

Université de Montréal

Potentiels de champ locaux lors d'une prise de décision à plusieurs facteurs

Par

Thomas Lusignan

Département de neurosciences, Faculté de Médecine

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de
Maîtrise ès sciences, neurosciences

Août 2021

© Thomas Lusignan, 2021

Ce mémoire intitulé

Potentiels de champ locaux lors d'une prise de décision à plusieurs facteurs

Présenté par
Thomas Lusignan

A été évalué(e) par un jury composé des personnes suivantes

Numa Dancause
Président-rapporteur

Paul Cisek
Directeur de recherche

Karim Jerbi
Membre du jury

Résumé

Choisir quel mouvement effectuer est une fonction primordiale du système nerveux central. Comment ces décisions sont prises est encore sujet à débats. Une hypothèse traditionnelle pose qu'elles sont prises de façon sérielle, à l'aide de processus perceptifs qui alimentent un exécutif central, qui communique ensuite au système moteur quel mouvement effectuer. L'hypothèse alternative préférée par notre équipe est que les mouvements potentiels commencent à être préparés en parallèle et entrent en compétition pour les effecteurs.

Dans le but de tester ces hypothèses, notre équipe a enseigné à un macaque une tâche de prise de décision motrice. Le sujet y est placé devant un écran où deux cibles apparaissent. Chacune a une valeur qui découle de deux caractéristiques : sa luminosité (BU pour *bottom-up*, information ascendante) et l'orientation d'une ligne qui la coupe comme une aiguille d'horloge (TD pour *top-down*, information descendante.) Le sujet choisit une des deux à l'aide d'un mouvement d'atteinte, et reçoit une récompense proportionnelle à sa valeur. Cette tâche permet de comparer plusieurs types d'essais : certains présentent une seule cible, une absence de choix, ou deux cibles identiques, un choix sans conséquence. D'autres ont une cible plus valable que l'autre, le choix est alors facile. On peut alors faire varier la caractéristique (BU ou TD) qui donne une plus grande valeur à la meilleure cible. Finalement, on peut montrer deux cibles de valeur égale, mais dont une tire sa valeur d'un bon score TD et l'autre, d'un bon score BU. Le sujet doit alors, en quelque sorte, choisir entre les caractéristiques.

Pendant que le sujet exécute la tâche, on enregistre ses potentiels de champ locaux (LFP) à l'aide de deux réseaux d'électrodes déplaçables individuellement, l'un placé dans le cortex pariétal postérieur (PPC) et l'autre, dans le cortex prémoteur dorsal (PMd). L'analyse de ces données à l'aide de spectrogrammes, et une discussion des réactions spécifiques dans les bandes de fréquences alpha, bêta et gamma, sont présentées ici.

Mots-clés : Prise de décision, primates, mouvements d'atteinte, potentiels de champ locaux, cortex prémoteur dorsal, cortex pariétal postérieur.

Abstract

Choosing which movement to make is a primary function of the central nervous system. How these decisions are made is still a matter of debate. A traditional hypothesis posits that such decisions are made in a serial fashion: perceptual processes feed into a central executive, which then communicates to the motor system which movement to make. The alternative hypothesis preferred by our team is that potential movements begin to be prepared in parallel, and compete for effectors until a consensus forms in brain areas related to controlling the movements.

In order to test these hypotheses, our team taught a macaque to perform a reach-based decision-making task. The subject is placed in front of a screen on which two targets appear. Each target has a value derived from two features: its brightness (BU, bottom-up information) and the orientation of a line that crosses it like a clock hand (TD, top-down information.) The subject freely chooses one of the two targets by reaching it, and then receives a reward proportional to its value. This task compares several types of trials: some show a single target, therefore no choice, or show two identical targets, which means the choice has no consequences. Other trials have one target that is more valuable than the other, which makes the choice easy. The feature which gives that better target a greater value can be either BU or TD. Finally, some trials show two targets of equal value, but one of them derives its value from a good TD score while the other derives its value from a good BU score. The subject must then choose between the features.

While the subject performs the task, local field potentials (LFP) are recorded using two individually movable electrode arrays. One array is placed in the posterior parietal cortex (PPC) and the other, in the dorsal premotor cortex (PMd). The data thus obtained is analyzed using spectrograms, and a discussion of specific responses in the alpha, beta, and gamma frequency bands is presented here.

Keywords: Decision-making, Primates, Reaching Movements, Local Field Potentials, Dorsal Premotor Cortex, Posterior Parietal Cortex.

Table des matières

Résumé.....	5
Abstract.....	7
Table des matières.....	9
Liste des tableaux	15
Liste des figures	17
Liste des sigles et abréviations	21
Remerciements	25
Chapitre 1 – Introduction.....	27
1. Introduction générale.....	27
2. Théories de la prise de décision.....	29
2.1. Modèles sériels	29
Les origines.....	29
Le béhaviorisme : à chaque stimulus, sa réponse	30
La psychologie cognitive	30
Les représentations mentales et les variables de décisions	31
Le modèle de choix économique basé sur les biens.....	32
2.2. Modèles parallèles	34
Les affordances.....	34
Le modèle du <i>flot continu</i>	35
Le modèle <i>FARS</i>	36
Notre modèle de prédilection : l’hypothèse de la compétition des affordances.....	37
3. Physiologie.....	41

3.1.	Voies dorsale et ventrale	41
3.2.	Cortex prémoteur dorsal (PMd)	42
	Connectivité	43
	Rôle	43
3.3.	Cortex pariétal postérieur (PPC)	44
	Le PPC pourrait représenter l'intention	45
	Le PPC pourrait aussi représenter l'attention	46
	Le PPC est relié aux décisions motrices	48
4.	Électrophysiologie	51
4.1.	Enregistrement unitaire	51
	Méthode de <i>patch-clamp</i>	51
	Enregistrement intracellulaire	52
	Enregistrement unitaire extracellulaire	53
4.2.	Enregistrement multi-unitaire.....	55
4.3.	Potentiels de champ locaux (LFP).....	55
	Les origines.....	55
	Le signal LFP.....	56
	L'analyse de LFP : les spectrogrammes	57
5.	Question de recherche.....	60
Chapitre 2 – Matériel et méthodes.....		63
1.	Tâche expérimentale : un libre choix à deux caractéristiques.....	63
1.1.	Objectif	63
1.2.	Déroulement d'un essai.....	64
1.3.	Les cibles	65
1.4.	Types d'essais	67
	1TL (one target, left) et 1TR (one target, right)	68

EasyBUL (easy, bottom-up, left) et EasyBUR (easy, bottom-up, right)	68
EasyTDL (easy, top-down, left) et EasyTDR (easy, top-down, right)	69
TwinL (twin, chose left) et TwinR (twin, chose right)	69
ConBUL (conflict, chose bottom-up, left) et ConBUR (conflict, chose bottom-up, right)	69
ConTDL (conflict, chose top-down left) et ConTDR (conflict, chose top-down right)....	70
1.5. Contrôles	70
1.6. Sujet	70
2. Enregistrement	71
2.1. Méthodes	71
2.2. Réseaux d'électrodes <i>Gray Matter</i>	71
2.3. Chaîne de signal	73
3. Analyses des données	75
3.1. Organisation des données	75
Sites d'enregistrement fusionnés	75
Régions d'intérêt fusionnées.....	77
3.2. Analyses de séries temporelles par <i>multitaper</i>	78
Les LFP : un signal fréquentiel	78
Le fenêtrage de données.....	79
La méthode <i>multitaper</i> et la boîte à outils <i>Chronux</i>	80
Analyses statistiques des spectrogrammes	81
3.3. Développement d'outils d'analyse spécifiques au laboratoire	82
Analyses conçues à la main	82
Analyses à l'aide de FieldTrip	83
Analyses à l'aide de Chronux.....	84
Chapitre 3 – Résultats.....	86

1.	Spectrogrammes	86
1.1.	Description des figures	86
	Description générale	86
	Spectrogrammes	88
1.2.	Résultats des spectrogrammes	90
	Phénomènes importants visibles	90
	Essais à une seule cible.....	91
	Essais à cibles jumelles	91
2.	Tracés par bande de fréquences	92
2.1.	Description des figures	92
2.2.	Résultats des tracés par bande de fréquence, cortex pariétal postérieur.....	94
	Essais à une seule cible et à cibles jumelles	94
	Essais faciles divisés par côté.....	95
	Essais à conflits divisés par côté	96
	Essais groupés en ignorant la direction.....	96
	Résumé des résultats du PPC	98
2.3.	Résultats des tracés par bande de fréquence, cortex prémoteur dorsal rostral	
	99	
	Essais à une seule cible et à cibles jumelles	99
	Essais faciles divisés par côté.....	100
	Essais à conflits divisés par côté	102
	Essais groupés en ignorant la direction.....	102
	Résumé des résultats du PMd rostral	103
2.4.	Résultats des tracés par bande de fréquence, cortex prémoteur dorsal caudal	
	103	
	Essais à une seule cible et à cibles jumelles	104

Essais faciles divisés par côté.....	105
Essais à conflits divisés par côté	105
Essais groupés en ignorant la direction.....	105
Résumé des résultats du PMd caudal.....	107
Chapitre 4 – Discussion.....	109
1. Bandes de fréquences utilisées.....	110
2. La suppression bêta.....	113
3. Le rebond bêta	114
4. La bouffée alpha	116
5. L'activité gamma	118
6. Limites.....	119
7. Travaux futurs.....	122
8. Conclusion	123
Références bibliographiques.....	127
Annexes.....	137
8.1. Annexe 1 : Résultats du cortex pariétal postérieur.....	137
8.2. Annexe 2 : Résultats du cortex prémoteur dorsal rostral.....	141
8.3. Annexe 3 : Résultats du cortex prémoteur dorsal caudal	145

Liste des tableaux

Tableau 1. – Appareils utilisés dans la chaîne de signal de l’enregistrement.....	74
Tableau 2. – Définition des régions d’intérêt pour la fusion des sites d’enregistrement. ..	78

Liste des figures

- Figure 1. – Le modèle de prise de décision économique basé sur les biens de Padoa-Schioppa, un modèle sériel. Dans ce modèle, les variables internes et externes nécessaires à un choix sont représentées dans diverses aires et sont intégrées sous forme de biens qui sont comparés dans le cortex orbitofrontal (OFC) et préfrontal dorsomédian (vmPFC). Cette comparaison permet ensuite de choisir un plan d'action approprié, puis de préparer un mouvement. De : Padoa-Schioppa (2011). 33
- Figure 2. – Croquis du modèle de compétition des affordances. L'information visuelle de l'environnement passe par la voie dorsale, où des processus attentionnels choisissent les mouvements potentiels les plus appropriés. Ceux-ci sont préparés en parallèle par des boucles fronto-pariétales dans lesquelles ils sont en compétition, qui est biaisée par de nombreux facteurs jusqu'à ce que la décision active une des affordances. De : Cisek, 2007.
- 39
- Figure 3. – Déroulement d'un essai. Un point de fixation visuel demeure au centre de l'écran à tout moment. Au début des essais, un indice entoure le point de fixation pour indiquer au singe d'y amener son pointeur (croix jaune). Après un délai, une à deux cibles apparaissent. Le signal GO (disparition de l'indice central) survient après un autre délai, et l'une ou l'autre des cibles peut alors être choisie en l'atteignant avec le pointeur. Le sujet reçoit ensuite une récompense proportionnelle à la valeur de la cible choisie. 64
- Figure 4. – Les cibles potentielles créées par la combinaison des deux caractéristiques. La valeur de la cible augmente avec la luminosité (caractéristique BU) et selon un code spécifique relié à l'orientation d'une ligne sur la cible (caractéristique TD.) Chaque banane représente une récompense sous forme d'une goutte de jus. 66
- Figure 5. – Les types d'essais. Chacun peut être subdivisé selon que la cible choisie ait été celle de gauche ou de droite, auquel cas on ajoute un suffixe approprié au nom du type d'essai (*L* pour gauche et *R* pour droite). 68
- Figure 6. – Un modèle 3D d'un réseau Gray Matter Research SC32 (Gray Matter Research).

Figure 7. – Emplacements des électrodes dans les deux régions du cerveau enregistrées. À gauche, les canaux dans le cortex prémoteur dorsal (PMd). À droite, les canaux dans le cortex pariétal postérieur, qui sont situés de part et d'autre du sillon intrapariétal. Chaque chambre d'enregistrement contient 32 électrodes dont la profondeur peut être contrôlée indépendamment.	76
Figure 8. – Spectrogrammes des essais à une cible et à deux cibles identiques dans le cortex pariétal postérieur (PPC). Les quatre spectres du haut à gauche représentent les données des essais à une cible présentée à gauche, ceux du haut à droite, les essais à une cible présentée à droite, ceux du bas à gauche, les essais à deux cibles identiques où le sujet a choisi celle de gauche et ceux du bas à droite, les essais à cibles identiques où celle de droite est choisie. Les spectres de la croix centrale représentent la différence entre les types d'essais de chaque côté de la branche, avec les parties significatives entourées en noir. 1/f : spectres multiplies par chaque fréquence. BL, spectres normalisés par la ligne de base des 200ms précédant t=0.	87
Figure 9. – Réponses des bandes de fréquences alpha, bêta et gamma à l'apparition des cibles, tel qu'enregistré dans le PPC pendant huit différents types d'essais. Le signal est normalisé en le divisant par la <i>baseline</i> des 20ms précédant l'apparition des cibles. u.a., unités arbitraires.	93
Figure 10. – Réponses des bandes de fréquences alpha, bêta et gamma à l'apparition des cibles, tel qu'enregistré dans le PPC pendant huit types d'essais supplémentaires. Le signal est normalisé en le divisant par la <i>baseline</i> des 20ms précédant l'apparition des cibles. u.a., unités arbitraires.	97
Figure 11. – Réponses des bandes de fréquences alpha, bêta et gamma à l'apparition des cibles, tel qu'enregistré dans le PMd rostral pendant huit différents types d'essais. u.a., unités arbitraires.	100
Figure 12. – Réponses des bandes de fréquences alpha, bêta et gamma à l'apparition des cibles, tel qu'enregistré dans le PMd rostral pendant huit différents types d'essais. u.a., unités arbitraires.	101
Figure 13. – Réponses des bandes de fréquences alpha, bêta et gamma à l'apparition des cibles, tel qu'enregistré dans le PMd caudal pendant huit différents types d'essais. u.a., unités arbitraires.	105

Figure 14. – Réponses des bandes de fréquences alpha, bêta et gamma à l'apparition des cibles, tel qu'enregistré dans le PMd caudal pendant huit types d'essais supplémentaires. u.a., unités arbitraires.....106

Figure 15. – Comparaison de la trace de la bande bêta à une autre provenant de la littérature. Bien que les fréquences soient différentes, la bande bêta telle que définie ici suit le patron auquel on s'attend : perte de puissance après la présentation des cibles (gauche, t=0; droite, E1) suivie d'un rebond et d'une suppression subséquente avant le signal GO (gauche, non affiché; droite, E2). Panneau de droite adapté de Kilavik et al. 2013.....111

Liste des sigles et abréviations

LFP : Potentiels de champ locaux (*Local Field Potentials*)

PMd : Cortex prémoteur dorsal

PPC : Cortex pariétal postérieur

FFT : Transformée de Fourier rapide (*Fast Fourier Transform*)

FEF : Champs oculaires frontaux (*Frontal Eye Fields*)

AIP : Aire intrapariétale antérieure (*Anterior Intraparietal area*), une partie du PPC spécifique au contrôle des poignes

LIP : Aire intrapariétale latérale (*Lateral Intraparietal area*), une partie du PPC spécialisée dans les saccades

MIP : Aire intrapariétale médiale (*Medial Intraparietal area*), une partie du PPC spécialisée dans le contrôle des mouvements d'atteinte

À maman, sans qui je ne serais pas arrivé ici.

Remerciements

J'aimerais d'abord remercier le conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et le fonds de recherche du Québec en santé (FRQS) pour leur support financier de mon projet de recherche.

Merci aussi à Paul Cisek pour son mentorat, et à toute l'équipe du laboratoire Cisek pour leur support. En particulier, merci à Ayuno Nakahashi pour son travail acharné, et à Marie-Claude Labonté sans qui les données n'auraient pas pu être obtenues. Merci aussi à tout le personnel de soutien du pavillon Paul-G.-Desmarais, dont le travail ne passe pas inaperçu.

À mes parents et ma sœur, qui sont toujours là pour moi et qui ont cru en moi pendant tout ce temps, merci infiniment. Votre amour a fait passer les trois dernières années beaucoup plus rapidement. Je vous aime tellement.

Au Neuro Crew, merci d'exister. Je n'aurais jamais cru forger des amitiés aussi fortes à la maîtrise, et vous avez rendu le processus non seulement tolérable, mais agréable. Chien de prairie Assumée, Flirtatious Wolf, Éléphant Émotionnel, Red-shanked Douc Confrontateur et... Sandrine, merci pour tout. Si vous lisez ceci, j'exige un *eat, demain*. Il faut encore qu'un trouve son totem à Sandrine, niaisez pas, bigs. Je vous aime fort.

Finalement, Alexie, merci de partager ma vie. Tu es toujours à mes côtés, tu me supportes dans tout ce que je fais, et tu es celle qui me sort la tête de l'eau quand je me mets à désespérer. Tu (et mes autres chatons) es la personne avec qui je veux passer tout mon temps, avec qui je veux explorer le monde et dormir pendant des jours, avec qui je veux vieillir. Tu me complètes, et je te remercie d'être la merveilleuse personne que tu es, et d'être avec moi, jour après jour. Je t'aime.

Chapitre 1 – Introduction

1. Introduction générale

Comment choisir? Cette question, que tous se sont posés à un moment ou un autre lorsque placés devant un dilemme, prend un tout autre sens lorsqu'elle est considérée à la manière d'un scientifique. Comment - de quelle façon, par quel mécanisme - un organisme, un système nerveux, arrive-t-il à parvenir à un choix dans un monde aussi complexe? C'est une question fondamentale des neurosciences, surpassée dans son intérêt universel uniquement par les « qu'est-ce que la conscience? » de ce monde. Cependant, malgré son intérêt indéniable, « comment choisit-on? » est une question plutôt vague : un être humain est placé devant un nombre incalculable de choix au cours d'une vie. Les choix entre deux sujets d'études, entre deux partenaires de vie potentiels, ou même entre deux emplois, sont des exemples évidents. De tels choix conscients entre deux options distinctes ayant chacune ses pour et ses contres, que l'on peut appeler « choix économiques », ne représentent pourtant qu'une fraction des décisions prises dans une journée.

Les choix menant à des mouvements - aussi appelés *mouvement incarnés* - qui au premier abord peuvent sembler plus anodins, sont bien plus nombreux. Tourner à gauche ou à droite, piquer une pomme de terre ou un brocoli de la fourchette, cueillir une baie plutôt qu'une autre dans un buisson - les décisions motrices sont presque infinies. Elles sont aussi bien plus fondamentales, en termes évolutifs : à l'inverse des décisions économiques, les décisions motrices sont apparues dès les premiers êtres vivants (Cisek, 2019).

Les choix qui nous intéressent ici sont de tels choix incarnés. Comment un singe, placé devant deux raisins, choisit lequel prendre? Malgré leur importance primordiale, le processus neurobiologique par lequel pareilles décisions sont prises est encore contesté. Plusieurs modèles, qui sont décrits dans la prochaine section de cette introduction, tentent

de répondre à cette question. Certains voient le processus comme une série d'étapes effectuées une après l'autre, souvent résumées comme la perception, la cognition et l'action. D'autres croient que les décisions sont prises en préparant les actions possibles en parallèle, puis en activant le choix le plus approprié. En d'autres termes, certaines théories posent que les décisions sont prises par un exécutif central situé quelque part dans le cerveau, et les autres croient plutôt qu'elles proviennent d'un consensus distribué qui apparaît dans toutes les aires impliquées dans chaque décision. Nous croyons que, dans le cas des décisions incarnées, le deuxième groupe est plus proche de la réalité, et c'est pour tester cette hypothèse que les manipulations décrites ici ont été effectuées.

Voici comment nous tenterons d'y parvenir. Nous nous intéressons à deux aires du cortex du singe impliquées dans le contrôle des mouvements d'atteinte et, peut-être, dans le choix des mouvements à effectuer : le cortex pariétal postérieur et le cortex prémoteur dorsal. Ces régions sont examinées dans la troisième section de l'introduction. Dans la quatrième section, j'explique les techniques utilisées pour enregistrer l'activité électrique de ces structures corticales pendant qu'un singe effectue une tâche de prise de décision spécifiquement conçue pour déterminer si cette activité est à l'origine du choix, ou si elle ne fait que refléter un verdict qui provient d'ailleurs. Ces informations en main, on termine avec une définition détaillée de la question de recherche abordée dans les chapitres suivants. Ensuite, le deuxième chapitre décrit les méthodes utilisées pour répondre à cette question : la tâche expérimentale, les analyses effectuées et le matériel utilisé y sont détaillés. Subséquemment, le troisième chapitre décrit les résultats obtenus par ces analyses, qui sont finalement discutés dans le quatrième et dernier chapitre.

Comment, donc, choisit-on? Les pages qui suivent tentent d'éclaircir une petite partie du mystère qui entoure cette question fascinante. Allons-y.

2. Théories de la prise de décision

2.1. Modèles sériels

Si on arrête des passants pour leur demander comment le cerveau prend des décisions, on recevra probablement plusieurs regards de travers – non les moindres par notre comité d'éthique. Cependant, les quelques réponses reçues risquent de suivre de près ou de loin une vision sérielle de la prise de décisions. En effet, c'est le modèle qui est le plus connu du grand public, et qui s'accorde le mieux aux concepts de base de la psychologie et de la philosophie populaires.

La vision sérielle de la prise de décisions implique le processus est découpé en stades. D'abord, l'information est perçue par un système adéquat, qu'il soit visuel, auditif ou autre, et peut-être exprimée sous forme de représentation mentale. Puis, l'information perçue est manipulée par un système cognitif qui l'interprète et choisit la réaction appropriée. Finalement, cette réaction est préparée et exécutée par un système de contrôle moteur. Chaque étape est effectuée en série, une après l'autre, puisque chacune prend comme entrée le résultat de la précédente.

Les origines

Ce modèle découle du principe du dualisme cartésien. Selon Descartes, le corps et la conscience étaient deux entités complètement distinctes, qui interfaçaient en un point précis du corps. Il croyait en effet qu'il y avait « une petite glande dans le cerveau en laquelle l'âme exerce ses fonctions plus particulièrement que dans les autres parties » (Descartes, 1649). Toute l'information sensorielle recueillie par le corps devait donc, par l'entremise de la glande pinéale, être transmise à l'âme afin que celle-ci puisse prendre des décisions. Ces dernières doivent être transmises au corps par la voie inverse.

Le principe de la prise de décision en série était encore central au XX^e siècle. Sherrington continuait de le suivre dans son classique *The Integrative Action of the Nervous System*

(1906), dans lequel il discute de réflexes et de leur importance comportementale. Ces derniers sont sériels par définition : l'information est perçue, puis est traitée réflexivement, puis est transmise au système moteur. Les réflexes ont aussi été étudiés de manière encore plus célèbre par Pavlov, qui décrit comment des chiens apprennent à saliver lorsqu'ils entendent une cloche qui annonce leur repas, et ce même lorsque celui-ci ne leur est pas servi (Pavlov, 1897/1902; Pavlov, 1927/2010).

Le béhaviorisme : à chaque stimulus, sa réponse

Du côté de la psychologie, la caractérisation des réflexes a été couplée à la *Loi de l'effet* mise au point par Edward Thorndike (1898), ce qui mena à la création du béhaviorisme. Selon la *Loi de l'effet*, un animal apprend en interagissant physiquement avec son environnement : les actions menant à des résultats positifs deviendront plus fréquentes, et celles qui mènent à des conséquences négatives deviendront plus rares (Thorndike, 1898). Le béhaviorisme étend cette vision aux humains : pour faire de la psychologie une science empirique, elle doit se concentrer sur ce qui est observable : les réactions comportementales à des stimuli (Watson, 1924). La cognition est décrite comme une série de réflexes, appris par conditionnement opérant, bâtis les uns à partir des autres (Skinner, 1938). Il s'agit donc d'une vision sérielle de la prise de décisions.

Ses méthodes empiriques lui conférant un important *gravitas*, le béhaviorisme demeura la théorie dominante jusqu'à la très influente critique du livre *Verbal Behavior* de B. F. Skinner (1957) par Noam Chomsky (1959). Que les arguments contenus dans la légendaire critique soient aussi irréfutables que leur réputation l'indique a été contesté (Palmer, 2006), mais l'influence du texte est incontestable. La critique de Chomsky est considérée comme un point charnière du début de la « révolution cognitive » (Miller, 2003; Palmer, 2006), le moment où la science cognitive prit le dessus sur le béhaviorisme comme mouvement de pensée dominant.

La psychologie cognitive

À la fin des années 1950, de nombreuses avancées dans les domaines de la psychologie, de la linguistique, des neurosciences et de la science informatique survenaient approximativement en même temps. Lorsque plusieurs chercheurs de ces domaines se mirent à interagir et échanger des idées, la psychologie cognitive est née, prenant le relais

au béhaviorisme comme cadre de travail principal (Miller, 2003). À l'inverse de ces derniers, qui voyaient les processus mentaux comme une boîte noire qui réagit à des stimuli, les cognitivistes avaient comme objectif central la caractérisation de la cognition, qu'ils définissent comme « tous les processus par lesquels les entrées sensorielles sont transformées, réduites, élaborées, stockées, récupérées et utilisées » (traduction libre) (Neisser, 2014). La psychologie cognitive voit donc une séparation claire entre la perception, la cognition et l'action, et s'intéresse essentiellement à la seconde.

Le cognitivisme a continué jusqu'à aujourd'hui d'être le cadre de travail principal du camp sériel, dans lequel plusieurs modèles de la cognition ont été proposés. Par exemple, le computationnalisme pose que l'esprit est un système de traitement de l'information, de la même façon qu'un ordinateur. Les pensées seraient le résultat de calculs effectués par les circuits neuronaux, qui implémentent le système (Putnam, 1967; Fodor, 1975). Le computationnalisme implique le traitement de l'information, et cette information prend souvent la forme de *représentations mentales*, qu'elles prennent la forme d'images mentales ou de symboles langagiers (Fodor, 1975).

Les représentations mentales et les variables de décisions

Les théories représentationalistes posent que l'esprit humain fonctionne, à des degrés divers selon les auteurs et les visions, en créant et en manipulant des représentations mentales qui décrivent les objets et le monde. Les représentations mentales sont un fondement de la science cognitive, dont plusieurs branches se concentrent à décrire où elles sont observables ou comment elles sont manipulées (Thagard, 2005).

Pour les besoins de ce mémoire, le type de représentation le plus important est celui de la *valeur économique*, un sujet qui représente le centre d'intérêt de la neuroéconomie. Ce domaine à l'intersection de la neuroscience, de la psychologie et de l'économie tente de comprendre comment sont prises les décisions économiques, d'un point de vue neurologique. La première publication neuroéconomique, qui date de 1999, se concentre sur la décharge de neurones de l'aire intrapariétale latérale (LIP), une partie du cortex pariétal postérieur (PPC). Michael Platt et Paul Glimcher mettent un macaque devant une tâche de saccades oculaires, au cours de laquelle des blocs d'essais font varier des *variables de décision* traditionnelles du milieu économique : le gain attendu (*expected gain*),

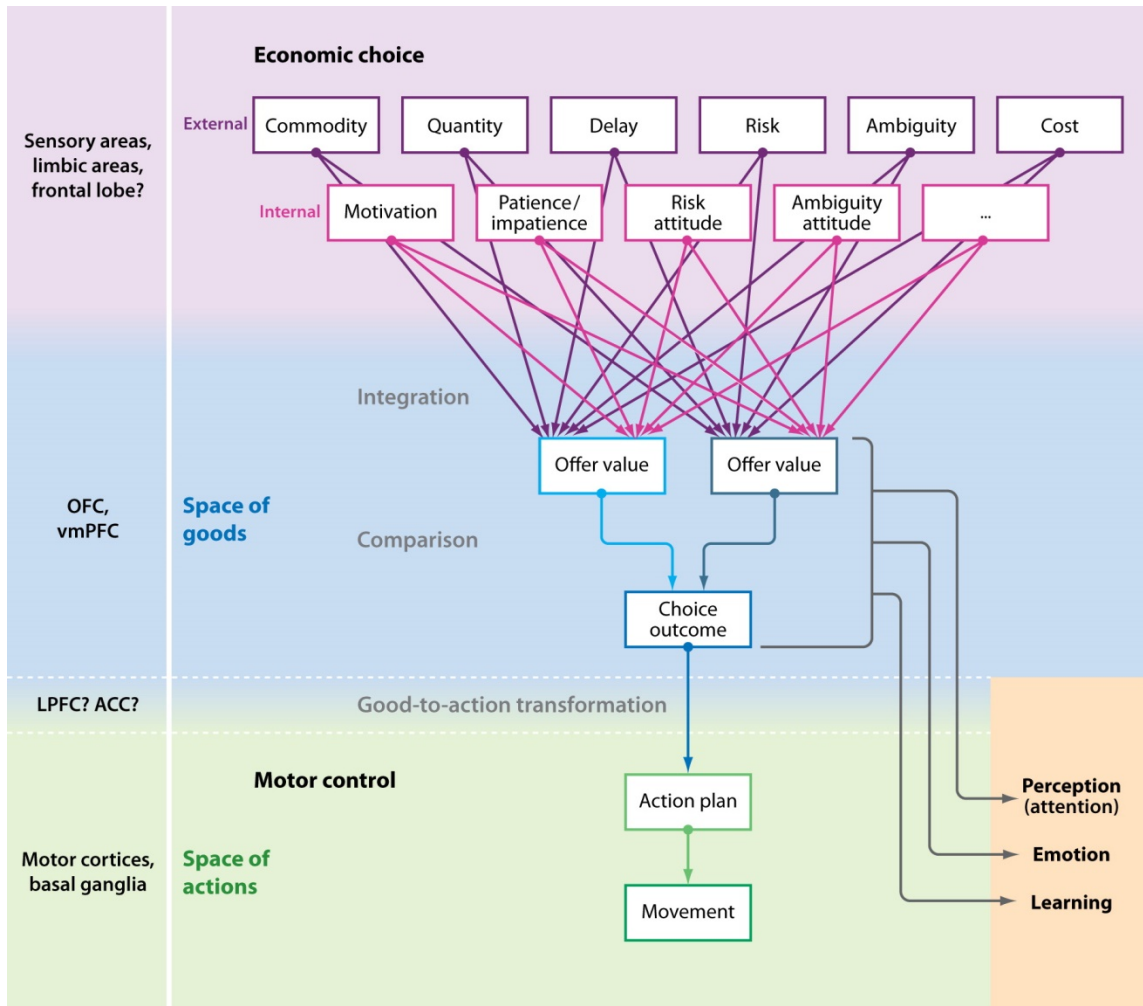
soit la quantité de jus qui sert de récompense pour un essai réussi; et la probabilité de résultat (*outcome probability*), soit la probabilité que cette récompense leur soit distribuée. Leurs données montrent que la décharge des neurones de LIP est corrélée à ces deux variables de décisions. On peut interpréter ces résultats comme une représentation physiologique de la valeur économique des décisions possibles.

Depuis 1999, des variables de décision ont été mesurées dans des aires cérébrales additionnelles, tout particulièrement dans le cortex orbitofrontal (OFC) (Onken et al., 2019). Cette structure a une importance particulière pour la neuroéconomie, qui la voit comme un centre d'évaluation des valeurs (Padoa-Schioppa and Assad, 2006).

Le modèle de choix économique basé sur les biens

Camillo Padoa-Schioppa définit un modèle intéressant de la prise de décision économique : le modèle basé sur les biens (*Good-based model*) (Padoa-Schioppa, 2011). Ce modèle suppose que les décisions économiques sont une fonction du système nerveux central distincte des autres comme le contrôle moteur ou les décisions perceptuelles. Il pose que les choix sont effectués dans un « espace de biens, » dans lequel des représentations abstraites de chaque option pertinente sur le plan comportemental sont représentées, et évaluées avec une devise commune.

Chaque bien a deux facettes : un produit de base (*commodity*), qui constitue l'option évaluée (par exemple une maison spécifique, ou une quantité d'un type de fruit) et une multitude de déterminants, qui modifient la valeur du produit de base. Ces déterminants peuvent être externes, comme le coût de l'option, le délai ou le risque associé à son obtention, etc. Ils peuvent aussi être internes au décideur (émotions, patience, faim, tolérance au risque...) Les déterminants peuvent changer à tout moment pour affecter la valeur estimée du bien. Un point important à retenir de ce modèle est qu'il considère que chaque bien est évalué indépendamment, et non par rapport aux autres biens qui pourraient être choisis. L'option choisie est celle avec la valeur absolue la plus haute, plutôt que celle qui gagne une série de comparaisons (Padoa-Schioppa, 2011).




 Padoa-Schioppa C. 2011.
Annu. Rev. Neurosci. 34:333–59

Figure 1. – Le modèle de prise de décision économique basé sur les biens de Padoa-Schioppa, un modèle sériel. Dans ce modèle, les variables internes et externes nécessaires à un choix sont représentées dans diverses aires et sont intégrées sous forme de biens qui sont comparés dans le cortex orbitofrontal (OFC) et préfrontal dorsomédian (vmPFC). Cette comparaison permet ensuite de choisir un plan d'action approprié, puis de préparer un mouvement. De : Padoa-Schioppa (2011).

2.2. Modèles parallèles

La différence principale entre les modèles sériels de la prise de décision et les modèles parallèles qui seront décrits dans cette section est l'hypothèse sur laquelle chaque type se base.

La vision sérielle est basée sur l'hypothèse que le cerveau sert à prendre des décisions. La prise de décisions est donc centrale aux modèles, que l'on peut simplifier en trois étapes principales. D'abord, les systèmes perceptuels doivent avoir construit une représentation des objets de l'environnement pour que celle-ci puisse être passée au système cognitif. Ensuite, le système cognitif doit avoir pris une décision – à l'aide des représentations – avant que celle-ci soit passée au système moteur. Une fois que la réaction est choisie, le système moteur peut préparer le mouvement et, finalement, le déclencher.

À l'inverse, la vision parallèle se fonde sur l'hypothèse que le cerveau sert à interagir avec l'environnement, ce qui place la planification motrice au centre des modèles. Ceux-ci posent qu'à tout moment, plusieurs actions possibles sont planifiées *en parallèle* grâce à l'information perçue – et manipulée, et interprétée – jusqu'à ce moment. Les plans peuvent changer au fur et à mesure que plus d'information est acquise ou rappelée depuis la mémoire, et un seul finit par être activé. Les modèles parallèles ne voient donc pas de séparation ferme entre les étapes, à l'inverse de leurs homologues sériels.

Les affordances

Définies par J. J. Gibson en 1966, les affordances sont un concept clé des modèles parallèles. Il s'agit des « propriétés d'un environnement de façon relative à un animal » (Gibson, 1966), soit les options d'interaction qui sont offertes à un animal par son environnement. Elles diffèrent largement selon les espèces et les environnements, un même objet ne représentant pas une affordance dans toutes les situations. Par exemple, un écureuil verra un arbre comme une affordance puisqu'il peut y grimper, alors qu'un cerf le verra comme un obstacle entre deux voies potentielles (qui constituent pour lui des affordances) (Gibson, 1979).

Les affordances représentent toutes les interactions possibles d'un individu avec son environnement immédiat. Un mur n'est pas une affordance; une porte, oui. Elle peut même en constituer plusieurs, selon son état. Si elle est entrouverte, on peut la fermer ou l'ouvrir et ce, soit en prenant la poignée de porte ou en la poussant. Si elle est fermée, on peut seulement l'ouvrir. Si on n'y parvient pas, on pensera à la défoncer.

Le terme a été étendu pour représenter toutes les actions qu'un individu peut effectuer dans une situation particulière, avec un accent particulier donné à ce que l'environnement lui *suggère* de faire. L'exemple classique est celui d'une tasse de café : on peut la prendre par le corps, par le rebord ou par l'anse. Chaque option a ses pour et ses contres (la tasse pourrait être chaude, l'anse peut être petite ou du mauvais côté, etc.) mais toutes sont possibles. Elles dépendent aussi des propriétés de la tasse : si celle-ci était trop grosse pour être tenue dans une seule main, l'anse pourrait être la seule façon de la prendre.

Dans les prochaines sections, « actions possibles » et « affordances » peuvent être considérés comme interchangeable.

Le modèle du *flot continu*

Dans la deuxième moitié du XX^e siècle, de nouveaux modèles ont été mis au jour en réponse à la dominance des modèles sériels : les modèles parallèles. L'idée derrière ces derniers découle de la théorie du flot continu de l'information (Eriksen and Schultz, 1979; Grossberg, 1982; Coles et al., 1985). À l'inverse d'une vision traditionnelle de la cognition organisée en stades, où chaque étape de traitement de l'information doit être complétée avant que la suivante puisse débiter (Donders, 1969; Sternberg, 1969), le flot continu pose que les résultats préliminaires de chaque étape de traitement sont continuellement passés aux structures en aval.

Ce flot continu d'information permet à toute la chaîne de traitement de commencer à préparer les réponses possibles avec toute l'information disponible, à chaque moment (Grice et al., 1977, 1982). Les réactions possibles sont en compétition pour les effecteurs (après tout, il n'y a qu'une seule paire de bras et de jambes, qui ne peuvent se déplacer dans deux directions en même temps) et interagissent par inhibition réciproque (Sherrington, 1906) : l'activation de l'une inactive les autres. Lorsque plus d'information parvient au système, que ce soit par les sens ou l'activation de la mémoire, les réponses

incompatibles avec cette information sont inactivées alors que celles qui continuent d'être compatibles sont potentialisées. L'information est accumulée jusqu'à l'atteinte d'un critère qui active une des réactions déjà préparées. Si la compétition est serrée et que plus d'une réponse semble appropriée, le sujet aura un temps de réaction plus long que si la bonne réaction est évidente, puisque la compétition prendra plus de temps à se résoudre (Coles et al., 1985).

Le modèle FARS

Un autre modèle parallèle a été proposé plus tard par Fagg, Arbib, Rizzolatti et Sakata (dont les initiales constituent le nom du modèle) (Fagg and Arbib, 1998). Celui-ci se concentre sur le contrôle des mouvements de préhension, et a la particularité d'être complété par un modèle computationnel composé de réseaux de neurones simplifiés, mais biologiquement plausibles.

Le modèle FARS simule les résultats d'une tâche dans laquelle un singe doit agripper, parfois en pleine lumière et parfois dans l'obscurité, différents objets. Ceux-ci diffèrent dans leurs caractéristiques visuelles et dans le type de poigne nécessaire pour les tenir (avec toute la main, les doigts ou en pinçant avec précision.)

Les régions les plus importantes du modèle sont l'aire intrapariétale antérieure (AIP) et l'aire F5 du cortex prémoteur. L'information visuelle à propos des objets à saisir passe par les voies ventrales et dorsales, qui décodent respectivement l'identité des objets et comment ils doivent être agrippés. Cette information converge dans l'AIP, qui en déduit des affordances qui sont passées à F5. À son tour, F5 intègre l'information de nombreuses régions pour choisir l'affordance la plus appropriée et ensuite, préparer et monitorer la prise appropriée.

Le parallélisme du modèle vient du fait que pour continuer de bien simuler les résultats au cours de la prise, F5 communique constamment avec l'AIP pour indiquer quelle affordance a été choisie et ainsi inhiber les autres. Le feedback sensoriel est aussi en jeu pour monitorer les différences entre la prise prévue et celle effectuée, ce qui permet de changer de prise au besoin. Le plan moteur constitue donc une « mémoire active » continuellement mise à jour pour s'assurer de son optimalité.

Notre modèle de prédilection : l'hypothèse de la compétition des affordances

Tout ceci nous mène au modèle sur lequel se basent les expériences de ce mémoire : l'hypothèse de la compétition des affordances (Cisek, 2007). Cette dernière tente d'expliquer deux facettes importantes du comportement animal : la *sélection* et la *spécification* des actions.

Dans la vie de tous les jours, un animal doit pouvoir choisir entre différentes actions. Il est facile d'imaginer une situation où un animal a faim et est à portée de nourriture, mais détecte un prédateur potentiel à proximité. Il doit alors intégrer l'information externe (la position du prédateur et de la nourriture, le type de nourriture accessible, les voies de fuite possibles...) et interne (le niveau de sa faim, sa connaissance de la probabilité de retrouver de la nourriture disponible, etc.) pour choisir entre manger et s'enfuir. Pareille sélection d'action survient constamment dans la vie animale, peu importe la position dans l'arbre phylogénique. Remarquez que la situation décrite plus haut s'applique autant à un chat qu'à une lamproie, un vertébré très simple qui est resté virtuellement inchangé depuis 360 millions d'années (Evans et al., 2018). La sélection d'action est un problème fondamental, qui a nécessité une solution depuis l'apparition des systèmes nerveux (Cisek, 2019).

De la même façon, il est nécessaire de spécifier *comment* une action choisie sera exécutée pour s'assurer de la réussite du mouvement. Un prédateur qui attrape sa proie au premier essai est avantageé par rapport à un compétiteur qui ne réussit que par chance. Pareillement, une proie qui ne parvient pas à éviter les obstacles en s'enfuyant de ce prédateur ne pourra pas passer ses gènes à de nouvelles générations. Il est donc primordial de pouvoir à la fois choisir une action appropriée aux circonstances, et de bien exécuter cette action, pour assurer sa survie.

Les modèles sériels décrits dans la section précédente verraient ces étapes comme une suite logique. On doit choisir quelle action effectuer avant de pouvoir la préparer, n'est-ce pas? C'est ici que la compétition des affordances commence à se démarquer. Selon ce modèle, les deux étapes sont effectuées *simultanément*, et il est tout à fait possible de commencer à préparer une action avant de la choisir.

Voici comment nous pensons que le processus fonctionne : l'information visuelle arrive au cortex visuel, puis est transmise vers le cortex inférotemporal (IT) par la voie ventrale (qui

sert à identifier les objets, donc à la sélection d'action) et au cortex pariétal postérieur (PPC) par la voie dorsale (qui sert à spécifier les actions.) Différentes régions du PPC ont des spécialités différentes selon les besoins de mouvements. Par exemple, LIP (*lateral intraparietal*) est fortement corrélé aux saccades oculaires et MIP aux mouvements d'atteinte (Snyder et al., 1997). Ces régions pariétales sont interconnectées de façon réciproque avec des régions du lobe frontal spécialisées dans le contrôle des effecteurs équivalents : LIP est relié à FEF (*Frontal Eye Fields*, champs oculaires frontaux) et au collicule supérieur pour gérer les saccades (Paré and Wurtz, 2001), MIP est relié au prémoteur dorsal (PMd) pour gérer les mouvements d'atteinte (Snyder et al., 1997), AIP est relié à F5 pour gérer les différentes poignes possibles (Fagg and Arbib, 1998). Ce réseau fronto-pariétal est donc constitué de boucles parallèles qui contrôlent différents aspects des mouvements possibles. Ce point est important : les réseaux discutés ici dans le contexte des décisions motrices sont directement impliqués dans le contrôle de ces mouvements.

Des processus attentionnels permettent de filtrer les mouvements possibles les moins probables (Desimone and Duncan, 1995), ce qui permet au réseau fronto-pariétal de commencer à préparer (Goodale and Milner, 1992) un petit nombre de mouvements qui ont une bonne probabilité d'être choisis. Dans chaque boucle se passe une compétition entre différents mouvements pour l'effecteur associé. Dans les modèles traditionnels de la prise de décision, les décisions sont prises à l'aide de représentations explicites des propriétés du monde : une carte interne des objets aux alentours, un plan moteur ou des variables de décisions comme la valeur attendue, selon les théories cognitives sur lesquelles ils sont basés. Quant à lui, notre modèle voit dans la décharge des réseaux qui prennent la décision une mixture de toutes des variables, dans une proportion qui a comme but d'interagir efficacement avec le monde plutôt que de le représenter fidèlement. Il s'agit plus de la fonction de densité de probabilité des mouvements potentiels que d'un plan moteur spécifique (Cisek, 2007). Des neurones ayant reliés à plusieurs facettes de la prise de décision ainsi qu'à plusieurs étapes distinctes de la préparation et de l'exécution du mouvement, deviennent plus facile à interpréter : ils sont simplement une solution efficace trouvée par le processus évolutif pour interagir avec l'environnement.

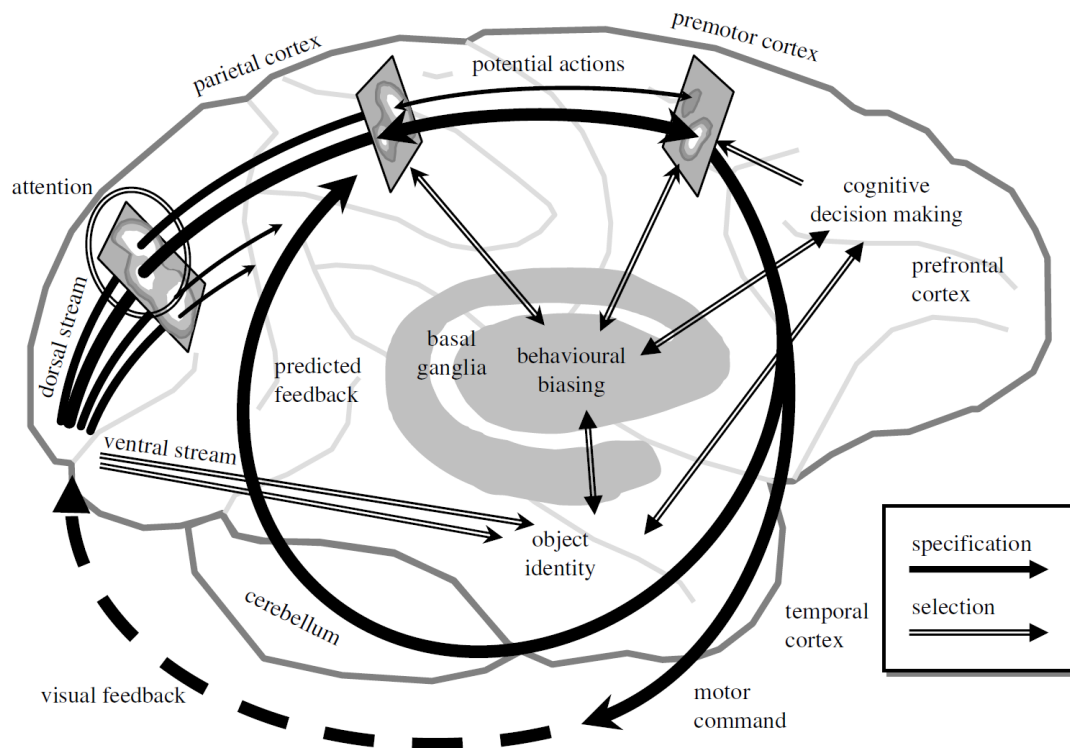


Figure 2. – Croquis du modèle de compétition des affordances. L'information visuelle de l'environnement passe par la voie dorsale, où des processus attentionnels choisissent les mouvements potentiels les plus appropriés. Ceux-ci sont préparés en parallèle par des boucles fronto-pariétales dans lesquelles ils sont en compétition, qui est biaisée par de nombreux facteurs jusqu'à ce que la décision active une des affordances. De : Cisek, 2007.

Une partie importante de l'hypothèse de la compétition des affordances est la compétition. Des affordances relatives à l'effecteur (ou au groupe d'effecteurs) contrôlé(s) par chaque boucle fronto-pariétale, sont représentées en parallèle par des groupes de neurones de cette boucle. Les représentations sont en compétition par inhibition réciproque (Sherrington, 1906), où une potentialisation de l'une s'active elle-même et inhibe les autres. Comme les circuits corticaux sont fortement interconnectés, les boucles intègrent de l'information provenant de diverses sources, qu'elle soit sensorielle ou interne, comme la mémoire, le niveau de faim ou la préférence pour un type de récompense. Toute cette information, qui provient de plusieurs aires corticales et sous-corticales, peut biaiser la compétition, qui se

poursuit jusqu'à ce que l'affordance la plus appropriée soit choisie. L'interconnectivité des réseaux, couplée aux processus de compétition force la résolution de la compétition de façon cohérente partout dans le circuit, peu importe d'où provenait l'information qui a fait pencher la balance. La décision est donc prise à l'aide d'un « consensus distribué ».

Un exemple frappant de la compétition des affordances provient d'une tâche dans laquelle un singe est placé devant deux cibles à atteindre. Après un délai, il se fait indiquer laquelle atteindre, et doit ensuite attendre un signal GO pour faire son mouvement et obtenir une récompense. Dans ce contexte, des populations de neurones de PMd représentent simultanément les deux mouvements possibles dès que les cibles sont présentées. Cependant, lorsque le bon mouvement est indiqué, la représentation de ce dernier est fortement potentialisée tout en inhibant celle du mauvais mouvement, et la différence entre l'activité potentialisée de la représentation choisie et celle, inhibée, de l'autre représentation, s'accroît jusqu'à ce que le mouvement soit effectué. (Cisek and Kalaska, 2005). Les deux affordances ont été représentées sous la forme de plans moteurs approximatifs, qui ont compétitionné jusqu'à ce que suffisamment d'information soit intégrée pour prendre une bonne décision, ce qui biaise la compétition en la faveur d'une des affordances, qui est donc choisie et activée.

L'importance accordée par l'hypothèse de compétition des affordances à l'interaction avec le monde mène à reconsidérer la « taxonomie des processus neuraux. » Au lieu de séparer les fonctions du cerveau comme des sous-classes de la perception, de la cognition et de l'action, les fonctions deviennent des dérivées de la sélection ou de la spécification d'actions. Cette nouvelle subdivision peut permettre de voir ces fonctions du cerveau sous un nouveau jour, et même de les étudier différemment (Cisek, 2019).

3. Physiologie

3.1. Voies dorsale et ventrale

L'idée que le système visuel soit divisé en deux n'est pas très intuitive. Après tout, nous n'avons qu'une expérience visuelle du monde, pas une paire. On a donc longtemps assumé que les mammifères n'avaient qu'un seul système visuel. Mais en 1967, G. E. Schneider propose une division en deux systèmes : le premier, ancestral et sous-cortical, permettrait de localiser les objets; l'autre, plus récent, serait limité au cortex et permettrait l'identification des objets (Schneider, 1967). Il a dérivé cette hypothèse d'études de lésions effectuées sur des hamsters, chez qui avait fait l'ablation soit du cortex visuel, soit du collicule supérieur, une structure sous-corticale bien connue pour le contrôle des saccades oculaires (Klier et al., 2001). Les animaux sans collicule supérieur arrivaient à reconnaître des patrons visuels, mais pas à s'orienter; l'inverse était vrai pour les hamsters sans cortex visuel (Schneider, 1967). Il semblait donc y avoir deux systèmes distincts avec la même origine, avec des fonctions et des sièges anatomiques différents.

Ce modèle à deux systèmes fut modifié dans les années 1980 par Ungerleider et Mishkin. Eux aussi ont fait des expériences avec deux types de lésions, cette fois chez des macaques au lieu de rongeurs. La première lésion retirait l'aire TE du cortex inférotemporal antérieur, une région cruciale à la reconnaissance d'objets (Tanaka, 1996) et siège des célèbres 'Face cells', ces neurones qui répondent à des visages spécifiques (Desimone, 1991). La seconde enlevait le cortex pariétal postérieur (PPC) bilatéralement. Tel que décrit plus loin, le PPC est relié à l'attention visuelle ou à l'intention de faire un mouvement, selon les auteurs.

Les singes lésés d'Ungerleider et Mishkin devaient accomplir deux tâches différentes. La première était une tâche de reconnaissance d'objets, dans laquelle les singes se familiarisaient avec un objet simple, par exemple un prisme à base triangulaire qui est décoré de bandes parallèles. On lui présente ensuite deux objets, dont celui avec lequel il est familier, et il doit choisir *l'autre objet*. La seconde tâche traite de la reconnaissance de

points de repères. Un cylindre vertical servant de repère est placé aléatoirement plus près d'un de deux puits couverts dans lesquels peut se trouver une récompense. Le singe doit aller chercher sa récompense en fouillant dans le puits le plus proche du cylindre. Les chercheurs ont remarqué que les sujets avec une lésion pariétale parvenaient à accomplir la tâche de reconnaissance d'objets, mais pas la tâche de point de repère; les sujets avec une lésion temporale montraient le comportement inverse. Ces résultats les ont menés à conclure que le système visuel était bien divisé en deux, l'un pour la « vision d'objets » qui passe par une voie ventrale et nécessite le cortex inférotemporal, et l'autre pour la « vision spatiale » qui passe par une voie dorsale et nécessite le cortex pariétal. C'est ce qui est devenu le « *what versus where* » (*quoi contre où*) qui a défini les fonctions des voies ventrale et dorsale par la suite (Mishkin et al., 1983).

La compréhension des voies ventrale et dorsale demeura similaire jusqu'à 1992, lorsque Goodale et Milner apportèrent une précision importante au modèle du « quoi contre où ». Ils suggèrent que les voies, plutôt que de dépendre des caractéristiques des entrées au système visuel – séparer la position d'un objet de ses attributs, - dépendraient des besoins de *sortie* de chaque voie. La voie ventrale servirait donc bien à déterminer le « quoi », mais la voie dorsale n'aurait pas comme fonction de déterminer « où » les objets autour de nous sont situés, mais plutôt « comment » interagir avec eux (Goodale and Milner, 1992). « Quoi contre où » devient ainsi « quoi contre comment. » Ils basent cette hypothèse, entre autres, sur les symptômes du patient DF, dont les lésions cérébrales lui causaient de l'agnosie visuelle. Elle ne parvenait pas à estimer la largeur d'un bloc rectangulaire ou l'angle d'une fente placée

3.2. Cortex prémoteur dorsal (PMd)

Le cortex prémoteur dorsal (PMd) est une partie du lobe frontal composé de l'aire de Brodmann 6. Il est situé rostralement au cortex moteur primaire (M1), latéralement à l'aire motrice supplémentaire (SMA, *supplementary motor area*) et caudalement aux aires préfrontales (Saleem and Logothetis, 2012).

Connectivité

On sait depuis longtemps que le PMd est connecté avec le M1, vers lequel il a de nombreuses projections (Pandya and Kuypers, 1969). Il est aussi fortement interconnecté avec le cortex pariétal postérieur (PPC), particulièrement de l'aire MIP sur le sillon intrapariétal mais aussi de VIP, LIP et 7A (Wise et al., 1997). C'est principalement par ces connexions qu'il reçoit de l'information visuelle, puisqu'il n'est pas directement connecté au cortex visuel (Jones and Powell, 1970). Il reçoit aussi des afférences de l'aire pariéto-occipitale (PO) (Tanné et al., 1995) et du cortex préfrontal dorsolatéral (Barbas, 1988).

Rôle

Comme son nom l'indique, le cortex prémoteur dorsal est d'abord une aire reliée au contrôle moteur. Sans être le siège d'un centre de contrôle de muscles spécifiques, il est plutôt vu comme un superviseur des mouvements à effectuer, qui participe à contrôler quels mouvements seront effectués en potentialisant ou inhibant certains plans moteurs (Coallier et al., 2015; Fine, 2021). Son rôle dans l'élaboration de plans moteurs est mis en évidence par la microstimulation, qui permet d'induire des mouvements complexes, comme fermer une main et l'apporter à sa bouche (Graziano et al., 2002).

La portion du contrôle moteur du PMd qui nous intéresse ici le plus est son rôle dans les mouvements d'atteinte. Différentes populations de neurones prémoteurs ont différentes réactions : dans une tâche de discrimination visuelle dans laquelle un singe répond par un mouvement d'atteinte, certaines cellules ont une décharge qui débute seulement 150ms avant le début d'un mouvement, ce qui indique un rôle préparatoire. D'autres, cependant, déchargent beaucoup plus tôt, et sont corrélés à des variables de décision comme la cible choisie, la difficulté de la discrimination et le temps de réaction plutôt qu'avec le mouvement lui-même, ce qui indique un rôle du PMd dans la prise de décision motrice (Chandrasekaran et al., 2017).

Dans une autre tâche de prise de décision, un singe contrôle un pointeur à l'aide d'une poignée mobile. Un *indice spatial* apparaît, composé de deux cibles colorées placées de part et d'autre de la poignée. Il disparaît pour laisser la place, après un délai, à un *indice de couleur* au centre de l'écran, qui indique laquelle des cibles était à la position qu'il devra atteindre. Ensuite, un cercle de huit cibles identiques apparaît autour du pointeur, ce qui

sert de signal GO, indiquant au singe qu'il doit faire un mouvement vers celle qui est à la même position que la cible de l'*indice spatial* qui était de la couleur indiquée par l'*indice de couleur*. D'autres versions de cette tâche inversaient l'ordre de présentation des indices, ou utilisaient une seule cible dans l'*indice spatial*. Les neurones du PMd étaient ici aussi séparés en plusieurs groupes qui suggèrent des fonctions différentes : certains s'activaient seulement après le signal GO. D'autres montraient une activité dont l'intensité augmentait graduellement à partir de la présentation de l'indice de couleur. D'autres encore s'activaient subitement dès que le bon mouvement à effectuer était connu. Finalement, le plus grand groupe était relié aux réponses potentielles : dès que les cibles étaient présentées, ces neurones commençaient à décharger avec une préférence pour l'une ou l'autre. Si leur cible préférée s'avérait être la bonne, leur activité s'intensifiait jusqu'après le mouvement. Si, à l'inverse, le second indice indiquait que leur cible préférée n'était pas celle à atteindre, leur décharge était inhibée à partir du moment où cette information apparaissait, diminuant sous le niveau de base, encore jusqu'à la fin du mouvement. Ces neurones semblent donc préparer les deux mouvements possibles en parallèle, dans une compétition biaisée par l'information visuelle qui arrive après le début de cette préparation. Lorsque l'information favorise l'un des deux mouvements potentiels, de ce dernier est potentialisé et inhibe son compétiteur (Cisek and Kalaska, 2005). Ce patron d'activation est répliqué par un modèle computationnel qui implémente l'hypothèse de la compétition des affordances (Cisek, 2007) décrit à la section 2.2.

Le PMd est donc une structure du cortex frontal qui est à la frontière entre le contrôle moteur, l'intégration sensorielle et la prise de décisions. C'est pour cette raison qu'il s'agit d'une des deux structures étudiées ici. Il est aussi intimement relié au PPC, qui est le sujet de la prochaine section.

3.3. Cortex pariétal postérieur (PPC)

Le cortex pariétal postérieur (PPC) est une partie du lobe pariétal située caudalement au cortex sensoriel primaire. Sa caractéristique anatomique principale est qu'il comprend le sillon intra pariétal (IPS), où sont situées plusieurs aires importantes aux spécialités

distinctes : les aires intrapariétales antérieure (AIP), latérale (LIP), ventrale (VIP), médiale (MIP) ainsi que la région d'atteinte pariétale (PRR, de *parietal reach region*.)

Le rôle du PPC est contesté depuis aussi longtemps que sa neurophysiologie est étudiée. En 1975, le groupe de Mountcastle a publié des résultats liant l'activité du PPC au mouvement, leur conclusion étant que le PPC ne pouvait qu'être un centre de commandes motrices (Mountcastle et al., 1975). Peu après, le groupe de Robinson répliqua avec des données où la décharge pariétale est corrélée à des stimuli visuels, insistant pour une classification sensorielle (Robinson et al., 1978). Ce débat de « l'intention contre l'attention » ou, en d'autres termes, entre un encodage du mouvement à effectuer ou des entrées sensorielles qui mènent à ce mouvement, persiste depuis.

Le PPC pourrait représenter l'intention

L'hypothèse de Mountcastle selon laquelle le PPC a un rôle moteur est supportée par l'effet de certaines lésions pariétales chez l'homme. Le phénomène de négligence est un des symptômes bien documentés de ces lésions. Certains patients négligent une cible à atteindre lorsqu'elle est du côté opposé à leur lésion, mais seulement lorsqu'ils ont à faire un mouvement vers la celle-ci. Ces patients parviennent à percevoir les mêmes cibles si on leur demande simplement s'ils les voient (Pizzamiglio et al., 1989; Colby, 1998)

Cette hypothèse est aussi appuyée par des données électrophysiologiques chez les primates non-humains. En effet, il a été observé que plusieurs cellules du PPC étaient corrélées systématiquement avec les mouvement d'atteinte vers une cible même lorsque les singes devaient faire une saccade à la direction inverse du mouvement d'atteinte, tandis qu'une saccade vers la cible couplée à une atteinte dans la direction opposée ne menait qu'à peu d'activation (Snyder et al., 1997). Une autre étude de la même équipe a rajouté du poids à cette vision. Pendant une tâche nécessitant de choisir une de deux cibles avec un mouvement d'atteinte ou une saccade, ils ont inactivé de façon réversible soit le PRR – qui est corrélé aux mouvements d'atteinte – ou LIP – qui est corrélé aux saccades. Les inactivations induisaient un biais dans le choix de la cible de façon spécifique à la modalité de réponse : seulement avec les saccades pour LIP et seulement avec les atteintes pour PRR (Kubaneck et al., 2015). Même dans une tâche où la cible ainsi que le mouvement du bras sont observés du côté inverse de là où le mouvement est effectué, la plupart des

neurones codent le mouvement plutôt que ce qui est observé (Kuang et al., 2015). Tout comme les données de négligence décrites plus haut, ceci montre une spécificité d'encodage du mouvement plutôt que de la perception visuelle d'une cible. Ces travaux démontrent un rôle fonctionnel du PPC non pas dans la perception visuelle, mais dans les mouvements d'exploration motrice ou visuelle. De plus, ces mouvements sont représentés de façon indépendante selon l'effecteur, que ce soit une saccade (LIP), le bras controlatéral ou, parfois, le bras ipsilatéral (Chang et al., 2008). Dans les trois cas, l'hypothèse d'une réponse spécifique à la vision de la cible a pour la plupart été réfutée au profit de l'hypothèse motrice, mais certaines cellules montraient un profil d'activation clairement visuel.

Construisant sur l'hypothèse de l'appareil de commande, certaines données indiquent que le PPC construit non seulement le plan du mouvement à effectuer, mais aussi celui des autres mouvements possibles. Tous les mouvements qui pourraient être pertinents, parfois appelés « affordances » (Gibson, 1979; Cisek, 2007), sont préparés simultanément dans plusieurs régions du système moteur (Bastian et al., 1998; Cisek and Kalaska, 2005). Lorsque l'on a assez d'information pour savoir lequel des mouvements préparés est le bon choix, ce plan moteur prend le dessus sur les autres et est appliqué (Cisek and Kalaska, 2010). Dans le contexte de mouvements d'atteinte, le PRR représente les mouvements possibles selon l'objectif moteur de façon biaisée par la préférence de mouvement du sujet (Klaes et al., 2011). Le PPC représente donc non seulement le mouvement effectué, mais aussi les alternatives.

Le PPC pourrait aussi représenter l'attention

L'hypothèse motrice a commencé à être contestée dès les années 1970, lorsqu'il a été observé que des cellules du PPC répondaient à des mouvements uniquement lorsqu'ils étaient dirigés vers une cible visuelle, tandis que plusieurs répondaient à des cibles visuelles si aucun mouvement n'était effectué. C'était le début de l'hypothèse de l'attention visuelle (Robinson et al., 1978).

Cette vision du rôle du PPC soutient qu'il contient des représentations de l'espace dans de multiples référents, centrés sur les yeux et la rétine (LIP), la tête (VIP), le bras (MIP) ou même des objets de l'environnement. Ces représentations internes distinctes prennent

l'information encodée dans le système de coordonnées des récepteurs et la transforment dans un système de coordonnées utilisable par les effecteurs (Colby, 1998). Le rôle du PPC serait donc d'effectuer ces transformations afin de permettre des mouvements coordonnés des multiples effecteurs. Chaque représentation serait de plus modulée par l'attention. Les prochains paragraphes tenteront de démontrer cette fonction avec des exemples de données qui l'illustrent. L'activité de plusieurs neurones de l'aire LIP est modulée par la position angulaire des yeux dans leurs orbites, d'une façon qui a été appelée « champ de gain oculaire ». Cette modulation permet de coupler le signal rétinotopique avec la position des yeux pour créer une représentation centrée sur les yeux (Battaglia-Mayer et al., 2003).

La région MIP contient des cellules représentant l'espace autour du sujet. Elles ont des champs récepteurs visuels, tactiles ou les deux. Plusieurs champs récepteurs visuels sont spécifiques à la fois à la position et à la direction dans laquelle un stimulus se déplace. Certaines cellules, surnommées « *near cells* », s'activent lorsqu'un stimulus visuel est situé à portée d'un mouvement d'atteinte. Elles ont la particularité d'étendre leur champ récepteur lorsque le sujet tient un outil, ajoutant la portée de ce dernier au volume qui les active (Colby and Goldberg, 1999).

Pour attraper un objet, il faut prendre en compte sa forme et adapter notre main à celle-ci. Les neurones de l'aire AIP répondent à la fois à la forme de la main et à la forme des objets. Bien que certains répondent uniquement à la manipulation d'objets, plusieurs sont modulés par l'observation des objets. Parmi ceux-ci, plusieurs sont actifs uniquement pendant la manipulation d'objets *visibles*, et certaines sont actives lorsque les objets sont observés mais pas manipulés (Murata et al., 2000). Les cellules de l'AIP sont capables de différencier des objets de façon précise selon leur forme visuelle, de façon essentiellement indépendante du mouvement nécessaire à les prendre. Même la taille des objets, qui a un effet important sur leur prise, influence les cellules de l'AIP de façon secondaire (Schaffelhofer and Scherberger, 2016).

Le phénomène de négligence a été utilisé ci-dessus comme preuve d'un rôle moteur du PPC. Il peut cependant aussi représenter un déficit attentionnel. En effet, un patient hémiparétique ne sera pas simplement incapable d'effectuer des mouvements vers le monde contralatéral. Il peut complètement cesser d'y porter attention, d'une façon qui affecte jusqu'à ses souvenirs. Dans un exemple célèbre, des patients ont nommé des

bâtiments autour d'une place publique qu'ils connaissaient bien. Ils n'ont nommé que les bâtiments à leur droite, selon l'endroit d'où on leur demandait d'imaginer la place. Les bâtiments nommés et ignorés s'inversaient lorsqu'on leur demandait de s'imaginer à l'extrémité inverse de la place publique (Bisiach, 1996).

Toutes ces données indiquent un rôle perceptuel du PPC. Il contient des représentations des stimuli de diverses modalités dans divers référents, qui sont modulées par l'attention qui y est portée.

Le PPC est relié aux décisions motrices

Pour brouiller encore quelle étape de la suite perception – cognition – action implique le cortex pariétal postérieur, on peut ajouter des données montrant qu'il reflète encore un autre type de signal. En plus de représenter un plan moteur ou une perception visuelle, les aires constituant le PPC sont reliées à un processus purement cognitif : la prise de décision.

Dans une étude charnière, des singes ont accompli deux tâches oculomotrices pendant qu'on enregistrait des cellules de leur LIP, l'ère du PPC la plus reliée aux mouvements oculaires. La première leur demandait de faire des saccades vers une de deux cibles, alors que la probabilité d'une récompense ou la taille de cette récompense variait. La seconde leur demandait de prendre une décision entre différentes quantités de différents jus de fruits à l'aide de saccades. Selon les préférences et le niveau de soif des singes, chaque saveur avait une valeur plus ou moins grande : ils pouvaient préférer une seule goutte d'un type de jus à quatre d'un autre. Dans ces tâches, les neurones de LIP étaient modulés par des variables de décision de nature économique, comme la probabilité du résultat, la valeur subjective de la cible et le gain attendu (Platt and Glimcher, 1999).

Il n'est pas encore certain si le PPC a un rôle causal dans la prise de décision ou s'il reflète un choix qui a été pris pour lui. En effet, différentes études d'inactivation du PPC ont eu des résultats opposés. Le laboratoire d'Alexander Huk n'a pas vu d'effet sur la prise de décision en inactivant temporairement LIP dans une tâche de discrimination de mouvement d'un nuage de points (Katz et al., 2016). À l'inverse, le laboratoire de David Freedman a montré une déficience dans la prise de décision lors de l'inactivation du PPC. L'effet qu'ils ont observé était plus important lorsque des stimuli visuels, plutôt que des cibles à atteindre, étaient placés dans les champs récepteurs des cellules inactivées (Zhou and Freedman,

2019). On ne peut donc pas encore dire avec certitude si le PPC contribue à prendre des décisions, mais il est clair qu'il les reflète.

Une façon par laquelle le PPC pourrait servir à la prise de décision est en faisant l'intégration des indices perceptuels. Dans une tâche de discrimination de mouvement dans un nuage de points, des neurones du LIP déchargeaient de plus en plus fort, avec un rythme d'accélération qui diminuait avec la difficulté de la tâche, lorsque moins d'évidences de la direction du mouvement sont perceptibles. De plus, la décision de faire une réponse sous forme de saccade survient toujours 70ms après l'atteinte d'un niveau spécifique d'activité de LIP (Roitman and Shadlen, 2002). Ce patron suit parfaitement un modèle où l'activité de LIP intègre les indices jusqu'à un seuil de décision, ce qui est un autre exemple de variable de décision (Gold and Shadlen, 2007). Si la même tâche est perturbée que ce soit avec une courte période dans laquelle le mouvement à discriminer est un peu plus – ou moins – évident (Huk and Shadlen, 2005) ou par la microstimulation de LIP (Hanks et al., 2006), la montée en puissance dans LIP continue de suivre le modèle de l'intégration d'évidences. Bien qu'il n'est pas clair que cette intégration se produise dans le PPC (Gold and Shadlen, 2007), des modélisations de la région indiquent que ce serait possible (Wang, 2002).

Tout comme le PMd, le PPC est donc une structure qui joue un rôle à la fois dans la perception, dans le contrôle moteur et dans la prise de décision, qui sont tous reflétés dans l'activité de ses cellules. Ils sont donc les candidats parfaits pour notre étude sur la prise de décision motrice. Mais la question demeure : *comment* sont-ils impliqués?

Plusieurs hypothèses sont possibles. D'abord, il se peut que le PMd comme le PPC reçoivent de l'information concernant la décision prise ailleurs, et que cette dernière soit reflétée dans leurs patrons d'activation. Leurs rôles seraient donc seulement perceptuels et moteurs, mais pas cognitif : c'est ce que prédirait un modèle entièrement sériel. Il est ensuite possible que l'un d'entre eux prenne la décision, et que celle-ci se répercute dans l'autre région. Cette option n'est pas strictement incompatible avec un modèle sériel, bien que ces derniers imaginent habituellement plutôt un exécutif central dans le cortex préfrontal (Ballesta et al., 2020). Finalement, il est possible que les deux aires soient impliquées causalement dans la prise de décision. Elles pourraient par exemple calculer chacune une variable de décision différente, chacune importante à différents degrés dans différentes circonstances, et qui s'influencent l'une l'autre pour parvenir à la décision finale. Cette option est ce qu'un

modèle de consensus distribué comme l'hypothèse de compétition des affordances croit qu'il se passe.

Avant de poursuivre au prochain chapitre, examinons maintenant comment l'activité neurale peut être mesurée et analysée, et comment elle l'a été dans le cadre de cette étude.

4. Électrophysiologie

En 1794, Luigi Galvani provoque la contraction de deux jambes de grenouilles isolées en mettant leurs nerfs respectifs en contact (Galvani, 1841). C'était la première démonstration de la propagation d'un potentiel d'action (Verkhratsky et al., 2006). L'activité électrique des nerfs commença alors à être étudiée, mais on doit ensuite attendre les années 1930 pour les premiers enregistrements intracellulaires de l'axone géant du calmar par Hodgkin et Huxley (1939).

Il existe aujourd'hui une multitude de techniques d'enregistrement électrophysiologique, chacune avec ses avantages et ses inconvénients. J'en décrirai ici quelques-unes, en portant une attention toute particulière aux potentiels de champ locaux qui sont l'outil de prédilection de ce texte.

4.1. Enregistrement unitaire

Un grand nombre de phénomènes neuraux requièrent, dans leur étude, l'enregistrement de l'activité électrique de neurones unitaires. Que ce soit pour comprendre la réaction d'un type de neurone à des stimuli particuliers ou cartographier la réponse des membres d'un circuit, il est souvent important de pouvoir s'assurer que le signal enregistré provient d'une seule et même cellule. C'est dans de tels cas que les techniques suivantes sont utiles. De nombreuses méthodes permettent l'enregistrement de neurones simples, chacune avec ses forces et ses faiblesses. Voici une description sommaire de quelques-unes d'entre elles.

Méthode de *patch-clamp*

Le *patch-clamp* est une méthode très utilisée en neuroscience cellulaire. Inventée par Sakmann et Neher dans les années 1980 (Sakmann and Neher, 1984), elle leur valut le prix Nobel de physiologie et médecine de 1991. La technique utilise une micropipette de verre remplie d'électrolytes conducteurs, avec une ouverture de quelques micromètres, assez

petite pour être déposée sur la membrane cellulaire et enregistrer l'activité d'un seul canal ionique. On peut contrôler le voltage de l'intérieur de la pipette, ce qui permet de voir la réaction des canaux à ceux-ci. Cette configuration, où la pipette repose sur la membrane cellulaire, se nomme « cellule attachée. »

Il y a plusieurs variations de *patch-clamp*, chacune avec ses usages précis. Par exemple, on peut augmenter la succion suffisamment pour percer la membrane cellulaire et joindre le cytoplasme à l'électrolyte contenu dans la pipette, ce qui crée une configuration « cellule entière » qui permet de changer le voltage de tout l'intérieur de la cellule, et ainsi la faire décharger. On peut aussi utiliser une méthode de « *Voltage-clamp* » qui fixe le voltage et mesure les courants ioniques.

Les différents types de *patch-clamp* sont extrêmement utiles pour caractériser la réponse de neurones à de nombreux stimuli, mais la méthode requiert l'utilisation d'un microscope pour pouvoir placer adéquatement la micropipette. Elle est donc utilisée en préparations *ex vivo*, sur des tranches de cerveaux récemment extraits dont le tissu est gardé en vie dans des bains d'électrolytes. De plus, il s'agit d'une méthode très complexe, il est donc rare de « patcher » plus de deux neurones simultanément. Elle ne peut donc pas servir à notre tâche *in vivo*.

Enregistrement intracellulaire

Les premiers enregistrements intracellulaires ont été accomplis à l'aide de microélectrodes de verre très minces, obtenues en chauffant le milieu d'un petit tube de verre et en l'étirant jusqu'à ce qu'il se sépare en deux, formant deux pipettes à ouverture extrêmement fine (cette méthode est communément appelée *sharp electrode electrophysiology*.) Ces dernières peuvent ensuite être remplies d'électrolyte conducteur par capillarité. Attachées à un microdescendeur, ces électrodes peuvent être insérées dans une coupe de tissu, puis percer doucement la membrane cellulaire pour permettre d'enregistrer le signal électrique à l'intérieur d'un neurone (Bretag, 2017).

À l'inverse du *patch-clamp*, cette méthode ne nécessite pas l'utilisation d'un microscope pour insérer l'électrode dans une cellule (bien qu'un stéréoscope soit essentiel pour placer l'électrode dans la bonne région). En effet, il est possible de déterminer la proximité d'un neurone par la résistance mesurée au bout de l'électrode. Une fois la proximité détectée, on

peut on peut faire vibrer la pointe de la micropipette en y injectant un signal électrique sinusoïdal, ce qui lui permet de percer la membrane cellulaire.

L'application de cette méthode est plus simple que le *patch-clamp*, mais il demeure complexe d'enregistrer plusieurs neurones puisque les électrodes doivent être placées individuellement dans des neurones. Elle requiert aussi un accès aux cellules à enregistrer, puisque les fines électrodes ne pourraient pas résister à transpercer une grande épaisseur de tissu. Cette technique est donc encore une fois inapplicable dans le cas de notre tâche chez un singe éveillé.

Enregistrement unitaire extracellulaire

La méthode d'électrophysiologie qui est utilisée dans les expériences décrites dans ce mémoire est l'enregistrement unitaire extracellulaire (Humphrey and Schmidt, 1990). Cette méthode utilise des électrodes relativement grosses par rapport à celles utilisées en *patch-clamp* ou en intracellulaire, souvent en métal recouvert de verre (Wolbarsht et al., 1960; Baldwin et al., 1965). Cette taille permet aux électrodes d'être plus robustes que des micropipettes en verre, et ainsi de pouvoir être insérées dans le cerveau des sujets à travers la dure-mère. Les enregistrements extracellulaires peuvent donc être utilisés dans des sujets éveillés, une technique utilisée depuis longtemps (Evarts, 1968).

À l'inverse de ses cousines décrites plus haut, cette méthode d'enregistrement ne permet pas de guider les électrodes visuellement dans le tissu, puisqu'elle fonctionne à l'intérieur du cortex. On doit donc déterminer la proximité de neurones uniquement à l'aide du signal capté par l'électrode. Traditionnellement, les électrodes étaient insérées dans le cortex à chaque session d'enregistrement à l'aide d'un microdescendeur, ce qui permettait d'enregistrer d'un à quelques neurones simultanément. Chaque électrode est lentement insérée dans le cerveau jusqu'à la profondeur des cellules ciblées. On l'enfonce ensuite encore plus lentement, jusqu'à ce que le signal qu'elle capte contienne des potentiels d'action. À cette étape, il s'agit d'activité multi-unitaire (*Multi-Unit Activity*, ou MUA.) Pour passer à l'activité unitaire, on doit s'assurer que les potentiels d'action ne viennent que d'un seul neurone. Ceci qui peut être effectué à l'aide d'algorithmes de tri: les décharges de différentes cellules auront des décours temporels légèrement différents. Si les potentiels d'action ont plusieurs sources, on peut continuer à déplacer l'électrode jusqu'à ce que l'une

d'elles domine le signal. On peut aussi séparer les décharges des différentes cellules en post-traitement à l'aide d'algorithmes supervisés.

La méthode utilisée pour obtenir les données décrites dans ce texte est identique en ce qui a trait au signal, à l'isolation de cellules et au traitement de signal, mais utilise un type de microdescendeur différent. Au lieu d'insérer quelques électrodes dans le cerveau au début de chaque session d'enregistrement et de les enlever à la fin de cette dernière, on installe un réseau de 32 électrodes (de la compagnie *Gray Matter*) de façon chronique. Les électrodes peuvent être enfoncées à l'aide d'un tournevis et laissées à la même position pour plusieurs jours, voire plusieurs semaines. Cette différence permet d'enregistrer un plus grand nombre de neurones (puisqu'elle permet un plus grand nombre d'électrodes simultanément) et, surtout, permet d'obtenir une bien plus grande quantité de données d'un même neurone. Dans un cas idéal, on peut garder l'isolation d'un neurone pendant plusieurs semaines, ce qui permet d'avoir un grand nombre de séances d'enregistrement avec la même cellule et augmente la puissance statistique.

Un autre avantage important de l'enregistrement unitaire extracellulaire est qu'il permet d'obtenir simultanément le signal de décharge de neurones et des potentiels de champ locaux (LFP). En effet, les LFP sont constitués du même signal de tension électrique que les potentiels d'action extracellulaires. Il suffit de filtrer les hautes fréquences qui composent les décharges pour garder les plus basses, et on obtient les LFP. Cette propriété permet aussi d'avoir du signal utile avec les électrodes insérées chroniquement dans le cerveau, même aux moments où aucun neurone n'a pu être isolé. Tout le signal décrit dans ce texte est constitué de ces potentiels de champ extracellulaires.

Malgré tout, l'enregistrement extracellulaire n'est pas approprié dans tous les contextes : de nombreuses questions de recherche nécessitent la plus grande précision offerte par le *patch-clamp* ou même l'enregistrement intracellulaire. Chaque type d'électrophysiologie est utile dans le contexte approprié, et le nôtre dictait l'usage de la méthode extracellulaire.

4.2. Enregistrement multi-unitaire

Enregistrer un neurone individuel est difficile. Il ne suffit pas de simplement placer une électrode dans la matière grise et cliquer sur « démarrer l'enregistrement. » En effet, un tel signal risque de refléter les décharges de plusieurs neurones (Harrison and Pantelis, 2010). Malgré tout, il est parfois avantageux d'accepter une perte de précision du signal de chaque électrode pour permettre à l'expérimentateur d'en utiliser un grand nombre. C'est là que les enregistrements multi-unitaires entrent en jeu.

Souvent utilisée en conjonction avec des réseaux d'électrodes de type *Utah Array*, l'activité multi-unitaire permet d'enregistrer la décharge de nombreux neurones simultanément. Cette méthode a comme avantage principal le fait de ne pas avoir à isoler les neurones individuels. On peut placer quelques réseaux à 100 canaux dans une région, obtenir un signal d'activité multi-unitaire de la plupart d'entre eux montrent des potentiels d'action, et enregistrer dès que le sujet est en état d'accomplir la tâche (voir par exemple Rajalingham et al. (2020).)

Cette méthode a l'avantage de pouvoir enregistrer un grand nombre de sites simultanément. Ils sont aussi constants, chaque canal restant approximativement au même endroit pour toutes les sessions d'enregistrement (à l'inverse des réseaux d'électrodes mobiles indépendamment utilisées dans nos expériences.) Cette permanence facilite l'analyse des données, mais ne permet pas de peaufiner le placement de chaque électrode pour s'assurer d'avoir le meilleur signal possible, ou de retrouver un signal de potentiel d'action dans l'éventualité où il est perdu dans un canal, ce qui finit éventuellement par arriver avec tous les types d'électrophysiologie.

4.3. Potentiels de champ locaux (LFP)

Les origines

En 1929, Hans Berger publia les premiers enregistrements électriques depuis l'extérieur de la tête d'une personne (Berger, 1929): l'électroencéphalographie (EEG) était née. Tout

comme l'activité électrocorticographique (ECoG) enregistrée précédemment à la surface du cerveau (Pravdich-Neminsky, 1913), le signal EEG différait des enregistrements de potentiels d'action qui étaient connus dans les nerfs (Schuetze, 1983). En effet, le signal n'était pas composé de pics distincts, mais plutôt d'oscillations complexes, composées de plusieurs bandes de fréquences et affectées par les inputs sensoriels et les mouvements. Il y a d'ailleurs rapidement eu une importante contribution Montréalaise de l'étude des EEG grâce à Herbert H. Jasper (Jasper, 1948, 1997). Les hypothèses sur l'origine de ces oscillations sont apparues rapidement. On pensa d'abord que leur origine était dans la décharge synchronisée de neurones (Adrian and Matthews, 1934), mais cette hypothèse laissa rapidement place à des données qui montraient que la plupart du signal EEG provenait des phénomènes dendritiques et des cellules gliales (Purpura, 1956). Les oscillations reflètent donc plus les *entrées* de neurones que leurs *sorties* (Buzsáki et al., 2012).

Le signal LFP

Si on enregistre l'activité électrique non pas depuis la surface de la tête ou celle du cerveau, mais plutôt de *l'intérieur* de ce dernier, l'EEG devient les potentiels de champ locaux (LFP, pour *local field potentials*). Il s'agit de l'outil principal utilisé dans ce mémoire pour tenter de comprendre le processus de prise de décisions.

La méthode de densité de sources de courant (CSD, *Current Source Density*) a été très importante dans la découverte de l'origine du signal LFP. Le CSD procède en calculant le gradient de potentiel pour déterminer les sources et puits de courant dans le tissu neural (Mitzdorf, 1985; Wójcik, 2013). La source du signal LFP est la même que celle de ses cousins plus superficiels, mais à une échelle beaucoup plus petite : il s'agit de la somme de toute l'activité électrique membranaire du tissu avoisinant l'électrode, filtré par la distance des sources et la conductivité électrique du tissu. Les contributeurs principaux au signal sont l'activité synaptique, les potentiels d'action, les décharges calciques, les interactions neurone-glie et toutes les autres sources de courant membranaires (Buzsáki et al., 2012). Le signal est aussi affecté par la forme des neurones : une cellule organisée verticalement comme un neurone pyramidal peut former un dipôle plus important qu'une à forme sphérique, comme un neurone thalamocortical (Lindén et al., 2010).

Une particularité des LFP est que la puissance de leur spectre fréquentiel suit une relation $1/f$, donc inversement proportionnelle à la fréquence f . En d'autres termes, la puissance du signal diminue lorsque la fréquence augmente, de façon proportionnelle à cette fréquence (Bédard et al., 2006). Ce phénomène survient surtout à cause des propriétés de filtre passe-bas des dendrites (Lindén et al., 2010). Les analyses effectuées ici compensent pour cet effet en multipliant le signal de chaque fréquence par la valeur de celle-ci. On aurait aussi pu utiliser une normalisation par z-score ou, mieux encore, utiliser la méthode *Fitting Oscillations and One-Over-F (FOOOF)* (Donoghue et al., 2020) qui applique la correction $1/f$ en la séparant du signal oscillatoire. Ceci éviterait de faire l'hypothèse probablement erronée que la normalisation devrait être linéaire par rapport aux fréquences. Cependant, le code pour implémenter cette méthode est disponible soit en langage Python ou à travers la librairie *FieldTrip*, qui n'a pas été utilisée pour des raisons décrites à la section 3.3 de la section *Matériel et méthodes* de ce mémoire.

L'analyse de LFP : les spectrogrammes

Les LFP sont un type de données à la fois très similaire et très différent des potentiels d'action qui sont largement utilisés dans la littérature neuroscientifique. Similaire, parce que les deux signaux sont composés de différences de potentiel qui évoluent dans le temps, et sont donc captés avec le même type d'électrodes; différents parce qu'au lieu d'être composés d'une suite de phénomènes tout-ou-rien associés à une seule cellule, ils forment un signal en série temporelle qui provient de l'activité électrique d'un grand nombre de cellules (Kajikawa and Schroeder, 2011).

Comme il s'agit d'un signal composé de d'oscillations sur plusieurs bandes de fréquences, il est difficile d'interpréter les LFP en regardant simplement leur trace. Cette difficulté est empirée par la nature en $1/f$ du signal : la partie de ce dernier composée de hautes fréquences est dominée par le signal à basses fréquences. Les hautes fréquences risquent aussi d'être perdues lors du moyennage de plusieurs traces, puisque leur période plus courte augmente la probabilité qu'elles soient déphasées (Cohen, 2014). Ces techniques d'analyses peuvent être utiles, mais la façon la plus efficace de visualiser un potentiel de champ est un spectrogramme.

Les représentations temps-fréquences, ou spectrogrammes, représentent l'évolution du spectre fréquentiel d'un signal dans le temps. Ils peuvent être obtenus de différentes manières, mais le principe revient à avoir une estimation du spectre fréquentiel d'une petite fenêtre temporelle du signal, et déplacer cette fenêtre sur toute la durée d'intérêt du signal pour voir son évolution. On peut donc savoir quelles fréquences composent les LFP à chaque moment d'un essai. Les spectrogrammes et la façon dont ils sont obtenus ici sont discutés plus en détail à la section 3 du chapitre *Matériel et méthodes*.

Les potentiels de champ et la prise de décision

Nous ne sommes évidemment pas les premiers à nous intéresser au signal LFP pendant une tâche de prise de décision. Cette section résume brièvement certains de ces résultats.

D'abord, il a été démontré que les LFP sont fortement corrélés avec le mouvement. Des enregistrements dans le cortex moteur ont permis de décoder la direction de mouvements d'atteinte de macaques avec une précision de 87% lorsque plusieurs canaux étaient moyennés (Mehringer et al., 2003). De façon particulièrement intéressante, les enregistrements n'avaient pas besoin de provenir de la même séance d'enregistrement pour permettre le décodage, ce qui indique qu'il est acceptable de mettre en commun des données enregistrées dans la même région à différents moments.

Le groupe de Richard Andersen a mis de l'avant une grande partie de ces résultats. Dans une de leurs expériences, ils ont enregistré le PMd et le PRR (une partie du PPC) de macaques pendant que ces derniers effectuaient une tâche de recherche séquentielle. Trois cibles – dont une, choisie aléatoirement, donnait une récompense – leur étaient présentées. Ils devaient explorer les cibles à l'aide de mouvements d'atteintes séquentiels, dans un ordre d'exploration parfois choisi pour eux, et parfois libre. Dans ces tâches, l'activité LFP d'une des régions avait une grande cohérence avec la décharge des neurones de l'autre région dans les 350 ms suivant l'apparition des cibles, spécifiquement à 15Hz et dans la condition de choix libre. La corrélation entre les décharges du PMd et les LFP du PRR survenait 30ms plus tôt que celle entre les décharges du PRR et les potentiels de champ du PMd. (Pesaran et al., 2008). Les expérimentateurs y voient une potentielle sous-population de neurones qui sous-tend la communication de choix de mouvements, qui communique du PMd au PRR et ensuite par le chemin inverse. Ces résultats nous indiquent que nos deux

régions d'intérêt interagissent spécifiquement pendant un libre choix de mouvements d'atteinte menant à une récompense, potentiellement avec une activation de l'aire frontale avant sa contrepartie pariétale. Ils indiquent aussi que les alentours de 15Hz forment une bande de fréquences à surveiller.

5. Question de recherche

Tout ceci nous amène à discuter de mon projet de recherche. Il s'agit de l'analyse des données LFP enregistrées dans le PMd et le PPC d'un macaque alors qu'il effectue une tâche de prise de décision motrice à deux facteurs.

Les différents modèles de la prise de décision prédisent des réactions différentes de différentes aires cérébrales pendant qu'un singe fait un choix. Les modèles sériels voient le choix comme un processus à trois étapes principales : la perception de l'information nécessaire au choix, puis la prise de décision elle-même selon cette information, puis l'élaboration et l'activation du plan moteur de la réponse choisie. À la fois le PPC et le PMd ont une composante cognitive, il serait donc possible que la décision soit prise par l'un, l'autre ou encore par un exécutif central distinct. Quoiqu'il en soit, ces modèles s'attendent à ce que chacune des régions réagisse de façon similaire dans le temps, peu importe le type de choix ou la raison pour laquelle ce choix est pris, puisque l'information doit passer des aires sensorielles aux aires cognitives aux aires motrices, l'une après l'autre.

Un modèle parallèle comme l'hypothèse de la compétition des affordances, quant à lui, pose que les différentes réactions possibles commencent à être préparées, en parallèle, dès qu'il est clair que ce sont les meilleures actions possibles. Ces plans moteurs approximatifs sont en compétition dans les aires liées au contrôle moteur, et cette compétition est biaisée par toute l'information disponible, dont celle analysée par des aires cognitives de plus haut niveau. Le choix est pris lorsque l'information indique que l'une des affordances préparées est plus appropriée que les autres, et elle peut alors être déclenchée. Ce modèle s'attend donc à ce que différentes situations mènent à des réactions différentes des groupes d'aires dans lesquelles le choix est pris : si la décision émerge d'abord dans le PPC, par exemple parce qu'elle découle d'information provenant de la voie dorsale, cette région devrait refléter la décision avant le PMd. L'inverse devrait être vrai si la décision émane du PMd, par exemple si l'information qui a mené au choix est passée par la voie ventrale et est donc passée outre le cortex pariétal.

Bien que leur implication dans la prise de décision motrice est claire, on ne sait toujours pas avec certitude si PMd et PPC sont impliqués de façon causale dans la prise de décision ou si ils reflètent simplement un choix pris ailleurs. Dans certaines études, l'inactivation d'aires du PPC n'a pas d'effet sur la capacité de prendre une décision perceptuelle (Katz et al., 2016); à l'inverse, d'autres voient un effet délétère de l'inactivation pariétale sur le choix de la direction d'un mouvement (Zhou and Freedman, 2019). Il demeure donc impossible de dire avec certitude si les décisions sont prises dans ce réseau fronto-pariétal, et si oui, si elles sont prises par le PPC, le PMd ou les deux ensemble, avec une latence qui dépend de la décision.

C'est cette question qui a mené aux manipulations décrites à la section suivante. Une tâche de libre choix à deux caractéristiques a été développée pour évaluer les différentes réactions du PPC et du PMd devant différents types de choix. Certains choix sont simples : deux cibles à atteindre sont présentées, dont l'une a une valeur plus grande. Il est donc facile de choisir celle-ci plutôt que l'autre. Le choix est encore plus simple si une seule cible est présentée. Si, par contre, les deux cibles ont la même valeur, le choix devient ambigu, s'il n'y a pas de bonne raison de choisir une cible plutôt que l'autre, peut-être que l'activité dans le réseau fronto-pariétal peut expliquer le choix effectué au final. Finalement, comment le choix est-il pris si les cibles ont la même valeur, mais que celle-ci provient de facteurs différents? La tâche donne aux cibles deux caractéristiques. Premièrement, la luminosité de la cible augmente avec sa valeur, ce qui peut induire un phénomène de *pop-out* qui serait traité par la voie dorsale. Deuxièmement, une barre sur les cibles a différentes valeurs qui doivent être apprises par le singe selon son orientation, ce qui doit probablement passer par la voie ventrale. Certains essais de la tâche mettent en jeu un conflit entre ces deux caractéristiques, une condition qui est le plus susceptible de mettre en évidence les différences de traitement des deux régions.

La question de la latence de la prise de décision dans le PPC vs le PMd est le mieux étudiée en enregistrant le plus grand nombre possible de neurones de chaque région, pour déterminer ceux qui sont reliés à la décision le plus tôt. C'est la raison pour laquelle les réseaux à électrodes mobiles ont été choisis, et l'analyse de la décharge de ces neurones est le thème du projet doctoral d'Ayuno Nakahashi, une collègue du laboratoire qui a

travaillé sans relâche pendant de nombreuses années pour recueillir les données présentées ici.

Mon projet de recherche consistait à extraire le plus d'information possible de ces données en analysant leur volet LFP, et ainsi maximiser l'utilisation des ressources du laboratoire. L'objectif ultime est de tester l'hypothèse que les décisions motrices sont prises par l'atteinte d'un consensus distribué à travers les différentes aires cérébrales impliquées dans les mouvements et le traitement des données qui mènent à ce choix de mouvement. Ceci est à l'inverse de l'hypothèse classique qu'un exécutif central prend toutes les décisions avant de les relayer au système moteur, en comparant le déroulement temporel de l'activité du PPC et du PMd dans différents contextes de choix. Les détails de la tâche, du matériel et des manipulations des données utilisés pour y parvenir sont décrits dans la prochaine section.

Chapitre 2 – Matériel et méthodes

1. Tâche expérimentale : un libre choix à deux caractéristiques

1.1.Objectif

Nous appelons la tâche utilisée ici un libre choix à deux caractéristiques (« *dual feature free-choice task*. ») Elle a été développée spécifiquement par le laboratoire du docteur Cisek dans le cadre du projet doctoral d’Ayuno Nakahashi.

La tâche a pour but de dissocier le traitement de l’information de type ascendante (« *bottom-up* ») de celui de l’information de type descendante (« *top-down*. »). Pour ce faire, elle demande de faire un choix entre des cibles à deux caractéristiques : une donnant de l’information descendante et l’autre, de l’information ascendante. Nous les surnommerons « caractéristique BU » – où BU signifie *bottom-up*, ou ascendant – et « caractéristique TD » – où TD signifie *top-down*, ou descendant. L’une comme l’autre peut prendre trois valeurs, pour un total de 9 combinaisons possibles.

Dans la plupart des essais, deux cibles sont présentées au sujet, qui peut choisir librement laquelle atteindre. Chaque cible a une valeur dictée par ses caractéristiques, et le sujet reçoit une récompense proportionnelle à cette valeur lorsqu’il choisit une cible. Dans certains essais (les types d’essais sont définis en détail à la section 1.4), une cible a un score plus élevé que l’autre, ce qui rend son choix avantageux pour le sujet – il reste cependant libre de choisir la cible à plus basse valeur. Dans d’autres essais, les deux cibles sont identiques, et le choix ne change rien pour le sujet. D’autres essais encore comportent deux cibles ayant le même score, mais pour des raisons différentes : l’une a un score élevé à

la caractéristique BU et un score faible à la caractéristique TD et l'autre, l'inverse. Dans de tels essais, le sujet aura la même récompense peu importe son choix. On pourra cependant enregistrer ce qui se passe dans son cerveau pour le mener à choisir une cible par rapport à l'autre. C'est ainsi que la tâche dissocie le traitement de l'information ascendante de celui de l'information descendante.

1.2. Déroulement d'un essai

Le sujet effectue la tâche à l'aide d'une poignée verticale qui glisse entre un miroir et une tablette digitale. La manette contient un stylet qui contrôle un pointeur grâce à la tablette digitale (CalComp IV, 125Hz). Le sujet voit le pointeur bouger dans un écran situé au-dessus du miroir, ce dernier étant placé de façon que, du point de vue du sujet, le pointeur suive fidèlement les mouvements de la poignée. Ce pointeur est l'une des deux composantes de l'interface qui demeurent visibles tout au long de la tâche. La seconde est un point de fixation visuelle rouge, situé au centre du champ visuel du sujet.

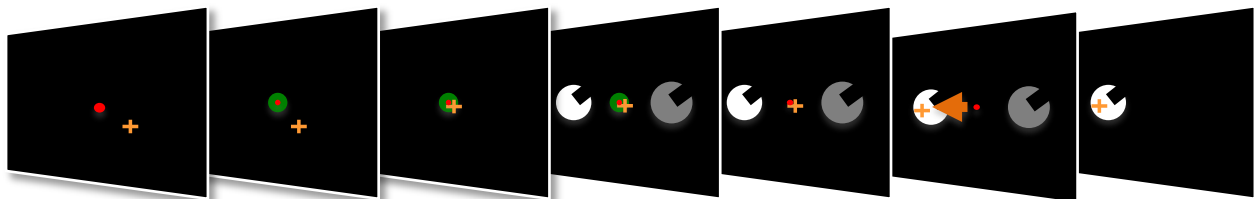


Figure 3. – Déroulement d'un essai. Un point de fixation visuel demeure au centre de l'écran à tout moment. Au début des essais, un indice entoure le point de fixation pour indiquer au singe d'y amener son pointeur (croix jaune). Après un délai, une à deux cibles apparaissent. Le signal GO (disparition de l'indice central) survient après un autre délai, et l'une ou l'autre des cibles peut alors être choisie en l'atteignant avec le pointeur. Le sujet reçoit ensuite une récompense proportionnelle à la valeur de la cible choisie.

Le début d'un essai est indiqué par l'apparition d'un disque vert autour du point de fixation. L'essai commence uniquement lorsque le sujet décide d'amener la poignée à ce disque. Il doit maintenir son regard sur ce point central tout au long de l'essai, sans quoi ce dernier est annulé et aucune récompense n'est attribuée. Il doit aussi garder son pointeur sur le disque vert jusqu'à ce qu'un signal lui indique de bouger.

Une fois que le regard et la poignée sont au centre, un délai de 700 ms +/- 400ms précède l'apparition d'une ou deux cibles telles que décrites dans la section suivante. Les cibles sont toujours placées à 140 pixels (environ 10 degrés visuels) du point de fixation central, vers la gauche ou la droite dans le cas des essais à une cible, ou des deux côtés pour tous les autres types d'essais (voir section suivante). La tâche comporte uniquement ces deux directions (et non les huit retrouvées dans de nombreuses tâches de mouvement d'atteintes similaires depuis Georgopoulos (1982) afin de limiter le nombre de variables, et ainsi le nombre de conditions possibles.

Après l'apparition des cibles, le sujet doit demeurer immobile pendant un délai d'une durée imprévisible – entre 650 et 1350 ms. Il s'ensuit le signal GO : la disparition du disque vert autour du point de fixation central communique au sujet qu'il peut commencer un mouvement d'atteinte vers une des cibles avec la poignée. L'autre cible disparaît alors, et le sujet reçoit une récompense liquide d'un nombre de gouttes proportionnel à la valeur de la cible choisie. Le mécanisme de distribution des récompenses fait un clic à chaque goutte distribuée, ce qui ajoute une composante auditive à la récompense : plus de clics signifient une plus grande valeur.

1.3. Les cibles

Les cibles sont présentées sur un écran noir. Elles ont la forme d'un disque gris ou blanc sur lequel une barre noire suit un rayon, du centre à la circonférence. La luminosité du disque (gris foncé, gris pâle ou blanc) constitue la caractéristique BU de la cible; l'orientation de la barre (dans le quadrant supérieur, vers le bas ou dans le quadrant supérieur gauche) constitue sa caractéristique TD. La luminosité donne de l'information ascendante puisque

plus la cible est pâle, plus elle est saillante par rapport au fond noir sur lequel elle apparaît. L'orientation de la barre donne de l'information descendante puisque le sujet doit associer mentalement chaque orientation à sa valeur : contrairement à la luminosité, une orientation ne devrait pas attirer son attention plus qu'une autre.

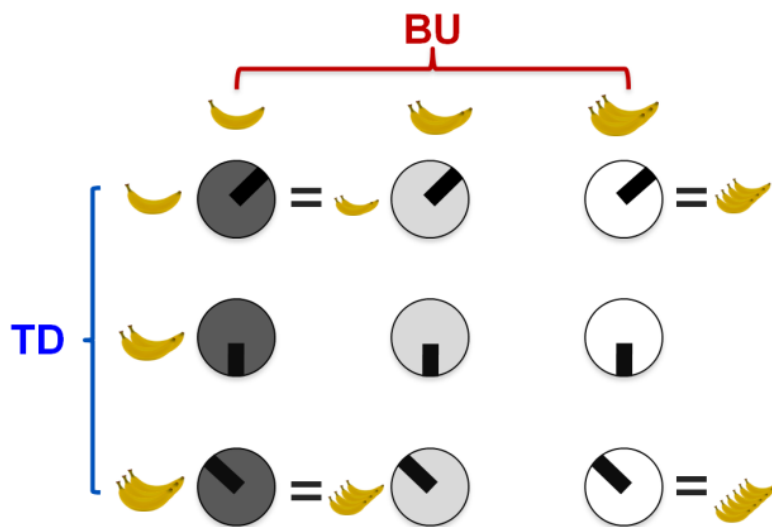


Figure 4. – Les cibles potentielles créées par la combinaison des deux caractéristiques. La valeur de la cible augmente avec la luminosité (caractéristique BU) et selon un code spécifique relié à l'orientation d'une ligne sur la cible (caractéristique TD.) Chaque banane représente une récompense sous forme d'une goutte de jus.

Chacune des deux caractéristiques peut prendre une de trois valeurs, chacune associée à un score de 1 à 3 points. Le score des deux caractéristiques de chaque cible est additionné pour lui donner un score total. Chaque cible a donc une valeur allant de deux à six points, selon ses caractéristiques. Pour la caractéristique BU, soit la couleur de la cible, les valeurs vont comme suit : gris foncé, 1 point; gris pâle, 2 points; blanc, 3 points. Pour la caractéristique TD, soit l'orientation de la barre, les valeurs sont les suivantes : barre dans le quadrant supérieur droit, 1 point; barre vers le bas, 2 points; barre dans le quadrant

supérieur gauche, 3 points. Une cible gris foncé avec une barre en haut à droite vaut donc 2 points; une cible blanche avec une barre vers le bas en vaut 5. De plus, une cible blanche avec une barre à droite a la même valeur (4 points) qu'une cible gris foncé avec une barre à gauche. Ceci permet de les présenter en même temps pour discerner les différences électrophysiologiques entre les essais où le sujet choisit une cible et ceux où il choisit l'autre.

1.4.Types d'essais

Les neuf cibles différentes qui sont utilisées dans la tâche de libre choix à deux caractéristiques induisent un problème majeur: trop de complexité. En effet, il y a 81 pairages possibles entre les 9 différentes cibles, plus 18 possibilités de cibles simples (chacune des cibles, présentée seule à gauche ou à droite.) Pour espérer obtenir suffisamment de données pour avoir une puissance statistique correcte, il est nécessaire de séparer ces 99 conditions en catégories.

Ce mémoire considère six catégories, appelées *conditions* ou *types d'essais* de façon interchangeable à travers ce travail. Les six conditions sont doublées lorsqu'on considère leur image miroir, où le même choix induit un mouvement dans la direction opposée. Il y a donc un total de douze types d'essais : six se terminant en un mouvement vers la gauche et six, vers la droite.

Les six conditions « principales » peuvent être divisées en deux types. Dans le premier type, le meilleur choix est défini par les cibles : soit une seule cible est présentée, soit une cible a une plus grande valeur que l'autre. Dans le second type, il n'y a pas de meilleur choix : les deux cibles ont la même valeur. Ces essais ne peuvent donc pas être catégorisés uniquement par les cibles présentées, mais sont plutôt divisés selon le choix du sujet. Cette distinction peut avoir un impact sur l'interprétation des données.

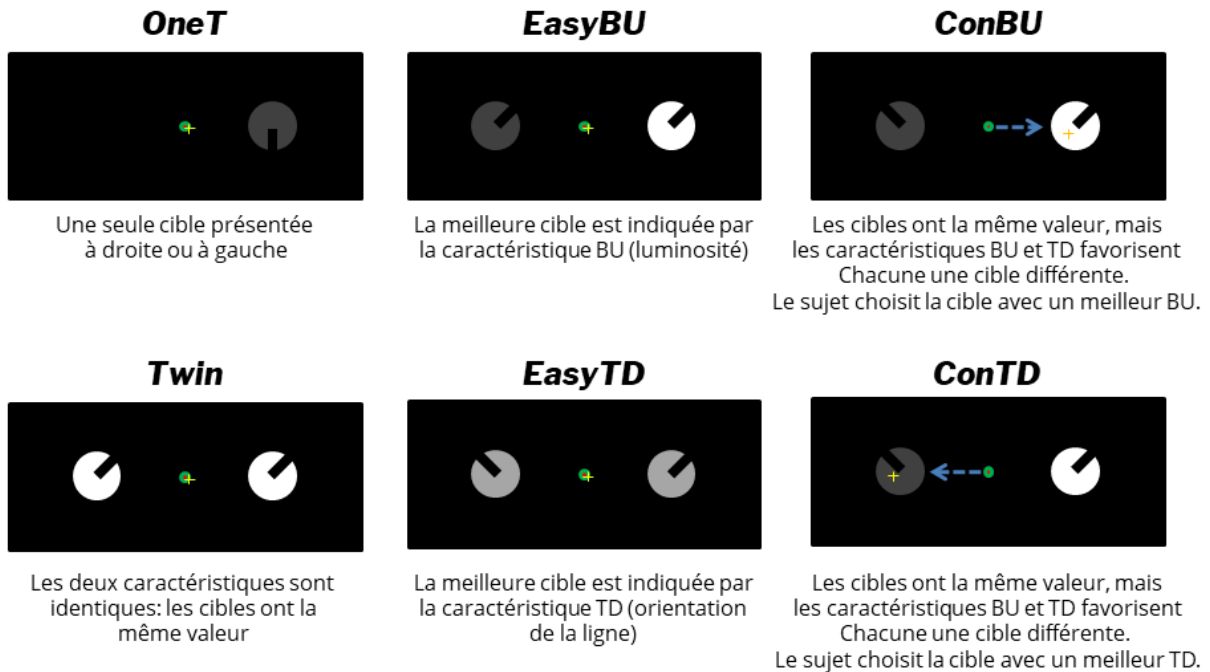


Figure 5. – Les types d’essais. Chacun peut être subdivisé selon que la cible choisie ait été celle de gauche ou de droite, auquel cas on ajoute un suffixe approprié au nom du type d’essai (*L* pour gauche et *R* pour droite).

Les types d’essais définis par leurs cibles sont les suivants :

1TL (one target, left) et 1TR (one target, right)

Essais à une seule cible à gauche/droite. Dans ces essais, une seule cible apparaît. Le seul choix du sujet est donc de l’atteindre. Les caractéristiques de la cible présentée ne sont pas considérées, mais sa position – à gauche ou à droite – l’est.

EasyBUL (easy, bottom-up, left) et EasyBUR (easy, bottom-up, right)

Essais à choix facile ascendant à gauche/droite. Dans ces essais, deux cibles différentes sont présentées. L’une d’elles a une plus grande valeur que l’autre parce que sa caractéristique ascendante (la luminosité) est meilleure; les deux cibles ont la même caractéristique descendante. Le sujet est libre de choisir quelle cible atteindre, mais l’une d’elles lui vaudra une plus grande récompense. Les essais sont divisés selon la position de la meilleure cible.

EasyTDL (easy, top-down, left) et EasyTDR (easy, top-down, right)

Essais à choix facile descendant à gauche/droite. Ces essais comprennent deux cibles dont les caractéristiques ascendantes sont identiques. Cependant, l'une d'elle a une caractéristique descendante (l'orientation de la ligne) de plus grande valeur que l'autre, lui conférant ainsi un meilleur total. Ces essais sont divisés selon que cette meilleure cible soit celle de gauche ou de droite.

Les types d'essais définis par le choix du sujet sont les suivants :

TwinL (twin, chose left) et TwinR (twin, chose right)

Essais jumeaux, choix à gauche/droite. Dans ces essais, deux cibles identiques sont présentées. D'essai en essai, plusieurs types de cibles peuvent survenir, mais elles sont toujours jumelles. Il n'y a pas de meilleur choix, le sujet peut donc choisir une cible ou l'autre librement. Les essais sont divisés selon que la cible choisie soit à gauche ou à droite.

ConBUL (conflict, chose bottom-up, left) et ConBUR (conflict, chose bottom-up, right)

Essais en conflit, choix ascendant à gauche/droite. Ces essais comprennent deux cibles de même valeur, mais – contrairement aux essais jumeaux – différentes. Une cible a une caractéristique ascendante de grande valeur et une caractéristique ascendante de faible valeur; l'autre cible a des caractéristiques inverses. Par exemple, la cible de droite peut être blanche avec une ligne vers le haut à droite (3 points BU et 1 point TD, voir section la 1.3 décrivant les cibles) tandis que la cible de gauche est gris foncé avec une ligne vers le haut à gauche (1 point BU et 3 points TD). Les deux cibles ont donc le même score mais pour des raisons opposées, et le sujet est libre d'atteindre la cible – et donc, la caractéristique – de son choix. Les essais en conflit à choix ascendant sont ceux où le sujet choisit la cible avec une plus grande luminosité et non celle qui présente une ligne plus profitable. Ils sont aussi divisés selon la position gauche/droite de cette cible. On peut plausiblement interpréter ce choix comme une priorisation de l'information ascendante par rapport à l'information descendante : devant deux choix équivalents, le sujet décide de choisir celui qui est indiqué par une plus grande luminosité – l'information ascendante.

ConTDL (conflict, chose top-down left) et ConTDR (conflict, chose top-down right)

Essais en conflit, choix descendant à gauche/droite. Tout comme les essais en conflit à choix ascendant, cette catégorie d'essai comporte deux cibles différentes mais de valeur identique. L'une d'elle prend la plupart de sa valeur de sa caractéristique ascendante; l'autre, de sa caractéristique descendante. Les essais en conflit à choix descendant sont ceux, parmi les essais décrits précédemment, où le sujet choisit la cible à la meilleure caractéristique descendante. Ils sont aussi divisés selon la position de cette cible, à gauche ou à droite. À l'inverse des essais à choix descendant, on peut interpréter ce choix comme une priorisation de l'information descendante par rapport à l'information ascendante.

1.5. Contrôles

La tâche de libre choix à deux caractéristiques a pour objectif de discerner des entre le traitement de l'information ascendante et descendante en comparant des essais où l'information priorisée est ascendante ou descendante. Cependant, il est impossible de s'assurer que le signal enregistré dans un site cortical est dû à un phénomène si précis sans le comparer à plusieurs contrôles. Heureusement, la diversité de types d'essais de la tâche permet une multitude de tels contrôles.

Premièrement, on peut comparer le signal provenant d'essais à une cible à gauche et à droite. Ceci peut permettre de visualiser des différences entre un mouvement dans chaque direction en l'absence de choix. Ensuite, on peut comparer entre les essais jumeaux à gauche et à droite

1.6. Sujet

La tâche décrite dans cette section a été conçue pour être effectuée par des primates non-humains. Les données présentées dans ce travail proviennent d'un seul sujet, un macaque

Rhésus mâle adulte de 10 kg. Le macaque avait 3 ans lorsqu'il a commencé à apprendre la tâche, qu'il a continué à effectuer jusqu'à ses 10 ans.

Le sujet a appris la tâche sous la supervision attentive d'Ayuno Nakahashi dans le cadre de ses études doctorales, avec un support important de Marie-Claude Labonté, technicienne de laboratoire. Elles ont aussi effectué l'acquisition des données (voir section 2.) Le sujet a d'abord appris à se tenir dans une chaise à primates, puis à manipuler le pointeur avec la poignée. Il a ensuite appris à amener la poignée au disque vert lorsqu'il apparaît, puis à atteindre les cibles.

2. Enregistrement

2.1. Méthodes

Pendant que le sujet exécute la tâche, son activité électrophysiologique est enregistrée à l'aide de deux réseaux d'électrodes de 32 canaux chacun. L'un d'eux est placé dans le cortex prémoteur dorsal (PMd) et l'autre, dans le cortex pariétal postérieur (PPC.) La profondeur de chaque électrode peut être individuellement modifiée à l'aide d'un tournevis spécial.

2.2. Réseaux d'électrodes *Gray Matter*

Le matériel d'enregistrement a été choisi pour fonctionner avec l'outil de choix de cette étude : deux réseaux de 32 électrodes individuellement mobiles conçus par Gray Matter Research (Modèle SC32).

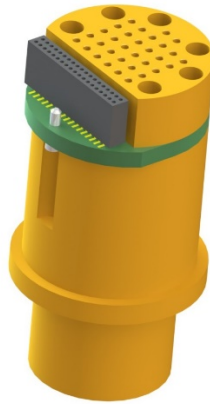


Figure 6. – Un modèle 3D d'un réseau Gray Matter Research SC32 (Gray Matter Research).

Le système est conçu pour être implanté de façon chronique dans une chambre d'enregistrement tubulaire. Entre les sessions d'enregistrement, un couvercle protecteur est vissé à cette chambre, protégeant à la fois le système et l'animal. Chaque électrode peut être déplacée verticalement à l'aide d'un tournevis conçu spécifiquement pour cet usage. Le pas des vis est ajusté pour permettre de contrôler avec précision la profondeur de chaque électrode selon le nombre de tours effectués à l'aide du tournevis : 1 tour enfonce l'électrode de 0.125mm dans le cortex, et le tournevis est marqué de façon à permettre de noter l'avancement avec une précision allant jusqu'au quart de tour, ce qui permet de déplacer les électrodes d'une distance minimale de 6,25 microns. Les électrodes sont couplées par circuit imprimé à un connecteur dans le système.

Les réseaux *Gray Matter Drives* implantés chroniquement sont particulièrement utiles puisqu'ils offrent une combinaison des avantages de plusieurs techniques d'enregistrement qui sont normalement incompatibles, tels les microdescendeurs et les réseaux d'électrodes implantés de façon chronique.

En effet, tout comme avec un microdescendeur classique implanté de façon aiguë à chaque session d'enregistrement, les réseaux Gray Matter permettent de choisir avec précision la profondeur d'enregistrement. Contrôler les électrodes permet de cibler des cellules unitaires en variant la profondeur jusqu'à atteindre un haut niveau d'isolement du signal. De plus, si

on décide qu'une cellule précédemment isolée n'est plus la meilleure cible d'enregistrement (par exemple, si elle ne répond pas aux stimuli étudiés ou qu'assez de données ont été récoltées), il est possible de descendre l'électrode plus profondément et espérer trouver un autre neurone.

Une telle flexibilité ne peut être obtenue avec un réseau statique de type Utah Array. Ceux-ci ont cependant d'autres avantages importants, dont la capacité d'enregistrer de nombreux canaux simultanément en demandant moins de travail au quotidien de la part de l'expérimentateur, puisqu'il n'y a pas besoin de remplacer le système et chercher de nouvelles cellules à chaque session d'enregistrement. Les réseaux statiques permettent aussi de reprendre l'enregistrement au même endroit – et même sur les mêmes neurones – pour plusieurs sessions, ce qui est impossible si les électrodes doivent être retirées. Ces avantages des réseaux statiques sont partagés avec les réseaux Gray Matter, dont les nombreuses électrodes demeurent en place entre les sessions d'enregistrement tout en gardant la possibilité d'être déplacées au besoin.

2.3. Chaîne de signal

Une fois capté par les électrodes des réseaux SC32, le signal électrophysiologique est traité par une variété d'appareils avant d'être enregistré. L'ensemble de la chaîne de signal est énuméré dans le tableau I.

Les deux réseaux SC32 sont connectées au préamplificateur (*headstage*) à l'aide d'un adaptateur personnalisé muni d'un câble à ruban en Y (Omnetics SCA64-FLEX-OMN). Cet adaptateur permet de relier le *headstage* au connecteur normalement incompatible présent sur les systèmes de réseaux, et de connecter les deux réseaux à 32 canaux placés dans deux aires distinctes du cortex à un seul préamplificateur à 64 canaux.

Tableau 1. – Appareils utilisés dans la chaîne de signal de l'enregistrement

Type d'appareil	Modèle
Réseaux d'électrodes	Gray Matter SC32
Adapteur de connecteurs	Omnetics SCA64-FLEX-OMN
Préamplificateur <i>headstage</i>	TDT ZIF-Clip ZD64 <i>64-channel digital headstage</i>
Câble menant à l'amplificateur	TDT ZD-CBL64 <i>64-channel digital headstage cable</i>
Amplificateur	TDT PZ5 <i>64-channel digitalizer amplifier</i>
Processeur externe	TDT RZ2 <i>Bioamp Processor</i>
Logiciel de visualisation et d'enregistrement	TDT Synapse

Le préamplificateur de tête (*headstage*, modèle TDT ZIF-Clip) agit comme une entrée dans le système d'enregistrement de Tucker Davis Technologies (TDT) utilisé pour le reste de la chaîne de signal. Il permet de s'assurer que le signal de faible amplitude capté par les électrodes soit amplifié une première fois afin d'être transmis fidèlement le long du câble (TDT ZD-CBL64) menant à l'amplificateur. En l'absence d'un tel appareil situé le plus près possible du signal d'origine, le signal risquerait d'être contaminé par du bruit électrique capté par le câblage, ou pourrait être perdu à cause de la résistance du câble.

L'amplificateur (modèle TDT PZ5) a pour fonction d'augmenter le gain du signal pour s'assurer de garder les subtilités qu'il contient lors de la digitalisation. Ce modèle est aussi muni d'une batterie qui permet de l'isoler complètement du circuit électrique mural, qui est une source importante de bruit à 60Hz dû à la nature du courant alternatif. L'amplificateur utilisé ici a aussi la fonction de digitaliseur : il échantillonne à très haute fréquence (jusqu'à 24414.063 Hz) le signal électrique analogique provenant des électrodes afin qu'il puisse être utilisé par un ordinateur. Cette haute fréquence permet de mesurer avec précision le moment où les potentiels d'action surviennent. Ce signal est ensuite sous-échantillonné à 1017.252624511719 Hz pour l'enregistrement du signal LFP.

Le processeur (modèle TDT RZ2) filtre et traite le signal digitalisé avant de le transmettre à l'ordinateur d'acquisition. C'est ici que le signal à large bande est divisé pour obtenir les LFP

(basses fréquences, de 10 à 100Hz) et les potentiels d'action (hautes fréquences, 500Hz et plus.)

3. Analyses des données

3.1. Organisation des données

L'analyse des données utilisées dans le cadre de ce mémoire représentait un défi. En effet, l'enregistrement à l'aide des réseaux de *Gray Matter* avait comme objectif de maximiser le nombre de neurones dont la réponse reflétait la décision dans la tâche. Ce processus nécessitait de déplacer les électrodes très fréquemment pour tenter de trouver des neurones, ce qui résulte en de très nombreux sites d'enregistrement. Un enregistrement ayant pour objectif l'optimisation des données LFP aurait plutôt gardé les électrodes immobiles, dans des régions d'intérêt, pendant toute la durée de l'expérimentation. Il m'a donc fallu être créatif dans les analyses, entre autres sur le point de l'organisation des données.

Les signaux LFP diffèrent des signaux de décharge neuronale puisqu'ils dépendent de tout le tissu environnant plutôt que d'une cellule spécifique (Buzsáki et al., 2012). Comme le laboratoire est expérimenté dans l'analyse de potentiels d'actions mais pas de LFP, il fallut développer des outils pour analyser les données par site d'enregistrement plutôt que par neurone.

Sites d'enregistrement fusionnés

Par défaut, les données étaient sauvegardées en assumant que pour chaque électrode dans le cerveau, chaque session d'enregistrement représentait un nouveau site d'enregistrement. J'ai donc développé un système de fusion des sites d'enregistrement basé sur la profondeur

des électrodes. Si une électrode ne change pas de profondeur entre deux séances d'enregistrement subséquentes, les deux sites sont fusionnés. Ce processus se poursuit pour les séances suivantes jusqu'à ce que l'électrode soit déplacée. La position des électrodes enregistrées dans chaque chambre d'enregistrement est illustrée à la figure 7.

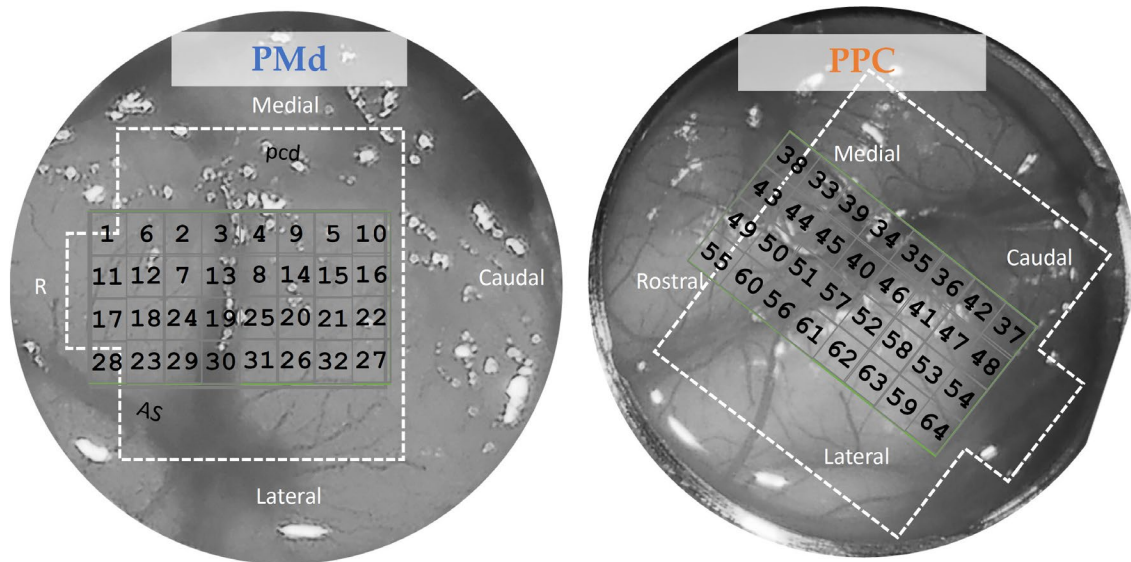


Figure 7. – Emplacements des électrodes dans les deux régions du cerveau enregistrées. À gauche, les canaux dans le cortex prémoteur dorsal (PMd). À droite, les canaux dans le cortex pariétal postérieur, qui sont situés de part et d'autre du sillon intrapariétal. Chaque chambre d'enregistrement contient 32 électrodes dont la profondeur peut être contrôlée indépendamment.

J'ai préféré cette classification des sites fusionnés par profondeur *uniquement pour les enregistrements consécutifs* à une séparation seulement par profondeur pour éviter de fusionner des sites qui seraient enregistrés par la même électrode à la même profondeur, mais à plusieurs semaines, voire plusieurs années d'intervalle. Comme il est possible que le milieu autour de ce point ait changé entre temps, il était préférable de considérer ces sites comme distincts.

La fusion de sites d'enregistrement permet d'obtenir plus de données pour une même analyse, ce qui améliore leur robustesse. Dans l'ensemble de ce mémoire, « site d'enregistrement » et « site » font référence à des sites fusionnés.

Au moment d'écrire ces lignes, vingt sites d'enregistrement fusionnés sont inclus ici : dix sont situés dans le PPC et dix autres, dans le PMd,

Régions d'intérêt fusionnées

Pour simplifier les analyses, nous avons choisi de grouper les sites d'enregistrement par régions d'intérêt. Nous avons défini les régions d'intérêt en comparant les emplacements estimés des électrodes aux résultats d'imagerie par IRM structurel pris avant l'implantation des réseaux d'électrodes. En combinant ces données à la profondeur des électrodes, nous avons pu déterminer comment séparer les sites d'enregistrement fusionnés.

Trois régions d'intérêt ont été étudiées : le PMd rostral, le PMd caudal et le PPC profond. La division du cortex prémoteur a été définie selon les données voulant que le PMd contienne un gradient rostro-caudal de cellules à propriétés différentes (Crammond and Kalaska, 2000; Cisek and Kalaska, 2005). Il est donc probable que des populations distinctes se trouvent à chaque extrémité de la chambre d'enregistrement. La dernière région est le PPC profond. Nous avons choisi de concentrer nos recherches aux parties profondes du PPC puisque nous étudions la réaction cérébrale pendant le délai entre l'apparition des cibles et le signal GO, et que cette partie du cortex pariétal postérieur est particulièrement active dans ce contexte (Burbaud et al., 1991). C'est de plus la partie du PPC la plus interreliée au PMd (Johnson et al., 1996), et donc celle qui est du plus grand intérêt pour répondre à notre question. Les définitions des quatre régions d'intérêt sont résumées au tableau 2.

Tableau 2. – Définition des régions d'intérêt pour la fusion des sites d'enregistrement.

Région d'intérêt	No. de canaux*	Profondeur dans le cortex (mm)	Définition
PPC profond	39	10.4375	Enregistrements profonds avec le réseau implanté dans le PPC
	39	10.5313	
	40	12.5000	
	43	9.5000	
	45	9.8430	
	49	10.7813	
	50	9.6875	
	55	10.7813	
	60	8.4688	
PMd rostral	11	7.9688	Les trois rangées d'électrodes les plus rostrales du réseau implanté dans le PMd
	17	9.5313	
	29	2.9688	
	29	7.3438	
PMd caudal	15	2.4375	Les quatre rangées d'électrodes les plus rostrales du réseau implanté dans le PMd
	26	4.5000	
	25	3.5938	
	31	7.6250	

*Pour une meilleure idée de l'emplacement des canaux dans le cortex, voir la figure 7.

3.2. Analyses de séries temporelles par *multitaper*

Les LFP : un signal fréquentiel

Un signal LFP, qui prend la forme d'une série temporelle d'échantillons enregistrés un à la suite de l'autre, à intervalle constant, par une électrode placée dans un cerveau, ne se fait pas rendre justice simplement en traçant ces échantillons sur un graphique. En effet, le contenu fréquentiel de ce signal – combien chaque fréquence d'oscillations influence l'allure finale de la courbe – contient autant d'information que le signal brut (Cohen, 2014), mais est souvent bien plus facile à interpréter. De nombreux phénomènes sont observables dans une bande de fréquence limitée. Par exemple, il est bien connu que le cortex moteur

montre une baisse de puissance dans la bande bêta avant un mouvement (Kilavik et al., 2013).

La méthode classique pour obtenir le contenu fréquentiel d'une série temporelle est la transformée de Fourier, le plus souvent à l'aide de l'algorithme de transformée de Fourier rapide mieux connu sous l'acronyme anglais FFT, pour *Fast Fourier Transform*. Tant que le signal transformé répond à certains suppositions, par exemple qu'il s'agit d'un signal périodique et stationnaire (la transformée assume qu'on lui passe un signal qui se répète à l'infini dans le temps, sans dériver sur l'axe des ordonnées), on peut obtenir un spectre qui indique l'intensité de chaque fréquence dans le signal. Cette méthode n'a cependant pas de résolution temporelle puisqu'elle donne la puissance de chaque fréquence dans l'entière du signal. Il faut donc la modifier pour permettre d'observer l'évolution de la puissance de différentes fréquences à travers le temps.

Le fenêtrage de données

Une bonne façon d'obtenir le décours temporel du spectre fréquentiel est de faire une FFT sur une courte fenêtre de temps coulissante. Cette approche est accomplie en choisissant une largeur de fenêtre appropriée, en calculant le spectre du signal dans cette fenêtre temporelle, puis en déplaçant la fenêtre d'un pas prédéfini sur le signal. On recommence ensuite ces étapes $n - 1$ fois, jusqu'à atteindre la fin du signal. On a alors entre les mains n spectres fréquents, chacun représentant le signal pendant une fenêtre de temps centrée sur un point. En plaçant chaque spectre côte à côte sur un axe des abscisses représentant le temps auquel chacun correspond, on obtient un spectrogramme, ou représentation temps-fréquence. L'axe des ordonnées représente les fréquences, et la puissance de chaque fréquence à chaque moment est traduite à l'aide d'un code de couleur.

La largeur de la fenêtre doit être choisie en fonction des résolutions fréquentielle et temporelle désirées. D'abord, on doit choisir une fenêtre qui permet de mesurer les fréquences désirées, en tenant compte de la fréquence de Nyquist. Dans notre cas, les fréquences d'intérêt allaient jusqu'à 100Hz, une décision qui a été prise après l'analyse sommaire de résultats préliminaires. Par ailleurs, les fenêtres avaient une largeur de 200ms. La règle de Nyquist indique que l'on doit avoir au moins la moitié d'une oscillation dans la fenêtre du signal pour pouvoir la détecter. Par précaution, nous avons utilisé comme

borne fréquentielle inférieure la plus basse fréquence dont deux oscillations complètes entrent dans nos fenêtres de 200ms: il s'agit ici de 10Hz. Par conséquent, nous avons utilisé une bande de 10 Hz à 100 Hz dans les analyses. Pour maximiser la résolution temporelle, nous avons décidé de déplacer les fenêtres d'un pas de 10ms entre chaque fenêtrage, ce qui menait à un chevauchement important, et permettait de bien voir l'évolution du signal.

La méthode *multitaper* et la boîte à outils *Chronux*

Pour améliorer la résolution de la fenêtre mobile, nous avons utilisé la méthode *multitaper* (Thomson, 1982), telle qu'implémentée dans la boîte à outils *Chronux* (Mitra, 2007), développée pour l'environnement MATLAB (voir le site www.chronux.org).

Cette méthode utilise plusieurs types de fenêtres mobiles, la séquence discrète de sphéroïdes prolates, ou fenêtres de Slepian (Slepian, 1978). Ces fonctions ont une largeur temporelle qui suit la largeur de la fenêtre choisie, et sont nulles en tout autre point. Leur caractéristique principale est qu'elles sont toutes orthogonales. Utiliser ces fenêtres concentre le contenu fréquentiel obtenu, ce qui peut limiter le signal à hautes fréquences (Percival and Walden, 1993). En multipliant chaque partie du signal par des courbes de Slepian avant de procéder au FFT sur chaque fenêtre, on peut donc extraire une meilleure estimation du spectre qu'avec une simple fenêtre carrée.

À l'inverse d'une fenêtre carrée, les fenêtres de Slepian tendent aussi progressivement vers leurs extrémités nulles, ce qui évite des artéfacts de bords qui risquent de survenir en coupant un signal brusquement. Ces artéfacts surviennent parce que tout changement brusque d'un signal est reflété dans le spectre de ce dernier comme une grande quantité de signal à hautes fréquences.

À un certain point, rajouter des fenêtres de Slepian additionnelles aux analyses *multitaper* devient problématique, puisqu'elles vont aller extraire des fréquences différentes de la bande de 5 à 100 Hz qui nous intéresse. Nous avons donc gardé le nombre de fenêtres par défaut recommandé par la boîte à outils *Chronux*, avec 5 fenêtres.

La boîte à outils *Chronux* requiert 6 paramètres spécifiques, passés à l'aide d'une structure MATLAB nommée *params*. Le premier, *tapers*, prend comme entrée un vecteur de deux entiers, le premier représentant le produit entre le temps et la largeur de bande, et le second

représentant le nombre de fenêtres de Slepian à utiliser. Le deuxième, F_s , est la fréquence d'échantillonnage utilisée par les données. Le troisième, f_{pass} , indique les bornes inférieure et supérieure des fréquences à analyser. Le quatrième, pad , permet plusieurs façons de *rembourrer* les données avec des zéros de chaque côté, ce qui permet un traitement plus lisse. Le cinquième, err , permet de choisir à la fois la méthode de calcul de l'erreur autour des spectres et le seuil critique α à partir duquel on considère une différence significative. Finalement, *trialave* permet de choisir si on préfère garder les données des essais traités ou les moyenner. En plus de la structure `params`, *Chronux* requiert une option nommée *movingwin*, qui spécifie la taille des fenêtres mobiles utilisées, et le pas entre le début de chaque fenêtre.

Les valeurs que nous avons utilisé pour ces paramètres sont les suivantes : $tapers=[3, 5]$; $F_s=1017.252624511719$; $f_{pass}=[10, 100]$; $pad=3$; $err=[1, 0,001]$ et *trialave*='y', ainsi que *movingwin* = [0.1, 0.01].

Analyses statistiques des spectrogrammes

Les représentations temps-fréquence obtenus à la suite des analyses *multitaper* comportent une grande quantité d'information, mais une partie importante du projet consistait à comparer les spectrogrammes obtenus lors de différents types d'essais. Il fallait donc une analyse statistique qui permette de visualiser les parties de deux spectres dont les différences étaient statistiquement significatives. La boîte à outils *Chronux* entre en jeu ici encore.

En effet, dans la création des spectres à l'aide du signal de nombreux essais, *Chronux* permet d'obtenir des intervalles de confiance de plusieurs façons différentes. La première est un calcul de l'erreur théorique à l'aide de formules asymptotiques basées sur des modèles probabilistes, et la seconde est une estimation basée sur la méthode *Jackknife*. L'une comme l'autre permet de choisir un seuil de confiance dans lequel les résultats doivent demeurer. La première méthode a l'avantage d'être très rapide à calculer, mais risque d'être moins précise puisqu'elle applique simplement une formule prédéterminée aux données. La seconde permet d'obtenir une grande précision, mais son implémentation est extrêmement coûteuse en temps de calcul. En effet, pour chaque fenêtre de temps, elle calcule un intervalle de confiance en rejetant un essai à la fois, en comptant chacun des

cinq fenêtrages de Slepian comme un essai différent. Dans un contexte comme le nôtre où un très grand nombre d'essais est en jeu (parfois plus de 20000, avant la multiplication par cinq fenêtres) pour un assez grand nombre de conditions (16 conditions par emplacement analysé), la méthode *Jackknife* menait à un temps d'analyse impraticable. Nous avons malgré tout essayé cette méthode sur un échantillon d'essais, et les résultats obtenus étaient presque identiques à ceux obtenus en appliquant la méthode des erreurs théoriques aux mêmes données. Nous avons donc décidé d'utiliser cette dernière pour toutes nos analyses.

Ces erreurs sont utilisées de façon très simple lors de la comparaison des spectres. Les valeurs des intervalles de confiance sont comparées en chaque point temps-fréquence. Si les intervalles se chevauchent, les spectres ne sont pas considérés significativement différents en ce point. Si l'un des deux est plus haut que l'autre, la différence est positivement significative en ce point. Si le second spectre est plus haut que le premier, la différence est *négativement* significative en ce point. Il en résulte un masque à trois valeurs possibles : -1, 0, ou 1. Dans les figures, le résultat de la soustraction des spectres est affiché, et les bordures des masques associés sont superposées par-dessus.

3.3. Développement d'outils d'analyse spécifiques au laboratoire

Dans le cadre de mes travaux de maîtrise, j'ai été le premier étudiant du laboratoire à se concentrer uniquement sur les données LFP. Une partie importante de mes efforts est donc allée à développer des outils qui permettent de faire l'analyse de ce signal très différent des potentiels d'action pour lesquels les outils logiciels du laboratoire sont conçus. J'ai utilisé deux stratégies infructueuses avant de commencer à utiliser la boîte à outils Chronux, qui sont décrites ici.

Analyses conçues à la main

Mes premiers essais ont été de concevoir des outils d'analyses des LFP de toutes pièces, en utilisant des techniques établies.

J'ai d'abord programmé une analyse de cohérence de phase inter-essais (*Intertrial Phase Coherence*, ou *ITPC*) qui utilise des ondelettes complexes pour obtenir la phase de chaque fréquence à différents moments dans un essai, et qui mesure la proportion des essais qui ont une phase cohérente à chaque moment. Cette mesure était intéressante, mais difficile à interpréter et à utiliser pour comparer des conditions.

J'ai ensuite travaillé sur une analyse de calcul de la moyenne centrée sur les potentiels d'action (*Spike-triggered averaging*, ou *STA*), une méthode similaire à un calcul de potentiels évoqués, mais en centrant les signaux sur des potentiels d'action. Cette mesure ne permettait pas de facilement analyser le déroulement des essais. De plus, une grande partie de l'intérêt était de comparer les décharges d'une région aux potentiels d'action de l'autre région, mais le petit nombre de données enregistrées de façon simultanée entre les régions (les électrodes étaient souvent déplacées entre les sessions d'enregistrement) limitait son utilité dans le contexte de nos données.

Finalement, j'ai tenté de concevoir une analyse de cohérence entre les décharges et les potentiels d'action (*spike-field coherence*). Cette méthode mettait ensemble les deux précédentes, en comparant les phases des décharges à celles des LFP. Elle mettait aussi ensemble leurs limites, tout particulièrement les plus importantes : le manque de confiance en leur qualité.

En effet, la raison principale qui m'a fait abandonner la conception d'analyses à partir de zéro est que je n'avais pas confiance en leur fiabilité. Leur qualité dépendait entièrement de la profondeur de ma compréhension des méthodes, et chacune comprenait des subtilités qui m'échappent encore. Par ailleurs, il aurait par la suite fallu implémenter des analyses statistiques appropriées pour comparer différentes conditions avec ces méthodes, et ce problème se serait alors aggravé. J'ai donc décidé de mettre de côté les analyses faites à la main et de me concentrer sur des analyses provenant de boîtes à outils conçues avec soin par des professionnels.

Analyses à l'aide de FieldTrip

La première boîte à outils que j'ai utilisée pour les analyses était FieldTrip (Oostenveld et al., 2011). Cet outil très puissant, développé à l'institut Donders de l'université Radboud, aux

Pays-Bas, permet de faire de nombreuses analyses complexes sur des données EEG, MEG et d'électrophysiologie invasive telles que les nôtres.

Cependant, les fonctions de FieldTrip requéraient une structure très précise pour les données, qui découle de son utilisation plus fréquente pour les données non-invasives chez l'humain. En effet, les EEG et MEG enregistrent de nombreux canaux simultanément, toujours les mêmes et ce, à chaque session. Les données sont aussi obtenues dans un nombre relativement restreint de sessions d'enregistrement avec chaque sujet, ce qui simplifie la manipulation des données. À l'inverse, nos données provenaient de douzaines de sessions d'enregistrement, chacune avec les électrodes à des emplacements différents, auxquels elles demeurent pour un temps qui dépend de la qualité du signal de potentiels d'action qui est obtenu à chaque site et par les électrodes voisines. Cette distinction rendait l'utilisation de tous les outils d'analyse de FieldTrip extrêmement complexe.

J'ai malgré tout tenté de rapiécer nos données pour les faire fonctionner avec FieldTrip : après tout, la boîte à outils était extrêmement puissante et aurait pu nous permettre de faire de nombreuses analyses intéressantes. Cependant, après de nombreuses semaines à essayer en vain, j'en suis venu à la conclusion que FieldTrip n'était pas l'outil qu'il nous fallait.

Analyses à l'aide de Chronux

Après ces essais infructueux, j'ai commencé à utiliser la boîte à outils *Chronux* (Mitra, 2007). C'est celle qui a été utilisée pour concevoir les analyses utilisées dans ce mémoire.

Pour nos besoins, *Chronux* a plusieurs avantages par rapport à des analyses maison ou à *FieldTrip*. D'abord, elle est robuste, et conçue par un groupe qui a des années d'expérience dans l'analyse de données en séries temporelles. Elle a aussi été conçue par des neurophysiologistes qui s'attendent à ce qu'elle soit utilisée par d'autres neurophysiologistes dans des contextes de recherche variés, ce qui simplifie son utilisation dans notre cas. Les fonctions contenues dans *Chronux* sont aussi beaucoup moins complexes que celles de *FieldTrip*, qui contiennent le plus souvent plusieurs niveaux de tests automatiques et de corrections très pratiques pour des données EEG, mais difficiles à adapter pour notre problème de recherche. Finalement, *Chronux* fait ce dont nous avons besoin : obtenir des

spectrogrammes et les comparer entre eux. C'était donc le meilleur outil à adapter pour notre laboratoire.

J'ai développé un emballage autour de *Chronux* pour faciliter son usage dans le contexte du laboratoire de Paul Cisek. La tâche de décision libre à deux caractéristiques mène à un grand nombre de conditions, il fallait donc interfacer avec les outils logiciels déjà utilisés par les membres du laboratoire pour récupérer les données depuis la base de données. Il y a donc maintenant des fonctions pour récupérer les données selon un choix de critères, pour obtenir les spectrogrammes de ces données, pour comparer des spectrogrammes, et pour afficher les spectrogrammes ou les masques de leurs différences, le tout avec une syntaxe similaire aux outils déjà utilisés par le laboratoire et une documentation exhaustive.

Chapitre 3 – Résultats

1. Spectrogrammes

Deux types de figures sont présentés dans ce chapitre : les spectrogrammes, et les tracés par bande de fréquence. Nous commençons ici par décrire le premier type, en poursuivant avec une description des résultats qui y sont observables.

1.1. Description des figures

Description générale

La figure 8 montre les spectrogrammes de quatre types d'essais effectués: ceux où une seule cible apparaît soit à gauche ou à droite (OneTL et OneTR, en haut), et ceux où deux cibles identiques apparaissent et où le sujet choisit celle de gauche (TwinL) ou de droite (TwinR.) Chaque spectrogramme montre la puissance de chaque fréquence entre 10 et 100 Hz dans le signal LFP enregistré par les électrodes placées dans le cortex pariétal postérieur (PPC) lors du type d'essai indiqué sur le côté de la figure. Tel qu'indiqué par les barres de couleur, les couleurs plus claires (jaunes) dénotent de grandes puissances; les couleurs foncées (bleus) dénotent des puissances basses des fréquences du signal LFP à ce moment. La figure est formée de quatre quadrants – chacun composé d'un type d'essai – divisés par une croix – dont chaque branche est composée des comparaisons entre les types d'essais qui la bordent.

Ainsi, le quadrant du haut à gauche de la figure est composé de quatre spectrogrammes représentant les essais à une cible à gauche (OneTL) et le quadrant du bas à gauche est composé des essais à deux cibles jumelles où le sujet a choisi celle de gauche. La rangée du haut de chaque quadrant comprend deux spectrogrammes où la puissance à chaque fréquence est multipliée par cette dernière pour compenser l'effet $1/f$ des LFP (*One Over F*

compensation). La puissance à 20 Hz est multipliée par 20, celle à 30Hz est multipliée par 30 et ainsi de suite.

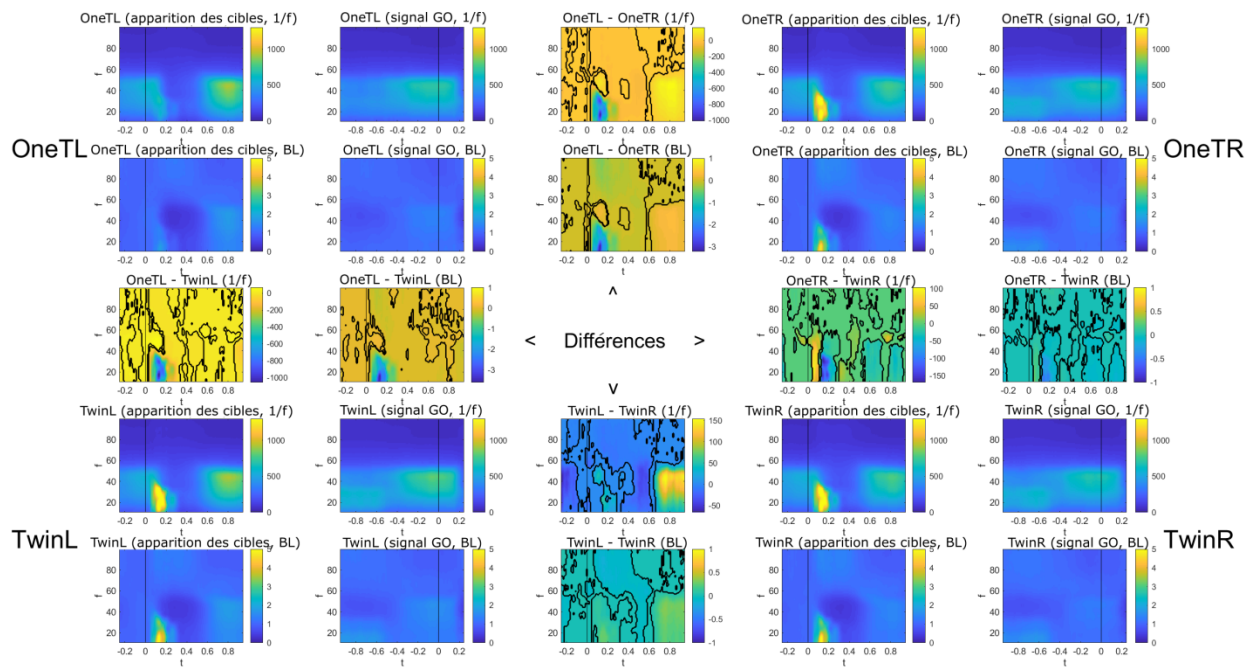


Figure 8. – Spectrogrammes des essais à une cible et à deux cibles identiques dans le cortex pariétal postérieur (PPC). Les quatre spectres du haut à gauche représentent les données des essais à une cible présentée à gauche, ceux du haut à droite, les essais à une cible présentée à droite, ceux du bas à gauche, les essais à deux cibles identiques où le sujet a choisi celle de gauche et ceux du bas à droite, les essais à cibles identiques où celle de droite est choisie. Les spectres de la croix centrale représentent la différence entre les types d'essais de chaque côté de la branche, avec les parties significatives entourées en noir. 1/f : spectres multiplies par chaque fréquence. BL, spectres normalises par la ligne de base des 200ms précédant t=0.

La rangée du bas de chaque quadrant montre la puissance divisée par la ligne de référence (*baseline*) constituée par la moyenne de puissance obtenue à chaque fréquence dans les 200ms précédant l'apparition des cibles. Le signal obtenu à cette fréquence pour toute la

durée des essais est ensuite divisé par cette référence. Tout signal apparaissant avant l'apparition des cibles, qui pourrait constituer un biais, est donc neutralisé. La même ligne de référence est utilisée pour le deuxième spectrogramme de la rangée.

Les colonnes de chaque quadrant sont composées d'un spectrogramme centré sur l'apparition de la/des cible(s) (apparition des cibles = 0s, ligne verticale), et un centré sur le signal GO (GO = 0s, ligne verticale). Puisque le délai entre ces deux points de repère varie entre les essais, le chevauchement des spectrogrammes des deux colonnes n'est pas fixe.

La comparaison des spectrogrammes utilise l'erreur autour de chaque spectre pour déterminer si la différence est significative. La création de chaque spectre implique un grand nombre d'essais; l'erreur théorique autour de la moyenne de ces essais est comparée pour déterminer la significativité. Si la différence entre deux conditions est assez grande pour que l'erreur autour des spectres ne coïncide pas, elle est considérée comme significative. Les parties significatives des différences sont entourées par des lignes noires, et les parties non significatives des spectres de différences sont composées d'une couleur unie équivalente à zéro sur la barre de couleur adjacente.

Finalement, les spectrogrammes qui composent la croix entre les quadrants représentent les différences entre les spectrogrammes. Chaque branche de la croix est composée de deux figures : une qui représente la différence entre les spectres avec compensation de l'effet $1/f$, et une qui représente la différence entre les spectres avec division par la ligne de base. Seuls les spectres centrés sur l'apparition des cibles sont comparés.

Spectrogrammes

Les spectrogrammes de la figure 8 montrent le patron que suivent toutes les données. Le signal est composé de trois bandes de fréquences principales : alpha, bêta et gamma. Ces bandes de fréquences peuvent changer quelque peu d'un organisme modèle à un autre, d'un individu à un autre, et selon les modes d'analyse utilisés. Les définitions de bandes utilisées ici sont différentes de celles utilisées le plus souvent dans la littérature. Le raisonnement derrière divergence est expliqué en détails à la section 1 du chapitre 4, *Discussion*, de ce mémoire. Brièvement, nous avons choisi de définir les bandes selon les positions des phénomènes observés dans la littérature plutôt que strictement par fréquences.

La première de ces bandes est la bande alpha, qui est composée des plus basses fréquences représentées sur les spectrogrammes. Les essais à deux cibles et à une cible à droite montrent un jaillissement d'activité important dans la bande alpha, entre 100 et 200 ms après l'apparition des cibles. Il s'agit ici des fréquences entre 10 et 30 Hz.

La bande bêta est composée des fréquences plus élevées que la bande alpha. Une caractéristique bien connue de la bande bêta est la suppression associée au mouvement (Kilavik et al., 2013): le début de cette dernière peut être observé dans les spectrogrammes centrés sur le signal GO, juste avant la fin des spectrogrammes. Une suppression similaire survient 150ms après l'apparition des cibles. À l'aide de ce signal, on définit la bande bêta entre 30 et 60Hz. Ces fréquences sont plus grandes que ce à quoi on pourrait s'attendre; il est cependant possible que cela découle des courtes fenêtres de 100ms utilisées pour construire les spectrogrammes.

Finalement, la bande gamma est composée des plus hautes fréquences des spectrogrammes. La limite entre les bandes bêta et gamma est très évidente dans les spectrogrammes à compensation des fréquences (*one over F*): à l'exception des suppressions décrites plus haut, la bande bêta a une puissance beaucoup plus élevée. La transition survient autour de 60Hz, borne au-dessus de laquelle se situe la bande gamma.

La tâche mène à seize types d'essais: ceux à une cible à gauche et à droite; cibles identiques, choix à gauche ou droite; à choix faciles à cause de la luminosité (caractéristique BU) à gauche ou droite; à choix faciles à cause de l'orientation de la ligne (caractéristique TD) à gauche ou droite; ceux à conflit (où les cibles ont la même valeur, mais une a une haute valeur BU et l'autre, TD) où BU est choisi, à gauche ou droite; conflits où TD est choisi, à gauche ou droite, et finalement les combinaisons des choix à gauche et à droite: faciles où BU est plus grand, faciles où TD est plus grand, conflit où le meilleur BU est choisi, conflit où le meilleur TD est choisi. Bien que les spectrogrammes donnent une grande quantité d'interpréter les données tel que représentées dans le second type de figures qui sera décrit plus loin. Les spectrogrammes de tous les autres types d'essais, ainsi que ceux des données du cortex prémoteur dorsal (PMd) rostral et caudal, sont représentés dans des figures similaires à la figure 7, en annexe.

1.2. Résultats des spectrogrammes

Phénomènes importants visibles

Les spectrogrammes de la figure 8 montrent les principaux phénomènes observables dans l'ensemble du signal. Les résultats décrits dans le reste de ce chapitre seront essentiellement une description des différences dans ces patrons d'activation, entre les différents types d'essais et entre les régions à l'étude.

Le premier phénomène est une bouffée de puissance dans la bande alpha qui survient rapidement après l'apparition des cibles, dans les 100 premières millisecondes. Cette réponse alpha rapide se résorbe à environ 300ms de l'apparition des cibles. Elle est visible dans tous les types d'essais, mais est beaucoup plus faible dans les essais à une seule cible à gauche.

Le deuxième patron est une suppression des fréquences bêta qui dure environ 500ms et commence une centaine de millisecondes après l'apparition des cibles. Certaines fréquences qui sont affectées par la bouffée alpha rapide sont ensuite inhibées dans la suppression bêta, il y a donc un certain chevauchement des fréquences auxquelles surviennent les phénomènes décrits ici. Cette suppression est visible, bien que plus faiblement, au début des spectrogrammes alignés sur le signal GO.

Le troisième phénomène est un rebond de la bande bêta, qui survient autour de 600ms. Ce rebond varie en intensité, et la puissance de bêta peut remonter au niveau auquel elle était avant l'apparition des cibles, ou même le dépasser. Ce rebond est lui aussi visible dans les spectrogrammes centrés sur GO, environ 400 ms avant l'apparition de celui-ci.

Les spectrogrammes montrent aussi vaguement une suppression de la bande bêta après l'apparition du signal GO, juste avant le début du mouvement. Ce phénomène est bien connu et nous a aidé à définir les bornes de la bande bêta pour les besoins de ce mémoire.

Finalement, le dernier patron d'activation est une légère augmentation de l'activité de la bande gamma après l'apparition des cibles, simultanément à la suppression de bêta. Cette activité est difficile à observer dans les spectrogrammes à compensation de l'effet $1/f$, mais elle est un peu plus visible dans les versions divisées par la ligne de base.

Les phénomènes principaux qui surviennent dans les données sont donc la bouffée alpha, la suppression bêta, le rebond bêta et l'activation gamma. Ces termes seront utilisés fréquemment dans le reste de ce chapitre pour décrire succinctement les patrons d'activation que l'on vient de définir.

Essais à une seule cible

La différence la plus marquée entre les conditions de la figure 8 est la taille très réduite de la bouffée alpha dans les essais à une seule cible à gauche. La bouffée est significativement moins importante que celles des essais à une seule cible à droite, et que celle des essais à deux cibles identiques où celle de gauche a été choisie. La suppression bêta survient aussi plus tard dans les essais *1TL*, ce qui se traduit par une puissance plus grande que les types d'essais auxquels ils sont comparés dans les 200ms suivant l'apparition des cibles. Le rebond bêta est aussi plus important dans les essais *1TL* que *1TR*, et l'activation gamma est plus forte dans *1TR*.

À droite, la bouffée alpha commence plus forte lorsqu'une seule cible est présentée, mais s'atténue rapidement, alors qu'elle dure plus longtemps dans les essais *TwinR*. Alpha et bêta sont aussi plus puissants dans les essais à deux cibles jumelles avec choix à droite.

Essais à cibles jumelles

Les différences entre les essais *Twin* où le sujet choisit la cible de gauche ou de droite reflètent aussi les phénomènes principaux décrits précédemment. La bouffée alpha est plus forte lorsque la cible de gauche est choisie, et la suppression bêta y est aussi un peu plus faible. Elle dure cependant plus longtemps : le rebond bêta est beaucoup plus fort dans *TwinL* que *TwinR*, mais il arrive plus tard, ce qui donne une puissance significativement plus élevée dans *TwinR* à la fin de la suppression bêta. Finalement, l'activation gamma est plus importante à droite qu'à gauche.

2. Tracés par bande de fréquences

Nous passons maintenant au second type de figures. Une fois de plus, nous commençons par décrire la structure des figures avant de passer aux résultats qu'elles comprennent.

2.1. Description des figures

Le deuxième type de figures est illustré par la figure 9 : les tracés divisés en bandes de fréquences. Ces figures sont issues des spectrogrammes décrits ci-haut, mais les bandes de fréquences et les erreurs autour de celles-ci en ont été extraites pour pouvoir plus facilement comparer plusieurs conditions. Les figures 9 à 14 ont la même structure : chaque rangée représente une des trois bandes de fréquences (alpha, en bas; bêta, au milieu; gamma, en haut) et chaque colonne représente la comparaison de quatre conditions. Un sous-ensemble des fréquences composant chaque bande a été choisi pour composer les figures 9 à 14 afin d'éviter de contaminer le signal de chaque bande avec celui appartenant à une autre. Les traces de la bande alpha sont donc constituées des fréquences entre 15 et 22Hz; bêta, des fréquences entre 40 et 55Hz et gamma, des fréquences entre 70 et 90Hz.

Chaque graphique composant les figures de tracés par bande a le temps sur l'axe des abscisses. Environ une seconde est représentée, centrée sur l'apparition des cibles (ligne verticale). L'axe des ordonnées représente la puissance du signal de la bande, divisé par la puissance moyenne dans les 200ms précédant l'apparition des cibles. Cette normalisation permet de comparer les différents types d'essais efficacement.

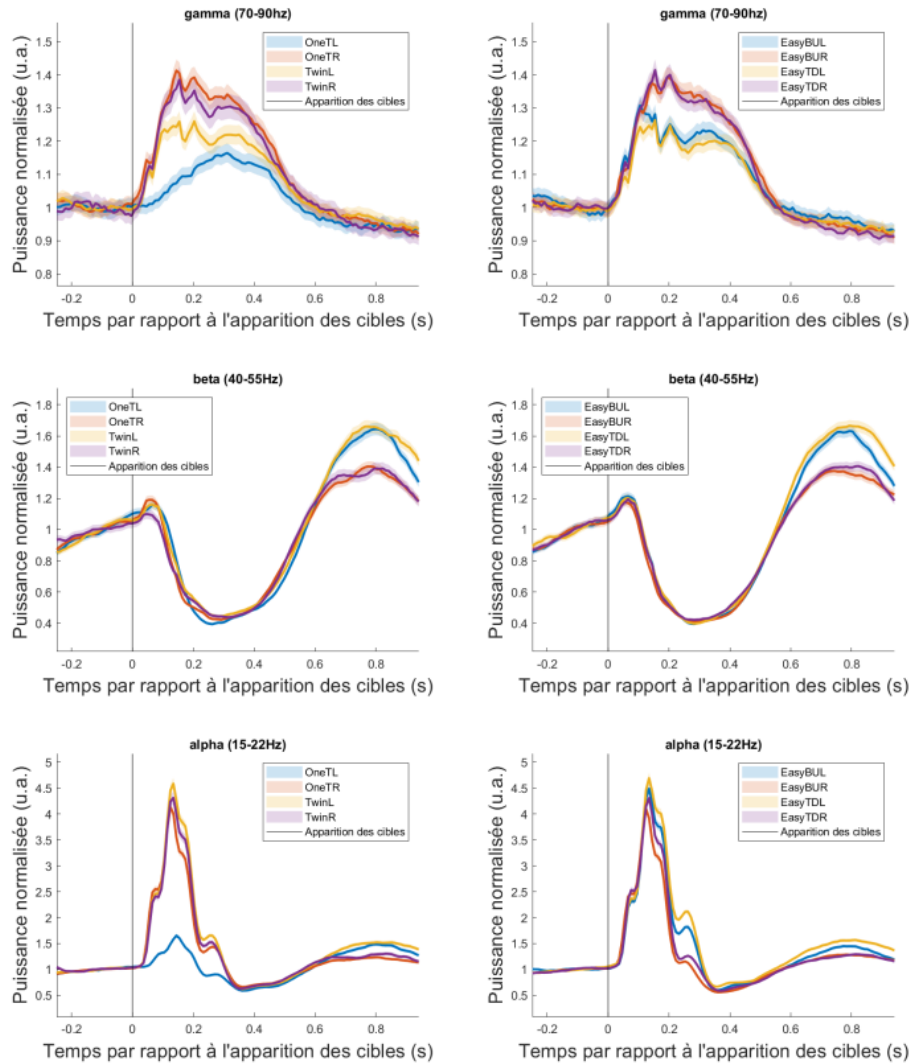


Figure 9. – Réponses des bandes de fréquences alpha, bêta et gamma à l'apparition des cibles, tel qu'enregistré dans le PPC pendant huit différents types d'essais. Le signal est normalisé en le divisant par la *baseline* des 20ms précédant l'apparition des cibles. u.a., unités arbitraires.

Autour de chaque trace sur les graphiques, on retrouve un ruban semi-transparent de la même couleur que la trace, qui représente l'erreur autour du signal. Il s'agit de la même erreur utilisée pour comparer les spectrogrammes dans la figure 8. L'erreur de chaque

fréquence de la bande est moyennée pour obtenir cette trace, de la même façon que les puissances elles-mêmes sont moyennées pour obtenir les traces. Ces rubans permettent de déterminer les moments auxquels les différences entre les traces sont significatives : c'est le cas uniquement lorsque les erreurs ne se superposent pas. Ainsi, les seules différences mentionnées dans les sections qui suivent sont celles dont les barres d'erreur ne se chevauchent pas.

2.1. Résultats des tracés par bande de fréquence, cortex pariétal postérieur

Essais à une seule cible et à cibles jumelles

Les résultats des enregistrements obtenus dans le PPC sont résumés aux figures 9 et 10. Les essais à une cible à gauche (1TL) ou à droite (1TR) ainsi qu'à deux cibles identiques dont celle de gauche (TwinL) ou de droite (TwinR) a été choisie, sont comparés dans la première colonne de la figure 9. Les quatre phénomènes principaux décrits dans les spectrogrammes à la section précédente sont bien visibles : la bouffée alpha, la suppression bêta, le rebond bêta et l'activation gamma.

La bouffée alpha a une forme très bien conservée entre les différents types d'essais. D'abord, la puissance augmente rapidement dans les 30ms suivant l'apparition des cibles, puis redescend légèrement avant d'atteindre son pic à 120ms. Elle commence immédiatement à redescendre rapidement pour une dizaine de millisecondes, ralentit légèrement puis retombe abruptement. Il y a ensuite une courte remontée de 20ms avant de redescendre au minimum, 375ms après l'apparition des cibles. Le signal remonte ensuite lentement jusqu'à un rebond entre 600ms et 900ms. Il y a donc un pic avec une épaule à gauche et à droite suivi immédiatement d'un petit rebond, puis une suppression et un rebond tardif.

Tel que mentionné dans la description des résultats des spectrogrammes, la bouffée alpha est beaucoup moins puissante dans les essais à 1TL que dans les autres d. À l'inverse, si

une seconde cible identique était présentée à droite mais que celle de gauche était choisie (*TwinL*), la bouffée alpha était maximale. Les essais *TwinR* et *1TR* se situaient entre les deux, mais bien plus près de la puissance maximale. Le petit rebond suivait le même patron. Pendant la suppression subséquente, les traces sont superposées, et elles se séparent en deux groupes dans le rebond final, avec les essais dont le choix était à gauche plus hauts que ceux dont la cible était à droite.

Toujours dans la première colonne de la figure 9, le graphique de la bande bêta montre un petit pic précédant la suppression bêta, mais toutes les traces sont superposées jusqu'à la fin de cette dernière. Elles se séparent pendant le rebond bêta en les deux mêmes groupes que le rebond final de la bande alpha : les essais dont la cible choisie était à gauche ont plus de puissance que les essais à droite.

Finalement, dans le graphique de la bande gamma, on observe un dégradé : les essais à une cible à gauche montrent moins d'activation, suivis des essais jumeaux à gauche. Enfin, les deux types d'essais avec des choix à droite ont une plus haute activation encore, sans différer significativement entre eux. Après 500ms, toutes les traces sont superposées.

Essais faciles divisés par côté

La deuxième colonne de la figure 9 montre le signal du PPC lors des essais où la cible choisie avait une valeur plus élevée que l'autre option présentée. Les traces montrent ici aussi les quatre phénomènes auxquels nous portons une attention particulière.

La bouffée alpha a la même forme de pic à épaules que dans la première colonne. Du haut du pic à la fin du graphique, on observe trois moments où les essais où la cible choisie était à gauche ont une puissance légèrement plus élevée que ceux de droite. Le premier est le pic et la descente vers l'épaule droite, le deuxième est le rebond rapide de la bouffée alpha, et le troisième est le rebond tardif, après 650ms. Entre les paires de gauche et de droite, les essais où la caractéristique importante était TD sont plus hauts que ceux avec une bonne BU. L'exception est le rebond tardif, où les essais de droite sont indiscernables l'un de l'autre.

Dans la bande bêta, la suppression est identique pour tous les essais faciles et ce, jusqu'au rebond. À ce moment, les essais de gauche sont ici aussi plus élevés que ceux de droite. Il y a une seule différence entre ces paires : le rebond bêta des essais *EasyTDL* se résorbe plus

lentement que celui des essais *EasyBUL*, qui le suit sinon fidèlement jusqu'à la marque des 750ms.

Finalement, l'activation gamma voit aussi une distinction entre les groupes de gauche et de droite. Cependant, les essais de gauche sont ici moins actifs que ceux de droite, à l'inverse des autres bandes.

Essais à conflits divisés par côté

La première colonne de la figure 10 compare les différents types d'essais à conflits entre des cibles de même valeur grâce à des caractéristiques différentes.

La bouffée alpha a ici encore la même forme caractéristique. Ici, ni le pic ni ses épaules d'ont de différence significative, mais les essais où la cible choisie avait une meilleure TD et était à gauche ont une amplitude légèrement plus haute que les autres dans les rebonds rapide et tardif. Cette trace est rejointe par celle ces essais *ConBUL* à la fin du rebond tardif, après 800ms.

Les quatre types d'essais à conflits ont une suppression bêta qui diffère légèrement d'un à l'autre. La suppression la plus importante (donc à la valeur absolue la plus basse) survient lors des essais *ConTDR*. Elle est suivie par *ConTDL*, *ConBUL* puis *ConBUR*. La direction ne semble donc pas influencer cette suppression, mais le type de cible choisie, oui. Quant au rebond bêta, *ConTDR* a moins élevé, suivi par *ConBUR*. Les essais de gauche ont conjointement le rebond le plus élevé, sauf pour un petit pic tardif, après 800ms, où les essais BU se mettent à surpasser ceux de TD. Un pic similaire à ce pic de *ConBUL* survient dans les essais BU de gauche, qui rattrapent alors *ConTDL*.

Enfin, les quatre types de conflits montrent une activité gamma similaire à celle observée précédemment, sans montrer de différence significative entre eux.

Essais groupés en ignorant la direction

La deuxième colonne de la figure 10 compare les essais faciles aux essais à conflits, en prenant seulement en compte le type de cible et non la direction. Les choix faciles d'une cible avec une bonne caractéristique TD sont donc groupés, peu importe de quel côté cette dernière était située. Il en va de même pour les autres groupes.

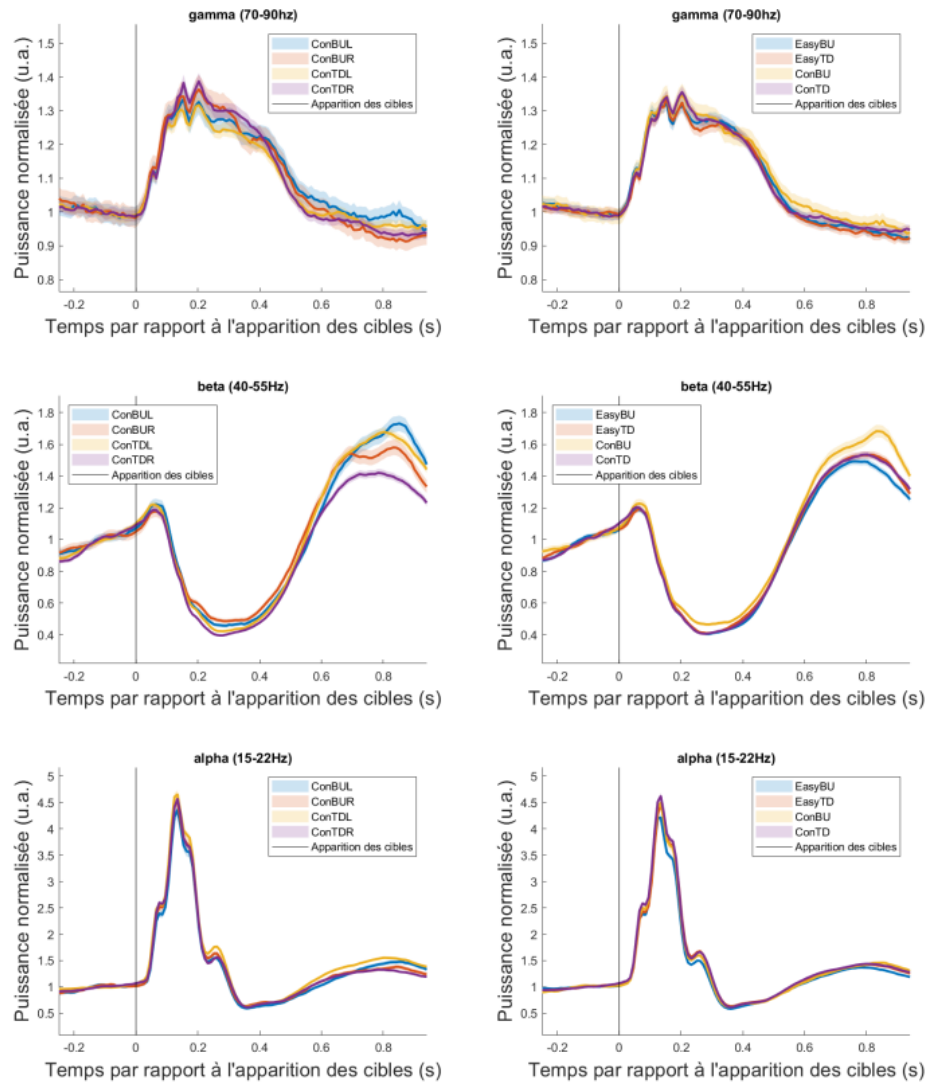


Figure 10. – Réponses des bandes de fréquences alpha, bêta et gamma à l'apparition des cibles, tel qu'enregistré dans le PPC pendant huit types d'essais supplémentaires. Le signal est normalisé en le divisant par la *baseline* des 20ms précédant l'apparition des cibles. u.a., unités arbitraires.

Les différences entre les groupes sont très fines dans la bande alpha. Le seul type d'essai qui se distingue est *EasyBU*, dont le pic de la bouffée alpha et l'épaule subséquente sont un peu moins élevés que pour les autres conditions. Une pareille différence subtile mais significative survient pour la même condition dans le rebond rapide de la bouffée alpha, et à

la fin du rebond alpha, à $t=800\text{ms}$. Les autres traces sont superposées et ne montrent pas de différences.

Les différences dans la bande bêta sont les plus grandes de ce groupe de comparaisons, bien qu'elles soient de petite amplitude. Pendant la suppression bêta, les essais *ConBU* sont moins inhibés que les autres, qui sont impossibles à distinguer entre eux. Cette plus haute amplitude de *ConBU* est conservée dans le rebond, qui montre aussi le pic tardif mentionné dans la sous-section précédente. Les essais *EasyBU* ont le rebond le moins important, alors que les deux types d'essais TD se suivent au milieu.

Enfin, la bande gamma ne montre aucune différence entre les groupes d'essais. C'est ce à quoi on pouvait s'attendre, puisque la même similarité était visible dans la comparaison des essais à conflits et que les essais faciles étaient séparés dans cette bande par la direction de la cible. Cette différence est perdue en groupant les essais de gauche et de droite.

Résumé des résultats du PPC

Les trois bandes du PPC montrent des effets reliés à la direction des cibles choisies. La bouffée alpha est presque absente si aucune cible n'est présentée à droite, mais est sinon plus élevée si la cible choisie est à gauche en l'absence de conflit, tout comme l'activation gamma. Aussi, à la fois le rebond bêta et le rebond alpha tardif sont systématiquement plus importants lorsque la cible choisie est à gauche.

Les effets du type de cible menant à la décision sont plus subtils. Dans la bouffée alpha des choix faciles, les choix de BU sont moins élevés que ceux de TD, bien que la direction ait un effet encore plus important. Finalement, le rebond bêta des essais BU diffère entre les conflits et les essais faciles.

2.2. Résultats des tracés par bande de fréquence, cortex prémoteur dorsal rostral

La figure 11 résume les résultats des enregistrements obtenus dans la partie rostrale du cortex prémoteur dorsal (PMd.) Les quatre grands phénomènes que nous avons observés précédemment dans le PPC sont toujours présents, bien que leur forme spécifique diffère légèrement.

Essais à une seule cible et à cibles jumelles

La première colonne de la figure 11 compare les essais les plus simples, où un seul type de cible apparaît, soit d'un seul côté ou de chaque côté de la position initiale du pointeur.

Dans le graphique du bas, les traces de la bande alpha sont très différentes selon les conditions. D'abord, la bouffée alpha est beaucoup moins importante dans les essais *1TL* que les autres, et tombe à un plateau avant de diminuer complètement. Les essais *1TR* atteignent un pic aussi élevé que les *Twin*, mais diminuent plus rapidement du pic que ces derniers. Comme les *1TL*, les essais *1TR* ont un plateau avant la fin de la bouffée alpha. Les essais *Twin*, quant à eux, ont une bouffée alpha qui s'estompe plus progressive, mais *TwinR* reste plus élevé que les autres. Après 450ms, *1TR* le rejoint et les essais de droite sont brièvement plus hauts que ceux de gauche, mais *1TR* redescend rapidement pour rejoindre *TwinL*. Entre 500 et 650ms, *1TL* est moins élevé que *TwinL* et *1TR*, qui sont moins élevés que *TwinR*. Les essais sont donc alors séparés à la fois par leur type et par leur direction. Toutes les traces se rejoignent par la suite.

Dans le graphique du milieu, la suppression de la bande bêta des essais à une seule cible est moins importante (donc leur amplitude est plus élevée) que dans ceux à cibles jumelles. Bien que pour chaque type d'essai (*1T* et *Twin*), les traces de droite semblent être au-dessus de celles de gauche, la séparation entre elles n'est pas significativement différente pendant la suppression bêta. Le début du rebond bêta est plus important pour les essais de droite que de gauche, mais ici aussi les traces se rejoignent à la fin de la période.

Finalement, la bande gamma montre un pic plus aigu que celui qui survenait dans la même bande dans le PPC. Comme dans le PPC, il est aussi beaucoup moins important dans les essais 1TL. C'est cependant la seule différence visible entre les traces à ces fréquences.

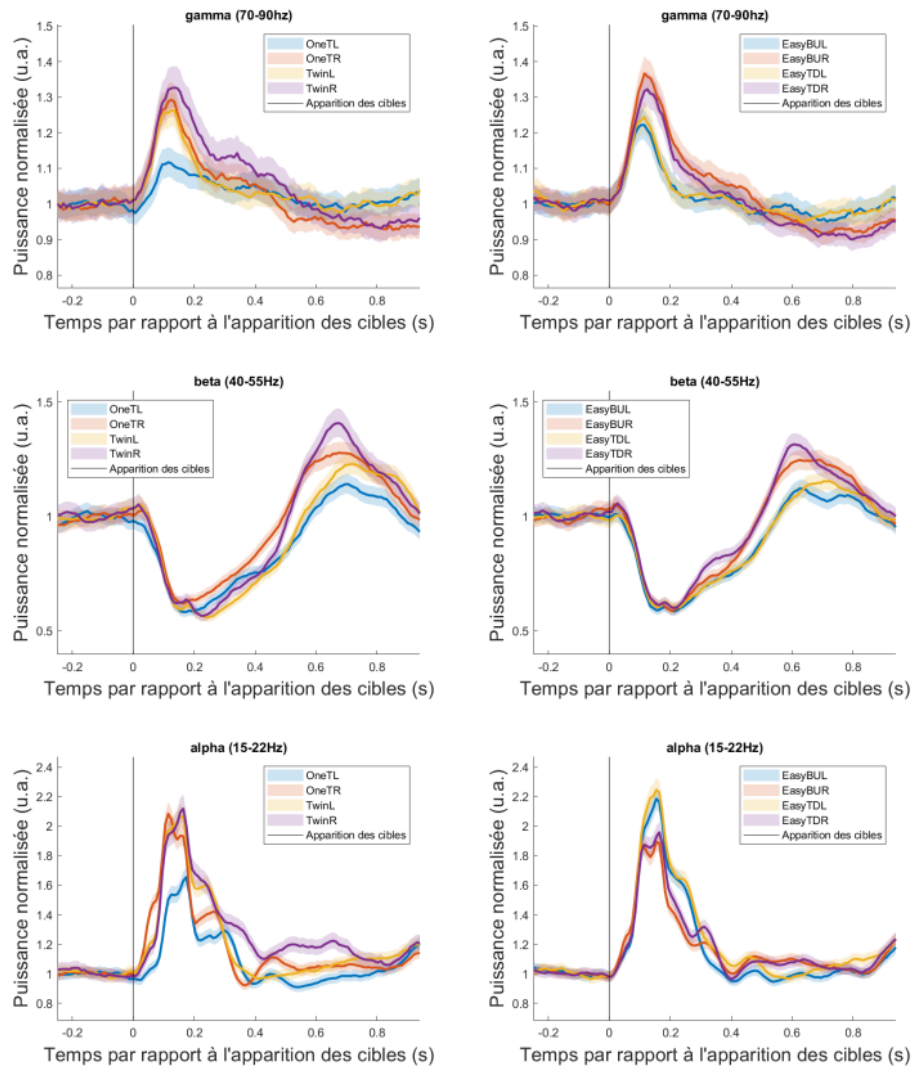


Figure 11. – Réponses des bandes de fréquences alpha, bêta et gamma à l'apparition des cibles, tel qu'enregistré dans le PMd rostral pendant huit différents types d'essais. u.a., unités arbitraires.

Essais faciles divisés par côté

La deuxième colonne de la figure 11 montre la comparaison des essais faciles, séparés selon la direction de la cible choisie, et laquelle de ses caractéristiques déterminait sa grande valeur.

Dans le graphique du bas, on peut voir deux groupes ayant des bouffées alpha différentes : les essais de gauche, qui ont bouffée plus importante, et ceux de droite, plus bas. Entre des périodes où les traces ne diffèrent pas significativement, la séparation entre gauche et droite resurgit entre 500 et 625ms. Pendant cette période, les essais de droite ont une amplitude plus grande que ceux de gauche, à l'inverse de ce qui se passe plus tôt.

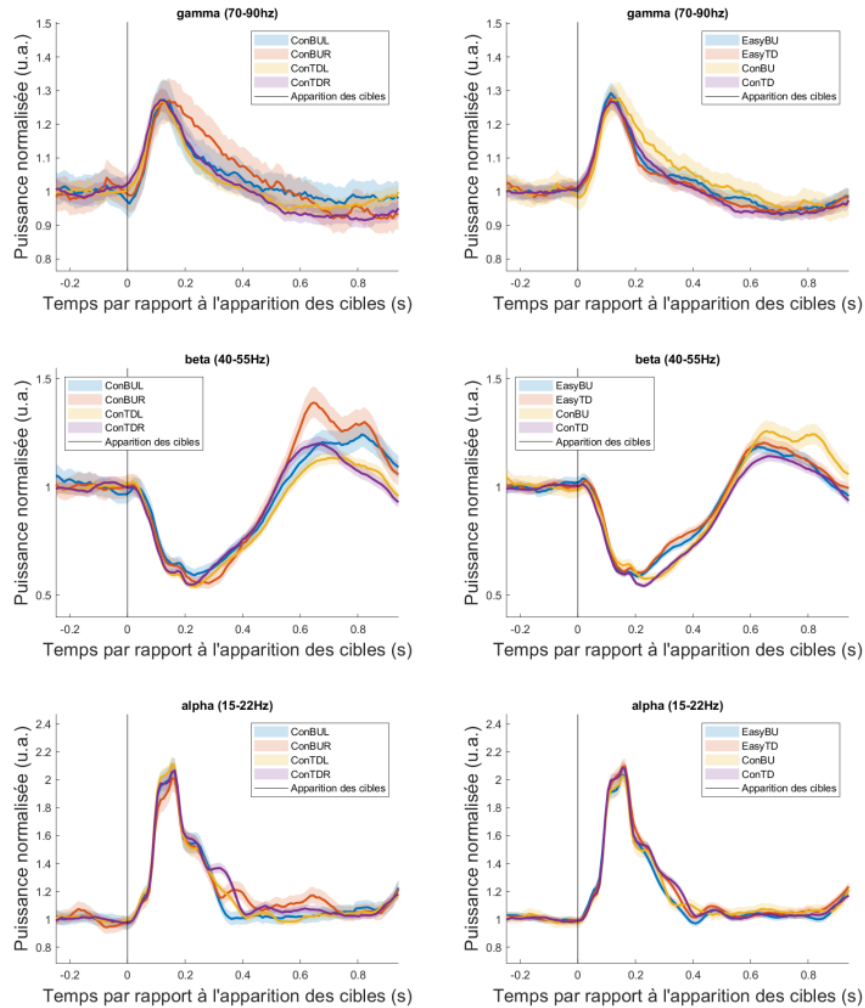


Figure 12. – Réponses des bandes de fréquences alpha, bêta et gamma à l'apparition des cibles, tel qu'enregistré dans le PMd rostral pendant huit différents types d'essais. u.a., unités arbitraires.

Dans la bande bêta, la suppression commence identique partout. Cependant, elle se résorbe le plus vite dans les essais *EasyTDR*, qui sont rapidement rejoints par les *EasyBUR*. Cette séparation où les essais de droite sont plus hauts que ceux de gauche se poursuit pendant 300ms à partir de la marque des 420ms.

La tendance à la division selon la direction se poursuit dans la bande gamma. La bouffée initiale est plus importante pour les essais de droite, chez qui elle prend aussi plus de temps à retomber. L'effet est similaire, bien que plus bref, à celui observé dans le PPC. Cependant, il n'y a pas de différences après la fin de cette bouffée.

Essais à conflits divisés par côté

Dans le graphique du bas de la première colonne de la figure 12, les différences entre les conditions sont subtiles. La bouffée alpha est similaire dans tous les types de conflits, mais *ConTDR* reste à un petit plateau avant de redescendre au niveau de base. Un plateau similaire survient chez *ConBUR*, mais à un niveau d'activité moins élevé. Les essais de gauche sortent de la bouffée alpha sans tels rebondissements.

Pour ce qui est de la bande bêta, il faut attendre la fin de la suppression pour observer des différences. Au début du rebond bêta, *ConBUR* est beaucoup plus élevé que les autres, dont *ConBUL*, et *ConTDR* est plus élevé que *ConTDL*. Cette sensibilité à la direction change pour une sensibilité au type de cible choisi à la fin du rebond. En effet, dans les 200 dernières millisecondes, les essais BU se rejoignent à un niveau d'activité significativement plus haut que celui des essais TD.

Quant à l'activité gamma, elle ne diffère pas ici d'un type d'essai à conflit à un autre.

Essais groupés en ignorant la direction

La dernière colonne de la figure 12 met un petit nombre de différences en lumière. D'abord, en groupant ensemble les essais faciles de gauche et de droite, la différence entre les directions dans gamma est perdue. Cette bande ne contient donc pas de différences entre les conditions.

Ensuite, à la toute fin de la bouffée alpha, on observe une courte période – de 300 à 350 ms après l'apparition des cibles – pendant laquelle les traces sont séparées selon la caractéristique principale de la cible choisie : BU ou TD.

Viennent finalement les résultats de la bande bêta. Tout au long de du graphique représentant cette bande, les traces des essais faciles se suivent. Pendant 200ms à la fin de la suppression bêta, la paire d'essais faciles est moins supprimée que celle des essais à conflits. Pendant le rebond, cependant, les essais faciles reste entre les deux types d'essais à conflit : *ConBU* a un rebond très élevé tandis que celui de *ConTD* est moins grand.

Résumé des résultats du PMd rostral

Les figures 11 et 12 montre que le PMd rostral réagit à la direction des cibles choisies dans plusieurs circonstances. La bande alpha sépare les essais 1T, Twin, EasyBU et EasyTD selon leur direction, tout comme le rebond de la bande bêta. Les essais faciles sont aussi séparés directionnellement par la bande gamma.

Il y a en revanche aussi des évidences d'encodage du type de cible dans le PMd rostral : en particulier, la fin du rebond bêta distingue les essais *ConBU* des *ConTD*. La suppression bêta est aussi différente entre les essais faciles et essais à conflit.

2.3.Résultats des tracés par bande de fréquence, cortex prémoteur dorsal caudal

Les dernières figures de tracés par bande de fréquence sont les figures 13 et 14. Elles montrent, dans le PMd caudal, les comparaisons des bandes alpha, bêta et gamma dans quatre groupes de quatre types d'essais dont la comparaison est particulièrement utile. Comme précédemment, la première figure de la paire compare les essais à une cible et à deux cibles identiques, ainsi que les essais faciles. La seconde figure de la paire compare les essais à conflits, et des essais groupés. Passons à travers chaque colonne de ces figures pour y déceler les différences dans la bouffée alpha, la suppression et le rebond bêta et, finalement, l'activité gamma.

Essais à une seule cible et à cibles jumelles

La première colonne de la figure 13 compare les essais à une cible et les essais à cibles jumelles. La bande gamma ne permet pas de déceler de différences entre les essais de ces types, mais les autres bandes montrent quelques différences.

Dans la bande alpha, la bouffée a un pic plus élevé dans *TwinL* que dans *OneTL*, et plus élevé dans *OneTR* que dans *TwinR*. Le pic n'est donc ni organisé par direction, ni par type d'essai. Tout de suite après la bouffée, les essais deviennent divisés par type d'essai : Ceux à une seule cible redescendent plus bas que ceux à cibles jumelles, pendant une centaine de millisecondes à partir de $t=250\text{ms}$.

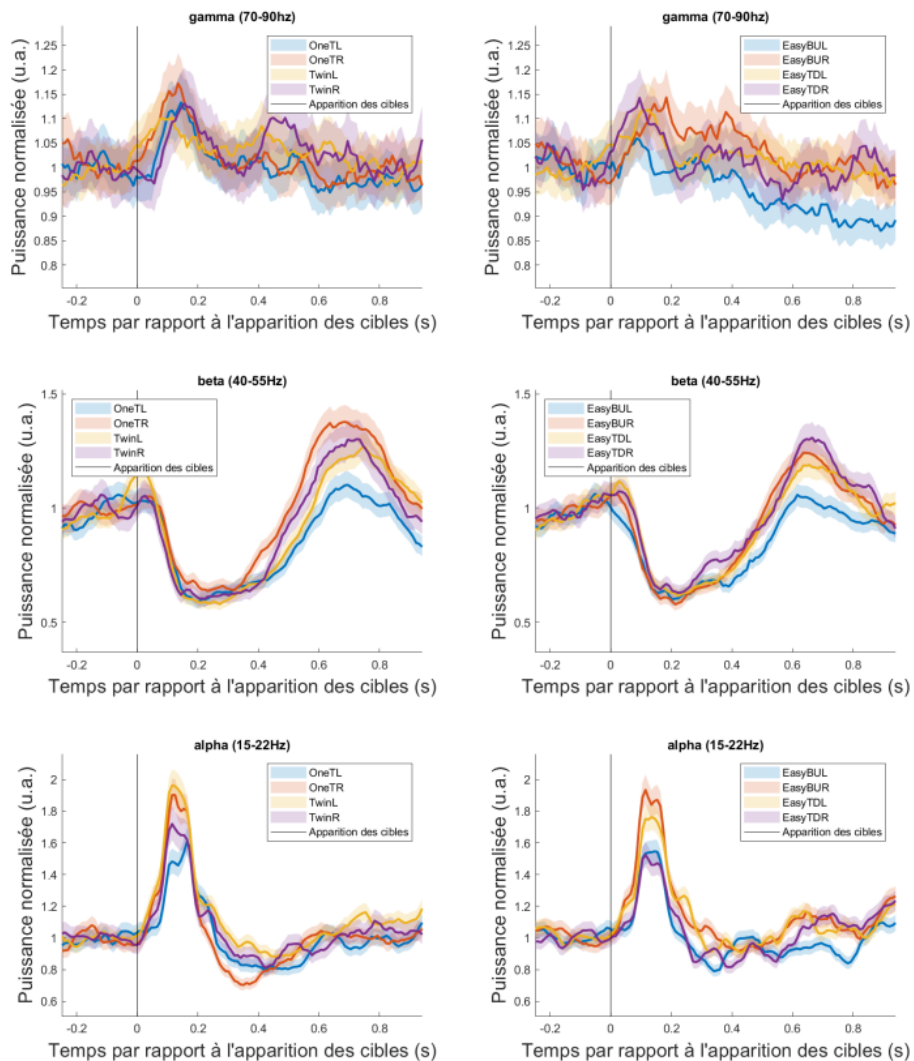


Figure 13. – Réponses des bandes de fréquences alpha, bêta et gamma à l'apparition des cibles, tel qu'enregistré dans le PMd caudal pendant huit différents types d'essais. u.a., unités arbitraires.

Dans le graphique de la bande bêta, la suppression débute de façon similaire entre les conditions. Le rebond bêta, cependant, est ségrégué par direction, avec les essais de droite rebondissant plus rapidement et plus fort.

Essais faciles divisés par côté

La deuxième colonne de la figure 13 ne contient, elle non plus, aucun patron de différences dans la bande gamma.

La bande alpha, quant à elle, voit ici aussi un patron complexe qui s'inverse selon le type d'essai : la bouffée alpha est plus importante si la cible choisie à cause de BU était à droite plutôt qu'à gauche; si la cible est choisie à cause de TD, la bouffée est plus importante si la cible était à gauche. Ce patron continue alors que la bouffée se résorbe, disparaît, puis revient brièvement autour de $t=600\text{ms}$.

Dans la bande bêta, le rebond est subtilement ségrégué selon la direction du choix : les essais à gauche rebondissent moins haut que ceux de droite.

Essais à conflits divisés par côté

Dans l'ensemble des comparaisons des essais à conflits, représentés à la première colonne de la figure 14, la seule différence légèrement significative est un rebond plus élevé dans la bande alpha dans les essais où la cible est choisie pour sa caractéristique BU, à $t=600\text{ms}$. Cette différence est cependant très subtile, et seulement claire pour les essais de gauche.

Essais groupés en ignorant la direction

Finalement, la deuxième colonne de la figure 14 compare les essais faciles et à conflits selon la caractéristique principale de la cible choisie. Ici encore, la bande gamma ne reflète pas ces différences.

La bouffée alpha continue de séparer les essais, mais de façon plus claire que dans les autres colonnes : les essais à conflits ont une plus grande bouffée que les essais faciles.

Dans chacun de ces deux types, on voit de plus une différence selon le type de cible choisie : les essais BU ont une bouffée plus importante que les essais TD. Ces différences proviennent surtout des essais faciles, puisque les bouffées alpha des essais à conflits ne montrent pas de différence entre elles, que ce soit ici ou dans la comparaison de la troisième colonne.

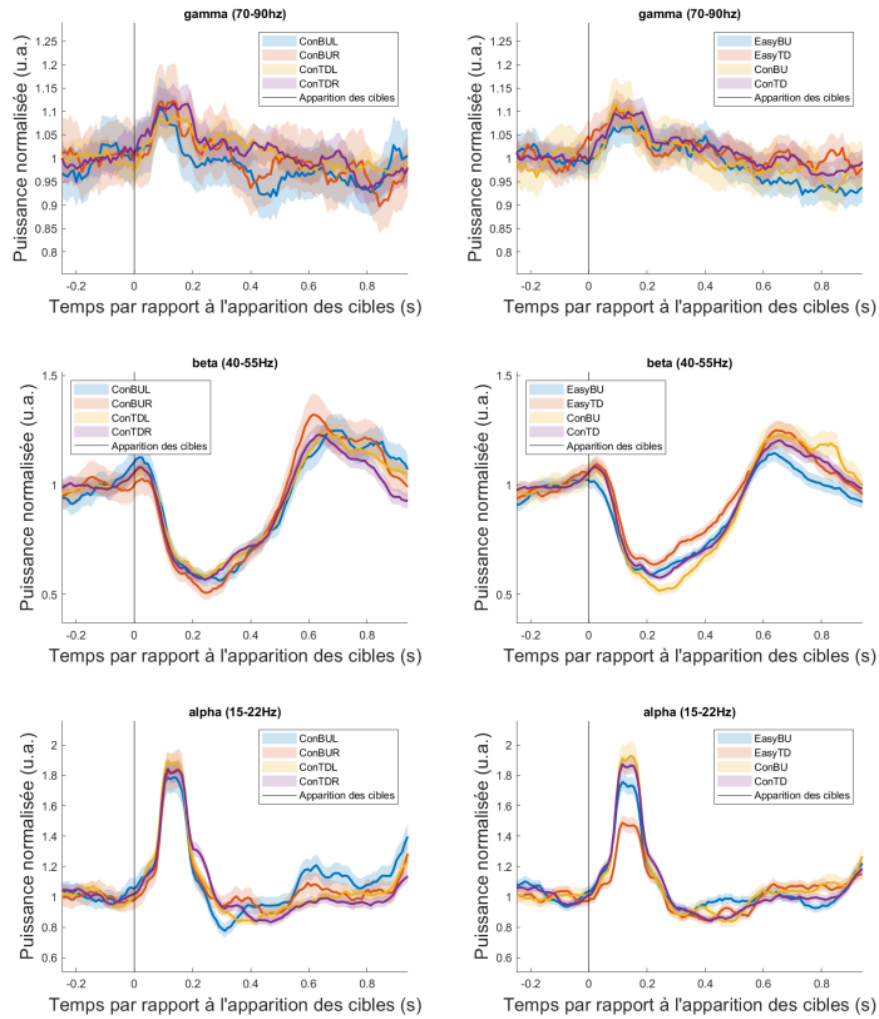


Figure 14. – Réponses des bandes de fréquences alpha, bêta et gamma à l'apparition des cibles, tel qu'enregistré dans le PMd caudal pendant huit types d'essais supplémentaires. u.a., unités arbitraires.

Dans la rangée du centre, on observe des différences au niveau de la suppression bêta. Les essais à conflits ont une suppression plus importante que les essais faciles. Dans les deux cas, les traces des essais BU descendent aussi plus bas que celles des essais TD. Quant au rebond bêta, il diffère seulement entre les essais *EasyBU* et *ConBU*, le conflit rebondissant plus haut que le choix facile.

Résumé des résultats du PMd caudal

Le PMd caudal réagit différemment selon la direction des essais dans le rebond bêta, où les essais à une seule cible, à cible jumelle et faciles montrent tous un effet spécifique au côté du choix.

La bande bêta diffère aussi selon la caractéristique principale de la cible choisie, qui affecte la suppression bêta dans les essais faciles et à conflit. Ce phénomène change aussi selon le type de choix (facile vs conflit).

Finalement, la bouffée bêta change de façon particulière selon le type d'essai : elle est moins importante pour les essais 1TL, *EasyBUL* et *EasyTDR* que pour les autres.

Chapitre 4 – Discussion

Voici venu le moment de passer à travers les résultats décrits dans le chapitre précédent et de tenter de comprendre comment les expliquer.

La tâche à l'étude ici est plutôt complexe, un rappel de ses détails est donc de mise. Un singe est placé devant un écran et fixe des yeux un point central sur lequel il place un pointeur. Une ou deux cibles apparaissent alors à gauche et/ou à droite du point central, chacune avec une valeur qui découle de ses deux caractéristiques. Après un délai variable, le signal GO est sonné et le singe fait un mouvement d'atteinte avec son pointeur vers la cible de son choix pour recevoir une récompense proportionnelle à la valeur de cette dernière. La valeur provient des caractéristiques de chaque cible : BU (*Bottom-up*) qui est la luminosité de la cible, et TD (*Top-down*), l'orientation d'une barre sur la cible. La valeur de la caractéristique BU augmente plus la cible ressort du fond noir; celle de TD augmente avec un code qui doit être appris.

Puisque les deux cibles ont chacune ces deux caractéristiques, un grand nombre de types d'essais sont possibles en permutant les cibles présentées. Les catégories d'essais utilisées sont les suivantes. Les essais *OneTL/OneTR* (*one target, left/right*) ne comprennent qu'une cible, placée à gauche ou à droite du pointeur central. On les compare aux essais *jumeaux*, où deux cibles identiques sont présentées, laissant le singe choisir d'atteindre celle de gauche (*TwinL*) ou de droite (*TwinR*). Viennent ensuite les essais faciles : deux cibles sont présentées, mais ici elles n'ont pas la même valeur. Les deux cibles ont la même caractéristique TD, par exemple, mais une des deux a une caractéristique BU plus grande que celle de l'autre : ceci constitue un essai de type *EasyBU*. Si la caractéristique qui donne à la cible sa plus grande valeur était TD, ce serait un essai *EasyTD*. On ajoute ensuite un suffixe selon la position à gauche (*L*) ou droite (*R*) de la meilleure cible. Finalement, les essais à conflits mettent en jeu des paires de cibles de même valeur, mais pour des raisons opposées : l'une a une forte caractéristique TD et l'autre, une forte caractéristique BU. Selon

la cible choisie, l'essai sera donc *ConBU* ou *ConTD*, encore avec la possibilité d'ajouter un suffixe (*L/R*) pour préciser de quel côté la cible se situait. À l'inverse des essais faciles ou à une seule cible, il n'y a pas de raison économique de choisir l'une plutôt que l'autre, ce qui permet de vérifier l'implication des deux types d'information (BU et TD) dans le choix du singe. En comparant toutes ces conditions, une grande quantité d'information peut, on l'espère, être récupérée.

Dans le chapitre qui suit, nous décrivons les différences observées en comparant les conditions. Cependant, certains des phénomènes décrits dans les résultats ne seront pas mentionnés. Il s'agit d'un choix volontaire : bien que toutes les différences mentionnées soient significatives après avoir comparé les erreurs autour d'une moyenne de plusieurs centaines (voire plusieurs milliers) d'essais, certains des effets significatifs sont très minces, de courte durée, ou les deux. Il est donc très possible qu'il s'agisse de coups de hasard. D'ailleurs, si ce n'était pas le cas, nous risquons de n'avoir de toute façon aucun moyen de les expliquer. Ce chapitre se concentrera donc sur les résultats les plus importants d'abord.

Nous avons présenté les résultats une comparaison à la fois, en passant à travers les trois régions d'intérêt. Nous allons les interpréter un phénomène à la fois : d'abord, la bouffée alpha et les rebonds qui la suivent; ensuite, la suppression et le rebond bêta; enfin, l'activité gamma. Mais avant de discuter des résultats, il convient de mettre en contexte les bandes de fréquences qui les composent.

1. Bandes de fréquences utilisées

Il convient de débiter la discussion des résultats survenant à différentes bandes de fréquences avec la définition de ces dernières. Nous réalisons que les intervalles de fréquences utilisés ici diffèrent de ceux utilisés le plus fréquemment dans la littérature. Par exemple, la bande bêta est habituellement constituée de fréquences beaucoup plus basses que celles utilisées ici. En effet, la définition classique de la bande bêta est entre 13 et 30Hz (Kilavik et al., 2013), tandis que nous définissons ici la bande comme 40 à 55Hz. Une telle

translation vers le haut survient aussi pour les autres bandes étudiées : en particulier, alpha est ici de 15 à 22Hz, plutôt que les 7 à 13.5Hz utilisés ailleurs (Klimesch et al., 2007). Ces différences importantes pourraient bien suffire à mettre en doute les résultats décrits ici. Voici pourquoi nous sommes d'avis qu'ils sont bel et bien dignes de confiance.

À travers les études des oscillations cérébrales, il y a une importante variation dans les définitions des bandes de fréquences (Newson and Thiagarajan, 2019). Cette variation découle de différences entre les espèces, les sujets et les méthodes d'enregistrement et d'analyse utilisées. Nous rajoutons ici à cet historique de définitions variables parce que nous définissons les bandes de fréquences selon les phénomènes observés plutôt que la valeur absolue des fréquences auxquels ils sont observés.

Ainsi, la bande bêta est définie ici selon la suppression bêta observée 100ms après la présentation des cibles. La suppression bêta associée au mouvement est un des phénomènes les plus robustes de la littérature EEG, (Crone et al., 1998; Kilavik et al., 2012) et son homologue qui suit la présentation des indices dans une tâche à délai est aussi bien connu. Cette suppression bêta précédant le signal GO est habituellement suivie d'un rebond, et est associé à des tâches qui mettent en jeu un mouvement des membres plutôt que des saccades oculaires (Kilavik et al., 2013). Une comparaison de ce phénomène avec les données obtenues ici est présentée à la figure 15.

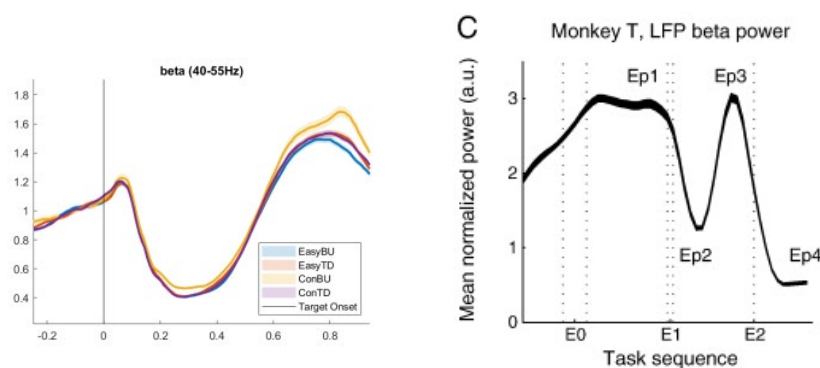


Figure 15. – Comparaison de la trace de la bande bêta à une autre provenant de la littérature.

Bien que les fréquences soient différentes, la bande bêta telle que définie ici suit le patron auquel on s'attend : perte de puissance après la présentation des cibles (gauche,

t=0; droite, E1) suivie d'un rebond et d'une suppression subséquente avant le signal GO (gauche, non affiché; droite, E2). Panneau de droite adapté de Kilavik et al. 2013.

Une fois la bande bêta définie ainsi avec une certaine confiance, il convenait de définir les bandes avoisinantes en relation avec bêta, puisque si un phénomène augmente les fréquences de bêta, il risque d'affecter aussi les autres bandes. C'est ainsi qu'alpha et gamma ont été définies, tout en laissant un coussin entre les définitions des bandes pour éviter que le signal des unes contamine la trace des autres.

Une raison possible de la dérive du signal vers les hautes fréquences est la méthode d'analyse utilisée. En effet, dans l'objectif d'obtenir la meilleure résolution temporelle possible, nous avons utilisé des fenêtres mobiles de seulement 100ms dans notre analyse à l'aide de la boîte à outils Chronux. Dans toute analyse temps-fréquence, il y a un compromis à faire entre la précision temporelle et la précision fréquentielle (Cohen, 2014). En plus de nous empêcher d'obtenir des données de moins de 10Hz (dont une oscillation complète n'entrerait pas dans nos fenêtres), notre décision de prioriser la résolution temporelle risque de mener à un étalement vertical du signal fréquentiel. Certaines des analyses discutées ici ont aussi été complétées avec des fenêtres de temps de 200ms (ces données ne sont pas montrées dans les figures.) Dans ces circonstances, les phénomènes observés étaient encore visibles dans les spectrogrammes, mais étaient plus larges (dû à la résolution spatiale moins élevée) et, en particulier, survenaient à des fréquences plus basses. Cette observation nous réconforte dans l'affirmation que les phénomènes observés sont bel et bien associés aux bandes que nous avons définies.

Les phénomènes associés ici à certaines bandes fréquentielles sont donc probablement bel et bien ceux qui devraient se produire dans les bandes que nous nommons, même si les fréquences que nous y associons sont à première vue surprenantes. Malgré tout, on peut garder un sain scepticisme devant une définition aussi largement différente de ce qui est observé habituellement.

2. La suppression bêta

Commençons donc notre discussion des résultats avec la bande bêta. La présence constante de la suppression bêta est une des résultats les plus frappants que nous ayons obtenus.

En effet, dans toutes les figures, cette baisse de puissance est immanquable : elle commence toujours avec une légère bosse dans les premières 50ms, suivie d'un déclin de puissance rapide qui atteint un minimum vers 300ms, et d'une remontée jusqu'au niveau de base autour de la marque des 500ms. À travers les trois différentes régions, et pour toutes les conditions étudiées, on peut observer ce phénomène de manière remarquablement conservée.

La suppression bêta est fortement liée à la préparation de mouvements (Kilavik et al., 2013): elle se produit de manière fiable dans les tâches où un membre soit être bougé, et ne survient pas si seuls des mouvements des yeux sont demandés (Tombini et al., 2009). Elle peut d'ailleurs être modulée par des paramètres et demandes spécifiques de la tâche, comme l'identification du stimulus, la sélection d'action et la planification motrice (Kilavik et al., 2013).

Dans nos résultats, on remarque très peu de variation de la suppression bêta en fonction de la direction du mouvement. C'est plutôt le type d'essai qui influence de phénomène. Dans le PMd rostral, la suppression est plus importante pour les essais à cible jumelle que pour ceux à une seule cible, et plus courte pour les essais faciles que ceux à conflit. Dans le PMd caudal, elle est plus importante dans les essais BU que leurs confrères TD pour les essais à conflits et faciles, lorsque les essais des deux côtés sont combinés. Les essais à conflits où la cible choisie a une meilleure caractéristique BU ont donc une plus forte suppression bêta que ceux où la cible choisie est définie par son TD, et il en va de même pour les essais faciles. À l'inverse, dans le PPC, la suppression est plus profonde pour les essais à conflit où la cible à meilleure caractéristique TD est choisie que ceux de la cible BU.

Une plus grande suppression est associée à une plus grande activité à cette bande de fréquence, un phénomène nommé désynchronisation liée à un événement (*event-related*

desynchronization, ERD) (Klimesch et al., 2007). On peut donc associer une forte suppression bêta à une plus grande activité.

De cet angle, on peut voir que le PMd est plus actif dans la bande bêta lorsque les essais sont plus complexes, comme lorsqu'ils impliquent deux cibles plutôt qu'une seule, ou un conflit plutôt qu'un choix facile. Ceci suggère un lien avec la charge cognitive des essais, qui nécessitent plus d'effort de la part de PMd pour résoudre un choix plus complexe. Si le PMd participe à la prise de décision, c'est le genre de résultat auquel on s'attendrait. Les différences observées ne permettent cependant pas de savoir si PMd est causal à cette délibération ou s'il reflète une hésitation provenant d'ailleurs.

Le PMd caudal est aussi spécifiquement plus actif lors des essais qui mènent à choisir une cible pour sa caractéristique BU, tandis que le PPC s'active lors des essais qui mèneront à choisir la cible TD. Ces résultats sont étonnants en tenant compte de l'hypothèse selon laquelle l'information BU passerait par la voie dorsale (dont le PPC fait partie) alors que l'information TD passerait plutôt par la voie ventrale pour arriver aux structures frontales telles que PMd. On s'attendrait donc à une préférence de PPC pour BU, et une préférence de PMd pour TD, l'inverse de ce que nous obtenons. Une façon de réconcilier les résultats à la théorie est si l'ERD observée est reliée à la suppression du mouvement vers la cible à caractéristique inverse, cependant cette idée se marie mal avec le mécanisme d'inhibition réciproque mis de l'avant dans les théories de compétition. Une inhibition du mouvement vers la cible TD devrait donc être reliée à une plus forte activité en faveur de BU, et vice-versa.

La suppression bêta est donc reliée à la préparation de mouvements, mais pas à sa direction. Elle peut être affectée par le type de cible choisie et le type de choix à effectuer, ce qui indique une implication de ce phénomène dans la prise de décision motrice.

3. Le rebond bêta

Le rebond bêta suit de près la suppression bêta dans l'ensemble des traces bêta. Entre 600 et 900ms après l'apparition des cibles, la puissance de bêta termine sa remontée de la suppression et remonte au niveau de base, le plus souvent jusqu'à le dépasser. Après 800ms, le rebond commence à s'estomper. Dans certaines circonstances, le rebond se répercute jusque dans les fréquences alpha. L'entièreté de ce rebond, incluant le début de sa récession, survient bien avant l'apparition du signal GO.

La remontée en puissance de bêta avec un pic environ 800ms après l'apparition des cibles est observé régulièrement dans la littérature (Kilavik et al., 2013). Le phénomène est observé bilatéralement et est présent même en l'absence de la suppression bêta qui le précède ici, et peut s'étendre à une plus grande bande de fréquences (Alegre et al., 2006) Bien que ce rebond soit possiblement relié à l'anticipation du signal GO, les facteurs qui mènent à sa modulation ne sont pas encore bien connus (Kilavik et al., 2013).

Les différences les plus marquantes observables dans l'ensemble des figures se trouvent dans le rebond bêta du PPC. En effet, Les comparaisons gauche-droite dans cette région montrent toutes un important effet de la direction : le rebond à droite est beaucoup plus élevé que celui de gauche et ce, peu importe le type d'essai. Ce résultat se répand même jusque dans la bande alpha, comme dans l'étude mentionnée plus haut. Le rebond bêta du PPC est de plus capable de distinguer la cible choisie lors des essais à conflits, si ceux-ci sont séparés par direction. Les choix de BU y mènent à un rebond plus important.

Dans le cortex prémoteur, la réaction du rebond à la direction est inversée : il est supérieur lorsque le mouvement va vers la droite, plutôt que la gauche. La spécificité à la direction est aussi moins prononcée. Elle ne s'applique pas aux essais à conflits et, dans le PPC caudal, est surtout présente pour les essais à une cible et EasyBU. Le rebond bêta du PMd rostral permet d'ailleurs, comme celui du PPC, de distinguer le type de cible choisie (BU vs TD) lors d'un conflit. Uniquement dans les essais BU, le PMd caudal permet de distinguer les essais faciles de ceux à conflits, et les essais faciles de gauche de ceux de droite.

La remontée de puissance de la bande bêta reflète à la fois à la direction du choix (particulièrement dans le PPC) et la cible choisie (particulièrement pour la caractéristique BU.) Elle est donc probablement reliée à la planification motrice, et contribue à préparer le

mouvement vers la gauche ou la droite. L'inversion du côté menant à un rebond plus important entre le PPC et le PMd est difficile à expliquer. Il se peut que l'effet provienne de l'hémisphère enregistré. Les chambres d'enregistrement sont situées dans l'hémisphère gauche du singe, et il est bien connu que le cortex pariétal a une réponse latéralisée. Une plus grande puissance – qui, tel que discuté à la section précédente, indique une moins forte activité – a donc du sens : le PPC gauche serait sélectif pour les mouvements vers la droite, et son activité est plus grande lorsqu'ils sont planifiés. Le résultat inverse du PMd pourrait découler des efforts du PPC, qui travaille suffisamment en faveur de la droite pour que le PMd n'ait pas besoin de le faire.

Le lien du rebond bêta avec le type de cible choisie est aussi très intéressant. Le rebond survient 600ms après la présentation des cibles, celles-ci sont donc fort probablement déjà interprétées lorsque le rebond débute. Il est étonnant que le rebond soit plus grand pour BU dans le PPC considérant la position de ce dernier au centre de la voie dorsale. Peut-être la synchronisation liée à cette augmentation de puissance est-elle liée au choix de la cible la moins lumineuse. Ou peut-être que le PPC est moins relié à la cible BU que nous le croyions. Le rebond moins élevé de PMd rostral dans les essais *ConTD* est plus facile à comprendre dans ce contexte : il serait moins activé pour le choix de BU, tel qu'attendu.

La fin de la trace bêta est fortement reliée à la fois à la direction dans les essais faciles et à une seule cible, et à la cible choisie dans le cas des conflits. Le comportement du rebond bêta ne suit pas le patron du consensus distribué qui estimerait que le PPC « vote » pour une caractéristique différente du PMd, mais le simple fait qu'il reflète la caractéristique BU demeure un résultat intéressant en soi.

4. La bouffée alpha

Parmi les phénomènes observés dans les spectres, la bouffée alpha qui apparaît dans les 50 ms suivant l'apparition des cibles est celui qui saute le plus aux yeux. Sa forme est remarquablement bien conservée à travers tous les types d'essais du PPC, et elle survient

aussi au même moment dans les deux parties du PMd, avec une durée équivalente à celle de la bouffée du PPC.

Les oscillations de basse fréquence tendent à refléter une communication à plus longue distance que les hautes fréquences, il est donc normal que la bouffée alpha soit partagée entre ces régions fortement interconnectées (Roelfsema et al., 1997). Une bouffée similaire à celle que nous observons ici est observée régulièrement (Pesaran et al., 2002; Mirpour and Bisley, 2013), mais peu d'attention y est portée. Cette bouffée serait soit reliée au contrôle moteur (Pesaran et al., 2002) ou à l'inhibition comportementale de stimuli non surveillés (Foxe and Snyder, 2011; Mirpour and Bisley, 2013). Il est aussi possible que les bouffées soient dues à un artefact, ce qui pourrait être vérifié à l'aide d'une analyse par potentiels évoqués (ERP, pour *Event-Related Potentials*).

Une condition ressort clairement du lot en ce qui a trait à la bouffée alpha : elle est presque absente dans les essais à une seule cible à gauche, dans le PPC, et beaucoup moins importante que dans les autres types d'essais dans le PMd rostral. La bouffée est sinon très constante, surtout dans le PPC où elle ne diffère que légèrement entre les essais faciles. Ces derniers suivent cependant un patron où les essais de droite ont une bouffée plus forte que ceux de gauche et les essais TD, une bouffée plus forte que les essais BU.

Dans le PMd rostral, les bouffées des essais faciles de gauche sont plus grandes et plus larges que celles des essais faciles de droite. Cette largeur est partagée par les essais jumeaux et à conflits, mais pas des essais à une seule cible. Finalement, le PMd caudal montre des bouffées conflictuelles, particulièrement dans les essais faciles qui sont séparés en deux groupes: les essais faciles *TDL* et *BUR* ont des bouffées plus fortes que les essais faciles *BUL* et *TDR*. En les combinant par côté, cependant, un patron plus compréhensible apparaît : les essais à conflits ont les plus fortes bouffées, suivis par *EasyBU*, puis *EasyTD*.

On ne peut discuter de ces résultats sans les mettre en contexte à l'aide de l'absence de bouffée dans les essais à une seule cible à gauche dans le PPC. Ce résultat fonctionne tout à fait avec les données indiquant un rôle d'inhibition attentionnelle de cette bouffée : lorsqu'il n'y a pas de cible dans l'hémi-champ visuel controlatéral au PPC – donc pas de stimuli à inhiber – la bouffée ne survient pas. Ce résultat est cohérent avec les bouffées moins importantes pour les essais faciles qu'à conflit dans le PMd caudal. Comme une des

cibles est de toute évidence un meilleur choix, l'autre a besoin d'une moins grande inhibition pour éviter d'y porter attention.

En résumé, les bouffées alpha, qui surviennent rapidement et de façon dramatique, sont probablement reliées à l'inhibition de la cible qui ne sera pas choisie, en particulier si cette dernière est à droite.

5. L'activité gamma

De tous les phénomènes étudiés ici, l'activité gamma est la moins bien conservée entre les régions. Elle est composée d'une large bande entre 50ms et 500ms, avec deux dents pointues qui forment un 'M' à son pic, entre 100ms et 200ms. Dans le PMd rostral, elle est plutôt un pic dont le maximum est atteint à 150ms et décline ensuite de façon approximativement inversement proportionnelle au temps écoulé depuis le début du déclin. Enfin, dans le PMd caudal, il y a un léger pic autour de 150ms, mais il est de bien plus faible amplitude que les autres et beaucoup plus bruyant, ce qui ne permet pas d'en tirer de conclusions.

L'activité dans la bande gamma a été fortement reliée à l'activité locale de neurones (Jerbi et al., 2009), particulièrement celle d'interneurones inhibiteurs qui donnent aux réseaux locaux un rythme d'activité et augmentent par le fait même l'efficacité de la communication locale (Fries et al., 2007). Il est connu que la bande gamma réagisse à l'apparition de cibles dans le PPC (Hwang and Andersen, 2011), avec une spécificité pour la direction des mouvements qui en découlent (Scherberger et al., 2005). Il semble aussi y avoir une corrélation entre l'amplitude de gamma et la granularité du cortex (Spaak et al., 2012).

Dans nos résultats, aucune région ne montre de différence dans l'activité gamma entre les types d'essais à conflits. Dans les essais faciles, la situation change : ceux de droite ont une activité gamma plus faible que ceux de gauche. Les essais à une cible mènent aussi à moins d'activité gamma dans le PPC : c'est aussi vrai des essais *OneTL* dans le PMd rostral. La

différenciation des directions survient tôt dans les essais : pour les essais faciles, après 150ms. Les essais *OneTL* se distinguent particulièrement par leur basse puissance : on peut les séparer des autres après moins de 50ms dans PPC, et moins de 100ms dans PMd.

Les pics d'activité gamma que nous observons dans le PMd rostral et le PPC surviennent rapidement après la présentation des cibles, ce qui pointe vers un rôle décisionnel de la différenciation. À l'inverse des autres bandes, où une puissance plus élevée est reliée à un niveau d'activité neuronal plus bas, une synchronisation menant à un pic d'activité dans la bande gamma risque de mener à une meilleure communication en permettant la synchronisation du déclenchement des potentiels d'action (Fries et al., 2007). Les pics observés dans la bande gamma sont plus hauts à droite qu'à gauche, ce qui peut être relié à une préférence pour les atteintes contralatérales au site d'enregistrement (qui sont situés dans le cortex gauche). Cette idée est renforcée par la faiblesse des pics des essais ***OneTL***, dans lesquels aucune affordance vers la droite n'apparaît. L'absence d'une différence significative entre les directions dans les essais à conflit complique l'interprétation. Il se peut que la nature plus complexe du choix à faire dans ce contexte prévienne l'expression de la préférence. Enfin, il est possible que la quasi-absence de signal gamma dans le PMd caudal soit relié à la nature agranulaire de cette région, qui est située très près du cortex moteur primaire.

La bande gamma montre une préférence précoce vers la droite plutôt que la gauche, dans les essais sans conflit dans le PPC et le PMd rostral. Cette préférence pourrait être reliée à la préparation du mouvement.

6. Limites

Le travail décrit dans ces pages, bien qu'il soit le fruit de longues années de travail, n'est pas sans défauts. Plusieurs limites importantes sont à noter dans la méthodologie et les analyses effectuées.

La première est la plus évidente : les données décrites ici ne proviennent que d'un seul animal. L'enregistrement d'un deuxième sujet par Ayuno Nakahashi, qui a aussi effectué les enregistrements décrits dans ce mémoire, est en cours. Cependant, les données n'étaient pas encore disponibles lorsqu'est venu le moment d'analyser les résultats, ce qui fait en sorte qu'un seul cerveau est discuté ici. Il est donc possible que les résultats soient moins généralisables que nous aimerions croire.

Ensuite, il est possible que les caractéristiques utilisées dans la tâche ne séparent pas l'information comme nous le désirerions. La tâche est définie à l'aide de deux caractéristiques : la luminosité de la cible, qui donne de l'information ascendante (ou *bottom-up*, BU), et l'orientation d'une barre noire sur chaque cible, qui donne de l'information descendante (*top-down*, TD). L'hypothèse sur laquelle se base la tâche est que l'information BU transitera par la voie dorsale, et sera donc reflétée plus tôt dans le PPC, tandis que l'information TD passera par la voie ventrale et sera donc observable dans le PMd avant d'atteindre le PPC. Le problème vient ici de notre définition de BU et TD. Bien que le fait qu'une cible plus lumineuse attire plus notre attention est tout à fait intuitive, les termes BU et TD sont habituellement utilisés dans le contexte de tâches de recherche sérielle, où on doit activement décider de passer d'une cible à l'autre, à moins que de l'information ascendante soit donnée sous forme d'une caractéristique différente de la cible par rapport au groupe de distracteurs, ce qui crée un phénomène de *pop-out*. Il n'est pas clair que le *pop-out* qui sous-tend l'information BU puisse se produire dans un groupe de seulement deux cibles, ou encore pour une cible seule.

Dans les premiers jours d'entraînement du sujet, son comportement portait à croire que les attributs des cibles étaient traités différemment : il répondait plus rapidement lorsqu'il pouvait se baser sur la luminosité des cibles que sur l'orientation de la ligne. Ces résultats sont encourageants pour la séparation de l'information BU/TD, mais ils s'étaient dissipés avant que le singe termine d'apprendre la tâche, donc longtemps avant le début de l'enregistrement.

Ce point mène à une autre limite des manipulations : même dans l'éventualité où la tâche permet bel et bien de séparer le traitement de BU et TD, il est très possible que l'entraînement intensif du sujet ait complètement estompé la différenciation de cette

information. Le singe travaille sur cette tâche depuis de nombreuses années, au cours desquelles il a effectué des centaines de milliers d'essais. Son niveau d'expertise est tel qu'il risque de voir chaque cible, et même chaque paire de cibles, comme un tout, plutôt que comme une somme de caractéristiques distinctes. Si chaque type d'essai était traité presque de la même façon à cause de l'habituation à la tâche, une grande partie de l'information que nous tentons d'obtenir serait perdue.

Une limite supplémentaire a trait à la quantité de données étudiée. À la suite d'un problème technique lié à la précision de la fréquence d'échantillonnage découvert par un stagiaire d'été dans le laboratoire, seule une petite quantité de sites d'enregistrements ont pu être reconstruits à temps pour être analysés avant le dépôt de ce mémoire. Ainsi, seuls 20 sites d'enregistrement fusionnés sont inclus dans les analyses, alors que plus d'un millier ont été enregistrés, ce qui limite la puissance statistique des analyses.

Les méthodes d'analyses employées sont aussi une limite de ce mémoire. Des techniques très intéressantes comme la cohérence entre les LFP et les décharges (*spike-field coherence*) ou entre deux LFP (*Field-field coherence*) n'ont pas été utilisées, entre autre à cause de la nature très fracturée des données. En effet, bien qu'une quantité astronomique d'essais ait été enregistrée, une fraction seulement est enregistrée depuis des emplacements constants, puisque certaines électrodes sont déplacées à chaque session en quête de nouveaux neurones à enregistrer.

Par ailleurs, le large écart entre les bandes de fréquences utilisées ici et celles utilisées largement dans la littérature est une considération importante. Il est possible que les conclusions portées dans ce chapitre soient rendues aberrantes par ce choix.

Au vu de ces limites, les résultats obtenus sont somme toute satisfaisants. Certains effets des caractéristiques sont observables malgré la définition ténue et le surentraînement du singe, et les méthodes d'analyse utilisées permettent des comparaisons significatives.

7. Travaux futurs

Cette étude ouvre plusieurs avenues de recherche qu'il serait intéressant d'explorer dans le futur. Certaines sont de nouvelles analyses à effectuer sur les mêmes données, et d'autres sont des manipulations tout à fait différentes.

D'abord, on pourrait effectuer les mêmes analyses en isolant de nouvelles variables. Les catégories d'essais définies ici découlaient des comparaisons entre les cibles présentées : s'il s'agissait d'une seule cible présentée à droite, il s'agissait d'un essai *OneTR* quelles que soient les caractéristiques en jeu. De même, deux cibles identiques menaient toujours à un essai *Twin*, et ainsi de suite.

Il y aurait plusieurs autres façons de classer les essais. Par exemple, on pourrait les séparer selon la valeur de la récompense obtenue. Ceci permettrait d'observer une éventuelle relation entre la réponse du PPC et du PMd et la valeur des options. On pourrait imaginer que les essais soient encodés différemment selon que la récompense soit petite ou grande. On pourrait aussi séparer les essais selon la valeur de chaque caractéristique. La réponse est-elle différente entre les trois niveaux de luminosité de la cible choisie, indépendamment de la comparaison en cours? La même question peut se poser pour l'orientation de la ligne. Cette analyse permettrait d'évaluer si les caractéristiques sont encodées directement dans les régions étudiées, plutôt que seulement les comparaisons entre différentes cibles.

Parmi les nombreux essais enregistrés, une partie est composée d'une version à temps de réaction de la tâche, dans laquelle le singe n'a pas à attendre de signal GO pour débiter son mouvement d'atteinte. Comparer ces essais avec ceux à délai peut mettre en lumière quelles parties du signal sont reliées à la décision et lesquelles sont reliées au mouvement.

Nous avons mentionné que seule une petite proportion des données enregistrées ont été utilisées dans les analyses présentées ici. Une fois l'erreur technique prise en charge, il serait intéressant de recommencer les mêmes analyses effectuées ici avec toutes ces données. Le plus grand bassin de données permettrait aussi de réaliser de nouvelles analyses. On pourrait analyser la cohérence entre des sites enregistrés simultanément dans

les différentes régions, ou entre chaque site incluant un neurone isolé et les LFP environnants. On pourrait analyser les LFP selon les caractéristiques des neurones isolés enregistrés simultanément par l'électrode. Séparer les données selon les champs récepteurs différents des neurones pourrait mettre en lumière de nouvelles différences.

Finalement, on pourrait effectuer des manipulations similaires, mais différentes. Par exemple, on pourrait enregistrer la même tâche dans de nouvelles régions en plus du PPC et du PMd : des aires telles le cortex cingulaire antérieur (ACC), le cortex préfrontal dorsolatéral (dlPFC), ou le cortex orbitofrontal (OFC), ainsi que dans les ganglions de la base. L'ACC en particulier est reconnu pour son rôle dans la résolution de conflits (Paus, 2001; Ebitz et al., 2020), ce qui est d'un intérêt tout particulier ici. L'ACC est d'ailleurs une cible des enregistrements en cours par Ayuno Nakahashi dans le second singe de son projet doctoral, ce qui complètera les données présentées ici. Le dlPFC est aussi une cible future de ces mêmes enregistrements. Une autre option qui pourrait être intéressante est d'enregistrer dans plusieurs des aires mentionnées à l'aide de réseaux statiques d'électrodes de type *Utah Array*. Les réseaux d'électrodes statiques sont beaucoup moins versatiles que les réseaux *Gray Matter* utilisés ici, mais leur utilisation simplifiée et le fait que les canaux demeurent, du point de vue des LFP, au même endroit tout au long de la période d'enregistrement, permet d'utiliser des méthodes qui requièrent plusieurs canaux stables, dont les divers types de calcul de cohérence.

En résumé, de nombreuses options sont disponibles pour mener plus loin cette étude, non les moindres sur des données déjà récoltées ou dont l'obtention est déjà en cours. En particulier, la thèse doctorale d'Ayuno Nakahashi qui présentera, entre autres, les mêmes données que présentées ici mais en se concentrant sur les décharges neuronales, sera à ne pas manquer.

8. Conclusion

Nous voici finalement à la dernière section de ce mémoire. Il est temps de revenir sur l'ensemble de ce que nous avons vu dans les chapitres précédents et de répondre une fois pour toute à la grande question : les décisions incarnées sont-elles prises par un processus sériel géré par un exécutif central, ou à l'aide d'un consensus distribué sous-tendu par un mécanisme de décision parallèle?

Si vous êtes parvenus à lire l'ensemble de ce mémoire (auquel cas je vous félicite autant que vous remercie pour votre ténacité), c'est probablement que vous faites partie de ceux qui saviez dès la première page que j'allais conclure par la phrase suivante : malheureusement, mes résultats ne permettent pas de répondre à cette question.

En étudiant les potentiels de champ du PPC et du PMd à l'aide de la tâche de libre choix à deux caractéristiques, j'ai à tout le moins pu observer plusieurs phénomènes intéressants. Le premier est la constance du patron de la réponse des aires étudiées, lors des différentes conditions induites par la tâche.

En effet, les quatre phénomènes principaux observés – la suppression et le rebond bêta, la bouffée alpha et l'activité gamma – sont remarquablement bien conservés à travers les trois régions et les nombreuses conditions. Les différences observables entre ces conditions, cependant, sont plus subtiles que les ondes qui les sous-tendent. La suppression bêta est parfois reliée à la caractéristique principale de la cible choisie : elle est plus grande pour les essais TD dans le PPC, et pour les essais BU dans le PMd caudal. C'est l'inverse de ce à quoi on s'attendrait si, comme le prévoit le modèle de consensus distribué, le PMd « votait » pour choisir la cible avec un meilleur TD et le PPC, pour celle avec une meilleure BU. Le rebond qui suit la suppression bêta reflète la direction du mouvement, mais aussi parfois que la cible choisie a une bonne caractéristique BU. On pourrait croire que le rebond reflète l'effort de décodage de la valeur des caractéristiques BU des cibles, mais son apparition tardive rend cette interprétation douteuse. Quant à la rapide et puissante bouffée alpha, elle est clairement reliée à l'apparition d'une cible dans l'espace visuel contralatéral, puisqu'elle disparaît presque si une seule cible apparaît à gauche. Elle n'est cependant pas simplement une réaction sensorielle : elle est modulée par l'absence de la cible de droite et, parfois, par sa valeur totale, mais pas par sa luminosité ni par l'orientation de sa ligne. On l'interprète comme l'inhibition initiale du mouvement, une pause pour attendre d'avoir plus d'information avant de choisir si on veut déclencher un mouvement à droite. Enfin, l'activité

gamma reflète rapidement la direction des cibles dans les essais sans conflit. À l'interpréter selon le modèle parallèle, on pourrait imaginer qu'elle détecte si une cible est un choix évident et réagisse en conséquence.

En mettant tout cela ensemble, le modèle qui émerge en est un où après l'apparition des cibles, les deux mouvements possibles sont préparés. Si bouger à gauche est un choix évident, cela sera reflété par l'activité gamma et, peut-être, la bouffée alpha. La suppression bêta réagit ensuite en jeu pour contribuer à décoder les caractéristiques en cas de conflit. Enfin, le rebond bêta reflète le mouvement choisi.

Un problème survient lorsqu'on compare ce modèle aux résultats préliminaires obtenus par Ayuno Nakahashi dans son analyse des potentiels d'actions. Ceux-ci montrent que plusieurs neurones du PMd reflètent la décision prise dans les 100ms suivant l'apparition des cibles, soit avant même que la bouffée alpha atteigne son pic. Il est donc difficile de comprendre pourquoi le signal LFP reflète peu cette décision, plusieurs centaines de millisecondes après qu'elle soit atteinte. Néanmoins, nous sommes parvenus à une interprétation des LFP un signal infiniment complexe constitué la somme de l'activité de centaines de milliers de synapses et de milliers de cellules dans le cerveau d'un singe entraîné à prendre des décisions complexes. Il s'agit d'un accomplissement en soi.

En résumé, mes manipulations ne sont pas parvenues à répondre à la question fondamentale qu'est « comment choisit-on? ». Les méthodes utilisées se sont avérées inappropriées pour s'attaquer à cette grande question, ne donnant aucune indication claire qu'une des hypothèses est plus appropriée que l'autre. Est-ce que ce résultat indique que les behavioristes avaient raison et que le cerveau devrait être approché comme une boîte noire insondable? Bien sûr que non. Malgré les difficultés que j'ai rencontrées, ce mémoire constitue un petit pas de plus sur le long chemin qu'est la science. J'ai espoir qu'un jour, peut-être dans ce même laboratoire, quelqu'un fera le dernier pas requis pour parvenir à réfuter – ou, même, à prouver – l'existence d'un exécutif central. Ce sera un grand jour.

Références bibliographiques

- Adrian ED, Matthews BHC (1934) The interpretation of potential waves in the cortex. *The Journal of Physiology* 81:440-471.
- Alegre M, Imirizaldu L, Valencia M, Iriarte J, Arcocha J, Artieda J (2006) Alpha and beta changes in cortical oscillatory activity in a go/no go randomly-delayed-response choice reaction time paradigm. *Clinical neurophysiology* 117:16-25.
- Baldwin HA, Frenk S, Lettvin JY (1965) Glass-Coated Tungsten Microelectrodes. *Science* 148:1462-1464.
- Ballesta S, Shi W, Conen KE, Padoa-Schioppa C (2020) Values encoded in orbitofrontal cortex are causally related to economic choices. *Nature* 588:450-453.
- Barbas H (1988) Anatomic organization of basoventral and mediodorsal visual recipient prefrontal regions in the rhesus monkey. *Journal of Comparative Neurology* 276:313-342.
- Bastian A, Riehle A, Erlhagen W, Schöner G (1998) Prior information preshapes the population representation of movement direction in motor cortex. *Neuroreport: An International Journal for the Rapid Communication of Research in Neuroscience* 9:315-319.
- Battaglia-Mayer A, Caminiti R, Lacquaniti F, Zago M (2003) Multiple levels of representation of reaching in the parieto-frontal network. *Cerebral cortex (New York, NY : 1991)* 13:1009-1022.
- Bédard C, Kröger H, Destexhe A (2006) Does the 1/f frequency scaling of brain signals reflect self-organized critical states? *Physical review letters* 97:118102.
- Berger H (1929) Über das Elektrenkephalogramm des Menschen. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten* 87:527-570.
- Bisiach E (1996) Unilateral Neglect and the Structure of Space Representation. *Current Directions in Psychological Science* 5:62-65.
- Bretag AH (2017) The glass micropipette electrode: A history of its inventors and users to 1950. *Journal of General Physiology* 149:417-430.
- Burbaud P, Doegle C, Gross C, Bioulac B (1991) A quantitative study of neuronal discharge in areas 5, 2, and 4 of the monkey during fast arm movements. *Journal of Neurophysiology* 66:429-443.

- Buzsáki G, Anastassiou CA, Koch C (2012) The origin of extracellular fields and currents — EEG, ECoG, LFP and spikes. *Nature reviews Neuroscience* 13:407-420.
- Chandrasekaran C, Peixoto D, Newsome WT, Shenoy KV (2017) Laminar differences in decision-related neural activity in dorsal premotor cortex. *Nature Communications* 8:614.
- Chang SWC, Dickinson AR, Snyder LH (2008) Limb-Specific Representation for Reaching in the Posterior Parietal Cortex. *The Journal of Neuroscience* 28:6128.
- Chomsky N (1959) Reviewed Work: Verbal behavior by B. F. Skinner. *Language* 35:26-58.
- Cisek P (2007) Cortical mechanisms of action selection: the affordance competition hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362:1585-1599.
- Cisek P (2019) Resynthesizing behavior through phylogenetic refinement. *Attention, Perception, & Psychophysics* 81:2265-2287.
- Cisek P, Kalaska JF (2005) Neural Correlates of Reaching Decisions in Dorsal Premotor Cortex: Specification of Multiple Direction Choices and Final Selection of Action. *Neuron* 45:801-814.
- Cisek P, Kalaska JF (2010) Neural Mechanisms for Interacting with a World Full of Action Choices. *Annual Review of Neuroscience* 33:269-298.
- Coallier É, Michelet T, Kalaska J (2015) Dorsal premotor cortex: Neural correlates of reach target decisions based on a color-location matching rule and conflicting sensory evidence. *Journal of neurophysiology* 113:jn.00166.02014.
- Cohen MX (2014) Analyzing neural time series data : theory and practice.
- Colby CL (1998) Action-Oriented Spatial Reference Frames in Cortex. *Neuron* 20:15-24.
- Colby CL, Goldberg ME (1999) Space and attention in parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience* 22:319-349.
- Coles MGH, Gratton G, Bashore TR, Eriksen CW, Donchin E (1985) A psychophysiological investigation of the continuous flow model of human information processing. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 11:529-553.
- Crammond DJ, Kalaska JF (2000) Prior information in motor and premotor cortex: activity during the delay period and effect on pre-movement activity. *J Neurophysiol* 84:986-1005.
- Crone NE, Miglioretti DL, Gordon B, Lesser RP (1998) Functional mapping of human sensorimotor cortex with electrocorticographic spectral analysis. II. Event-related synchronization in the gamma band. *Brain* 121:2301-2315.

- Descartes R (1649) *Les Passions de l'âme*. Paris.
- Desimone R (1991) Face-Selective Cells in the Temporal Cortex of Monkeys. *Journal of Cognitive Neuroscience* 3:1-8.
- Desimone R, Duncan J (1995) Neural Mechanisms of Selective Visual Attention. *Annual Review of Neuroscience* 18:193-222.
- Donders FC (1969) On the speed of mental processes. *Acta Psychologica* 30:412-431.
- Donoghue T, Haller M, Peterson EJ, Varma P, Sebastian P, Gao R, Noto T, Lara AH, Wallis JD, Knight RT, Shestyuk A, Voytek B (2020) Parameterizing neural power spectra into periodic and aperiodic components. *Nature neuroscience* 23:1655-1665.
- Ebitz RB, Smith EH, Horga G, Schevon CA, Yates MJ, McKhann GM, Botvinick MM, Sheth SA, Hayden BY (2020) Human dorsal anterior cingulate neurons signal conflict by amplifying task-relevant information. *bioRxiv:2020.2003.2014.991745*.
- Eriksen CW, Schultz DW (1979) Information processing in visual search: A continuous flow conception and experimental results. *Perception & Psychophysics* 25:249-263.
- Evans TM, Janvier P, Docker MF (2018) The evolution of lamprey (Petromyzontida) life history and the origin of metamorphosis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 28:825-838.
- Evarts EV (1968) Relation of pyramidal tract activity to force exerted during voluntary movement. *J Neurophysiol* 31:14-27.
- Fagg AH, Arbib MA (1998) Modeling parietal-premotor interactions in primate control of grasping. *Neural networks : the official journal of the International Neural Network Society* 11:1277-1303.
- Fine JM, Hayden, B. Y. (2021) The whole prefrontal cortex is premotor cortex. *arXiv preprint*.
- Fodor JA (1975) *The Language of Thought*: Harvard University Press.
- Foxe JJ, Snyder AC (2011) The Role of Alpha-Band Brain Oscillations as a Sensory Suppression Mechanism during Selective Attention. *Frontiers in psychology* 2:154.
- Fries P, Nikolić D, Singer W (2007) The gamma cycle. *Trends in Neurosciences* 30:309-316.
- Galvani L (1841) *Opere edite ed inedite del Professore Luigi Galvani raccolte e pubblicate dall'Accademia delle Science dell'Istituto di Bologna*. Bologna: Dall'Olmo.
- Georgopoulos AP, Kalaska JF, Caminiti R, Massey JT (1982) On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 2:1527-1537.
- Gibson JJ (1966) *The senses considered as perceptual systems*: Houghton Mifflin Boston.

- Gibson JJ (1979) The ecological approach to visual perception. Boston: Houghton Mifflin.
- Gold JI, Shadlen MN (2007) The Neural Basis of Decision Making. Annual Review of Neuroscience 30:535-574.
- Goodale MA, Milner AD (1992) Separate visual pathways for perception and action. Trends in neurosciences 15:20-25.
- Graziano MS, Taylor CS, Moore T (2002) Complex movements evoked by microstimulation of precentral cortex. Neuron 34:841-851.
- Grice GR, Nullmeyer R, Spiker VA (1977) Application of variable criterion theory to choice reaction time. Perception & Psychophysics 22:431-449.
- Grice GR, Nullmeyer R, Spiker VA (1982) Human reaction time: Toward a general theory. Journal of Experimental Psychology: General 111:135-153.
- Grossberg S (1982) Studies of mind and brain: Neural principles of learning, perception, development, cognition, and motor control. Boston: Reidel Press.
- Hanks TD, Ditterich J, Shadlen MN (2006) Microstimulation of macaque area LIP affects decision-making in a motion discrimination task. Nature neuroscience 9:682-689.
- Harrison BJ, Pantelis C (2010) Multiunit Activity. In: Encyclopedia of Psychopharmacology (Stolerman IP, ed), pp 809-809. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Hodgkin AL, Huxley AF (1939) Action Potentials Recorded from Inside a Nerve Fibre. Nature 144:710-711.
- Huk AC, Shadlen MN (2005) Neural activity in macaque parietal cortex reflects temporal integration of visual motion signals during perceptual decision making. The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience 25:10420-10436.
- Humphrey DR, Schmidt EM (1990) Extracellular Single-Unit Recording Methods. In: Neurophysiological Techniques: Applications to Neural Systems (Boulton AA, Baker GB, Vanderwolf CH, eds), pp 1-64. Totowa, NJ: Humana Press.
- Hwang EJ, Andersen RA (2011) Effects of visual stimulation on LFPs, spikes, and LFP-spike relations in PRR. Journal of neurophysiology 105:1850-1860.
- Jasper HH (1948) History of the early development of electroencephalography and clinical neurophysiology at the Montreal Neurological Institute: the first 25 years 1939-1964. The Canadian journal of neurological sciences Le journal canadien des sciences neurologiques 18:533-548.
- Jasper HH (1997) Charting the sea of brain waves. 1948. Journal of clinical neurophysiology : official publication of the American Electroencephalographic Society 14:464-469.

- Jerbi K, Ossandón T, Hamamé CM, Senova S, Dalal SS, Jung J, Minotti L, Bertrand O, Berthoz A, Kahane P, Lachaux J-P (2009) Task-related gamma-band dynamics from an intracerebral perspective: Review and implications for surface EEG and MEG. *Human Brain Mapping* 30:1758-1771.
- Johnson PB, Ferraina S, Bianchi L, Caminiti R (1996) Cortical Networks for Visual Reaching: Physiological and Anatomical Organization of Frontal and Parietal Lobe Arm Regions. *Cerebral Cortex* 6:102-119.
- Jones E, Powell T (1970) An anatomical study of converging sensory pathways within the cerebral cortex of the monkey. *Brain* 93:793-820.
- Kajikawa Y, Schroeder CE (2011) How local is the local field potential? *Neuron* 72:847-858.
- Katz LN, Yates JL, Pillow JW, Huk AC (2016) Dissociated functional significance of decision-related activity in the primate dorsal stream. *Nature* 535:285-288.
- Kilavik BE, Zaepffel M, Brovelli A, MacKay WA, Riehle A (2013) The ups and downs of beta oscillations in sensorimotor cortex. *Experimental Neurology* 245:15-26.
- Kilavik BE, Ponce-Alvarez A, Trachel R, Confais J, Takerkart S, Riehle A (2012) Context-Related Frequency Modulations of Macaque Motor Cortical LFP Beta Oscillations. *Cerebral Cortex* 22:2148-2159.
- Klaes C, Westendorff S, Chakrabarti S, Gail A (2011) Choosing Goals, Not Rules: Deciding among Rule-Based Action Plans. *Neuron* 70:536-548.
- Klier EM, Wang H, Crawford JD (2001) The superior colliculus encodes gaze commands in retinal coordinates. *Nature neuroscience* 4:627-632.
- Klimesch W, Sauseng P, Hanslmayr S (2007) EEG alpha oscillations: The inhibition-timing hypothesis. *Brain Research Reviews* 53:63-88.
- Kuang S, Morel P, Gail A (2015) Planning Movements in Visual and Physical Space in Monkey Posterior Parietal Cortex. *Cerebral Cortex* 26:731-747.
- Kubaneck J, Li JM, Snyder LH (2015) Motor role of parietal cortex in a monkey model of hemispatial neglect. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:E2067.
- Lindén H, Pettersen KH, Einevoll GT (2010) Intrinsic dendritic filtering gives low-pass power spectra of local field potentials. *Journal of Computational Neuroscience* 29:423-444.
- Mehring C, Rickert J, Vaadia E, de Oliveira SC, Aertsen A, Rotter S (2003) Inference of hand movements from local field potentials in monkey motor cortex. *Nature neuroscience* 6:1253-1254.
- Miller GA (2003) The cognitive revolution: a historical perspective. *Trends in Cognitive Sciences* 7:141-144.

- Mirpour K, Bisley JW (2013) Evidence for differential top-down and bottom-up suppression in posterior parietal cortex. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B, Biological sciences* 368:20130069-20130069.
- Mishkin M, Ungerleider LG, Macko KA (1983) Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends in Neurosciences* 6:414-417.
- Mitra P (2007) *Observed brain dynamics*: Oxford University Press.
- Mitzdorf U (1985) Current source-density method and application in cat cerebral cortex: investigation of evoked potentials and EEG phenomena. *Physiological Reviews* 65:37-100.
- Mountcastle VB, Lynch JC, Georgopoulos A, Sakata H, Acuna C (1975) Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space. *Journal of Neurophysiology* 38:871-908.
- Murata A, Gallese V, Luppino G, Kaseda M, Sakata H (2000) Selectivity for the Shape, Size, and Orientation of Objects for Grasping in Neurons of Monkey Parietal Area AIP. *Journal of Neurophysiology* 83:2580-2601.
- Neisser U (2014) *Cognitive psychology: Classic edition*: Psychology Press.
- Newson JJ, Thiagarajan TC (2019) EEG Frequency Bands in Psychiatric Disorders: A Review of Resting State Studies. *Frontiers in Human Neuroscience* 12.
- Onken A, Xie J, Panzeri S, Padoa-Schioppa C (2019) Categorical encoding of decision variables in orbitofrontal cortex. *PLOS Computational Biology* 15:e1006667.
- Oostenveld R, Fries P, Maris E, Schoffelen JM (2011) FieldTrip: Open source software for advanced analysis of MEG, EEG, and invasive electrophysiological data. *Computational intelligence and neuroscience* 2011:156869.
- Padoa-Schioppa C (2011) Neurobiology of Economic Choice: A Good-Based Model. *Annual Review of Neuroscience* 34:333-359.
- Padoa-Schioppa C, Assad JA (2006) Neurons in the orbitofrontal cortex encode economic value. *Nature* 441:223-226.
- Palmer DC (2006) On Chomsky's Appraisal of Skinner's Verbal Behavior: A Half Century of Misunderstanding. *Behav Anal* 29:253-267.
- Pandya DN, Kuypers HG (1969) Cortico-cortical connections in the rhesus monkey. *Brain research* 13:13-36.
- Paré M, Wurtz RH (2001) Progression in neuronal processing for saccadic eye movements from parietal cortex area lip to superior colliculus. *J Neurophysiol* 85:2545-2562.

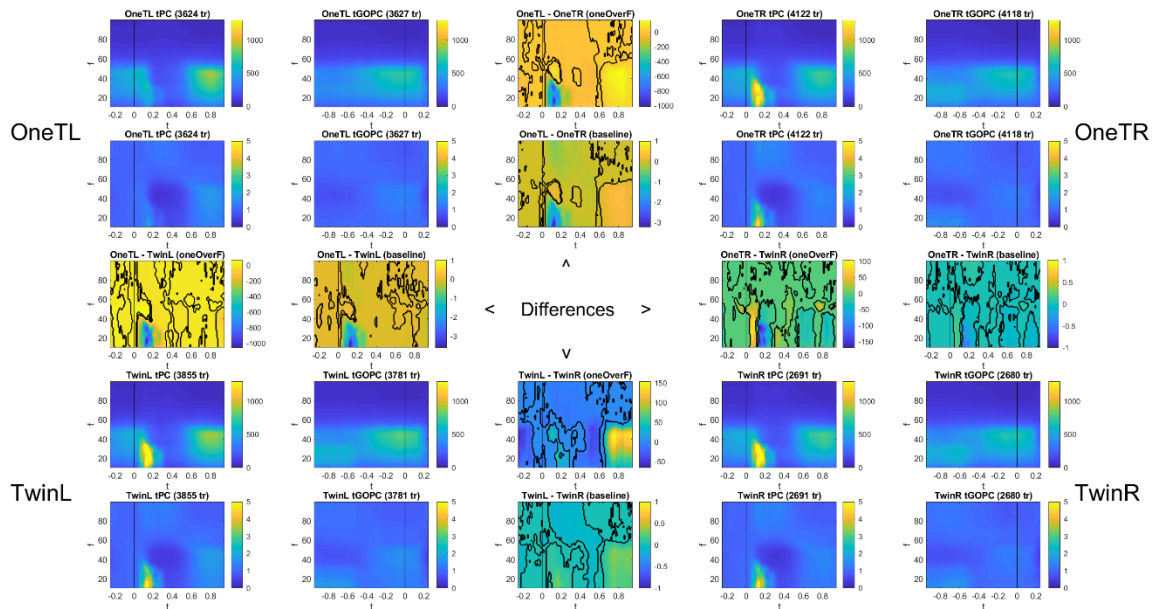
- Paus T (2001) Primate anterior cingulate cortex: Where motor control, drive and cognition interface. *Nature Reviews Neuroscience* 2:417-424.
- Pavlov IP (1897/1902) *The Work of the Digestive Glands*. London: Griffin.
- Pavlov PI (1927/2010) Conditioned reflexes: An investigation of the physiological activity of the cerebral cortex. *Ann Neurosci* 17:136-141.
- Percival DB, Walden AT (1993) *Spectral Analysis for Physical Applications*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Pesaran B, Nelson MJ, Andersen RA (2008) Free choice activates a decision circuit between frontal and parietal cortex. *Nature* 453:406-409.
- Pesaran B, Pezaris JS, Sahani M, Mitra PP, Andersen RA (2002) Temporal structure in neuronal activity during working memory in macaque parietal cortex. *Nature neuroscience* 5:805.
- Pizzamiglio L, Cappa S, Vallar G, Zoccolotti P, et al. (1989) Visual neglect for far and near extra-personal space in humans. *Cortex: A Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior* 25:471-477.
- Platt ML, Glimcher PW (1999) Neural correlates of decision variables in parietal cortex. *Nature* 400:233-238.
- Pravdich-Neminsky V (1913) Experiments on the registration of the electric phenomena of the mammalian brain. *Zbl Physiol*:951-960.
- Purpura DP (1956) Observations on the Cortical Mechanism of EEG Activation Accompanying Behavioral Arousal. *Science* 123:804.
- Putnam H (1967) The nature of mental states. In: *Art, Mind, and Religion* (Capitan WH, Merrill DD, eds), pp 1–223: Pittsburgh University Press.
- Rajalingham R, Kar K, Sanghavi S, Dehaene S, DiCarlo JJ (2020) The inferior temporal cortex is a potential cortical precursor of orthographic processing in untrained monkeys. *Nature Communications* 11:3886.
- Robinson DL, Goldberg ME, Stanton GB (1978) Parietal association cortex in the primate: sensory mechanisms and behavioral modulations. *Journal of Neurophysiology* 41:910-932.
- Roelfsema PR, Engel AK, König P, Singer W (1997) Visuomotor integration is associated with zero time-lag synchronization among cortical areas. *Nature* 385:157-161.
- Roitman JD, Shadlen MN (2002) Response of Neurons in the Lateral Intraparietal Area during a Combined Visual Discrimination Reaction Time Task. *The Journal of Neuroscience* 22:9475.

- Sakmann B, Neher E (1984) Patch clamp techniques for studying ionic channels in excitable membranes. *Annual review of physiology* 46:455-472.
- Saleem KS, Logothetis NK (2012) A combined MRI and histology atlas of the rhesus monkey brain in stereotaxic coordinates: Academic Press.
- Schaffelhofer S, Scherberger H (2016) Object vision to hand action in macaque parietal, premotor, and motor cortices. *eLife* 5:e15278.
- Scherberger H, Jarvis MR, Andersen RA (2005) Cortical local field potential encodes movement intentions in the posterior parietal cortex. *Neuron* 46:347-354.
- Schneider GE (1967) Contrasting visuomotor functions of tectum and cortex in the golden hamster. *Psychologische Forschung* 31:52-62.
- Schuetze SM (1983) The discovery of the action potential. *Trends in Neurosciences* 6:164-168.
- Sherrington CS (1906) *The integrative action of the nervous system*. New Haven, CT, US: Yale University Press.
- Skinner BF (1938) *The Behavior of Organisms: An experimental analysis*. Oxford, England: Appleton-Century.
- Skinner BF (1957) *Verbal Behavior*. New York: Copley Publishing Group.
- Slepian D (1978) Prolate spheroidal wave functions, fourier analysis, and uncertainty – V: the discrete case. *The Bell System Technical Journal* 57:1371-1430.
- Snyder LH, Batista AP, Andersen RA (1997) Coding of intention in the posterior parietal cortex. *Nature* 386:167-170.
- Spaak E, Bonnefond M, Maier A, Leopold DA, Jensen O (2012) Layer-specific entrainment of γ -band neural activity by the α rhythm in monkey visual cortex. *Curr Biol* 22:2313-2318.
- Sternberg S (1969) The discovery of processing stages: Extensions of Donders' method. *Acta Psychologica* 30:276-315.
- Tanaka K (1996) Inferotemporal Cortex and Object Vision. *Annual Review of Neuroscience* 19:109-139.
- Tanné J, Boussaoud D, Boyer-Zeller N, Rouiller EM (1995) Direct visual pathways for reaching movements in the macaque monkey. *Neuroreport: An International Journal for the Rapid Communication of Research in Neuroscience*.
- Thagard P (2005) *Mind: Introduction to cognitive science*: MIT press.

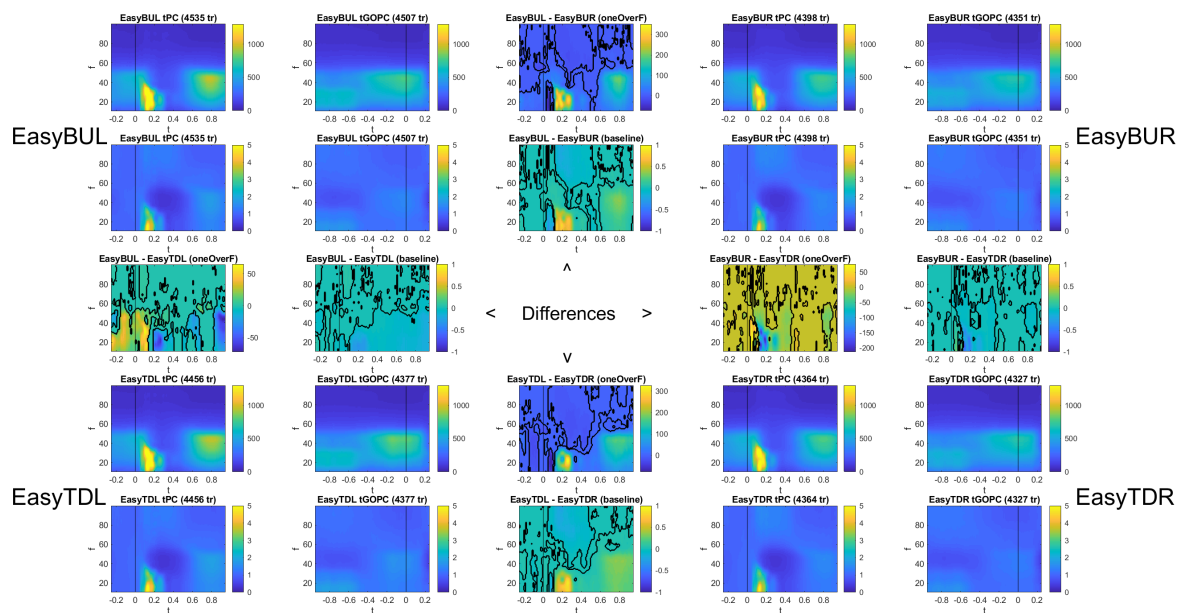
- Thomson DJ (1982) Spectrum estimation and harmonic analysis. *Proceedings of the IEEE* 70:1055-1096.
- Thorndike EL (1898) Animal intelligence: An experimental study of the associative processes in animals. *The Psychological Review: Monograph Supplements* 2:i-109.
- Tombini M, Zappasodi F, Zollo L, Pellegrino G, Cavallo G, Tecchio F, Guglielmelli E, Rossini PM (2009) Brain activity preceding a 2D manual catching task. *Neuroimage* 47:1735-1746.
- Verkhatsky A, Krishtal OA, Petersen OH (2006) From Galvani to patch clamp: the development of electrophysiology. *Pflügers Archiv* 453:233-247.
- Wang XJ (2002) Probabilistic decision making by slow reverberation in cortical circuits. *Neuron* 36:955-968.
- Watson JB (1924) *Behaviorism*. New York: The People's Institute Pub. Co.
- Wise SP, Boussaoud D, Johnson PB, Caminiti R (1997) Premotor and parietal cortex: corticocortical connectivity and combinatorial computations. *Annu Rev Neurosci* 20:25-42.
- Wójcik DK (2013) Current Source Density (CSD) Analysis. In: *Encyclopedia of Computational Neuroscience* (Jaeger D, Jung R, eds), pp 1-10. New York, NY: Springer New York.
- Wolbarsht ML, Macnichol EF, Jr., Wagner HG (1960) Glass Insulated Platinum Microelectrode. *Science* 132:1309-1310.
- Zhou Y, Freedman DJ (2019) Posterior parietal cortex plays a causal role in perceptual and categorical decisions. *Science* 365:180.

Annexes

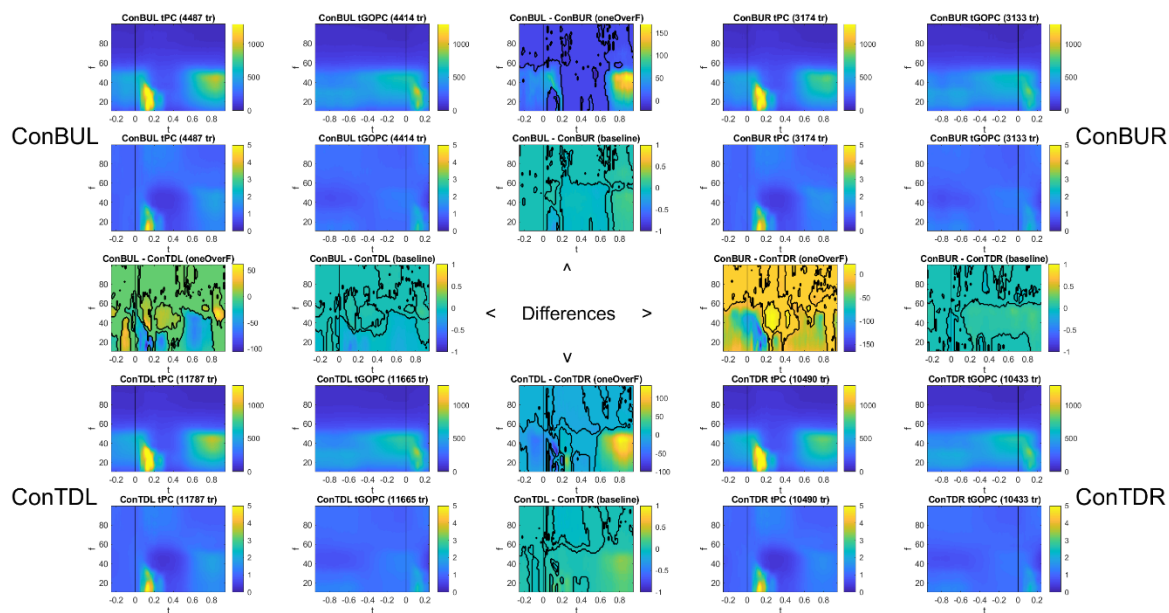
8.0. Annexe 1 : Résultats du cortex pariétal postérieur



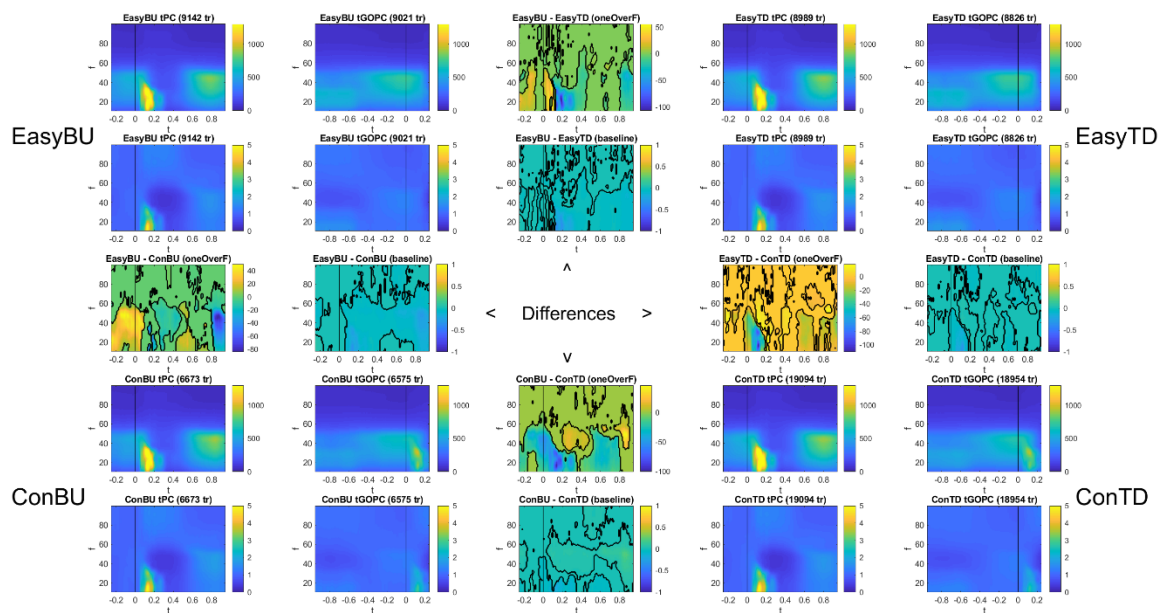
Annexe 1.1 : Spectrogrammes des essais à une cible et à deux cibles identiques dans le cortex pariétal postérieur (PPC). Les quatre spectres du haut à gauche représentent les données des essais à une cible présentée à gauche, ceux du haut à droite, les essais à une cible présentée à droite, ceux du bas à gauche, les essais à deux cibles identiques où le sujet a choisi celle de gauche et ceux du bas à droite, les essais à cibles identiques où celle de droite est choisie. Les spectres de la croix centrale représentent la différence entre les types d'essais de chaque côté de la branche, avec les parties significatives entourées en noir.



Annexe 1.2 : Spectrogrammes des essais faciles dans le cortex pariétal postérieur (PPC). Les quatre spectres du haut à gauche représentent les données des essais où la meilleure cible (choisie) a une bonne caractéristique BU et est à gauche, ceux du haut à droite, ont le même type de cible mais présentée à droite. Dans les spectres du bas, la meilleure cible avait une meilleure caractéristique TD; elle était à gauche dans les spectres de gauche et à droite dans les spectres de droite. Les spectres de la croix centrale représentent la différence entre les types d'essais de chaque côté de la branche, avec les parties significatives entourées en noir. tPC, moment d'apparition des cibles. tGOPC, moment d'apparition du signal GO. oneOverF, spectres à puissance multipliée par la fréquence. Baseline, spectres normalisés par la ligne de bse des 200ms précédant t=0.

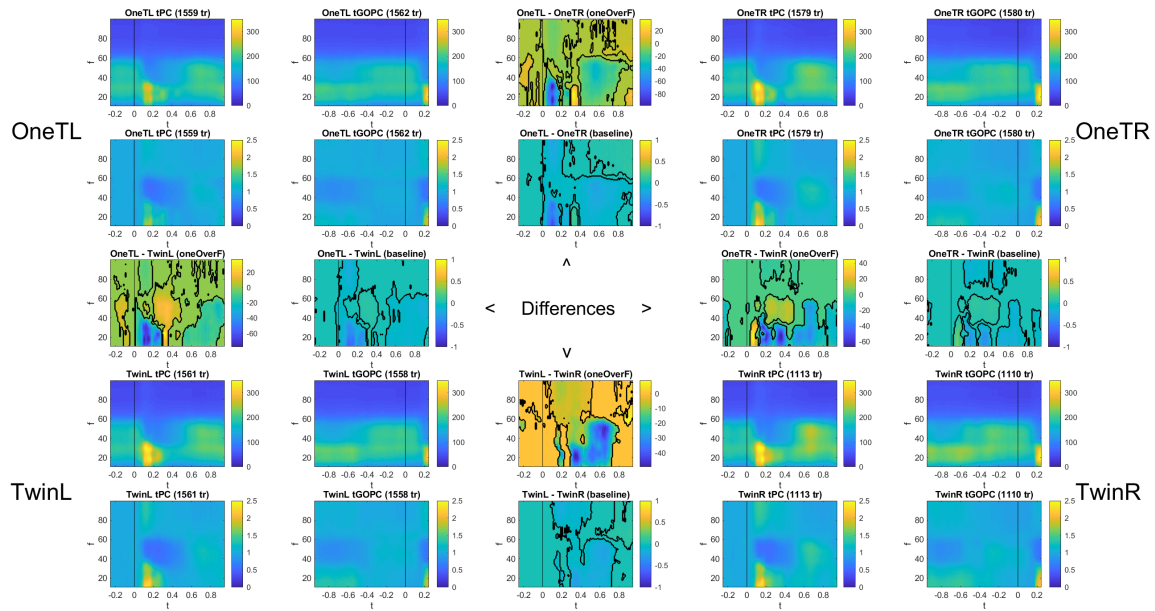


Annexe 1.3 : Spectrogrammes des essais à conflits dans le cortex pariétal postérieur (PPC). Dans tous les essais, deux cibles de valeur équivalentes sont présentées, l'une avec une meilleure caractéristique BU (cible BU) et l'autre, une meilleure caractéristique TD (cible TD). Les quatre spectres du haut à gauche représentent les données des essais où la cible BU était présentée à gauche et a été choisie. Ceux du haut à droite sont du même type, mais la cible BU était présentée à droite. Dans les spectres du bas, la cible choisie avait une meilleure caractéristique TD; elle était à gauche dans les spectres de gauche et à droite dans les spectres de droite. Les spectres de la croix centrale représentent la différence entre les types d'essais de chaque côté de la branche, avec les parties significatives entourées en noir. tPC, moment d'apparition des cibles. tGOPC, moment d'apparition du signal GO. oneOverF, spectres à puissance multipliée par la fréquence. Baseline, spectres normalisés par la ligne de bse des 200ms précédant t=0.

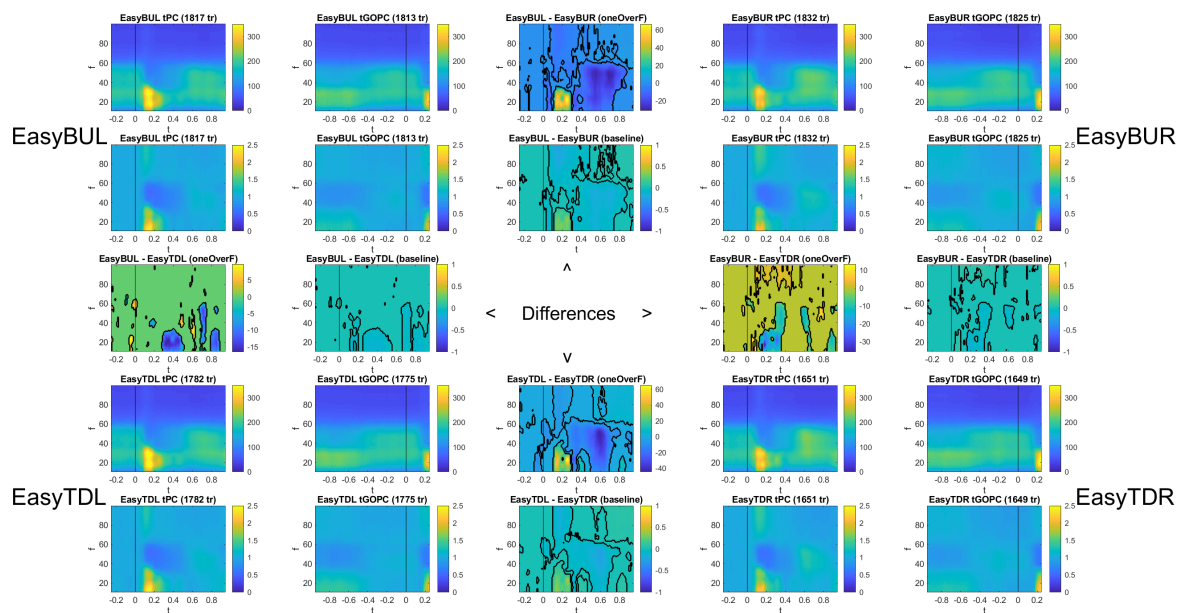


Annexe 1.4 : Spectrogrammes des essais combinés faciles et à conflits dans le cortex pariétal postérieur (PPC). Dans les essais des spectres du haut, deux cibles sont présentées, dont l'une a une valeur plus grande que l'autre et est choisie. Les spectres de gauche montrent les essais où la meilleure cible avait une bonne caractéristique BU; ceux de droite, les essais où la cible choisie avait une bonne caractéristique TD. Dans les essais des spectres du bas, deux cibles de valeur équivalentes sont présentées, l'une avec une meilleure caractéristique BU (cible BU) et l'autre, une meilleure caractéristique TD (cible TD). Les spectres du gauche montrent les essais où la cible BU a été choisie et ceux de droite, les essais où la cible TD a été choisie. Les spectres de la croix centrale représentent la différence entre les types d'essais de chaque côté de la branche, avec les parties significatives entourées en noir. tPC, moment d'apparition des cibles. tGOPC, moment d'apparition du signal GO. oneOverF, spectres à puissance multipliée par la fréquence. Baseline, spectres normalisés par la ligne de base des 200ms précédant t=0.

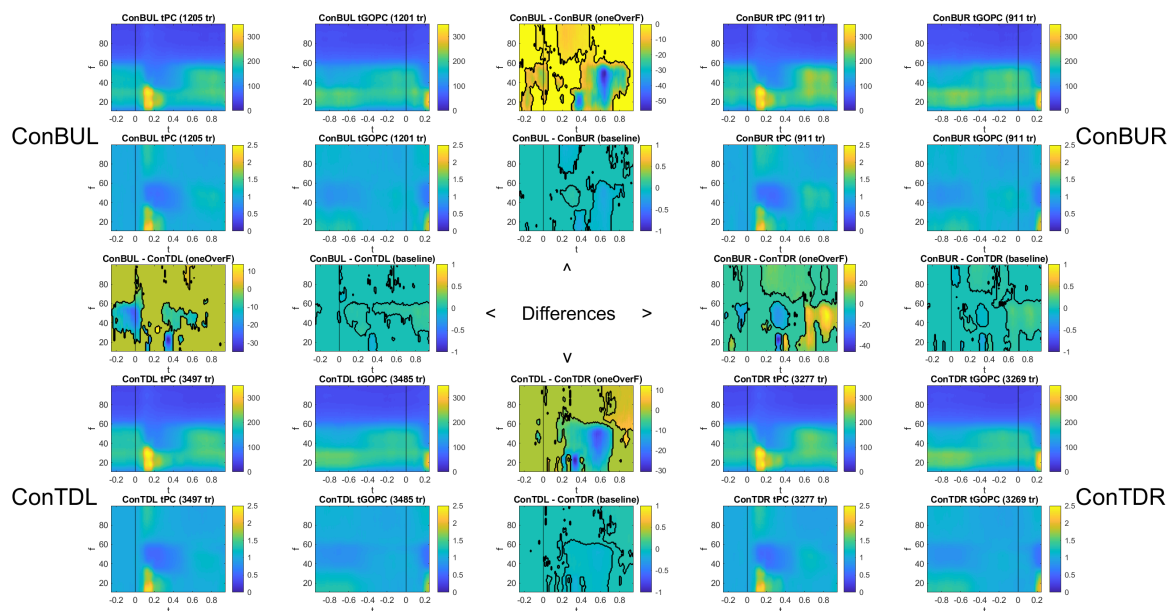
8.1. Annexe 2 : Résultats du cortex prémoteur dorsal rostral



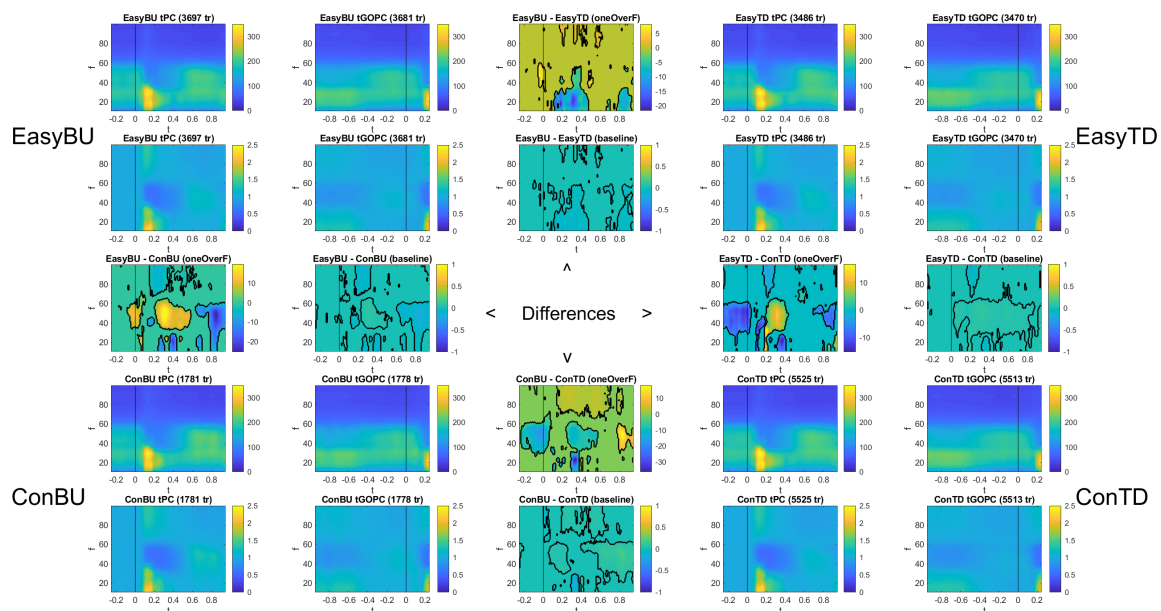
Annexe 2.1: Spectrogrammes des essais à une cible et à deux cibles identiques dans le cortex prémoteur dorsal (PMd) rostral. Les quatre spectres du haut à gauche représentent les données des essais à une cible présentée à gauche, ceux du haut à droite, les essais à une cible présentée à droite, ceux du bas à gauche, les essais à deux cibles identiques où le sujet a choisi celle de gauche et ceux du bas à droite, les essais à cibles identiques où celle de droite est choisie. Les spectres de la croix centrale représentent la différence entre les types d'essais de chaque côté de la branche, avec les parties significatives entourées en noir. tPC, moment d'apparition des cibles. tGOPC, moment d'apparition du signal GO. oneOverF, spectres à puissance multipliée par la fréquence. Baseline, spectres normalisés par la ligne de bse des 200ms précédant t=0.



Annexe 2.2 : Spectrogrammes des essais faciles dans le cortex prémoteur dorsal (PMd) rostral. Les quatre spectres du haut à gauche représentent les données des essais où la meilleure cible (choisie) a une bonne caractéristique BU et est à gauche, ceux du haut à droite, ont le même type de cible mais présentée à droite. Dans les spectres du bas, la meilleure cible avait une meilleure caractéristique TD; elle était à gauche dans les spectres de gauche et à droite dans les spectres de droite. Les spectres de la croix centrale représentent la différence entre les types d'essais de chaque côté de la branche, avec les parties significatives entourées en noir. tPC, moment d'apparition des cibles. tGPC, moment d'apparition du signal GO. oneOverF, spectres à puissance multipliée par la fréquence. Baseline, spectres normalisés par la ligne de bse des 200ms précédant t=0.

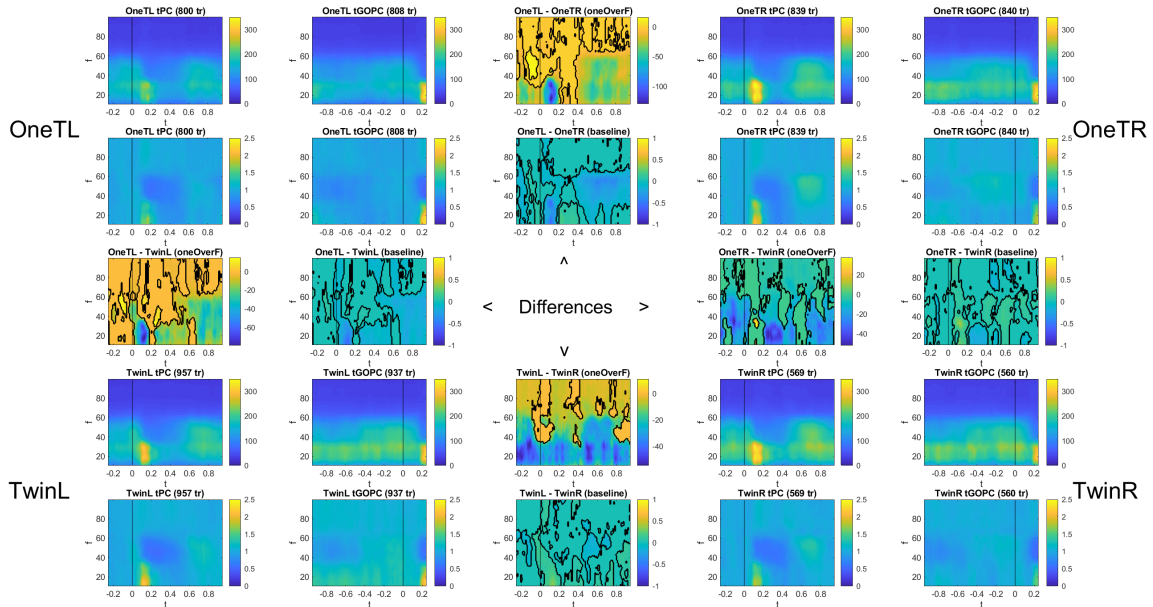


Annexe 2.3 : Spectrogrammes des essais à dans le cortex prémoteur dorsal (PMd) rostral. Dans tous les essais, deux cibles de valeur équivalentes sont présentées, l'une avec une meilleure caractéristique BU (cible BU) et l'autre, une meilleure caractéristique TD (cible TD). Les quatre spectres du haut à gauche représentent les données des essais où la cible BU était présentée à gauche et a été choisie. Ceux du haut à droite sont du même type, mais la cible BU était présentée à droite. Dans les spectres du bas, la cible choisie avait une meilleure caractéristique TD; elle était à gauche dans les spectres de gauche et à droite dans les spectres de droite. Les spectres de la croix centrale représentent la différence entre les types d'essais de chaque côté de la branche, avec les parties significatives entourées en noir. tPC, moment d'apparition des cibles. tGOPC, moment d'apparition du signal GO. oneOverF, spectres à puissance multipliée par la fréquence. Baseline, spectres normalisés par la ligne de bse des 200ms précédant t=0.

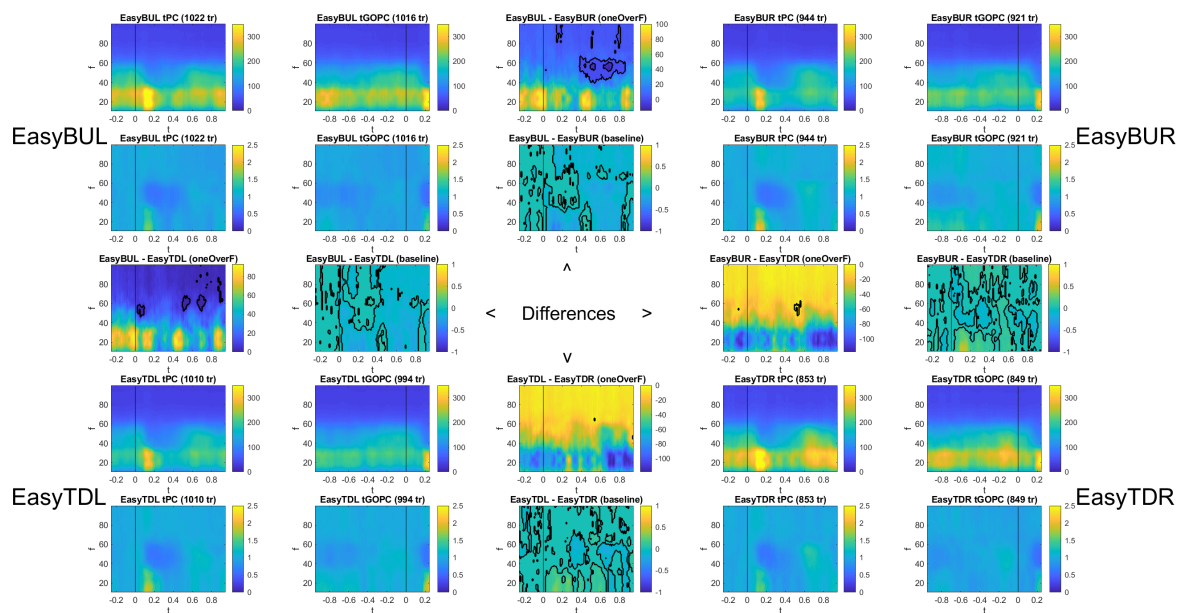


Annexe 2.4 : Spectrogrammes des essais combinés faciles et à conflits dans le cortex prémoteur dorsal (PMd) rostral. Dans les essais des spectres du haut, deux cibles sont présentées, dont l'une a une valeur plus grande que l'autre et est choisie. Les spectres de gauche montrent les essais où la meilleure cible avait une bonne caractéristique BU; ceux de droite, les essais où la cible choisie avait une bonne caractéristique TD. Dans les essais des spectres du bas, deux cibles de valeur équivalentes sont présentées, l'une avec une meilleure caractéristique BU (cible BU) et l'autre, une meilleure caractéristique TD (cible TD). Les spectres de gauche montrent les essais où la cible BU a été choisie et ceux de droite, les essais où la cible TD a été choisie. Les spectres de la croix centrale représentent la différence entre les types d'essais de chaque côté de la branche, avec les parties significatives entourées en noir. tPC, moment d'apparition des cibles. tGOPC, moment d'apparition du signal GO. oneOverF, spectres à puissance multipliée par la fréquence. Baseline, spectres normalisés par la ligne de bse des 200ms précédant $t=0$.

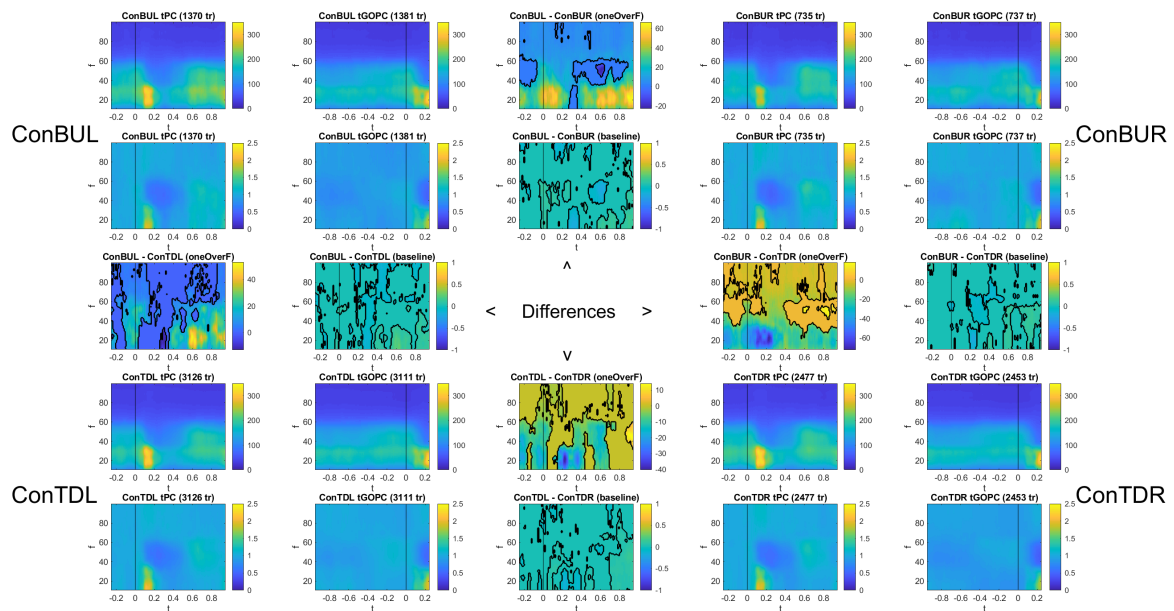
8.2. Annexe 3 : Résultats du cortex prémoteur dorsal caudal



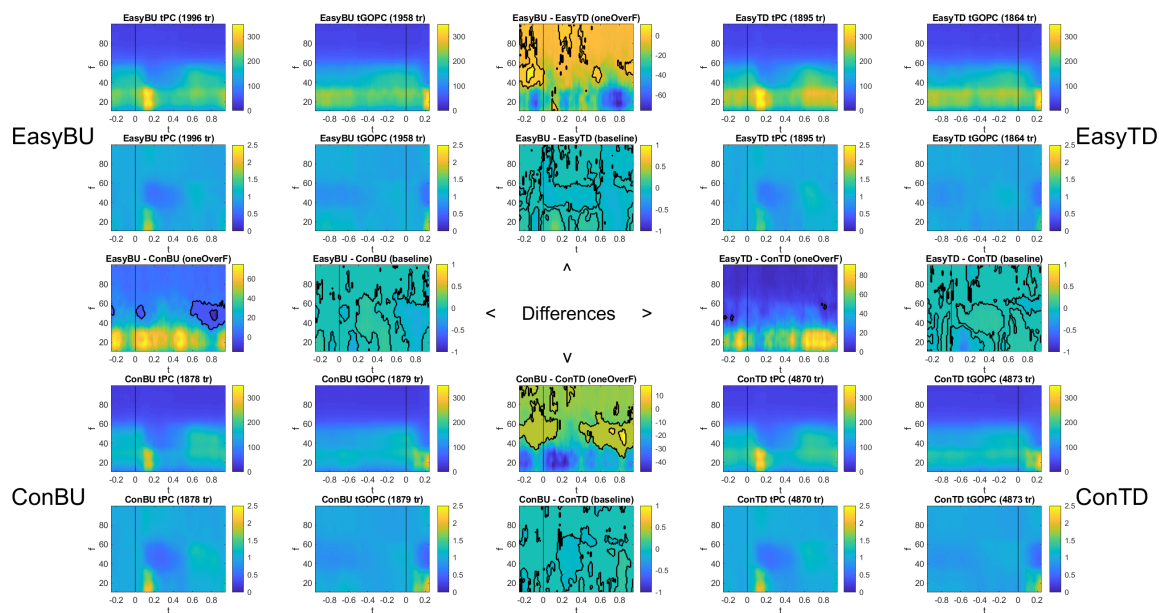
Annexe 3.1 : Spectrogrammes des essais à une cible et à deux cibles identiques dans le cortex prémoteur dorsal (PMd) caudal. Les quatre spectres du haut à gauche représentent les données des essais à une cible présentée à gauche, ceux du haut à droite, les essais à une cible présentée à droite, ceux du bas à gauche, les essais à deux cibles identiques où le sujet a choisi celle de gauche et ceux du bas à droite, les essais à cibles identiques où celle de droite est choisie. Les spectres de la croix centrale représentent la différence entre les types d'essais de chaque côté de la branche, avec les parties significatives entourées en noir. tPC, moment d'apparition des cibles. tGOPC, moment d'apparition du signal GO. oneOverF, spectres à puissance multipliée par la fréquence. Baseline, spectres normalisés par la ligne de bse des 200ms précédant t=0.



Annexe 3.2 : Spectrogrammes des essais faciles dans le cortex prémoteur dorsal (PMd) caudal. Les quatre spectres du haut à gauche représentent les données des essais où la meilleure cible (choisie) a une bonne caractéristique BU et est à gauche, ceux du haut à droite, ont le même type de cible mais présentée à droite. Dans les spectres du bas, la meilleure cible avait une meilleure caractéristique TD; elle était à gauche dans les spectres de gauche et à droite dans les spectres de droite. Les spectres de la croix centrale représentent la différence entre les types d'essais de chaque côté de la branche, avec les parties significatives entourées en noir. tPC, moment d'apparition des cibles. tGOPC, moment d'apparition du signal GO. oneOverF, spectres à puissance multipliée par la fréquence. Baseline, spectres normalisés par la ligne de bse des 200ms précédant t=0.



Annexe 3.3 : Spectrogrammes des essais à dans le cortex pré moteur dorsal (PMd) caudal. Dans tous les essais, deux cibles de valeur équivalentes sont présentées, l'une avec une meilleure caractéristique BU (cible BU) et l'autre, une meilleure caractéristique TD (cible TD). Les quatre spectres du haut à gauche représentent les données des essais où la cible BU était présentée à gauche et a été choisie. Ceux du haut à droite sont du même type, mais la cible BU était présentée à droite. Dans les spectres du bas, la cible choisie avait une meilleure caractéristique TD; elle était à gauche dans les spectres de gauche et à droite dans les spectres de droite. Les spectres de la croix centrale représentent la différence entre les types d'essais de chaque côté de la branche, avec les parties significatives entourées en noir. tPC, moment d'apparition des cibles. tGOPC, moment d'apparition du signal GO. oneOverF, spectres à puissance multipliée par la fréquence. Baseline, spectres normalisés par la ligne de bse des 200ms précédant t=0.



Annexe 3.4 : Spectrogrammes des essais combinés faciles et à conflits dans le cortex prémoteur dorsal (PMd) caudal. Dans les essais des spectres du haut, deux cibles sont présentées, dont l’une a une valeur plus grande que l’autre et est choisie. Les spectres de gauche montrent les essais où la meilleure cible avait une bonne caractéristique BU; ceux de droite, les essais où la cible choisie avait une bonne caractéristique TD. Dans les essais des spectres du bas, deux cibles de valeur équivalentes sont présentées, l’une avec une meilleure caractéristique BU (cible BU) et l’autre, une meilleure caractéristique TD (cible TD). Les spectres du gauche montrent les essais où la cible BU a été choisie et ceux de droite, les essais où la cible TD a été choisie. Les spectres de la croix centrale représentent la différence entre les types d’essais de chaque côté de la branche, avec les parties significatives entourées en noir. tPC, moment d’apparition des cibles. tGOPC, moment d’apparition du signal GO. oneOverF, spectres à puissance multipliée par la fréquence. Baseline, spectres normalisés par la ligne de base des 200ms précédant $t=0$.