëlle Nicolas	Univ. Grenoble Alpes, CNRS, Grenoble INP, GIPSA-Lab, 38000 Grenoble, France	
Eric Castet	LPC, Laboratoire de Psychologie Cognitive (UMR 7290), Aix-Marseille Univ, CNRS, LPC, Marseille, France	
Adrien Rabier	Univ. Grenoble Alpes, CNRS, Grenoble INP, GIPSA-Lab, 38000 Grenoble, France	
Emmanuelle Kristensen	Univ. Grenoble Alpes, CNRS, Grenoble INP, GIPSA-Lab, 38000 Grenoble, France	
Michel Dojat	Univ. Grenoble Alpes, Inserm, U1216, Grenoble Institut Neurosciences, GIN, 38000 Grenoble, France	
Anne Guérin-Dugué	Univ. Grenoble Alpes, CNRS, Grenoble INP, GIPSA-Lab, 38000 Grenoble, France	

Retinal motion of the visual scene is not consciously perceived during ocular saccades in normal everyday conditions. It has been suggested that extra-retinal signals actively suppress intra-saccadic motion perception to preserve stable perception of the visual world. However, using stimuli optimized to preferentially activate the M-pathway, Castet and Masson (2000) demonstrated that motion can be perceived during a saccade. Based on this psychophysical paradigm, we used electroencephalography and eye-tracking recordings to investigate the neural correlates related to the conscious perception of intra-saccadic motion. We demonstrated the effective involvement during saccades of the cortical areas V1-V2 and MT-V5, which convey motion information along the M-pathway. We also showed that individual motion perception was related to retinal temporal frequency.

Introduction

Saccades play an essential role in the active process of vision (Findlay & Gilchrist, 2003), which is defined as a succession of decisions (saccade programming) on where and when to direct the gaze. Although ocular fixation is a well-studied phenomenon (for reviews, see: Henderson, 2003; Rayner, 2009), the ocular saccade is often considered as a simple transition between two fixations rather than as an intriguing

and complex phenomenon in its own right. However, two fundamental issues invite discussion (Ibbotson & Krekelberg, 2011): (i) what happens just before and just after the saccade to enable perception of a stable representation of the world when the location of objects on the retinal image changes due to a saccade shift, and (ii) why intra-saccadic retinal motion flow does not elicit motion perception. The first issue is mainly related to trans-saccadic fusion and space constancy (Deubel, Schneider, & Bridgeman, 2002), whereas the second issue is mainly related to intra-saccadic motion perception (see the review in Castet, 2010). The main objective of this study was to provide a deeper insight into the latter by revealing the underlying neural correlates of intra-saccadic motion perception using electroencephalography (EEG) and eye-tracking recordings.

Intra-saccadic retinal motion occurs within a short period of time (saccade duration: between 20 and 40 ms) during which the visual scene may change. In normal everyday conditions, the motion of a visual scene on the retina is not perceived during this short period of time. Two broad types of process have been proposed to explain this lack of awareness of the retinal motion of the visual scene during saccades. The first type of process proposed relies on the visual factors responsible for a reduction in visual sensitivity during saccades in the absence of any influence from extra-retinal signals. It has been suggested that, in view of the low sensitivity of retinal cells at high

Citation: Nicolas, G., Castet, E., Rabier, A., Kristensen, E., Dojat, M., & Guérin-Dugué, A. (2021). Neural correlates of intra-saccadic motion perception. *Journal of Vision*, 21(11):19, 1–24, <https://doi.org/10.1167/jov.21.11.19>.



temporal frequencies, this reduction in sensitivity to luminance and chrominance contrasts might be the consequence of fast retinal motion during saccades. A more convincing argument is that fast motion of the visual scene on the retina generates motion smear, and that the clear images seen before and after saccades momentarily mask the smeared intra-saccadic signals (Campbell & Wurtz, 1978; Castet, Jeanjean, & Masson, 2002; Ilg & Hoffmann, 1993), although the involvement of temporal masking does not seem absolute (Duyck, Wexler, Castet, & Collins, 2018). In the terminology of Campbell and Wurtz (1978), this latter “saccadic omission” process acts as “a visual masking phenomenon” entailing the omission of the perception of the smeared intra-saccadic motion, due to the presence of the pre- and post-saccadic images. The second type of process proposed is called “saccadic suppression.” This relies on a reduction in visual luminance contrast sensitivity for peri-saccadically flashed stimuli, and is actively triggered by extra-retinal signals linked to the motor control of saccades. Several psychophysical studies have shown that, during saccades, sensitivity to flashed gratings modulated by luminance is greatly attenuated, in particular, at low spatial frequencies (Volkman, Riggs, White, & Moore, 1978; Burr, Holt, Johnstone, & Ross, 1982; Shioiri & Cavanagh, 1989; Burr, Morrone, & Ross, 1994; Diamond, Ross, & Morrone, 2000). In a follow-up study featuring an isoluminant stimulus, Burr and collaborators (1994) also demonstrated the absence of this reduction in sensitivity, with no loss at high spatial frequencies. Based on this observation, and on the fact that the magnocellular (M-) pathway conveys luminance information (Kaplan, 2004), the “suppression” theory postulates that the reduction in luminance contrast sensitivity is selective and limited to the achromatic magnocellular pathway, and that the reduction also occurs early in the lateral geniculate nucleus (LGN) supplying all visual areas (for reviews see Burr, et al., 1994; Ross, Morrone, Goldberg, & Burr, 2001). However, Braun, Schütz, and Gegenfurtner (2017) obtained less clear-cut results regarding the preservation of chromatic sensitivity during saccades for low spatial frequency stimuli. This was also shown by Rolfs and Castet (2014).

Moreover, the theory concerning saccadic suppression with a reduced perisaccadic response along the M-pathway, from the LGN to the MT-V5 area, through the primary visual areas (V1-V2), has been partially confirmed by electrophysiology studies (for a review, see Ibbotson, 2009), by single cell recordings in non-human primates (Bremmer, Kubischik, Hoffman, & Krekelberg, 2009; Cloherty, Mustari, Rosa, & Ibbotson, 2010; Hass & Horwitz, 2011; Ibbotson & Krekelberg, 2011; Krock & Moore, 2014) by noninvasive functional magnetic resonance imaging (MRI) recordings in humans (Kleiser, Seitz,

& Krekelberg, 2004; Sylvester & Rees, 2006; Vallines & Greenlee, 2006), and by transcranial magnetic stimulation (Thilo, Santoro, Walsh, & Blakemore, 2004). However, as in psychophysiological experiments, discrepancies exist, notably regarding the extent of the modulation of perisaccadic activity along the dorsal and ventral visual pathways (Krock & Moore, 2014). Braun and collaborators (2017) studied all results on the selectivity of “saccadic suppression” and reported on the extensive range of experimental conditions and stimuli used (contrast, frequency, and size), which may partially explain the different findings. In spite of their differences, all of these studies nevertheless provide evidence that saccadic suppression predominantly affects the M-pathway and the dorsal stream, which are mainly involved in motion processing. Finally, Braun and collaborators (2017) concluded that perisaccadic modulations of contrast sensitivity “were clearly stimulus specific.”

Recently, Idrees, Baumann, Franke, Münch, and Hafd (2020) showed that saccadic suppression occurred as early as in the first stage of visual processing, in the retina. They ran behavioral experiments on humans, using saccades or shifts with simulated saccades on textural backgrounds. They also performed multi-electrode array recordings on mouse and pig retinas to record ganglion cells in the retina. Finally, they observed that saccadic suppression in retinal ganglion cells lasted longer for simulated saccades than for real saccades. The results for simulated saccades illustrated saccadic suppression per se due to the spatio-temporal features of visual processing in the retina. For the results on real saccades, Idrees and collaborators suggested that the suppression shown by Burr et al. (1994) is essentially visual suppression not extra-retinal suppression, and moreover that extra-retinal signals could shorten saccadic suppression to minimize the duration of visual disruptions due to saccades.

A number of studies based on the “visual factor” theory have demonstrated that it is relatively easy to perceive motion during saccades when special psychophysical setups are used. To achieve optimal intra-saccadic motion perception, the stimulus should be optimized to preferentially activate the M-pathway (Castet & Masson, 2000; Castet et al., 2002). The idea is to use eye velocity during saccades to reduce the retinal temporal frequency of a grating (rapidly moving in the world) in order to make it compliant with the bandwidth of motion detectors in the M-pathway. In their initial experiments, Castet and Masson (2000) used a stimulus grating specially designed in accordance with the spatio-temporal properties of the M-pathway to maximize its response. This type of fast-moving grating with a low spatial frequency was not perceived during fixations because the velocity of the stimulus projected on the retina was too high and exceeded the bandpass

of the temporal frequencies of the visual system. However, [Castet and Masson \(2000\)](#) demonstrated that stimulus motion could be perceived during saccades and that motion perception was mediated by the temporal frequency of the stimulus projected on the retina. This suggests that visual perception, in particular, motion perception of luminance contrast stimuli, was not completely inhibited during saccades. More precisely, their results showed that intra-saccadic “compelling” motion perception occurred when the grating moved in the direction of the saccade and induced an average retinal speed around the peak velocity time that optimally stimulated the selective cells of the motion-sensitive MT-V5 area ([Movshon & Newsome, 1996](#)). Furthermore, there is clear electrophysiological evidence that the motion-sensitive area MT-V5 responds to intra-saccadic motion. [Bair and O’Keefe \(1998\)](#) showed that the retinal motion signals generated by saccades reach the cortical area MT by transiently modifying the firing rate of MT neurons, and that this depends on saccade direction. The firing rate of MT neurons increases when the preferred direction of MT neurons and saccade direction are the same, and decreases when this is not the case. Other studies confirm that the directionally selective cells in MT are stimulated by intra-saccadic motion ([Thiele, Henning, Kubischik, & Hoffmann, 2002](#); [Price, Ono, Mustari, & Ibbotson, 2005](#); [Ibbotson, Price, Crowder, Ono, & Mustari, 2007](#)). Moreover, motion direction-selective adaptation of contrast sensitivity has shown that intra-saccadic motion perception appears to be related to the low-level motion detectors in the M-pathway ([Castet & Masson, 2000](#)). It has also been shown that the first stages of the dorsal visual pathway can respond to motion during saccades. Previous studies on monkeys showed, for instance, that the cortical striate cells in the primary visual areas (V1) responded in the same way to motion produced by saccades and to stimulus motion during eye fixations ([Wurtz, 1969](#); [Fischer, Boch, & Bach, 1981](#)).

For a better understanding of intra-saccadic motion processing and perception, we investigated the neural correlates of intra-saccadic motion perception using joint EEG and eye-tracking recordings. In order to do so, we adapted the psychophysical paradigm initially proposed by [Castet and Masson \(2000\)](#) to EEG experiments. First, to reduce the duration of the experiment, the paradigm focused mainly on situations where the perception of the motion stimulus was strong. Second, we added a control condition in which perception of the motion stimulus was impossible, irrespective of the type of saccadic movement required. The spatio-temporal stimulus was optimized to activate low-level motion receptors in the M-pathway. When viewing this type of stimulus, participants performed horizontal saccadic movements of a controlled saccade size, toward a designated target. The evoked potential

at saccade onset was estimated both in space (in the sensor space and in the source space after source localization), and time to demonstrate the involvement (i) of the first steps of the dorsal visual pathway (primary visual areas: V1-V2) in processing visual stimulation during saccades, and (ii) of the middle temporal cortex (MT-V5) in the perception of motion information per se during saccades ([Ibbotson et al., 2007](#)). We expected to observe differences in the EEG signal in the dorsal visual processing stream when we compared saccades, which were the same in all other respects, in the condition in which strong perception of the stimulus was reported, to those in the control condition where no motion perception was reported.

Materials and methods

Participants

Twenty-one subjects (9 women; 21.6 ± 2.4 years) were recruited. All participants had normal or corrected-to-normal vision. None of the participants presented any neurological or psychiatric disorders, past or present, and they were free of any medical treatment. They were naive to the purpose of the experiment. Data from two participants were discarded, one due to a misunderstanding of the task and the other because of excessive noise in EEG signals. The whole study was approved by the CERNI (French ethics committee) of “Pôle Grenoble Cognition” (IRB no.: IRB00010290-2017-12-12-29) and conducted according to the principles expressed in the Declaration of Helsinki. Informed consent was obtained from each participant included in the study. All participants received vouchers in compensation for their participation.

Apparatus

The visual stimulus was displayed at a visual angle of 27 degrees \times 21 degrees on a computer screen (21-inch Sony CRT monitor) positioned 68 cm from the participant. The resolution of the screen was 640 \times 480 pixels and the refresh rate was 160 Hz. Luminance calibration of the computer screen was performed with a spectrophotometer (SpyderX Elite). Mono-ocular activity (left eye) was recorded using EyeLink 1000 (SR Research) at a sampling rate of 1000 Hz. The EEG signals were acquired with 32 active electrodes including one electrode for reference (FCz). The right lobe was used as the ground electrode. All electrodes were placed on the left side of the scalp in accordance with the international extended 10-20 system, and made up of Ag/Ag-Cl. Electrode impedances were kept below

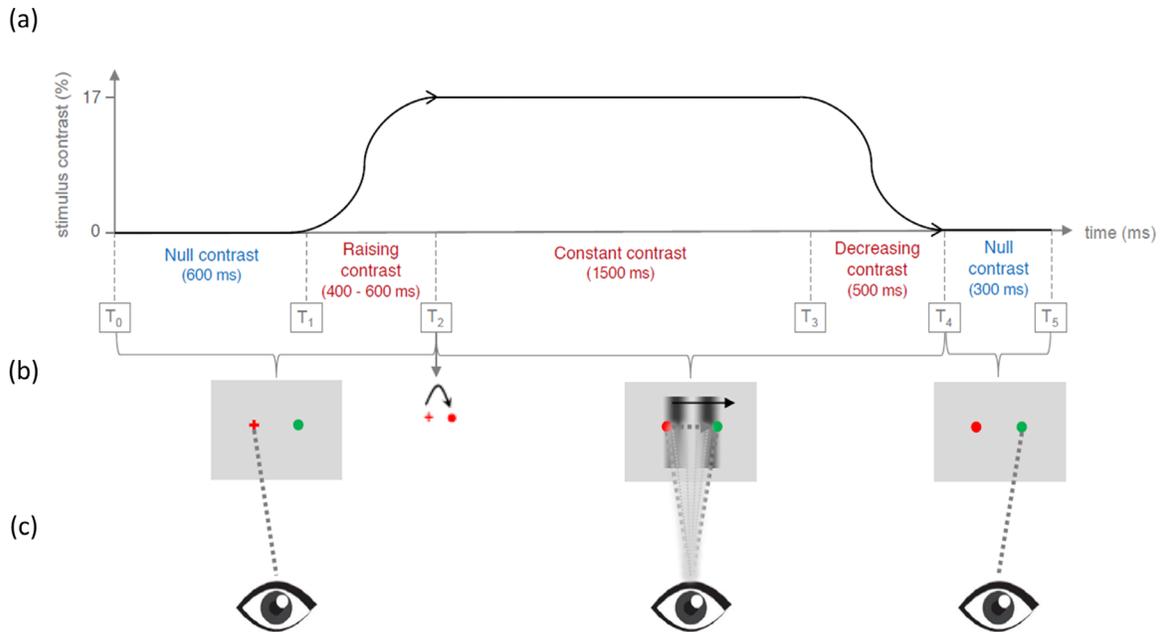


Figure 1. Illustration of visual stimulation during one trial. **(a)** Representation of the evolution over time of the contrast of the stimulus, from 0% to 17%, **(b)** layouts over time in the stimulus condition. During the gaze stabilization periods ($T_0 \leq t \leq T_2$) and ($T_4 \leq t \leq T_5$), the layout was a red cross and a plain green circle on a grey background. At time T_2 , the red cross changed into a plain red circle, which was the visual cue to execute the saccade. Between times T_2 and T_4 , the layout consisted of two plain circles with the stimulus moving from left to right (black arrow), **(c)** illustration of gaze during the trial. First, the eyes were fixed on the red cross ($T_0 \leq t \leq T_2$), then the visual cue appeared and a saccade was executed from the plain red circle towards the plain green circle ($T_2 \leq t \leq T_4$). Perception of motion occurred during this period ($T_2 \leq t \leq T_4$). Finally, the eyes were fixed on the plain green circle ($T_4 \leq t \leq T_5$).

5 K Ω . The signals were amplified using a GAMMAsys (g.tec, Inc.) with a sampling rate of 1200 Hz. In order to correct ocular artifacts, the left eye electro-oculographic activity (EOG) was recorded using four electrodes, positioned to the left, right, top, and bottom of the left eye. The reference electrode was placed in the middle of the forehead, and the ground electrode on the left shoulder.

Visual stimulation

The visual stimulus was a horizontal or vertical moving greyscale grating of low spatial frequency ($F_S = 0.17$ cy/degrees) and of high velocity ($V_{Stim} = 360$ degrees/s), which resulted in a high temporal frequency ($F_T = 61.2$ Hz):

$$F_T = F_S \cdot V_{Stim} \quad (1)$$

Based on the luminance measurements, we used a lookup table to linearize the screen phosphor responses to an 8-bit luminance resolution. The grating had a mean luminance of 22 cd/m² with a contrast varying between 0 and 17%.

Each trial lasted between 3300 to 3500 ms and was divided into five periods based on the time evolution of the grating contrast of the visual stimulus (Figure 1). During the first period from T_0 to T_1 , which was called “null contrast” and lasted between 400 and 600 ms, a grey background (22 cd/m²) was displayed. Two isoluminant (22 cd/m²) markers, a red cross and a green plain circle, were added and equidistantly positioned, respectively to the left and right of the center of the screen, at a random distance between 1.5 degrees and 6.5 degrees. During the second period from T_1 to T_2 , which was called “raising contrast” and lasted between 400 and 600 ms,¹ the stimulus contrast increased from 0 to 17% using the raising profile of a cosine function. When the contrast reached its maximum at T_2 , the red cross then changed into a plain red circle, and was used by the participant as the visual cue to execute a saccade toward the plain green circle. From T_2 , the grating contrast was maximal and remained constant. Thus, the luminance varied between $(1 + 0.17) \times 22$ and $(1 - 0.17) \times 22$ (i.e. between 25.74 and 18.26 cd/m²). This third period was called “constant contrast,” and lasted 1500 ms. As in the raising contrast period, during the fourth period from T_3 to T_4 , called “decreasing contrast” and lasting 500 ms, the stimulus contrast decreased from 17% to 0% using the decreasing profile of a cosine function. Finally, during the last period from T_4 to T_5 ,

called “null contrast” and lasting 300 ms, the contrast of the stimulus remained null, and luminance was constant at 22 cd/m².

At the beginning of each trial, the participant had to stabilize his/her gaze on the red cross (left side of the screen). Then, he/she had to make a saccade as naturally as possible toward the plain green circle (right part of the screen) when the red marker changed from a cross into a plain circle. Once the saccade had been executed, he/she had to fixate the plain green circle.

Two visual conditions, in which the spatial orientation and temporal direction of the stimulus differed, were implemented. The evolution of contrast was the same in both conditions. In the stimulus condition, the stimulus was a vertical spatial grating moving from left to right. Because the direction of both the stimulus motion and the requested saccade were identical, the possibility of intra-saccadic motion perception was dependent on eye velocity. In the control condition, the stimulus was a horizontal spatial grating moving from the bottom upward (i.e. in a direction orthogonal to the requested saccade). Intra-saccadic motion perception of the stimulus was not possible in this condition. These two conditions were randomly shuffled for each participant.

The stimulus was generated using a program written in Python. The toolbox Psychopy was used to control the time course of the visual stimulus, and the toolbox Pylink to control the eye tracker. All parameters defining the stimulus (mean luminance, contrast, spatial frequency, and velocity) and its time courses were based on the original psychophysical experiment proposed by [Castet and Masson \(2000\)](#).

Categorization task

In their original paper, [Castet and Masson \(2000\)](#) elegantly manipulated the temporal frequency of the stimulus projected onto the retina around the time of the saccadic peak velocity, the latter depending on saccade size ([Hyde, 1959](#)). In each trial, average retinal temporal frequency around peak velocity time was therefore mediated by the size of the saccade executed by participants. In our experiment, participants had to perform a horizontal saccade at the onset of the visual cue (plain red circle) toward the target (plain green circle) located on the right side of his/her visual field, and to fixate this target until the end of the trial. The participant then had to categorize her/his motion perception in one of two ways. The participant had to press the “strong” key when he/she saw the stimulus motion with a strong apparent spatio-temporal contrast (i.e. the contrast between the black and white vertical bars of the visual grating stimulus). When this was not the case, he/she had to press the “weak/null” key.

Because the perception of motion during saccades is unusual, two training phases were performed by

each participant before the main experiment. During the first training phase, in order to become familiar with this intra-saccadic perception and to learn the “perceptual pattern” to be classified in the “strong motion perception” category, the participant had to make a saccade between the two markers separated horizontally by 4 degrees in both directions to the left and to the right, and report to the experimenter what he/she perceived for each saccade direction. The amplitude of 4 degrees was chosen because the peak velocity of the saccade of this size is around 250 degrees/s and is the point at which motion perception becomes conspicuous ([Castet & Masson, 2000](#)). The stimulus displayed was the same as in the stimulus condition (i.e. a vertical grating moving from left to right [360 degrees/s]), but at a constant stimulus contrast corresponding to its maximum level (17 %). The participant therefore became familiar with his/her individual experience of a strong versus a weak/null motion perception. This first training phase lasted until the participant was confident with this perception of the stimulus motion during a saccade, and with motion perception categorization.

The second training phase was then introduced, with the same time course as the main experiment, as illustrated in [Figure 1](#), but with a reduced number of trials. This training phase was composed of 80 trials and lasted for about 5 minutes. At the end of each trial, the participant indicated his/her motion perception categorization by pressing the corresponding key on a keyboard. A new trial was initialized once the key had been pressed. During this training phase, the participant adjusted his/her own internal categorization threshold in order to have confidence in his/her categorization in the time course of the main experiment.

Finally, the main experiment was composed of five blocks of 96 trials. Each block (lasting about 6 minutes) was separated by a pause lasting a few minutes. In all, 480 trials were recorded: 300 trials for the stimulus condition and 180 trials for the control condition. The total duration of the main experiment was approximately 1 hour.

Data acquisition and preprocessing

Eye movements

A calibration using 9 points evenly distributed across the entire screen was performed at the beginning of each block. This calibration was repeated when the participant failed to stabilize his/her gaze at the beginning of each trial. Saccades and fixations were automatically detected by EyeLink software, based on three different thresholds: a distance of more than 0.1 degrees from the previous gaze position, a velocity greater than 30 degrees/s, and an acceleration greater

than 8000 degrees/s². Four features were extracted for each saccade: the latency of the saccade at the time T_2 , the horizontal amplitude, the profile of the horizontal velocity and the horizontal peak velocity. Saccade velocity was estimated using a nonlinear extension of the Savitsky-Golay filter (Nyström & Holmqvist, 2010; Dai, Selesnick, Rizzo, Rucker, & Hudson, 2017). This filter allowed the temporal derivatives from time series with abrupt variations to be estimated more accurately. Peak velocity was estimated as the maximum value of horizontal velocity during saccades. The temporal frequency of the stimulus projected onto the retina during the horizontal saccade of interest in the stimulus condition, was called the retinal temporal frequency (Hz) and was estimated from this peak velocity using the following equation:

$$F_R = (V_{Stim} - V_{Peak}) \cdot F_S, \quad (2)$$

with V_{Stim} the visual stimulus velocity in the direction of the saccade (360 degrees/s), V_{Peak} the peak velocity of the saccade and F_S the spatial frequency of the stimulus (0.17 cy/degrees). This temporal frequency F_R was calculated for all trials irrespective of the condition, however, its interpretation as retinal temporal frequency was relevant for the stimulus condition only. As this temporal frequency depended only on the peak velocity of the saccade (Equation 2), with all the other parameters remaining constant, it became equivalent for the selection of the valid trials to define a threshold based on either the peak velocity or on this temporal frequency. We preferred the latter (thresholds on temporal frequency ξ_{FL} , ξ_{FH} , see below), because, in the stimulus condition, this temporal frequency was the retinal temporal frequency which mediated perception of stimulus motion (Castet & Masson, 2000). Because there is no psychophysical interpretation of this temporal frequency in the control condition, the frequency thresholding corresponded only to the transcription in Hertz of an equivalent thresholding based on the velocity peak.

Five criteria were used to determine the validity of a trial and to select, during the trial, the horizontal saccade of interest, later called the “main saccade.” These five criteria associated with three thresholds (ξ_{FL} , ξ_{FH} , and ξ_{VH}) allowed us to ensure that the selected main saccade was the only saccade between T_2 to T_3 that could induce intra-saccadic motion perception when its peak velocity was sufficient. These criteria were defined as follows:

- (1) No eye blink from T_1 (raising contrast) to T_2 (constant contrast);
- (2) No saccade from T_1 to T_2 with a peak velocity providing a retinal temporal frequency between ξ_{FL} and ξ_{FH} ;

- (3) Only one saccade after T_2 with a peak velocity providing a retinal temporal frequency between ξ_{FL} and ξ_{FH} ;
- (4) From T_2 , the rank of the saccade which is the closest to the target eccentricity, must be equal to one or two;
- (5) Main saccades with a peak velocity higher than a given threshold (ξ_{VH}) were considered as outliers.

The threshold ξ_{FH} was set at 40 Hz, in line with the band-pass of the temporal frequency of the motion detectors (Hawken, Shapley, & Grosof, 1996). The threshold ξ_{FL} was introduced to ensure that the peak velocity of the main saccade was inferior to the velocity of the stimulus,² and was set at 2 Hz. Identification of the main saccade could be ambiguous when more than one saccade induced a retinal temporal frequency lower than ξ_{FH} . The last threshold ξ_{VH} allowed us to detect the outliers in the distribution of the peak velocity of the main saccade:

$$\xi_{VH} = Q_{75\%} + 1.5 * (Q_{75\%} - Q_{25\%}), \quad (3)$$

with $Q_{25\%}$ the first quantile and $Q_{75\%}$ the third quantile of the distribution for each participant.

Motion perception

In the stimulus condition, retinal temporal frequency was computed according to Equation 2, using the peak velocity estimated for each saccade by the nonlinear extension of the Savitsky-Golay (Dai et al., 2017). Castet and Masson (2000) found that the probability of perceiving motion as a function of retinal temporal frequency had an inverted U-shape with an optimal retinal temporal frequency maximizing the probability of perceiving motion. The relationships between saccade size and the probability of perceiving motion are quantitatively illustrated in Figure 2. Considering the probability function with an inverted U-shape, and according to the results reported by Castet and Masson (2000), the average peak velocity optimizing this probability corresponded to approximately 250 degrees/s, and 18.7 Hz (Equation 2) for the retinal temporal frequency. With this value of peak velocity and a standard main sequence, such as the one represented in Figure 2 (bottom left quadrant), the corresponding saccade size was 4 degrees. For this reason, we chose this saccade size for the training phase of our protocol so that participants could learn the prototypical perceptual pattern corresponding to the stimulus-strong category with this saccade size. The relationship between the optimal retinal temporal frequency (18.7 Hz) the peak velocity (250 degrees/s) and the saccade size (4 degrees) is illustrated in Figure 2 (plain line with blue arrow from the top right quadrant to the bottom

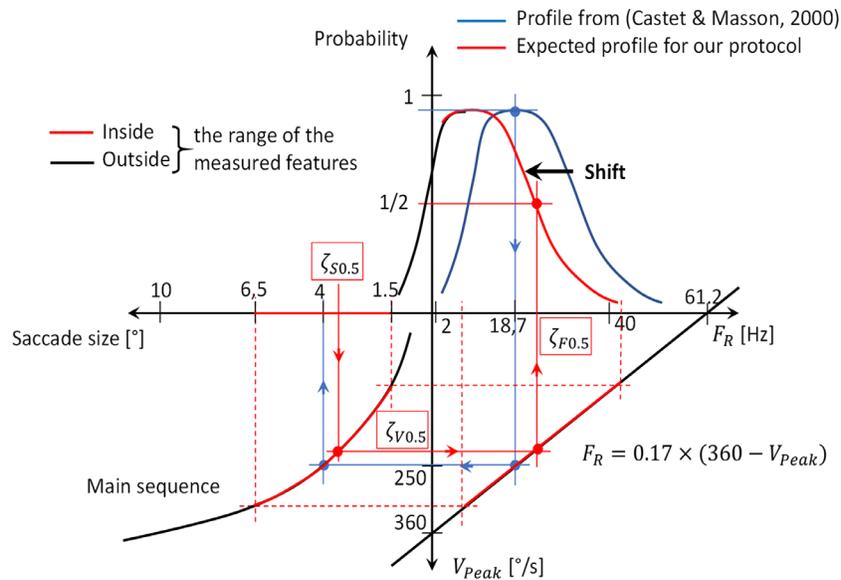


Figure 2. Illustration of the relationships between the saccade size and the probability function through the peak velocity and the retinal temporal frequency: probability related to the retinal temporal frequency (top right quadrant), itself related to the peak velocity (bottom right quadrant), itself related to the saccade size (bottom left quadrant). The probability of motion perception related to the peak velocity is sketched (top right quadrant, in blue) from the results obtained by [Caset and Masson \(2000; Figure 2\)](#). The saccade size, peak velocity, and retinal temporal frequency eliciting a probability of the stimulus-strong category at chance level are denoted by $\zeta_{S0.5}$, $\zeta_{V0.5}$, and $\zeta_{F0.5}$, respectively. See the text for further explanation of the graphical construction.

left quadrant). Consequently, we expected a decision threshold, named $\zeta_{S0.5}$ and expressed in saccade size, lower than 4 degrees in our protocol. In other words, the probability of assigning the motion perception to the stimulus-strong category would be at chance level, for a saccade size equal to $\zeta_{S0.5}$, inducing a peak velocity equal to $\zeta_{V0.5}$ and therefore a retinal temporal frequency equal to $\zeta_{F0.5}$. The retinal temporal frequency $\zeta_{F0.5}$ denotes the decision threshold expressed in Hz. This chain relationship from the saccade size $\zeta_{S0.5}$ to the probability at chance level (1/2) is illustrated in [Figure 2](#) (plain line with red arrow from the bottom left quadrant to the top right quadrant). The expected probability function would therefore pass through the point $(\zeta_{F0.5}, 1/2)$, as illustrated in [Figure 2](#) (red curve in the top right quadrant). The expected curve of the probability of assigning the motion perception to the stimulus-strong category would be shifted farther to the left than the probability function found by [Caset and Masson \(2000\)](#), as illustrated in [Figure 2](#) (top right quadrant). Moreover, due to the restricted range of the target saccade size ([1.5 degrees° and; 6.5 degrees°], red dotted line in [Figure 2](#)) and the threshold ξ_{FL} (2 Hz), the descending profile (plain black line in [Figure 2](#), top right quadrant) would not be observed. Finally, the probability of assigning the motion perception to the stimulus-strong category, related to the retinal temporal frequency was estimated for each participant to fit a

psychometric function by using the toolbox `psignifit` ([Schütt, Harmeling, Macke, & Wichmann, 2016](#)).

EEG signals

EEG signals and eye-gaze positions were synchronized using a trigger sent simultaneously on both systems during the experiment. The EEG data were resampled at the sampling rate of the eye-tracker (i.e. 1000 Hz). The preprocessing pipeline was implemented on EEGLab Software ([Delorme & Makeig, 2004](#)). First, the EEG raw signal was filtered with a band-pass between 1 Hz and 70 Hz, and a 50 Hz notch filter was used to avoid power-line contamination. EEG data were then segmented from 500 ms before T_1 to 3000 ms (including T_5) to create epochs of interest. For quality control, these epochs were inspected visually offline. Epochs with muscular activity or non-physiological artifacts were removed. The Independent Component Analysis - InfoMax algorithm, ([Bell & Sejnowski, 1995](#)) and the signal recorded from the EOG electrodes were used to correct ocular artifacts. The sources with the highest correlation with the vertical and horizontal deviations of the EOG were selected to correct artifacts due to blinks or saccades respectively. Sources for blinks,³ were easily identified and then removed ([Viola, Thorne, Edmonds, Schneider, Eichele, & Debener, 2009](#)).

For saccades, identification of the selected sources based on their temporal evolution and their spatial topography was ambiguous for some datasets. In order to have the same preprocessing pipeline for all datasets, the correction for the saccade artefact was not implemented. Epochs whose standard variance exceeded the main standard variance across all segments by three standard deviations were then removed. The rejected channels were then spatially interpolated (spherical interpolation). For T_2 timestamps, a label was added offline, based on the categorization of the stimulus made by the participant (strong versus weak/null), and on the type of condition (stimulus versus control) in order to estimate evoked potentials separately for each configuration. Main saccades were also marked offline according to their amplitude and their induced retinal temporal frequency. Finally, in order to focus our analysis on the stimulus perception period, data were segmented into epochs starting at 200 ms before T_2 and ending 1500 ms after T_2 .

Estimation of evoked potentials

Estimation was only performed to compare potentials evoked by saccades which either did or did not induce intra-saccadic motion perception. Our two categories of interest were, therefore, stimulus-strong and control. Consequently, no EEG analysis was carried out for the stimulus-weak/null category.

For this protocol, it was essential to consider two saccade features: the peak velocity, which mediated motion perception through retinal temporal frequency (Equation 2), and saccade size. Saccade size is already known to modulate brain activity for ESRP estimation (Yagi, 1979; Dandekar, Privitera, Carney, & Klein, 2012; Nikolaev, Meghanathan, & Van Leeuwen, 2016; Ries, Slayback, & Touryan, 2018). Taken together, the epochs for EEG analysis were selected in order to match the saccade features in the two categories of interest, stimulus-strong versus control. All epochs whose main saccade induced a retinal temporal frequency lower than a given threshold were retained, thus maximizing the probability of assigning motion perception to the stimulus-strong category. When the value of this threshold was low, the number of epochs was small, and the distribution of the saccadic features would match across the two categories of interest. When the value of this threshold was high, the number of epochs was larger, thus increasing the variability between ocular features. This would result in mismatched distributions between the two categories. We therefore implemented a procedure to maximize this threshold in respect to the matching of the distributions of the saccade size and the peak velocity across the two categories. This threshold for retinal temporal frequency is called ξ_f and corresponds to the threshold at which the distributions of the saccade metrics from the two categories matched.

The corresponding threshold of ξ_f for peak velocity is called ξ_v . In this way, we obtained the maximum number of epochs while ensuring that each distribution of saccade features was matched between the two categories of interest. Due to the linear relationship between saccade size and saccade duration (Baloh, Sills, Kumley, & Honrubia, 1975), we expected that the distributions of saccade duration would match in both categories. Once this was defined, the only difference between the two categories of interest was the categorization of intra-saccadic motion perception made by participants for each epoch, all ocular features being otherwise equal.

Another concern for the estimation of evoked potentials relating to saccades (ESRP) was that the overlap of evoked brain activities could, potentially, bias estimations. Estimations based on the classical synchronous average could have been biased by the overlap between the potential elicited at stimulus onset and the potential elicited at the onset of the main saccade in our present protocol. The time needed for the evoked potential at stimulus onset to fade is about 700 ms (Dimigen, Sommer, Hochlfed, Jacobs, & Kiegl, 2011) with an expected latency of around 250 ms for the main saccade (Clark, 1999). Evoked potentials were therefore estimated using a general linear model (GLM), as proposed for the deconvolution of evoked potentials with overlap (Smith & Kutas, 2015a; Kristensen, Guerin-Dugué, & Rivet, 2017). We considered the GLM as follows:

$$x_i(t) = \text{stim}(t) + \text{sacc}_{\text{main}}(t - \tau_i) + \sum_{l=1}^{L(i)} \text{sacc}_{\text{other}}(t - \tau_i^{(l)}) + n_i(t) \quad (4)$$

where for a given epoch i , the time course of the response $x_i(t)$ is a linear combination of $\text{stim}(t)$, the evoked potential at stimulus onset, $\text{sacc}_{\text{main}}(t)$, the evoked potential at main saccade onset, $\text{sacc}_{\text{other}}(t)$, the potential elicited by saccades other than the main one and $n_i(t)$ the noise of ongoing activity, with τ_i the latency of the main saccade and $\tau_i^{(l)}$ the latency of the l^{th} saccade other than the main one. By concatenating all trials, $\text{stim}(t)$, $\text{sacc}_{\text{main}}(t)$ and $\text{sacc}_{\text{other}}(t)$ were estimated in the sense of least squares by minimizing the power of the noise $n(t)$ (Kristensen, Guerin-Dugué, & Rivet, 2017). This model was applied to the two categories of interest, and to each participant. The regressed evoked potentials $\widehat{\text{sacc}}_{\text{other}}(t)$ and $\widehat{\text{stim}}(t)$ were obtained per category for each participant and considered as covariates of noninterest in our analysis. The regressed evoked potentials $\widehat{\text{sacc}}_{\text{main}}(t)$ (ESRP) were obtained per category for each participant, first in the sensor space (see Supplementary Material) before transformation in the source space.

Source localization

From the $\widehat{sacc_{main}}(t)$ estimation obtained in the sensor space, we used Brainstorm software (Tadel, Baillet, Mosher, Pantazis, & Leahy, 2011) to compute the potential elicited by the onset of the main saccade in the source space. For anatomic localization, we used the ICBM152 template (Fonov, Evans, McKinstry, Almlí, & Collins, 2009), in which skull and scalp were extracted to compute a surface mesh of the brain. The conductivity values were automatically set at 1 S/m and 0.0125 S/m for the brain, scalp, and skull, respectively. We used the Boundary Element Method (BEM) in OpenMEEG to interpolate the triangular meshes (Gramfort, Papadopoulos, Olivi, & Clerc, 2010). Each dipole orientation was set perpendicular to the cortical surface. The weighted Minimum Norm Estimation (wMNE; Hämäläinen & Ilmoniemi, 1994; Hauk, 2004; Gramfort, Luessi, Larson, Engemann, Strohmeier, Brodbeck, Parkkonen, & Hämäläinen, 2014) was used to estimate the sources for each region of interest (ROI). For each participant, the noise covariance matrix used to estimate the sources was calculated on the concatenated baseline signals (i.e. the signal between -500 ms and 0 ms before T_1). The order of the depth weighting was equal to 0.5 and the maximal amount of depth weighting was equal to 10 . The regularization parameter of noise covariance was equal to 10 . The current densities were normalized by z-score with respect to a pre-saccade period equal to $(-200; -50)$ ms (i.e. between -200 ms and -50 ms before main saccade onset; Mangalathu-Arumana, Beardsley, & Liebenthal, 2012; Harquel, Bacle, Beynel, Marendaz, Chauvin, & David, 2016; Tadel, Bock, Niso, Mosher, Cousineau, Pantazis, Leahy, & Baillet, 2019). This unitless measure corresponds to the number of standard deviations from a baseline period. The normalized estimated source maps were then spatially smoothed by a gaussian filter with a full width at half maximum of 4 mm. This spatial smoothing was performed on absolute values of these maps to prevent the positive and negative peaks that are close to each other in the minimum norm maps from cancelling each other out (Tadel et al., 2019).

We used the Destrieux Atlas (Destrieux, Fischl, Dale, & Halgren, 2010) to localize our functional ROIs. The latency windows were visually defined for each ROI by delimiting the components of each evoked potential.

Statistical analyses

For group analysis, we performed repeated-measures ANOVAs as a within-subject factor. For eye movements, repeated-measure ANOVAs were first carried out on the distributions of saccade features for all trials across all conditions and categories. We then performed repeated-measure ANOVAs on the distributions of saccade features of the epochs selected for evoked potential estimation after thresholding on peak velocity (ξ_v), or equivalently on retinal temporal frequency (ξ_f) in the stimulus-strong category. Finally, for evoked potentials, ANOVA analysis was performed for each ROI on the average activity inside each selected latency window. Statistical analyses were performed using Statistica version 10.0 Software (Statsoft, Tulsa, OK, USA) and the significance level of tests was set at $\alpha = 0.05$. For each significant effect of a given factor, we used the Tukey post hoc tests for pairwise comparisons.

Results

Summary of statistics on analyzed data

After the selection of trials based on the five ocular criteria, 19.5% (± 3.0) of trials per participant were removed. These criteria were applied to all trials across all conditions. The remaining trials were preprocessed, and trials with excessive noise were removed. Finally, Table 1 shows, after preprocessing, the total number of trials per visual condition and perceptual category, and the average number of trials per participant, based on individual means.

As expected, Table 1 indicates a balanced number of trials for the strong category and the weak/null category, for the stimulus and the control conditions respectively. This is a relevant indicator of the significance of the statistical results. For the EEG analysis, one epoch was extracted at the onset of the visual cue (i.e. when the red cross changed into a plain red circle) in each trial. In other words, the number of epochs corresponded to the number of trials. The stimulus-strong and control-weak/null categories defined the contrast of interest for the EEG analyses and then had to be

Visual condition Perceptual category	Stimulus			Control		
	Strong	Weak/null	Total	Strong	Weak/null	Total
Total number of trials	2246	1781	4027	21	2391	2412
Average number of trials \pm SE	126.7 ± 11.6	88.3 ± 10.0	219.8 ± 12.0	1.2 ± 0.5	128.5 ± 6.7	133.3 ± 5.9

Table 1. Total number of trials after EEG and oculometry pre-processing steps and average number of trials per participant, based on individual means.

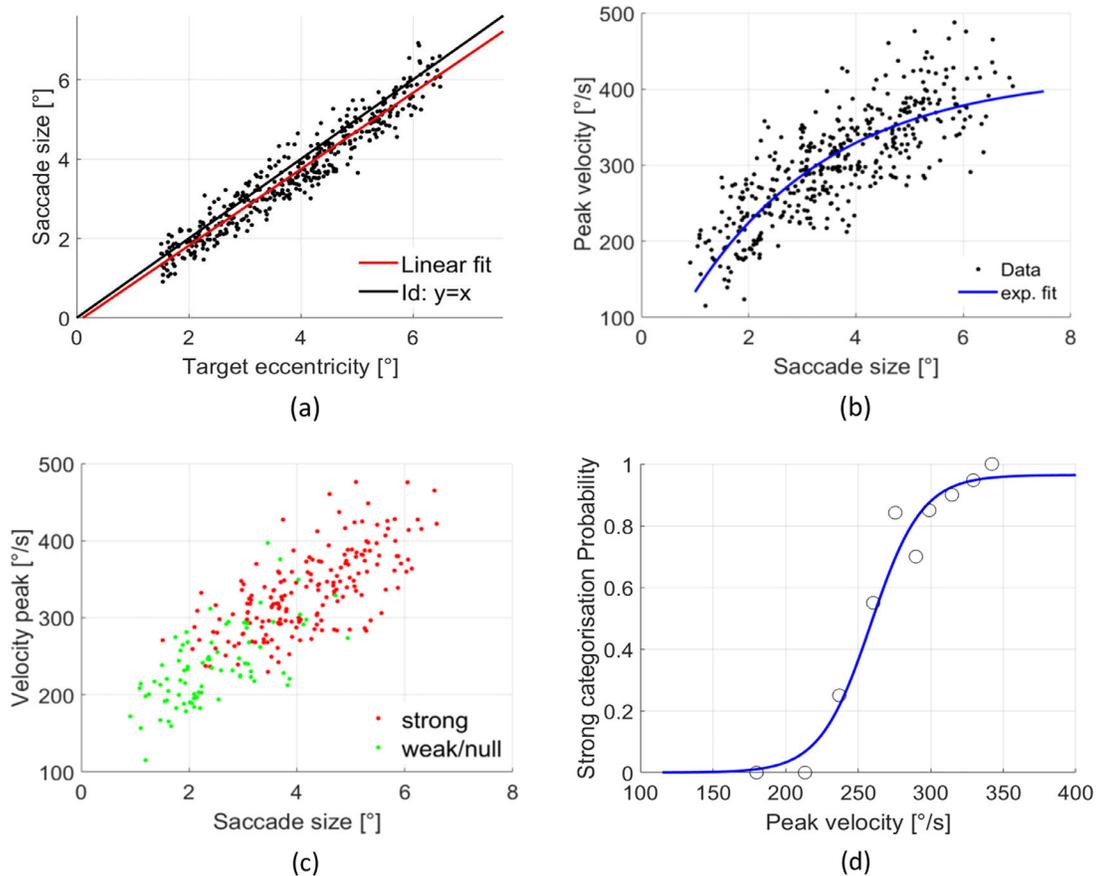


Figure 3. Representation of the three parameters for one subject (S05): (a) for all trials, saccade size as a function of target eccentricity, (b) for all trials, the peak velocity of the saccade as a function of saccade size, and its exponential fitting, (c) same as in b but only for trials in the stimulus condition, with in red, the “strong” response and in green the weak/null response (d) only for trials in the stimulus condition, the probability of the stimulus-strong category as a function of peak velocity. The open circles denote data pooled by bin.

studied using a similar signal-to-noise ratio related to the number of EEG epochs.

Moreover, we expected to obtain a similar number of trials in the stimulus-weak/null category and in the stimulus-strong category in order to be able to correctly estimate the probability of assigning motion perception to the stimulus-strong category. As expected, the number of trials for motion perception (strong category) in the control condition was very low (21 trials). These trials were removed from all subsequent analyses. In the following sections, for reasons of simplicity, the control-weak/null category will be referred to only as control.

Eye movements

To ensure that participants performed the task correctly, we analyzed three parameters: saccade size, peak velocity, and participants’ responses. Figure 3 illustrates the corresponding results for one participant

(S05). When he/she performed the task correctly, the saccade size followed the target eccentricity (Figure 3a). This was the case for all participants with a mean relative error of saccade size of $11 \pm 0.7\%$. We observed the relationship between saccade size and peak velocity (Figure 3b), namely the main sequence (Bahill, Clark, & Stark, 1975), which was fitted with an exponential function (Baloh et al., 1975). In the stimulus condition when the peak velocity increased, more trials were categorized as strong (Figure 3c). Finally, the probability of assigning motion perception to the stimulus-strong category increased when peak velocity increased, as shown in Figure 3d.

Figure 4a illustrates, for all participants, the distributions of the three saccade features by condition, and Figure 4b illustrates these distributions by condition and by motion categorization. Table 2 summarizes the mean \pm standard error of the three saccade features by condition and by motion categorization.

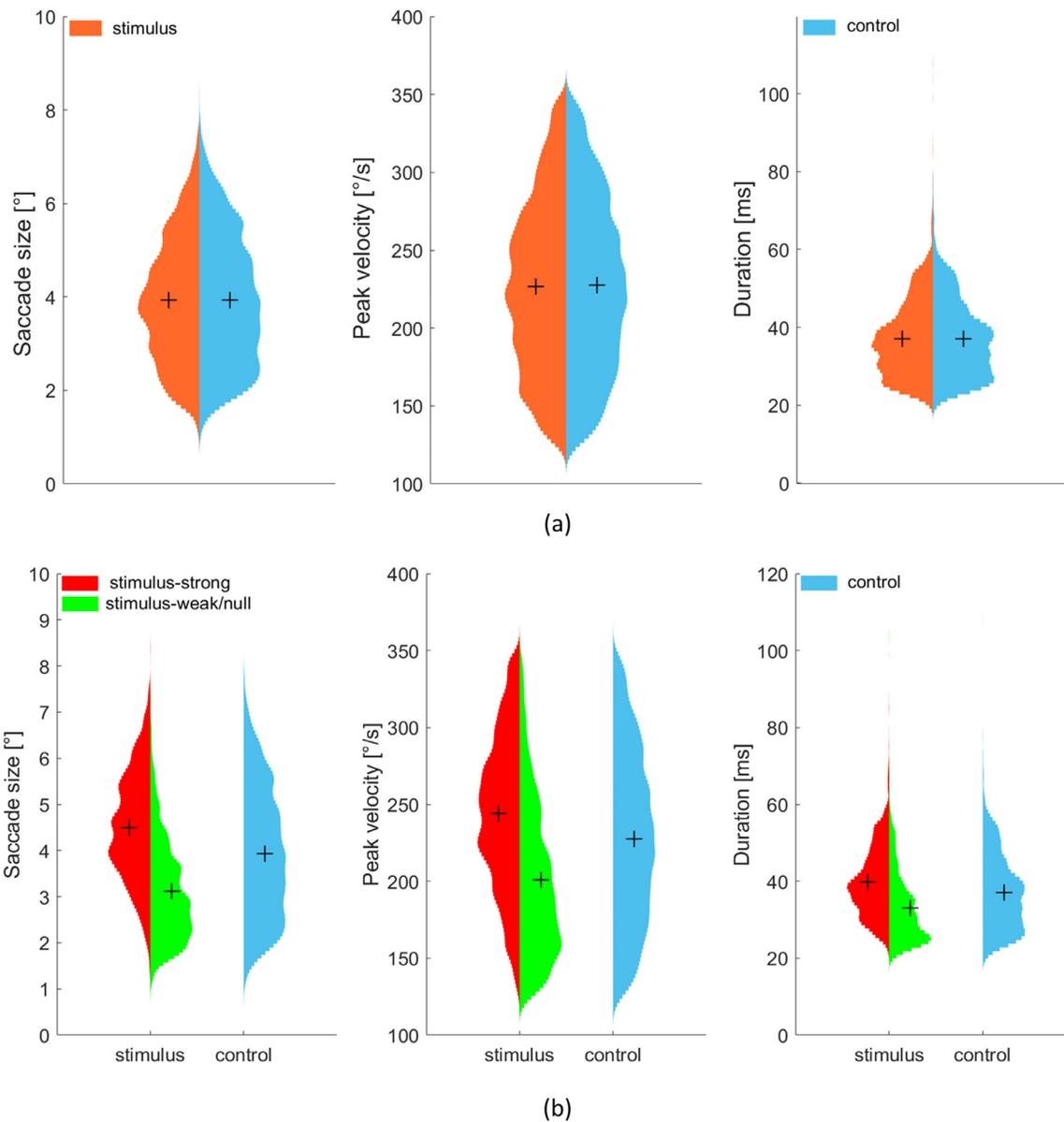


Figure 4. Distributions of the three saccade features, from left to right, size [°], peak velocity [°/s] and duration [ms], (a) by condition (stimulus versus control), (b) by condition and by motion perception (stimulus-strong in red, stimulus-weak/null in green, and control in blue). The mean of each distribution is marked by a cross.

Visual condition Motion category	Stimulus		Control
	Strong	Weak/null	Weak/null
Size, degrees	4.48 ± 0.10	3.02 ± 0.10	3.87 ± 0.10
Peak velocity, degrees/s	249.40 ± 8.63	197.67 ± 7.46	227.92 ± 7.46
Duration, ms	40.42 ± 1.06	32.43 ± 0.96	37.09 ± 0.82

Table 2. Mean ± standard error of saccade size, peak velocity and duration by condition and by motion categorization, based on individual means.

Repeated-measure ANOVAs were carried out with Condition (stimulus and control) as the within-subject

factor for each saccade feature. Differences were not significant for the three saccade features (saccade size: $F(1,18) = 0.00, p = 0.98, \eta p^2 = 0.00$; peak velocity: $F(1,18) = 0.02, p = 0.89, \eta p^2 = 0.00$; saccade duration: $F(1,18) = 0.55, p = 0.47, \eta p^2 = 0.03$). Repeated-measure ANOVAs were carried out with category (stimulus-strong, stimulus-weak/null, and control) as the within-subject factor for each saccade feature. Differences were significant for all three saccade features. More specifically, saccade size was significantly modulated by category ($F(2,36) = 206.54, p < 0.001, \eta p^2 = 0.92$). Saccade size in the stimulus-strong category (4.48 ± 0.10 degrees) was significantly higher

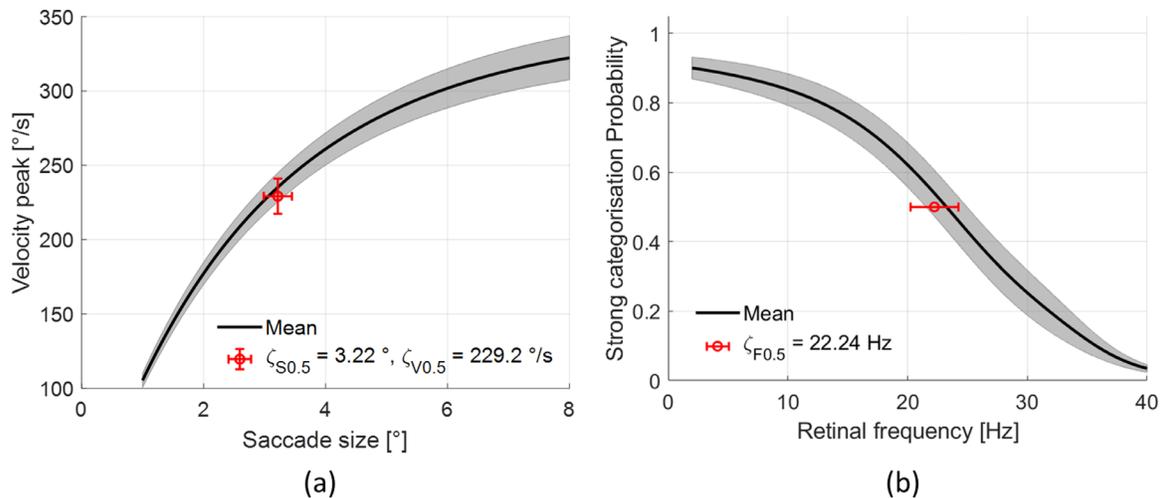


Figure 5. (a) Exponential fitting of the average (grey envelop: \pm standard error) peak velocity of saccades as a function of saccade size, (b) the probability of the stimulus-strong category. Based on individual means, the retinal temporal frequency $\zeta_{F0.5}$ eliciting a probability of the stimulus-strong category at chance level, corresponds to peak velocity $\zeta_{V0.5}$ and to saccade size $\zeta_{S0.5}$. These values are shown in red (\pm standard error).

($p < 0.001$) than in the control category (3.87 ± 0.10 degrees), which was in turn significantly higher ($p < 0.001$) than in the stimulus-weak/null category (3.02 ± 0.10 degrees). Peak velocity was significantly modulated by category ($F(2,36) = 127.82$, $p < 0.001$, $\eta p^2 = 0.88$). Peak velocity in the stimulus-strong category (249.40 ± 8.63 degrees/s) was significantly higher ($p < 0.001$) than in the control category (227.92 ± 7.46 degrees/s), which was in turn significantly higher ($p < 0.001$) than in the stimulus-weak/null category (197.67 ± 7.46 degrees/s). Finally, saccade duration was significantly modulated by category ($F(2,36) = 73.60$, $p < 0.001$, $\eta p^2 = 0.80$). Saccade duration in the stimulus-strong category (40.42 ± 1.06 ms) was significantly higher ($p < 0.001$) than in the control category (37.09 ± 0.82 ms), which was in turn significantly higher ($p < 0.001$) than in the stimulus-weak/null category (32.43 ± 0.96 ms).

Motion perception

Figure 5 shows the average (\pm standard error) peak velocity as a function of saccade size for all trials after exponential fitting, and the probability of strong motion perception categorization as a function of retinal temporal frequency after psychometric fitting. Under our experimental conditions, based on individual means, we found that retinal temporal frequency had to be inferior to 22.24 ± 2.02 Hz in order to have a probability above chance level of inducing strong motion perception, and that peak velocity had to be superior to 229.2 ± 11.9 degrees/s. corresponding to

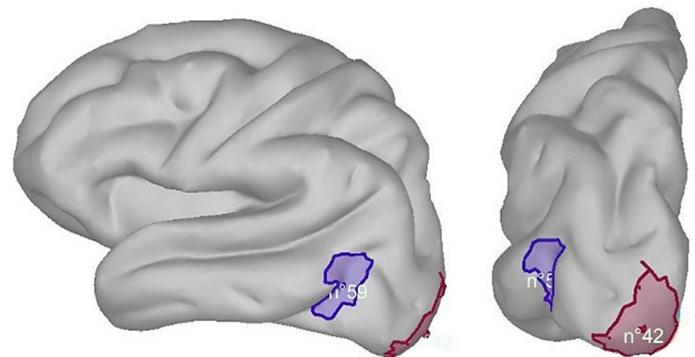


Figure 6. Representation of the two ROIs from the Destrieux Atlas on the left hemisphere of the brain. In purple, the MT-V5 ROI (no. 59) and in red the V1-V2 ROI (no. 42) The surface of the brain was reconstructed and smoothed at 50%.

an average saccade size of 3.22 degrees ± 0.23 degrees. These three values correspond to $\zeta_{F0.5}$, $\zeta_{V0.5}$, and $\zeta_{S0.5}$, respectively, and are mentioned in Figure 2 and appear in Figure 5.

Functional regions of interest for EEG source analysis

Based on the Destrieux Atlas (Destrieux et al., 2010), the left occipital pole (no. 42) and the left anterior occipital sulcus and pre-occipital notch (no. 59) occupied 12.71 cm² and 15.60 cm², respectively (Figure 6). Using the Jülich human brain atlas (<https://jubrain.fz-juelich.de/>) based on

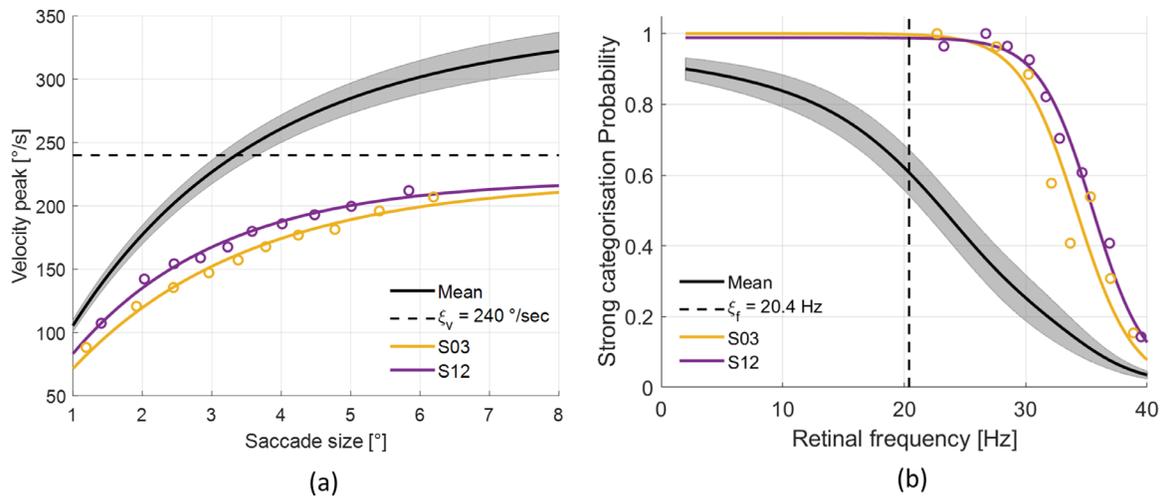


Figure 7. For participants S03 (yellow) and S12 (purple), comparison with average behavior, (a) average value (grey envelop: \pm standard error) of the exponential fitting of the peak velocity of the saccades as a function of saccade size, (b) the probability of the stimulus-strong category. The threshold $\xi_f = 20.4$ Hz and its corresponding peak velocity $\xi_v = 240$ degrees/s are depicted by the dotted line. The open circles denote data pooled by bin for these two specific datasets.

cytoarchitectonic information, we verified that these two ROIs overlapped with the V1-V2 area (59%) and the MT-V5 area (85%), respectively.

For V1-V2, we visually defined two latency windows, one of [60; 230] ms and the other of [290; 390] ms. For MT-V5, we defined two latency windows, one of [100; 215] ms and the other of [270; 450] ms.

Evoked potentials at main saccade onset

In order to estimate the evoked potential at the onset of the main saccade, it was essential to carefully consider both the retinal temporal frequency mediating motion perception and the saccade size modulating EEG activity. As explained previously in the “Material and Methods” section (see “Estimation of evoked potentials” subsection), we looked for the retinal temporal frequency threshold with the highest possible value in order to ensure that for all epochs with a retinal temporal frequency lower than this threshold, the saccade features (saccade size and peak velocity) were distributed similarly between the two categories (stimulus-strong versus control). Thus, the threshold was set at $\xi_f = 20.4$ Hz corresponding to a peak velocity of $\xi_v = 240$ degrees/s (Figure 7). Based on these criteria, the datasets of three participants (S03, S12, and S19) were excluded from the EEG analysis. For participants “S03” and “S12,” all saccades had a peak velocity lower than ξ_v (see Figure 7a for the exponential fitting of their main sequences). Consequently, for these datasets, retinal temporal frequencies were higher than ξ_v (see Figure 7b). The dataset from participant “S19” was also removed from the EEG analysis because after thresholding, the remaining number of epochs was

Category	Stimulus-strong	Control-weak/null
Total number of epochs	1221	934
Average number of epochs (\pm SE)	76.3 ± 7.9	58.4 ± 4.7

Table 3. Total number of epochs and average \pm standard error number of trials per participant for the EEG analysis, based on individual means.

only five per category.⁴ Finally, Table 3 summarizes the total number of selected epochs and the average (\pm standard error) number of epochs per participant with a peak velocity higher than ξ_v (or equivalently with a retinal temporal frequency lower than $\xi_f = 20.4$ Hz in the stimulus-strong category). Figure 8 illustrates the distributions of the three saccade features in the two categories of interest for the epochs selected for evoked potential estimation.

The similarity between the distributions in the two categories (stimulus-strong versus control) was assessed with repeated-measure ANOVAs ($F(1,15) = 2.76$, $p = 0.12$, $\eta^2 = 0.15$; $F(1,15) = 0.71$, $p = 0.41$, $\eta^2 = 0.04$) for saccade size and peak velocity, respectively. As also expected, the distributions of saccade duration were similar in both categories ($F(1,15) = 0.03$, $p = 0.87$, $\eta^2 = 0.002$). Compared to Table 1, this thresholding reduced the number of epochs used for EEG analysis while keeping a balanced number in the two conditions. However, the averaged numbers of epochs remained sufficient in view of the statistical power (Boudewyn, Luck, Farrens, & Kappenman, 2018).

The 2D ERP images were computed for the evoked potential at the onset of the visual cue (T_2), with and without deconvolution, to ensure that the model

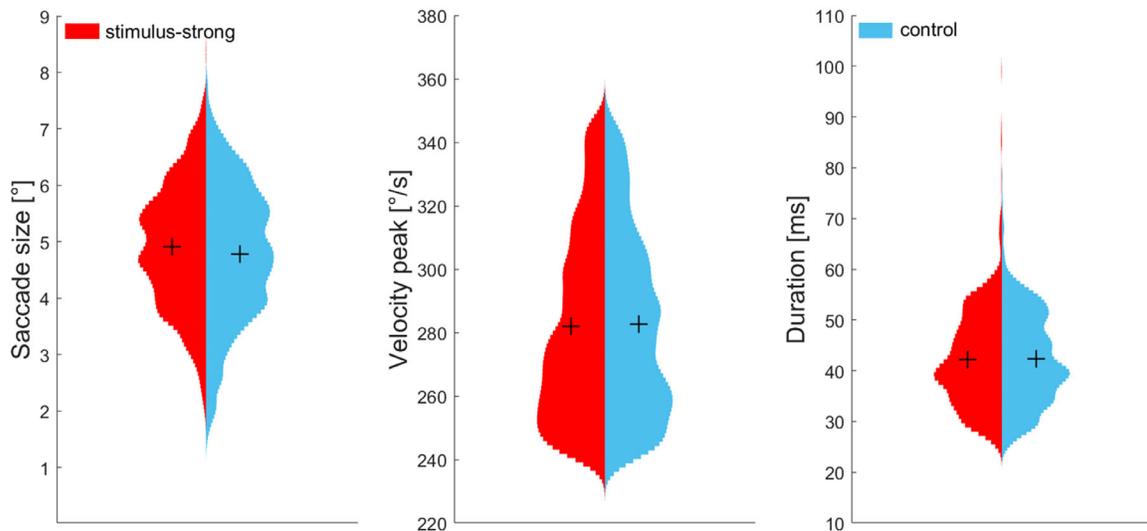


Figure 8. For the epochs selected for evoked potential estimation, distributions of the three saccade features with a peak velocity higher than $\xi_v = 240$ degrees/s (or equivalently with a retinal temporal frequency lower than $\xi_f = 20.4$ Hz in the stimulus-strong category). From left to right, size [°], peak velocity [°/s] and duration [ms]. The mean of each distribution is marked by a cross.

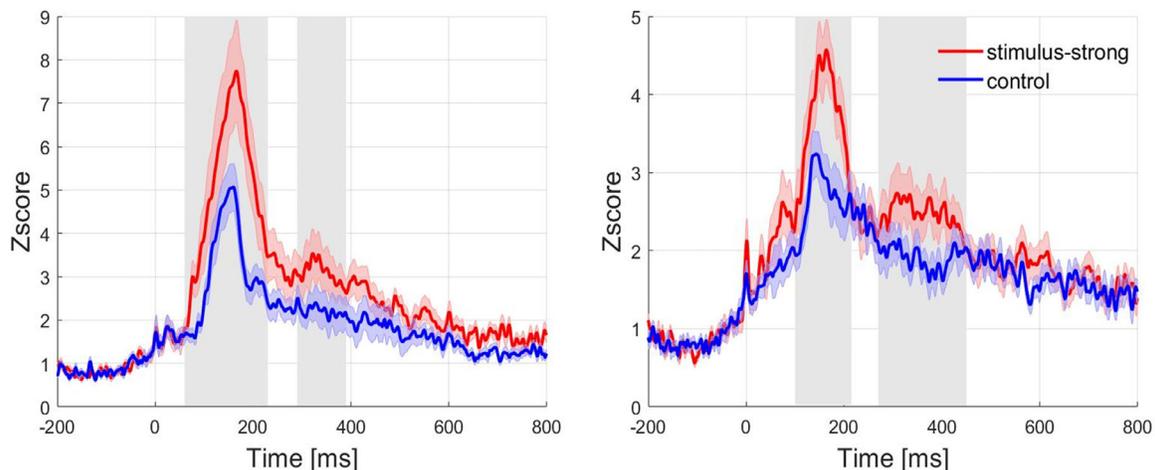


Figure 9. Illustration of the grand-average of the evoked potential at main saccade onset in each ROI, (a) V1-V2, (b) MT-V5. The solid line represents the average of the evoked potential and the transparent area represents the intersubject standard error at each time sample. The predefined latency windows in each ROI are represented in grey.

(Equation 4) correctly performed deconvolution of the evoked potentials (Ehinger & Dimigen, 2019). Results are presented in the Supplementary Material for a given dataset (one participant). We report our EEG findings based on these epochs in the source space. The intermediate results in the sensor space are presented in the Supplementary Material.

Figure 9 illustrates the grand-average of the estimated ESRP on the two ROI for each category (stimulus-strong and control).

Repeated-measure ANOVAs were carried out with Category (stimulus-strong and control) as the within-subject factor, for each latency window and on each region of interest. For the region of interest V1-V2,

statistical results in the latency window of [60; 230] ms showed that the amplitude of the evoked potential at main saccade onset was significantly modulated by the stimulus-strong versus control contrast ($F(1,15) = 11.92$, $p = 0.004$, $\eta^2 = 0.44$). Regardless of the category, the peak of this early component was in the grand-average observed at 165 ms. This component started, on average, at 60 ms in the stimulus-strong category and at 83 ms in the control category. The average amplitude was higher in the stimulus-strong category (5.09 ± 0.76) than in the control category (3.18 ± 0.28). In the latency window [290; 390] ms, statistical results showed that the average amplitude of the evoked potential at main saccade onset was

significantly modulated by stimulus-strong versus control contrast ($F(1,15) = 8.25$, $p = 0.02$, $\eta p^2 = 0.35$). The average amplitude was higher in the stimulus-strong category (3.10 ± 0.46) than in the control category (2.21 ± 0.35).

Statistical results in the latency window of [100; 215] ms for the region of interest MT-V5 showed that the amplitude of the evoked potential at main saccade onset was significantly modulated by the stimulus-strong versus control contrast ($F(1,15) = 17.12$, $p < 0.001$, $\eta p^2 = 0.53$). The average amplitude was higher in the stimulus-strong category (3.68 ± 0.32) than in the control category (2.68 ± 0.23). Finally, in the latency window of [270; 450] ms, the amplitude of the evoked potential at main saccade onset was also significantly modulated by the stimulus-strong versus control contrast ($F(1,15) = 10.34$, $p = 0.006$, $\eta p^2 = 0.41$). The average amplitude was higher in the stimulus-strong category (2.47 ± 0.27) than in the control category (1.91 ± 0.19). This component had a positive deviation which started at 270 ms and peaked at 370 ms, on average, in the stimulus-strong category.

Discussion

To our knowledge, this study explores, for the first time, the neural correlates associated with motion perception during human ocular saccades. Our objective was to reveal the involvement of the magnocellular pathway in order to demonstrate that motion perception was not totally suppressed during saccades. For this purpose, we used EEG and eye tracker recordings, and selected the primary visual areas, the occipital and parieto-occipital regions in the sensor space, and V1-V2 and MT-V5 regions in the source space.

In their seminal paper, [Castet and Masson \(2000\)](#) used a psychophysical experiment to demonstrate that motion perception occurred in specific conditions during saccades. In their protocol, motion perception of a stimulus was mediated by the retinal temporal frequency induced at the time of the saccadic peak velocity, which in its turn depended on saccade size. We adapted this protocol to neuro-imaging recordings. The main saccade in each experiment trial was selected based on eye recordings, and the corresponding evoked EEG activity at its onset was estimated. We demonstrated that there were changes in the amplitude of evoked potentials at the onset of the main saccade during strong perception induced by the intra-saccadic stimulus motion, as opposed to the control condition, which involved no perception of stimulus motion. Importantly, the only feature that differed in this comparison was motion perception, because all ocular features were matched in both categories.

Experimental paradigm

In the original experiment by [Castet and Masson \(2000\)](#), participants reported whether or not stimulus motion was perceived during a saccade (yes/no task). In our study, the task was adapted in order to focus on strong motion perception (i.e. perception of stimulus motion with a strong apparent spatio-temporal contrast). Consequently, participants were required to make a binary categorization based on whether perception of stimulus motion was strong or not. The apparent spatio-temporal contrast of the stimulus was the discriminative measure, rather than the yes/no response to motion perception used in the original experiment ([Castet & Masson, 2000](#)). By using this categorization task, we expected no ambiguity on motion perception with a strong apparent spatio-temporal contrast in the category of interest. The opposite category (“non-strong motion perception”) was not defined in relation to what it was, but in relation to what it was not, and was presented to participants as the weak/null category. Using terminology from machine learning, we asked participants to perform a “one-class” categorization task to focus on the class of interest over all other configurations ([Khan, & Madden, 2014](#); [Deng, Li, Liu, Guo, & Newsam, 2018](#)). The rationale was to obtain the most homogeneous class of interest with respect to a strong perception of stimulus motion. The price of such a choice was the heterogeneity of the opposite class (weak-null). This paradigm is highly suitable here, because there can be several reasons why stimulus motion is not perceived during a saccade: (i) the eyes are too static and consequently the stimulus motion projected on the retina is too fast, (ii) the eye movement is too slow and the apparent spatio-temporal contrast of the stimulus is too weak to perceive the stimulus motion, (iii) the saccade and the stimulus do not move in the same direction, and (iv) the eyes move too quickly and the stimulus seems to “flash” on the retina ([Castet & Masson, 2000](#)). Therefore, no EEG analysis was carried out for the “opposite class” (i.e. the stimulus-weak/null category).

We also added a control condition, which did not feature in the original experiment. In this condition, the stimulus was a horizontal spatial grating with vertical upward movement. By design, the motion of the stimulus could not be perceived in the control condition. Consequently, we directly compared stimulus-strong versus control categories in the EEG analysis.

Methodological considerations

As [Castet and Masson \(2000\)](#) showed, the perception of stimulus motion is dependent on retinal temporal

frequency. This relevant factor for motion perception corresponds to the difference between the grating velocity and the saccadic peak velocity in the same direction, expressed in Hertz by multiplication with the spatial frequency of the stimulus. This retinal temporal frequency is induced by the saccadic peak velocity, which in turn depends on saccade size (Hyde, 1959). Previous studies have demonstrated that the motion detectors of the magnocellular pathway only respond to a restricted range of spatiotemporal frequencies (Hawken et al., 1996; Movshon & Newsome, 1996). The stimulus proposed by Castet and Masson (2000) was specifically designed to activate the M-pathway neurons involved in motion perception with a low spatial frequency (0.17 cy/degrees) and a high temporal velocity (360 degrees/s). The temporal frequency of this stimulus was then equal to $0.17 \times 360 = 61.2$ Hz. When the eyes are static, this temporal frequency is the retinal temporal frequency whose value is above the critical fusion frequency.⁵ During saccades, when saccade velocity increases, retinal temporal frequency decreases.

To ensure that this retinal temporal frequency was inside the bandwidth of the magnocellular pathway, we introduced two thresholds, 40 Hz and 2 Hz, for the high and low thresholds respectively. These thresholds were used to select the trials for analysis. The high threshold on retinal temporal frequency (40 Hz) was set in line with the band-pass of the temporal frequency of the low-level motion detectors (Hawken et al., 1996). The low threshold in particular was introduced to ensure that the peak velocity of the main saccade was always smaller than the velocity of the stimulus in order to avoid a flash perception of the grating. Indeed, when the peak velocity reached the velocity of the stimulus, retinal temporal frequency was very low, and the participants in the original experiment reported a flash perception of the grating without motion perception. Moreover, as this flash perception was not a part of our study, and as it appeared especially for high peak velocities and large saccade sizes, we also decided to reduce the range of the target saccade sizes (1.5 degrees to 6.5 degrees) in comparison to the original experiment (2 degrees to 10 degrees). In view of these two elements and of the categorization task chosen, the ascending part of the probability curve, corresponding to low retinal frequencies (see Figure 2), was excluded from our analysis. Consequently, the data collected were consistent with the underlying phenomenology of the descending part of the probability curve.

Because our focus was on the stimulus-strong category, for EEG analysis, we were interested in trials which induced low retinal temporal frequency or equivalently, a high peak velocity. It is, however, well known that saccades modulate EEG activity and can introduce confounding effects (Nikolaev et al., 2016). This is especially true for the Lambda response in the

occipital region, which is modulated by saccade size (Yagi, 1979), and by saccade direction (Dandekar, et al., 2012). The Lambda response was of particular importance for this study because it has long been established that this component is associated with visual processing and is evoked at each saccade onset (Evans, 1953). In order to provide comparison between experimental situations, it was therefore necessary to have similar saccade size distributions in the same direction in order to remove this potential confounding factor. In this experiment, all saccades were in the same direction, namely from left to right, so no additional precautions were necessary. However, as saccade size is naturally related to saccade duration and peak velocity, and as peak velocity is itself linearly related to retinal temporal frequency, in order to select a maximum number of trials with low retinal temporal frequency, the largest possible threshold on the retinal frequency was set in order to ensure that saccade features (saccade size, peak velocity, and duration) were similarly distributed in the stimulus-strong and control categories, for trials with a retinal frequency lower than this threshold. Using this process, the threshold was set at 20.4 Hz, and only trials with a retinal frequency below this threshold were retained, or equivalently only trials with a peak velocity higher than $360 - \frac{20.4}{0.17} = 240$ degrees/s were retained.

Eye-tracker recordings

In our experimental design, the two conditions (stimulus versus control) differed in the orientation of the visual stimulus according to the spatial grating (vertical versus horizontal), and according to the direction of movement (left to right versus bottom to top). In both conditions, participants had to make a saccade in the same direction, from left to right, at a size indicated by the position of a target point. In other words, in the stimulus condition, the stimulus moved in the same direction as the requested saccade, whereas in the control condition, the stimulus moved in a direction orthogonal to the requested saccade. Three saccade features were analyzed, namely saccade size, peak velocity, and saccade duration. These three features are known to be linked - saccade size is linked linearly with saccade duration, and nonlinearly with peak velocity (Baloh et al., 1975). Our results on these saccade features showed that while the orientation of the stimulus was different in both conditions, there were no differences between the two conditions, irrespective of the perception of stimulus motion.

However, when the perceptual category of stimulus motion (strong versus weak/null) was taken into consideration, our results demonstrated significant

differences between these two categories in relation to saccade features. As a reminder, in the control-strong category, there were very few trials. The answers in these trials could be interpreted as response errors or as possible perceptions of a vertical motion induced by saccades with very pronounced upward curvatures, and they were therefore removed from our analysis. The control-weak/null category then became the control category. Our analyses on saccade features focused on the three remaining categories, stimulus-strong, stimulus-weak/null, and control. [Castet and Masson \(2000\)](#), showed that the perception of stimulus motion was mediated by retinal temporal frequency. This latter depends on the peak velocity, which in turn depends on saccade size. When saccade size increased, peak velocity also increased, retinal temporal frequency decreased, and, as a result, the probability of perceiving the stimulus motion increased. Our results on saccade features were thus consistent with those obtained by [Castet and Masson \(2000\)](#): larger saccade sizes and peak velocities when stimulus motion was perceived as strong, and smaller saccade sizes and peak velocities when stimulus motion was not perceived as strong (i.e. the weak/null category).

Motion perception

The inverted U-shape probability curve shown in the study by [Castet and Masson \(2000\)](#) was based on a yes/no detection paradigm, in which the participant had to indicate if he/she saw stimulus motion or not. The maximum probability was reached for a retinal temporal frequency of about 20 Hz, irrespective of the velocity of the stimulus. In our study, the experimental paradigm included only one stimulus velocity and the task was a categorization task. This categorization task was relative to the perception of stimulus motion with a strong apparent spatio-temporal contrast. In other words, the discriminant variable was not only motion detection, but motion perception with a strong apparent spatio-temporal contrast. The consequence of this change was that the probability curve obtained in our study shifted toward lower retinal temporal frequencies (see [Figure 2](#)). In the original experiment, a saccade which was small in size, but which was sufficient to reduce the retinal temporal frequency and place it within the magnocellular bandwidth, had a non-zero probability of inducing motion perception. In our experiment, for this same saccade size and therefore this same retinal temporal frequency, the apparent spatio-temporal contrast was not sufficient for categorization as stimulus-strong. To obtain categorization as stimulus-strong, retinal temporal frequency had to decrease even more (i.e. saccade size had to increase even more). Moreover, the training phase preceding our main experiment was done with

a saccade size of 4 degrees, corresponding to about 20 Hz - the retinal temporal frequency at which the probability of motion perception was maximized in the original experiment. Each participant had practiced the prototypical intra-saccadic perception for this apparent spatio-temporal contrast and had used this training phase to have enough confidence in his/her internal decision threshold to categorize a strong pattern for motion perception. Finally, we found that the decision threshold ($\zeta_{F0.5}$) was equal to 22.24 Hz, on average. This did not mean that above this threshold, participants did not perceive motion of the stimulus, but that they perceived it with a strong apparent contrast with a probability lower than chance level. This threshold, expressed in Hz, corresponded to 229.2 degrees/s for the peak velocity and 3.22 degrees for saccade size. As expected, the internal threshold $\zeta_{S0.5} = 3.22$ degrees averaged across all participants, expressed in saccade size, was lower than the learning saccade size (4 degrees°). It follows that the average probability curve shifted more towards the low retinal temporal frequencies than the curve in the original experiment. Due to this shift, we did not observe the ascending part of the inverted U-shape, and our probability function represented only the descending part of the inverted U-shape found by [Castet and Masson \(2000\)](#). This was the consequence of the choice of the categorization task and of the reduction in the range of saccade sizes. Therefore, even though the question we asked participants was different, our experiment replicated the results of [Castet and Masson \(2000\)](#) well.

EEG recordings

The estimation of evoked potentials at main saccade onset was completed with a deconvolution of temporally overlapped neural responses ([Smith & Kutas 2015a](#); [Kristensen et al. 2017](#)). Modulation by saccade size was also taken into consideration ([Yagi, 1979](#); [Dandekar et al., 2012](#); [Nikolaev et al., 2016](#)). Before analyzing the evoked potential at main saccade onset, we verified in the sensor space that the evoked potential at the onset of the visual cue was the same, irrespective of condition (stimulus or control), and categorization (strong or weak/null). Participants did indeed gaze at the red fixation point at the onset of the visual cue. This result was in line with the work of [Castet and Masson \(2000\)](#). These authors demonstrated that when the eyes were static, motion could not be perceived because the temporal frequency of the stimulus was higher than the critical fusion frequency ([Robson, 1966](#)) and above the bandwidth of the magnocellular pathway ([Hawken et al., 1996](#); [Movshon & Newsome, 1996](#)).

As our present study focused on saccades, it was more natural to time-lock EEG signals to saccade onset and not to saccade offset. The consequence

of this choice was twofold. Compared to classical results, the latency of the components observed on the ESRP was delayed by saccade duration. Moreover, as these components, namely the Lambda response, N1, and P300 are synchronized on saccade offset, their estimation from signals time-locked to saccade onset is a low-pass version of the estimation from signals time-locked to saccade offset. This low-pass filtering effect remained low here since the jitter that causes it corresponded to the variability of saccade duration (from around 20 to 60 ms). As the distributions of saccade duration were similar in the two categories of interest (stimulus-strong versus control), the effect of the low-pass filtering was also similar between the two categories and was not relevant to the comparison between the two categories.

The results obtained in the sensor space (see Supplementary Material), showed that the intra-saccadic perception of the motion of this stimulus, which had been optimized for the magno-cellular pathway, sequentially activated visual processes, which were indicative of visual processing, a discrimination task, and a decision-making task. Markers of these processes in the sensor space have been extensively studied. They include the Lambda response (Barlow & Cigánek, 1969), the N1 component (Luck, Woodman, & Vogel, 2000), and the P300 component, respectively (for a review see Polich, 2012). The cortical sources of the Lambda response are located in the occipital region (Kazai & Yagi, 2003). The N1 component is made up of two subcomponents, one anterior in the fronto-central region, and another posterior in the parieto-occipital region (Harter, Aine, & Schroeder, 1982). The P300 component is a large deviation, which is visible on the whole scalp, and whose maximum amplitude is located in the centro-parietal region (Polich, 2012). We now discuss our results on the first two components (Lambda, N1), followed by our results on the third component (P300).

First, for the three parieto-occipital electrode clusters (left, medium, and right), the Lambda response with a positive peak on average at 165 ms in the grand-average, was observed in the stimulus-strong and control categories. With similar distributions of saccade size, the comparison between the Lambda response evoked at saccade onset for trials in the stimulus-strong category and those in the control category was relevant. The average amplitude of the Lambda response between 120 and 190 ms was lower in the control category than in the stimulus-strong category. For these same electrode clusters, the posterior N1 component between 200 and 300 ms, with a negative peak at 240 ms in the grand-average was observed in the stimulus-strong category but not in the control category. It is worth summarizing what the two categories of trial, during which participants performed saccades of the same size, had in common, and where they differed, in

relation to the visual stimulus. The saccade performed in both categories was an ocular movement from a red dot to a green dot. The Lambda response reflects the afferent input of visual information to the visual cortex (Evans, 1953). However, Ossandon and collaborators showed that saccades executed on a uniform grey image did not evoke a Lambda response (Ossandón, Helo, Montefusco-Siegmund, & Maldonado, 2010). In our case, there was a chromatic contrast (from red to green), and an evoked Lambda response revealing this visual scene change was therefore expected in both categories. In both categories, a sinusoidal grating with low spatial and high temporal frequency was superimposed on this visual scene. However, in the stimulus-strong category, the grating was vertically oriented and moved from left to right in the direction of the saccade, whereas in the control category, the grating, orthogonal to the previous one, was horizontally oriented, and moved from bottom to top. Because the saccade was made from left to right, the temporal frequency of this control stimulus projected onto the retina was not reduced, except for saccades with very curved upward trajectories. Saccades of this type were observed. They slightly reduced the retinal temporal frequency and induced some retinal motion energy from a bottom-up direction. It is thus not surprising to observe an evoked response in the control condition. For perception, since the categorization task involved the perception of a left-to-right motion, participants were not supposed to respond positively in this situation, as was the case for 99.1% of them (see Table 1, 2391/2412). We therefore cannot exclude the hypothesis that there was very marginal stimulus motion-induced EEG activity in the control category. By definition, all trials in the stimulus-strong category induced a strong perception of stimulus motion. Furthermore, the N1 component, which reveals discrimination processes between an expected and an unexpected stimulus (Luck & Hillyard, 1995; Vogel & Luck, 2000) was observed with a more negative amplitude in the stimulus-strong category than in the control category. In addition, we know that the parieto-occipital subcomponent of the N1 component shares similar cortical sources with the visual evoked P1 potential (Di Russo, Martinez, Sereno, Pitzalis, & Hillyard, 2002). We also know that the Lambda response and the P1 potential share similar cortical sources - the former is triggered by fixation onset and the latter by stimulus onset (Kazai & Yagi, 2003). The differences observed for the parieto-occipital clusters were interpreted as a whole, in terms of a “Lambda - posterior N1 complex” rather than as two distinct components, the Lambda response, on the one hand, and the posterior N1 component on the other. The rationale was that these two early components were temporally sequential and had common cortical sources in the parieto-occipital region.

Second, the P300 component between 350 and 500 ms with a positive peak at 385 ms in the grand-average, was observed over the entire scalp and in particular over the occipital electrode clusters at a higher amplitude in the stimulus-strong category than in the control category. The P300 component has been observed in numerous situations (Hruby, & Marsalek, 2003) where the common factor was participants' involvement in a decision-making task (Rohrbaugh, Donchin, & Eriksen, 1974; Picton, 1992). In our experiment, participants had to make a decision about the status (here, motion) of the perceived stimulus. We found that visual perception was similar during fixations and during saccades when the eyes were moving, from the perspective of these three evoked components in the sensor space.

Additionally, the analysis in the source space provides localization in cortical regions for these activities observed in the sensor space. Two ROI were selected, namely V1-V2 and MT-V5, in the dorsal pathway, driven predominantly by magnocellular inputs. For this purpose, a standard source reconstruction algorithm (Minimum Norm Estimation; Hämäläinen, & Ilmoniemi, 1994) was applied to the estimates of ESRP obtained by deconvolution over the whole scalp for both categories and for each participant. The reconstructed brain regions were defined according to the Destrieux Atlas (Destrieux, et al., 2010). The two selected regions each had a significant overlap with the V1-V2 and MT-V5 areas: 59% for the first region and the V1-V2 area, and 85% for the second region and the MT-V5 area. This overlap was determined using the Jülich human brain atlas based on cytoarchitectonic information. Our previous findings in the sensor space showed that the brain activity observed in the occipital region could be interpreted in terms of two periods, an early one which included the Lambda response and the posterior N1 component, and a later one with the P300 component. In the source space, this temporal distinction was also observed on the activity of V1-V2 and MT-V5 reconstructed sources. In these early and late activities, we found distinct patterns which depended on whether the stimulus motion was perceived as strong or not. A positive deviation was observed for early activity in both categories and both ROIs. For each ROI, a common latency window was visually defined for both categories by delimiting the early component with positive deviations, namely between [60; 230] ms in the V1-V2 ROI and between [100; 215] ms in the MT-V5 ROI. Regardless of the ROI, the average amplitude in the respective latency window was higher for the stimulus-strong category than for the control category (i.e. when stimulus motion was perceived as strong versus not perceived), the saccades being otherwise similar. For each ROI, the respective latency window of the early component was included in the union of the latency windows of the

lambda response and of the posterior N1 component. For the V1-V2 ROI, the peak of this early component was in the grand average at 165 ms. Moreover, for visual evoked potentials, Di Russo and collaborators (2002) found that the early P1 component and subcomponent N150 of the posterior N1 component share similar cortical sources, located in Brodmann's area 18, in the dorsal pathway driving magnocellular inputs. This early component in the V1-V2 ROI was interpreted as partially contributing to the "Lambda-N1" complex observed in the sensor space. The average amplitude between 60 and 230 ms in the V1-V2 ROI was higher in the stimulus-strong category than in the control category. The difference in the Lambda response observed in the sensor space on the parieto-occipital clusters was therefore also observed in the source space in a larger and earlier latency window. First, the component observed on the V1-V2 ROI was larger and higher in the stimulus-strong category than in the control category. In the control category, the lambda response was evoked by a change in the visual scene before and after the saccade, constituted by a change in the color of the fixation point, and we observed that this evoked response in the V1-V2 ROI was similar in both latency and peak to the Lambda response in the sensor space. In contrast, in the stimulus-strong category, in addition to this visual scene, participants also perceived stimulus motion. They pressed the "strong" key if they perceived (1) a vertical grating, (2) with a leftward motion (3) with a high spatiotemporal contrast,⁶ and (4) during the saccade. Perception of the stimulus during the main saccade was the discriminant element in both categories, and this accounted for a greater expression of the observed potential in the V1-V2 ROI in the stimulus-strong category. Second, the latency of this component occurred earlier (60 ms) in the stimulus-strong category than in the control category (83 ms). However, both components peaked at about 165 ms irrespective of category. This shorter latency (60 ms) could be explained by taking into consideration the typical time course for saccadic suppression (ranging from 75 ms prior to, the saccade to 50 ms following the saccade) described by Diamond et al. (2000). At the end of this period, contrast sensitivity progressively returns to normal. The latency of this progressive return to normality was congruent with the latency of the increasing activity observed in the V1-V2 ROI in the stimulus-strong category.

Proceeding along the dorsal pathway, we observed a larger and higher positive component in the stimulus-strong category than in the control category in the MT-V5 ROI. As explained previously, we cannot ignore the possibility that in view of the saccade curvature, perception of a residual upward movement occurred, or that this residual movement could partially explain the reconstructed activity by source localization in this area for the control category. According to

the top-down theory of attentional control for the detection of features (see [Corbetta & Shulman, 2002](#), for a review), the response has to be facilitated because it is an expected feature (here motion from left to right). Taken together, the reconstructed activity for the stimulus-strong category is unambiguously a neural correlate of motion perception during saccades. This provides a physiological reality for the psychophysical findings of [Castet and Masson \(2000\)](#).

Finally, late activity with a latency between 270 and 400 ms in the MT-V5 ROI, is interpreted as contributing to the P300 component observed in the sensor space, with a positive deviation starting at 270 ms and peaking at 370 ms, on average. Recent studies using EEG and functional MRI have found some differences regarding the cortical sources of the P300 component, depending on the experimental paradigm used. A search task requires more top-down attention, and elicits a larger network in the frontal lobe. A pop out task requires more bottom-up attention, and elicits a larger network in the parietal lobe ([Zhang, Luo, Zhang, Jin, & Li, 2020](#)). In regions more involved in stimulus-driven tasks than in goal-driven tasks, the left angular gyrus is of particular importance as it is required in a great variety of high-level tasks and is connected to the occipito-temporal region where the MT-V5 area is located ([Seghier, 2013](#)). In view of this dichotomy, the task of motion perception we used required the allocation of more bottom-up attention than of top-down attention. The late activity observed could therefore be explained by a contribution to the P300 component. This would constitute a main contribution for reconstructed activity in the MT-V5 ROI, and a marginal contribution for reconstructed activity in the V1-V2 ROI.

Our aim was to provide strong evidence of a correlation between intra-saccadic motion perception and activity in the V1-V2 and MT-V5 areas, when the stimulus was optimized to elicit intra-saccadic motion perception and to activate the magnocellular pathway. Our results in the sensor and source spaces clearly indicate that stimulus motion is perceived during saccades. This study does not challenge the reduction in magnocellular contrast sensitivity during saccades. This magno-specific reduction has been suggested by a range of psychophysical and neurophysiological studies ([Ibbotson & Krekelberg, 2011](#); [Binda & Morrone, 2018](#)) but remains a matter of controversy ([Hass & Horwitz, 2011](#); [Braun, Schütz, & Gegenfurtner, 2017](#)). However, low contrast sensitivity is not equivalent to complete blindness during saccades. This study shows that for stimuli which have been optimized for the magnocellular pathway, intra-saccadic motion perception activates the same early or late visual processes as the perception of the salient elements in a visual scene during each ocular fixation. This is consistent with recent evidence

suggesting that intra-saccadic visual signals have a functional role. It seems that intra-saccadic motion streaks might provide cues to tracking objects which rapidly change location across saccades ([Schweitzer & Rolfs, 2020](#); [Schweitzer & Rolfs, 2021](#)). Even if the functional role is still unclear and studies are few, these findings could provide an additional argument in favor of the perception of motion during saccades.

Limitations

Participants had to categorize their motion experience during saccades as strong versus weak/null. The class strong was well defined (homogeneous in terms of motion and apparent spatio-temporal contrast), and provided a high-level of confidence regarding the modulation of neural activity versus the control condition. The weak/null class was, on the contrary, more heterogeneous. The perception of motion could not be ruled out, and it was not possible to implement a binary categorization of motion/no motion. Due to the use of 32 electrodes, the spatial resolution for EEG source estimation was limited. In this particular context and because our ROIs were defined at cortical level, we used the depth-weighting “Minimum Norm Estimation” method (MNE) to estimate the sources. This method estimates sources close to the sensors, and the depth-weighting allows the impact of deeper sources to be enhanced (see [Hauk, Stenroos, & Treder, 2019](#)). The use of an MRI anatomic template for the delineation of V1/V2 and MT-V5 areas had limited precision. Additional functional MRI experiments could be introduced to delineate these areas precisely in each individual. The accuracy of the EEG source localization could be greatly improved using functional MRI-informed algorithms ([Cottureau, Ales, & Norcia, 2012](#)).

Conclusion

Our results demonstrate intra-saccadic activity in the magnocellular pathway and confirm the behavioral results of the study by [Castet and Masson \(2000\)](#). They provide a first step for the observation of the neural correlates of intra-saccadic motion perception in humans. In order to progress in this area in the future, this experiment will be replicated using a more sophisticated source localization algorithm in order to be able to precisely delineate the brain areas involved. By combining high spatial and temporal resolution source location and connectivity graphs, it will then be possible to have a better understanding of the network

of the brain areas involved in intra-saccadic motion perception and of their time course.

Keywords: human vision, saccades, magnocellular, electroencephalography (EEG), eye-tracking

Acknowledgments

The authors thank all the participants in this experiment.

G.N. is recipient of a grant from the University Grenoble Alpes. This study was partially funded by a grant from the LabEx PERSYVAL-Lab (ANR-11-LABX-0025-01).

Author Contributions: E.C. and A.G.D. contributed to the conception and the design of the study. A.R. and A.G.D. performed data acquisition. G.N., A.R., E.K., and A.G.D. contributed to the analysis of the data. All authors contributed to drafting the text and preparing the figures.

Commercial relationships: none.

Corresponding author: Anne Guérin-Dugué.

Email: anne.guerin@gipsa-lab.grenoble-inp.fr.

Address: GIPSA-Lab, 11 rue des Mathématiques, Grenoble Campus BP46, F-38402 SAINT MARTIN D'HERES CEDEX, France.

Footnotes

¹The duration of this period was randomly determined according to a uniform distribution between 400 and 600 ms.

²When the peak velocity reached the stimulus velocity, participants in Castet and Masson's experiment reported a flash perception of the spatial grating without motion perception. The study of this phenomenon is outside the scope of this article.

³Most of the time, blink artifacts were concentrated on a unique blink source.

⁴For this dataset, almost half of the trials had already been removed because they did not satisfy the fifth criterion for the selection of the main saccade.

⁵The critical fusion frequency can be defined, for a given intermittent light source, as the lowest frequency of light which gives a continuous feeling of light. It is a threshold between two states, and if the stimulus frequency is subthreshold, there is a flicker. The flicker is the perception of visual fluctuations in intensity and unsteadiness in the presence of a light stimulus when the eyes are static. On the contrary, if the stimulus frequency is suprathreshold, there is a continuous feeling of light (Simonson & Brozek, 1952; Landis, 1954; Rey & Rey, 1964).

⁶The pattern for a "strong" motion perception was learnt with saccades of a size of 4 degrees.

References

- Bair, W., & O'Keefe, L. P. (1998). The influence of fixational eye movements on the response of neurons in area MT of the macaque. *Visual Neuroscience*, 15(4), 779–786.
- Bahill, A. T., Clark, M. R., & Stark, L. (1975). The main sequence, a tool for studying human eye movements. *Mathematical Biosciences*, 24(3-4), 191–204.
- Baloh, R. W., Sills, A. W., Kumley, W. E., & Honrubia, V. (1975). Quantitative measurement of saccade amplitude, duration, and velocity. *Neurology*, 25(11), 1065–1065.
- Barlow, J. S., & Cigánek, L. (1969). Lambda responses in relation to visual evoked responses in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 26(2), 183–192.
- Bell, A. J., & Sejnowski, T. J. (1995). An information-maximisation approach to blind separation and blind deconvolution. *Neural Computation*, 7(6), 1129–1159.
- Binda, P., & Morrone, M. C. (2018). Vision during saccadic eye movements. *Annual Review of Vision Science*, 4, 193–213.
- Boudewyn, M. A., Luck, S. J., Farrens, J. L., & Kappenman, E. S. (2018). How many trials does it take to get a significant ERP effect? It depends. *Psychophysiology*, 55(6), e13049.
- Braun, D. I., Schütz, A. C., & Gegenfurtner, K. R. (2017). Visual sensitivity for luminance and chromatic stimuli during the execution of smooth pursuit and saccadic eye movements. *Vision Research*, 136, 57–69.
- Bremmer, F., Kubischik, M., Hoffmann, K. P., & Krekelberg, B. (2009). Neural dynamics of saccadic suppression. *Journal of Neuroscience*, 29(40), 12374–12383.
- Burr, D. C., Holt, J., Johnstone, J. R., & Ross, J. (1982). Selective depression of motion sensitivity during saccades. *The Journal of Physiology*, 333(1), 1–15.
- Burr, D. C., Morrone, M., M., C., & Ross, J. (1994). Selective suppression of the magnocellular visual pathway during saccadic eye movements. *Nature*, 371(6497), 511–513.
- Campbell, F. W., & Wurtz, R. H. (1978). Saccadic omission: Why we do not see a grey-out during a saccadic eye movement. *Vision Research*, 18(10), 1297–1303.
- Castet, E., & Masson, G. S. (2000). Motion perception during saccadic eye movements. *Nature Neuroscience*, 3(2), 177–183.
- Castet, E., Jeanjean, S., & Masson, G. S. (2002). Motion perception of saccade-induced retinal translation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(23), 15159–15163.

- Castet, E. (2010). Perception of intrasaccadic motion, in: G. S. Masson, & U. J. Ilg (Eds.), *Dynamics of Visual Motion Processing: Neuronal, Behavioral and Computational Approaches* pp. 213–238. New York, NY: Springer.
- Clark, J. J. (1999). Spatial attention and latencies of saccadic eye movements. *Vision Research*, *39*(3), 585–602.
- Cloherty, S. L., Mustari, M. J., Rosa, M. G., & Ibbotson, M. R. (2010). Effects of saccades on visual processing in primate MSTd. *Vision Research*, *50*(24), 2683–2691.
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, *3*(3), 201–215.
- Cottareau, B. R., Ales, J. M., & Norcia, A. M. (2012). Increasing the accuracy of electromagnetic inverses using functional area source correlation constraints. *Human Brain Mapping*, *33*(11), 2694–2713.
- Dai, W., Selesnick, I., Rizzo, J. R., Rucker, J., & Hudson, T. (2017). A nonlinear generalization of the Savitzky-Golay filter and the quantitative analysis of saccades. *Journal of Vision*, *17*(9), 10.
- Dandekar, S., Privitera, C., Carney, T., & Klein, S. A. (2012). Neural saccadic response estimation during natural viewing. *Journal of Neurophysiology*, *107*(6), 1776–1790.
- Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: An open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, *134*(1), 9–21.
- Deng, X., Li, W., Liu, X., Guo, Q., & Newsam, S. (2018). One-class remote sensing classification: one-class vs. binary classifiers. *International Journal of Remote Sensing*, *39*(6), 1890–1910.
- Destrieux, C., Fischl, B., Dale, A., & Halgren, E. (2010). Automatic parcellation of human cortical gyri and sulci using standard anatomical nomenclature. *NeuroImage*, *53*(1), 1–15.
- Deubel, H., Schneider, W. X., & Bridgeman, B. (2002). Transsaccadic memory of position and form. *In Progress in Brain Research*. New York, NY, Elsevier, *140*, 165–180.
- Diamond, M. R., Ross, J., & Morrone, M. C. (2000). Extraretinal Control of Saccadic Suppression. *The Journal of Neuroscience*, *20*(9), 3449–3455.
- Dimigen, O., Sommer, W., Hohlfeld, A., Jacobs, A. M., & Kliegl, R. (2011). Coregistration of eye movements and EEG in natural reading: analyses and review. *Journal of Experimental Psychology: General*, *140*(4), 552.
- Di Russo, F., Martínez, A., Sereno, M. I., Pitzalis, S., & Hillyard, S. A. (2002). Cortical sources of the early components of the visual evoked potential. *Human Brain Mapping*, *15*(2), 95–111.
- Duyck, M., Wexler, M., Castet, E., & Collins, T. (2018). Motion masking by stationary objects: A study of simulated saccades. *i-Perception*, *9*(3), 2041669518773111.
- Ehinger, B. V., & Dimigen, O. (2019). Unfold: an integrated toolbox for overlap correction, non-linear modeling, and regression-based EEG analysis. *PeerJ* *7*, e7838.
- Evans, C. C. (1953). Spontaneous excitation of the visual cortex and association areas—lambda waves. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *5*(1), 69–74.
- Findlay, J. M., & Gilchrist, I. D. (2003). *Active vision: The psychology of looking and seeing (No. 37)*. New York, NY, Oxford University Press.
- Fischer, B., Boch, R., & Bach, M. (1981). Stimulus versus eye movements: comparison of neural activity in the striate and prelunate visual cortex (A17 and A19) of trained rhesus monkey. *Experimental Brain Research*, *43*(1), 69–77.
- Fonov, V. S., Evans, A. C., McKinstry, R. C., Almlí, C. R., & Collins, D. L. (2009). Unbiased nonlinear average age-appropriate brain templates from birth to adulthood. *NeuroImage*, *47*(1), S102.
- Gramfort, A., Papadopoulos, T., Olivi, E., & Clerc, M. (2010). OpenMEEG: open-source software for quasistatic bioelectromagnetics. *Biomedical Engineering Online*, *9*(1), 45.
- Gramfort, A., Luessi, M., Larson, E., Engemann, D. A., Strohmeier, D., Brodbeck, C., Parkkonen, L., . . . Hämäläinen, M. S. (2014). MNE software for processing MEG and EEG data. *NeuroImage*, *86*, 446–460.
- Hämäläinen, M. S., & Ilmoniemi, R. J. (1994). Interpreting magnetic fields of the brain: minimum norm estimates. *Medical & Biological Engineering & Computing*, *32*(1), 35–42.
- Harquel, S., Bacle, T., Beynel, L., Marendaz, C., Chauvin, A., & David, O. (2016). Mapping dynamical properties of cortical microcircuits using robotized TMS and EEG: Towards functional cytoarchitectonics. *NeuroImage*, *135*, 115–124.
- Harter, M. R., Aine, C., & Schroeder, C. (1982). Hemispheric differences in the neural processing of stimulus location and type: effects of selective attention on visual evoked potentials. *Neuropsychologia*, *20*(4), 421–438.
- Hass, C. A., & Horwitz, G. D. (2011). Effects of microsaccades on contrast detection and V1 responses in macaques. *Journal of Vision*, *11*(3), 3.
- Hauk, O. (2004). Keep it simple: a case for using classical minimum norm estimation in the analysis

- of EEG and MEG data. *Neuroimage*, 21(4), 1612–1621.
- Hauk, O., Stenroos, M., & Treder, M. (2019). EEG/MEG source estimation and spatial filtering: the linear toolkit. In: S. Supek, & C. Aine (Eds.), *Magnetoencephalography: From Signals to Dynamic Cortical Networks*, Cham, Springer, 167–203.
- Hawken, M. J., Shapley, R. M., & Gross, D. H. (1996). Temporal-frequency selectivity in monkey visual cortex. *Visual Neuroscience*, 13(3), 477–92.
- Henderson, J. M. (2003). Human gaze control during real-world scene perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(11), 498–504.
- Hruby, T., & Marsalek, P. (2003). Event-related potentials—the P3 wave. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 63(1), 55–63.
- Hyde, J. E. (1959). Some characteristics of voluntary human ocular movements in the horizontal plane. *American Journal of Ophthalmology*, 48(1), 85–94.
- Ibbotson, M. R., Price, N. S., Crowder, N. A., Ono, S., & Mustari, M. J. (2007). Enhanced motion sensitivity follows saccadic suppression in the superior temporal sulcus of the macaque cortex. *Cerebral Cortex*, 17(5), 1129–1138.
- Ibbotson, M. R. (2009). Intrasaccadic Motion: Neural Evidence for Saccadic Suppression and Postsaccadic Enhancement. In *Dynamics of Visual Motion Processing* (pp. 239–257). Boston, MA: Springer.
- Ibbotson, M., & Krekelberg, B. (2011). Visual perception and saccadic eye movements. *Current Opinion in Neurobiology*, 21(4), 553–558.
- Idrees, S., Baumann, M. P., Franke, F., Münch, T. A., & Hafed, Z. M. (2020). Perceptual saccadic suppression starts in the retina. *Nature Communications*, 11(1), 1–19.
- Ilg, U. J., & Hoffmann, K. P. (1993). Motion perception during saccades. *Vision Research*, 33(2), 211–220.
- Kaplan, E. (2004). The M, P, and K pathways of the primate visual system. *The Visual Neurosciences*, 1, 481–493.
- Kazai, K., & Yagi, A. (2003). Comparison between the lambda response of eye-fixation-related potentials and the P100 component of pattern-reversal visual evoked potentials. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 3(1), 46–56.
- Khan, S. S., & Madden, M. G. (2014). One-class classification: taxonomy of study and review of techniques. *The Knowledge Engineering Review*, 29(3), 345–374.
- Kleiser, R., Seitz, R. J., & Krekelberg, B. (2004). Neural correlates of saccadic suppression in humans. *Current Biology*, 14(5), 386–390.
- Kristensen, E., Guerin-Dugué, A., & Rivet, B. (2017). Regularization and a general linear model for event-related potential estimation. *Behavior Research Methods*, 49(6), 2255–2274.
- Krock, R. M., & Moore, T. (2014). The influence of gaze control on visual perception: eye movements and visual stability. In *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* (Vol. 79, pp. 123–130). Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Landis, C. (1954). Determinants of the critical flicker-fusion threshold. *Physiological Reviews*, 34(2), 259–286.
- Luck, S. J., & Hillyard, A. H. (1995). The role of attention in feature detection and conjunction discrimination: An electrophysiological analysis. *International Journal of Neuroscience*, 80(1-4), 281–297.
- Luck, S. J., Woodman, G. F., & Vogel, E. K. (2000). Event-related potential studies of attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(11), 432–440.
- Mangalathu-Arumana, J., Beardsley, S. A., & Liebenthal, E. (2012). Within-subject joint independent component analysis of simultaneous fMRI/ERP in an auditory oddball paradigm. *NeuroImage*, 60(4), 2247–2257.
- Movshon, J. A., & Newsome, W. T. (1996). Visual response properties of striate cortical neurons projecting to area MT in macaque monkeys. *Journal of Neuroscience*, 16(23), 7733–7741.
- Nikolaev, A. R., Meghanathan, R. N., & Van Leeuwen, C. (2016). Combining EEG and eye movement recording in free viewing: Pitfalls and possibilities. *Brain and Cognition*, 107, 55–83.
- Nyström, M., & Holmqvist, K. (2010). An adaptive algorithm for fixation, saccade, and glissade detection in eyetracking data. *Behavior Research Methods*, 42(1), 188–204.
- Ossandón, J. P., Helo, A. V., Montefusco-Siegmund, R., & Maldonado, P. E. (2010). Superposition model predicts EEG occipital activity during free viewing of natural scenes. *Journal of Neuroscience*, 30(13), 4787–4795.
- Picton, T. W. (1992). The P300 wave of the human event-related potential. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 9(4), 456–479.
- Price, N. S., Ono, S., Mustari, M. J., & Ibbotson, M. R. (2005). Comparing acceleration and speed tuning in macaque MT: physiology and modeling. *Journal of Neurophysiology*, 94(5), 3451–3464.
- Polich, J. (2012). Neuropsychology of P300. In S. J. Luck, & E. S. Kappenman (Eds.), *Oxford library of psychology. The Oxford handbook of event-related*

- potential components* (p. 159–188). New York, NY, Oxford University Press.
- Rayner, K. (2009). The 35th Sir Frederick Bartlett Lecture: Eye movements and attention in reading, scene perception, and visual search. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 62(8), 1457–1506.
- Rey, P., & Rey, J. P. (1964). La fréquence de fusion optique subjective : comparaison de trois méthodes de mesure avant et après le travail. *Le Travail Humain*, 26, 135–145.
- Ries, A. J., Slayback, D., & Touryan, J. (2018). The fixation-related lambda response: Effects of saccade magnitude, spatial frequency, and ocular artifact removal. *International Journal of Psychophysiology*, 134, 1–8.
- Robson, J. G. (1966). Spatial and temporal contrast sensitivity functions of the visual system. *Journal of the Optical Society of America*, 56, 1141–1142.
- Rohrbaugh, J. W., Donchin, E., & Eriksen, C. W. (1974). Decision making and the P300 component of the cortical evoked response. *Perception & Psychophysics*, 15(2), 368–374.
- Rolfs, M., & Castet, E. (2014). Reduced peri-saccadic sensitivity to both luminance and color-opponent contrast. *Perception ECVF Abstract*, 43, 146.
- Ross, J., Morrone, M. C., Goldberg, M. E., & Burr, D. C. (2001). Changes in visual perception at the time of saccades. *Trends in Neurosciences*, 24(2), 113–121.
- Schütt, H. H., Harmeling, S., Macke, J. H., & Wichmann, F. A. (2016). Painfree and accurate Bayesian estimation of psychometric functions for (potentially) overdispersed data. *Vision Research*, 122, 105–123.
- Schweitzer, R., & Rolfs, M. (2020). Intra-saccadic motion streaks as cues to linking object locations across saccades. *Journal of Vision*, 20(4), 17.
- Schweitzer, R., & Rolfs, M. (2021). Definition, modeling and detection of saccades in the face of post-saccadic oscillations. *bioRxiv Preprint*, 2021.03.24.436800.
- Seghier, M. L. (2013). The angular gyrus: multiple functions and multiple subdivisions. *The Neuroscientist*, 19(1), 43–61.
- Shioiri, S., & Cavanagh, P. (1989). Saccadic suppression of low-level motion. *Vision Research*, 29(8), 915–928.
- Simonson, E., & Brozek, J. (1952). Flicker fusion frequency: background and applications. *Physiological Reviews*, 32(3), 349–378.
- Smith, N. J., & Kutas, M. (2015a). Regression-based estimation of ERP waveforms: I. The rERP framework. *Psychophysiology*, 52(2), 157–168.
- Sylvester, R., & Rees, G. (2006). Extraretinal saccadic signals in human LGN and early retinotopic cortex. *Neuroimage*, 30(1), 214–219.
- Tadel, F., Baillet, S., Mosher, J. C., Pantazis, D., & Leahy, R. M. (2011). Brainstorm: a user-friendly application for MEG/EEG analysis. *Computational Intelligence and Neuroscience*, 2011, 879716.
- Tadel, F., Bock, E., Niso, G., Mosher, J. C., Cousineau, M., Pantazis, D., Leahy, R. M., . . . Baillet, S. (2019). MEG/EEG Group Analysis With Brainstorm. *Frontiers in Neuroscience*, 13, 76.
- Thiele, A., Henning, P., Kubischik, M., & Hoffmann, K. P. (2002). Neural mechanisms of saccadic suppression. *Science*, 295(5564), 2460–2462.
- Thilo, K. V., Santoro, L., Walsh, V., & Blakemore, C. (2004). The site of saccadic suppression. *Nature Neuroscience*, 7(1), 13–14.
- Vallines, I., & Greenlee, M. W. (2006). Saccadic suppression of retinotopically localized blood oxygen level-dependent responses in human primary visual area V1. *Journal of Neuroscience*, 26(22), 5965–5969.
- Viola, F. C., Thorne, J., Edmonds, B., Schneider, T., Eichele, T., & Debener, S. (2009). Semi-automatic identification of independent components representing EEG artifact. *Clinical Neurophysiology*, 120(5), 868–877.
- Vogel, E. K., & Luck, S. J. (2000). The visual N1 component as an index of a discrimination process. *Psychophysiology*, 37(2), 190–203.
- Volkman, F. C., Riggs, L. A., White, K. D., & Moore, R. K. (1978). Contrast sensitivity during saccadic eye movements. *Vision Research*, 18, 1193–1199.
- Wurtz, R. H. (1969). Comparison of effects of eye movements and stimulus movements on striate cortex neurons of the monkey. *Journal of Neurophysiology*, 32(6), 987–994.
- Yagi, A. (1979). Saccade size and lambda complex in man. *Physiological Psychology*, 7(4), 370–376.
- Zhang, Q., Luo, C., Zhang, J., Jin, Z., & Li, L. (2020). Visual Search P300 Source Analysis Based On ERP-fMRI Integration. *bioRxiv* 2020.07.16.206375, doi:<https://doi.org/10.1101/2020.07.16.206375>.

Annexe 2 : Prétraitements des données IRM de l'expérience de localizers dans le cadre de l'étude sur l'évaluation de la délimitation des aires visuelles par un protocole en IRMf

Ces étapes de prétraitements des données IRM font suite à celles précédemment décrites dans le chapitre 7 (point 1.3) et ont été introduites dans le cadre de l'étude sur l'évaluation quantitative de la délimitation des aires visuelles par un protocole rapide en IRMf (Chapitre 8). Le but de ces nouvelles étapes de prétraitement était de projeter les résultats volumiques de l'IRM sur la surface corticale de chaque participant ou sur la surface corticale standard, dans l'espace standard MNI.

Projection des résultats statistiques issus de l'IRMf sur la surface corticale

Suite aux précédentes étapes de prétraitement des données IRM, nous avons obtenu, pour chaque participant, nos ROI fonctionnelles (fROI) correspondant aux aires V1, V2, MT/V5 et FEF, sous la forme de masques binaires contenant le volume des voxels actifs.

La projection des résultats statistiques volumiques de l'IRMf sur la surface corticale permet de localiser précisément les activations cérébrales sur le ruban cortical. La représentation surfacique a l'avantage de rendre explicite des informations qui sont enfouies dans les sillons du fait de la géométrie repliée du cortex. La surface corticale est représentée sous la forme d'un maillage triangulaire contenant des vertices (i.e. des vertices) et des facettes. Nous avons utilisé les logiciels Brainvisa et Brainstorm (Tadel et al., 2011) pour réaliser ces étapes de projection des activations volumiques sur la surface corticale.

Création de la surface corticale individuelle

La surface corticale individuelle a été créée par segmentation de l'IRM anatomique de chaque participant, avec la boîte à outils Morphologist implémentée dans Brainvisa. La taille de la surface corticale a été réduite à 8000 vertices environ avec la fonction python « AimsMeshDecimation ». Cette fonction permet également de lisser la surface corticale de chaque hémisphère afin d'avoir une représentation visuelle plus lisse tout en conservant les caractéristiques géométriques de la surface corticale. Nous avons choisi un maillage de 8000 vertices environ pour que celui-ci ne soit pas trop serré ni trop large. Ce nombre de vertices correspond à celui de la surface corticale de référence dans l'espace standard MNI (8196 vertices) créée par Mattout et al., (2007) et disponible dans SPM12. La Figure 79 représente

deux exemples de surfaces corticales individuelles ainsi que la surface corticale de référence dans l'espace standard MNI. Nous observons que les surfaces corticales individuelles présentent une forte variabilité inter-individuelle et se différencient nettement de la surface corticale de référence. Dans le cadre de l'étude sur l'évaluation de la délimitation des aires visuelles, nous avons choisi de réaliser nos analyses dans l'espace individuel de chaque sujet, pour être au plus près de l'anatomie et de la géométrie réelle de la surface corticale de chaque sujet.

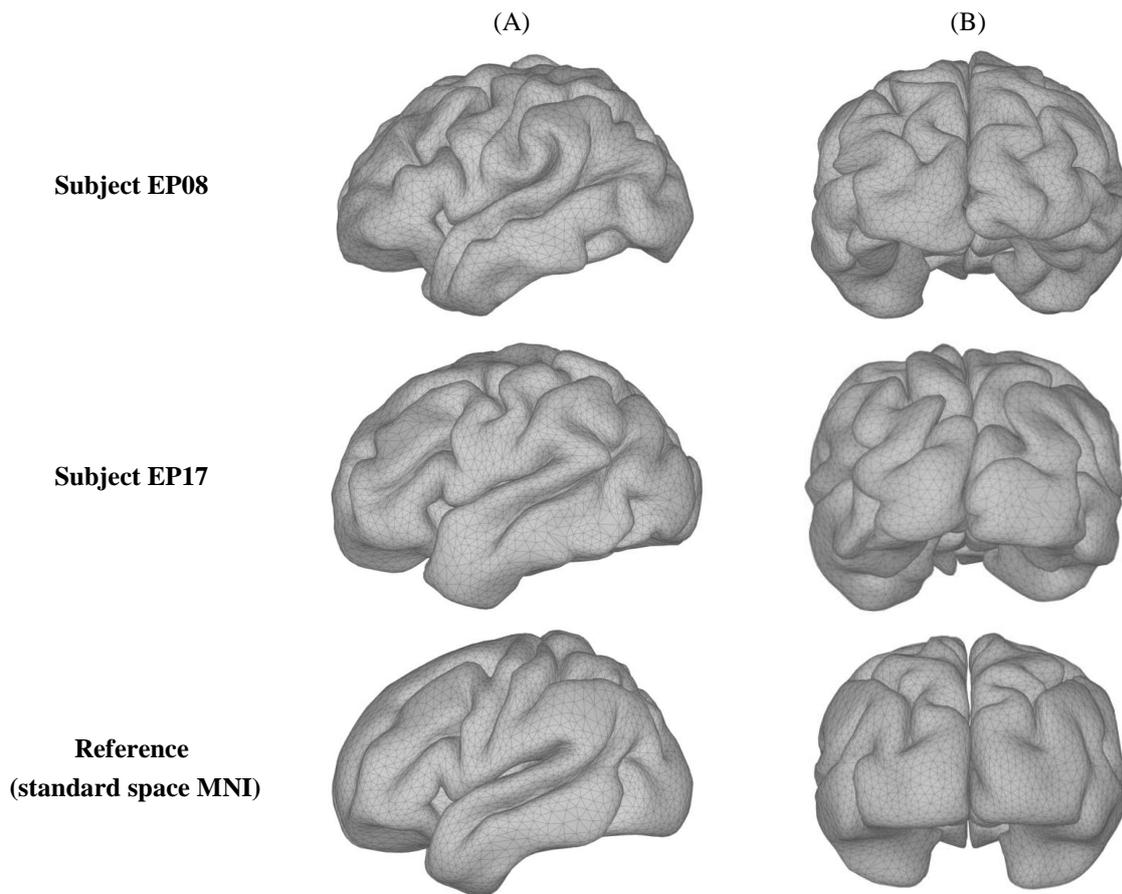


Figure 79. Surfaces corticales individuelles des sujets EP08 et EP17 et surface corticale de référence dans l'espace standard MNI en (A) vue sagittale gauche et (B) vue coronale postérieure.

Projection des fROI volumiques sur la surface corticale

Nous avons utilisé la boîte à outils Anatomist de Brainvisa et la méthode « Sphere to vertex » pour projeter chaque fROI volumique sur la surface corticale individuelle de chaque participant. Dans cette méthode de projection, une sphère est placée à chaque sommet du maillage et les informations sont extraites des voxels contenus dans cette sphère. Nous avons utilisé la sous-méthode de projection et les paramètres d'interpolation par défaut. La sous-méthode de projection par défaut assigne au vertex la moyenne des valeurs des voxels

rencontrés dans la sphère à chaque pas d'échantillonnage. Les paramètres d'interpolation par défaut sont de 5 mm pour le rayon de la sphère et de 2.5 mm pour le pas d'échantillonnage. Cette étape nous a permis de transformer les informations volumiques en information de surface et d'obtenir la fROI surfacique qui est le masque binaire de la fROI contenant les vertices actifs sur la surface corticale. Ensuite, les fROI volumiques et surfaciques ont été normalisées spatialement dans l'espace standard MNI grâce au champ de déformation direct pour pouvoir les comparer avec la littérature. Enfin, nous avons lissées spatialement nos fROI surfaciques pour qu'elles atteignent 120 % de leur surface.

Prétraitements des ROI issues de l'atlas probabiliste cytoarchitectonique de Jülich

Pour comparer nos fROI avec les ROI issues de l'atlas cytoarchitectonique de Jülich (jROI), nous avons, dans un premier temps, récupéré les jROI volumiques correspondant aux aires visuelles primaires (V1 et V2) et à l'aire sensible au mouvement (MT/V5) dans la boîte à outils Anatomy (Eickhoff et al., 2005) de SPM12. Les jROI volumiques étant des ROI probabilistes, nous les avons ensuite seuillées avec une probabilité de 40 % grâce à la fonction ImCalc de SPM12. Ce seuil de 40 % a été choisi en accord avec la littérature (Eickhoff et al., 2005; Wilms et al., 2005) et signifie que la ROI est composée uniquement des voxels ayant une probabilité supérieure ou égale à 40 % d'appartenir à l'aire cytoarchitectonique correspondante. Ensuite, nous avons poursuivi avec une étape de normalisation spatiale, pour à l'inverse, projeter les jROI volumiques (provenant de l'espace standard MNI) dans l'espace individuel de chaque participant grâce au champ de déformation inverse. Puis les jROI volumiques ont été recoupées en prenant comme référence les fROI afin que les voxels des jROI volumiques aient la même taille que ceux des fROI. Enfin, de la même manière que pour les fROI, les jROI ont été projetées sur la surface corticale individuelle de chaque participant pour obtenir les jROI surfaciques.

Prétraitements des ROI issues de l'atlas probabiliste fonctionnel de Wang

Pour comparer notre délimitation fonctionnelle avec celle issue de l'atlas fonctionnel de Wang (wROI), nous avons récupéré les wROI volumiques correspondant aux aires visuelles primaires (V1 et V2), à l'aire sensible au mouvement (MT/V5) et à l'aire oculomotrice (FEF) sur le site de Princeton (<https://scholar.princeton.edu/napl/resources>). Comme nous n'avons pas fait de différences entre la partie dorsale et la partie ventrale des aires visuelles primaires dans notre délimitation fonctionnelle, nous avons mis ensemble les parties ventrales et dorsales de

l'aire V1 et de l'aire V2 pour former les wROI de l'atlas de Wang. La même méthodologie a été adoptée pour l'aire sensible au mouvement MT/V5 pour laquelle, nous avons mis ensemble la partie MST et la partie hMT pour créer la wROI MT/V5 correspondante dans l'atlas de Wang. Les wROI étant des ROI probabilistes, nous les avons seuillées selon différents seuils de 0 à 100 % (par pas de 10) grâce à la fonction ImCalc de SPM12 afin de pouvoir comparer la carte de probabilité de chaque wROI à chaque seuil avec notre propre carte de probabilité. Ensuite, les wROI volumiques à chaque seuil de la carte de probabilité ont été recoupées en prenant comme référence les fROI afin que la taille des voxels des wROI soit la même que celle des fROI, puis projetées sur la surface corticale dans l'espace standard MNI. Enfin, plus spécifiquement, la wROI volumique issue de l'atlas de Wang correspondant à l'aire FEF a été normalisée dans l'espace individuel de chaque participant grâce au champ de déformation inverse. Elle a ensuite été seuillée avec un seuil de 30% puis projetée sur la surface corticale individuelle de chaque participant. Ce seuil de 30 % a été choisi car il correspond au seuil pour lequel, la wROI FEF a une surface équivalente à la surface moyenne de notre fROI FEF pour l'ensemble des participants.

Création d'une carte de probabilité fonctionnelle surfacique des fROI

Pour créer notre carte de probabilité fonctionnelle, nous avons superposé les cartes d'activations fonctionnelles volumiques de chaque participant pour chaque fROI, dans l'espace standard MNI (la création d'une carte de probabilité n'est possible que dans l'espace standard MNI). Les fROI volumiques de chaque participant avaient été précédemment normalisées dans l'espace MNI. Ensuite, nous avons seuillé notre carte de probabilité volumique selon différents seuils (les mêmes seuils que ceux utilisés pour Wang), toujours grâce à la fonction ImCalc de SPM12. Enfin, les fROI volumique à chaque seuil ont été projetées sur la surface corticale standard dans l'espace MNI.

Annexe 3 : Délimitation des aires visuelles V1-V2, de l'aire MT/V5 et du FEF par notre protocole de localizers en IRMf

Aires visuelles primaires V1-V2

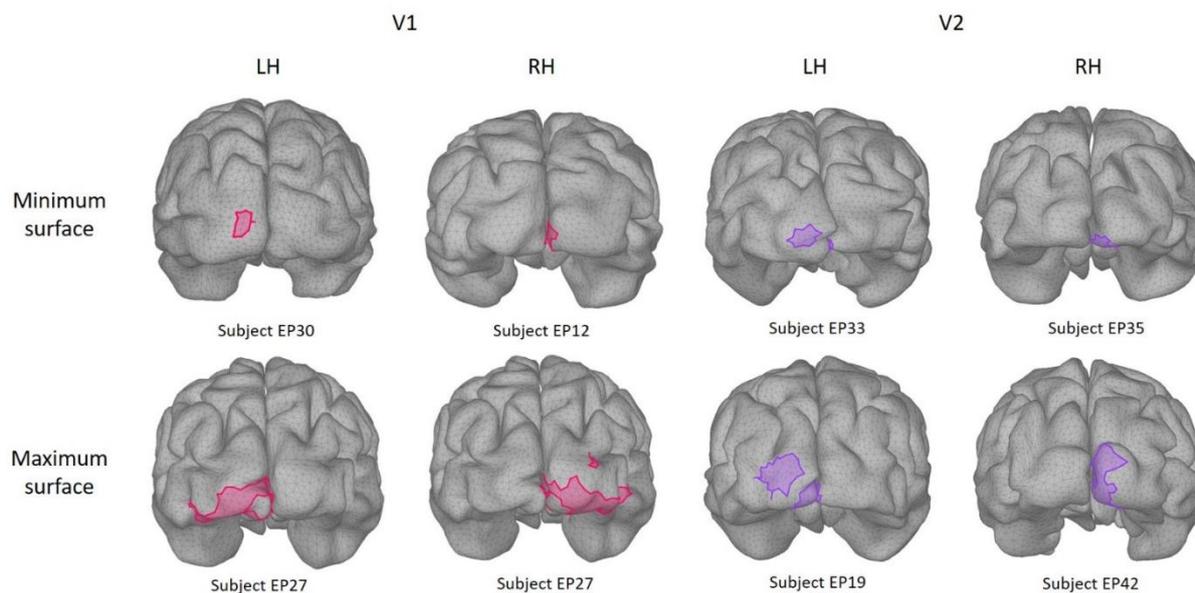


Figure 80. Représentation des fROI V1 et V2 ayant la surface minimum (haut) et la surface maximum (bas), pour chaque hémisphère. LH : hémisphère gauche et RH : hémisphère droit.

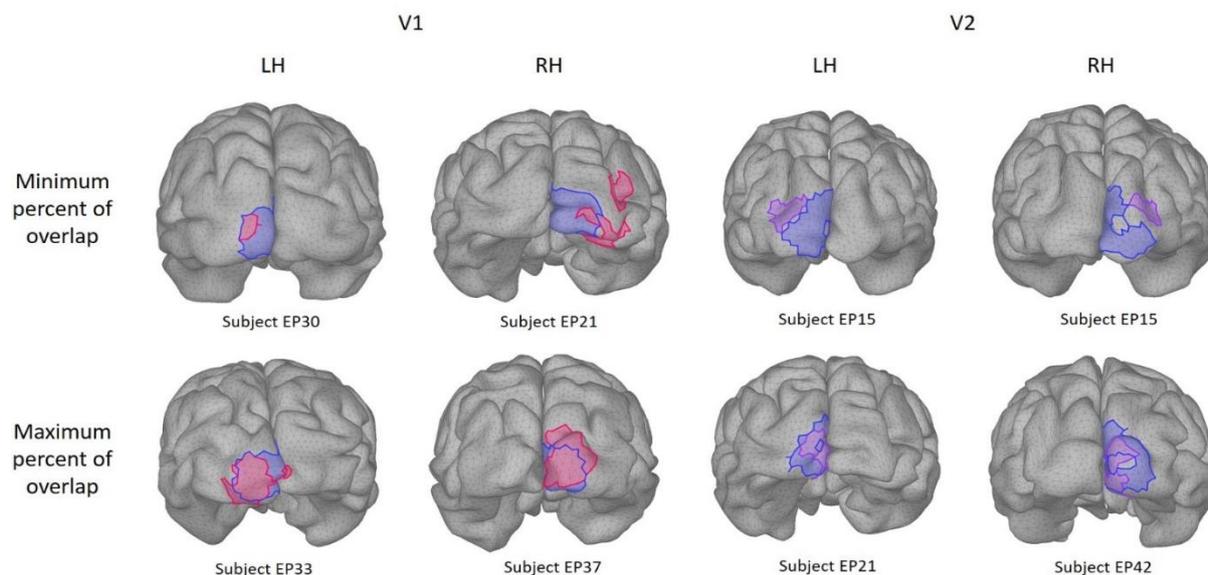


Figure 81. Représentation des fROI V1 et V2 ayant le pourcentage de recouvrement minimum (haut) et maximum (bas), pour chaque hémisphère. LH : hémisphère gauche et RH : hémisphère droit. Bleu marine : jROI issue de l'atlas de Jülich. Rose : fROI V1 et violet : fROI V2.

Aire sensible au mouvement MT/V5

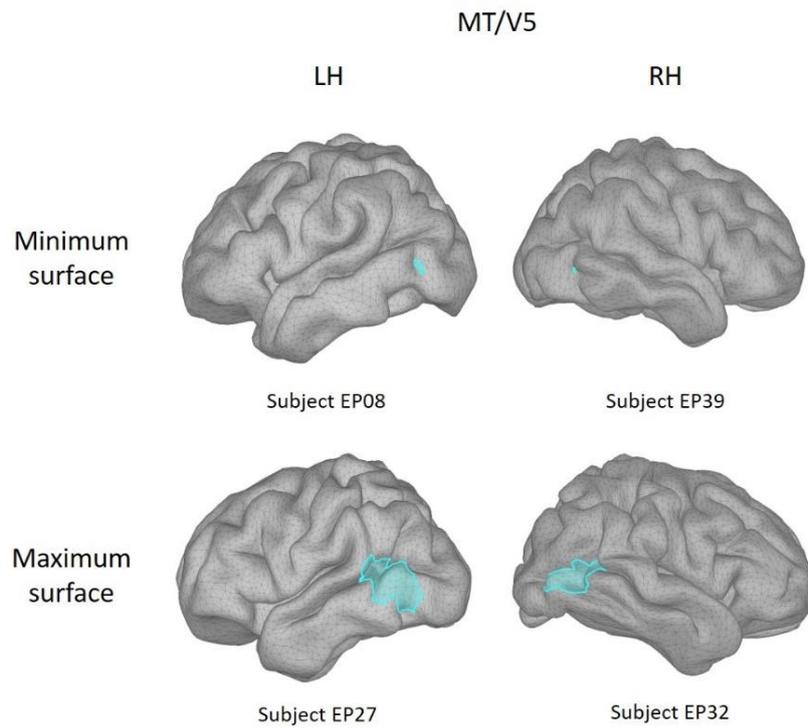


Figure 82. Représentation des fROI MT/V5 ayant la surface minimum (haut) et la surface maximum (bas), pour chaque hémisphère. LH : hémisphère gauche et RH : hémisphère droit.

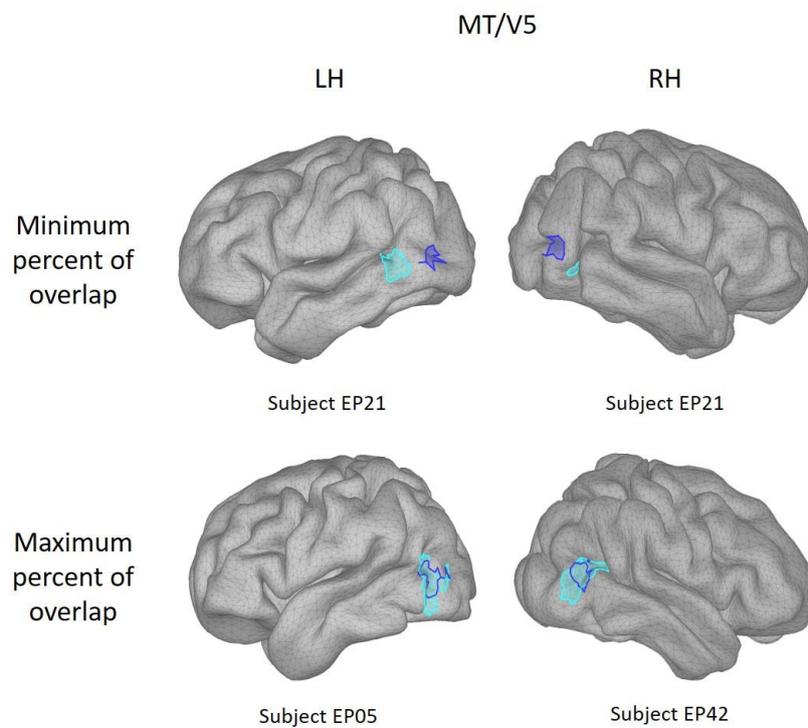


Figure 83. Représentation des fROI MT/V5 ayant le pourcentage de recouvrement minimum (haut) et maximum (bas), pour chaque hémisphère. LH : hémisphère gauche et RH : hémisphère droit. Bleu marine : jROI issue de l'atlas de Jülich et bleu clair : fROI MT/V5.

Aire oculomotrice FEF

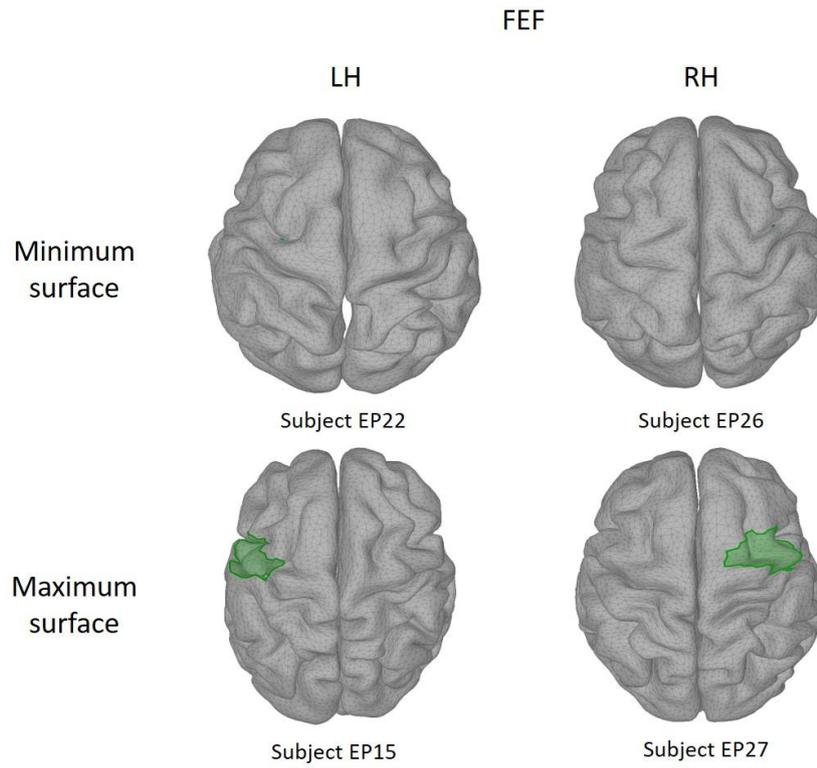


Figure 84. Représentation des fROI FEF ayant la surface minimum (haut) et la surface maximum (bas), pour chaque hémisphère. LH : hémisphère gauche et RH : hémisphère droit.

Annexe 4 : Résultats EEG (2^{ème} étude)

1. Espace des électrodes

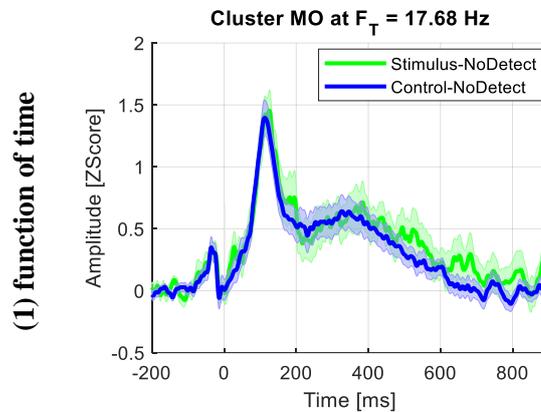


Figure 85. Pour le cluster MO et le contraste Stimulus-NoDetect vs. Control-NoDetect, grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz.

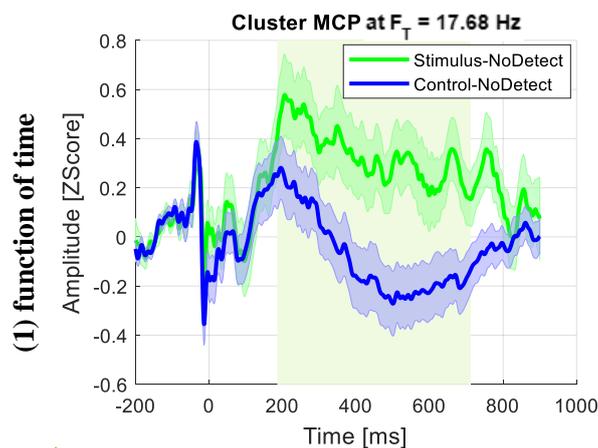


Figure 86. Pour le cluster MCP et le contraste Stimulus-NoDetect vs. Control-NoDetect, grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz.

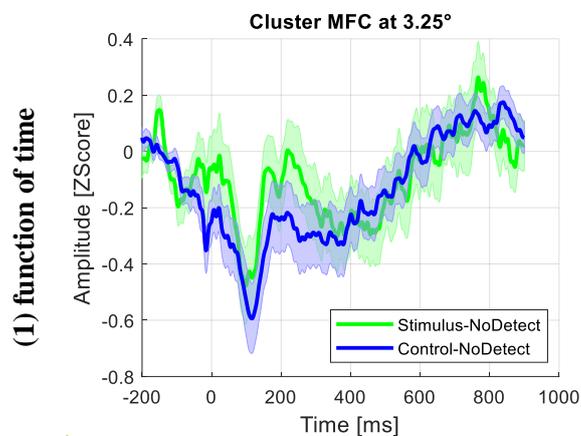


Figure 87. Pour le cluster MFC et le contraste Stimulus-NoDetect vs. Control-NoDetect, grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la taille de la saccade était fixée à $3,25^\circ$.

2. Espace des sources avec la méthode MNE

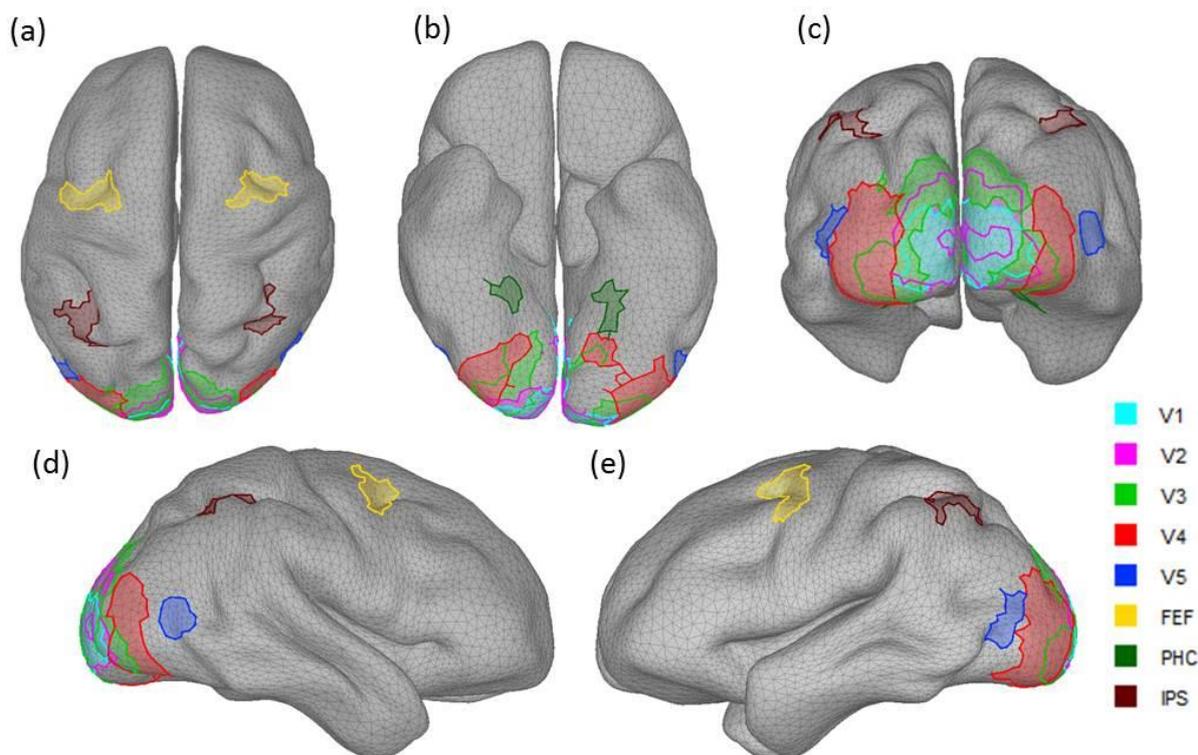


Figure 88. Représentation des ROI sélectionnées pour l'analyse de l'EFRP dans l'espace des sources avec la méthode MNE. (a) vue de dessus ; (b) vue de dessous ; (c) vue par derrière ; (d) vue du côté droit et (e) vue du côté gauche.

Sur l'hémisphère gauche, les résultats du recouvrement étaient en moyenne de :

- 84,20 % ($\pm 1,53$) entre l'aire V1 et l'aire V2 ;
- 37,26 % ($\pm 1,59$) entre l'aire V2 et l'aire V3 ;
- 33,56 % ($\pm 0,77$) entre l'aire V3 et l'aire V4v ;
- 4,07 % ($\pm 0,37$) entre l'aire V4v et l'aire MT/V5 ;
- 24,97 % ($\pm 1,47$) entre l'aire V1 et l'aire V3 ;
- 5,19 % ($\pm 0,29$) entre l'aire V2 et l'aire V4.

Sur l'hémisphère droit, les résultats du recouvrement étaient en moyenne de :

- 81,23 % ($\pm 1,47$) entre l'aire V1 et l'aire V2 ;
- 35,49 % ($\pm 1,01$) entre l'aire V2 et l'aire V3 ;
- 29,22 % ($\pm 0,88$) entre l'aire V3 et l'aire V4v ;
- 0,16 % ($\pm 0,11$) entre l'aire V4v et l'aire MT/V5 ;
- 18,86 % ($\pm 0,76$) entre l'aire V1 et l'aire V3 ;
- 5,32 % ($\pm 0,33$) entre l'aire V2 et l'aire V4.

3. Espace des sources avec la méthode S4

Ces résultats sont à mettre en relation avec le Chapitre 9, point 3 sur les différences entre la méthode S4 avec la GEVD par participant et la méthode S4 avec la GEVD commune. Dans le Chapitre 12, point 4.2, les résultats présentés sont ceux avec la GEVD commune tandis que les résultats ci-dessous sont les résultats avec la GEVD par participant.

Dans les aires V1, V2, MT/V5 et FEF, indépendamment de l'hémisphère, les tests de permutations n'ont pas révélé de différences significatives dans l'amplitude de l'EFRP entre les conditions Stimulus-Detect et Control-NoDetect, lorsque la fréquence F_R était fixée à 17,68 Hz (Figure 89, exemple pour l'aire V1 et MT/V5).

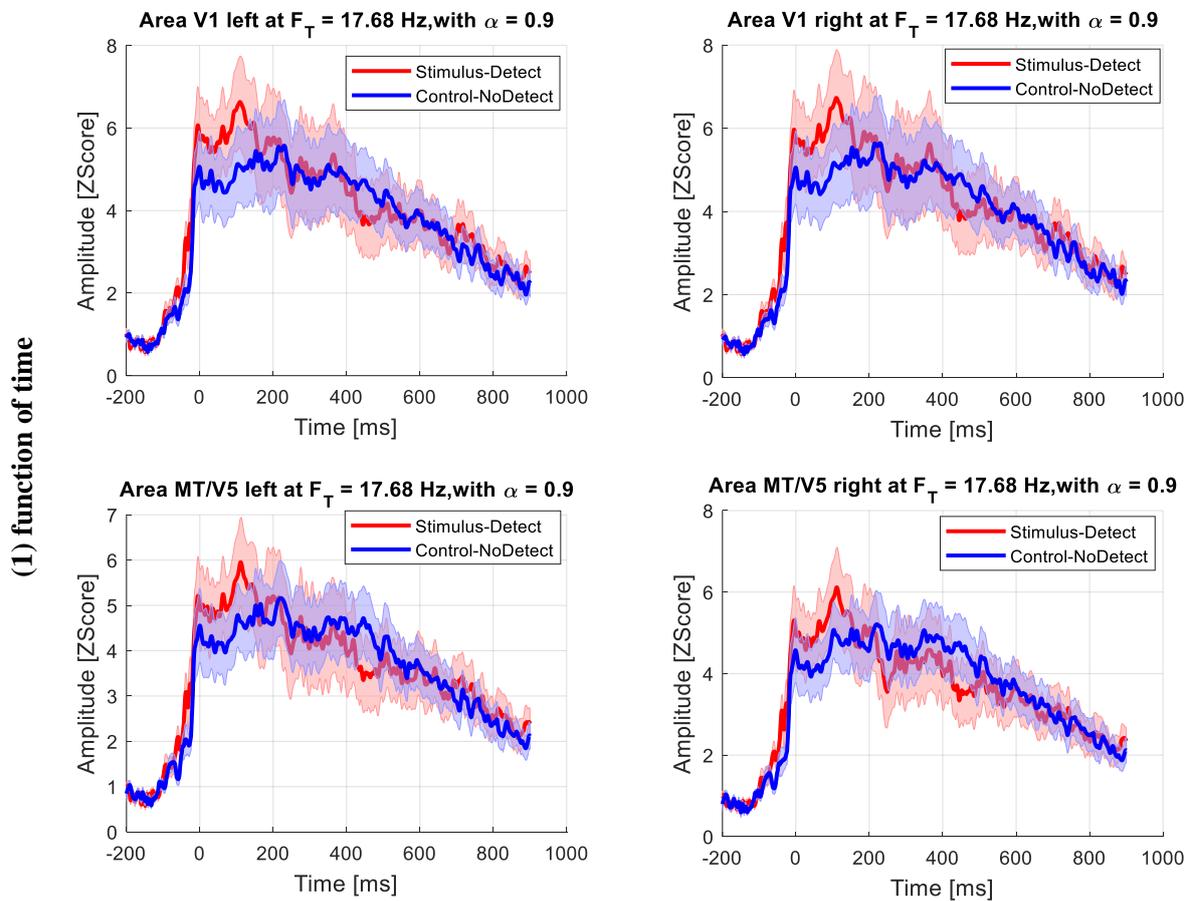


Figure 89. Pour les aires V1 et MT/V5, avec le paramètre $\alpha = 0,9$: grand moyennage pour l'EFRP à l'apparition de la fixation principale en fonction du temps lorsque la fréquence F_T était fixée à 17,68 Hz. Gauche : hémisphère gauche et droit : hémisphère droit.

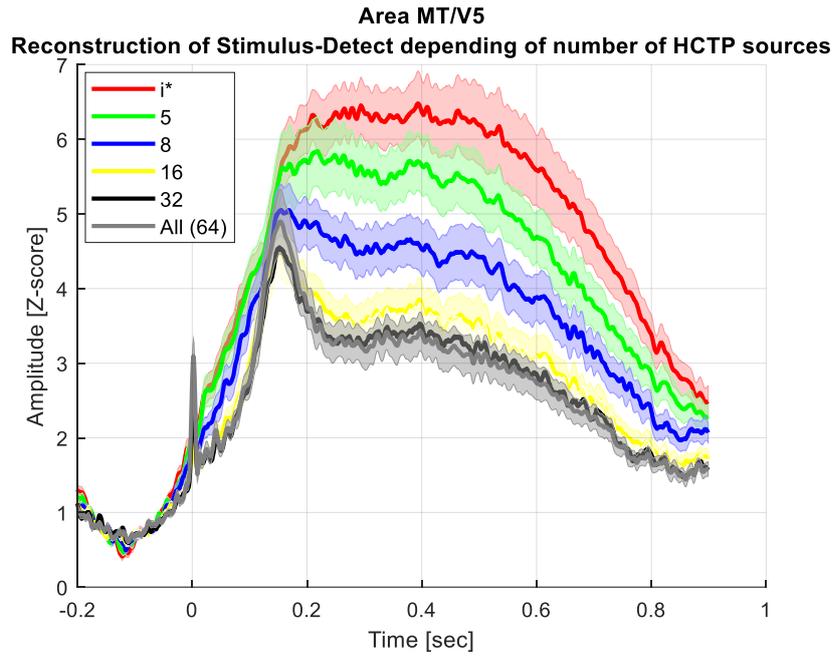


Figure 90. Reprojection dans l'espace des électrodes des sources HCTP après la séparation de sources avec référence par GEVD, selon le nombre de sources HCTP sélectionnées, et après reconstruction avec la méthode MNE.

Bibliographie

- Adams, D. L., Sincich, L. C., & Horton, J. C. (2007). Complete pattern of ocular dominance columns in human primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, *27*(39), 10391-10403.
- Aguirre, G. K., Zarahn, E., & D'Esposito, M. (1998). An area within human ventral cortex sensitive to “building” stimuli: Evidence and implications. *Neuron*, *21*(2), 373-383.
- Aljaafreh, A. (2020). A Low-cost Webcam-based Eye Tracker and Saccade Measurement System. *International Journal of Circuits, Systems and Signal Processing*, *14*.
- Amano, K., Wandell, B. A., & Dumoulin, S. O. (2009). Visual Field Maps, Population Receptive Field Sizes, and Visual Field Coverage in the Human MT+ Complex. *Journal of Neurophysiology*, *102*(5), 2704-2718.
- Amunts, K., Malikovic, A., Mohlberg, H., Schormann, T., & Zilles, K. (2000). Brodmann's Areas 17 and 18 Brought into Stereotaxic Space—Where and How Variable? *NeuroImage*, *11*(1), 66-84.
- Amunts, K., Mohlberg, H., Bludau, S., & Zilles, K. (2020). Julich-Brain: A 3D probabilistic atlas of the human brain's cytoarchitecture. *Science*, *369*(6506), 988-992.
- Amunts, K., Schleicher, A., & Zilles, K. (2007). Cytoarchitecture of the cerebral cortex—More than localization. *NeuroImage*, *37*(4), 1061-1065.
- Amunts, K., & Zilles, K. (2006). Atlases of the Human Brain: Tools for Functional Neuroimaging. In L. Zaborszky, F. G. Wouterlood, & J. L. Lanciego (Éds.), *Neuroanatomical Tract-Tracing 3: Molecules, Neurons, and Systems* (p. 566-603). Springer US.
- Anagnostou, E., Kleiser, R., & Skrandies, W. (2000). Electrophysiological correlates of human intrasaccadic processing. *Experimental Brain Research*, *130*(2), 177-187.
- Anderson, J. C., Kennedy, H., & Martin, K. A. C. (2011). Pathways of Attention: Synaptic Relationships of Frontal Eye Field to V4, Lateral Intraparietal Cortex, and Area 46 in Macaque Monkey. *Journal of Neuroscience*, *31*(30), 10872-10881.
- Andrews, T. J., Halpern, S. D., & Purves, D. (1997). Correlated Size Variations in Human Visual Cortex, Lateral Geniculate Nucleus, and Optic Tract. *Journal of Neuroscience*, *17*(8), 2859-2868.
- Arcaro, M. J., & Kastner, S. (2015). Topographic organization of areas V3 and V4 and its relation to supra-areal organization of the primate visual system. *Visual neuroscience*, *32*, E014.
- Babaie-Zadeh, M., Mehrdad, B., & Giannakis, G. B. (2012). Weighted sparse signal decomposition. *2012 IEEE International Conference on Acoustics, Speech and Signal Processing (ICASSP)*, 3425-3428.
- Bahill, A. T., Clark, M. R., & Stark, L. (1975). The main sequence, a tool for studying human eye movements. *Mathematical Biosciences*, *24*(3-4), 191-204.
- Bai, X., & He, B. (2005). On the Estimation of the Number of Dipole Sources in EEG Source Localization. *Clinical neurophysiology: official journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology*, *116*(9), 2037-2043.

- Baillet, S., Mosher, J. C., & Leahy, R. M. (2001). Electromagnetic brain mapping. *IEEE Signal Processing Magazine*, 18(6), 14-30.
- Bair, W., & O'Keefe, L. P. (1998). *The Influence of Fixational Eye Movements on the Response of Neurons in Area MT of the Macaque*. 15, 29.
- Barlow, J. S., & Cigánek, L. (1969). Lambda responses in relation to visual evoked responses in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 26(2), 183-192.
- Battelli, L., Cavanagh, P., Intriligator, J., Tramo, M. J., Hénaff, M.-A., Michèl, F., & Barton, J. J. S. (2001). Unilateral Right Parietal Damage Leads to Bilateral Deficit for High-Level Motion. *Neuron*, 32(6), 985-995.
- Baumann, M. P., Idrees, S., Münch, T. A., & Hafed, Z. M. (2021). Dependence of perceptual saccadic suppression on peri-saccadic image flow properties and luminance contrast polarity. *Journal of Vision*, 21(5), 15.
- Beckers, G., & Zeki, S. (1995). The consequences of inactivating areas V1 and V5 on visual motion perception. *Brain*, 118(1), 49-60.
- Beers, R. J. van. (2007). The Sources of Variability in Saccadic Eye Movements. *Journal of Neuroscience*, 27(33), 8757-8770.
- Bell, A. J., & Sejnowski, T. J. (s. d.). *An information-maximisation approach to blind separation and blind deconvolution*. 38.
- Bellot, E., Kauffmann, L., Coizet, V., Meoni, S., Moro, E., & Dojat, M. (2022). Effective connectivity in subcortical visual structures in de novo Patients with Parkinson's Disease. *NeuroImage: Clinical*, 33, 102906.
- Benson, N. C., Yoon, J. M. D., Forenzo, D., Engel, S. A., Kay, K. N., & Winawer, J. (2021). *Variability of the Surface Area of the V1, V2, and V3 Maps in a Large Sample of Human Observers* [Preprint]. Neuroscience.
- Berman, R. A., & Wurtz, R. H. (2010). Functional Identification of a Pulvinar Path from Superior Colliculus to Cortical Area MT. *Journal of Neuroscience*, 30(18), 6342-6354.
- Binda, P., & Morrone, M. C. (2022). Vision: Optimizing each glimpse. *Current Biology*, 32(12), R567-R569.
- Born, R. T., & Bradley, D. C. (2005). Structure and function of visual area MT. *Annu. Rev. Neurosci.*, 28, 157-189.
- Boudewyn, M. A., Luck, S. J., Farrens, J. L., & Kappenman, E. S. (2018). How many trials does it take to get a significant ERP effect? It depends. *Psychophysiology*, 55(6), e13049.
- Boulinguez, P., Ferrous, M., & Graumer, G. (2003). Hemispheric asymmetry for trajectory perception. *Cognitive Brain Research*, 16(2), 219-225.
- Braddick, O. J., O'Brien, J. M., Wattam-Bell, J., Atkinson, J., Hartley, T., & Turner, R. (2001). Brain areas sensitive to coherent visual motion. *Perception*, 30(1), 61-72.
- Bradley, D. C. (2001). Motion Perception: Psychological and Neural Aspects. In N. J. Smelser & P. B. Baltes (Éds.), *International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences* (p. 10099-10105). Pergamon.
- Braun, D. I., Schütz, A. C., & Gegenfurtner, K. R. (2017). Visual sensitivity for luminance and chromatic stimuli during the execution of smooth pursuit and saccadic eye movements. *Vision Research*, 136, 57-69.

- Braun, D. I., Schütz, A. C., & Gegenfurtner, K. R. (2021). Age effects on saccadic suppression of luminance and color. *Journal of Vision*, 21(6), 11.
- Breitmeyer, B. G. (2014). Contributions of magno-and parvocellular channels to conscious and non-conscious vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1641), 20130213
- Bremmer, F., Kubischik, M., Hoffmann, K.-P., & Krekelberg, B. (2009). Neural Dynamics of Saccadic Suppression. *Journal of Neuroscience*, 29(40), 12374-12383.
- Bressler SL (2002) Event-related potentials. In: Arbib MA (ed) The handbook of brain theory and neural networks. MIT, Cambridge, MA, pp 412–415.
- Bridgeman, B., Hendry, D., & Stark, L. (1975). Failure to detect displacement of the visual world during saccadic eye movements. *Vision Research*, 15(6), 719-722.
- Brodman, K. (1909). *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde, in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues*. Leipzig: Barth.
- Bruce, C. J., Goldberg, M. E., Bushnell, M. C., & Stanton, G. B. (1985). Primate frontal eye fields. II. Physiological and anatomical correlates of electrically evoked eye movements. *Journal of neurophysiology*, 54(3), 714-734.
- Bruno, A., Brambati, S. M., Perani, D., & Morrone, M. C. (2006). Development of Saccadic Suppression in Children. *Journal of Neurophysiology*, 96(3), 1011-1017.
- Bullier, J. (2001). Integrated model of visual processing. *Brain Research Reviews*, 36(2-3), 96-107.
- Burkhalter, A., Felleman, D. J., Newsome, W. T., & Van Essen, D. C. (1986). Anatomical and physiological asymmetries related to visual areas V3 and VP in macaque extrastriate cortex. *Vision research*, 26(1), 63-80.
- Burr, D. C., M. Concetta Morrone, & Ross, J. (1994). Selective suppression of the magnocellular visual pathway during saccadic eye movements. *Nature*, 371(6497), 511-513.
- Burr, D. C., & Ross, J. (1982). Contrast sensitivity at high velocities. *Vision Research*, 22(4), 479-484.
- Burr, D. C., Holt, J., Johnstone, J. R., & Ross, J. (1982). Selective depression of motion sensitivity during saccades. *The Journal of physiology*, 333(1), 1-15.
- Cameron, I. G. M., Pari, G., Alahyane, N., Brien, D. C., Coe, B. C., Stroman, P. W., & Munoz, D. P. (2012). Impaired executive function signals in motor brain regions in Parkinson's disease. *NeuroImage*, 60(2), 1156-1170.
- Campbell, F. W., & Robson, J. G. (1968). Application of fourier analysis to the visibility of gratings. *The Journal of Physiology*, 197(3), 551-566.
- Campbell, F. W., & Wurtz, R. H. (1978). Saccadic omission: why we do not see a grey-out during a saccadic eye movement. *Vision research*, 18(10), 1297-1303.
- Castet, E. (2010). Perception of Intra-saccadic Motion. In U. J. Ilg & G. S. Masson (Éds.), *Dynamics of Visual Motion Processing* (p. 213-238). Springer US.
- Castet, E., Jeanjean, S., & Masson, G. S. (2002). Motion perception of saccade-induced retinal translation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(23), 15159-15163.
- Castet, E., & Masson, G. S. (2000). Motion perception during saccadic eye movements. *Nature Neuroscience*, 3(2), 177-183.

- Ciantar, K. G., Farrugia, C., Galdi, P., Scerri, K., Xu, T., & Bajada, C. J. (2022). Geometric effects of volume-to-surface mapping of fMRI data. *Brain Structure and Function*, 227(7), 2457-2464.
- Clark, J. J. (1999). Spatial attention and latencies of saccadic eye movements. *Vision research*, 39(3), 585-602.
- Cloherty, S. L., Mustari, M. J., Rosa, M. G. P., & Ibbotson, M. R. (2010). Effects of saccades on visual processing in primate MSTd. *Vision Research*, 50(24), 2683-2691.
- Colby, C. L., Duhamel, J.-R., & Goldberg, M. E. (1996). Visual, presaccadic, and cognitive activation of single neurons in monkey lateral intraparietal area. *Journal of neurophysiology*, 76(5), 2841-2852.
- Comon, P. (1992). *Independent component analysis*. Elsevier.
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature reviews neuroscience*, 3(3), 201-215.
- Cornelissen, T., Sassenhagen, J., & Vö, M. L.-H. (2019). Improving free-viewing fixation-related EEG potentials with continuous-time regression. *Journal of Neuroscience Methods*, 313, 77-94.
- Cottareau, B. R., Ales, J. M., & Norcia, A. M. (2012). Increasing the accuracy of electromagnetic inverses using functional area source correlation constraints. *Human Brain Mapping*, 33(11), 2694-2713.
- Curcio, C., & Allen, K. (1990). Topography of ganglion cells in human retina. *The Journal of comparative neurology*, 300, 5-25.
- Dai, W., Selesnick, I., Rizzo, J.-R., Rucker, J., & Hudson, T. (2017). A nonlinear generalization of the Savitzky-Golay filter and the quantitative analysis of saccades. *Journal of Vision*, 17(9), 10.
- Dandekar, S., Privitera, C., Carney, T., & Klein, S. A. (2012). Neural saccadic response estimation during natural viewing. *Journal of Neurophysiology*, 107(6), 1776-1790.
- Deb, K. (2003). Multi-objective Evolutionary Algorithms : Introducing Bias Among Pareto-optimal Solutions. In A. Ghosh & S. Tsutsui (Éds.), *Advances in Evolutionary Computing* (p. 263-292). Springer Berlin Heidelberg.
- Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB : An open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, 134(1), 9-21.
- Deng, X., Li, W., Liu, X., Guo, Q., & Newsam, S. (2018). One-class remote sensing classification : One-class vs. binary classifiers. *International Journal of Remote Sensing*, 39(6), 1890-1910.
- Denison, R. N., Vu, A. T., Yacoub, E., Feinberg, D. A., & Silver, M. A. (2014). Functional mapping of the magnocellular and parvocellular subdivisions of human LGN. *NeuroImage*, 102(0 2), 358-369.
- Destrieux, C., Fischl, B., Dale, A., & Halgren, E. (2010). Automatic parcellation of human cortical gyri and sulci using standard anatomical nomenclature. *NeuroImage*, 53(1), 1-15.
- Devillez, H., Guyader, N., & Guérin-Dugué, A. (2015). An eye fixation-related potentials analysis of the P300 potential for fixations onto a target object when exploring natural scenes. *Journal of vision*, 15(13), 20-20.

- Di Russo, F. (2003). Source Analysis of Event-related Cortical Activity during Visuo-spatial Attention. *Cerebral Cortex*, 13(5), 486-499.
- Di Russo, F., Pitzalis, S., Spitoni, G., Aprile, T., Patria, F., Spinelli, D., & Hillyard, S. A. (2005). Identification of the neural sources of the pattern-reversal VEP. *NeuroImage*, 24(3), 874-886.
- Diamond et al. (2000). Extraretinal Control of Saccadic Suppression. *The Journal of Neuroscience*, 20(9), 3449-3455.
- Dimigen, O., Sommer, W., Hohlfeld, A., Jacobs, A. M., & Kliegl, R. (2011). Coregistration of eye movements and EEG in natural reading : Analyses and review. *Journal of Experimental Psychology: General*, 140(4), 552-572.
- Dimigen, O., Valsecchi, M., Sommer, W., & Kliegl, R. (2009). Human Microsaccade-Related Visual Brain Responses. *Journal of Neuroscience*, 29(39), 12321-12331.
- Dodge, R. (1900). Visual perception during eye movement. *Psychological Review*, 7(5),
- Dougherty, R. F., Koch, V. M., Brewer, A. A., Fischer, B., Modersitzki, J., & Wandell, B. A. (2003). Visual field representations and locations of visual areas V1/2/3 in human visual cortex. *Journal of Vision*, 3(10), 1.
- Dumoulin, S. O. (2000). A New Anatomical Landmark for Reliable Identification of Human Area V5/MT : A Quantitative Analysis of Sulcal Patterning. *Cerebral Cortex*, 10(5), 454-463.
- Dupont, P., Orban, G. A., De Bruyn, B., Verbruggen, A., & Mortelmans, L. (1994). Many areas in the human brain respond to visual motion. *Journal of Neurophysiology*, 72(3), 1420-1424.
- Dupont, P., Orban, G. A., Vogel, R., Bormans, G., & Schiepers, C. (1993). Different perceptual tasks performed with the same visual stimulus attribute activate different regions of the human brain : A positron emission tomography study. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 5.
- Ehinger, B. V., & Dimigen, O. (2018). *Unfold : An integrated toolbox for overlap correction, non-linear modeling, and regression-based EEG analysis* [Preprint]. Neuroscience.
- Eickhoff, S. B., Stephan, K. E., Mohlberg, H., Grefkes, C., Fink, G. R., Amunts, K., & Zilles, K. (2005). A new SPM toolbox for combining probabilistic cytoarchitectonic maps and functional imaging data. *NeuroImage*, 25(4), 1325-1335.
- Engel, S. (1997). Retinotopic organization in human visual cortex and the spatial precision of functional MRI. *Cerebral Cortex*, 7(2), 181-192.
- Epstein, R., DeYoe, E. A., Press, D. Z., Rosen, A. C., & Kanwisher, N. (2001). Neuropsychological evidence for a topographical learning mechanism in parahippocampal cortex. *Cognitive neuropsychology*, 18(6), 481-508.
- Everson, R. M., Prashanth, A. K., Gabbay, M., Knight, B. W., Sirovich, L., & Kaplan, E. (1998). Representation of spatial frequency and orientation in the visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(14), 8334-8338.
- Fahle, M., & Greenlee, M. (2003). *The Neuropsychology of Vision*. Oxford University Press.
- Fan, L., Li, H., Zhuo, J., Zhang, Y., Wang, J., Chen, L., Yang, Z., Chu, C., Xie, S., Laird, A. R., Fox, P. T., Eickhoff, S. B., Yu, C., & Jiang, T. (2016). The Human Brainnetome Atlas : A New Brain Atlas Based on Connectional Architecture. *Cerebral Cortex*, 26(8), 3508-3526.

- Felleman, D. J., & Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex (New York, N.Y., 1(1)*, 1-47.
- Ferrera, V., Nealey, T., & Maunsell, J. (1994). Responses in macaque visual area V4 following inactivation of the parvocellular and magnocellular LGN pathways. *The Journal of Neuroscience, 14(4)*, 2080-2088.
- Ferrera, V. P., Nealey, T. A., & Maunsell, J. H. R. (1992). Mixed parvocellular and magnocellular geniculate signals in visual area V4. *Nature, 358(6389)*, 6389.
- Ffytche, D. H., Guy, C. N., & Zeki, S. (1995). The parallel visual motion inputs into areas V1 and V5 of human cerebral cortex. *Brain, 118(6)*, 1375-1394.
- Fize, D., Vanduffel, W., Nelissen, K., Denys, K., d'Hotel, C. C., Faugeras, O., & Orban, G. A. (2003). The Retinotopic Organization of Primate Dorsal V4 and Surrounding Areas : A Functional Magnetic Resonance Imaging Study in Awake Monkeys. *The Journal of Neuroscience, 23(19)*, 7395-7406.
- Fonov, V. S., Evans, A. C., McKinstry, R. C., Alml, C. R., & Collins, D. L. (2009). Unbiased nonlinear average age-appropriate brain templates from birth to adulthood. *NeuroImage, 47*, S102.
- Foster, K. H., Gaska, J. P., Nagler, M., & Pollen, D. A. (1985). Spatial and temporal frequency selectivity of neurones in visual cortical areas V1 and V2 of the macaque monkey. *The Journal of physiology, 365(1)*, 331-363.
- Frey, A., Ionescu, G., Lemaire, B., López-Orozco, F., Baccino, T., & Guérin-Dugué, A. (2013). Decision-making in information seeking on texts : An eye-fixation-related potentials investigation. *Frontiers in systems neuroscience, 7*, 39.
- Friston, K., Harrison, L., Daunizeau, J., Kiebel, S., Phillips, C., Trujillo-Barreto, N., Henson, R., Flandin, G., & Mattout, J. (2008). Multiple sparse priors for the M/EEG inverse problem. *NeuroImage, 39(3)*, 1104-1120.
- Friston, K. J., Holmes, A. P., Poline, J.-B., Grasby, P. J., Williams, S. C. R., Frackowiak, R. S. J., & Turner, R. (1995). Analysis of fMRI Time-Series Revisited. *NeuroImage, 2(1)*, 45-53.
- Fuchs, M., Wagner, M., & Kastner, J. (2001). Boundary element method volume conductor models for EEG source reconstruction. *Clinical Neurophysiology, 112(8)*, 1400-1407.
- Gaarder, K., Krauskopf, J., Graf, V., Kropfl, W., & Armington, J. C. (1964). Averaged brain activity following saccadic eye movement. *Science, 146(3650)*, 1481-1483.
- Gaglianese, A., Costagli, M., Bernardi, G., Ricciardi, E., & Pietrini, P. (2012). Evidence of a direct influence between the thalamus and hMT+ independent of V1 in the human brain as measured by fMRI. *Neuroimage, 60(2)*, 1440-1447.
- Gaho, A. A., Hyder, S., Ali, M., & Shafiq, M. (2018). EEG Signals based Brain Source Localization Approaches. *International Journal of Advanced Computer Science and Applications, 9(9)*.
- García-Pérez, M. A., & Eli. (2001). Intrasaccadic Perception. *The Journal of Neuroscience, 21(18)*, 7313-7322.
- Girard, P., Hupé, J. M., & Bullier, J. (2001). Feedforward and feedback connections between areas V1 and V2 of the monkey have similar rapid conduction velocities. *Journal of neurophysiology, 85(3)*, 1328-1331.

- Glasser, M. F., Coalson, T. S., Robinson, E. C., Hacker, C. D., Harwell, J., Yacoub, E., Ugurbil, K., Andersson, J., Beckmann, C. F., Jenkinson, M., Smith, S. M., & Van Essen, D. C. (2016). A multi-modal parcellation of human cerebral cortex. *Nature*, *536*(7615), 171-178.
- Glasser, M. F., Sotiropoulos, S. N., Wilson, J. A., Coalson, T. S., Fischl, B., Andersson, J. L., Xu, J., Jbabdi, S., Webster, M., Polimeni, J. R., Van Essen, D. C., & Jenkinson, M. (2013). The Minimal Preprocessing Pipelines for the Human Connectome Project. *NeuroImage*, *80*, 105-124.
- Goddard, E., Mannion, D. J., McDonald, J. S., Solomon, S. G., & Clifford, C. W. (2011). Color responsiveness argues against a dorsal component of human V4. *Journal of Vision*, *11*(4), 3-3.
- Gramfort, A., Luessi, M., Larson, E., Engemann, D. A., Strohmeier, D., Brodbeck, C., Parkkonen, L., & Hämäläinen, M. S. (2014). MNE software for processing MEG and EEG data. *Neuroimage*, *86*, 446-460.
- Gramfort, A., Papadopoulo, T., Olivi, E., & Clerc, M. (2010). OpenMEEG : Opensource software for quasistatic bioelectromagnetics. *BioMedical Engineering OnLine*, *9*(1), 45.
- Grech, R., Cassar, T., Muscat, J., Camilleri, K. P., Fabri, S. G., Zervakis, M., Xanthopoulos, P., Sakkalis, V., & Vanrumste, B. (2008). Review on solving the inverse problem in EEG source analysis. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, *5*(1), 25.
- Green, J. (1957). Some observations on lambda waves and peripheral stimulation. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, *9*(4), 691-704.
- Groppe, D. M., Urbach, T. P., & Kutas, M. (2011). Mass univariate analysis of event-related brain potentials/fields I : A critical tutorial review. *Psychophysiology*, *48*(12), 1711-1725.
- Hackley, S., Woldorff, M., & Hillyard, S. (1990). Cross-Modal Selective Attention Effects on Retinal, Myogenic, Brainstem, and Cerebral Evoked Potentials. *Psychophysiology*, *27*, 195-208.
- Hafed, Z. M., & Krauzlis, R. J. (2010). Microsaccadic Suppression of Visual Bursts in the Primate Superior Colliculus. *Journal of Neuroscience*, *30*(28), 9542-9547.
- Hallez, H., Vanrumste, B., Grech, R., Muscat, J., De Clercq, W., Vergult, A., D'Asseler, Y., Camilleri, K. P., Fabri, S. G., Van Huffel, S., & Lemahieu, I. (2007). Review on solving the forward problem in EEG source analysis. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, *4*(1), 46.
- Hämäläinen, M. S., & Ilmoniemi, R. J. (1994). Interpreting magnetic fields of the brain : Minimum norm estimates. *Medical & Biological Engineering & Computing*, *32*(1), 35-42.
- Han, X., Xian, S. X., & Moore, T. (2009). Dynamic sensitivity of area V4 neurons during saccade preparation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(31), 13046-13051.
- Hasnain, M. K., Fox, P. T., & Woldorff, M. G. (1998). Intersubject variability of functional areas in the human visual cortex. *Human Brain Mapping*, *6*(4), 301-315.
- Hass, C. A., & Horwitz, G. D. (2011). Effects of microsaccades on contrast detection and V1 responses in macaques. *Journal of Vision*, *11*(3), 3.

- Hawken, M. J., Shapley, R. M., & Grosop, D. H. (1996). Temporal-frequency selectivity in monkey visual cortex. *Visual Neuroscience*, *13*(3), 477-492.
- Heilman, K. M., & Van Den Abell, T. (1980). Right hemisphere dominance for attention : The mechanism underlying hemispheric asymmetries of inattention (neglect). *Neurology*, *30*(3), 327-327.
- Helmholtz, H. von. (1910). *Beschreibung eines Augenspiegels zur Untersuchung der Netzhaut im lebenden Auge*. J.A. Barth.
- Henderson, J. (2003). Human gaze control during real-world scene perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*(11), 498-504.
- Henson, R. N., Flandin, G., Friston, K. J., & Mattout, J. (2010). A Parametric Empirical Bayesian framework for fMRI-constrained MEG/EEG source reconstruction. *Human Brain Mapping*, *31*(10), 1512-1531.
- Henson, R. N., Wakeman, D. G., Litvak, V., & Friston, K. J. (2011). A Parametric Empirical Bayesian Framework for the EEG/MEG Inverse Problem : Generative Models for Multi-Subject and Multi-Modal Integration. *Frontiers in Human Neuroscience*, *5*.
- Hillyard, S. A., & Anllo-Vento, L. (1998). Event-related brain potentials in the study of visual selective attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *95*(3), 781-787.
- Hock, H. S., & Nichols, D. F. (2013). The perception of object versus objectless motion. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *75*, 726-737.
- Hollants-Gilhuijs, M. A. M., De Munck, J. C., Kubova, Z., van Royen, E., & Spekreijse, H. (2000). The development of hemispheric asymmetry in human motion VEPs. *Vision Research*, *40*(1), 1-11.
- Holt, E. B. (1903). Eye-movement and central anaesthesia. *The Psychological Review: Monograph Supplements*, *4*(1), 1-45.
- Hong, D., & Zhang, F. (2010). Weighted Elastic Net Model for Mass Spectrometry Imaging Processing. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, *5*(3), 115-133.
- Horton, J. C., & Adams, D. L. (2005). The cortical column : A structure without a function. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *360*(1456), 837-862.
- Hruby, T., & Marsalek, P. (2002). Event-related potentials-the P3 wave. *Acta neurobiologiae experimentalis*, *63*(1), 55-63.
- Huang, T., Chen, X., Jiang, J., Zhen, Z., & Liu, J. (2019). A probabilistic atlas of the human motion complex built from large-scale functional localizer data. *Human Brain Mapping*, *40*(12), 3475-3487.
- Huk, A. C., Dougherty, R. F., & Heeger, D. J. (2002). Retinotopy and Functional Subdivision of Human Areas MT and MST. *Journal of Neuroscience*, *22*(16), 7195-7205.
- Ibbotson (2009), M. R. (2009). Intrasaccadic Motion : Neural Evidence for Saccadic Suppression and Postsaccadic Enhancement. In U. J. Ilg & G. S. Masson (Éds.), *Dynamics of Visual Motion Processing* (p. 239-257). Springer US.
- Ibbotson, M. R., Price, N. S. C., Crowder, N. A., Ono, S., & Mustari, M. J. (2007). Enhanced Motion Sensitivity Follows Saccadic Suppression in the Superior Temporal Sulcus of the Macaque Cortex. *Cerebral Cortex*, *17*(5), 1129-1138.

- Idrees, S., Baumann, M. P., Franke, F., Münch, T. A., & Hafed, Z. M. (2020). Perceptual saccadic suppression starts in the retina. *Nature Communications*, *11*(1), 1977.
- Idrees, S., Baumann, M.-P., Korympidou, M. M., Schubert, T., Kling, A., Franke, K., Hafed, Z. M., Franke, F., & Münch, T. A. (2022). Suppression without inhibition : How retinal computation contributes to saccadic suppression. *Communications Biology*, *5*(1), 692.
- Inui, K., & Kakigi, R. (2006). Temporal Analysis of the Flow From V1 to the Extrastriate Cortex in Humans. *Journal of Neurophysiology*, *96*(2), 775-784.
- Ioannides, A. A., Corsi-Cabrera, M., Fenwick, P. B. C., del Rio Portilla, Y., Laskaris, N. A., Khurshudyan, A., Theofilou, D., Shibata, T., Uchida, S., Nakabayashi, T., & Kostopoulos, G. K. (2004). MEG Tomography of Human Cortex and Brainstem Activity in Waking and REM Sleep Saccades. *Cerebral Cortex*, *14*(1), 56-72.
- Jagla, F., Jergelová, M., & Riečanský, I. (2007). Saccadic eye movement related potentials. *Physiological research / Academia Scientiarum Bohemoslovaca*, *56*, 707-713.
- Jasper, H. (1958). The 10-20 electrode system of the International Federation. *Electroencephalogr Clin Neuropsychol*, *10*, 370-375
- Jatoi, M. A., Kamel, N., Malik, A. S., Faye, I., & Begum, T. (2014). A survey of methods used for source localization using EEG signals. *Biomedical Signal Processing and Control*, *11*, 42-52.
- Johannes, S., Münte, T. F., Heinze, H. J., & Mangun, G. R. (1995). Luminance and spatial attention effects on early visual processing. *Cognitive Brain Research*, *2*(3), 189-205.
- Jung, I., & Kim, J.-S. (2019). Abnormal Eye Movements in Parkinsonism and Movement Disorders. *Journal of Movement Disorders*, *12*(1), 1-13.
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H., Jessell, T. M., Siegelbaum, S., Hudspeth, A. J., & Mack, S. (2000). *Principles of neural science* (Vol. 4). McGraw-hill New York.
- Kaplan, E., & Shapley, R. M. (1986). The primate retina contains two types of ganglion cells, with high and low contrast sensitivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *83*(8), 2755-2757.
- Kaplan, E. (2004). The M, P, and K pathways of the primate visual system. *The visual neurosciences*, *1*, 481-493.
- Kaunitz, L. N., Kamienkowski, J. E., Varatharajah, A., Sigman, M., Quiroga, R. Q., & Ison, M. J. (2014). Looking for a face in the crowd : Fixation-related potentials in an eye-movement visual search task. *NeuroImage*, *89*, 297-305.
- Kazai, K., & Yagi, A. (2003). Comparison between the lambda response of eye-fixation-related potentials and the P100 component of pattern-reversal visual evoked potentials. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *3*(1), 46-56.
- Kelly, D. H. (1979a). Motion and vision. I. Stabilized images of stationary gratings. *JOSA*, *69*(9), 1266-1274.
- Kelly, D. H. (1979b). Motion and vision. II. Stabilized spatio-temporal threshold surface. *JOSA*, *69*(10), 1340-1349.
- Key, A. P. F., Dove, G. O., & Maguire, M. J. (2005). Linking Brainwaves to the Brain : An ERP Primer. *Developmental Neuropsychology*, *27*(2), 183-215.
- Khan, S. S., & Madden, M. G. (2014). One-class classification : Taxonomy of study and review of techniques. *The Knowledge Engineering Review*, *29*(3), 345-374.

- Kiss, I., Dashieff, R. M., & Lordeon, P. (1989). A Parietooccipital Generator for P300 : Evidence from Human Intracranial Recordings. *International Journal of Neuroscience*, 49(1-2), 133-139.
- Kleinschmidt, A., Lee, B., Requardt, M., & Frahm, J. (1996). Functional mapping of color processing by magnetic resonance imaging of responses to selective P- and M-pathway stimulation. *Experimental brain research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation cérébrale*, 110, 279-288.
- Kleiser et al. (2004). Neural Correlates of Saccadic Suppression in Humans. *Current Biology*, 14(5), 386-390.
- Knöll, J., Binda, P., Morrone, M. C., & Bremmer, F. (2011). Spatiotemporal profile of peri-saccadic contrast sensitivity. *Journal of Vision*, 11(14), 15.
- Kristensen, E., Guerin-Dugué, A., & Rivet, B. (2017). Regularization and a general linear model for event-related potential estimation. *Behavior Research Methods*, 49(6), 2255-2274.
- Krock, R. M., & Moore, T. (2014). The Influence of Gaze Control on Visual Perception : Eye Movements and Visual Stability. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 79, 123-130.
- Krock, R. M., & Moore, T. (2016). Visual sensitivity of frontal eye field neurons during the preparation of saccadic eye movements. *Journal of Neurophysiology*, 116(6), 2882-2891.
- Lancaster, J. L., Tordesillas-Gutiérrez, D., Martinez, M., Salinas, F., Evans, A., Zilles, K., Mazziotta, J. C., & Fox, P. T. (2007). Bias between MNI and Talairach coordinates analyzed using the ICBM-152 brain template. *Human Brain Mapping*, 28(11), 1194-1205.
- Landis, C. (1954). Determinants of the Critical Flicker-Fusion Threshold. *Physiological Reviews*, 34(2), 259-286.
- Latour, P. L. (1962). Visual Threshold During Eye Movements. *Vision research*, 2(3), 261-262.
- Lencer, R., Meyhöfer, I., Triebisch, J., Rolfes, K., Lappe, M., & Watson, T. (2021). Saccadic suppression in schizophrenia. *Scientific Reports*, 11(1), 1.
- Linden, D. E. J. (2005). The P300 : Where in the Brain Is It Produced and What Does It Tell Us? *The Neuroscientist*, 11(6), 563-576.
- Liu, C.-S., Bryan, R., Miki, A., Woo, J., Liu, G., & Elliott, M. (2006). Magnocellular and parvocellular visual pathways have different blood oxygen level-dependent signal time courses in human primary visual cortex. *AJNR. American journal of neuroradiology*, 27, 1628-1634.
- Livingstone, M., & Hubel, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth : Anatomy, physiology, and perception. *Science*, 240(4853), 740-749.
- López, J. D., Barnes, G. R., & Espinosa, J. J. (2012). Single MEG/EEG source reconstruction with multiple sparse priors and variable patches. *Dyna*, 79(174), 136-144.
- López, J. D., Litvak, V., Espinosa, J. J., Friston, K., & Barnes, G. R. (2014). Algorithmic procedures for Bayesian MEG/EEG source reconstruction in SPM. *NeuroImage*, 84, 476-487.

- Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1994). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology*, *31*(3), 291-308.
- Luck, S. J., Woodman, G. F., & Vogel, E. K. (2005). *Review Luck et al. – ERP studies of attention Event-related potential*.
- Luna, B. (1998). Dorsal cortical regions subserving visually guided saccades in humans : An fMRI study. *Cerebral Cortex*, *8*(1), 40-47.
- Malikovic, A., Amunts, K., Schleicher, A., Mohlberg, H., Eickhoff, S. B., Wilms, M., Palomero-Gallagher, N., Armstrong, E., & Zilles, K. (2007). Cytoarchitectonic Analysis of the Human Extrastriate Cortex in the Region of V5/MT+ : A Probabilistic, Stereotaxic Map of Area hOc5. *Cerebral Cortex*, *17*(3), 562-574.
- Malikovic, A., Amunts, K., Schleicher, A., Mohlberg, H., Kujovic, M., Palomero-Gallagher, N., Eickhoff, S. B., & Zilles, K. (2016). Cytoarchitecture of the human lateral occipital cortex : Mapping of two extrastriate areas hOc4la and hOc4lp. *Brain Structure and Function*, *221*(4), 1877-1897.
- Malikovic, A., Amunts, K., Schleicher, A., Mohlberg, H., Palomero-Gallagher, N., Schormann, T., & Zilles, K. (2001). Cytoarchitecture and stereotaxic location of a preoccipital area in the region of V5/MT. *NeuroImage*, *6*(13), 909.
- Maris, E., & Oostenveld, R. (2007). Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data. *Journal of Neuroscience Methods*, *164*(1), 177-190.
- Masland, R. H. (2001). The fundamental plan of the retina. *Nature Neuroscience*, *4*(9), 877-886.
- Mathôt, S., Melmi, J.-B., & Castet, E. (2015). Intrasaccadic perception triggers pupillary constriction. *PeerJ*, *3*, e1150.
- Matin, E. (1974). Saccadic suppression : A review and an analysis. *Psychological bulletin*, *81*, 899-917.
- Matin, E., Clymer, A. B., & Matin, L. (1972). Metacontrast and Saccadic Suppression. *Science*, *178*(4057), 179-182.
- Mattout, J., Henson, R. N., & Friston, K. J. (2007). Canonical Source Reconstruction for MEG. *Computational Intelligence and Neuroscience*, *2007*, 1-10.
- Maunsell, J. H., & van Essen, D. C. (1983). The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, *3*(12), 2563-2586.
- McCarthy, G., & Wood, C. C. (1987). Intracranial recordings of endogenous ERPs in humans. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology Supplement*, *39*, 331-337.
- Mégevand, P., Groppe, D. M., Goldfinger, M. S., Hwang, S. T., Kingsley, P. B., Davidesco, I., & Mehta, A. D. (2014). Seeing scenes : Topographic visual hallucinations evoked by direct electrical stimulation of the parahippocampal place area. *Journal of Neuroscience*, *34*(16), 5399-5405.
- Merigan, W. H., Byrne, C. E., & Maunsell, J. H. (1991). Does primate motion perception depend on the magnocellular pathway? *Journal of Neuroscience*, *11*(11), 3422-3429.
- Merigan, W. H., Katz, L. M., & Maunsell, J. H. (1991). The effects of parvocellular lateral geniculate lesions on the acuity and contrast sensitivity of macaque monkeys. *Journal of Neuroscience*, *11*(4), 994-1001.

- Merigan, W. H., & Maunsell, J. H. (1993). How parallel are the primate visual pathways? *Annual review of neuroscience*, *16*(1), 369-402.
- Michel, C. M., Murray, M. M., Lantz, G., Gonzalez, S., Spinelli, L., & de Peralta, R. G. (2004). EEG source imaging. *Clinical neurophysiology*, *115*(10), 2195-2222.
- Mikami, A., Newsome, W. T., & Wurtz, R. H. (1986a). Motion selectivity in macaque visual cortex. I. Mechanisms of direction and speed selectivity in extrastriate area MT. *Journal of neurophysiology*, *55*(6), 1308-1327.
- Mikami, A., Newsome, W. T., & Wurtz, R. H. (1986b). Motion selectivity in macaque visual cortex. II. Spatiotemporal range of directional interactions in MT and V1. *Journal of neurophysiology*, *55*(6), 1328-1339.
- Mohler, C. W., & Cechner, R. (1975). Saccadic suppression in the monkey. *Vision Research*, *15*(10), 1157-1160.
- Molitor, R. J., Ko, P. C., & Ally, B. A. (2015). Eye Movements in Alzheimer's Disease. *Journal of Alzheimer's disease : JAD*, *44*(1), 1-12.
- Moro, E., Bellot, E., Meoni, S., Pelissier, P., Hera, R., Dojat, M., Coizet, V., & Group, on behalf of the S. C. S. (2020). Visual Dysfunction of the Superior Colliculus in De Novo Parkinsonian Patients. *Annals of Neurology*, *87*(4), 533-546.
- Mosher, J. C., & Leahy, R. M. (1996). EEG and MEG source localization using recursively applied (RAP) MUSIC. *Conference Record of The Thirtieth Asilomar Conference on Signals, Systems and Computers*, 1201-1207.
- Mosher, J. C., Lewis, P. S., & Leahy, R. M. (1992). Multiple dipole modeling and localization from spatio-temporal MEG data. *IEEE transactions on biomedical engineering*, *39*(6), 541-557.
- Movshon, J. A., & Newsome, W. T. (1996). Visual Response Properties of Striate Cortical Neurons Projecting to Area MT in Macaque Monkeys. *The Journal of Neuroscience*, *16*(23), 7733-7741.
- Mumford, J. A., Poldrack, R. A., & Nichols, T. E. (Éds.). (2011). Spatial normalization. In *Handbook of Functional MRI Data Analysis* (p. 53-69). Cambridge University Press.
- Nichols, T. E., & Holmes, A. P. (2002). Nonparametric permutation tests for functional neuroimaging : A primer with examples. *Human Brain Mapping*, *15*(1), 1-25.
- Nicolas, G., Castet, E., Rabier, A., Kristensen, E., Dojat, M., & Guérin-Dugué, A. (2021). Neural correlates of intra-saccadic motion perception. *Journal of Vision*, *21*(11), 19-19.
- Niemeyer, J. E., Akers-Campbell, S., Gregoire, A., & Paradiso, M. A. (2022). Perceptual enhancement and suppression correlate with V1 neural activity during active sensing. *Current Biology*.
- Nikolaev, A. R., Meghanathan, R. N., & van Leeuwen, C. (2016). Combining EEG and eye movement recording in free viewing : Pitfalls and possibilities. *Brain and Cognition*, *107*, 55-83.
- Nowak, L. G., & Bullier, J. (1997). The timing of information transfer in the visual system. In *Extrastriate cortex in primates* (p. 205-241). Springer.
- Nowak, L., Munk, M., Girard, P., & Bullier, J. (1995). Visual latencies in areas V1 and V2 of the macaque monkey. *Visual neuroscience*, *12*, 371-384.

- Nyström, M., & Holmqvist, K. (2010). An adaptive algorithm for fixation, saccade, and glissade detection in eyetracking data. *Behavior Research Methods*, 42(1), 188-204.
- Ossandón, J. P., Helo, A. V., Montefusco-Siegmund, R., & Maldonado, P. E. (2010). Superposition model predicts EEG occipital activity during free viewing of natural scenes. *Journal of Neuroscience*, 30(13), 4787-4795.
- Paré, M., & Wurtz, R. H. (2001). Progression in Neuronal Processing for Saccadic Eye Movements From Parietal Cortex Area LIP to Superior Colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 85(6), 2545-2562.
- Pascual-Marqui, R. D., Esslen, M., Kochi, K., & Lehmann, D. (2002). Functional imaging with low resolution brain. *Clinical Pharmacology*, 12.
- Patel, S. H., & Azzam, P. N. (2005). Characterization of N200 and P300 : Selected Studies of the Event-Related Potential. *International Journal of Medical Sciences*, 2(4), 147-154.
- Paus, T. (1996). Location and function of the human frontal eye-field : A selective review. *Neuropsychologia*, 34(6), 475-483.
- Petit, L., & Haxby, J. V. (1999). Functional Anatomy of Pursuit Eye Movements in Humans as Revealed by fMRI. *Journal of Neurophysiology*, 82(1), 463-471.
- Petit, L., & Pouget, P. (2019). The comparative anatomy of frontal eye fields in primates. *Cortex*, 118, 51-64.
- Polich, J. (2012). Neuropsychology of P300. In *The Oxford handbook of event-related potential components* (p. 159-188). Oxford University Press.
- Price, N. S. C., Ibbotson, M. R., Ono, S., & Mustari, M. J. (2005). Rapid Processing of Retinal Slip During Saccades in Macaque Area MT. *Journal of Neurophysiology*, 94(1), 235-246.
- Ramcharan, E., Gnadt, J., & Sherman, S. (2001). The effects of saccadic eye movements on the activity of geniculate relay neurons in the monkey. *Visual Neuroscience*.
- Reinagel, P., & Zador, A. M. (s. d.). *Natural scene statistics at the centre of gaze*.
- Reppas, J. B., Usrey, W. M., & Reid, R. C. (2002). Saccadic Eye Movements Modulate Visual Responses in the Lateral Geniculate Nucleus. *Neuron*, 35(5), 961-974.
- Rey, P., & Rey, J.-P. (1965). Effect of an Intermittent Light Stimulation on the Critical Fusion Frequency. *Ergonomics*, 8(2), 173-180.
- Robinson, D. L., McClurkin, J. W., Kertzman, C., & Petersen, S. E. (1991). Visual responses of pulvinar and collicular neurons during eye movements of awake, trained macaques. *Journal of Neurophysiology*, 66(2), 485-496.
- Robinson, D. L., & Wurtz, R. H. (1976). Use of an extraretinal signal by monkey superior colliculus neurons to distinguish real from self-induced stimulus movement. *Journal of Neurophysiology*, 39(4), 852-870.
- Roe, A. W., Chelazzi, L., Connor, C. E., Conway, B. R., Fujita, I., Gallant, J. L., Lu, H., & Vanduffel, W. (2012). Toward a Unified Theory of Visual Area V4. *Neuron*, 74(1), 12-29.
- Rosenke, M., van Hoof, R., van den Hurk, J., Grill-Spector, K., & Goebel, R. (2021). A Probabilistic Functional Atlas of Human Occipito-Temporal Visual Cortex. *Cerebral Cortex*, 31(1), 603-619.

- Rosenke, M., Weiner, K. S., Barnett, M. A., Zilles, K., Amunts, K., Goebel, R., & Grill-Spector, K. (2018). A cross-validated cytoarchitectonic atlas of the human ventral visual stream. *NeuroImage*, *170*, 257-270.
- Ross, J., Burr, D., & Morrone, C. (1996). Suppression of the magnocellular pathway during saccades. *Behavioural Brain Research*, *80*(1), 1-8.
- Ross, J., Morrone, M. C., Goldberg, M. E., & Burr, D. C. (2001). Changes in visual perception at the time of saccades. *Trends in Neurosciences*, *24*(2), 113-121.
- Royal, D. W., Sary, Gy., Schall, J. D., & Casagrande, V. A. (2006). Correlates of motor planning and postsaccadic fixation in the macaque monkey lateral geniculate nucleus. *Experimental Brain Research*, *168*(1-2), 62-75.
- Russo, F. D., Martinez, A., Sereno, M. I., Pitzalis, S., & Hillyard, S. A. (2002). Cortical sources of the early components of the visual evoked potential. *Human Brain Mapping*, *15*(2), 95-111.
- Rust, N. C., Mante, V., Simoncelli, E. P., & Movshon, J. A. (2006). How MT cells analyze the motion of visual patterns. *Nature neuroscience*, *9*(11), 1421-1431.
- Samadi, S., Amini, L., Cosandier-Rimele, D., Soltanian-Zadeh, H., & Jutten, C. (2013). Reference-based source separation method for identification of brain regions involved in a reference state from intracerebral EEG. *Ieee Transactions on Bio-Medical Engineering*, *60*(7), 1983-1992.
- Samadi, S., Soltanian-Zadeh, H., & Jutten, C. (2016). Integrated Analysis of EEG and fMRI Using Sparsity of Spatial Maps. *Brain Topography*, *29*(5), 661-678.
- Sato, M., & Uchikawa, K. (1995). Saccadic suppression of achromatic and chromatic responses measured by increment-threshold spectral sensitivity. *Journal of the Optical Society of America A*, *12*(4), 661.
- Schall, J. D. (2004). On the role of frontal eye field in guiding attention and saccades. *Vision Research*, *44*(12), 1453-1467.
- Schiller, P. H., Logothetis, N. K., & Charles, E. R. (1990). Role of the color-opponent and broad-band channels in vision. *Visual neuroscience*, *5*(4), 321-346.
- Schiller, P. H., & Tehovnik, E. J. (2005). Neural mechanisms underlying target selection with saccadic eye movements. In *Progress in Brain Research* (Vol. 149, p. 157-171). Elsevier.
- Schlag, J., Dassonville, P., & Schlag-Rey, M. (1998). Interaction of the Two Frontal Eye Fields Before Saccade Onset. *Journal of Neurophysiology*, *79*(1), 64-72.
- Schluppeck, D., Glimcher, P., & Heeger, D. J. (2005). Topographic Organization for Delayed Saccades in Human Posterior Parietal Cortex. *Journal of Neurophysiology*, *94*(2), 1372-1384.
- Schoenfeld, M. A., Heinze, H.-J., & Woldorff, M. G. (2002). Unmasking motion-processing activity in human brain area V5/MT+ mediated by pathways that bypass primary visual cortex. *Neuroimage*, *17*(2), 769-779.
- Schutt, H. H., Harmeling, S., Macke, J. H., & Wichmann, F. A. (2016). Painfree and accurate Bayesian estimation of psychometric functions for (potentially) overdispersed data. *Vision research*, *122*, 105-123.
- Schweitzer, R., & Rolfs, M. (2020a). Intra-saccadic motion streaks as cues to linking object locations across saccades. *Journal of Vision*, *20*(4), 17.

- Schweitzer, R., & Rolfs, M. (2020b). *Intra-saccadic motion streaks jump-start gaze correction* [Preprint]. Neuroscience.
- Scott, D. F., Groethuysen, U. C., & Bickford, R. G. (1967). Lambda responses in the human electroencephalogram. *Neurology*, *17*(8), 770-770.
- Seghier, M., Dojat, M., Delon-Martin, C., Rubin, C., Warnking, J., Segebarth, C., & Bullier, J. (2000). Moving Illusory Contours Activate Primary Visual Cortex : An fMRI Study. *Cerebral Cortex*, *10*(7), 663-670.
- Seghier, M. L. (2013). The angular gyrus : Multiple functions and multiple subdivisions. *The Neuroscientist*, *19*(1), 43-61.
- Seirafi, M., De Weerd, P., & de Gelder, B. (2014). Suppression of Face Perception during Saccadic Eye Movements. *Journal of Ophthalmology*, *2014*, 1-7.
- Sereno, M. I., Dale, A. M., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Belliveau, J. W., Brady, T. J., ... & Tootell, R. B. H. (1995). Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science*, *268*(5212), 889-893.
- Sereno, M. I., Pitzalis, S., & Martinez, A. (2001). Mapping of contralateral space in retinotopic coordinates by a parietal cortical area in humans. *Science*, *294*(5545), 1350-1354.
- Shikata, E., McNamara, A., Sprenger, A., Hamzei, F., Glauche, V., Büchel, C., & Binkofski, F. (2008). Localization of human intraparietal areas AIP, CIP, and LIP using surface orientation and saccadic eye movement tasks. *Human Brain Mapping*, *29*(4), 411-421.
- Shioiri, S., & Cavanagh (1989), P. (1989). Saccadic suppression of low-level motion. *Vision Research*, *29*(8), 915-928.
- Shipp, S., & Zeki, S. (1989). The organization of connections between areas V5 and V1 in macaque monkey visual cortex. *European Journal of Neuroscience*, *1*(4), 309-332.
- Silver, M. A., & Kastner, S. (2009). Topographic maps in human frontal and parietal cortex. *Trends in cognitive sciences*, *13*(11), 488-495.
- Silverman, M. S., Grosz, D. H., De Valois, R. L., & Elfar, S. D. (1989). Spatial-frequency organization in primate striate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *86*(2), 711-715.
- Skrandies, W., & Laschke, K. (1997a). Topography of visually evoked brain activity during eye movements : Lambda waves, saccadic suppression, and discrimination performance. *International Journal of Psychophysiology*, *27*(1), 15-27.
- Skrandies, W., & Laschke, K. (1997b). Topography of visually evoked brain activity during eye movements : Lambda waves, saccadic suppression, and discrimination performance. *International Journal of Psychophysiology*, *27*(1), 15-27.
- Smith, N. J., & Kutas, M. (2015a). Regression-based estimation of ERP waveforms : I. The rERP framework. *Psychophysiology*, *52*(2), 157-168.
- Smith, N. J., & Kutas, M. (2015b). Regression-based estimation of ERP waveforms : II. Non-linear effects, overlap correction, and practical considerations. *Psychophysiology*, *52*(2), 169-181.
- Sperry, R. W. (1950). Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 482-489.
- Stensaas, S. S., Eddington, D. K., & Dobelle, W. H. (1974). The topography and variability of the primary visual cortex in man. *Journal of Neurosurgery*, *40*(6), 747-755.

- Stiers, P., Peeters, R., Lagae, L., Van Hecke, P., & Sunaert, S. (2006). Mapping multiple visual areas in the human brain with a short fMRI sequence. *NeuroImage*, 29(1), 74-89.
- Swisher, J. D., Halko, M. A., Merabet, L. B., McMains, S. A., & Somers, D. C. (2007). Visual Topography of Human Intraparietal Sulcus. *The Journal of Neuroscience*, 27(20), 5326-5337.
- Sylvester, R., Haynes, J.-D., & Rees, G. (2005). Saccades Differentially Modulate Human LGN and V1 Responses in the Presence and Absence of Visual Stimulation. *Current Biology*, 15(1), 37-41.
- Sylvester, R., & Rees, G. (2006). Extraretinal saccadic signals in human LGN and early retinotopic cortex. *NeuroImage*, 30(1), 214-219.
- Tadel, F., Baillet, S., Mosher, J. C., Pantazis, D., & Leahy, R. M. (2011). Brainstorm : A User-Friendly Application for MEG/EEG Analysis. *Computational Intelligence and Neuroscience*, 2011, 1-13.
- Tadel, F., Bock, E., Niso, G., Mosher, J. C., Cousineau, M., Pantazis, D., Leahy, R. M., & Baillet, S. (2019). MEG/EEG Group Analysis With Brainstorm. *Frontiers in Neuroscience*, 13.
- Tatler, B., & Vincent, B. (2008). Systematic tendencies in scene viewing. *Journal of Eye Movement Research*, 2, 1-18.
- Tehovnik, E. J., Sommer, M. A., Chou, I.-H., Slocum, W. M., & Schiller, P. H. (2000). Eye fields in the frontal lobes of primates. *Brain Research Reviews*, 32(2-3), 413-448.
- Thevenet, M., Bertrand, O., Perrin, F., Dumont, T., & Pernier, J. (1991). The finite element method for a realistic head model of electrical brain activities : Preliminary results. *Clinical Physics and Physiological Measurement*, 12(A), 89-94.
- Thickbroom, G. W., & Mastaglia, F. L. (1985). Presaccadic 'spike' potential : Investigation of topography and source. *Brain research*, 339(2), 271-280.
- Thiele et al., A. (2002). Neural Mechanisms of Saccadic Suppression. *Science*, 295(5564), 2460-2462.
- Thigpen, N. N., & Keil, A. (2017). Event-Related Potentials. In *Reference Module in Neuroscience and Biobehavioral Psychology*. Elsevier.
- Tootell, R. B. H., & Taylor, J. B. (1995). Anatomical Evidence for MT and Additional Cortical Visual Areas in Humans. *Cerebral Cortex*, 5(1), 39-55.
- Tootell, R., Reppas, J., Kwong, K., Malach, R., Born, R., Brady, T., Rosen, B., & Belliveau, J. (1995). Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging. *The Journal of Neuroscience*, 15(4), 3215-3230.
- Trillenber, P., Lencer, R., & Heide, W. (2004). Eye movements and psychiatric disease. *Current Opinion in Neurology*, 17(1), 43-47.
- Ungerleider, L. G., & Desimone, R. (1986a). Cortical connections of visual area MT in the macaque. *Journal of Comparative Neurology*, 248(2), 190-222.
- Ungerleider, L. G., & Desimone, R. (1986b). Projections to the superior temporal sulcus from the central and peripheral field representations of V1 and V2. *Journal of Comparative Neurology*, 248(2), 147-163.
- Van Essen, D. C., & Deyoe, E. A. (1995). Concurrent processing in the primate visual cortex. In *The cognitive neurosciences* (p. 383-400). The MIT Press.

- Van Essen, D. C., Newsome, W. T., & Bixby, J. L. (1982). The pattern of interhemispheric connections and its relationship to extrastriate visual areas in the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, 2(3), 265-283.
- Vernet, M., Quentin, R., Chanes, L., Mitsumasu, A., & Valero-Cabré, A. (2014). Frontal eye field, where art thou? Anatomy, function, and non-invasive manipulation of frontal regions involved in eye movements and associated cognitive operations. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 8.
- Viola, F. C., Thorne, J., Edmonds, B., Schneider, T., Eichele, T., & Debener, S. (2009). Semi-automatic identification of independent components representing EEG artifact. *Clinical Neurophysiology*, 120(5), 868-877.
- Vogel, E. K., & Luck, S. J. (2000). *The visual N1 component as an index of a discrimination process*.
- Volkman, F. C., Riggs, L. A., White, K. D., & Moore, R. K. (1978). Contrast sensitivity during saccadic eye movements. *Vision Research*, 18(9), 1193-1199.
- Volkman, F. C., Schick, A. M. L., & Riggs, L. A. (1968). Time Course of Visual Inhibition during Voluntary Saccades*†. *JOSA*, 58(4), 562-569.
- Von der Heydt, R., Peterhans, E., & Baumgartner, G. (1984). Illusory contours and cortical neuron responses. *Science*, 224(4654), 1260-1262.
- Von Der Heydt, R., Zhou, H., & Friedman, H. S. (2000). Representation of stereoscopic edges in monkey visual cortex. *Vision research*, 40(15), 1955-1967.
- Wandell, B. A., Dumoulin, S. O., & Brewer, A. A. (2007). Visual Field Maps in Human Cortex. *Neuron*, 56(2), 366-383.
- Wandell, B. A., & Winawer, J. (2011). Imaging retinotopic maps in the human brain. *Vision Research*, 51(7), 718-737.
- Wang, J., Nasr, S., Roe, A. W., & Polimeni, J. R. (2022). Critical factors in achieving fine-scale functional MRI : Removing sources of inadvertent spatial smoothing. *Human Brain Mapping*, 43(11), 3311-3331.
- Wang, J.-Z., Williamson, S. J., & Kaufman, L. (1992). Magnetic source images determined by a lead-field analysis : The unique minimum-norm least-squares estimation. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 39(7), 665-675.
- Wang, L., Mruczek, R. E. B., Arcaro, M. J., & Kastner, S. (2015). Probabilistic Maps of Visual Topography in Human Cortex. *Cerebral Cortex*, 25(10), 3911-3931.
- Warnking, J. (2002). fMRI Retinotopic Mapping—Step by Step. *NeuroImage*, 17(4), 1665-1683.
- Watson, J. D., Myers, R., Frackowiak, R. S., Hajnal, J. V., Woods, R. P., Mazziotta, J. C., ... & Zeki, S. (1993). Area V5 of the human brain: evidence from a combined study using positron emission tomography and magnetic resonance imaging. *Cerebral cortex*, 3(2), 79-94.
- Weintraub, S., & Mesulam, M.-M. (1987). Right cerebral dominance in spatial attention : Further evidence based on ipsilateral neglect. *Archives of neurology*, 44(6), 621-625.
- Wichmann, W., & Müller-Forell, W. (2004). Anatomy of the visual system. *European Journal of Radiology*, 49(1), 8-30.

- Wilms, M., Eickhoff, S. B., Hömke, L., Rottschy, C., Kujovic, M., Amunts, K., & Fink, G. R. (2010). Comparison of functional and cytoarchitectonic maps of human visual areas V1, V2, V3d, V3v, and V4(v). *NeuroImage*, *49*(2), 1171-1179.
- Wilms, M., Eickhoff, S. B., Specht, K., Amunts, K., Shah, N. J., Malikovic, A., & Fink, G. R. (2005). Human V5/MT+ : Comparison of functional and cytoarchitectonic data. *Anatomy and Embryology*, *210*(5), 485-495.
- Wu, J., Yan, T., Zhang, Z., Jin, F., & Guo, Q. (2012). Retinotopic mapping of the peripheral visual field to human visual cortex by functional magnetic resonance imaging. *Human Brain Mapping*, *33*(7), 1727-1740.
- Wurtz, R. H. (2008). Neuronal mechanisms of visual stability. *Vision Research*, *48*(20), 2070-2089.
- Yagi, A. (1979). Saccade size and lambda complex in man. *Physiological Psychology*, *7*(4), 370-376.
- Yarbus, A. L. (1967). Eye Movements During Perception of Complex Objects. In A. L. Yarbus (Éd.), *Eye Movements and Vision* (p. 171-211). Springer US.
- Zeki, S. (2015). Area V5—A microcosm of the visual brain. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *9*.
- Zeki, S., Watson, J. D., Lueck, C. J., Friston, K. J., Kennard, C., & Frackowiak, R. S. (1991). A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *Journal of neuroscience*, *11*(3), 641-649.
- Zhang, Q., Luo, C., Zhang, J., Jin, Z., & Li, L. (2020). Visual search P300 source analysis based on ERP-fMRI integration. *BioRxiv*.
- Zuber, B.L., Crider, A., & Stark, L. (1964). Saccadic suppression associated with microsaccades. *Quarterly Progress Report*, *74*, 244-249.
- Zuber, B. L., & Stark, L. (1966). Saccadic suppression : Elevation of visual threshold associated with saccadic eye movements. *Experimental Neurology*, *16*(1), 65-79.