

Modulations attentionnelles des aires perceptives induites par le contexte de la tâche : Étude IRMf

6.1 Introduction

Afin de rester adapté à l'environnement, les êtres vivants les plus évolués ont la faculté d'ajuster leurs comportements et de prendre de nouvelles décisions lorsque la situation dans laquelle ils se trouvent l'exige. Nous nous intéressons ici aux mécanismes neuronaux sous-tendant la mise en place de ces ajustements comportementaux. En laboratoire, ces mécanismes de flexibilité peuvent être étudiés dans des tâches de TR de choix, en étudiant sur les effets séquentiels, c'est à dire en analysant la performance à l'essai n en fonction de la nature de l'essai $n-1$. Par exemple, après une erreur, on observe un allongement du temps de réaction ainsi qu'une baisse de la probabilité de commettre une nouvelle erreur. Des ajustements comportementaux sont également mis en évidence lorsque l'on manipule la compatibilité des stimuli. Par exemple dans la tâche de Simon, les sujets doivent répondre en fonction de la couleur d'un stimulus. Ce stimulus est présenté à gauche ou à droite d'un point de fixation. On définit comme "compatibles" les essais pour lesquels la réponse requise (gauche ou droite) coïncide avec le côté de présentation du stimulus. À l'inverse, on définit comme "incompatibles" les essais pour lesquels la réponse requise ne coïncide pas avec le côté de présentation du stimulus. En moyenne, les sujets sont plus rapides pour les stimuli compatibles.

L'effet de compatibilité correspond à la différence moyenne des TR des essais incompatibles et compatibles (Craft et Simon, 1970; Hedge et Marsh, 1975). Cet effet de compatibilité est modulé par la nature du stimulus à l'essai précédent. Suite à un essai compatible, l'effet de compatibilité est important, alors qu'il est largement réduit suite à un essai incompatible (Gratton *et al.*, 1992; Stürmer *et al.*, 2002). Ces effets séquentiels ont été interprétés comme étant le fruit d'un ajustement comportemental. Quels sont les mécanismes physiologiques pouvant rendre compte de ces effets comportementaux ?

Il a été proposé que les ajustements comportementaux qui se mettent en place à la fin de l'essai soient le fruit d'une modulation attentionnelle pilotée par le cortex préfrontal. Un biais perceptif serait implémenté au niveau des aires chargées du traitement du stimulus. Cette idée est explicite dans le modèle du Conflit (Botvinick *et al.*, 2001; Yeung *et al.*, 2004) ainsi que dans le modèle ERN-RL (Holroyd et Coles, 2002; Holroyd *et al.*, 2005). Dans ces deux modèles, le CCA émet un signal indiquant la nécessité de refocaliser l'attention sur les caractéristiques pertinentes de la tâche. Ce signal est transmis aux processus attentionnels (cortex préfrontal) qui organise le biais perceptif au niveau de la couche d'entrée (aires perceptives visuelles) en augmentant le niveau de base des unités de la couche d'entrée chargées de traiter la cible, et en diminuant le niveau de base des unités chargées du traitement des distracteurs. Si les hypothèses issues de ces deux modèles concernant la nature des signaux indiquant la nécessité d'une refocalisation attentionnelle ont été mis en difficulté, l'hypothèse de refocalisation attentionnelle concernant la mise en place des ajustements comportementaux reste théoriquement valide. Un moyen de tester cette hypothèse est de chercher des marqueurs physiologiques de ces modulations attentionnelles. Or, en IRMf il a été montré que le niveau d'attention porté aux paramètres des stimuli module l'activité des zones impliquées dans les traitements de ces paramètres (Corbetta *et al.*, 1990; Chawla *et al.*, 1999; Coull *et al.*, 2004; O'Craven *et al.*, 1997). Si les ajustements comportementaux sont bien le fruit d'une modulation attentionnelle des aires chargées du traitement des stimuli, alors nous devrions observer des modulations d'activité dans ces aires cérébrales suite aux essais incompatibles corrects. Cette modulation attentionnelle peut concerner le traitement de l'attribut pertinent et/ou le traitement de l'attribut non-pertinent. Les modèles du conflit et ERN-RL ont proposé que la modulation attentionnelle suscite conjointement une augmentation du niveau de base de l'aire responsable du traitement de l'attribut pertinent ainsi qu'une diminution du niveau de base du traitement de l'attribut non-pertinent. Selon ces deux modèles, nous devrions observer après un essai incompatible correct, une augmentation d'activité dans la zone chargée du traitement de l'attribut pertinent et une baisse dans celle chargée du traitement de l'attribut non-pertinent.

Cette hypothèse a été testée par Egner et Hirsch (2005a). Ils ont utilisé une tâche adaptée de la tâche de Stroop (figure 2.9 page 57). Les stimuli étaient composés d'un visage et d'un nom de personnages célèbres (hommes politiques ou acteurs) écrit en toutes lettres. Les sujets réalisaient deux tâches. Dans chacune de ces tâches, ils devaient répondre en fonction de la catégorie (hommes politiques ou acteurs), soit du visage (tâche 1) soit du nom (tâche 2). Lorsque le visage et le nom appartenaient à une même catégorie, l'essai était dit "compatible". Au contraire, si le nom et le visage appartenaient à des catégories différentes, l'essai était dit "incompatible". Les auteurs se sont intéressés aux variations du niveau d'activité dans l'aire spécifique au traitement des visages (*fusiform face area* - FFA). Celle-ci est impliquée dans le traitement de l'attribut pertinent dans la tâche de catégorisation des visages, et dans le traitement de l'attribut non-pertinent dans la tâche de catégorisation des noms.

Dans la tâche de catégorisation sur les noms, aucune modulation de la FFA n'est observée en fonction de la nature de l'essai en cours et la nature de l'essai précédent. Dans la tâche de catégorisation sur les visages, la FFA est plus activée dans les essais incompatibles lorsqu'ils sont précédés d'un essai incompatible (II>CI)¹. Les auteurs argumentent que la quantité de traitement alloué à l'analyse des visages dans les essais incompatibles est plus importante lorsque l'essai précédent est incompatible plutôt que compatible. Ce qui suggère que le sujet re-focalise son attention sur le visage après un essai incompatible. Néanmoins, pour que l'hypothèse de la refocalisation attentionnelle soit suffisante pour expliquer ces résultats, il aurait fallu que l'activité de la FFA ne soit dépendante que de la nature de l'essai précédent. Or, l'activité de la FFA interagit avec la compatibilité à l'essai en cours et la compatibilité à l'essai précédent : la FFA est plus activée dans les essais compatibles que dans les essais incompatibles lorsque le stimulus précédent est compatible (CC>CI). Les auteurs ont vraisemblablement observé un mécanisme physiologique prenant place en cours d'essai qu'ils ne parviennent pas à expliquer. Ces résultats suggèrent qu'il existe une modulation attentionnelle des aires chargées du traitement des caractéristiques pertinentes de la tâche en fonction de la nature de l'essai précédent et de la nature de l'essai en cours. Quoiqu'il en soit, il apparaît difficile de dissocier la part d'augmentation d'activité de l'aire perceptive due à un ajustement comportemental entrepris entre deux essais, de celle due au traitement du stimulus en cours.

Nous avons cherché à clarifier cette question en essayant d'isoler les mécanismes prenant place

1. Soit CC les essais compatibles précédés d'un essai compatible, CI les essais incompatibles précédés d'un essai compatible, IC les essais compatibles précédés d'un essai incompatible et II les essais incompatibles précédés d'un essai incompatible.

dans l'intervalle inter-essais dans une étude IRMf. L'objectif de ce travail étant de comparer, dans l'intervalle inter-essais, l'activité des aires chargées du traitement des caractéristiques du stimulus, il fallait être capable (1) de décorrélérer les activités induites par les traitements du stimulus en cours de celles induites par les traitements du stimulus précédent, et (2) de dissocier anatomiquement les aires perceptives en charge du traitement de l'attribut pertinent et de l'attribut non-pertinent.

Nous avons donc construit une tâche répondant à ces critères. Pour cela, nous avons choisi d'utiliser la couleur (préférentiellement traitée dans l'aire visuelle V4, Livingstone et Hubel, 1988; Zeki *et al.*, 1991) comme attribut pertinent et le mouvement (préférentiellement traitée dans l'aire visuelle hMT/V5, Watson *et al.*, 1993; Tootell *et al.*, 1995) comme attribut non-pertinent. Chawla *et al.* (1999) ont en effet montré qu'une focalisation attentionnelle augmentait le niveau d'activité de base des régions V4 et hMT/V5 lorsque les sujets devaient prêter attention respectivement à la couleur ou au mouvement.

Classiquement dans les tâches de TR, les essais sont séparés par un intervalle inter-essais court. Si ce rythme est adapté à l'EEG, il ne permet pas en IRMf de dissocier l'activité due au traitement du stimulus de l'activité due à la mise en place de la refocalisation attentionnelle². En revanche, lorsque l'intervalle inter-essais est trop long, on peut craindre que l'influence de l'essai précédent diminue avec l'augmentation de l'intervalle inter-essais. Afin d'éviter les deux problèmes, nous avons choisi de présenter les stimuli par paires et d'estimer la réponse hémodynamique (BOLD - blood oxygenation level-dependant, Ogawa *et al.*, 1990) calée sur le premier stimulus de la paire. Dans notre design, l'intervalle entre les deux essais de chaque paire est court (entre 500 et 1500 ms), alors que l'intervalle entre les paires est long (entre 3000 et 15000 ms) de façon à ce que le premier essai de la paire suivante ne soit pas influencé par le second essai de la paire précédente.

6.2 Méthode

6.2.1 Les sujets

Quinze sujets hommes volontaires ont participé à cette expérience. Ils étaient âgés de 20 à 41 ans, l'âge moyen étant de 25.6 ans. Chacun a signé un formulaire de consentement de participation ainsi qu'une notice d'information destinée aux volontaires sains. Le protocole a reçu l'accord du C.C.P.P.R.B. Marseille 1 sous le numéro CM1 05/40.

2. C'est précisément le problème rencontré par Egner et Hirsch (2005a) en IRMf.

6.2.2 Les stimuli

Les stimuli visuels, conçus par nous même, étaient composés de losanges de couleur bleu ou verte, qui se déplaçaient uniformément de gauche à droite (ou de droite à gauche) sur un fond noir. L'impression donnée par le stimulus était de regarder des losanges de couleur se déplacer à travers une fenêtre fixe. Ces stimuli étaient projetés au centre de l'écran.

Les sujets devaient répondre par un appui sur un bouton poussoir placé dans leur main gauche ou dans leur main droite, en fonction de la couleur du stimulus ; la direction du mouvement n'était donc pas pertinente. Pour 7 des 15 sujets, la consigne était d'appuyer sur le bouton placé dans la main gauche lorsque le stimulus était vert, et sur le bouton droit lorsque le stimulus était bleu. Les autres sujets avaient la consigne inverse. On demandait également aux sujets de répondre le plus vite possible en évitant de commettre des erreurs. La couleur représentait donc l'attribut pertinent et le mouvement l'attribut non-pertinent. Ces deux attributs ont été choisis pour pouvoir dissocier anatomiquement les régions chargées de leur traitement.

Les essais compatibles sont ceux pour lesquels les losanges se dirigent du côté de la réponse correcte. Les essais incompatibles sont ceux pour lesquels les losanges se dirigent du côté de la réponse incorrecte.

6.2.3 Dessin expérimental

Puisque nous étions intéressés par les activités dans l'intervalle inter-essais, nous ne pouvions pas utiliser un dessin expérimental événementiel classique du fait des contraintes inhérentes à l'IRMf. En effet, décorréler les activités induites par le traitement de chaque essai nécessite l'utilisation d'intervalles inter-essais très longs et très variables (entre 3 et 15 secondes). Avec des intervalles inter-essais aussi longs, il n'était pas garanti de retrouver les effets séquentiels décrits plus haut. Nous avons donc choisi de présenter les stimuli par paires, avec des intervalles inter-essais courts et des intervalles inter-paires longs et variables. Nous pouvions ainsi décorréler les activités dues à la présentation des différentes paires.

La tâche se déroulait de la façon suivante (figure 6.1). Une croix de fixation était présentée au centre de l'écran pendant 750 ms indiquant au sujet l'apparition prochaine du stimulus. Après la présentation de cette croix, le premier stimulus de la paire (stimulus 1) était présenté pendant 750 ms. Le sujet devait répondre le plus vite possible en fonction de la couleur des losanges. La disparition du stimulus était immédiatement suivie de l'apparition d'une croix de fixation qui restait à l'écran entre 500 et 1500 ms (intervalle inter-essais suivant une distribution uniforme).

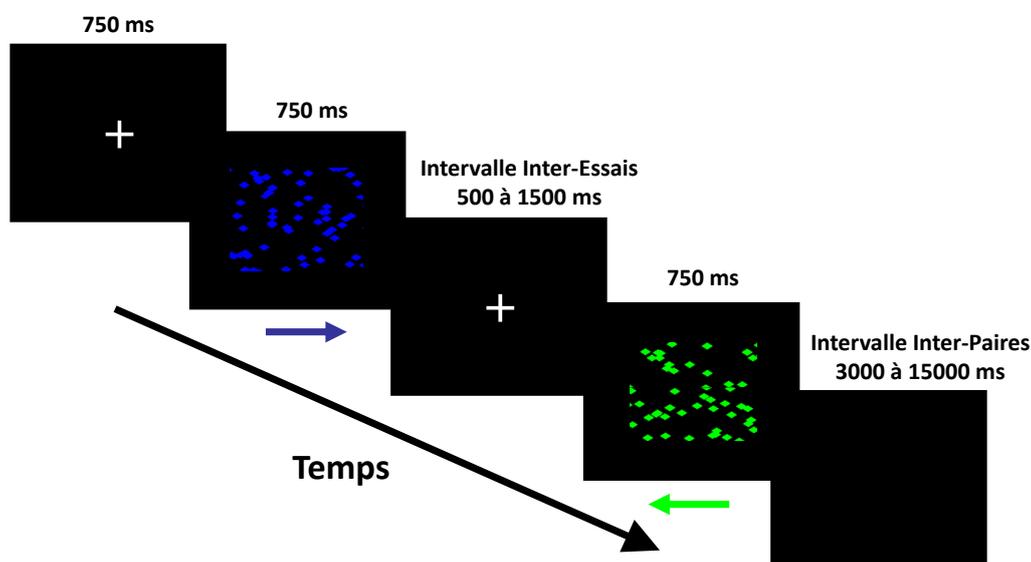


FIGURE 6.1 – Design expérimental

Ensuite le second stimulus est présenté pendant 750 ms. Le sujet devait à nouveau répondre le plus vite possible. Enfin l'écran restait noir pendant une durée comprise entre 3 et 15 s (intervalle inter-paires, suivant une distribution exponentielle décroissante de moyenne 6 secondes, de minimum 3 s et de maximum 15 s).

Les sujets effectuaient 4 sessions de 64 paires de stimuli présentés dans un ordre pseudo-aléatoire. Les stimuli étaient projetés sur un écran grâce à un vidéoprojecteur situé dans la chambre du scanner. Le temps d'exposition des stimuli est contrôlé par un système faisant intervenir une diode photosensible dont la résolution temporelle est supérieure à celle du vidéoprojecteur. Le sujet, à l'intérieur du scanner, percevait les stimuli par l'intermédiaire d'un miroir placé au dessus de ses yeux et orienté vers l'écran.

6.2.4 Acquisition des données

L'expérience a lieu au centre d'IRM fonctionnelle de Marseille. Les données ont été acquises sur un imageur corps-entier 3-Teslas MEDSPEC 30/80 ADVANCE (Brücker, Ettlingen, Allemagne), équipé d'une antenne tête circulaire polarisée. Dans un premier temps, une séquence de repérage très rapide permettant d'identifier la commissure antérieure et la commissure postérieure de façon à choisir le plan de coupe était réalisée. Pour l'imagerie fonctionnelle, nous avons utilisé une séquence échoplanar (EPI) pondérée en T2*, couvrant tout le cerveau avec 36 coupes axiales entrelacées de

3.5 mm d'épaisseur (temps de répétition = 2400 ms, temps d'écho = 35 ms, flip angle = 80°, field of view = 19.2 × 19.2 cm, matrice de voxels de 3 × 3 × 3 mm de 64 × 64). 180 volumes étaient acquis dans chaque session. A la fin de la session expérimentale, une image structurale haute résolution pondérée en T1 (séquence inversion-recovery, 1 × 0.75 × 1.22 mm) couvrant tout le cerveau et parallèle au plan Commissure Antérieure-Commissure postérieure défini à la première étape était acquise.

6.2.5 Traitement des données

Les données ont été traitées avec le logiciel SPM5 (<http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/>).

Prétraitements

En amont des analyses statistiques, nous devons effectuer une série de prétraitements listés ci-dessous.

Dans un premier temps, le décalage d'acquisition entre les coupes au sein d'un même volume a été corrigé. En effet, les différentes coupes d'un même volume ne sont pas acquises simultanément, mais successivement en mode entrelacé pendant une durée égale au temps de répétition (TR=2.4 s). L'étape de **recalage temporel** (“*slice timing*”) consiste à ramener, par interpolation temporelle, l'instant d'acquisition de toutes les coupes à un instant commun. Au moment des traitements statistiques, on considérera que toutes les coupes du volume ont été acquises simultanément.

L'étape suivante est l'étape de **réalignement** (“*realignment*”) qui corrige les mouvements de tête. Cette étape consiste à réaligner toutes les images acquises au cours de la session expérimentale sur la première image enregistrée en utilisant les informations sur les mouvements de tête effectués par le sujet au cours des différentes sessions.

La troisième étape est l'étape de **normalisation** (“*normalize*”) qui consiste à déformer les images par référence au modèle (“*template*”) EPI, fourni avec SPM5.

La quatrième étape est l'étape de **lissage spatial** (“*smooth*”) qui applique un filtre gaussien spatial de 8 mm FWHM (full width at half maximum).

Analyses statistiques

L'analyse statistique était basée sur le modèle linéaire général (Friston *et al.*, 1995) dont l'équation est la suivante : $\mathbf{Y} = \mathbf{X}\beta + \varepsilon$.

\mathbf{Y} est la matrice des données (valeur du signal BOLD mesurée pour chaque échantillon de temps et pour chaque voxel) ;

\mathbf{X} est la matrice de design expérimental (décours temporels des stimulations associées à chacune des composantes cognitives élémentaires (régresseurs), convolués par un modèle de réponse hémodynamique fixe et connue : la fonction de réponse hémodynamique (HRF)) ;

β est la matrice des paramètres de contribution de chaque composante cognitive au sein du signal de chaque voxel (paramètre à estimer) ;

ε est la matrice modélisant le bruit.

Ce type d'analyse statistiques permet de rechercher les zones dont le signal BOLD covarie de manière significative avec le décours temporel de la stimulation c'est à dire d'estimer les contributions β de chaque condition expérimentale au signal recueilli. Les comparaisons planifiées, ou contrastes, sont des tests statistiques sur des combinaisons linéaires des paramètres estimés du modèle (β).

Pour nos analyses, nous avons construit deux régresseurs. Le premier régresseur contenait les latences de présentation du premier stimulus des paires dont le premier stimulus était compatible (CC et CI). Le deuxième régresseur contenait les latences de présentation du premier stimulus des paires dont le premier stimulus était incompatible (IC et II). Autrement dit, nous avons distingué les paires dont le premier stimulus était compatible de celles dont le premier stimulus était incompatible. Ces régresseurs ont été convolués avec la fonction de réponse hémodynamique canonique proposée par SPM5. Les coefficients β ont été estimés pour chaque voxel. Une fois les paramètres du modèle estimés, nous avons calculé deux contrastes statistiques pour chaque sujet "compatible - incompatible" et "incompatible - compatible".

La seconde étape a consisté en une analyse en effets aléatoires ("*random effects*"). Cette analyse correspond à une analyse de groupe prenant en compte la variance inter-individuelle. Il s'agit d'effectuer un test t sur les images de contrastes de tous les sujets. Cette analyse renseigne sur les régions qui sont activées par les mêmes conditions à travers les sujets.

6.3 Résultats

6.3.1 Résultats Comportementaux

Les analyses ont été effectuées sur les paires pour lesquelles les réponses aux deux essais étaient correctes. Nous avons analysé les Temps de Réaction (TR) du 1^{er} essai et du 2^e essai de la paire

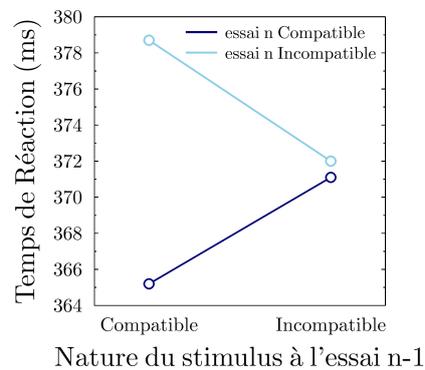


FIGURE 6.2 – **Effets séquentiels sur les TR du 2^e essai de la paire.** L’effet de compatibilité sur le TR est important lorsque l’essai précédent (essai n-1) est compatible, et largement réduit lorsque l’essai précédent est incompatible (14 *versus* 1 ms).

en fonction de la compatibilité du stimulus. Nous n’observons pas d’effet de compatibilité sur les TR du 1^{er} essai de la paire ($F_{1,14} = 0.02, p = 0.88$). Le TR moyen pour un essai compatible est de 379.3 ms, et pour un essai incompatible est de 379.5 ms. Ce résultat suggère que le traitement du 1^{er} stimulus de la paire est effectué de manière équivalente que le stimulus soit compatible ou incompatible.

L’effet de compatibilité sur le TR du 2^e essai de la paire est significatif ($F_{1,14} = 10.1, p < 0.01$). Les TR sont en moyenne plus courts dans les essais compatibles que dans les essais incompatibles (368 ms *versus* 375 ms). Cet effet de compatibilité au 2^e essai est modulé par la nature du stimulus présenté au 1^{er} essai ($F_{1,14} = 17.9, p < 0.001$). La taille moyenne de l’effet de compatibilité est largement réduite après un essai incompatible (1 ms *versus* 14 ms après un essai compatible, voir figure 6.2).

6.3.2 Résultats IRMf

Pour l’analyse des données IRMf, nous avons modélisé les paires d’essais uniquement sur la base de la nature du 1^{er} essai quelle que soit la nature du 2^e essai. Deux régresseurs ont été utilisés, l’un pour les paires commençant par un stimulus compatible et l’autre pour celles commençant par un stimulus incompatible (respectivement les régresseurs “Compatible” et “Incompatible”). L’objectif était de mesurer des différences d’activité dans les aires chargées du traitement du stimulus suite à la présentation du premier stimulus. Nous nous sommes donc intéressés aux contrastes “Incompatible - Compatible” et “Compatible - Incompatible”.

Tout d’abord, les activations dans les régions frontales observées dans le contraste “Incompatible

| Localisations Anatomiques | Coordonnées de Talairach (mm) | | | t | p |
|-------------------------------------|-------------------------------|-----|-----|------|----------|
| | x | y | z | | |
| Régions frontales | | | | | |
| Gyrus frontal médian (BA 32) | -3 | 6 | 42 | 3.34 | p = .005 |
| Gyrus frontal moyen droit (BA 9) | 30 | 42 | 36 | 5.8 | p = .001 |
| Gyrus frontal moyen gauche (BA 8/9) | -27 | 27 | 42 | 4.17 | p = .005 |
| | -33 | 33 | 36 | 3.43 | p = .005 |
| Régions temporo-occipitales | | | | | |
| Lobe postérieur gauche | -36 | -60 | -27 | 3.79 | p = .005 |

FIGURE 6.3 – Table des résultats des activations dans les régions frontales et temporo-occipitales observées dans le contraste “Incompatible - Compatible”.

- Compatible” font apparaitre le cortex cingulaire antérieur et des activités bilatérales préfrontales dorsolatérales (voir table des résultats figure 6.3 et les représentations des activations figure 6.4). Ces résultats sont cohérents avec ceux de la littérature rapportant des activités dans ces deux régions suite à un essai incompatible (Kerns *et al.*, 2004). La question scientifique portait sur d'éventuelles activités dans les régions temporo-occipitales dans les aires chargées de l'attribut pertinent (V4 pour le traitement de la couleur) et de l'attribut non-pertinent (hMT/V5 pour le traitement du mouvement). Les résultats du contraste “Incompatible - Compatible” ont révélé une activité significative dans le lobe postérieur gauche que nous attribuons à V4 (voir figure 6.6 de gauche). Les coordonnées Talairach sont proches de la région identifiée comme étant V4 par Coull *et al.* (2004). Nous répliquons les résultats d'Egner et Hirsch (2005a) montrant une modulation de l'aire chargée de l'attribut pertinent après un essai incompatible.

La question plus intéressante était de savoir si l'on observait une variation d'activité dans l'aire hMT/V5 dans le contraste “Compatible - Incompatible”. Les résultats ont révélé une augmentation d'activité dans le gyrus temporal inférieur/moyen droit qui correspond à hMT/V5 (voir table figure 6.5 et les figures 6.6). Ces résultats suggèrent qu'il y a davantage d'activité dans l'aire hMT/V5 après un essai compatible qu'après un essai incompatible ce qui indique une suppression de l'attribut non pertinent après un essai incompatible. Il convient de noter que nous observons également une aire dans le lobe postérieur gauche proche de V4. Aucune activité dans les régions frontales n'apparait dans ce contraste (voir les “glass brain” de la figure 6.6 à droite). En revanche, nous avons observé des activités dans les régions temporo-occipitales (voir les “glass brain” de la figure 6.6 de gauche) .

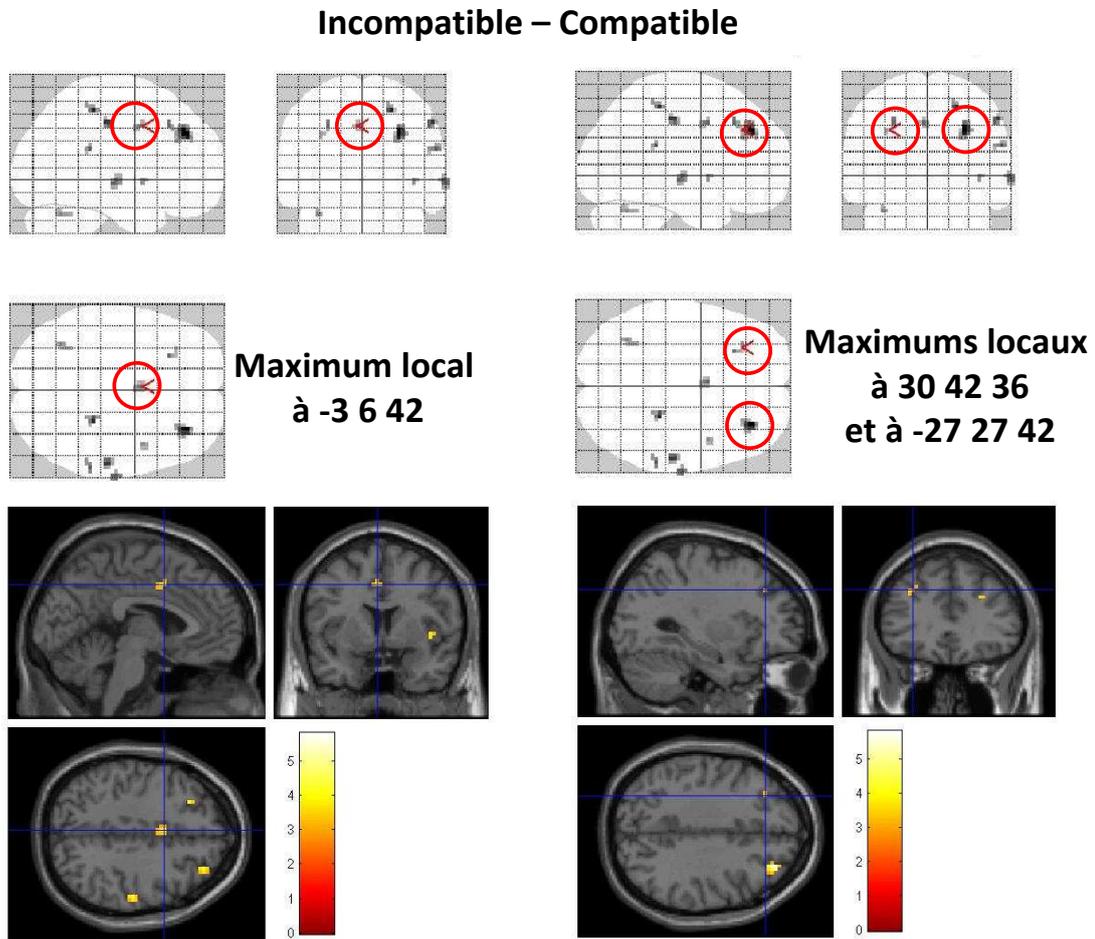


FIGURE 6.4 – Représentations anatomiques des régions frontales observées dans le contraste “Incompatible - Compatible”. Les deux graphiques du haut représentent les activités statistiquement significatives à $p = .005$, non corrigé, sous forme de glass brain (“le cerveau de verre de SPM”) que l’on utilise pour regarder globalement les aires activées en transparence selon trois points de vues. Les cercles rouges correspondent aux zones activées d’intérêt qui sont observées dans les deux illustrations du bas. Il s’agit des représentations des activations sur des coupes anatomiques dans les trois dimensions centrées sur l’activation dans le gyrus frontal médial (illustration de gauche) et sur le gyrus frontal moyen de l’hémisphère gauche et de l’hémisphère droit (illustration de droite).

| Localisations Anatomiques | Coordonnées de Talairach (mm) | | | t | p |
|------------------------------------|-------------------------------|-----|-----|------|------------|
| | x | y | z | | |
| Régions temporo-occipitales | | | | | |
| Gyrus temporal inférieur droit | 51 | -54 | -3 | 3.57 | $p = .001$ |
| Gyrus temporal moyen droit | 45 | -57 | -3 | 3.42 | $p = .001$ |
| Lobe occipital gauche | -39 | -75 | -15 | 4.17 | $p = .005$ |

FIGURE 6.5 – Table des résultats dans le contraste “Compatible - Incompatible”.

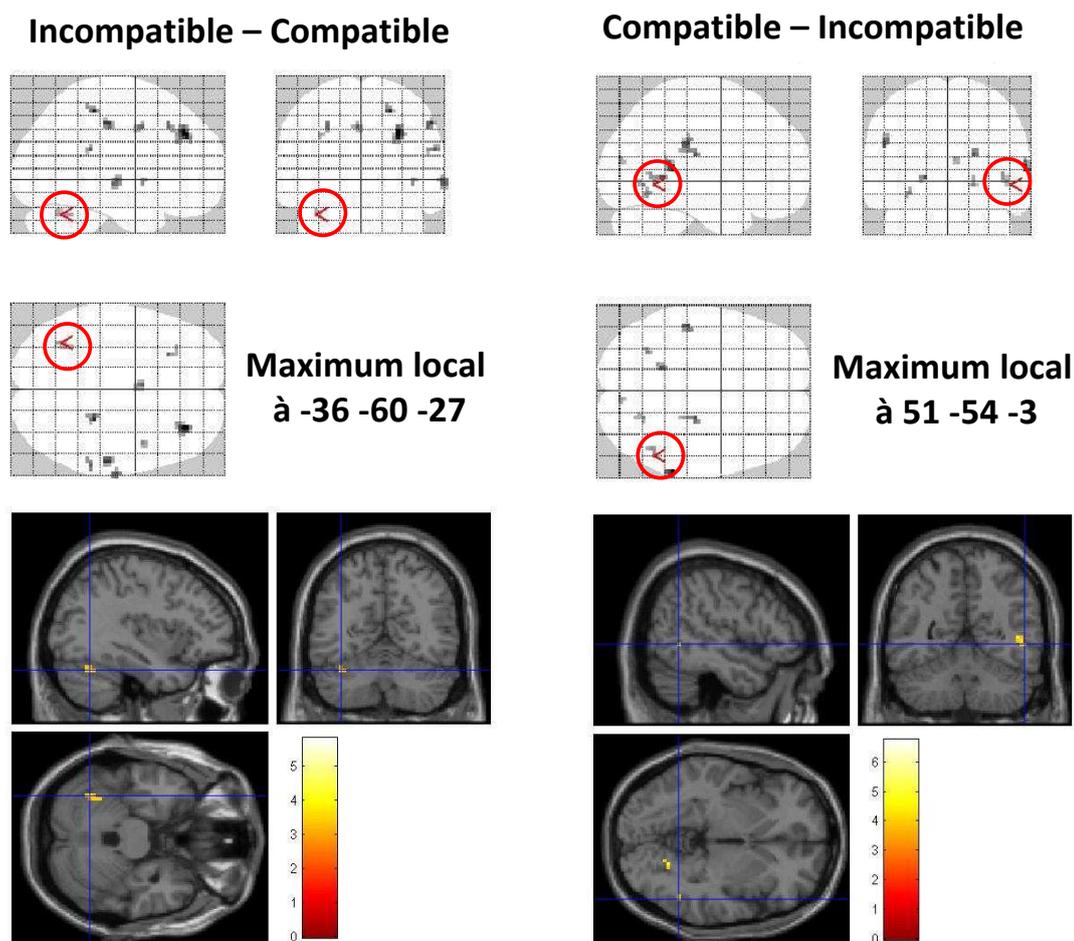


FIGURE 6.6 – Représentations anatomiques des régions temporo-occipitales observées dans les contrastes “Incompatible - Compatible” et “Compatible - Incompatible”. Les deux graphiques du haut représentent les activités statistiquement significatives à $p = .005$, non corrigé, sous forme de glass brain. Les cercles rouges correspondent aux zones activées d’intérêt qui sont observées dans les deux illustrations du bas. Il s’agit des représentations des activations sur des coupes anatomiques dans les trois dimensions centrées sur l’activation dans le lobe occipital gauche dans le contraste “Incompatible - Compatible” (illustration de gauche) et sur le gyrus temporal supérieur/moyen droit dans le contraste “Compatible - Incompatible” (illustration de droite).

6.4 Discussion

Les effets séquentiels observés par Gratton *et al.* (1992) dans la tâche d'Eriksen montrent qu'après un essai incompatible, la différence entre les TR compatibles et incompatibles est réduite. Cet effet, largement répliqué (Stürmer *et al.*, 2002; Burle *et al.*, 2005), a été interprété comme reflétant la refocalisation attentionnelle sur les caractéristiques pertinentes de la tâche suite à un essai incompatible (Gratton *et al.*, 1992; Botvinick *et al.*, 2001). Cependant, Mayr *et al.* (2003) ont remis en cause cette explication et ont proposé ces effets seraient dus à de simples effets d'alternance/répétition de stimuli. Il a été montré que la répétition d'un même stimulus diminue le TR (Cohen et Shoup, 1997; Hommel, 1998). La moitié des séquences d'essais CC et II bénéficient d'une répétition totale des caractéristiques du stimulus (par exemple dans la tâche d'Eriksen : HHH suivi de HHH et SSS suivi de SSS), pour l'autre moitié des séquences d'essais, les caractéristiques des stimuli sont totalement alternées (SSS suivi de HHH et HHH suivi de SSS). En revanche, les séquences d'essais CI et IC présentent une alternance et une répétition partielle du stimulus. En effet, soit les cibles sont identiques et les distracteurs différents, ou inversement les cibles sont différentes et les distracteurs identiques (par exemple pour les séquences IC, HSH suivi de SSS ou de HHH). Ainsi, la diminution des TR dans les essais CC et II par rapport aux séquences d'essais IC et CI, pourrait être imputable à la répétition du stimulus dans la moitié des séquences d'essais (ce dont ne bénéficient pas les séquences d'essais CI et IC). Pour Mayr *et al.* (2003), les différences de TR observées par Gratton *et al.* (1992) ne sont pas dues à la mise en place d'ajustements comportementaux mais plutôt dues aux effets d'alternance/répétition. Depuis, Ullsperger *et al.* (2005) ont montré que les effets séquentiels ne pouvaient pas seulement être dus à ces effets d'alternance/répétition. Bien qu'il existe de plus en plus d'arguments physiologiques capables d'expliquer les effets séquentiels observés sur les TR (implication du CCA et du DLPFC), le débat sur ce sujet ne semble pas tout à fait être tranché (voir Nieuwenhuis *et al.*, 2006).

Egner et Hirsch (2005a) ont testé directement l'hypothèse de la refocalisation attentionnelle comme mécanisme physiologique responsable des ajustements comportementaux. Ils ont cherché à observer des modulations des aires chargées du traitement des caractéristiques du stimulus dans une tâche manipulant la compatibilité Stimulus-Réponse. Les résultats ont montré une modulation de l'attribut pertinent mais pas de l'attribut non pertinent suite à un essai incompatible. Cependant, leur design expérimental n'était pas optimal. Dans les deux tâches, les stimuli étaient composés de deux objets différents : un visage et un nom (voir figure 2.9 page 57). Le sujet devait classer soit le visage, soit le nom dans une des deux catégories proposées (homme politiques ou acteur de

cinéma). Ils se sont intéressés aux variations d'une même aire visuelle (la FFA - spécialisée dans le traitement des visages) dans les deux tâches. Dans la tâche de catégorisation des visages, la FFA était impliquée dans le traitement de l'attribut pertinent du stimulus alors que dans la tâche de catégorisation du nom, la FFA était impliquée dans le traitement de l'attribut non-pertinent. Egner et Hirsch (2005a) ont donc comparé les variations d'une même aire visuelle dans deux tâches différentes qui ne sont certainement pas équivalentes. Intuitivement, il apparaît plus facile de faire abstraction de l'attribut pertinent dans une tâche où les deux dimensions n'appartiennent pas au même objet que dans des tâches où l'attribut non-pertinent est intrinsèquement lié à l'attribut pertinent (comme dans la tâche de Simon). Les résultats obtenus par Egner et Hirsch (2005a) ont montré une modulation de l'activité dans la FFA dans la tâche de catégorisation des visages mais pas dans la tâche de catégorisation des noms. Les auteurs ont interprété ces résultats comme indiquant qu'en réponse à un grand conflit, les mécanismes de contrôle cognitif augmentent de façon transitoire l'activité dans les aires corticales chargées du traitement des informations pertinentes plutôt que d'inhiber l'activité dans les aires corticales chargées du traitement des informations non-pertinentes.

Nous avons cherché à répliquer ces résultats en cherchant à isoler l'activité métabolique entre deux essais. La refocalisation attentionnelle sur les caractéristiques pertinentes de la tâche, expliquant les ajustements comportementaux dans le modèle du conflit (Botvinick *et al.*, 2001), est attendue après un essai incompatible. Pour valider cette hypothèse, nous devons réussir à identifier les variations du niveau d'activité dans des aires visuelles suite à la présentation d'un essai compatible et d'un essai incompatible dans une même tâche, et qui ne seraient pas dues au traitement du stimulus précédent. Nous avons conçu une tâche sur le modèle de la tâche de Simon (Craft et Simon, 1970). Les sujets devaient répondre en fonction de la couleur de stimuli (préférentiellement traitée dans V4). L'interférence était créée par le mouvement qui animait les stimuli (préférentiellement traité dans hMT/V5). De cette façon, les attributs pertinent et non-pertinent des stimuli étaient intrinsèquement liés ("*la couleur bouge*"). Par ailleurs, les stimuli étaient présentés par paires pour que l'on puisse être capable d'analyser les différences d'activités des aires visuelles dans l'intervalle inter-essais.

Les temps de réaction (TR) des essais corrects en réponse au premier essai de la paire ne sont pas sensibles à la nature du stimulus. En revanche, ceux en réponse au deuxième essai de la paire sont sensibles à la nature du stimulus en cours (effet de compatibilité), ainsi qu'à la nature du stimulus précédent (effets séquentiels). Les TR sont en moyenne plus courts lorsque l'essai est compatible. Cet effet de compatibilité est important lorsque l'essai précédent est compatible, et est largement

réduit lorsque l'essai précédent est incompatible. Ces résultats comportementaux suggèrent que le traitement du premier essai de la paire n'est pas influencé par les paires précédentes, ni par la nature de l'essai en cours. En revanche, les TR du deuxième essai de la paire montrent que le traitement de l'information dépend clairement de la nature du premier et du deuxième essai. Nous retrouvons les résultats comportementaux rapportés dans beaucoup d'études (Gratton *et al.*, 1992; Stürmer *et al.*, 2002; Burle *et al.*, 2005).

Les résultats IRMf montrent que dans l'intervalle inter-essais après un essai incompatible, une activation du réseau classiquement rapporté comme étant impliqué dans le contrôle cognitif. Il s'agit du CCA (Pardo *et al.*, 1990; Carter *et al.*, 1998, 2000; Pochon *et al.*, 2008) et du cortex préfrontal dorsolatéral (MacDonald *et al.*, 2000; Kerns *et al.*, 2004; Egner et Hirsch, 2005b; Kerns, 2006).

Au niveau des aires chargées du traitement du stimulus, nous avons observé une plus grande activité dans V4 (aire en charge du traitement de l'attribut pertinent) après un essai incompatible. Nous confirmons le résultat obtenu par (Egner et Hirsch, 2005a) montrant une modulation de l'aire chargée de l'attribut pertinent après un essai incompatible. Ce qui est nouveau dans notre étude est que nous avons également observé une modulation de l'aire hMT/V5 en charge de l'attribut non-pertinent après un stimulus incompatible. Ce résultat est très intéressant, il suggère une diminution du niveau de base de l'activité chargée du traitement de l'attribut non-pertinent suite à un essai incompatible. Ce résultat peut être interprété de la façon suivante : après un essai compatible dans lequel le mouvement aidait à la sélection de la réponse, on devient plus laxiste et cela se traduirait par une tendance à utiliser l'information sur le mouvement pour répondre le plus vite possible. Sans chercher à favoriser particulièrement le mouvement dans le choix de la réponse, on attacherait plus d'importance à celui-ci. En revanche, après un essai incompatible on chercherait à diminuer l'influence de l'information du mouvement en abaissant le niveau d'activité dans la région hMT/V5 dans l'intervalle inter-essais. Ce résultat n'a pas été observé par Egner et Hirsch (2005a), mais il est en accord avec l'hypothèse de refocalisation attentionnelle avancée par le modèle du conflit et le modèle ERN-RL (Botvinick *et al.*, 2001; Holroyd *et al.*, 2005). Cette hypothèse propose la mise en place d'un double mécanisme intervenant entre deux essais lorsque c'est nécessaire. Il se traduit par une augmentation du niveau de base des aires chargées du traitement des caractéristiques du stimulus et qui diminue le niveau de base des aires chargées du traitement des caractéristiques non-pertinentes du stimulus.

La refocalisation attentionnelle sur les caractéristiques pertinentes de la tâche semble bien avoir lieu, et prendrait la forme d'une augmentation de l'activité de l'aire responsable du traitement des

caractéristiques du stimulus. Cette augmentation d'activité de l'attribut pertinent s'accompagne bien d'une diminution de l'activité responsable de l'attribut non-pertinent. Nous ajoutons que cette inhibition pourrait dépendre de la "dangerosité" de l'attribut non-pertinent, et donc serait spécifique à la situation dans laquelle se trouve le sujet. Ce qui pourrait expliquer pourquoi Egner et Hirsch (2005a) ne l'observent pas. Toutefois, le recrutement de cette refocalisation attentionnelle reste encore flou, et plusieurs points restent encore à éclaircir. De manière générale, beaucoup d'études placent le cortex préfrontal au centre de cette refocalisation attentionnelle (MacDonald *et al.*, 2000; Kerns *et al.*, 2004; Egner et Hirsch, 2005b; Kerns, 2006). Cette vision pose la question du recrutement du contrôle cognitif. Il a été proposé que le CCA, sur la base de la mesure du conflit entre les réponses, soit la structure qui sollicite le cortex préfrontal (Botvinick *et al.*, 2001; Yeung *et al.*, 2004). Cette hypothèse est aujourd'hui remise en cause (Burle *et al.*, 2005, 2008a; Carbonnell et Falkenstein, 2006; Masaki *et al.*, 2007; Nakamura *et al.*, 2005). D'autres études proposent que le CCA puisse être plus directement lié à la prise de décision (Cohen *et al.*, 2005; Rushworth *et al.*, 2007; Pochon *et al.*, 2008). Enfin, il a récemment été proposé que le CCA ait un rôle dans les processus d'anticipation au contrôle et donc dans la mise en place des ajustements comportementaux d'anticipation (Aarts *et al.*, 2008). Le rôle des structures frontales n'est pas encore bien déterminé.

Troisième partie

Discussion Générale

Chapitre 7

Discussion Générale

7.1 Nature de la N_E

7.1.1 N_E et erreurs

La N_E a été initialement associée à la détection de l'erreur. Depuis, de nombreuses interprétations ont été proposées. Ce qui est commun à l'ensemble de ces propositions c'est que la N_E est investie d'un rôle important dans les processus de contrôle cognitif. Toutes les caractéristiques de cette onde laissent penser qu'elle reflète un mécanisme essentiel au sein des processus de contrôle de l'action. En effet, elle est temporellement très proche de la réponse et est modulée par la performance. Paradoxalement et malgré le très grand nombre d'études cherchant à préciser son rôle, celui-ci n'est toujours pas clairement identifié. Comme nous le verrons plus tard, la N_E n'est ni liée au ralentissement post-erreur, ni liée à la prise de conscience de l'erreur. Afin de préciser son rôle, nous essayerons d'abord d'en décrire les caractéristiques.

7.1.2 N_E et Conflit

Puisque les ébauches d'erreur déclenchent une N_E , elles peuvent être utilisées comme un marqueur du conflit : Burle *et al.* (2005) ont testé une hypothèse particulière du modèle du conflit. La détection d'un conflit à l'essai n déclenche un ajustement comportemental à l'essai $n+1$. Les auteurs ont montré qu'il n'existe pas de lien entre la présence du conflit et l'ajustement comportemental à l'essai suivant cette ébauche. Bien que les ébauches d'erreurs induisent une N_E , la modulation de l'effet de compatibilité ne varie pas en fonction de la présence ou non de l'ébauche d'erreur à l'essai précédent. Cette dernière n'est pas utilisée comme initiateur de l'ajustement comportemental.

De plus dans la première étude de ce manuscrit, nous sommes allés plus loin et nous avons quantifié le conflit sur la base des ébauches d'erreurs, puis nous avons comparé les résultats de la simulation du modèle du conflit avec les données expérimentales EEG. Les résultats de la cette étude montrent que le conflit ne peut pas rendre compte de la N_E . L'un des aspects intéressant de cette étude est que l'amplitude de la N_E de l'ébauche d'erreur est d'autant plus grande que la correction de cette ébauche arrive tardivement, ce qui suggère que cette N_E se développe jusqu'à ce que le "problème" soit réglé.

7.1.3 N_E : un mécanisme général ?

Comme nous l'avons fait ressortir dans le chapitre sur les modèles (chapitre 2), aucun des modèles neuromimétiques ne peut rendre compte de la N_E dans les essais corrects. Tous considèrent, plus ou moins implicitement, que la N_E des essais corrects représente un autre mécanisme physiologique que celui qui déclenche la N_E des erreurs. Or les travaux exposés dans le chapitre 4 apportent des arguments forts en faveur de l'idée que la négativité dans les essais corrects est la manifestation du même processus physiologique que la N_E des erreurs. Vidal *et al.* (2000, 2003a) avaient déjà montré que la N_E des corrects avait la même latence et la même topographie. En utilisant l'analyse en composantes indépendantes, nous avons pu montrer que la N_E dans les trois types d'essais (corrects, ébauches d'erreur et erreurs) pouvait être expliquée par une seule et même composante indépendante. Nous avons également montré que les trois activités provenaient de la même source située dans la zone cingulaire rostrale.

Ces résultats nous amènent à repenser la complexité de cette onde. Elle semble être une onde très générale, présente après toute réponse, mais dont l'amplitude serait modulée par des facteurs liés à la performance et ou à la pathologie. Il reste à trouver le ou les facteur(s) modulateur(s) de cette N_E . Bien que rien de clair n'émerge, plusieurs candidats peuvent être suggérés.

Une autre aire frontale pourrait jouer un rôle modulateur de cette N_E (Swick *et al.*, 2002). Gehring et Knight (2002) ont montré qu'une lésion du cortex préfrontal altérait la N_E des corrects. Son amplitude est augmentée, et atteint le niveau de celle des erreurs. Swick *et al.* (2002) ont montré des résultats similaires chez un patient avec une lésion de la partie rostrale du CCA, la N_E des corrects de ce patient était anormalement grande. Cette étude pose la question du générateur de la N_E . Puisque le CCA est une structure étendue, il est possible que la région lésée soit la partie rostrale du CCA ; la région caudale du CCA pourrait être le générateur de la N_E . Dans ce cas de figure, on pourrait supposer un effet modulateur d'une partie du CCA sur une autre qui serait le