

Université de Montréal

**Réorganisation fonctionnelle et structurale des cortex auditifs, visuels
et associatifs chez les sourds profonds congénitaux ou prélinguaux**

par

Patrick Vachon

Département de psychologie

Faculté des arts et sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Philosophiæ Doctor (Ph.D.)
en psychologie
option sciences cognitives et neuropsychologie

Avril 2010

© Patrick Vachon, 2010

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée:

Réorganisation fonctionnelle et structurale des cortex auditifs, visuels et associatifs chez
les sourds profonds congénitaux ou prélinguaux.

présentée par :
Patrick Vachon

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Hugo Théorêt, président-rapporteur
Franco Lepore , directeur de recherche
François Champoux, membre du jury
Isabelle Rouleau, examinateur externe
Renée Béland, représentant du doyen de la FES

Résumé

En raison de l'utilisation d'un mode de communication totalement différent de celui des entendants, le langage des signes, et de l'absence quasi-totale d'afférences en provenance du système auditif, il y a de fortes chances que d'importantes modifications fonctionnelles et structurales s'effectuent dans le cerveau des individus sourds profonds. Les études antérieures suggèrent que cette réorganisation risque d'avoir des répercussions plus importantes sur les structures corticales situées le long de la voie visuelle dorsale qu'à l'intérieur de celles situées à l'intérieur de la voie ventrale.

L'hypothèse proposée par Ungerleider et Mishkin (1982) quant à la présence de deux voies visuelles dans les régions occipitales, même si elle demeure largement acceptée dans la communauté scientifique, s'en trouve aussi relativement contestée. Une voie se projetant du cortex strié vers les régions pariétales postérieures, est impliquée dans la vision spatiale, et l'autre se projetant vers les régions du cortex temporal inférieur, est responsable de la reconnaissance de la forme. Goodale et Milner (1992) ont par la suite proposé que la voie dorsale, en plus de son implication dans le traitement de l'information visuo-spatiale, joue un rôle dans les ajustements sensori-moteurs nécessaires afin de guider les actions. Dans ce contexte, il est tout à fait plausible de considérer qu'un groupe de personne utilisant un langage sensori-moteur comme le langage des signes dans la vie de tous les jours, s'expose à une réorganisation cérébrale ciblant effectivement la voie dorsale.

L'objectif de la première étude est d'explorer ces deux voies visuelles et plus particulièrement, la voie dorsale, chez des individus entendants par l'utilisation de deux stimuli de mouvement dont les caractéristiques physiques sont très similaires, mais qui évoquent un traitement relativement différent dans les régions corticales visuelles. Pour ce faire, un stimulus de forme définie par le mouvement et un stimulus de mouvement global ont été utilisés. Nos résultats indiquent que les voies dorsale et ventrale procèdent au traitement d'une forme définie par le mouvement, tandis que seule la voie dorsale est activée lors d'une tâche de mouvement global dont les caractéristiques psychophysiques sont relativement semblables.

Nous avons utilisé, subséquemment, ces mêmes stimulations activant les voies dorsales et ventrales afin de vérifier quels pourraient être les différences fonctionnelles dans les régions visuelles et auditives chez des individus sourds profonds. Plusieurs études présentent la réorganisation corticale dans les régions visuelles et auditives en réponse à l'absence d'une modalité sensorielle. Cependant, l'implication spécifique des voies visuelles dorsale et ventrale demeure peu étudiée à ce jour, malgré plusieurs résultats proposant une implication plus importante de la voie dorsale dans la réorganisation visuelle chez les sourds. Suite à l'utilisation de l'imagerie cérébrale fonctionnelle pour investiguer ces questions, nos résultats ont été à l'encontre de cette hypothèse suggérant une réorganisation ciblant particulièrement la voie dorsale. Nos résultats indiquent plutôt une réorganisation non-spécifique au type de stimulation utilisé. En effet, le gyrus temporal supérieur est activé chez les sourds suite à la présentation de toutes nos stimulations visuelles, peu importe leur degré de complexité. Le groupe de participants sourds montre aussi une activation du cortex associatif postérieur, possiblement recruté pour traiter l'information visuelle en raison de l'absence de compétition en provenance des régions temporales auditives. Ces résultats ajoutent aux données déjà recueillies sur les modifications fonctionnelles qui peuvent survenir dans tout le cerveau des personnes sourdes, cependant les corrélats anatomiques de la surdit  demeurent m connus chez cette population.

Une troisi me  tude se propose donc d'examiner les modifications structurales pouvant survenir dans le cerveau des personnes sourdes profondes cong nitales ou pr linguales. Nos r sultats montrent que plusieurs r gions c r brales semblent  tre diff rentes entre le groupe de participants sourds et celui des entendants. Nos analyses ont montr  des augmentations de volume, allant jusqu'  20%, dans les lobes frontaux, incluant l'aire de Broca et d'autres r gions adjacentes impliqu es dans le contr le moteur et la production du langage. Les lobes temporaux semblent aussi pr senter des diff rences morphom triques m me si ces derni res ne sont pas significatives. Enfin, des diff rences de volume sont  galement recens es dans les parties du corps calleux contenant les

axones permettant la communication entre les régions temporales et occipitales des deux hémisphères.

Mots-clés : réorganisation inter/intramodale; surdit ; voies visuelles dorsale et ventrale; vision; plasticit ; morphom trie; sourd; imagerie c r brale; forme d finie par le mouvement

Abstract

Due to the use of a mode of communication completely different from hearing people, Due to [the use of] a communication mode completely different from hearing people, the sign language and the absence of afferences from the auditory system, it is likely that significant functional and structural changes take place in the brains of profoundly deaf individuals. Previous studies suggest this reorganization may have greater impact on cortical structures located along the dorsal visual pathway than within the regions located inside the ventral pathway.

The hypothesis, widely accepted by the scientific community, proposed by Ungerleider and Mishkin (1982) for the presence of two visual pathways in the occipital regions is also fairly contested. According to this hypothesis, one stream projecting from the striate cortex to the posterior parietal regions is involved in spatial vision and a second stream projecting to regions of the inferior temporal cortex underlying form recognition. Goodale and Milner (1992) subsequently proposed that the dorsal pathway, in addition to its involvement in the processing of visuospatial information, takes part in the necessary sensorymotor adjustments to guide actions. In this context, it is plausible to consider that a group of people using sensorimotor language (e.g., sign language) in their everyday life, the cerebral reorganization is more suited to target the dorsal pathway.

The first objective of the study is to explore both visual pathways, especially the dorsal pathway, in hearing subjects by the use of two similar motion stimuli that evoke different types of processing. This was done with a form-from-motion stimuli and a global motion stimuli. Our results indicate that both dorsal and ventral pathways process forms defined by motion, while only the dorsal pathway is activated during a task of global motion whose psychophysical characteristics are relatively similar.

Subsequently, we used these stimuli to activate the dorsal and ventral stream to investigate functional differences in the visual and auditory brain regions in profoundly deaf individuals. Several studies show cortical reorganization in the visual and auditory

areas in response to the absence of a sensory modality. However, few studies have explored the specific involvement of dorsal and ventral visual streams, despite several results suggesting greater involvement of the dorsal pathway in visual reorganization with the deaf population. Following the use of functional brain imaging to investigate these issues, our results differed from the hypothesis suggesting a reorganization specifically targeting the dorsal pathway. Rather, our results indicate a non-specific reorganization to the different types of stimulations used. Indeed, the superior temporal gyrus was activated with the deaf following the presentation of our visual stimuli, regardless of their complexity. The group of deaf participants also showed activation of the posterior association cortex, possibly recruited to process visual information in the absence of competition from the temporal auditory regions. These results add to data already collected on the functional changes that may occur throughout the brains of deaf people, however, the anatomical correlates of deafness remains unknown in this population.

A third study aimed to explore the structural changes occurring in the brains of prelingual and congenital profoundly deaf. Our results show that several brain regions appear to be different between the groups of participants composed of the deaf and hearing. Our analysis showed volume increases of up to 20% in the frontal lobe, including Broca's area and adjacent regions involved in motor control and language production. The temporal lobes also presented some morphometric differences even if they are not significant. Though not significant, the temporal lobes also presented some morphometric differences. Finally, differences in volume were also found in parts of the corpus callosum considered to carry fibers connecting the temporal and occipital lobes of both hemispheres.

Keywords: inter/intramodal reorganization; deafness; dorsal and ventral visual streams; vision; plasticity; morphometry; deaf; cerebral imaging; form-from-motion.

Table des matières

Résumé	iii
Abstract	vi
Table des matières	viii
Liste des tableaux	x
Liste des figures	xi
Liste des abréviations.....	xii
Remerciements	xiv
CHAPITRE I - INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
La plasticité cérébrale : quand l'expérience et l'environnement façonnent l'inné.....	3
Plasticité cérébrale : comment le cerveau s'adapte-t-il à son environnement externe et interne	5
Facteurs intrinsèques et extrinsèques du développement cortical : les modifications proviennent-elles de l'intérieur ou sont-elles simplement le reflet de l'activité extérieure?.....	6
Transformation extrême, quand l'auditif devient visuel.....	7
Connexions corticales et sous-corticales : ces grands voyageurs qui n'atteignent pas leur destination à tout coup.....	10
Projections cortico-corticales transitoires: ces pionniers en charge du défrichage.....	11
Connexions cortico-corticales chez l'adulte : ces lignes de communications dans tout le cerveau	14
Régions multimodales et associatives : là où se rencontrent les différentes modalités	15
Plasticité intermodale : lorsque les cortex doivent réorienter leur carrière.....	19
Réorganisation fonctionnelle	21
Le système visuel, quand les voies ventrale et dorsale coopèrent	26
Objectif général de la recherche et hypothèses	28

CHAPITRE II - ARTICLES DE LA THÈSE	31
Article 1 : Global motion stimuli and form-from-motion stimuli: common characteristics and differential activation patterns.....	32
Article 2 : Reorganization of the auditory, visual and multimodal areas in prelingually deaf individuals : an fMRI study	54
Article 3 : 3D mapping of brain differences in native signing congenitally and prelingually deaf subjects	84
CHAPITRE III - DISCUSSION GÉNÉRALE.....	106
La perception d'une forme issue du mouvement ou de la direction du mouvement dans un désordre de points : lorsque le dorsal vient en aide au ventral	108
Réorganisation cérébrale chez les individus sourds profonds : un impact sur le développement du système visuel, mais non spécifique aux traditionnelles voies dorsale et ventrale.....	111
Changement Fonctionnel = Changement Structural?	114
Limites générales de la présente thèse.....	121
Taille de l'échantillon	121
Le protocole de présentation des stimuli.....	121
L'absence d'un stimulus de forme définie par la luminance	122
Conclusion générale	123
Références bibliographiques	128

Liste des tableaux

Article 1: Global motion stimuli and form-from-motion stimuli: common characteristics and differential activation patterns

Table 1. Significantly activated regions in the form-from-motion and global motion conditions vs static condition	51
---	----

Article 2: Reorganization of the auditory, visual and multimodal areas in prelingually deaf individuals: an fMRI study

Table 1. Significantly activated regions in the form-from-motion and global motion conditions vs static condition	75
Table 2. Significant differences between deaf group vs hearing group	77

Article 3: 3D Mapping of Brain Differences in Native Signing Congenitally and Prelingually Deaf Subjects

Table 1. List of clusters of voxels with p-values < 0.05	102
--	-----

Liste des figures

Article 1 : Global motion stimuli and form-from-motion stimuli: common characteristics and differential activation patterns

Figure 1 :	Illustrations of the different stimuli used in this study	52
Figure 2 :	Activated areas for the FFM condition vs the static dots	52
Figure 3 :	The average group BOLD changes (random-effect) in each motion condition vs the static dots contrast	53
Figure 4 :	Activated areas from the two paired <i>t</i> test resulting from the subtraction of the GMS contrast from the FFM contrast associated	53

Article 2 : Reorganization of the auditory, visual and multimodal areas in prelingually deaf individuals: an fMRI study

Figure 1 :	The average group BOLD changes (random-effect) in each global motion condition vs the static dots contrast.....	78
Figure 2 :	Activated areas for the FFM condition vs the static dots	78
Figure 3 :	The differences of increased BOLD change on deaf group compared to hearing group	79

Article 3. 3D mapping of brain differences in native signing congenitally and prelingually deaf subjects

Figure 1 :	Mean volumes of white matter and gray matter	103
Figure 2 :	Volumetric differences between deaf and control groups	104
Figure 3 :	Ratio of mean regional anatomical volumes in deaf versus hearing subjects.....	105
Figure 4 :	Relative differences for the corpus callosum of deaf versus hearing individuals.....	105

Liste des abréviations

AIP : Anterior intraparietal	MT+ : complexe MT (MT complex)
ASL : American Sign Language	PT : Planum temporal
BA : Brodmann area	R : Right hemisphere
BOLD : Blood oxygen level dependent	ROIs : Region of interest
EPI : Echoplanar images	SFDM : Stimulus de forme définie par le mouvement
FFM : Form-from-motion	SMG : Stimulus de mouvement global
GMS : Global motion stimulus	STG : Superior temporal gyrus
GM : Gray matter	STP : Superior temporal polysensory
HG : Heschl's gyrus	STS : Scissure temporale supérieure (Superior temporal sulcus)
IPS : Intrapariatal sulcus	SVC : Small volume correction
IRMf : Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle	TBM : Tensor-based morphometry
IT : Inféro-temporal (Inferior temporal)	UCLA : Université de Californie à Los Angeles
L : Left hemisphere	V1 _r : Aire V1 réorganisée
LOC : Complexe latéral occipital (Lateral occipital complex)	VBM : Voxel-based morphometry
LSQ : Langue des signes québécoise	VIP : Ventral intraparietal
MNI : Montréal Neurological Institute	WM : White matter
MT : Médio-temporale	

À la lumière de ma vie,

Luna

À mon amour,

Jacinthe

Remerciements

Une thèse de doctorat est une aventure remplie de hauts mais surtout de bas, dont l'aboutissement ne saurait être possible sans le soutien des personnes qui nous ont entourées tout au long de ce projet à long terme. Je profite donc de l'occasion qui m'est donnée de vous remercier et de souligner l'apport de tous et chacun dans la finalité de cette thèse.

Tout d'abord, un grand merci à mon directeur Franco Lepore qui a toujours su me soutenir et me motiver au cours de ce processus long et ardu qu'est le doctorat. Malgré ton horaire très chargé, ta porte était toujours ouverte pour me recevoir et répondre à mes interrogations. Tu m'as souvent recentré sur la tâche à accomplir, dans mes nombreux moments d'égarement. Tu as surtout gardé confiance en moi, même lorsque ma confiance était à son plus bas, et je suis toujours ressorti revigoré de nos rencontres et prêt à reprendre le combat.

Je tiens aussi à remercier Maryse Lassonde, Pascal Belin, Hugo Théorêt et Julien Doyon pour leur importante contribution à diverses étapes de mes études doctorales. Un grand merci aussi à Jean-Paul Guillemot qui m'a grandement aidé lors de mes premières années, par ses judicieux conseils et ses quelques corrections (hé oui, le fameux crayon rouge!!!) à développer ma rigueur et mon esprit critique en recherche.

Merci aussi au personnel de l'Hôpital Notre-Dame, à Jean-Maxime Leroux, Boualem Mensour et Gilles Beaudoin qui m'ont orienté dans la préparation de mes projets de recherche et qui m'ont soutenu tout au long des nombreuses analyses d'IRMf. Merci aux différents membres du personnel de nos labos, en particulier Stéphane Denis et Manon Robert.

Un merci tout spécial aux merveilleuses personnes qui ont agrémenté nos journées de travail et qui nous ont souvent épargné beaucoup de travail, et je nomme Maria van der

Knaap (ou Sanchez pour les plus vieux!) et cette chère Suzanne Lamothe, qui nous a quitté trop tôt...

Je tiens aussi à transmettre mes remerciements aux collègues et amis du labo, qui ont contribué, chacun à leur façon à l'accomplissement de cette thèse : Phillipe, Mathieu, Manu, Daniel, Dave, Raby, Jocelyn, Charles, Armando, Anne, Myriam, Marie-Ève, les 2 Sarah, Flamine, Élisabeth et les autres. Je ne peux omettre de souligner l'apport considérable du groupe de résistance à la domination des Zebrafish. Je veux remercier particulièrement mes deux compères de toujours : Franky Boy et Fred Gumby. Merci de m'avoir permis à tant d'occasion de trouver une oreille attentive et surtout de décrocher de la thèse par votre imaginaire et votre grande disponibilité autour d'une bonne pinte de stimulant intellectuel!

Merci aux personnes sourdes et entendantes qui ont participé à mes études sans qui, ce projet n'aurait jamais pu exister. Merci aussi à l'IRD, au CQDA, ainsi que divers autres organismes et intervenants qui nous ont vraiment aidés dans notre recrutement. Merci aux organismes subventionnaires CRSNG, IRSC et la Fondation de l'Ouïe du Canada, dont les bourses m'ont permis de me consacrer pleinement à mes études.

Un tel travail de longue haleine ne saurait être possible sans le soutien de notre entourage extérieur à l'université qui nous permet de relâcher la pression et de profiter de la vie en dehors du contexte du doctorat. Merci à la gang : Stef Lemieux, Stéphane, Yanick, Phil, Josée et leurs belles familles, Luc et Karel, Mathieu, Pat Matos, Karine, Sandra, Robin, JF et Martin. Merci aux chums du Saguenay, Richard, Dominic, Jim, Peanut et Steve.

Je remercie aussi du fond du cœur ma famille, mes parents Normand et Jocelyne, ma sœur Marie-Helen, mon beau-frère Pascal, mon neveu Alex et ma belle filleule Jane, mon frère David et sa conjointe Audrey, de m'avoir encouragé toutes ces longues années et d'avoir cru en moi. Une grande partie de cette thèse vous appartient puisque sans

vous, je n'y serais jamais parvenu. Merci aussi à ma belle famille, Christian, Huguette, Sylvain, Mélanie et Nathalie.

Je ne saurais passer sous silence la contribution de ma belle Jacinthe, qui a été ma muse et mon inspiration tout au cours de mon doctorat. Merci de m'avoir encouragé, d'avoir enduré mes nombreuses périodes de découragement et d'avoir toujours su trouver les paroles pour me redonner confiance en moi. Ta présence à mes côtés à tous les jours m'est extrêmement précieuse et tu es l'artisane principale m'ayant permis de trouver la force de terminer cette thèse. Le plus grand des merci, je te l'offre pour m'avoir donné le plus beau des cadeaux, la merveilleuse et toujours espiègle Luna, qui a grandement illuminé les derniers tours de piste de cette thèse.

P.s. Enfin, je tiens aussi à souligner l'apport d'une toute autre entité dans la réussite de mon aventure du doctorat, qui a été à mes côtés tout au long de ces longues années d'études, je parle bien sûr du hockey de la LNH et du plus grand d'entre tous, Joe Sakic. Je sais que plusieurs de mes amis m'ont entendu été comme hiver, palabrer longuement de hockey, de mes jeunes découvertes, qui allaient devenir par la suite des superstars. Pour certains, c'était une habitude appréciée, quoique pour d'autres ces discussions pouvaient sembler interminables, et ils tentaient par tous les moyens de faire basculer la conversation vers d'autres champs d'intérêt, souvent sans succès! Cependant, notre sport national a été mon échappatoire et m'a permis de déconnecter du doctorat afin de reprendre mon souffle et de continuer à profiter des joies de la vie.

Chapitre I
Introduction générale

La surdité, un concept qui a beaucoup évolué au cours de l'histoire

La surdité a longtemps été considérée comme un fléau ou une tare dont il fallait se débarrasser à tout prix! Dans l'Antiquité, les sourds étaient persécutés et souvent sacrifiés pour le bien-être de la société. En Chine, ils étaient jetés à la mer; en Gaule, ils étaient sacrifiés à leurs dieux; à Sparte, ils étaient précipités du haut des falaises; à Rome et Athènes, ils étaient exposés sur les places publiques ou abandonnés dans les campagnes... Jusqu'au 18^e siècle, les personnes sourdes sont perçues comme stupides et incompétentes, incapables d'avoir accès au langage, d'être éduquées, de se marier ou de pratiquer un travail stimulant. Cependant, la création d'un langage signé par l'abbé Charles-Michel de l'Épée nous a permis de prendre conscience que les sourds n'étaient pas intellectuellement inférieurs aux personnes entendantes, ils avaient seulement besoin d'avoir accès à un mode de communication qui leur soit mieux adapté afin de pouvoir se développer à leur plein potentiel. D'ailleurs, cette citation de l'abbé de l'Épée résume bien ce fait :

« L'instruction des Sourds et Muets n'est point une œuvre aussi difficile qu'on le suppose ordinairement. Il ne s'agit que de faire entrer par leurs yeux dans leur esprit ce qui est entré dans le nôtre par les oreilles. »

Abbé de l'Épée, 1784

L'idée selon laquelle être aveugle est un pire mal qu'être sourd est discutable, mais naître sourd est incontestablement plus grave potentiellement que naître aveugle. La surdité peut être un grand obstacle à l'acquisition d'un langage et sans langage l'être humain ne peut pleinement entrer dans la condition et la culture humaine. De nos jours, ces barrières entre sourds et entendants se sont estompées par l'amélioration des méthodes d'enseignement auprès des sourds qui leur permettent d'avoir accès aux mêmes connaissances que les entendants. Il demeure cependant indéniable que leur condition particulière ait des répercussions sur le développement de leur cerveau autant du point de vue fonctionnel que morphologique.

La plasticité cérébrale : quand l'expérience et l'environnement façonnent l'inné

De tout temps, l'être humain a su s'adapter à son environnement. Qu'on remonte jusqu'à la préhistoire, avec l'apparition de découvertes majeures comme le feu, la roue, l'agriculture, etc., l'homme a continué d'évoluer et d'adapter son existence selon les expériences et environnements autour desquels il a gravité. Il est certain que les modifications subtiles au niveau de sa physiologie l'ont grandement aidé à suivre le courant du temps, mais c'est à un niveau plus intrinsèque que le miracle de l'évolution s'est fait le plus présent... En ce 150^e anniversaire de la publication de « On the Origin of Species by Means of Natural Selection » de Charles Darwin en 1859, nous devons nous rappeler de la place majeure du cerveau et de la place de prédilection qu'il occupe dans le développement et le raffinement de la théorie de l'évolution. Cet outil merveilleux et indispensable qu'est le cerveau s'est constamment développé et perfectionné au cours des siècles. Le volume du cortex n'a eu de cesse de s'accroître, à un point tel que l'intelligence de l'homme s'est distancée grandement de celle de notre ancêtre commun. Il est intéressant de s'attarder aux modifications évolutives de cet organe extrêmement complexe, mais il est encore plus impressionnant de sonder les modifications structurelles et fonctionnelles qui se produisent dans le simple espace temporel que représente la vie d'un unique individu. De sa naissance à sa mort, le cerveau d'un être humain subira une multitude de changements et de modifications dans sa structure et son organisation générale. D'un nombre incroyable de connexions au moment de la naissance, il se raffinera au fil des expériences afin d'emmagasiner tous les jours de nouvelles informations. Les différentes régions cérébrales qui traitent l'information en provenance des cinq sens vont, elles aussi, se spécialiser afin d'offrir le traitement le plus efficace possible des afférences sensorielles qui s'y terminent. Cette représentation corticale des différentes modalités sensorielles s'avère une cible de choix pour explorer de quelles manières ces régions se développent puisqu'elles sont en contact presque direct avec le monde extérieur de par les organes des sens qui transforment l'information externe en signaux chimiques et électriques qui sont par la suite transmis au système nerveux central.

Tout au long de son développement, ce système nerveux central doit s'adapter à son environnement ainsi qu'aux modifications cérébrales qui peuvent survenir, telles que des lésions centrales et périphériques. Cette récupération morphologique et fonctionnelle définit en partie la plasticité cérébrale. Il y a déjà longtemps que cette capacité a été mise en évidence, entre autres chez des patients hémiplésiques (Franz et al., 1915; Lashley, 1924; Ogdan & Franz, 1917; tous tirés de Bach-Y-Rita, 1990). Cette plasticité morphologique et fonctionnelle peut être mise en évidence lors d'un conditionnement, d'un apprentissage ou d'une tâche de mémorisation, où les modifications synaptiques des réseaux corticaux permettent d'emmagasiner de nouvelles informations, ainsi qu'à la suite de lésions périphériques, où de nouvelles connexions neuronales s'établissent ou se révèlent permettant ainsi de compenser pour certaines pertes fonctionnelles. En fait, la compétition entre les différentes représentations neuronales actives dans le cortex est l'un des principes fondamentaux de la plasticité corticale (Buonomano & Merzenich, 1998; Rauschecker, 1995, 1997).

Le cortex cérébral possède donc la capacité de restructurer ses connexions neuronales et de modifier certaines de ses fonctions. Il peut ainsi s'adapter et réutiliser les cellules des aires corticales sensorielles ou motrices qui ne remplissent plus leurs fonctions d'origine. Dans un système compétitif comme l'établissement des réseaux corticaux, tout facteur qui augmenterait la différence entre les diverses représentations corticales actives va influencer le résultat final. Ainsi, l'inactivation d'une région cérébrale suite à une privation ou une déafférentation va accélérer et favoriser l'expansion des voies en compétition avec cette région (Rauschecker, 1995). La nouvelle façon d'aborder la plasticité développementale veut que l'on garde une vue d'ensemble du cerveau en entier, plutôt que de considérer chaque système, tel que le système visuel ou auditif, comme étant des entités isolées. Il faut donc se questionner à savoir si la dégradation des fonctions visuelles ou auditives, suite à une privation sensorielle, entraînera une amélioration des autres fonctions sensorielles demeurées intactes?

Dans le cadre de la présente thèse, il sera question d'étudier les réorganisations fonctionnelles et structurales présente chez des personnes sourdes profondes

congénitales ou prélinguales, ainsi que l'implication des voies visuelles ventrale et dorsale dans ce processus de plasticité corticale. Depuis le début des années 80, la recherche en neurosciences s'est beaucoup penchée sur la plasticité cérébrale et les mécanismes sous-jacents à celle-ci par un nombre impressionnant d'études portant sur les animaux ayant des lésions centrales ou périphériques, ou d'études portant sur les connexions cortico-corticales et sous-cortico-corticales à l'aide de traceurs rétrogrades et antérogrades. Ensuite, avec le perfectionnement des techniques d'imagerie cérébrale fonctionnelle, l'intérêt pour ce domaine, ainsi que le nombre d'études cherchant à décrire et expliquer la plasticité et ses mécanismes chez l'humain, n'a fait que s'intensifier davantage.

Pour mieux comprendre dans quel contexte s'inscrit cette thèse, une recension des écrits est d'abord présentée. La première partie explore les mécanismes pouvant permettre de comprendre et d'expliquer cette plasticité intermodale et intramodale. Nous croyons qu'il est essentiel de présenter les études fondamentales sur ces mécanismes potentiels par lesquels peut s'établir la plasticité cérébrale pour pouvoir ensuite s'intéresser et mieux comprendre les représentations de ce phénomène dans la vie de tous les jours. Ensuite, diverses manifestations de cette plasticité cérébrale seront exposées. Ces deux sections permettront d'établir dans quel contexte s'inscrivent les études présentées dans cette thèse et les questions auxquelles elles tentent de répondre. Le phénomène de la plasticité cérébrale étant vastement étudié, il demeure tout de même un grand nombre d'interrogations sur cette question, et nous espérons que cette thèse saura répondre à quelques unes d'entre elles tout en suscitant certainement d'autres questions.

Plasticité cérébrale : comment le cerveau s'adapte-t-il à son environnement externe et interne

Le premier chapitre de cette thèse se veut une exploration des différents mécanismes corticaux et sous-corticaux pouvant être à la base de cette capacité de réorganisation. Toutefois, il n'a pas pour but spécifique de relever exhaustivement toutes les études portant sur les différents mécanismes pouvant être impliqués dans la plasticité cérébrale.

Il vise plutôt à présenter un ensemble d'études qui permettront de bien illustrer chacune des différentes hypothèses soulevées par divers auteurs dans le but d'expliquer comment s'effectue ce formidable phénomène permettant au cerveau d'optimiser en tout temps son effectivité, et ce, malgré des lésions dans des aires corticales primordiales au traitement des afférences sensorielles, et même parfois en l'absence quasi-totale d'une modalité sensorielle.

Facteurs intrinsèques et extrinsèques du développement cortical : les modifications proviennent-elles de l'intérieur ou sont-elles simplement le reflet de l'activité extérieure?

La formation des couches corticales (*cortical layers*) ainsi que la détermination des aires corticales semblent être principalement déterminées par des mécanismes intrinsèques comme la détermination génétique et le développement de la plaque corticale avant même l'arrivée des afférences axonales en provenance du thalamus (Sur & Leamey, 2001). Les facteurs extrinsèques semblent aussi fortement influencer le développement cortical. La quantité d'activité électrique provenant des afférences sensorielles lors du développement du cerveau est suffisante à la consolidation de connexions thalamo-corticales (Newton & Sur, 2005). Les études de recâblage (*rewiring*) du cerveau ont permis d'isoler l'influence des variables extrinsèques comme l'activité électrique en provenance des sens afin de pouvoir en faire ressortir les effets sur le développement cortical (Schneider, 1973; Sharma, Angelucci, & Sur, 2000). Ces études ont permis de vérifier tout particulièrement l'influence des connexions thalamo-corticales dans l'établissement de la fonctionnalité des aires corticales, donc leur capacité de se réorganiser en fonction des inputs sensoriels acheminés depuis les régions sous-corticales.

La capacité de réorganisation des aires sensorielles du cortex cérébral en réponse à la réduction ou à l'augmentation des afférences sensorielles peut s'effectuer suite à un remodelage des connexions au niveau des structures sous-corticales. L'influence des inputs en provenance du thalamus vers le cortex a été grandement étudiée dans la

formation du cortex lors du développement normal et pathologique (Sur & Leamey, 2001). En raison de leurs différentes caractéristiques, telles que leur accès au monde extérieur par l'entremise d'un contact direct avec les organes sensoriels, l'architecture spécifique des projections thalamo-corticales vers le cortex et le contact très précoce de leurs arborisations terminales avec le cortex, ces projections semblent être dans une position idéale pour favoriser la plasticité corticale (Pallas, 2001).

Transformation extrême, quand l'auditif devient visuel

L'étrange hypothèse de William James

Il y a plus d'un siècle de cela, le psychologue William James proposait une expérience où il postulait que si l'on réussissait à connecter les yeux avec les centres auditifs du cerveau et que l'on connectait les oreilles avec les centres visuels, nous pourrions « ENTENDRE l'éclair et VOIR le tonnerre » (Swindale, 2000). Cependant la complexité de cette manipulation a eu pour conséquence que personne n'a pu vérifier ce postulat jusqu'à ce que Schneider, en 1973, développe une technique permettant de modifier l'organisation des projections rétiniennes et par le fait même leur cible d'action au niveau du cortex. Pour cela, il utilise une technique spéciale, le « recâblage » qui consiste à rediriger les afférences sensorielles d'une région corticale ou sous-corticale vers une autre région traitant habituellement d'autres types d'inputs sensoriels ou moteurs.

Plus récemment, Sharma et ses collaborateurs (2000) ont brillamment montré jusqu'à quel point la réorganisation des voies sous-corticales peut provoquer des modifications relativement impressionnantes au point de vue fonctionnel et morphologique des aires corticales. Dans le cas présent, ils ont utilisé la technique du recâblage afin de rediriger l'information en provenance de la rétine vers le corps genouillé médian du thalamus suite à une lésion du collicule inférieur ainsi que l'ablation du collicule supérieur chez le furet dès la naissance. De plus dans certains cas, ils ont aussi effectué une ablation partielle du cortex visuel afin de réduire la dimension du corps genouillé latéral. Cette

procédure a pour conséquence l'émergence d'une aire V1 réorganisée ($V1_r$) qui est activée par des stimulations visuelles à l'intérieur de la région corticale, qui correspond chez les furets normaux, au cortex auditif primaire. Ce qui est d'autant plus surprenant, c'est que ce nouveau cortex visuel montre même une organisation topographique grossière. Les neurones de cette nouvelle aire visuelle réorganisée montrent aussi une préférence pour certaines orientations tout comme les cellules de l'aire visuelle primaire V1. L'organisation habituelle de l'aire A1 est quant à elle désorganisée comparativement à ce que l'on y retrouve en temps normal.

Nous pouvons donc supposer que ce territoire, qui traite habituellement l'information sonore, est pris en charge par les afférences visuelles en provenance du corps genouillé médian recâblé, ce dernier recevant principalement ses projections en provenance de la rétine. Ces différences dans l'organisation corticale des aires temporales réorganisées en fonction des nouvelles afférences visuelles laissent supposer que les inputs sensoriels semblent jouer le rôle de déterminant pour l'établissement des connexions corticales (Angelucci, Clasca, & Sur, 1998; Merzenich, 2000; Pallas, 2001; Sharma et al., 2000; Sur, Angelucci, & Sharma, 1999; Sur, Garraghty, & Roe, 1988; von Melchner, Pallas, & Sur, 2000).

Cette aire $V1_r$ montre même une réponse comportementale à un stimulus visuel présenté uniquement aux neurones situés dans le cortex recâblé, comme quoi malgré la connectivité des yeux avec les centres auditifs nous continuons de voir l'éclair et d'entendre le tonnerre, contredisant par le fait même l'intuition de William James (von Melchner et al., 2000). Ce type d'études redirigeant l'information en provenance des récepteurs sensoriels vers des régions non-conventionnelles du cortex, c'est-à-dire qui n'étaient pas prédestinées au traitement de ce type d'information a aussi été effectué auprès d'autres espèces animales. Chez les souris, les projections visuelles redirigées vers les régions temporales influencent aussi la réponse comportementale en induisant un conditionnement opérant provoquant une réponse de peur lors de la présentation d'un stimuli lumineux (Newton, Ellsworth, Miyakawa, Tonegawa, & Sur, 2004). D'autres études utilisant cette technique de recâblage démontrent que la rétine peut projeter dans

différentes aires corticales en plus du cortex visuel et auditif, tel que le lobe olfactif qui devient en partie visuel chez la grenouille (Scalia, Grant, Reyes, & Lettvin, 1995) et les aires somesthésiques primaire et secondaire qui montrent une rétinotopie sommaire chez le hamster (Frost & Metin, 1985; Metin & Frost, 1989). Ces études permettent d'établir que les régions corticales peuvent acquérir leurs fonctions à partir de leurs inputs sensoriels.

De nombreuses recherches montrent l'existence de connexions entre les différents noyaux thalamiques. Négyessy, Gál, Farkas et Toldi (2000) ont utilisé un traceur rétrograde afin d'étudier l'implication relative des mécanismes sous-corticaux comme déterminants de la plasticité corticale chez des rats énucléés à la naissance. Les résultats de leur étude ont montré un renforcement de la contribution du noyau thalamique latéral postérieur ainsi qu'une diminution de la contribution des corps genouillés dorsolatéraux et du noyau dorso-latéral dans l'établissement des connexions thalamo-corticales vers le cortex visuel et plus spécifiquement l'aire 17. Ces résultats nous laissent croire à une implication du noyau thalamique latéral postérieur afin de permettre la transmission de l'information somesthésique vers le cortex visuel suite à la perte de la vision à la naissance. Izraeli, Koay, Lamish, Heicklen-Klein, Heffner et Wollberg (2002) ont présenté des résultats semblables chez le hamster énucléé à la naissance. En injectant un traceur rétrograde dans le cortex visuel, ils retrouvent des neurones marqués dans les corps genouillés dorsolatéraux, ainsi qu'au niveau des collicules inférieurs qui sont des structures reconnues pour leur implication dans le traitement de l'information auditive.

On retrouve au sein même de la nature des modèles de plasticité intermodale. Par exemple, la taupe a dû s'adapter à son environnement, puisqu'elle vit presque qu'exclusivement sous terre. Confrontée à ces conditions, sa vision s'est dégradée à travers son évolution alors que son audition s'est améliorée afin de pouvoir compenser dans le but d'être le plus efficace possible sous terre. Une étude montre que le système auditif de la taupe se spécialise dans le traitement des basses fréquences suite à un développement accru du noyau médian dans le complexe olivaire supérieur. On constate aussi une activation du corps genouillé dorsolatéral ainsi que des régions corticales qui

correspondent aux aires visuelles chez les autres rongeurs suite à une stimulation auditive à l'aide de basses fréquences (Bronchti, Heil, Scheich, & Wollberg, 1989). L'utilisation de traceurs neuroanatomiques ont permis de constater que la principale source de projection au cortex visuel provient des collicules inférieurs, ces derniers projetant au corps genouillé dorsolatéral en plus des cibles auditives habituelles (Doron & Wollberg, 1994).

Ces connexions entre les noyaux thalamiques pourraient influencer la plasticité au niveau cortical en inhibant ou renforçant la connectivité entre les différents noyaux sous-corticaux. Par conséquent, ces projections pourraient permettre des modifications de l'étendue ainsi que de la topographie de la représentation des champs récepteurs dans les diverses régions corticales.

Connexions corticales et sous-corticales : ces grands voyageurs qui n'atteignent pas leur destination à tout coup

Au cours du développement des centaines de millions de connexions neuronales s'établissent au niveau cortical. Lors du développement prénatal, les neurones vont former le cortex par la migration vers leurs régions respectives. Cette migration se continue presque jusqu'à la naissance. Chez le singe, Rakic (1981) a montré que cette migration neuronale dans le cortex se termine environ 45 jours avant la naissance. Cet amas de connexions forme principalement les afférences sensorielles, les efférences motrices ou encore les fibres associatives permettant à différentes régions corticales de pouvoir communiquer entre elles. Ces connexions ne sont pas spécialisées à la naissance, elles sont présentes dans les différentes aires cérébrales : occipitale, temporale, pariétale, frontale, limbique ainsi que dans les structures sous-corticales.

Lors des premières années de la vie, certaines de ces connexions vont se spécialiser pour traiter l'information provenant spécifiquement d'une seule modalité sensorielle. Cependant, la majeure partie de ces connexions corticales ne persistent pas jusqu'à l'âge adulte tout comme certains circuits neuronaux (Cowan, Fawcett, O'Leary, & Stanfield,

1984; Purves & Lichtman, 1980). Il existe donc à la naissance un surplus de connexions redondantes qui vont complètement disparaître lors du développement et de la spécialisation des différentes aires corticales, principalement suite à la compétition neuronale entre les diverses représentations connexionnistes. Le système nerveux central cherche ainsi à optimiser son état fonctionnel en sélectionnant les neurones utilisés les plus fréquemment afin d'en établir la permanence. Cependant, de nombreux chercheurs ont montré la présence de connexions transitoires entre les régions corticales traitant l'information en provenance des différentes modalités sensorielles (Rauschecker, 1991).

Projections cortico-corticales transitoires: ces pionniers en charge du défrichage

Chez le chat nouveau-né, l'aire 17 reçoit des projections transitoires en provenance du cortex auditif, somatosensoriel et moteur. Dans une étude chez le chaton privé de vision (opération effectuée entre les jours 1-4 postnataux) par la suture des paupières ou l'énucléation bilatérale, le nombre de connexions visuelles calleuses transitoires diminue grandement lors de la privation visuelle comparativement aux chats adultes normaux. Ce qui est néanmoins surprenant, ce sont les résultats obtenus chez les chats ayant subi l'énucléation bilatérale comparativement à ceux ayant subi une suture des paupières. La privation visuelle par la suture des paupières réduit drastiquement le nombre de connexions visuelles calleuses transitoires tout en réduisant l'étendue de la zone calleuse dans les aires 17 et 18. Quant aux chats ayant subi l'énucléation bilatérale, on observe une augmentation de l'étendue de la zone calleuse comparativement au chat normal, ainsi qu'une réduction du nombre de connexions calleuses transitoires (qui est cependant moins importante que celle retrouvée chez les chats suturés bilatéralement). On constate ainsi que l'expérience visuelle est nécessaire afin de stabiliser les connexions calleuses transitoires. Cependant, en absence totale de vision (seulement chez les chats ayant subi l'énucléation bilatérale) d'autres mécanismes peuvent se charger de la stabilisation de ces connexions calleuses.

Dehay, Kennedy et Bullier (1988) ont aussi étudié ces connexions transitoires chez le chaton par l'utilisation de traceurs rétrogrades et antérogrades, établissant ainsi que les

aires 17, 18 et 19 projettent des connexions transitoires dans plusieurs régions corticales dont un grand nombre de cellules marquées se retrouvent dans le gyrus ectosylvien, correspondant à l'aire auditive A1 chez les humains. Les projections transitoires vers les aires 17, 18 et 19 proviennent de régions restreintes situées au niveau des régions frontopariétales et temporales du cortex, ces régions recevant elle-mêmes des afférences en provenance de noyaux thalamiques qui projettent dans les aires motrices, auditives et somatosensorielles. Dans le cortex frontal, les projections neuronales transitoires sont concentrées à l'intérieur du gyrus présylvien ainsi que dans le gyrus coronal, une région correspondante au cortex somatosensoriel, comprenant l'aire primaire S1. La région la plus caudale d'où sont projetées les connexions transitoires vers le cortex visuel est située dans la partie dorsale du gyrus ectosylvien correspondant à l'emplacement du cortex auditif primaire A1 (Dehay, Bullier, & Kennedy, 1984; Dehay et al., 1988). Dans d'autres études, Innocenti, Berbel et Clarke (1988) et Innocenti et Clarke montrent aussi l'existence de connexions transitoires controlatérales et ipsilatérales entre les aires auditives primaires et secondaires et les aires visuelles 17 et 18 chez les chatons nouveau-nés. Des résultats similaires ont aussi été rapportés auprès de rongeurs immatures (Dreher, Thong, Shameem, & McCall, 1985; Thong & Dreher, 1987). Cependant, ce type de connexions transitoires entre les différentes régions cérébrales en charge du traitement de l'information en provenance des récepteurs des différentes modalités sensorielles n'est pas retrouvé chez toutes les espèces. En effet, suite à l'injection d'un traceur rétrograde dans l'aire 17 chez le singe nouveau-né, Kennedy, Bullier et Dehay (1989) montrent que les régions corticales projetant à l'aire 17 sont principalement les mêmes que celles que l'on retrouve chez l'adulte. Il n'y a qu'un ou deux neurones par animal qui ont été trouvés marqués dans le cortex auditif projetant à l'aire 17.

Ces connexions transitoires sont présentes dès la naissance, et disparaissent habituellement complètement autour de la cinquième semaine chez le chaton. Les mécanismes sous-jacents à l'élimination de ces connexions sont aussi peu connus à ce jour. Les auteurs invoquent que cette disparition des connexions transitoires serait liée à un processus de dégénération des axones, au cours duquel les axones termineraient dans

la matière grise des régions corticales (auditives ou visuelles) sans établir d'arborisation terminale avec cette région, plutôt qu'à un processus de mort cellulaire proprement dit. Le mécanisme d'élimination des projections transitoires semble responsable de l'organisation des connexions cortico-corticales reliant différentes régions du cortex entre elles chez l'adulte (Clarke & Innocenti, 1986; Cowan et al., 1984; Dehay et al., 1984; Dehay et al., 1988; Innocenti, Berbel, & Clark, 1988; Innocenti & Clarke, 1984). Ces projections transitoires se retrouvent principalement dans l'hémisphère ipsilatéral, bien qu'on retrouve quelques cellules marquées dans l'hémisphère controlatéral.

Ces résultats montrent à nouveau l'existence de connexions directes entre les différentes modalités sensorielles, dans le cas présent les aires visuelles, auditives et somesthésiques. Ces connexions ne semblent toutefois pas réciproques, puisque suite à l'injection de traceurs dans une large portion du cortex fronto-pariétal et temporal, le nombre de cellules marquées dans les aires 17, 18 et 19 est de beaucoup inférieur au nombre de cellules marquées dans les régions fronto-pariétale et temporale suite à l'injection d'une petite quantité de marqueur dans les aires 17, 18 et 19 (Dehay et al., 1984; Dehay et al., 1988).

Le rôle fonctionnel des projections transitoires n'est pas clairement établi. Certains auteurs suggèrent la participation de ces connexions dans le développement des territoires corticaux en association avec les autres modalités sensorielles. Les projections transitoires joueraient ainsi un rôle au niveau de la convergence polysensorielle. Une autre implication fonctionnelle de ce type de connexions pourrait être au niveau de l'influence stabilisatrice des connexions lors de la compétition corticale au cours du développement cérébral (Dehay et al., 1984). Le fait que de telles connexions soient omniprésentes dans l'organisation du cortex et qu'elles persistent parfois jusqu'à l'âge adulte nous laisse croire en leur apport au niveau du développement et plus particulièrement en ce qui a trait à la plasticité neuronale (Dehay et al., 1988; Innocenti & Frost, 1980; Kennedy et al., 1989).

L'hypothèse de la stabilisation de ces connexions dans le cas où l'animal ou l'humain seraient privés des afférences d'une modalité sensorielle particulière est toutefois contestée. Comme d'autres études avant eux, Innocenti et ses collaborateurs (1988) ont montré que passé le premier mois de vie chez le chaton, ainsi que chez le chat adulte, seulement un petit nombre de neurones dans le cortex auditif va être marqué suite à l'injection d'un traceur rétrograde dans les aires visuelles 17 et 18, comparativement à ce que l'on retrouve chez le chaton nouveau-né. Là où peut régner la controverse vis-à-vis du lien entre la présence des connexions transitoires en bas âge et la plasticité intermodale vient du fait que les auteurs ont aussi montré que la distribution des neurones projetant des régions auditives vers les régions visuelles chez le chat adulte ayant subi l'énucléation bilatérale à la naissance est similaire à celle des chats adultes voyants. Ces résultats nous amènent donc à remettre en question l'implication de l'expérience visuelle lors de l'élimination des connexions transitoires, et par le fait même l'effet de ces projections transitoires dans la plasticité intermodale. Bien que la majeure partie des études portant sur les connexions existantes entre les différentes modalités sensorielles traite principalement des connexions transitoires, il demeure que certains auteurs ont aussi montré l'existence de connexions chez le mammifère adulte qui semblent être permanentes.

Connexions cortico-corticales chez l'adulte : ces lignes de communications dans tout le cerveau

Certaines études ont montré la présence de connexions corticales entre les différentes aires visuelles et les différents cortex sensoriels, moteurs et associatifs chez le rat. Miller et Vogt (1984) montrent en effet l'existence de connexions corticocorticales entre ces différentes aires par l'utilisation de traceurs rétrogrades et antérogrades. Par ces techniques de traçage, ils ont pu déterminer que l'aire 17 est connectée par l'entremise de voies réciproques avec la partie postérieure de l'aire motrice 8, l'aire associative 7 et l'aire postéroventrale 36 du cortex temporal. Pour ce qui est de l'aire 18a, elle montre des connexions réciproques avec la partie postérieure de l'aire somatosensorielle 3 et de la partie dorsale de l'aire auditive 41. Tout comme l'aire 17, l'aire 18a est aussi

connectée avec la partie postérieure de l'aire motrice 8. On retrouve de nombreuses connexions de l'aire 18a avec les aires associatives. L'aire 18b projette aussi dans les régions associatives situées au niveau de l'aire frontale 11, l'aire 7, l'aire 36 dans les régions postéroventrales et dorsales et le cortex périrhinal. Elle reçoit des projections en provenance de la partie dorsale du claustrum. Bref, cette énumération de connexions peut sembler complexe, mais elle ne fait que représenter le grand potentiel de connectivité entre les différentes régions du cerveau, comprenant également les diverses modalités sensorielles.

En conclusion, chez le nouveau-né, il existe des connexions qui peuvent persister jusqu'à l'âge adulte entre les représentations corticales des différentes modalités sensorielles. Seulement, il existe dans le cortex d'autres mécanismes permettant de faire le pont entre les différentes représentations sensorielles. On parle ici des cellules polysensorielles situées dans les aires multimodales ou associatives du cortex.

Régions multimodales et associatives : là où se rencontrent les différentes modalités

En neurosciences, la croyance générale qui a perduré pendant des siècles voulait que les différentes aires cérébrales se spécialisent pour traiter uniquement l'information pour laquelle elles sont génétiquement programmées. Mais récemment, par l'entremise des nombreuses études sur la plasticité, différents chercheurs ont remarqué que le cortex est beaucoup plus malléable fonctionnellement et morphologiquement que ce que la croyance populaire laissait présager. Dépendamment des modifications des afférences sensorielles et motrices, le cerveau montre une grande capacité à s'adapter à son environnement, diminuant ainsi quelque peu l'importance accordée par les localisationnistes aux fonctionnalités des diverses régions cérébrales qui étaient autrefois perçues comme très rigides. Il existe même des régions corticales dont les cellules possèdent la propriété de traiter l'information en provenance des différentes modalités sensorielles.

Certaines régions corticales dites associatives montrent des propriétés multimodales. Robertson et ses collaborateurs (1975) furent parmi les premiers à démontrer l'existence de ce type de cellules « polysensorielles » et le type d'inputs sensoriels qu'elles traitent. Ainsi, des 339 cellules qui ont été mesurées dans l'aire PMSA située dans le cortex postérieur associatif du chat, 82% répondent à la fois aux stimuli visuels, somesthésiques et auditifs, 14,8% ne répondent qu'à deux modalités sensorielles et seulement 3,2% montrent une réponse de type unimodale. Il est certain que les cellules ne répondent pas toutes avec la même vigueur aux trois modalités sensorielles présentées dans cette étude. De l'ensemble des cellules trimodales, 46% ne semblent pas montrer de préférence à un type de stimulation particulière, 18% répondent moins bien à une modalité de stimulation et 36% semblent avoir une préférence pour une modalité de stimulation précise. De ces cellules qui répondent significativement mieux à une modalité sensorielle, 53% répondent davantage à la stimulation visuelle, 30,8% à la stimulation auditive et 16,2% à la stimulation somesthésique. Ces derniers résultats doivent cependant être considérés avec un certain recul, puisque les variabilités en ce qui a trait à l'intensité du stimulus et l'étendue du champ récepteur stimulé doivent être prises en compte. Ainsi, les auteurs expliquent que l'intensité des stimuli utilisés n'est peut-être pas la même d'une modalité à l'autre. Il est tout de même difficile de choisir une présentation lumineuse, un click sonore et une pulsation électrique qui vont activer une même cellule avec une intensité identique. D'un autre côté, l'activation relative du champ récepteur doit aussi être considérée, car un flash lumineux a plus de chance d'activer le champ récepteur de la cellule en entier comparativement à la stimulation somesthésique par exemple.

Les auteurs montrent qu'il existe des effets modulateurs sur l'activité de 84% des cellules lors de la présentation simultanée de plus d'une modalité de stimulation. Dans 61% des cas, l'effet est additif, dans 15% des cellules étudiées le taux de décharge est significativement supérieur à l'addition d'un autre stimulus et dans une plus faible proportion (8% des cellule), l'ajout de la stimulation par une modalité inhibe la réponse évoquée préalablement par l'autre modalité (Robertson et al., 1975). Ce type d'interaction intermodale auprès d'une même cellule suite à la stimulation simultanée

provenant de deux modalités sensorielles distinctes a aussi été démontré chez le chat dans les aires associatives AMSA, PMSA, ALA et PCA (Schneider & Davis, 1974).

La présence et les propriétés des aires multimodales ont aussi été fortement investiguées chez le singe. Lewis et Van Essen (2000) ont utilisé des traceurs rétrogrades chez le singe dans le but d'examiner la connectivité de plusieurs régions corticales principalement concentrées autour et à l'intérieur de la scissure intrapariétale, où l'intégration multimodale semble être maximale. Leurs principaux résultats montrent que l'aire VIP possède des connexions avec de nombreuses régions, incluant les cortex moteurs et somesthésiques représentant la partie supérieure du corps, les différentes régions corticales visuelles, le cortex relié au système vestibulaire, ainsi que des connexions avec d'autres aires ayant des propriétés bimodales ou polysensorielles. Cependant, les connexions avec le cortex auditif semblent être minimales. L'aire LIPv montre des connexions avec les mêmes structures que l'aire VIP à la différence qu'elle dispose de très fortes projections avec l'aire visuelle V3 ainsi que peu de connexions avec les cortex somesthésiques et moteurs. Enfin, l'aire AIP (anterior intraparietal area) possède des connexions avec plusieurs régions corticales sensori-motrices tout comme l'aire VIP, mais elle reçoit peu d'afférences visuelles, exceptées pour les aires visuelles de haut niveau ainsi que de certaines aires corticales bimodales ou polysensorielles.

Par l'entremise de l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle, Brenner et ses collaborateurs (2000) ont montré l'équivalence auprès de l'humain des aires associatives étudiées chez le singe. Dans leur expérimentation, ils ont présenté à des humains des stimuli visuels, sonores et somesthésiques. Leurs résultats montrent, comme il est attendu, l'activation des aires habituellement dévolues au traitement spécifique de chacun de ces différents stimuli. Cependant, en plus de ces activations conventionnelles dans les aires sensorielles primaire et secondaire, ils ont montré l'activation commune lors des trois tâches d'aires de haut-niveau correspondant pour la plupart aux régions associatives connues chez le singe. Une première région activée est située dans la scissure intrapariétale correspondant de près à l'aire multimodale VIP du singe. Une autre aire activée est située dans une partie restreinte du cortex prémoteur ayant aussi

son analogue chez le singe. La branche supérieure de la scissure latérale est activée chez l'humain, ce qui pourrait peut-être correspondre à l'aire multimodale 7b chez le singe, même si les localisations ne sont pas identiques chez les deux espèces. Cependant, il y a aussi certaines régions multimodales activées qui ne semblent pas correspondre d'une espèce à l'autre. Par exemple, l'aire multimodale STP qui a été considérablement étudiée chez le singe (Bruce, Desimone, & Gross, 1986; Falchier, Clavagnier, Barone, & Kennedy, 2002; Hikosaka, Iwai, Saito, & Tanaka, 1988) ne semble pas retrouver son homologue chez l'humain.

Chez le singe, on retrouve aussi cette convergence en provenance des différentes modalités à l'intérieur des sous-divisions corticales situées de part et d'autre de la scissure temporal supérieure (STS). Ainsi, dans la partie supérieure du STS, les aires TS et TAa reçoivent des projections des aires visuelles et auditives. Les aires TPO, PGa et IPa situées dans le creux de la STS reçoivent quant à elles des projections visuelles, auditives et somesthésiques. Enfin, sur la partie ventrale de la STS jusqu'au gyrus temporal inférieur, les cellules des aires TEa, TEm, TE3, TE2 et TE1 présentent des réponses visuelles unimodales (Barnes & Pandya, 1992; Baylis, Rolls, & Leonard, 1987; Seltzer & Pandya, 1994). Les aires multimodales dans la région du STS possèdent aussi des connexions thalamo-corticales réciproques avec certains noyaux thalamiques recevant des afférences de différentes modalités sensorielles, tels que le pulvinar, le noyau médiandorsal, le noyau supragéniculé et le noyau intralaminaire (Yeterian & Pandya, 1991).

Il nous faut aussi noter l'existence de cellules polysensorielles dans les régions sous-corticales. Dans le noyau pontin oralis du tronc cérébral chez le chat, Bach-Y-Rita (1964) montre la présence de convergence sensorielle dans plus de 80% des neurones étudiés. Dans l'aire visuelle primaire des chats (aire 17), 47% des neurones répondant à la lumière vont aussi être activés suite à une stimulation auditive ou une piqûre à l'aide d'une aiguille. Ces données permettent de croire que certains neurones possèdent la capacité de traiter différents types d'afférences sensorielles.

L'interaction entre les régions cérébrales est essentielle à la plasticité intermodale. Elle requiert que les signaux en provenance des différentes modalités sensorielles convergent à certains niveaux à l'intérieur du cerveau. De plus, cette réorganisation a davantage de chance de s'établir chez le jeune que chez l'adulte, en raison d'une spécificité moins bien établie concernant les connexions corticales et leur fonctionnalité à venir. La période critique est aussi un facteur à considérer dans l'établissement de la plasticité fonctionnelle, car au cours de cette période, les chances qu'une importante réorganisation puisse se produire sont d'autant plus grandes que si elle devait se produire après cette période. Maintenant, voyons comment cette plasticité peut s'exprimer sur le plan fonctionnel ou structural entre les différentes modalités sensorielles dans le cas d'un déficit perceptif comme la cécité ou la surdité. Dans ces cas où la personne est privée de l'apport d'une modalité sensorielle, de nombreuses études ont démontré que les régions multimodales vont traiter davantage d'information en provenance des modalités sensorielles intactes. Les cortex qui sont associés à la modalité sensorielle à laquelle la personne n'a plus accès peuvent, quant à eux, se réorganiser en étant colonisés par les modalités restantes chez cette personne. On appelle ce phénomène la plasticité ou réorganisation intermodale.

Plasticité intermodale : lorsque les cortex doivent réorienter leur carrière

Réorganisation morphologique

Le chapitre précédent nous a présenté les divers mécanismes corticaux et sous-corticaux ainsi que les régions qui peuvent être à la base de la capacité du cerveau de réorganiser ses fonctions et ses structures pour répondre aux contraintes de son environnement interne ou externe. Avant de se pencher sur les modifications fonctionnelles suite à la privation sensorielle à long terme, nous croyons qu'il est primordial de d'abord présenter les études sur les modifications structurales qui, bien qu'elles soient moins nombreuses que les investigations fonctionnelles, nous permettrons d'avoir une meilleure compréhension de la plasticité cérébrale dans toute sa complexité.

Quelques études se sont intéressées aux changements morphologiques dans les diverses structures du cerveau des personnes non-voyantes comparativement aux personnes voyantes. Noppeney, Friston et Price (2003) ont utilisé la technique « *voxel-based morphometry* » (VBM) pour investiguer ces changements chez les non-voyants. Ils ont constaté une diminution de matière blanche dans les radiations optiques et dans le système sensori-moteur. Ils ont aussi enregistré une diminution de matière grise et blanche dans le cortex visuel primaire. De leur côté, Shimony, Burton, Epstein, McLaren, Sun et Snyder (2006) ont remarqué que les connexions entre les cortex visuel, orbital et temporal semblent relativement préservées chez les personnes non-voyantes. Enfin dans une étude récente utilisant la technique « *tensor-based morphometry* » (TBM), Lepore et ses collègues (2010) montrent une atrophie des régions occipitales chez les personnes non-voyantes ainsi qu'une augmentation de volume dans d'autres régions non-visuelles suggérant l'implication d'un recrutement de ces régions pour une possible réorganisation fonctionnelle.

Chez les individus sourds prélinguaux, quelques études ont aussi exploré quels changements morphologiques vont prendre place, particulièrement sur le planum temporal et les régions temporales. Penhune, Cismaru, Dorsaint-Pierre, Petitto et Zatorre (2003) ont utilisé la technique VBM leur permettant d'évaluer les altérations structurales. Ils ont limité leurs investigations au cortex auditif primaire, le gyrus de Heschl et le planum temporal. Ils n'ont pas trouvé de différences significatives. Emmorey, Allen, Bruss, Schenker et Damasio (2003) ont quant à eux trouvé que le ratio de matière blanche/matière grise dans les régions auditives primaires et associatives diffère significativement entre les groupes de sourds et d'entendants. Cette différence pourrait être due à une représentation plus petite de matière blanche dans ces régions chez les personnes sourdes comparativement aux entendants. À notre connaissance, la seule étude dont les investigations ne se sont pas limitées spécifiquement aux régions corticales temporales, en particulier les gyrus de Heschl et le planum temporal, est celle de Shibata en 2007. Ils ont aussi appliqué la technique du VBM à un groupe d'adultes sourds prélinguaux. Les résultats de leur étude montrent une diminution significative de matière blanche dans le gyrus temporal supérieur de l'hémisphère gauche. Ils suggèrent

que cette diminution pourrait être attribuable à une diminution du tractus auditif, malgré que le centre de cette diminution semble être inférieur et latéral au cortex auditif primaire. De plus, les auteurs suggèrent que cette diminution de matière blanche pourrait être reliée au langage plutôt qu'aux fonctions auditives en général, puisque qu'elle n'apparaît que dans l'hémisphère gauche. Cependant, ils ne retrouvent pas de différences significatives au niveau de l'asymétrie de matière grise chez les sourds comparativement aux entendants. En ce qui a trait à la matière blanche, une légère augmentation de l'asymétrie dans l'aire périssylvienne et supramarginale a été reportée chez les sourds comparativement aux entendants.

Ces nombreuses manifestations de modifications au niveau des structures du cerveau chez ces individus qui ont été privés d'une modalité sensorielle depuis un très jeune âge ont possiblement des ramifications jusque dans la fonctionnalité de ces régions cérébrales. Dans le but de mieux comprendre le phénomène de la plasticité intermodale, il est également important de se pencher sur les études de réorganisation fonctionnelle chez ces populations.

Réorganisation fonctionnelle

L'existence d'une réorganisation intermodale a été démontrée dans les diverses modalités sensorielles. Ainsi, en somesthésie, le syndrome du membre fantôme, qui survient suite à l'amputation d'un membre, illustre bien cette plasticité cérébrale. Ce syndrome est caractérisé par des sensations tactiles ou douloureuses semblant provenir de la région amputée. L'expansion des champs récepteurs somesthésiques des régions corticales adjacentes à l'aire cérébrale qui traitaient auparavant l'information provenant de la région corporelle amputée pourrait expliquer ce phénomène du membre fantôme (Aglioti, Bonazzi, & Cortese, 1994; Davis, Kiss, Luo, Tasker, Lozano, & Dostrovsky, 1998; Doetsch, 1997; Knecht et al., 1998; Ramachandran, 1993; Wall, Xu, & Wang, 2002).

Cette plasticité du cortex cérébral est aussi mise en évidence en vision. Chez le chat privé de vision (paupières suturées dans les premières semaines de vie), on constate une

augmentation du nombre de neurones de l'aire corticale ectosylvienne répondant à des stimulations sonores, ainsi qu'une amélioration des performances de localisation spatiale des stimuli sonores par rapport aux chats normaux (Korte & Rauschecker, 1993; Rauschecker & Kniepert, 1993; Rauschecker & Korte, 1993).

Lors d'une tâche de localisation sonore chez l'humain, Röder, Teder-Säljärvi, Sterr, Rösler, Hillyard et Neville (1999b) montrent que les ondes N1 et P2 dans les régions pariétales et temporales postérieures des personnes non-voyantes ont une amplitude plus grande, de même qu'une latence plus courte que celles des individus voyants. Au plan comportemental, ces personnes non-voyantes ont des temps de réaction plus courts que les individus voyants pour la détection d'une cible sonore. Dans d'autres études électrophysiologiques, on constate que l'amplitude des composantes N1 et P3 dans les régions occipitales est plus grande chez les non-voyants que chez les individus voyants, lors d'une tâche de localisation sonore. Les résultats comportementaux de ces études montrent que les personnes non-voyantes localisent aussi bien et parfois même mieux l'origine des stimuli sonores que les individus voyants, surtout dans les conditions où les voyants performant moins bien (localisation latérale éloignée; localisation en condition monaurale) (Lessard, Paré, Lepore, & Lassonde, 1998; Leclerc, Saint-Amour, Lavoie, Lassonde, & Lepore, 2000; Röder, Rösler, & Neville, 1999a).

Une étude d'imagerie cérébrale a récemment démontré que le cortex occipital est activé chez les personnes non-voyantes en bas âge au cours d'une tâche de lecture Braille, contrairement aux individus voyants qui montrent une désactivation des aires corticales visuelles primaires et secondaires (Sadato et al., 1996). Weeks et al. (2000) montrent aussi, en utilisant la tomographie par émission de positrons, que les aires médio-temporale (MT) et inféro-temporale (IT) droites sont fortement activées chez les personnes non-voyantes, contrairement à ce qui survient chez les individus voyants qui ne montrent aucune activation de ces aires lors d'une tâche de localisation sonore. Les résultats de ces études mettent en évidence les processus de compensation qui surviennent en l'absence de vision, les fonctions auditives étant prises en charge par

certaines régions du cortex visuel, lequel ne traitait à l'origine que certaines caractéristiques des stimuli visuels.

Chez les individus sourds congénitaux, ce même processus de compensation peut survenir puisqu'il y a absence de stimulations auditives. Par des études électrophysiologiques, Neville et ses collaborateurs montrent que l'amplitude de l'onde N1 est deux à trois fois plus grande dans les régions temporales et frontales chez les sourds congénitaux que chez les individus entendants, lors de stimulations visuelles en périphérie du champ visuel. On remarque aussi une augmentation de l'amplitude de l'onde P2 dans les régions pariétale et occipitale chez les sourds, peu importe l'endroit de la stimulation dans le champ visuel (central ou périphérique) (Neville, 1990; Neville, Schmidt, & Kutas, 1983; Neville & Lawson, 1987a, 1987b).

Par l'entremise de l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), Finney Fine et Dobkins (2001) montrent que le cortex auditif est activé suite à la présentation d'un ensemble de points en mouvement. L'activation du cortex auditif est principalement présente dans l'hémisphère droit. Les auteurs suggèrent que cette asymétrie serait le résultat de l'utilisation de stimuli visuels de mouvement, l'information spatiale étant principalement traitée dans l'hémisphère droit. Par l'utilisation de l'IRMf, Shibata, Kwok, Zhong, Shrier et Numaguchi (2001) ont aussi démontré des activations dans l'hémisphère droit dans les régions temporales correspondantes aux aires auditives chez les sourds, lors d'une tâche visuelle. D'autre part, Sadato et ses collaborateurs (2005) ont investigué quels changements intermodaux sont présents chez les sourds grâce à une étude combinant les stimuli de mouvements labiaux, de points aléatoires et de langage des signes. Durant les tâches de mouvements labiaux et de langage des signes avec ou sans composante lexicale, les sourds ont montré une activation plus importante du planum temporal de l'hémisphère gauche que les entendants. Tandis que pour la tâche utilisant des points aléatoires en mouvement, c'est le planum temporal de l'hémisphère droit qui ressortait comme davantage activé chez les sourds comparativement aux entendants.

Dans une autre étude d'IRMf, Bavelier et ses collègues (2000) montrent que la zone d'activation de l'aire visuelle MT, impliquée dans la perception du mouvement, est plus étendue chez les sourds congénitaux que chez les individus entendants. Ceci survient dans une condition où le changement de contraste du stimulus visuel est en périphérie du champ visuel. Lorsque le stimulus est présenté au participant, ce dernier doit signaler une baisse de luminance (65% : 1 sec) qui survient soit dans l'anneau périphérique, dans l'anneau central ou encore sur l'ensemble du stimulus.

De plus, des études utilisant d'autres types de stimuli visuels montrent que les régions corticales traitant habituellement des stimuli sonores peuvent être activées chez les sourds congénitaux. Ainsi, plusieurs études sur le langage ont montré des changements au niveau des aires occipitales, pariétales ou temporales chez les sourds congénitaux, que ce soit pour le traitement de la lecture écrite (Neville, Kutas, & Schmidt, 1984), pour celui des phrases signées (Bavelier, Brozinsky, Tomann, Mitchell, Neville, & Liu, 2001; Neville, 1987b; Neville et al., 1998; Nishimura et al., 1999; Sadato et al., 2005) ou en lecture labiale (MacSweeney et al., 2001; Sadato et al., 2005). On remarque ainsi que certaines régions corticales qui traitent habituellement l'audition et le langage chez les entendants vont être principalement réassignées au traitement de l'information visuelle chez les sourds.

Selon ces études, les personnes sourdes montrent une augmentation de leur capacité à traiter le mouvement visuel. Entre autres, elles sont plus rapides et précises à percevoir la direction du mouvement dans le champ visuel périphérique et elles produisent des ondes de potentiels évoqués visuels d'une plus grande amplitude. Les individus sourds présenteraient aussi une activation IRMf plus importante que chez les individus entendants dans les régions du traitement du mouvement visuel comme le complexe MT+, lors d'une tâche où l'attention du participant est dirigée vers la présentation de points aléatoires en mouvement dans le champ visuel périphérique. Tous ces résultats ont porté ces chercheurs à suggérer que l'augmentation des capacités attentionnelles liées au traitement du mouvement et la réorganisation potentielle à l'intérieur des régions temporales auditives pourraient être prises en charge par l'entremise du

complexe MT+. En se basant sur ces résultats et en tenant compte que la vision périphérique est fortement représentée tout au long de la voie dorsale, Neville et ses collègues ont suggéré que les effets d'une privation auditive risquent d'être davantage prononcés le long de la voie visuelle dorsale que ventrale.

Dans le but de vérifier ces hypothèses, l'étude d'Armstrong, Neville, Hillyard et Mitchell (2002) a cherché à caractériser les effets d'une privation auditive sur le traitement visuel à l'intérieur des voies dorsales et ventrales. Pour ce faire, ils ont utilisé deux types de stimuli constitués de bandes sinusoïdales, un stimulus de couleur afin d'activer la voie ventrale et un stimulus en mouvement pour activer spécifiquement la voie dorsale. En accord avec les hypothèses de Neville et ses collègues, ils ont postulé au départ qu'une privation auditive devrait avoir davantage d'effets sur le traitement de l'information visuelle à l'intérieur de la voie dorsale que dans la voie ventrale. Leurs résultats ont confirmé leur hypothèse de départ montrant que le patron d'activation des potentiels évoqués diffère davantage pour la réponse à un stimulus impliquant une variable de mouvement qu'à celui impliquant une variable de couleur. La composante N1 montre une plus grande amplitude chez les sourds que chez les entendants. De plus, cette N1 présente une distribution plus médiale et latérale, suggérant ainsi une réorganisation corticale faisant suite à la surdit . Armstrong et ses collègues ont aussi sugg r  que les stages primaires de traitement de l'input visuel ne semblaient pas  tre affect s par la privation auditive. Selon eux, ce ne sont que les stages de traitement de haut niveau qui se r organiseraient. Ils ont aussi constat  que lorsque l'attention est plus largement distribu e dans le champ visuel, le traitement visuel du mouvement est am lior  chez les sourds comparativement aux entendants. De plus, ils ne retrouvent pas l'habituelle asym trie h miph rique entre les deux groupes, puisque dans leur  tude, Armstrong et ses collaborateurs ont trouv  une augmentation de l'amplitude de l'onde du potentiel  voqu  en r ponse au stimulus de mouvement dans les deux h miph res. Ils expliquent cette diff rence par le type de stimuli qu'ils utilisent ainsi que la t che   effectuer. Ils postulent que les diff rences de lat ralit s dans le traitement du mouvement entre les individus sourds et entendants pourraient d couler du fait que l'attention des participants soit dirig e vers les caract ristiques psychophysiques du stimulus en

mouvement. En ce qui concerne la différence au niveau de la distribution de l'activité cérébrale, ils suggèrent que le traitement du mouvement visuel chez les sourds serait plus étendu ou utiliserait des régions différentes de celles retrouvées chez les personnes entendant. Leurs résultats sont à la base même de notre propre étude puisqu'ils étaient les premiers auteurs à chercher à comprendre spécifiquement la réorganisation cérébrale chez les sourds en lien avec les voies visuelles dorsales et ventrales.

Le système visuel, quand les voies ventrale et dorsale coopèrent

Ungerleider et Mishkin (1982) ont montré l'existence de deux principales voies visuelles chez l'humain : la voie ventrale et la voie dorsale. La voie ventrale est un sous-système visuel dont les projections passent par le cortex temporal et qui traite principalement les objets, les visages, la forme et la couleur. La voie dorsale est, quant à elle, responsable du traitement de l'information visuelle spatiale. Ses projections passent par la partie dorsale des cortex occipital et temporal pour se rendre dans le lobe pariétal. D'autres études ont aussi exploré quels pourraient être les autres domaines dans lesquels ces deux voies visuelles pourraient être impliquées et les interactions pouvant survenir entre ces deux systèmes spécifiques (Goodale & Milner, 1992; Ungerleider & Haxby, 1994).

Les cellules de V1 et de l'ensemble des aires visuelles de haut niveau sont aussi sensibles au mouvement, en plus d'être sensibles à d'autres caractéristiques du stimulus, comme la solidité (stéréopsie), la forme, la texture et la couleur d'un objet (Ahlfors et al., 1999; Chawla et al., 1999; Heeger, Boynton, Demb, Seidemann, & Newsome, 1999; Orban, Dupont, De Bruyn, Vogels, Vandenberghe, & Mortelmans, 1995; Rees, Friston, & Koch, 2000; Sereno et al., 1995; Tootell et al., 1995, 1997; Van Essen & Drury, 1997; Wandell, 1999).

Plusieurs études d'imagerie cérébrale laissent supposer que l'aire de traitement par excellence pour les stimuli en mouvement se situe dans la région du complexe MT+ (Orban et al., 1995; Rees et al., 2000; Tootell et al., 1995, 1997). Au point de vue anatomique, le complexe MT+ est situé au point de rencontre entre la partie ascendante de la scissure temporale inférieure et la scissure occipitale latérale (Dumoulin et al.,

2000; Rees et al., 2000; Tootell et al., 1995; Watson et al., 1993). Le complexe MT+ est, par le fait même, situé au carrefour des voies multimodales visuelles, auditives et somesthésiques (Lewis & Van Essen, 2000).

Une étude d'IRMf montre aussi que le complexe MT+ est sélectif au déplacement cohérent des points composant un stimulus de mouvement global (SMG) (un SMG consiste en un ensemble de points aléatoires dont le niveau de cohérence de la direction du déplacement des points permet de percevoir la direction du mouvement du stimulus), comparativement au déplacement incohérent des points (Braddick, O'Brien, Wattam-Bell, Atkinson, Hartley, & Turner, 2001). Dans une autre étude d'IRMf, McKeefry, Watson, Frackowiak, Fong et Zeki (1997) obtiennent des résultats allant à l'inverse de ceux de Braddick, c'est-à-dire que le complexe MT+ est davantage activé par un déplacement incohérent (0% cohérence) des points composant le stimulus par rapport à la condition de 100% cohérence, où tous les points se déplacent dans la même direction. D'un autre côté, dans une étude utilisant la magnétoencéphalographie, Lam et ses collègues (2000) obtiennent des résultats qui se situent entre ces deux extrêmes, où aucune différence significative n'est signalée en ce qui concerne la latence, l'amplitude ou la localisation des ondes étudiées, peu importe que le déplacement des points soit cohérent ou incohérent.

En ce qui a trait aux régions responsables du traitement et de la perception de la forme, c'est l'aire IT chez les primates (Ungerleider & Mishkin, 1982) et son homologue, le complexe latéral occipital (LOC) chez l'humain (Grill-Spector, Kourtzi, & Kanwisher, 2001; Grill-Spector, Kushnir, Edelman, Avidan, Itzhak, & Malach, 1999; Grill-Spector, Kushnir, Edelman, Itzhak, & Malach, 1998; Grill-Spector & Malach, 2004; Malach et al., 1995). Wang et ses collaborateurs (1999) se sont, quant à eux, penchés sur les processus cérébraux responsables de la perception d'un stimulus de forme définie par le mouvement (SFDM). Leur étude montre qu'un SFDM (un SFDM est une forme qui n'est perceptible que lorsque les points sont en mouvement) active parallèlement le complexe LOC (ventral), responsable du traitement de la forme et de l'objet, en plus du complexe MT+ (dorsal) qui traite l'information spatiale telle que le mouvement.

Cependant, il règne une certaine controverse dans ce champ d'étude. Ainsi, Braddick, O'Brien, Wattam-Bell, Atkinson et Turner (2000) avancent que la présentation d'une forme définie par le mouvement active des régions indépendantes, mais qui ne sont pas séparées en voies dorsale et ventrale. Les résultats d'une autre étude laissent croire qu'un SFDM est traité de façon hiérarchique par un traitement des caractéristiques du mouvement du cortex strié vers MT, suivi d'une analyse des composantes de la forme dans l'aire IT (Schoenfeld, Woldorff, Düzel, Scheich, Heinze, & Mangun, 2003). Chez les primates, d'autres études montrent que des lésions bilatérales situées dans les cortex IT vont empêcher la perception d'une forme définie par des indices de luminance. Cependant, ces lésions n'interféreront pas avec la perception d'une forme définie par le mouvement (Britten, Newsome, & Saunders, 1992).

Objectif général de la recherche et hypothèses

Le but de cette thèse est d'explorer les mécanismes visuels des voies dorsale et ventrale chez les entendants et d'investiguer dans quelle mesure ces voies peuvent être impliquées dans la réorganisation des régions temporales auditives chez les individus sourds. Nous voulons aussi vérifier dans quelle mesure l'absence d'inputs auditifs chez les individus sourds profonds congénitaux ou prélinguaux modifie l'organisation structurale et fonctionnelle du cerveau, et plus particulièrement des régions auditives et visuelles. Puisque chez ces personnes, en raison de lésions périphériques, l'information auditive n'est plus acheminée aux cellules des aires temporales auditives, qui normalement analysent les caractéristiques des sons, il est logique de penser qu'une réorganisation de ces cellules se soit établie pour réutiliser celles-ci.

Bien que les voies visuelles dorsale et ventrale aient été abondamment investiguées, autant chez l'animal que chez l'humain, peu d'études se sont intéressées au traitement conjoint de stimulations impliquant la participation à la fois de la voie dorsale, en charge du traitement du mouvement, et de la voie ventrale, en charge du traitement de la forme. Le premier but de notre thèse est donc de s'assurer à priori que les régions activées par nos stimulations correspondent à celles relevées dans la littérature antérieure. Ensuite, nous cherchons à déterminer les mécanismes visuels sous-jacents au traitement d'une

forme définie par le mouvement (dont le déplacement cohérent des points permet la perception d'une forme) et au traitement d'un mouvement global (un déplacement de points, dont les niveaux de cohérence sont de 30% ou 100%) chez des individus entendants. Nous émettons l'hypothèse que les deux voies visuelles dorsale et ventrale devraient être impliquées dans l'analyse de la forme définie par le mouvement par les activations conjointes des complexes MT+ et LO, tandis que le complexe LO ne devrait pas être activé lors de la condition de mouvement global en raison de l'absence de forme apparente. D'autre part, nous nous attendons à ce que le complexe MT+ soit actif pour les 3 niveaux de cohérence des conditions de mouvement global (0% de cohérence, 30% de cohérence et 100% de cohérence), tout en observant une relation positive entre l'intensité de la réponse corticale et le niveau de cohérence du stimulus, si la facilité à percevoir le mouvement se trouve être le principal critère stimulant les cellules du complexe MT+ (Braddick et al., 2001).

Le deuxième volet de la thèse est d'explorer quelles sont les bases cérébrales associées au traitement de l'information visuelle dans les régions occipitales et temporales chez les individus sourds profonds congénitaux? En raison des nombreuses évidences suggérant que le mouvement est la composante visuelle la plus susceptible de se réorganiser suite à l'absence de stimulations auditives chez les personnes sourdes, nous postulons que les voies ventrale et dorsale vont montrer un patron d'activation différent chez les individus sourds comparativement aux individus entendants lors de la présentation d'une forme définie par le mouvement (Armstrong et al., 2002; Bavelier et al., 2000; Finney et al., 2001; Neville 1990; Neville & Lawson, 1987a, 1987b; Neville et al., 1983; Sadato et al., 2005). Puisque le complexe MT+ est fortement relié à une possible réorganisation chez les individus sourds, nous émettons l'hypothèse de retrouver un patron différent d'activation pour les conditions de mouvement global et plus particulièrement pour les conditions de 30% de cohérence et 0% de cohérence qui ont été les conditions optimales d'activation du complexe MT+ chez les entendants.

Finalement, le dernier volet de la thèse est de déterminer les différences structurales des régions corticales associées à l'audition, la vision et le langage entre les individus

entendants et les individus sourds profonds congénitaux ou prélinguaux. Les études antérieures s'étant principalement attardées à l'exploration des différences morphologiques à l'intérieur des régions temporales responsables du traitement auditif primaire et secondaire, peu de données sont disponibles sur les autres régions cérébrales qui pourraient montrer des différences structurales chez les personnes sourdes comparativement aux entendants (Emmorey et al., 2003; Penhume et al., 2003; Shibata et al., 2007). L'utilisation de la technique TBM dans notre étude nous permet justement d'explorer quelles différences peuvent être présentes dans tout le cerveau.

Nous nous attendons de retrouver une légère diminution de volume dans certaines régions du cortex temporal, accompagnée d'une augmentation de volume, ou hypertrophie dans d'autres régions cérébrales qui ne sont pas a priori impliquées dans le traitement de l'information auditive primaire. L'une de ces régions serait l'aire de Broca qui, en raison de l'utilisation d'un langage signé chez les individus sourds, pourrait refléter un recrutement accru de cellules afin de traiter cette information visuo-spatiale qu'est le langage des signes. Dans un même ordre d'idée, nous prévoyons retrouver chez les individus sourds une hypertrophie des cortex moteurs et autres régions corticales habituellement associées au langage chez les entendants.

Nos hypothèses postulent aussi que nous devrions retrouver des différences volumétriques dans les cortex associatifs impliqués dans l'intégration intermodale des inputs en provenance des différentes modalités, et plus particulièrement la vision et l'audition.

Nous devrions aussi retrouver une diminution de volume du corps calleux dans les sections qui contiennent les fibres qui rejoignent les deux lobes temporaux. En l'absence de stimulations auditives depuis la période périnatale, le besoin pour les cortex auditifs des deux hémisphères de partager l'information et de communiquer l'un avec l'autre devrait être beaucoup moins proéminent dans l'établissement des connexions interhémisphériques chez les sourds que ce que l'on retrouve chez les entendants.

Chapitre II
Articles de la thèse

ARTICLE #1 : Vachon P, Voss P, Lassonde M, Leroux JM, Mensour B, Beaudoin G, Bourgouin P, Guillemot JP, Lepore F. (2009). Global motion stimuli and form-from-motion stimuli: common characteristics and differential activation patterns. *Int J Neurosci*, 119: 1584-601.

Global motion stimuli and form-from-motion stimuli: common characteristics and differential activation patterns

Patrick **Vachon**¹, Patrice **Voss**¹, Maryse **Lassonde**¹, Jean-Maxime **Leroux**², Boualem **Mensour**², Gilles **Beaudoin**^{2,3}, Pierre **Bourgouin**^{2,3}, Jean-Paul **Guillemot**¹, and Franco **Lepore**¹.

- 1-** Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada.
- 2-** Centre Hospitalier de l'Université de Montréal, Hôpital Notre-Dame, Montréal, Québec, Canada.
- 3-** Département de Radiologie, Faculté of Médecine, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada.

ABSTRACT

We used fMRI to explore the areas underlying the processing of two similar motion stimuli that evoke different types of processing. The results indicated that while form-from-motion stimuli activated both LOC and MT+, only the LOC remained significantly activated when contrasted with the global motion stimulus. Because of the large number of common characteristics shared between the stimuli, this contrast enabled us to isolate the regions implicated in form processing. The global motion stimulus on the other hand only activated MT+, reaching maximal intensity for low coherence. Overall, these data illustrate how two similar motion stimuli can elicit the participation of different cortical visual regions.

Keywords: visual motion; form-from-motion; global motion; fMRI; MT+; LOC

INTRODUCTION

Primate and human studies have shown that extra-striate visual areas are segregated into two different pathways that are functionally and anatomically distinct: the ventral stream (often referred to as the “what” pathway), specialized for object and form processing, and the dorsal stream (often referred to as the “where” pathway), specialized for spatial and motion processing (Ungerleider & Mishkin, 1982; Tootell et al., 1996). The ventral stream is anatomically organized along the occipito-temporal cortex and includes areas such as the lateral occipital complex (LOC), a region implicated in object recognition. In contrast, the dorsal stream, which is organized along the occipito-parietal cortex, includes areas such as the MT complex (MT+), which is involved in motion processing.

When evaluating the functional specialization of MT+ (which includes the MT/V5 area), motion coherence sensitivity can be used as a test of global processing in the dorsal stream (Newsome & Pare, 1988). More specifically, Braddick et al. (2001) demonstrated that this area is selective to the displacement of a global motion stimulus (GMS) created with random dots, whose coherence level, when sufficiently high, allows the perception of motion direction. McKeefry et al. (1997) found a stronger and broader activation in the MT area for incoherent motion than for a coherent one. Another study explored the relationship between the functional properties of human V5 and other motion-sensitive areas (Rees et al., 2000). The authors used global motion stimuli distributed across six different coherences (0%, 6,25%, 12,5%, 25%, 50% and 100%) and found a positive linear correlation between the BOLD contrast and stimulus coherence in V5. However, BOLD responses in the other motion-sensitive areas showed either a negative or a non-linear U-shaped relationship with the coherence level (Rees et al., 2000). Although MT+ area clearly plays a role in motion perception, a certain ambiguity persists about its differential implication with respect to the coherence level of the stimuli.

With regards to form perception, studies on primates have shown that shape recognition involves the inferior temporal cortex (IT) (Ungerleider & Mishkin, 1982; Logothetis & Sheinberg, 1996) whereas in humans, such processing is correlated with LOC activity

(Malach et al., 1995; Grill-Spector et al., 1998; 1999; 2001; Grill-Spector & Malach, 2004). Using a form-from-motion (FFM) stimulus, where a form is only perceived when the dots, or a portion of them, move coherently, Wang and collaborators (1999) demonstrated a parallel activation of inferior temporal gyrus (ventral stream) and MT/V5 area (dorsal stream). Similarly, Gulyás et al. (1994) showed that the discrimination of a form-from-motion is processed by a different network than a form defined by color. Indeed, they found no overlapping contrast changes between these two form discrimination tasks. Several other studies have illustrated the implication of both the dorsal and ventral streams in the processing of 3D shapes-from-motion (Paradis et al., 2000; Murray et al., 2003). Additionally, Ferber and colleagues (2003; 2005) have further demonstrated LOC's contribution to object recognition, as indicated by its prolonged activation even after the motion of a form-from-motion stimuli had ceased. When contrasting the activation patterns obtained from a task in which a form is defined by line orientation with that obtained via a motion coherence task, Braddick and collaborators have showed that although distinct mechanisms appear to come in play to process these two types of stimuli, they do not seem to be segregated into dorsal/ventral separate pathways. (Braddick et al., 2000).

Lesion studies have provided further evidence of the neural substrate underlying the perception of a form-from-motion. Britten et al. (1992) showed that primates with complete bilateral lesions of the inferotemporal cortex were able to learn form discriminations for forms defined by motion, but were impaired when forms were defined by luminance cues. Human patients with unilateral parieto-temporal lesions failed to recognize motion-defined letters (1992).

The aim of the current study was to attempt to better circumscribe the respective roles of dorsal and ventral visual stream areas in motion and form processing. In doing so, we chose to use two similar motion stimuli that would differentially recruit regions from both visual streams, such as MT+ and LOC. While previous studies have already shown that LOC responds to FFM stimuli and that MT+ responds to both FFM and GMS, the current study is the first to compare the activation patterns evoked by nearly identical

motion stimuli, in terms of their psychophysical characteristics, only differentiated by the specific pattern created by the moving dots (see figure 1). In both conditions (FFM & GMS), the stimuli were composed of moving random dots, where 30% of the dots move coherently in one direction while the other dots (70% of moving dots) move randomly, providing masking motion noise. While the coherently moving dots (30%) were distributed across the entire stimulus field in the GMS, they were concentrated in the center of the stimulus field in the FFM. Two additional conditions of GMS were also included in the study with coherence levels of 0% and 100% to address the ambiguity existing in the literature regarding how the coherence level affects the processing of stimuli in MT+. We hypothesized that activation of MT+ should be present for all GMS conditions and if ease of perceptibility is the principal criterion driving the component cells, then we should observe a positive relationship between BOLD response and coherence level of the stimulus. Since no apparent stimulus shape should emerge from the GMS, no activity should be observed in the LOC regardless of the coherence level.

METHODS

Subjects

Sixteen healthy volunteers participated in this study (8 females); their ages ranged from 21 to 34 years (mean: 24.8). All subjects were right-handed, had normal or corrected-to-normal vision and had no history of psychiatric or neurological disorders. Participants gave a written informed consent prior to undergoing these experiments in accordance with the Declaration of Helsinki. The study protocol was approved by the Centre Hospitalier de l'Université de Montréal ethics committee at the Hôpital Notre-Dame.

Stimuli

The stimuli were generated by Vpixx 1.1 software on an Apple (G3) computer and projected into goggles (Resonance Technology, Inc.) having a resolution of 800 X 225 pixels at 60 Hz. Two types of moving dot presentations were used: (i) *GMS (Global Motion Stimulus)*: This stimulus consisted of white points on a black background (density: 4 pts/°; speed: 2 °/s; points diameter: 0.07°; lifespan: 160 msec). Three levels of motion coherence were used: 100% (full coherence), 30% (average threshold for

perceiving motion direction, as determined pre-experimentally with naïve subjects) and 0% (no coherence). (ii) *FFM (Form defined from motion)*: The form was defined by a subset of the white dots moving in a coherent direction (30% of all dots). In the center of the screen, either a square or a diamond shape was defined by 100% coherence (size: $13.7^\circ \times 13.7^\circ$), where all dots moved in the same direction (two directions: up or down) while the dots outside the form region moved in random directions (0% coherence). Each stimulus type covered $30^\circ \times 20^\circ$ of the visual field. Also, for each of the two conditions, a static control trial in which the dots did not move (and having the same physical characteristics as the global motion stimuli) was used as a neutral condition. The baseline condition consisted in the absence of any presentation of neither the motion nor the static dots. During the baseline condition, the subjects simply had to attend to a red fixation point (positioned centrally on a dark screen in each run and occupying 0.15°) without having to give any behavioral response. All the mentioned stimuli were equiluminant.

insert figure 1

Protocol for the presentation of the stimuli

The experiment consisted of two event-related fMRI runs, lasting about 15 minutes each. The GMS were presented in one run and the FFM stimuli were presented in the other one. The order of presentation was counterbalanced across subjects to avoid a temporal order confound. In the GMS task, the coherence level of dot displacement (0%, 30%, 100%) was randomly distributed across presentations and the subjects had to discriminate its direction of motion (three-alternative forced-choice paradigm: up, down or no specific direction). In the FFM task, subjects had to discriminate the shape of the stimulus (square or diamond) and respond by a button press. They were also instructed to answer when the static stimuli was presented. The stimuli were presented for 2 s and the interstimulus interval was randomly distributed between 6 and 14 sec, while the interscan interval is 10 sec. The presentation of each stimulus was randomly distributed between 4 and 8 seconds after the stimulus onset to improve the amount of information

along the hemodynamic response into the visual cortex. All conditions were presented 20 times (including the neutral static dots and the baseline). Subjects were instructed to lay still, fixate the central fixation red dot and attend the visual stimulus.

MRI Data Acquisition

Echoplanar images (EPI) were acquired on a 1.5 Tesla system (Magnetom Vision, Siemens Electric, Erlangen) with a standard head coil. Subjects viewed the stimuli while a time series of fMRI volumes were acquired (every 10 s) using a T2* gradient-echo pulse sequence (matrix = 64 X 64 effective inplane pixel size, 3.36 X 3.36 mm; 5-mm slice thickness, 28 slices). Slice orientation was in an inclined axial plane, aligned with the anterior commissure-posterior commissure axis. The 28 axial slices covered the entire brain, including the visual areas, MT+ and LOC. The first 3 images of each run were discarded to eliminate the effects of EPI onset. Each MR scanning session ended by acquiring a set of anatomical images via a T1-weighted three-dimensional volume acquisition obtained using a gradient echo pulse sequence with sagittal slices (matrix 256 X 256, 164 slices, 1-mm slice thickness). The T1 anatomical images were aligned to a high-resolution anatomical volume for each subject.

MRI Data Analysis

Using the Statistical Parametric Mapping software (SPM99, Wellcome Department of Cognitive Neurology, UK), images for all subjects were realigned to correct for artefacts due to small head movements and normalized into an MRI stereotactic space (Montreal Neurological Institute (MNI) template). The MNI coordinates were subsequently converted into Talairach coordinates where the images were then convolved in space with a three-dimensional isotropic gaussian kernel (12 mm full width half maximum) to improve the signal-to-noise ratio and to accommodate for residual variations in functional neuroanatomy that usually persists between subjects after spatial normalization. For statistical analysis, the time series of the images were convolved with the delayed hemodynamic response function which approximates the activation patterns. A general linear model for autocorrelated observation was applied voxel-wise. Within a random-effects model, an a priori search strategy was used and a small volume

correction (SVC) was performed in the following two brain region of interest (ROIs): the MT complex (MT+) and LO complex. These ROIs were defined by anatomical criteria and Talairach coordinates from previous studies on these two brain areas (Talairach & Tournoux, 1988; Watson et al., 1993; Malach et al., 1995; Grill-Spector et al., 1999; 2001; Dumoulin et al., 2000).

Only clusters showing a spatial extent of at least five contiguous voxels were kept for image analysis. By using appropriate contrasts of conditions-specific effects, SPMs of the *t*-test statistic were created to identify regionally specific interactions. Contrast analysis was conducted between motion stimuli (GMS and FFM) and static dots to isolate specific areas implied in motion and object processing. Paired two-tailed *t*-tests were performed to compare contrast percent changes between conditions of form-from-motion and global motion to isolate the areas underlying the form processing.

RESULTS

The results are presented in terms of the different contrasts tested in the statistical analyses (Table 1).

Form-from-motion – static stimulus

The FFM conditions revealed bilateral clusters of intense BOLD changes in an area within the inferior and median gyrus occipitalis (fig. 2). This area is located on the lateral bank of the fusiform gyrus extending ventrally and dorsally. Previous reports often define this location as the LOC, and have shown that multiple areas within this region are responsive to shape relative to non-shape (Malach et al., 1995; Grill-Spector et al., 1999; 2001). Other bilateral significant BOLD changes were observed in the posterior part of the occipito-temporal areas corresponding to Talairach coordinates of the MT+ (Watson et al., 1993; Dumoulin et al., 2000; Rees et al., 2000). Primary visual cortex also showed consistent increases in signal in response to moving dots (Tootell et al., 1997).

Another large cluster of BOLD changes was found outside our ROIs in a region within the inferior frontal gyrus and the precentral gyrus of both hemispheres.

insert figure 2

Coherent motion (30%) – static stimulus

Significant BOLD changes were seen in the MT+ complex (Watson et al., 1993; Dumoulin et al., 2000; Rees et al., 2000) bilaterally following a SVC (20X20X10 mm). A cluster was found near the junction of the superior occipital gyrus and the median temporal gyrus of the right hemisphere, whose exact coordinates correspond to V3A (Tootell et al., 1997) (although precise identification is uncertain without retinotopic flat-mapping). Moreover, bilateral activation was observed around the calcarine sulcus and in the middle occipital gyrus corresponding to V1 and V2 (Tootell et al., 1997).

Coherent motion (100%) – static stimulus

Significant BOLD increases in the posterior part of the occipito-temporal cortex occurred in an area corresponding to the MT+ (fig. 3) (Watson et al., 1993; Dumoulin et al., 2000; Rees et al., 2000). After a correction (SVC: 20X20X10 mm), the MT+ complex was shown to be significantly activated bilaterally. Two small clusters (7 and 8 voxels) were found near the junction of the superior occipital gyrus and the cuneus, whose coordinates correspond to V3A (Tootell et al., 1997). Moreover, bilateral activation was observed around the calcarine sulcus and in the middle occipital gyrus corresponding to V1 and V2 (Tootell et al., 1997).

Incoherent motion (0%) – static stimulus

Significant BOLD changes were again found bilaterally in a region corresponding to MT+ (Watson et al., 1993; Dumoulin et al., 2000; Rees et al., 2000), after a SVC (20X20X10 mm). Two clusters were found near the junction of the superior occipital gyrus and the cuneus, whose coordinates correspond to V3A (Tootell et al., 1997).

Moreover, bilateral activation was observed around the calcarine sulcus and in the middle occipital gyrus corresponding to V1 and V2 (Tootell et al., 1997). Other foci of signal changes in the last three conditions were ignored as they were not significant, $p > 0.05$ and were not subject to any *a priori* hypothesis.

insert table 1 and figure 3

Comparison of form-from-motion and global motion

The contrast associated to the 30% coherence condition was subtracted from the contrast of the FFM to keep the same coherence level and a higher similarity in both stimulation conditions; such a subtraction allowed us to isolate the regions preferentially recruited to process form and shape information. The conjunction between the two contrast confirm that an area corresponding to the Talairach coordinates (Talairach & Tournoux, 1988) of the bilateral LO complex was more activated by a FFM relative to the GMS alone (fig. 4). In addition, we found another region of increased signal located in the anterior part of the cingulate gyrus.

insert figure 4

DISCUSSION

In the present study, we used fMRI to locate the neural substrates underlying the processing of two psychophysically similar stimuli but with distinct processing demands. All stimuli (GMS and FFM) activated visual areas V1, V2, and MT+, which are known to be involved in visual motion perception. The strong V1, V2 and, to a lesser extent, V3A activation was surprising, given that the static dot condition, which constitutes in itself a well-perceived visual stimulus, was subtracted from each of the

motion conditions. We feel that this is probably due to the fact that motion is a much more salient and effective stimulus, compared to a static one, in driving cells within these areas (Zeki et al., 1991) so that residual activations would still be seen even when the latter is subtracted from the former. In addition, a number of studies have found direction selective neurons in V1 (see Gur & Snoddeley, 2007 for a review). These areas would also receive not only bottom-up information, as for the static stimulus, but also top-down information from MT+, only activated by the moving stimulus. Indeed, EEG and MEG studies have demonstrated that a peak of activity is present in V1/V2 before MT+, but that a later peak in V1/V2 seems to follow MT+ activation (Ffytche et al., 1995).

An important objective of the present study was to measure and compare activation patterns of cortical areas responding to different tasks but generated using similar stimuli. To our knowledge, this is the first study to contrast the cerebral activity evoked by such similar stimuli designed to target in a differential manner both visual processing streams. Although Wang and collaborators (1999) did use similar stimuli, they did not directly compare the two conditions. Here, the results for the FFM task confirm our hypothesis that this type of stimulus is processed by both the dorsal stream (MT+) and the ventral stream (LOC) whereas in the global motion task, activity was only observed in MT+ complex. However, in order to properly isolate the regions specifically engaged in form processing, we contrasted the results obtained in the FFM task with those obtained with the 30% coherence GMS. Both stimuli were equivalent in term of their coherence levels (30% coherent dots vs 70 % incoherent dots), with the only difference between the two being the pattern of distribution of the coherent dots. The results showed that the LOC remains activated even after the subtraction of the 30% coherence GMS condition from the FFM condition, therefore confirming our hypothesis that the brain areas underlying the processing of a FFM are different from those that process the GMS. The results suggest that while there is considerable overlap in the MT+ complex for the FFM and the GMS stimuli, there may be sub-region in the LO complex specialized for the processing of the form component in a FFM stimulus. These data are consistent with previous findings and suggest that motion and form subsystems, though

separate, do communicate with one another to generate the perception of form-from-motion.

The same contrast (FFM minus 30% GMS) also produced unexpected activations in the inferior part of the precentral gyrus and the inferior frontal gyrus that could be explained by results obtained by Sugio and collaborators (1999). They proposed the existence of multiple pathways to access object representations for robust recognition under situations in which visual information is degraded. In our FFM task, the shape information was also degraded since the shapes had no clear edges and thus could have contributed to the activation of precentral gyrus. Another possible explanation relates to a theory of cingulate function, which suggests that the anterior cingulate gyrus is activated in conditions of response conflict under which errors are likely to occur (Carter et al., 1998). In both runs, the task was quite difficult to do resulting in many errors by the subjects. It may also be argued that these activations reflect an increased contribution of the frontal eye fields due to more intensive visual scanning of a form not defined by luminance cues, even if the subject was instructed to minimize eye movements. However, the peak activation was located more ventrally than the areas thought to be involved in saccadic eye movements (Luna et al., 1998). This region of the prefrontal cortex may also be involved in the decision aspect of the form percept.

The results obtained in the GMS task are in partial disagreement with our initial hypotheses. Indeed, all the apparent motion stimuli activated the MT+. However, stronger activations were observed when the coherence level of the stimuli was close to the perception threshold (30% coherence) and when motion was incoherent (0% coherence) than during the full 100% coherence condition. What possible explanations can account for these results? The 30% coherence - stimulus, corresponding to perception threshold that previously measured on naïve subjects, is actually quite hard to discriminate. Subjects must therefore allocate more attentional resources to this stimulus than for the full coherence one, where subjects could easily perceive the direction of motion. In a review on the effect of attention on motion perception, Raymond (2000) reported numerous studies in which attention appears to specifically modulate motion

perception. But why would the incoherent condition also produce stronger activation than the fully coherent one? It must be remembered that the various motion conditions were presented randomly and the subject has to decide in which direction they moved. In this situation, the incoherent stimulus is often confounded with the partially coherent stimulus. In other studies with GMS, the stimuli used were only either 100% coherent or incoherent (McKeefry et al., 1997; Braddick et al., 2001), which made the task relatively easy for the subjects to discriminate and, as a result, required less attentional processing. The only other study to have used different coherence levels focused their investigation on the correlation between the BOLD contrast and the stimuli coherence. They found a positive linear relationship between the level of activity in V5 and the stimuli coherence increase (Rees et al., 2000).

This attentional modulation could also partially explain the residual activity seen in early visual areas when the static condition is subtracted from the various motion conditions. In the absence of any direction discrimination in the former condition, the task mobilizes less attentional processing, and hence less activation in all visual areas. An alternative explanation may be that MT+ consists of distinct populations of neurons that code for different directions of motion (1, 4). So in the 0% coherent condition more population are being activated than in the 100% condition because the dots are moving in lots of different directions. At high coherence (100%), only a single population of direction-selective neurons responds strongly to the stimulation, leading to a decrease in global activation of the MT+. The reduced signal in MT+ may reflect the perceived reduction in the number of motion directions compared.

CONCLUSION

Firstly our findings support previous findings regarding the respective roles of LOC and MT+ complex in visual processing. The FFM stimulus seems to be processed by both the ventral and dorsal stream, whereas the GMS only activates higher-order visual areas located along the dorsal stream, such as the MT+ complex. Novel to this study was the fact that both types of stimulation, although recruiting, at least partially, different neural

populations, shared important characteristics. By contrasting the results obtained with both stimuli, we were able to isolate the specific regions involved in form processing. With regards to the global motion condition, the results suggest that MT+ is more strongly activated by low coherence stimuli than fully coherent ones, which is in partial disagreement with some previous studies. Therefore, further research is required to better understand how activity in MT+ is modulated by the coherence level in global motion stimuli.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank the participants for their time and participation. This study was supported by grants from the Canadian Institutes of Health Research awarded to F.L. and M.L., as well as a doctoral fellowship from National Sciences and Engineering Research Council of Canada to P.V.

REFERENCES

1. Albright, T.D. (1984). Direction and orientation selectivity of neurons in visual area MT of the macaque. *J Neurophysiol* **6**, 1106-1130.
2. Braddick, O.J., O'Brien, J.M.D., Wattam-Bell, J., Atkinson, J., Hartley, T., & Turner, R. (2001). Brain areas sensitive to coherent visual motion. *Perception* **30**, 61-72.
3. Britten, K.H., Newsome, W.T., & Saunders, R.C. (1992). Effects of inferotemporal cortex lesions on form-from-motion discrimination in monkeys. *Exp Brain Res* **88**, 292-302.
4. Britten, K.H., Shadlen, M.N., Newsome, W.T., & Movshon, J.A. (1992). The analysis of visual motion: a comparison of neuronal and psychophysical performance. *J Neurosci* **12**, 4745-4765.
5. Carter, C.S., Braver, T.S., Barch, D.M., Botvinick, M.M., Noll, D., & Cohen, J.D. (1998). Anterior cingulate cortex, error detection, and the online monitoring of performance. *Science* **280**, 747-749.
6. Dumoulin, S.O., Bittar, R.G., Kabani, N.J., Baker Jr, C.L., Le Goualher, G., Bruce Pike, G., & Evans, A.C. (2000). A new anatomical landmark for reliable identification of human area V5/MT: a quantitative analysis of sulcal patterning. *Cereb Cortex* **10**, 454-463.
7. Ferber, S., Humphrey, G.K., & Vilis, T. (2003). The lateral occipital complex subserves the perceptual persistence of motion-defined groupings. *Cereb Cortex* **13**, 716-721.
8. Ferber, S., Humphrey, G.K., & Vilis, T. (2005). Segregation and persistence of form in the lateral occipital complex. *Neuropsychologia* **43**, 41-51.
9. Ffytche, D.H., Guy, C.N., & Zeki, S. (1995). The parallel visual motion inputs into areas V1 and V5 of human cerebral cortex. *Brain* **118**, 1375-1394.
10. Grill-Spector, K., Kourtzi, Z., & Kanwisher, N. (2001). The lateral occipital complex and its role in object recognition. *Vision Research* **41**, 1409-1422.
11. Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Avidan, G., Itzhak, Y., & Malach, R. (1999). Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex. *Neuron* **24**, 187-203.
12. Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Itzhak, Y., & Malach, R. (1998). Cue-invariant activation in object-related areas of the human occipital lobe. *Neuron* **21**, 191-202.
13. Grill-Spector, K., & Malach, R. (2004). The human visual cortex. *Annu Rev Neurosci* **27** 649-677.

14. Gulyás, B., Heywood, C.A., Popplewell, D.A., Roland, P.E., & Cowey, A. (1994). Visual form discrimination from color or motion cues: Functional anatomy by positron emission tomography. *Proc Natl Acad Sci U S A* **91**, 9965-9969.
15. Gur M., & Snoddeley, D.M. (2007). Direction selectivity in V1 of alert monkeys: Evidence for parallel pathways for motion processing. *J Physiol*, DOI: 10.1113/jphysiol.2007.143040
16. Logothetis, N., & Sheinberg, D.L. (1996). Visual object recognition. *Annu Rev Neurosci* **19**, 577-621.
17. Luna, B., Thulborn, K.R., Strojwas, M.H., McCurtain, B.J., Berman, R.A., Genovese, C.R., & Sweeney, J.A. (1998). Dorsal cortical regions subserving visually guided saccades in humans: an fMRI study. *Cereb Cortex* **8**, 40-47.
18. Malach, R., Reppas, J.B., Benson, R.R., Kwong, K.K., Jiang, H., Kennedy, W.A., Ledden, P.J., Brady, T.J., Rosen, B.R., & Tootell, R.B. (1995). Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* **92**, 8135-8139.
19. McKeefry, D.J., Watson, J.D.G., Frackowiak, R.S.J., Fong, K., & Zeki, S. (1997). The activity in human areas V1/V2, V3 and V5 during the perception of coherent and incoherent motion. *Neuroimage* **5**, 1-12.
20. Murray, S.O., Olshausen, B.A., & Woods, D.L. (2003). Processing shape, motion and three-dimensional shape-from-motion in the human cortex. *Cereb Cortex* **13**, 508-516.
21. Newsome, W.T., & Paré, E.B. (1988). A selective impairment of motion perception following lesions of the middle temporal visual area (MT). *J Neurosci* **8**, 2201-2211.
22. Paradis, A.L., Cornilleau-Perez, V., Droulez, J., Van De Moortele, P.F., Lobel, E., Berthoz, A., Le Bihan, D., & Poline, J.B. (2000). Visual perception of motion and 3-D structure from motion : an fMRI study. *Cereb Cortex* **10**, 772-783.
23. Raymond, J.E. (2000). Attentional modulation of visual motion perception. *Trends Cogn Sci* **4**, 42-50.
24. Regan, D., Giaschi, D., Sharpe, J.A., & Hong, X.H. (1992). Visual processing of motion-defined form: selective failure in patients with parietotemporal lesions. *J Neurosci* **12**, 2198-2210.
25. Rees, G., Friston, K., Koch, C. (2000). A direct quantitative relationship between the functional properties of human and macaque V5. *Nat Neurosci* **3**, 716-723.
26. Sugio, T., Inui, T., Matsuo, K., Matsuzawa, M., Glover, G.H., & Nakai, T. (1999). The role of the posterior parietal cortex in human object recognition: a functional magnetic resonance imaging study. *Neurosci Lett* **276**, 45-48.

27. Talairach, J., & Tournoux, P. (1988). *Co-planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain*. Stuttgart:Thieme.
28. Tootell, R.H.B., Dale, A.M., Sereno, M.I., & Malach, R. (1996). New images from human visual cortex. *Trends Neurosci* **19**, 481-489.
29. Tootell, R.H.B., Mendola, J.D., Hadjikhani, N.K., Ledden, P.J., Liu, A.K., Reppas, J.B., Sereno, M.I., & Dale, A.M. (1997). Functional analysis of V3A and related areas in human visual cortex. *J Neurosci* **17**, 7060-7078.
30. Ungerleider, L.G., & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. In: Eagle, R.A., Goodale, M.A., Mansfield, R.J. (Ed.), *Analysis of Visual Behavior*. MIT Press, Cambridge, MA, pp. 549–586.
31. Wang, J., Zhou, T., Qiu, M., Du, A., Cai, K., Wang, Z., Zhou, C., Meng, M., Zhuo, Y., Fan, S., & Chen, L. (1999). Relationship between ventral stream for object vision and dorsal stream for spatial vision: an fMRI + ERP study. *Hum Brain Mapp* **8**, 170-181.
32. Watson, J.D.G, Myers, R., Frackowiak, R.S.J., Hajnal, J.V., Woods, R.P., Mazziotta, S.S., Shipp, S., & Zeki, S. (1993). Area V5 of the human brain: Evidence from combined study using positron emission tomography and magnetic resonance imaging. *Cereb Cortex* **3**, 79-94.
33. Zeki, S., Watson, J.D.H., Lueck, C.J., Friston, K.J., Kennard, C., & Frackowiak, R.S.J. (1991). A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *J Neurosci* **11**, 641-649.

TABLES

Table 1 : Significantly activated regions in the form-from-motion and global motion conditions vs static condition

Region	Talairach coordinates (mm)			<i>t</i> scores	Estimated volume (voxels)
	x	y	z		
Form-from-motion – static dots					
V1/V2	-6	-98	13	10.72*	1356
MT+ R	42	-75	15	4.83**	83
MT+ L	-45	-73	4	7.06**	108
LOC R	50	-73	-6	8.84*	97
LOC L	-42	-76	-6	8.39*	133
Inferior frontal gyrus/precentral gyrus R	51	9	15	6.35**	171
Inferior frontal gyrus/precentral gyrus R	57	9	27	5.61**	104
100% coherence – static dots					
V1/V2	-9	-84	2	11.93*	1000
MT+ R	39	-76	1	4.20**	23
MT+ L	-45	-75	7	4.07**	6
V3A R	30	-77	31	4.15**	8
V3A L	-24	-86	29	4.36**	7
30% coherence – static dots					
V1/V2	-12	-78	1	7.89*	681
MT+ R	39	-78	9	5.12**	76
MT+ L	-45	-75	7	4.60**	66
V3A R	33	-72	7	4.64**	44
0% coherence – static dots					
V1/V2	-12	-79	1	8.38*	952
MT+ R	48	-68	6	4.40**	31
MT+ L	-39	-67	6	5.87**	130
V3A R	30	-80	29	5.91**	96
V3A L	-24	-86	26	3.97**	6

L, left hemisphere; R, right hemisphere; MT+, complex of areas including middle temporal area and neighbouring areas ; LOC, lateral occipital complex. * $p < 0.05$, (corrected) ; ** $p < 0.001$, (corrected for the region of interest).

FIGURE LEGENDS

Figure 1: Illustrations of the different stimuli used in this study. The upper row contains the two different stimuli (GMS and FFM), which share the same psychophysical characteristics (30% of dots moving in a coherent direction while the remaining 70% are moving in random directions). The two stimuli presented on the lower row are the other two GMS with coherence levels of 0% and 100%.

Figure 2: Activated areas for the FFM condition vs the static dots are shown on two coronal and two axial planes. In the left column can be seen the coronal views of the different peaks of activity in the visual cortex (V1/V2; MT+; LOC; parieto-occipital in the right hemisphere at coordinates $y = -75$ and $y = -67$). The two axial planes where the V1/V2 areas were activated can be seen in the right column, where the MT+ complex was represented in the upper one ($z = 6$) and the LOC in the lower one ($z = -4$).

Figure 3: The average group BOLD changes (random-effect) in each motion condition vs the static dots contrast is shown here on two coronal slices ($y = -75$; $y = -67$) and one axial slice ($z = 6$). In all subtraction contrasts, the V1, V2 and MT+ complex were activated while the LO complex was not activated in every condition.

Figure 4: Activated areas from the two paired t test resulting from the subtraction of the GMS contrast from the FFM contrast associated. The results are presented on three different slices. The axial plane was located at z coordinate of -6 , corresponding to the location of the LOC.

Figure 1 : Illustrations of the different stimuli used in this study

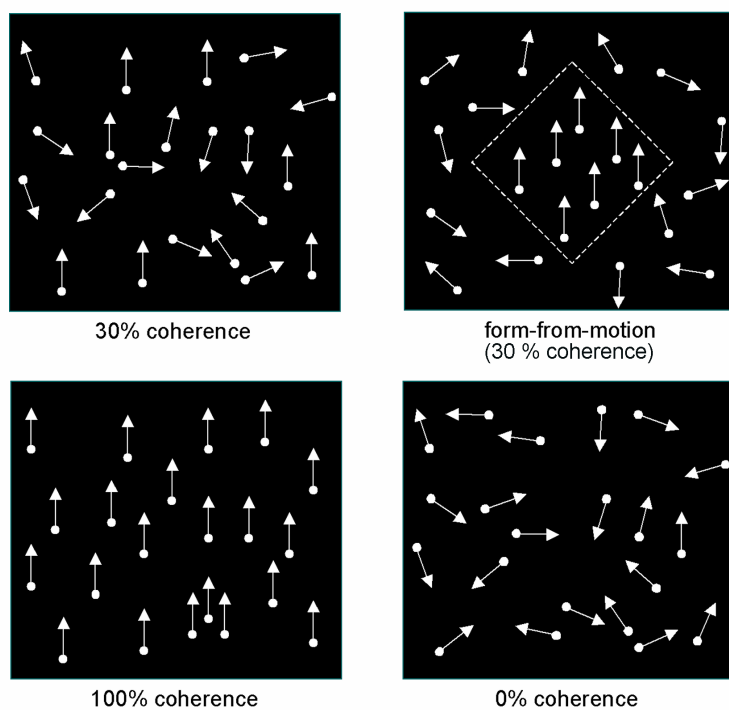


Figure 2 : Activated areas for the FFM condition vs the static dots

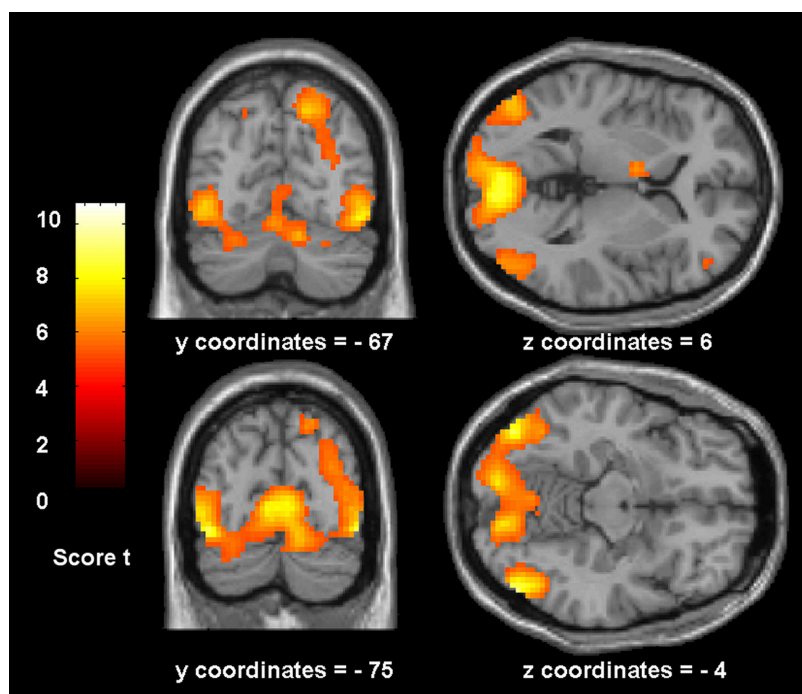


Figure 3 : The average group BOLD changes (random-effect) in each motion condition vs the static dots contrast

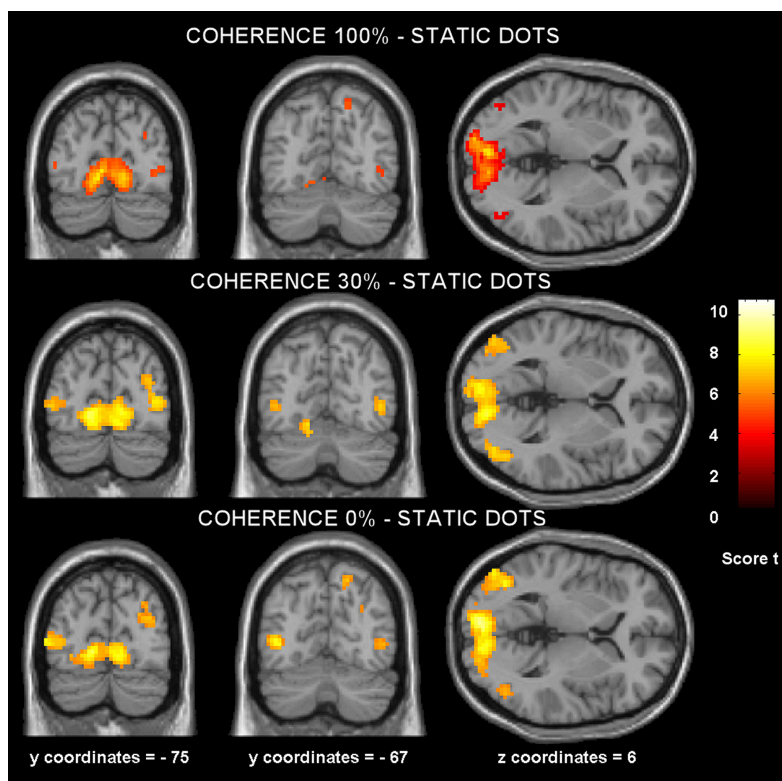
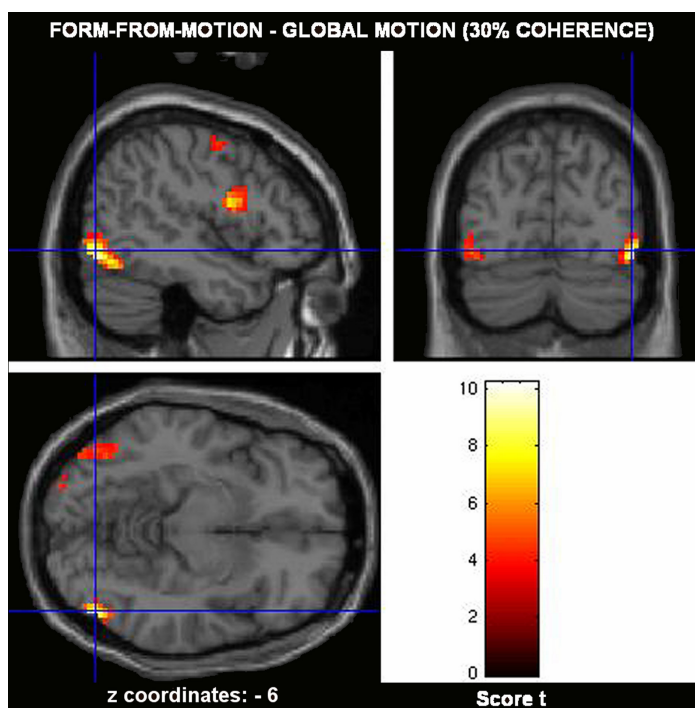


Figure 4 : Activated areas from the two paired t test resulting from the subtraction of the GMS contrast from the FFM contrast associated



ARTICLE #2 : Vachon P, Voss P, Lassonde M, Leroux JM, Mensour B, Beaudoin G, Bourgoïn P, Lepore F. Reorganization of the auditory, visual and multimodal areas in prelingually deaf individuals

Reorganization of the auditory, visual and multimodal areas in prelingually deaf individuals

Patrick **Vachon**¹, Patrice **Voss**¹, Maryse **Lassonde**¹, Jean-Maxime **Leroux**², Boualem **Mensour**², Gilles **Beaudoin**^{2,3}, Pierre **Bourgouin**^{2,3}, and Franco **Lepore**¹.

- 1-** Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada.
- 2-** Centre Hospitalier de l'Université de Montréal, Hôpital Notre-Dame, Montréal, Québec, Canada.
- 3-** Département de Radiologie, Faculté of Médecine, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada.

ABSTRACT

Plasticity resulting from early sensory deprivation has been investigated in both animals and humans. While the plastic crossmodal changes observed in individuals deprived of vision are well documented, the functional reorganization of deaf individuals remains somewhat less explored. Previous studies have reported that it is almost exclusively the visual dorsal pathway which is affected by auditory deprivation. The purpose of the current study was to further investigate the possible reorganization of visual ventral stream functions in deaf individuals. Sixteen pre-lingual profoundly deaf subjects were compared with a group of sixteen hearing subjects. We used fMRI to explore the areas underlying the processing of two similar motion stimuli that however were designed to evoke different types of processing: 1) a global motion stimulus (GMS) having various coherence levels which preferentially activates regions of the dorsal visual stream, and 2) a form-from-motion stimulus (FFM) which is known to recruit regions from both visual streams. No significant differences between deaf and hearing individuals were found in target visual areas when the motion and form components of the stimuli were isolated. However, activation of auditory areas in temporal cortex in deaf subjects was found when the different conditions were compared to control conditions. No such activations were found in the hearing group under the same contrast. These results suggest an undifferentiated processing of visual information by the auditory areas in deaf individuals.

INTRODUCTION

Numerous studies have explored cross-modal plasticity and how sensory deprivation in one sensory modality affects the functional organization of brain areas subserving the remaining intact modalities as well as that of the absent modality. Consequences of this reorganization can be seen in individuals deprived of somatosensory inputs (Ramachandran, 1993; Aglioti et al., 1994; Doetsch, 1997; Davis et al., 1998; Knecht et al., 1998; Peschanski, 1998; & Wall et al., 2002), in blind persons (Sadato et al., 1996; Lessard et al., 1998; Röder et al., 1999a, 1999b; Leclerc et al., 2000; Weeks et al., 2000; Gougoux et al., 2004; 2005; Voss et al., 2004; 2006) and, of particular interest for the present article, in deaf individuals (Neville et al., 1983; Neville et al., 1984; Neville et al., 1987b, 1987c; Neville, 1990; Neville et al., 1998; Nishimura et al., 1999; Bavelier et al., 2000; Bavelier et al., 2001; Finney et al., 2001; Imaizumi et al., 2001; Macsweeney et al., 2001; & Shibata et al., 2001).

Hence, the brain's remarkable cross-modal plasticity has been extensively studied in the presence of blindness. Studies on visually deprived cats have shown both an increase in the number of neurons responsive to auditory stimulation in the ectosylvian area as well as an improved ability to localize sounds compared to normal seeing cats (Korte & Rauschecker, 1993; Rauschecker & Kniepert, 1993; Rauschecker & Korte, 1993). Similar behavioural enhancements have been observed in human blind individuals across a wide variety of tactile and auditory tasks (Gougoux et al., 2004; Bull et al., 1993; Grant et al., 2000; Ashmead et al., 1998; Lessard et al., 1998; Röder et al., 1999; Voss et al., 2004), and it is generally postulated that such abilities rest, at least in part, on recruitment of visual areas following deprivation (Kujala et al., 1992; Kujala et al., 1995; Kujala et al., 1997; Leclerc et al., 2000; Weeks et al., 2000; Sadato et al., 1996).

A similar compensation process has been observed in congenitally deaf adults who have been deprived of auditory inputs. Although only few publications have studied behavioural adaptations within the remaining functional modalities, they have nonetheless revealed the presence of compensatory enhancements in attention

processing as well as in spatial localization in the visual modality; this is especially true when stimuli are presented in the peripheral visual field (Paranis & Samar, 1985; Burnstine, Greenough & Tee, 1984, Neville, 1988; 1990; Reynold, 1993; Rettenbach, Diller & Sireteanu, 1999; Bosworth & Dobkins, 2002; Proksch & Bavelier, 2002). For instance, Neville and colleagues (1983; 1987a; 1987b; 1990, 1998) reported faster reaction times and a larger N1 amplitude in the temporal and frontal regions in congenitally deaf adults (compared to hearing controls) in response to stimuli presented in the peripheral visual field. Central stimulation, however, generated comparable behavioural and physiological results in both groups. Such results do in fact suggest that cross-modal reorganization may be limited to stimulation originating from the visual periphery.

One fundamental organizational principle of sensory system is that there are at least two functional subdivisions for stimulus treatment, with somewhat distinct anatomical underpinnings. In the visual system, for example, spatial localization (termed the “where?” system) is mainly treated in dorsal occipital-parietal cortex whereas object recognition (the “what?” system) mainly involves ventral occipital-temporal cortex. Similar functional subdivisions also characterize the auditory system. Using fMRI, several groups have shown BOLD changes in the auditory cortex of deaf individuals in response to visual motion (Finney, Fine & Dobkins, 2001; Shibata et al., 2001; Sadato et al., 2004). Although motion stimuli were used, it was not ascertained if the dorsal auditory stream was preferentially activated (as opposed to the ventral stream). Such a finding would be seen as analogous to the preferential dorsal stream activation in the visual system in response to motion stimuli. With this in mind, Armstrong and collaborators (2002) used two sinusoidal grating stimuli, one a color stimulus (designed to activate preferentially areas in the ventral stream) and the other a motion stimulus (designed to activate preferentially areas in the dorsal stream). While the color stimulus elicited similar ERP components in both deaf and hearing participants, the motion one produced an N1 component in the deaf that was more anteriorly distributed with larger amplitude compared to the hearing, suggesting that auditory deprivation may have more pronounced effects on the functions of the dorsal visual pathway.

Overall, these results are in good agreement with the hypothesis of Neville and colleagues (1990), suggesting that auditory deprivation may have more pronounced effects on dorsal rather than on ventral visual stream functions (Neville, 1990). This selective reorganization of the dorsal pathway could be explained, at least in part, by an increase in the utilisation of spatiovisual cues in the everyday life of deaf individuals (Bavelier et al., 2001; Darves & Neville, 2003; Parasnis & Samar, 1985; Proksch & Bavelier, 2002). Indeed, the absence of sound during development and the daily exposure to visual sign language has been argued by several authors to improve performance in visual tasks and to facilitate cortical visual processing in the auditory dorsal stream (Emmorey, 1995; Emmorey, 1998; Bosworth & Dobkins, 2001; 2002). Little is known, however, about compensatory mechanisms in the ventral auditory stream. Although color stimuli did not crossmodally recruit areas of the auditory ventral stream, more complex higher-order “ventral” processing of stimuli (e.g. visual form discrimination) could perhaps elicit such recruitment. The objective of the present study, therefore, was to compare, in the auditory system, the crossmodal mechanisms underlying the processing of stimuli normally processed by either the visual dorsal or ventral streams.

More specifically, we investigated the effects of congenital auditory deprivation on the visual processing of stimuli known to elicit the participation of one or both visual streams. We used global motion (GMS) and form-from-motion (FFM) stimuli previously employed to study similar issues in hearing subjects (Vachon et al., 2009). Moreover, both sets of stimuli were generated so as to be as similar as possible. We predicted that both motion stimuli (GMS and FFM), designed to activate the ventral stream (LOC) and both the dorsal (MT+) and ventral streams, respectively, would elicit different activation pattern in the cortex of congenitally deaf as compared to normally hearing adults.

METHODS

Subjects

Sixteen congenitally deaf subjects participated in this study (11 females); their ages ranged from 21 to 52 years (mean: 30.2 ± 7.9). Only subjects with a profound deafness (90+ dB loss) were included in this study. All participants suffered from an early loss of hearing ability (thirteen were deaf at birth; the other three lost their hearing at 6, 8 and before 36 months of age). Participants were compared to sixteen healthy hearing subjects (8 females); their ages ranged from 21 to 34 years (mean: 24.8 ± 3.8). The data obtained with the hearing participants has previously been published (Vachon et al, 2009). All subjects (deaf and hearing) were right-handed, had a normal or corrected-to-normal vision and had no history of psychiatric or neurological disorders. All participants gave their written and informed consent. The study protocol was approved by the Centre Hospitalier de l'Université de Montréal ethics committee at the Hôpital Notre-Dame.

Stimuli

The stimuli were generated by Vpixx 1.1 software on an Apple (G3) and projected into goggles (Resonance Technology, Inc.) with a resolution of 800 X 225 pixels at 60 Hz. Two stimuli were used: (i) Coherent global motion stimuli (GMS): This stimulus consisted of an ensemble of white dots on a black background (density: 4 pts/°) each moving at a speed of 2 °/s. The diameter of each dot was 0.07°. Each dot had a lifespan of 160 msec. The level of motion coherence of the dots varied at three levels: 100%, 30%, and 0%. (ii) Form-from-motion (FFM): This stimulus was created with the same physical characteristics as those used in the GMS. In the screen center, either a square or a diamond was defined by 100% coherently moving dots (up or down) while the dots outside the center region moved in random directions (0% coherence). A static stimulus, which was made from the same ensemble of white dots, was also presented as a control condition. All the aforementioned stimuli were equiluminant. The baseline condition consisted in the presentation of a black background with a red fixation dot in the center of the screen.

Protocol of presentation of the stimuli

The experiment consisted of two runs, lasting approximately 15 minutes each. For the GMS run, the level of coherence (0%, 30%, and 100%) was randomly varied across presentations. The subjects had to indicate, using a button press, the perceived direction of displacement (either up or down). In the FFM run, subjects simply had to identify the shape defined by motion (a square or a diamond). For both tasks, the stimuli were presented for 2 seconds, while the interscan interval was of 10 seconds, to ensure that the cerebral hemodynamic-response time course had returned to near-baseline level at the time of the scan acquisition (Belin et al., 1999). This protocol was used in a silent background during acquisition in order to compare the hearing group to the deaf group. All subjects were equipped with ear plugs and ear muffs to reduce scanner noise, particularly in the hearing subjects.

MRI Data Acquisition

Echoplanar images (EPI) were acquired on a 1.5 Tesla system (Magnetom Vision, Siemens Electric, Erlangen) with a standard head coil. Subjects viewed the stimuli while a time series of fMRI volumes of the whole brain were acquired (every 10 s) using a T2* gradient-echo pulse sequence (matrix = 64 X 64 effective inplane pixel size, 3.36X3.36 mm; 5-mm slice thickness, 28 slices). Slice orientation was in an inclined axial plane, aligned with the anterior commissure-posterior commissure axis. The 28 axial slices covered the retinotopic visual areas and extended rostrally to include MT+, LOC and the temporal lobe. Each MR scanning session finished by acquiring a set of anatomical images via a T1-weighted three-dimensional volume acquisition obtained using a gradient echo pulse sequence with sagittal slices (matrix 256 X 256). The T1* anatomical images were aligned to a high-resolution anatomical volume for each subject.

MRI Data Analysis

Using the Statistical Parametric Mapping software (SPM99, Wellcome Department of Cognitive Neurology, UK), images for all subjects were realigned to correct for artefacts due to small head movements and normalized into an MRI stereotactic space (Montreal Neurological Institute (MNI) template). Images were convolved in space with a three-dimensional isotropic gaussian kernel (12 mm full-width half-maximum) to improve the signal-to-noise ratio and to accommodate for residual variations in functional neuroanatomy that usually persists between subjects after spatial normalization. For statistical analysis, the time series of the images were convolved with the delayed hemodynamic response function which approximates the activation patterns. A linear model for autocorrelated observation was applied voxel-wise. Within a random-effects model, an a priori search strategy was used and a small volume correction was performed in the following brain region of interest (ROIs): primary and secondary visual areas, MT+ complex, LO complex and auditory areas in the temporal lobe (Talairach & Tournoux, 1988). Only clusters showing a spatial extent of at least five contiguous voxels were kept for image analysis. The data were generated from t-tests across all deaf subjects comparing different kind of moving stimuli (GMS; FFM) with static stimuli to verify activations in the regions of interest for motion processing in our deaf subjects. Finally, t-tests were conducted to compare static stimuli to the baseline to verify regions of interest for the processing of a basic visual stimulus, which does not involve motion.

Statistical analyses were conducted on three levels. First, individual task-related activations were assessed for all subjects. Second, individual data were summarized and incorporated into a random-effects model so that inferences could be made at a population level. Third, a two sample t-test and one-way ANOVA were conducted between the deaf and the hearing subjects to highlight differences in activation patterns between the two groups.

RESULTS

Global-motion stimulus

The activations seen in table I and figure 1 result from the subtraction of the contrast associated to the static condition (static – baseline) from the contrast of the global motion condition (GMS – baseline) in the hearing controls and the congenitally deaf individuals. In the 100% coherence condition, regions of increased signal were limited to the primary visual cortex in the deaf, whereas the same task also activated bilateral clusters in the MT+ complex in hearing subjects. In contrast, in the 30% and 0% coherence conditions, significant activations were not only found in the calcarine sulcus and early visual areas, but also in the MT+ complex in the deaf subjects, as it was the case in the hearing subjects.

----- please insert figure 1 here-----

Form-from-motion stimulus

Both the ventral and dorsal visual streams showed BOLD signal increases in the deaf when the static condition was subtracted from the FFM condition (see figure 2). A similar pattern of activation was also found the hearing, although it was much more extensive in the latter.

-----please insert figure 2 here-----

Deaf vs. hearing contrasts

The initial contrasts between deaf and hearing subjects initially did not yield any significant foci. Hence new contrasts were computed relative to the baseline condition as opposed to the static condition, to ascertain whether any differences between groups could be observed in relation to general low-level visual stimulation. Table II and figure 3 present clusters of voxels in which the level of activation differed significantly between the deaf and hearing group. All the differences described below were significant at $p < 0.05$ (corrected) after a small volume correction (SVC) on the ROIs.

During all three general conditions (global motion; form -from-motion; and static dots) differences were found in the mid- and posterior portion of the supratemporal gyrus and in the supratemporal sulcus, corresponding to BA 21/22, which are auditory association areas with known connections to the parietal and occipital cortex. It is noteworthy that these differences in temporal cortices were limited to the right hemisphere. In addition, significant foci were observed in the middle anterior portions of the occipital lobe corresponding to posterior association area, suggesting increased activity in these regions in deaf individuals compared to hearing ones.

-----please insert figure 3 here-----

DISCUSSION

The main purpose of this study was to further investigate potential differences between deaf and hearing individuals in the processing of visual stimulations designed to elicit the participation of dorsal stream areas or areas of both visual streams. While previous studies have suggested that auditory deprivation has more pronounced effects on dorsal than on ventral visual pathway (Armstrong et al., 2002), we attempted to see if the ventral pathway could also be affected by plastic changes if solicited with appropriate stimulation. To corroborate previous findings, we first used a GMS (global-motion-stimulus) to ascertain functional changes in the deaf with respect to motion stimuli. We also used a second type of stimulus that should solicit both visual pathways; a FFM (form-from-motion) stimulus for which subjects simply had to determine which shape was presented (either a square or diamond).

Firstly, the results obtained in this study contrast with the general assumption that the plasticity of the auditory areas and enhancement of visuospatial abilities are specific to higher-order visual functions. Here we used the difference between the GMS/FFM and the static stimulus as markers of visual form and motion perception. No significant differences in activation patterns were seen between our two groups under such a contrast. These results thus contradict our initial hypothesis, as we expected some

differences in the auditory temporal areas of deaf subjects in response to the motion or form component of our stimulations. However when replacing the static condition by the baseline condition in the contrast, significant BOLD changes became apparent in auditory temporal regions when contrasting deaf and hearing activation patterns. This finding rather suggests, contrary to previous findings, that while auditory cortices might play a role in visual processing, it rather seems to be an undifferentiated one. As such, it appears clear that the auditory cortices are not involved in visual shape or motion processing as the subtraction of the activations specific to the static stimuli left no significant residual activity in them. This finding also suggests that the activated temporal areas may not be specialized for high-level visual processing, but rather simply seem to be responsive to different types of low-level visual stimulation as the activation patterns were the same whether the stimuli targeted primary visual areas (static dots), dorsal (global motion) or ventral (form defined by motion) structures. Even if our results are in contradiction with those of Armstrong and her collaborators (2002), they seem to be consistent with many previous studies (Finney et al., 2001; Shibata et al., 2001; Lambertz et al., 2005).

Also worthy of mention is the fact the deaf subjects consistently showed a unilateral activation of the (right) supratemporal gyrus and planum temporale as they processed static, motion or form-from-motion stimulations. These results are consistent with those of several studies suggesting a more important role of the right hemisphere when processing visual stimuli in the deaf (Sadato et al, 2004; Finney et al, 2001). This lateralized distribution of activity in deaf compared to hearing individuals is consistent with the results in a study on hemispheric asymmetry of interregional metabolic correlation in deaf and normal hearing adults (Kang et al., 2003). These authors showed that the functional connectivity of the primary auditory cortex with adjacent regions was more extensive in the right hemisphere of congenitally deaf people than in left hemisphere. This more extensive connectivity might therefore explain why only the right hemisphere of deaf individuals appears to be solicited by visual stimulation. Similarly, Sadato and colleagues (2004) showed a greater activation of the right planum temporale of deaf individuals during the presentation of a GMS, while in contrast the left

planum temporale appeared to be more active during a lip movement discrimination task. One possible explanation for this may be that the use of a visuospatial language (LSQ or ASL) has an important impact on the organization of the neural systems underlying visual motion processing. Moreover, it has been shown the right planum temporal can be activated by sound motion in hearing individuals (Baumgart et al., 1999), possibly reflecting the right hemisphere dominance for the processing of spatial information. More precisely in the auditory system, it is known that the left auditory cortical areas are optimal for speech discrimination and has a higher degree of temporal sensitivity, while it's right cortical counterpart has greater spectral sensitivity, and thus is optimal for processing precise changes in the frequency domain (Zatorre et al., 2002). Therefore, it is likely that following auditory deprivation, the processing of the rapid temporal alternation of mouth movements might be directed towards the left planum temporale in deaf individuals, whereas the processing of motion stimuli might be performed in the right planum temporale.

In our deaf versus hearing contrast, we also found a group difference in an area located at the junction of the occipital, temporal and parietal lobes, corresponding to a posterior polymodal association area that links information from several sensory modalities for visuospatial perception and localization, attention and language processing (Pandya & Seltzer, 1982; Van Hoesen, 1993). This could be due to the absence of auditory representations in this multimodal area, which induced a functional reorganization of the polysensory neurons of this area to process predominantly visual inputs, similarly to how visual neurons in the anterior ectosylvian polymodal area have been shown to respond to auditory inputs following blindness (Rauschecker & Korte, 1993).

The importance of understanding the neural mechanisms underlying the functional reorganization of the auditory structures in deaf individuals is becoming more and more apparent given the clinical implications for effective rehabilitation following cochlear implantation or the use of hearing aids. It is possible that the substantially better outcomes reported from cochlear implantation performed soon after deafness, or in very young children, could result in part from the prevention of maladaptive brain plasticity.

Moreover, our current results also suggest that it is important to consider which hemisphere will show the greater chance of adaptation to the cochlear implant, given that both auditory don't seem to have benefitted from the same plastic changes. The right auditory cortex seems to have been taken over by visual processes while the left seems relatively unchanged, suggesting the latter would be best suited to receive input from a cochlear implant.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thanks the participants for their time and participation. This study was supported by grants from the Canadian Institutes of Health Research awarded to F.L. and M.L, as well as a doctoral fellowship from the Canadian Institutes of Health Research to P.V.

REFERENCES

- Aglioti S, Bonazzi A, Cortese F. Phantom lower limb as perceptual marker of neural plasticity in the mature human brain. *Proc Biol Sci* 1994; 255: 273-278.
- Armstrong BA, Neville HJ, Hillyard SA, Mitchell TV. Auditory deprivation affects processing of motion, but not color. *Brain Res Cogn Brain Res* 2002; 14: 422-434.
- Ashmead DH, Wall RS, Ebinger KA, Eaton SB, Snook-Hill MM, Yang X. Spatial hearing in children with visual disabilities. *Perception* 1998; 27: 105-122.
- Baumgart F, Gaschler-Markefski B, Woldorff MG, Heinze HJ, Scheich H. A movement sensitive area in auditory cortex. *Nature* 1999; 400: 724-726.
- Bavelier D, Brozinsky C, Tomann A, Mitchell T, Neville H, Liu G. Impact of early deafness and early exposure to sign language on the cerebral organization for motion processing. *J Neurosci* 2001; 21: 8931-8942.
- Bavelier D, Tomann A, Hutton C, Mitchell T, Corina D, Liu G, et al. Visual attention to the periphery is enhanced in congenitally deaf individuals. *J Neurosci* 2000; 20: 1-6.
- Belin P, Zatorre RJ, Hoge R, Evans AC, Pike B. Event-related fMRI of the auditory cortex. *Neuroimage* 1999; 10: 417-429.
- Bosworth R, Dobkins KR. Left hemisphere dominance for motion processing in deaf signers. *Psychol Sci* 1999; 10: 256-262.
- Bosworth RG, Dobkins KR. The effects of spatial attention on motion processing in deaf signers, hearing signers, and hearing nonsigners. *Brain Cogn* 2002; 49: 152-169.
- Bruce CJ, Desimone R, Gross CG. Both striate cortex and superior colliculus contribute to visual properties of neurons in superior temporal polysensory area of macaque monkey. *J Neurophysiol* 1986; 55: 1057-1075.
- Burnstine TH, Greenough WT, Tees RC. Intermodal compensation following damage of deprivation: A review of behavioral and neural evidence. In Almlil CR, Finger S, editors. *Early Brain Damage, 1, Research Orientation and Clinical Observation*. New York: Academic Press; 1984. p. 3-34
- Davis KD, Kiss ZHT, Luo L, Tasker DR, Lozano AM, Dostrovsky JO. Phantom sensations generated by thalamic microstimulation. *Nature* 1998; 391: 385-388.
- Dobkins KR, Bosworth RG. Effects of set-size and selective spatial attention on motion processing. *Vision Res* 2001; 41: 1501-1517.

- Doetsch GS. Progressive changes in cutaneous trigger zones for sensation referred to a phantom hand : a case report and review with implications for cortical reorganization. *Somatosens Mot Res* 1997; 14: 6-16.
- Emmorey K. Processing the dynamic visual-spatial morphology of signed languages. In: Feldman LB editors. *Morphological aspects of language processing*. Hillsdale: NJ: Erlbaum; 1995. p. 29-54.
- Emmorey K, Klima E, Hickok G. Mental rotation within linguistic and non-linguistic domains in users of American sign language. *Cognition* 1998; 68: 221-246.
- Falchier A, Clavagnier S, Barone P, Kennedy H. Anatomical evidence of multimodal integration in primate striate cortex. *J Neurosci* 2002; 22:5749-5759.
- Finney EM, Fine I, Dobkins KR. Visual stimuli activate auditory cortex in the deaf. *Nature Neurosci* 2001; 4: 1171-1173.
- Gougoux F, Lepore F, Lassonde M, Voss P, Zatorre RJ, Belin P. Neuropsychology: Pitch discrimination in the early blind. *Nature* 2004; 430: 309.
- Gougoux F, Zatorre RJ, Lassonde M, Voss P, Lepore F. A functional neuroimaging study of sound localization: visual cortex activity predicts performance in early-blinds individuals. *PLoS Biol* 2005; 3: 324-333.
- Grant AC, Thiagarajah MC, Sathian K. Tactile perception in blind Braille readers: a psychophysical study of acuity and hyperacuity using gratings and dot patterns. *Percept Psychophys* 2000; 32: 301-312.
- Holmes G. Mental symptoms associated with brain tumors. *Lancet* 1931; 1: 408-410.
- Imaizumi S, Hosoi H, Sakaguchi T, Watanabe Y, Sadato N, Nakamura S, et al. Ultrasound activates the auditory cortex of profoundly deaf subjects. *Neuroreport* 2001; 12: 583-586.
- Irvine DR, Huebner H. Acoustic response characteristics of neurons in nonspecific areas of cat cerebral cortex. *J Neurophysiol* 1979; 42: 107-122.
- Kang E, Lee DS, Lee JS, Kang H, Hwang H, Oh SH, et al. Developmental hemispheric asymmetry of interregional metabolic correlation of the auditory cortex in deaf subjects. *Neuroimage* 2003; 19: 777-783.
- Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM. editors. *Principles of neural science*. 4th ed. New York: McGraw-Hill; 2000.
- Knecht S, Henningsen H, Hohling C, Elbert T, Flor H, Pantev C, et al. Plasticity of plasticity? Change in the pattern of perceptual correlates of reorganization after amputation. *Brain* 1998; 121: 717-724.

- Korte M, Rauschecker JP. Auditory spatial tuning of cortical neurons is sharpened in cats with early blindness. *J Neurophysiol* 1993; 70: 1717-1721.
- Kujala T, Alho K, Paavilainen P, Summala H, Naatanen R. Neural plasticity in processing of sound location by the early blind: an event-related potential study. *Electroencephal Clin Neurophysiol* 1992; 84: 469-472.
- Kujala T, Alho K, Kekoni J, Hämäläinen MS, Reinikainen K, Salonen O, et al. Auditory and somatosensory event-related brain potentials in early blind humans. *Exp Brain Res* 1995; 104: 519-526.
- Kujala T, Alho K, Huottilainen M, Ilmoniemi RJ, Lehtokoki A, Leinonen A, et al. Electrophysiological evidence for cross-modal plasticity in humans with early- and late-onset blindness. *Psychophysiology* 1997; 34: 213-216.
- Lambert N, Gizewski ER, de Greiff A, Forsting M. Cross-modal plasticity in deaf subjects dependent on the extent of hearing loss. *Brain Res Cogn Brain Res* 2005; 25: 884-890.
- Leclerc C, Saint-Amour D, Lavoie ME, Lassonde M, Lepore F. Brain functional reorganization in early blind humans revealed by auditory event-related potentials. *Neuroreport* 2000; 11: 545-550.
- Lessard N, Paré M, Lepore F, Lassonde M. Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects. *Nature* 1998; 395: 278-280.
- Lewis JW, Van Essen D. Corticocortical connections of visual, sensorimotor, and multimodal processing areas in the parietal lobe of the macaque monkey. *J Comp Neurol* 2000; 428: 112-137.
- Luria A. Higher cortical function in man. New York: Basic Books; 1966.
- MacSweeney M, Campbell R, Calvert GA, McGuire PK, David AS, Suckling J, et al. Dispersed activation in the left temporal cortex for speech-reading in congenitally deaf people. *Proc Biol Sci* 2001; 268: 451-457.
- Neville HJ. Intermodal competition and compensation in development. Evidence from studies of the visual system in congenitally deaf adults. [Review]. *Ann N Y Acad Sci* 1990; 608: 71-87.
- Neville, HJ., Kutas, M., & Schmidt, A. Event-related potential studies of cerebral specialization during reading. *Ann N Y Acad Sci* 1984; 425: 370-376.
- Neville HJ, Lawson D. Attention to central and peripheral visual space in a movement detection task: an event-related potential and behavioral study. II. Congenitally deaf adults. *Brain Res* 1987a; 405: 268-283.

- Neville HJ, Lawson D. Attention to central and peripheral visual space in a movement detection task. Separate effects of auditory deprivation and acquisition of a visual language. *Brain Res* 1987b; 405: 284-294.
- Neville HJ, Schmidt A, Kutas M. Altered visual-evoked potentials in congenitally deaf adults. *Brain Res* 1983; 266: 127-132.
- Neville HJ, Bavelier D, Corina D, Rauschecker J, Karni A, Lalwani A, et al. Cerebral organization for language in deaf and hearing subjects: Biological constraints and effects of experience. *Proc Natl Acad Sci USA* 1998; 95: 922-929.
- Nishimura H, Hashikawa K, Doi K, Iwaki T, Watanabe Y, Kusuoka H, Nishimura T, Kubo T. Sign language “heard” in the auditory cortex. *Nature* 1999; 397: 116.
- Pandya DN, Seltzer B. Association areas of the cerebral cortex. *Trends Neurosci* 1982; 5: 386-390.
- Paranis I, Samar VJ. Parafoveal attention in congenitally deaf and hearing young adults. *Brain Cogn* 1985; 4: 313-327.
- Proksch J, Bavelier D. Changes in the spatial distribution of visual attention after early deafness. *J Cogn Neurosci* 2002; 14: 687-701.
- Ramachandran VS. Behavioral and magnetoencephalographic correlates of plasticity in the adult human brain. *Proc Natl Acad Sci USA* 1993; 90: 10413-10420.
- Rauschecker JP, Kniepert U. Auditory localization behaviour in visually deprived cats. *Eur J Neurosci* 1993; 6: 149-160.
- Rauschecker JP, Korte M. Auditory compensation for early blindness in cat cerebral cortex. *J Neurosci* 1993; 13: 4538-4548.
- Rettenbach R, Diller G, Sireteanu R. Do deaf people see better? Texture segmentation and visual search compensate in adult but not in juvenile subjects. *J Cogn Neurosci* 1999; 11: 560-583.
- Reynolds, HN. Effects of foveal stimulation on peripheral visual processing and laterality in deaf and hearing subjects. *Am J Psychol* 1993; 106: 523-540.
- Robertson RT, Mayers KS, Teyler TJ, Bettinger LA, Birch H, Davis JL, et al. Unit activity in posterior association cortex of cat. *J Neurophysiol* 1975; 38: 780-794.
- Röder B, Rösler F, Neville HJ. Effects of interstimulus interval on auditory event-related potentials in congenitally blind and normally sighted humans. *Neurosci Lett* 1999a; 264: 53-56.

- Röder B, Teder-Sälajärvi W, Sterr A, Rösler F, Hillyard SA, Neville HJ. Improved auditory spatial tuning in blind humans. *Nature* 1999b; 400: 162-166
- Sadato N, Okada T, Honda M, Matsuki K-I, Yoshida M, Kashikura K-I, et al. Cross-modal integration and plastic changes revealed by lip-movement, random-dot motion and sign languages in the hearing and deaf. *Cereb Cortex* 2004; 15: 1113-1122.
- Sadato N, Pascual-Leone A, Grafman J, Ibanez V, Deiber M-P, Dold G, et al. Activation of the primary visual cortex by Braille reading in blind subjects. *Nature* 1996; 380: 526-528.
- Schneider AS, Davis JL. Interactions of the evoked responses to visual, somatic, and auditory stimuli in polysensory areas of the cat cortex. *Physiol Behav* 1974; 13: 365-372.
- Shibata DK, Kwok E, Zhong J, Shrier D, Numaguchi Y. Functional MR Imaging of vision in the deaf. *Acad Radiol* 2001; 8: 598-604.
- Talairach J, Tournoux P. Co-planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain. Stuttgart: Thieme; 1988.
- Vachon P, Voss P, Lassonde M, Leroux J-M, Mensour B, Beaudoin G, et al. Global motion stimuli and form-from-motion stimuli: common characteristics and differential activation patterns. *Int J Neurosci* 2009; 119: 1584-1601.
- Van Hoesen GW. The modern concept of association cortex. *Curr Opin Neurobiol* 1993; 3: 150-154.
- Voss P, Gougoux F, Lassonde M, Zatorre RJ, Lepore F. A positron emission tomography study during auditory localization by late-onset blind individuals. *Neuroreport* 2006; 17:383-388.
- Voss P, Gougoux F, Zatorre RJ, Lassonde M, Lepore F. Differential occipital responses in early- and late-blind individuals during a sound-source discrimination task. *Neuroimage* 2008; 40: 746-758.
- Voss P, Lassonde M, Gougoux F, Fortin M, Guillemot JP, Lepore F. Early- and late-onset blind individuals show supra-normal auditory abilities in far-space. *Curr Biol* 2004; 14: 1734-1738.
- Wall JT, Xu J, Wang X. Human brain plasticity: an emerging view of the multiple substrates and mechanisms that cause cortical changes and related sensory dysfunctions after injuries of sensory inputs from the body. *Brain Res Rev* 2002; 39: 181-215.
- Weeks R, Horwitz B, Aziz-Sultan A, Tian B, Wessinger CM, Cohen LG, et al. A positron emission tomographic study of auditory localization in the congenitally blind. *J Neurosci* 2000; 20: 2664-2672.

Zatorre RJ, Bouffard M, Ahad P, Belin P. Where is “where” in the human auditory cortex? *Nat Neurosci* 2002; 5: 905-909.

TABLES

Table 1.1 : Significantly activated regions in the form-from-motion and global motion conditions vs static condition in the hearing group

Region	Talairach coordinates (mm)			t scores	Estimated volume (voxels)
	X	y	z		
HEARING GROUP					
Form-from-motion – static dots					
V1/V2	-6	-98	13	10.72*	1356
MT+ R	42	-75	15	4.83**	83
MT+ L	-45	-73	4	7.06**	108
LOC R	50	-73	-6	8.84*	97
LOC L	-42	-76	-6	8.39*	133
Inferior frontal gyrus/precentral gyrus R	51	9	15	6.35**	171
Inferior frontal gyrus/precentral gyrus R	57	9	27	5.61**	104
100% coherence – static dots					
V1/V2	-9	-84	2	11.93*	1000
MT+ R	39	-76	1	4.20**	23
MT+ L	-45	-75	7	4.07**	6
V3A R	30	-77	31	4.15**	8
V3A L	-24	-86	29	4.36**	7
30% coherence – static dots					
V1/V2	-12	-78	1	7.89*	681
MT+ R	39	-78	9	5.12**	76
MT+ L	-45	-75	7	4.60**	66
middle occipital /inferior temporal gyrus R	33	-72	7	4.64**	44
0% coherence – static dots					
V1/V2	-12	-79	1	8.38*	952
MT+ R	48	-68	6	4.40**	31
MT+ L	-39	-67	6	5.87**	130
middle occipital gyrus R	30	-80	29	5.91**	96
middle occipital gyrus L	-24	-86	26	3.97**	6

Table 1.2 : Significantly activated regions in the form-from-motion and global motion conditions vs static condition in the deaf group

Region	Talairach coordinates (mm)			t scores	Estimated volume (voxels)
	X	y	z		
DEAF GROUP					
Form-from-motion – static dots					
V1/V2	12	-82	-1	10.61*	1342
MT+ R	48	-67	6	5.34**	51
MT+ L	-42	-67	1	4.96**	32
LOC R	36	-59	-7	5.88**	80
Inferior frontal gyrus/precentral gyrus R	48	7	19	11.62*	132
100% coherence – static dots					
V1/V2	-6	-84	7	6.53**	364
30% coherence – static dots					
V1/V2	9	-73	-1	10.17*	730
MT+ R	48	-64	11	4.93**	23
MT+ L	-42	-67	9	5.12**	20
Inferior frontal gyrus/precentral gyrus R	45	12	13	7.29*	178
0% coherence – static dots					
V1/V2	-6	-84	7	8.47*	670
MT+ L	-39	-69	9	6.54**	17

L, left hemisphere; R, right hemisphere; MT+, complex of areas including middle temporal area and neighbouring areas ; LOC, lateral occipital complex. * $p < 0.05$, (corrected) ; ** $p < 0.001$, (corrected for the region of interest).

Table 2 : Significant differences between the deaf group and the hearing group across all conditions

<u>Region</u>	Talairach coordinates (mm)			<i>t</i> scores	Estimated volume (voxels)
	X	y	z		
CONTRAST BETWEEN DEAF GROUP VS HEARING GROUP					
Form-from-motion (square)					
superior/middle temporal gyrus (BA 21/22)	59	-26	1	3.15**	48
lingual gyrus (BA 18/19/30)	-6	-58	3	3.02**	26
lingual/fusiform gyrus (BA 18/19)	21	-73	-1	3.36**	52
Form-from-motion (diamond)					
lingual/fusiform gyrus (BA 18/19)	24	-70	-4	3.41**	132
precuneus/cuneus/parietooccipital fissure (BA 18/19/31)	12	-74	26	3.30**	26
middle/superior temporal gyrus (BA 21/22)	59	-6	3	4.20**	77
lingual/parahippocampal gyrus (BA 19/30)	-18	-52	3	3.14**	69
100% coherence					
precuneus/lingual gyrus (BA 18/19/31/37)	-3	-58	3	4.02**	310
precuneus (BA 7)	-9	-53	52	3.80**	49
superior temporal gyrus (BA 22)	62	-40	16	3.73**	78
superior/middle temporal gyrus (BA 21/22)	59	-29	4	3.52**	58
30% coherence					
lingual/parahippocampal gyrus (BA 19/30)	-15	-49	2	3.64**	185
dorsal posterior cingulate gyrus (BA 31)	-3	-33	40	3.14**	61
inferior parietal lobule (BA 40)	62	-30	35	3.65**	89
superior/middle temporal gyrus (BA 21/22)	59	-26	1	3.32**	24
superior temporal gyrus/heshl's gyrus (BA 42)	-50	-3	6	2.97**	13
0% coherence					
lingual gyrus (BA 18/19/30)	6	-58	3	3.72**	174
superior/middle temporal gyrus (BA 21/22)	56	-26	1	2.74	10
static dots: coherence; (form-from-motion)					
precuneus/cuneus/parieto-occipital sulcus (BA 7/18/19/31)	3; (9)	-80; (-77)	29; (26)	2.78 ; (3.18**)	32 ; (36)
superior/middle temporal gyrus (BA 21/22)	56; (62)	-23; (-20)	1; (1)	3.28**; (3.98**)	42 ; (148)
superior temporal gyrus/sulcus (BA 22)	59	-3	0	2.92	29
lingual/fusiform gyrus (BA 18/19)	6; (6)	-64; (-61)	6; (-1)	3.47** ; (2.70)	148 ; (51)
lingual/fusiform gyrus (BA 18/19)	(21)	(-70)	(-5)	(3.69**)	(204)
precuneus (BA 7)	-9	-56	50	3.21**	39

L, left hemisphere; R, right hemisphere; threshold $p < 0.01$; ** $p \leq 0.05$, (corrected for the region of interest).

FIGURE LEGENDS

Figure 1: Shown here are the average group BOLD changes (random-effect) in each global motion condition vs. the static dots contrast on two coronal slices ($y = -75$; $y = -67$) and one axial slice ($z = 6$). In all subtraction contrasts, V1, V2 and the MT+ complex were activated while neither the LO complex nor the auditory temporal areas were not activated in every condition.

Figure 2: Shown here are the activated areas for the FFM condition vs. the static dots are shown on two coronal planes and two axial planes. The left column under each group shows a coronal view of the different peaks of activity in the visual cortex (V1/V2; MT+; LOC; parieto-occipital in the right hemisphere) at the coordinates of $y = -75$ and $y = -67$). The right column of both groups shows two axial planes where the V1/V2 areas were activated in both axial representations, where the MT+ complex was represented in the upper one ($z = 6$) and the LOC in the lower one ($z = -4$).

Figure 3: Shown here are the contrasts between both groups. During all three general conditions (GMS; FFM; and static dots) differences were found in the mid- and posterior portions of the supratemporal gyrus and in the supratemporal sulcus, corresponding to BA 21/22 and to the posterior association area.

Figure 1 : The average group BOLD changes (random-effect) in each global motion condition vs the static dots contrast

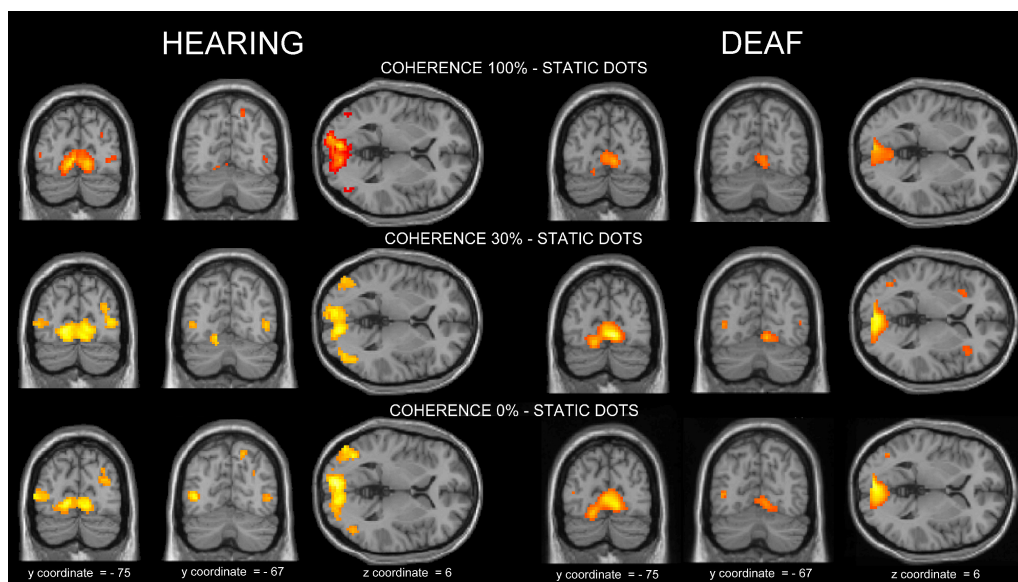


Figure 2 : Activated areas for the FFM condition vs the static dots

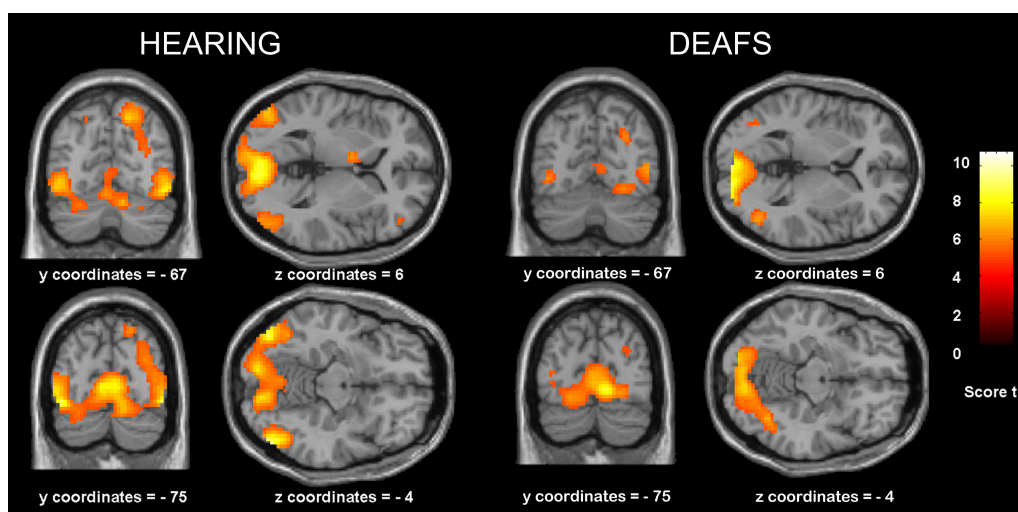
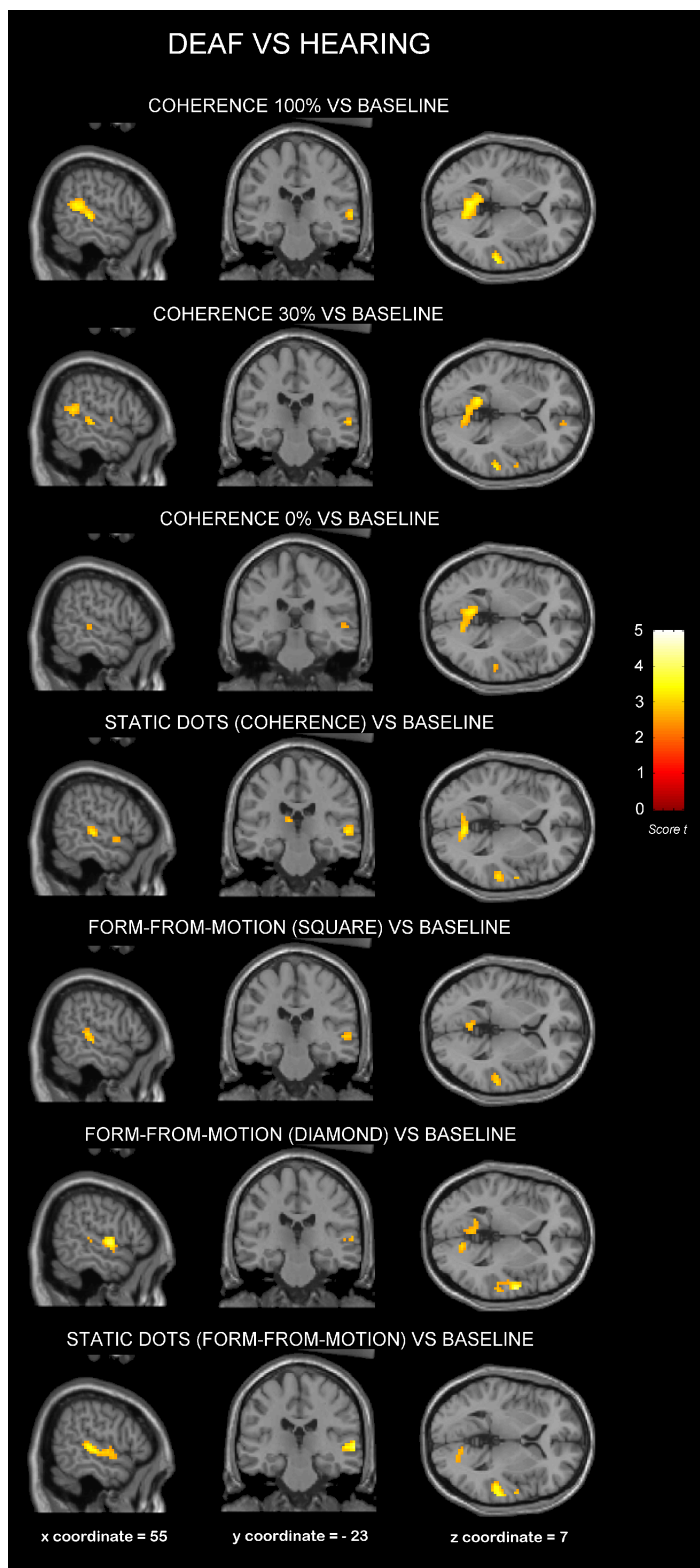


Figure 3 : The differences of increased BOLD change on deaf group compared to hearing group



ARTICLE #3 : Leporé N, Vachon P, Lepore F, Chou YY, Voss P, Brun CC, Lee AD, Toga AW, Thompson PM. (2010). 3D Mapping of Brain Differences in Native Signing Congenitally and Prelingually Deaf Subjects. Hum Brain Mapp. 2009 Dec 8. [Epub ahead of print]

3D Mapping of Brain Differences in Native Signing Congenitally and Prelingually Deaf Subjects

Natasha Leporé^a, Patrick Vachon^b, Franco Lepore^b, Yi-Yu Chou^a, Patrice Voss^b, Caroline Brun^a, Agatha D. Lee^a, Arthur W. Toga^a, Paul M. Thompson^a

^a Laboratory of NeuroImaging, Department of Neurology, David Geffen School of Medicine at UCLA, Los Angeles, CA 90095, USA.

^b Département de Psychologie, Université de Montréal, Montréal, QC, Canada

ABSTRACT

In the prelingual and congenital deaf, functional reorganization is known to occur throughout brain regions normally associated with hearing. However, the anatomical correlates of these changes are not yet well understood.

Here we perform the first tensor-based morphometric analysis of voxelwise volumetric differences in native signing prelingual and congenitally deaf subjects, as compared to hearing controls. We obtained T1-weighted scans for 14 native signing prelingual and congenitally deaf subjects and 16 age and gender matched controls. We used linear and fluid registration to align each image to a common template. Using the voxel-wise determinant of the Jacobian of the fluid deformation, significant volume increases, of up to 20%, were found in frontal lobe white matter regions including Broca's area, and adjacent regions involved in motor control and language production.

A similar analysis was performed on hand-traced corpora callosa. A strong trend for group differences was found in the area of the splenium considered to carry fibers connecting the temporal (and occipital) lobes. These anatomical differences may reflect experience-mediated developmental differences in myelination and cortical maturation associated with prolonged mono-modal sensory deprivation.

1. INTRODUCTION

The human brain has the ability to modify both its morphology and function to adapt to neurological damage, or to a chronic lack of input from one of the senses (Rauschecker, 1997), as in the case of prelingual or congenital deafness. To help our understanding of brain plasticity in general, it is of interest to know whether morphological or specific neural differences can be detected in deaf individuals. Mapping their scope and anatomical extent may provide important data to inform models of cross-modal reorganization.

Numerous studies have examined differences in visual processing associated with deafness. Neville and her colleagues examined functional responses from fMRI and visual evoked potentials in congenitally deaf individuals (Neville et al., 1983; Neville and Lawson 1987a; Neville, 1990; Bavelier et al., 2000; Bavelier et al., 2001). They found an enhanced neural response in the occipital and temporal areas in the congenitally deaf subjects during conditions of peripheral visual attention. The same research group explored several aspects of behavioural and functional visual specialization in the deaf, including motion (Neville and Lawson, 1987a; Bavelier et al., 2000; Armstrong et al., 2002), color (Armstrong et al., 2002), reading (Neville et al., 1982; Neville et al., 1984) and oral and visual (sign) language (Neville and Bavelier, 1998; Neville et al., 1997; Neville and Lawson, 1987b; Bavelier et al., 2001; Neville et al., 1998). So, according to these results, a wide array of cortical functions and regions in the occipital, temporal and frontal lobes of the human brain seems to be influenced by the auditory deprivation.

Finney, Fine and Dobkins (2001) reported visually evoked activity in the right auditory cortex of deaf individuals from fMRI, attesting to reorganization, and suggested that the hemispheric asymmetry may reflect a predisposition for motion processing in the right hemisphere. Similar results were obtained in a follow-up paper using magnetoencephalography (MEG; Finney et al., 2003). Using fMRI, Shibata and

colleagues (2001a) observed activity in temporal regions that normally support auditory processing, when deaf subjects performed shape matching, mental rotation and attention to peripheral motion; the temporal cortex was also activated during speech reading (MacSweeney et al., 2001) and sign language (Nishimura et al., 1999; Sadato et al., 2005; Fine et al., 2005).

This cross-modal plasticity, or re-assignment of function to areas lacking normal sensory input, also extends to other senses. Brain imaging studies have shown that even in normal hearing subjects, the auditory cortex can be recruited by tactile stimulation (Schurman et al., 2006); this effect is accompanied by enhanced tactile sensitivity in deaf individuals (Levänen et al., 1998; Levänen and Hamdorf, 2001; Shibata et al., 2001b).

Other studies have focused on differences in white matter fiber microstructure examined using diffusion tensor imaging (Chang et al., 2004; Nath et al., 2007). For instance, Chang et al., (2007) found a reduction in fractional anisotropy in at least one of the five regions of the auditory pathway in each of 10 deaf subjects.

One study also analyzed the cytoarchitecture of the brain in a 4-year old deaf-mute child (Bogolepova et al., 2002). Anomalies were found in both the gross brain structure and the cytoarchitecture of the cortical motor-speech area of the cortex in this child.

Much work has been devoted to understanding the consequences of deafness on brain function, but few studies have analyzed the associated morphological changes. Penhune and her collaborators (2003) used voxel-based morphometry (VBM) to evaluate structural alterations of the primary auditory cortical area, Heschl's gyrus (HG), and the planum temporal (PT), in congenitally deaf individuals. No significant differences were found between the deaf and hearing groups, suggesting either a lack of power to detect subtle abnormalities, or an absence of detectable atrophy, degeneration or neurodevelopmental abnormalities in the auditory cortices, even after complete, long-term auditory deprivation. Even so, Emmorey et al. (2003) found significant differences

in congenitally deaf individuals in the gray matter-white matter ratio in the primary auditory cortex, extending into the auditory association cortex within the superior temporal gyrus (STG). They attributed these differences to a smaller white matter volume in these areas. Both of these prior studies focused on the primary auditory cortex (HG), and on the auditory association cortex (PT and STG). More recently, using VBM, Shibata (2007) found a decrease in the left STG in deaf individuals, as well as greater asymmetry in hearing versus deaf subject in the STG.

Using a regional volumetric analysis, Kara et al. (2006) investigated corpus callosum morphometry in deaf individuals, compared to hearing controls. No statistically significant differences were detected between the two groups.

In the present paper, we used tensor-based morphometry (TBM) to examine morphological differences between a set of 14 native signing prelingually or congenitally deaf but otherwise healthy individuals, and 16 matched hearing controls. An advantage of TBM and other voxel-based mapping approaches is that they do not restrict the analysis to predetermined regions of interest, such as purely auditory structures, but can assess distributed abnormalities throughout the brain, without the need for a priori specification or manual delineation of regions of interest. Even so, because we hypothesized that there may be structural alterations in the corpus callosum at midline, we also performed a separate TBM analysis on 2D hand-traced binary corpus callosum images from the same subjects.

TBM has been shown to be a powerful method for measuring local differences in brain volume. A few VBM studies described above have already examined differences between deaf and hearing individuals. However, the two analysis methods are sensitive to different quantities. While TBM focuses on volume differences, VBM is designed to pick up differences in the proportion of white or gray matter in small spherical regions around each voxel. However, these white or gray matter proportions can reflect differences in boundary curvature in addition to tissue content, so we preferred to use TBM and pick up purely volumetric differences. We used fluid registration, which

registers boundaries with high geometric precision, and aimed to detect regional volume changes in the TBM analysis that might be missed by a VBM analysis.

Regarding the distribution and direction of the effects, we expect that the deaf subjects may exhibit subtle volumetric reductions in the lateral temporal cortices and underlying white matter bilaterally, with corresponding hypertrophy in some areas not normally associated with primary auditory processing. Due to the use of sign language, we hypothesized that Broca's speech area, as well as the associated motor and language cortices may show hypertrophy, perhaps reflecting their recruitment for additional functions. Finally, Innocenti and Frost (1979) showed that the final interconnections and much of the myelination of the corpus callosum are largely determined postnatally, and were strongly influenced by environmental factors. We thus hypothesized that there may be subtle and distributed volumetric differences in cross-modal association cortices responsible for sensory integration, although the expected direction of these effects (volumetric gain versus loss) was not clear in advance, so two-tailed statistical testing was performed.

2. METHOD

2.1.Data Acquisition

Sixteen healthy volunteers and fourteen deaf subjects (hearing loss > 90dB in both ears) participated in this study. We used a pure tone audiogram to assess the degree of hearing loss. We tested pure tone frequencies of 250, 500, 750, 1000, 1500, 2000, 3000, 4000, 6000 and 8000 Hz. Some subjects were also tested at 125 Hz. In order to be included in the group, subjects had to be unable to detect any of the frequencies at a minimum of 90db and most were not able to do so even at 120db. Twelve of the subjects were congenitally deaf, and two became deaf at an early age (one at 6 months, and the other at 8 months). Deaf subject ages ranged from 21 to 52 years (median age 29.5 years old, 7 men, 7 women), and control subjects were matched for age and gender (median age 24 years old, 8 men, 8 women). All subjects were right-handed and had no history of psychiatric or neurological disorders, and the deaf subjects were native signers in LSQ.

Participants gave a written informed consent prior to undergoing these experiments in accordance with the Declaration of Helsinki. The study protocol was approved by the Centre Hospitalier de l'Université de Montréal ethics committee at the Hôpital Notre-Dame.

For each participant, a high-resolution volumetric brain MRI scan was acquired on a Siemens 1.5 Tesla Magnetom Vision MRI scanner (Siemens Electric, Erlangen, Germany) at the Notre-Dame Hospital (CHUM), with a gradient echo pulse sequence (MP-RAGE). Each subject was scanned with a volumetric high-resolution (T1-weighted 3D) sagittally oriented MRI gradient echo sequence with TR: 1100 ms; TE: 4.38 ms; flip angle of 15 degrees; 256 x 256 matrix, slice thickness 1mm and FOV: 250 mm.

2.2 Preprocessing of Data

We used the BSE software program (Brain Surface Extractor; Shattuck and Leahy, 2002) and manual editing to remove extracerebral tissues from the images (scalp, meninges and brainstem). 9-parameter transformations (3 translations, 3 rotations and 3 scales) were applied to linearly align the images to the ICBM-53 brain template (International Consortium for Brain Mapping) using the ANIMAL software program (Collins et al., 1994). The corpus callosum of each subject was manually traced in the midsagittal plane using the MultiTracer program (Woods, 2003) following previously published criteria, with established reliability (Thompson et al., 2006). After applying radiofrequency (RF) bias field corrections to eliminate intensity drifts due to magnetic field inhomogeneities, each image volume was segmented into different tissue types (gray matter, white matter, CSF, and a background class) by classifying voxels based on their signal intensity values (Shattuck and Leahy, 2002). All lobes were manually segmented on the template image.

2.3 TBM

Each linearly registered image was then non-linearly aligned to a template (the same one for the whole dataset), based on an arbitrarily selected control subject in the standard ICBM space, using fluid registration (Christensen et al., 1996, Leporé et al., 2008b). We chose registration to a single subject rather than an average atlas template constructed from multiple subjects, as it has sharper, better resolved features, which can be beneficial for registration. In Chiang et al., (2006), we found that this method provides greater statistical power relative to using the standard mean deformation template from Kochunov et al., (2001), in which one of the control brains is adjusted using the average of the deformation fields mapping it onto the remaining controls. Furthermore, in Leporé et al., (2007), we generated an average brain for tensor-based morphometry by minimizing the deformation tensors at each voxel from the templates to each of the controls. The results were shown to be comparable to those found from using a single control subject, so we adopted that simpler approach here.

Computation speed was increased using a fast filter originally designed by Bro-Nielsen and Gramkow (1996) and Gramkow (1997). This solves for the deformation field by computing the Green's function of the fluid equation with sliding boundary conditions (Christensen, 1994), and performing a recursive filtering operation.

In the deformation mappings deforming each subject's registered image onto the control template, the determinant of the Jacobian matrix, J , indicates local volume differences, with voxels with $J > 1$ and $J < 1$ showing respectively locally greater or lesser volumes than corresponding anatomical regions of the template.

To adjust for any effect of age and gender on the statistics, we covaried the logarithms of the determinants at each voxel with these parameters. The new adjusted morphometric statistic, J_{cov} was found by fitting the following general linear model to the data:

$$\text{Log}(J) = \beta_0 + \beta_1 \cdot \text{age} + \beta_2 \cdot \text{sex} + \beta_3 \cdot \text{diagnosis} + \text{error}$$

where $\text{Log}(J)$ is the logarithm of the Jacobian determinant, the β_i are estimated parameters, and sex and diagnosis are coded as binary dummy variables, 0 or 1, so that $J_{\text{cov}} = \text{Log}(J) - \beta_0 - \beta_1 \cdot \text{age} - \beta_2 \cdot \text{gender}$. A t-test was then performed on J_{cov} , at each voxel, and permutation statistics (Nichols and Holmes, 2001) were obtained at each voxel to assess the uncorrected significance of the changes in each of the two groups of subjects. To correct for multiple comparisons, global significance was assessed using a permutation test on the suprathreshold volume (using $p=0.05$ as a threshold). Essentially, as is standard in brain mapping studies, we assessed the total volume of the brain with statistics exceeding a certain statistical threshold. Then the assignments of subjects to groups was permuted thousands of times to determine how likely it would be to find a pattern by chance with a still greater number of significant voxels than was observed in the true experiment. This probability, determined empirically on randomized null data, is the corrected significance value, $p_{\text{corrected}}$. Permutation testing was used to avoid assuming a parametric distribution for the log-transformed Jacobian statistics, which can be advantageous to avoid skew and bias in the resulting distributions (Leow et al., 2007). We also re-performed this entire analysis by removing the 3 scaling factors from the linear registration, in order to examine the effect of global brain scaling on the results (these are called the unscaled results).

A 2D version of this intensity-based fluid registration algorithm was used to register the segmented and binarized images to the corpus callosum of the same control subject. The same analysis was then repeated in order to examine local area differences in those structures.

3. RESULTS

3.1 Volume differences

Lobar volumes were computed from the local volumetric expansion factors determined in the fluid registration step. Although we expected TBM to be more sensitive to regional anatomical differences than lobar volume measures, we first performed an analysis of gray and white matter in lobar regions of interest to see if any systematic differences were apparent. Figure 1 displays the mean lobar volumes for the deaf and

hearing groups. Volumes were estimated from the Jacobians determined in the fluid registration step. T-tests were used to compare the deaf with the hearing controls. After covarying for age and gender, none of the lobes showed significantly altered overall volumes in either group, though trends were seen in the frontal and temporal lobes white matter ($p=0.073$ and $p=0.065$, respectively). In both cases, the lobes of the deaf subjects' brains are larger than those of the controls, but a strict Bonferroni correction for multiple testing would preclude interpreting these as trends. Thus, a more sensitive method, such as TBM, is needed in order to detect more localized changes.

3.2 3D Maps

In Figures 2 and 3, a voxelwise t-test was performed for the (unscaled) regional anatomical volumes in the deaf subjects compared to those of the hearing controls, and permutation p-values at each voxel were obtained. The scaled maps are not shown here as they were essentially the same as the unscaled ones. A list of all clusters of significant p-values is shown in Table 1. Several areas of the brain showed significant differences in deaf subjects as compared to controls. Widespread gains were observed in several subregions of the frontal lobes, including the inferior, superior and middle frontal areas and the areas around the precentral and subcentral gyri. White matter volume in the intraparietal area was found to be greater in deaf subjects relative to controls. Finally, in the temporal lobes, some of the white matter volume surrounding the primary auditory areas was also significantly increased in both hemispheres, though the differences were more prominent in the right temporal lobe. However, we also observed a relative decrease in the HG and STG, albeit not significant, for white matter volume in both hemispheres of the deaf subjects. Broca's area was also significantly larger in the deaf. Significant increases were also found in the visual cortex, particularly on the right, perhaps reflecting compensatory mechanisms from other senses such as vision. The cerebellum was also bigger in the deaf.

3.3 Corpus Callosum Maps

When corrected for multiple comparisons, none of the areas of the corpus callosum were significantly different. However, we found strong trend in the splenium ($p=0.052$ from

permutations on the suprathreshold volume), where increased volumes are seen in the deaf compared to hearing controls (see Fig. 4). The volume changes detected in the genu were not statistically significant ($p=0.27$).

4. DISCUSSION

In the present work, we mapped areas of significant morphological differences between deaf and hearing subjects, revealing a hypertrophy of white matter in diffuse non-auditory brain regions including parts of the frontal lobe. These differences reached 20% tissue excess regionally but were not detected using conventional volumetric analyses.

The current study shows yet one more striking example of the brain's remarkable plasticity following sensory loss. In a related TBM study on blind individuals (Lepore et al., 2009a), several regions outside of the occipital regions showed significant hypertrophy. In particular, as is the case for the deaf subjects, the frontal lobes were significantly enlarged in blind subjects compared to sighted controls.

The prefrontal cortex is involved in visuomotor and perceptual functions, as well as working memory (Bruce et al., 1981). Thus, increases in this area is possibly related to an increased reliance on visual working memory processes, as the deaf individuals can no longer benefit from auditory input. Romanski and collaborators (1999) have shown that both the visual and auditory modalities were represented in the frontal lobe and were organized into distinct dorsolateral, spatial and ventrolateral object-processing regions. These afferences, one from the occipital and parietal lobe (visual) and the other from the temporal lobe (auditory) are functionally distinct but extend across modalities. In the absence of competition from auditory input in these regions, the functional visual cells may recruit auditory ones.

The intraparietal sulcus is implicated in perceptual motor coordination and visual attention. Thus, a hypothesis for future testing is that the increase in white matter in this

area may be related to the greater recruitment of these sensory integration areas in deaf subjects.

Broca's area was shown to be larger in deaf subjects. This region is well known to be involved in language processing and sentence formation, which may be impaired in the deaf. FMRI (Neville et al., 1998) and Event-Related Potentials studies (Neville et al., 1997) have shown Broca's area to be activated in American Sign Language (ASL) speakers when presented with either spoken or sign language sentences. The extensive use of sign language by deaf individuals, in addition to lip reading, may change the organization of Broca's area. We do not know the exact mechanisms underlying the processing of a visual language rather than an auditory one in Broca's area; however, our results suggest that processing a different modality implies some functional and structural modifications.

According to the Wernicke-Geschwind model, language involves a large network comprising of many cortical areas (Damasio & Geschwind, 1984). Sign language is primarily analyzed by the primary visual cortex, then the information travels to higher-level parietal-temporal-occipital association cortex. Next, it is transferred to Wernicke's area, where the visual information is transformed into representation and meaning of the word, then to Broca's area for word generation and finally to the motor areas to produce the sign. So, the use of sign language in everyday life instead of a vocal one potentially affects the whole network.

Two areas of possible differences were observed in the splenium of the corpus callosum (see Fig. 4), though the results found here failed to reach significance. Pandya et al., (1971, 1982), Seltzer and Pandya (1984) and Cipolloni and Pandya (1985) showed that in monkeys, the fibers that connect the auditory and visuospatial structures of the two hemispheres are located in the posterior half of the corpus callosum. Furthermore, using DTI tractography, Hofer et al. (2006) and Zarei et al. (2006) both showed that the affected area of the splenium is composed of fibers connecting the left and right auditory and visuospatial areas. These visuo-spatial regions were also found to be increased in

whole brain 3D maps. A larger splenium in prelingual or congenitally deaf subjects may be the result of increased myelination from compensatory plasticity effects, and may reflect the increased need for the transfer of visual information in these areas.

Voxel based methods such as TBM are quite clearly needed in studies such as this one. In the ROI analysis, we observed a trend toward larger temporal lobes in the deaf, as expected from the large regions of hypertrophy seen on the TBM maps. However, these results fail to reach significance. The ROI analysis is much coarser than the TBM analysis, and the temporal lobes changes are likely averaged away in the temporal lobe analysis by considering such a large region in aggregate.

Our results are somewhat consistent with those reported in Shibata (2007), who found volume decreases in the white matter of the STG, particularly on the left. Our results do not reach significance, which may be due to the smaller sample size of our study. However, TBM found the increases in other regions that were not detected in other studies. These increases in the temporal lobes may reflect the greater recruitment of other regions for compensatory processes. Furthermore, our STG results seem rather consistent with those of Emmorey et al. (2003) and Penhune et al (2003). They did not find any differences between the deaf and hearing groups, but did show significant gray to white matter ratio increases in the STG, which they ascribe to a reduced myelination in the auditory cortices. We did not look at the ratio, but we did find a decrease in WM in deaf subjects in that area. This decrease of volume in the deaf is in accordance with some of the results of Ptito et al. (2008) on the blind. Their paper reported a significant volume decrease in the optic radiation in congenitally blind subjects. However, as cortical folds vary a lot between individuals, a minor weakness of TBM is that the fluid registration algorithm has limited success in matching cortical folds.

The current study may be improved in a few ways. In particular, the HG and STG results here failed to reach significance. In Leporé et al., (2008a), we designed a new multivariate statistical method for tensor-based morphometry. Instead of computing statistics on the determinant of the Jacobian matrix as was done here, and therefore

solely assessing volume changes, the full deformation tensors were analyzed using the log-Euclidean formalism from Arsigny et al., (2006). Both shape and volume changes are taken into account with the multivariate approach. This method increased statistical power when compared to statistics from the volume changes alone. A future direction for this work would thus be to perform additional analysis to evaluate both shape and volume differences.

Furthermore, the current study focuses solely on the neuroanatomical differences in the deaf compared to hearing subjects. However, a complete understanding of the cross-modal re-organization seen here can only be determined by combining the results found here with functional studies of these regions.

REFERENCES

- [1] Armstrong A, Neville HJ, Hillyard SA, Mitchell TV (2002): Auditory deprivation affects processing of motion, but not color. *Brain Res Cog Brain Res* 1:422-434.
- [2] Arsigny V, Fillard P, Pennec X, Ayache N (2006): Log-Euclidean metrics for fast and simple calculus on diffusion tensors. *Mag Reson Med* 56:411-421.
- [3] Bavelier D, Tomann A, Hutton C, Mitchell T, Corina D, Liu G, Neville H (2000): Visual attention to the periphery is enhanced in congenitally deaf individuals. *J Neurosci* 20:1-6.
- [4] Bavelier D, Brozinsky C, Tomann A, Mitchell T, Neville H, Liu G (2001): Impact of early deafness and early exposure to sign language on the cerebral organization for motion processing. *J Neurosci* 21:8931-8942.
- [5] Bogolepova IN, Malofeeva LI, Belograd TV (2002): [Peculiarities of the structure of the speech-motor cortex of the brain frontal lobe in a deaf-mute child]. *Morfologija* 122, 28-31.
- [6] Bro-Nielsen M, Gramkow C (1996): Fast fluid registration of medical images. *Proceedings of the 4th International Conference on Visualization in Biomedical Computing, Hamburg, Germany, September 22-25, 267-276.*
- [7] Bro-Nielsen M (1996): Medical image registration and surgery simulation. PhD thesis, Danish Technical University, Copenhagen, Denmark.
- [8] Bruce C, Desimone R, Gross CG (1981): Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque. *J Neurophysiol* 46:369-384.
- [9] Chang Y, Lee SH, Lee YJ, Hwang MJ, Bae SJ, Kim MN, Lee J, Woo S, Lee H, Kang DS (2004): Auditory neural pathway evaluation on sensorineural hearing loss using diffusion tensor imaging. *Neuroreport* 15:1699-1703.
- [10] Christensen GE (1994): Deformable shape models for anatomy. *Electrical Engineering D.Sc. Dissertation, Washington University, St. Louis, Missouri.*
- [11] Christensen GE, Rabbitt RD, Miller MI (1996): Deformable templates using large deformation kinematics. *IEEE Trans Image Process* 5:1435-1447.
- [12] Cipolloni PB and Pandya DN (1985): Topography and trajectories of commissural fibers of the superior temporal region in the rhesus monkey. *Exp Brain Res* 57:381-389.
- [13] Clarke S, Innocenti GM (1986): Organization of immature intrahemispheric connections. *J Comp Neurol* 251:1-22.

- [14] Cohen LG, Weeks RA, Sadato N, Celnik P, Ishii K, Hallett M (1999): Period of susceptibility for cross-modal plasticity in the blind. *Ann Neurol* 45:451-460.
- [15] Collins DL, Neelin P, Peters TM, Evans AC (1994): Automatic 3D intersubject registration of MR volumetric data in standardized Talairach space. *J Comput Assist Tomogr* 18 :192-205.
- [16] Damasio AR, Geschwind N (1984): The neural basis of language. *Annu Rev Neurosci* 7:127-148.
- [17] Emmorey K, Allen JS, Bruss J, Schenker N, Damasio H (2003): A morphometric analysis of auditory brain regions in congenitally deaf adults. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100:10049-10054.
- [18] Falchier A, Clavagnier S, Barone P, Kennedy H (2002): Anatomical evidence of multimodal integration in primate striate cortex. *J Neurosci* 22:5749-5759.
- [19] Fine I, Finney EM, Boynton GM, Dobkins KR (2005): Comparing the effects of auditory deprivation and sign language within the auditory and visual cortex. *J Cogn Neurosci* 17:1621-1637.
- [20] Finney EM, Fine I, Dobkins KR (2001): Visual stimuli activate auditory cortex in the deaf. *Nat Neurosci* 4:1171-1173.
- [21] Finney EM, Clementz BA, Hickok G, Dobkins KR (2003): Visual stimuli activate auditory cortex in deaf subjects: Evidence from MEG. *Neuroreport* 14:1425-1427.
- [22] Fletcher PT, Joshi S (2004): Principal geodesic analysis on symmetric spaces: Statistics of diffusion tensors. *Proceedings, European Conference on Computer Vision (ECCV), Prague, Czech Republic, May 11-14, 87-98.*
- [23] Fuster JM (2001): The Prefrontal Cortex-- An update. *Time is of the Essence. Neuron* 30:319-333.
- [24] Gao W-J, Pallas SL (1999): Cross-modal reorganization of horizontal connectivity in auditory cortex without altering thalamocortical projections. *J Neurosci* 19:7940-7950.
- [25] Gougoux F, Zatorre RJ, Lassonde M, Voss P, Lepore F (2005): A functional neuroimaging study of sound localization: visual cortex activity predicts performance in early-blind individuals. *PLOS biol* 3:324-333.
- [26] Gramkow C, Bro-Nielsen M (1997): Comparison of three filters in the solution of the Navier-Stokes equation in registration. *Proceedings of the Scandinavian Conference on Image Analysis--SCIA'97, Lappeenranta, Finland, June 12-13, 795-802.*

- [27] Gramkow C (1996): Registration of 2D and 3D medical images. Master's thesis, Danish Technical University, Copenhagen, Denmark.
- [28] Hardan AY, Muddasani S, Vemulapalli M, Keshavan MS, Minshew NJ (2006): A MRI study of increased cortical thickness in autism. *Am J Psychiatry* 163:1290-1292.
- [29] Hofer S, Frahm J (2006): Topography of the human corpus callosum revisited-Comprehensive fiber tractography using diffusion tensor magnetic resonance imaging. *NeuroImage* 32:989-994.
- [30] Innocenti GM, Frost DO (1979): Effects of visual experience on the maturation of the efferent system to the corpus callosum. *Nature* 200:231-234.
- [31] Kara A, Hakan Ozturk A, Kurtoglu Z, Umit Talas D, Aktekin M, Saygili M, Kanik A (2006): Morphometric comparison of the human corpus callosum in deaf and hearing subjects: an MRI study. *J Neuroradiol* 33:158-163.
- [32] Kochunov PK, Landcaster J, Thompson PM, Woods RP, Hardies J, Fox PT (2001): Regional spatial normalization: toward an optimal target. *J Comput Assist Tomogr* 25: 805-816.
- [33] Leow AD, Geng A, Becker J, Davis SW, Toga AW, Thompson PM (2005): Inverse consistent mapping in 3D deformable image registration: Its construction and statistical properties. *Proceedings of Information Processing in Medical Imaging (IPMI)*, Glenwood Springs, CO, USA, July 11-15.
- [34] Leporé N, Brun C, Pennec X, Chou Y-Y, Lopez OL, Aizeinstein HJ, Becker JT, Toga AW, Thompson PM (2007). Mean Template for Tensor-Based Morphometry using Deformation Tensors. *Proceedings, 10th International Conference on Medical Image Computing and Computer Assisted Intervention (MICCAI)*. Brisbane, Australia, Oct 29 - Nov 2.
- [35] Leporé N, Brun C, Chou Y-Y, Chiang MC, Dutton RA, Hayachi KM, Luders E, Lopez OL, Aizenstein HJ, Toga AW, Becker JT, Thompson PM (2008a): Generalized Tensor-Based Morphometry of HIV/AIDS using multivariate statistics on deformation tensors. *IEEE Trans Med Imaging* 27:129-141.
- [36] Leporé N, Chou Y-Y, Lopez OL, Aizeinstein HJ, Becker JT, Toga AW, Thompson PM (2008b): Fast 3D Fluid Registration of Brain Magnetic Resonance Images. *Proceedings, SPIE conference on Physiology, Function and Structure from Medical Images*. San Diego, CA, February 16-21.
- [37] Leporé N, Voss P, Chou YY, Fortin M, Gougoux F, Lepore F, Lee AD, Brun C, Lassonde M, Madsen SK, Toga AW, Thompson PM (2009a). 3D Pattern of Brain Abnormalities in Early- and Late-Onset Blind Subjects Visualized using Tensor-Based Morphometry, submitted to *Neuroimage*.

- [38] Levänen S, Jousmäki V, Hari R (1998): Vibration-induced auditory-cortex activation in a congenitally deaf adult. *Curr Biol* 8:869-872.
- [39] Levänen S, Hamdorf D (2001): Feeling vibrations: enhanced tactile sensitivity in congenitally deaf humans. *Neurosci Lett* 301:75-77.
- [40] MacSweeney M, Campbell R, Calvert GA, McGuire PK, David AS, Suckling J, Andrew C, Woll B, Brammer MJ (2001): Dispersed activation in the left temporal cortex for speech-reading in congenitally deaf people. *Proc Roy Soc Lond B Biol Sci* 268:451-457.
- [41] Nath K, Syal R, Haris M, Goyal A, Purwar A, Rathore DK, Rathore RK, Gupta RK (2007): Diffusion tensor imaging of auditory neural pathway in patients with sensori-neural hearing loss. *Proc Intl Soc Mag Reson Med* 15: 3513.
- [42] Neville HJ, Kutas M, Schmidt A (1982): Event-related potential studies of cerebral specialization during reading. II-studies of congenitally deaf adults. *Brain Lang* 16:316-337.
- [43] Neville HJ, Schmidt A, Kutas M (1983): Altered visual-evoked potentials in congenitally deaf adults. *Brain Res* 266:127-132.
- [44] Neville HJ, Kutas M, Schmidt A (1984): Event-related potential studies of cerebral specialization during reading. *Ann N Y Acad Sci* 425:370-376.
- [45] Neville HJ, Lawson D (1987a): Attention to central and peripheral visual space in a movement detection task: an event-related potential and behavioral study. II. Congenitally deaf adults. *Brain Res* 405:268-283.
- [46] Neville HJ, Lawson D (1987b): Attention to central and peripheral visual space in a movement detection task. Separate effects of auditory deprivation and acquisition of a visual language. *Brain Res* 405:284-294.
- [47] Neville HJ (1990): Intermodal competition and compensation in development. Evidence from studies of the visual system in congenitally deaf adults. *Ann N Y Acad Sci* 608:71-87.
- [48] Neville HJ, Coffee SA, Lawson DS, Fischer A, Emmorey K, Bellugi U (1997): Neural systems mediating American Sign Language: effects of sensory experience and age of acquisition. *Brain Lang* 57:285-308.
- [49] Neville HJ, Bavelier D (1998a): Neural organization and plasticity of language. *Current Opin Neurobiol* 8:254-258.
- [50] Neville HJ, Bavelier D, Corina D, Rauschecker J, Karni A, Lalwani A, Brun A, Clark A, Clark V, Jezzard P, Turner R (1998b): Cerebral organization for language in

deaf and hearing subjects: Biological constraints and effects of experience. *Proc Natl Acad Sci U S A* 95:922-929.

[51] Nichols TE, Holmes AP (2001): Nonparametric permutation tests for functional neuroimaging: a primer with examples. *Hum Brain Mapp* 15:1-25.

[52] Nishimura H, Hashikawa K, Doi K, Iwaki T, Watanabe Y, Kusuoka H, Nishimura T, Kubo T (1999): Sign language “heard” in the auditory cortex. *Nature* 397:116.

[53] Pandya DN, Karol EA, Heilbronn D (1971): The topographical distribution of interhemispheric projections in the corpus callosum of the rhesus monkey. *Brain Res* 32: 31-43.

[54] Pandya DN, Seltzer B (1982): Intrinsic connections and architectonics of posterior parietal cortex in the rhesus monkey. *J Comp Neurol* 228:105-116.

[55] Penhune VB, Cismaru R, Dorsaint-Pierre R, Petitto, L-A, Zatorre RJ (2003): The morphometry of auditory cortex in the congenitally deaf measured using MRI. *NeuroImage* 20:1215-1225.

[56] Ptito M, Schneider FCG, Paulson OB, Kupers R (2008): Alterations of the visual pathways in congenital blindness. *Exp Brain Res* 187:41-49.

[57] Rauschecker JP (1997): Mechanism of compensatory plasticity in the cerebral cortex. *Adv Neurol* 73:137-146.

[58] Romanski LM, Tian B, Fritz J, Mishkin M, Goldman-Rakic PS, Rauschecker JP (1999): Dual streams of auditory afferents target multiple domains in the primate prefrontal cortex. *Nat Neurosci* 2:1131-1136.

[59] Sadato N, Okada T, Honda M, Matsuki K-I, Yoshida M, Kashikura K-I, Takei W, Sato T, Kochiyama T, Yonekura Y (2005): Cross-modal integration and plastic changes revealed by lip movement, random-dot motion and sign languages in the hearing and deaf. *Cereb Cortex* 15:1113-1122.

[60] Schürmann M, Caetano G, Hlushchuk Y, Jousmäki V, Hari R (2006): Touch activates human auditory cortex. *NeuroImage* 30:1325-1331.

[61] Seltzer B, Pandya DN (1984): Further observation on parieto-temporal connections in the rhesus monkey. *Exp Brain Res* 55:301-312.

[62] Shattuck DW, Leahy RM (2002): BrainSuite: an automated cortical surface identification tool. *Med Image Anal* 8:129-141.

[63] Shibata DK, Kwok E, Zhong J, Shrier D, Numaguchi Y (2001a): Functional MR Imaging of vision in the deaf. *Acad Radiol* 8:598-604.

[64] Shibata DK, Zhong J (2001b): Tactile vibrations are heard in auditory cortex in the deaf: study with fMRI. Proceedings of the Annual meeting of the Radiological Society of North America (RSNA), Chicago IL, USA, Nov 25-30 259.

[65] Shibata DK, (2007): Differences in brain structure in deaf persons on MR imaging studied with voxel-based morphometry. *Am J Neuroradiol* 28:243-249.

[66] Thompson PM, Dutton RA, Hayashi KM, Lu A, Lee SE, Lee JY, Lopez OL, Aizenstein HJ, Toga AW, Becker JT (2006): 3D mapping of ventricular and corpus callosum abnormalities in HIV/AIDS. *NeuroImage* 31:12-23.

[67] Woods RP (2003): MultiTracer: a Java-based tool for anatomic delineation of grayscale volumetric images. *NeuroImage* 19:1829-1834.

[68] Zarei M, Johansen-Berg H, Smith S, Ciccarelli O, Thompson AJ, Matthews PM (2006): Functional anatomy of interhemispheric cortical connections in the human brain. *J Anat* 209:311-320.

TABLES

Table 1 : List of clusters of voxels with p-values < 0.05

Location (x, y, z)	Cluster size (voxels)	Anatomical region
(48 2 18)	3200	primary motor cortex/ subcentral gyrus - right
(-42 3 25)	240	primary motor cortex/ subcentral gyrus - left
(41 14 48)	12000	precentral gyrus - right
(-44 -8 53)	360	precentral gyrus - left
(39 6 -25)	5200	temporal gyrus (white matter) - right
(-46 6 -22)	160	temporal gyrus (white matter) - left
(40 15 8)	2400	frontal operculum - right
(36 -7 48)	7600	middle frontal gyrus - right
(21 -8 -10)	320	head of the hippocampus - right
(-25 -8 -10)	160	head of the hippocampus - left
(-46 -25 40)	280	primary somatosensory cortex - left
(-39 -44 51)	200	superior temporal gyrus - left
(47 -7-12)	1600	superior temporal gyrus - right
(-27 -68 34)	1600	intraparietal sulcus - left
(-55 -24 -11)	720	middle temporal gyrus - left
(52 -23 -1)	120	middle temporal gyrus - right
(-46 5 25)	2000	superior precentral sulcus - left
(44 7 24)	720	superior precentral sulcus - right
(8 -59 -32)	2280	cerebellum
(-37 33 19)	4328	Broca's area

Table 1: List of clusters of voxels with p-values < 0.05. Voxels with $p < 0.05$ were included. Locations are in Talairach coordinates.

FIGURE CAPTIONS :

Figure 1: No volumetric differences are detected at the lobar level. Mean volumes of white matter (WM; bottom graph) and gray matter (GM; top graph) are shown for each lobe (in cubic centimeters) for the deaf group (red), versus the hearing controls (green). P -values were computed on the volumes after covarying for age and gender, and none was significant. Top: Gray matter: from left to right: frontal lobe: $p=0.27$; limbic lobe: $p=0.75$; occipital lobe: $p=0.95$; parietal lobe: $p=0.20$; temporal lobe: $p=0.36$. Bottom: White matter: from left to right: frontal lobe: $p=0.073$; limbic lobe: $p=0.98$; occipital lobe: $p=0.47$; parietal lobe: $p=0.13$; temporal lobe: $p=0.065$.

Figure 2: Volumetric differences between deaf and control groups. Permutation P -values are shown, at the voxel level, from the t -test on $\log_{10} J$ between deaf and hearing subjects, without brain scaling. The significance is shown on a logarithmic scale, with red regions showing voxel-level significance at a level of $P = 0.05$. Top panel, a through f: map of negative effects, with a corrected $P = 0.14$ for a region that included the whole brain. Bottom panel, a through f: map of positive effects (hypertrophy in the deaf group), with a corrected $P = 0.005$. All images are shown in the reference frame of the reader (so the left hemisphere is on the left for the reader).

Figure 3: Ratio of mean regional anatomical volumes in deaf versus hearing subjects. Values in the colorbar show the differences as a percentage of the normal control average volume. Clearly, there are broad regions of hypertrophy (red colors) that lie in the white matter generally, with coherent effects in the frontal lobes, but that do not affect all the tissue in any one lobe, and may not therefore be detectable using conventional lobar volume analysis.

Figure 4: Relative differences in area (top) and associated permutation-based P -values, at the voxel level (bottom) for the corpus callosum of deaf versus hearing individuals. See Figs. 2 and 3 for details. The red spots in the splenium and genu correspond to group differences with a 20% tissue volume excess in the deaf group.

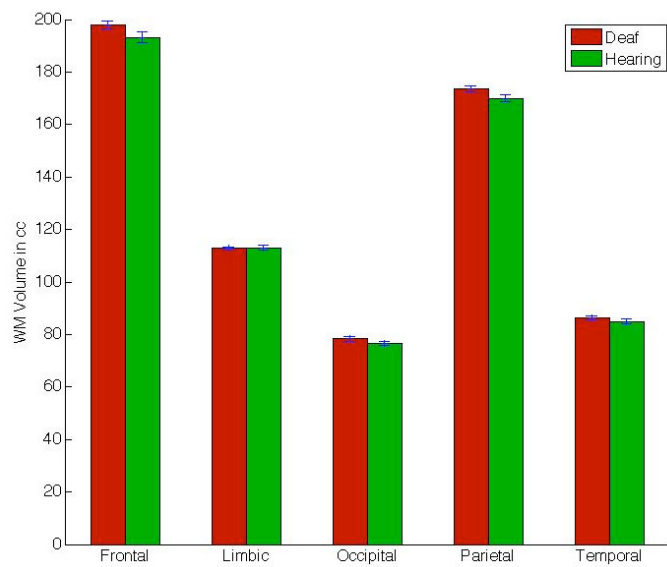
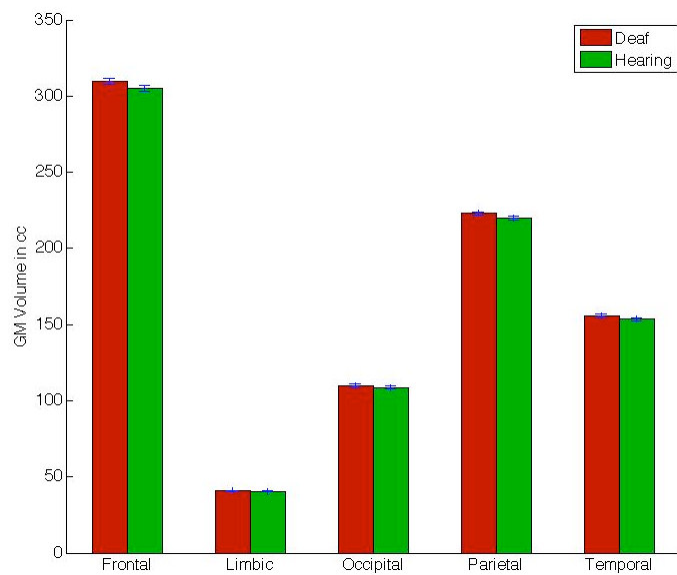
Figure 1 : Mean volumes of white matter and gray matter

Figure 2 : Volumetric differences between deaf and control groups

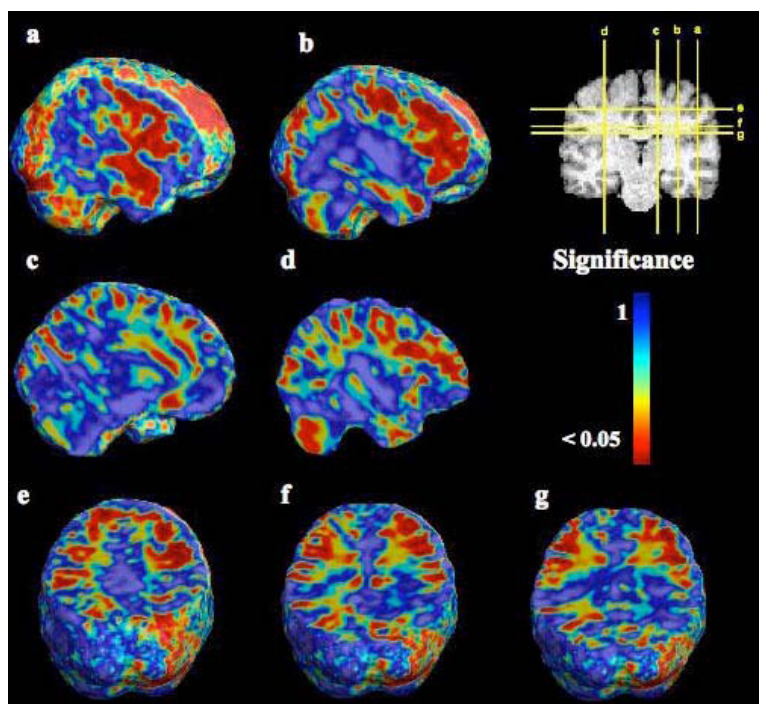
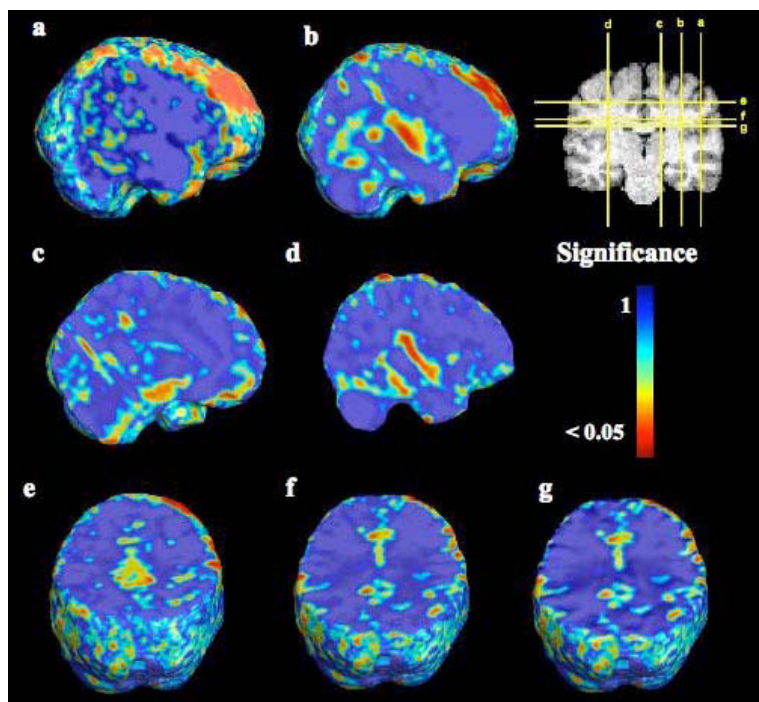


Figure 3 : Ratio of mean regional anatomical volumes in deaf versus hearing subjects

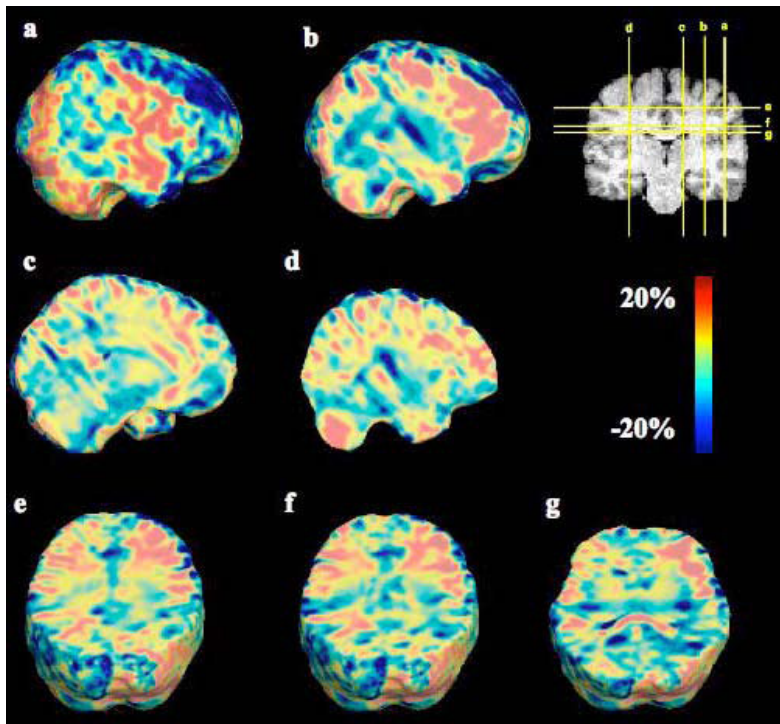
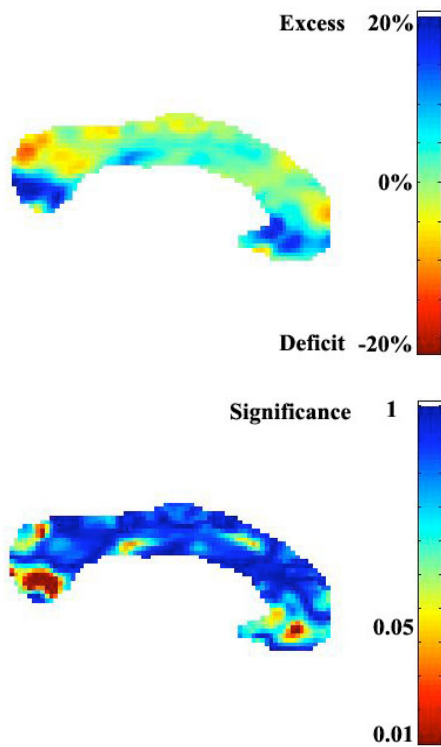


Figure 4 : Relative differences for the corpus callosum of deaf versus hearing individuals



Chapitre III
Discussion générale

Le but général de cette thèse était d'explorer les ramifications sous-tendant la réorganisation cérébrale fonctionnelle et morphologique dans les modalités visuelles et auditives chez une population de personnes sourdes profondes congénitales ou prélinguales. Il est certain que la perte d'une modalité sensorielle comme l'audition nous donne accès à un modèle extrêmement intéressant de plasticité développementale. En l'absence quasi totale d'input auditif en provenance des organes périphérique, il est logique de présumer qu'un certain nombre de modifications vont se produire au niveau de l'organisation, des connexions et même de la structure des régions temporales qui traiteraient habituellement les sons en provenance de l'environnement. Les régions cérébrales en charge du traitement du langage et du traitement de l'information visuelle risquent aussi de subir d'importantes modifications fonctionnelles et structurales chez ces personnes. Des personnes qui sont sourdes profondes de naissance ou qui le sont devenues avant l'acquisition de la parole ont participées à cette étude. Des stimulations visuelles plus complexes destinées à activer les voies visuelles dorsales et ventrales leur ont été présentées tout comme d'autres stimuli beaucoup plus simples.

Le premier objectif de cette thèse était d'abord de définir les paramètres de stimulation permettant d'activer nos régions d'intérêts, décrites dans l'étude 1. Ensuite, les deuxième et troisième objectifs de cette thèse visent à vérifier si une réorganisation fonctionnelle (étude 2) et morphologique (étude 3) est présente chez les sourds profonds congénitaux par l'entremise de l'IRM. Dans cette discussion, nous allons procéder par un rappel des hypothèses de recherche pour chacune des trois études, pour ensuite développer les réponses fournies par nos résultats à ces diverses hypothèses, tout en comparant nos propres conclusions aux connaissances déjà établies à partir des études antérieures que l'on retrouve dans la littérature. Lors de notre première étude, nous avons utilisé l'IRMf pour explorer les mécanismes cérébraux responsables du traitement de stimuli de forme définie par le mouvement et de mouvement global en relation avec la dualité/complémentarité des voies dorsales et ventrales dans le traitement de l'information visuelle. Dans la deuxième étude d'imagerie cérébrale fonctionnelle ces mêmes stimulations visuelles activant plusieurs aires visuelles sont réutilisées afin d'investiguer la réorganisation fonctionnelle présente chez une population sourde

profonde dans les lobes occipitaux, responsables du traitement de l'information visuelle, et temporaux, responsables de l'analyse de l'information auditive. Enfin, dans la troisième étude, grâce à la collaboration de chercheurs de l'Université de Californie à Los Angeles (UCLA), nous avons pu déterminer quels changements morphologiques sont présents au niveau des différentes régions cérébrales suite au développement du cerveau, en l'absence de stimulations auditives depuis un très jeune âge et qui accompagnent cette réorganisation intermodale chez les sourds profonds.

La perception d'une forme issue du mouvement ou de la direction du mouvement dans un désordre de points : lorsque le dorsal vient en aide au ventral

Lors de cette expérience, nous avons pu activer les voies visuelles dorsales et ventrales par l'utilisation de stimulations visuelles de haut niveau. Tout d'abord, nous leur avons présenté des stimuli de mouvement global, où les participants devaient indiquer la direction du mouvement malgré différents niveaux de difficulté (100% de cohérence; 30% de cohérence et 0% de cohérence (aucune direction globale)). Par la suite nous avons analysé leurs réponses cérébrales fonctionnelles par l'entremise de l'IRMf aux différents niveaux de difficultés des points en mouvement lorsque comparés aux points statiques. Ces analyses nous ont permis de faire ressortir les régions visuelles impliquées dans l'analyse du mouvement global. D'autre part, dans la seconde partie de cette étude, les participants devaient discriminer une forme définie par le mouvement. La forme était créée par la cohérence du mouvement (déplacement 100% cohérent à l'intérieur de la forme) des points en comparaison avec l'incohérence (0% de cohérence) du mouvement des points autour de la forme.

Nous avons pu vérifier notre hypothèse de départ à savoir si nos deux types de stimuli (GMS et FFM) très semblables au point de vue de leurs caractéristiques psychophysiques allaient présenter un patron d'activation différent. Cette hypothèse suggère que la voie visuelle ventrale ne serait impliquée que lors de l'analyse du stimulus contenant la présence d'une forme, même si celle-ci n'est définie que par le mouvement, sans la présence d'un contour délimité par des indices de luminance. À

notre connaissance, cette étude est la première à comparer l'activité cérébrale provoquée par la présentation de stimuli aussi semblables dans leur composition, mais destinés à activer deux systèmes fort différents, même s'ils sont souvent complémentaires : les voies visuelles dorsales et ventrales. Les stimuli en question sont tous deux composés d'ensemble de points aléatoires, dont 30% se déplacent de manière cohérente dans une direction précise. La seule différence, qui est tout de même très notable, est dans la distribution de ces points cohérents à travers le champ de stimulation. D'un côté, le 30% de points dont le déplacement des points est cohérent se retrouve concentré au centre de la forme, ce qui permet de définir la forme définie par le mouvement. D'un autre côté, lors de la présentation du stimulus de mouvement global, le 30% de cohérence est distribué à la grandeur du champ de stimulation, ce qui permet de percevoir la direction du mouvement, sans qu'il n'y ait perception de forme apparente.

Les résultats d'IRMf de cette expérience ont permis de confirmer notre hypothèse de départ. Dans le but d'isoler les variables de mouvement et de forme, le contraste associé à la présentation des points statiques est soustrait du contraste associé à la présentation des stimuli de forme définie par le mouvement et de mouvement global. Nos résultats montrent effectivement que le stimulus de forme définie par le mouvement active à la fois la voie dorsale, par l'activation du complexe MT+ et la voie ventrale par l'activation du complexe LOC, tandis que dans le cas du mouvement global, il n'y a que le complexe MT+ qui est activé par le stimulus. Wang et ses collaborateurs (1999) ont utilisé des stimuli semblables aux nôtres, mais ils n'ont pas comparé directement le stimulus de forme définie par le mouvement à celui de mouvement global. Donc, dans l'optique de s'assurer qu'il y ait réellement une différence significative entre les stimuli de forme définie par le mouvement et celui de mouvement global, et que cette différence qui semble présente à l'œil nu ne soit pas simplement due à une activation plus étendue du complexe MT+ qui s'étendrait jusqu'aux abords du complexe LOC, nous avons effectué une comparaison supplémentaire. Le contraste associé à la forme définie par le mouvement a été soustrait de celui de mouvement global. Malgré la soustraction du contraste de 30% de cohérence du mouvement global, le complexe LOC demeure activé, confirmant ainsi notre hypothèse voulant que les deux types de stimuli soient analysés

par des systèmes différents. On peut donc établir que même s'il y a un chevauchement substantiel des activations des complexes MT+ et LOC, il reste tout de même qu'une partie du complexe LOC est nécessaire au traitement de la composante de forme d'un stimulus de forme définie par le mouvement.

En ce qui concerne les résultats de la partie de l'étude portant sur les régions impliquées dans le traitement de différents niveaux de cohérence, ceux-ci s'avèrent en partie à l'encontre de nos hypothèses de départ. Nous avons postulé au départ que les stimuli de mouvement global dont les niveaux de cohérence sont les plus élevés devraient être ceux qui activent davantage les aires corticales responsables du traitement du mouvement tels que les complexes MT+. Ces stimuli sont effectivement aptes à activer les régions de la voie visuelle dorsale, incluant le complexe MT+, mais ce sont étonnamment les stimuli dont le niveau de cohérence étaient les plus bas (0% de cohérence et 30% de cohérence) qui se sont avérés les plus efficaces pour activer MT+, dont l'activation était plus étendue lors de ces conditions comparativement à la condition où tous les points se déplaçaient dans une même direction (100% de cohérence).

Ces résultats qui vont à l'encontre de certaines études antérieures (Braddick et al., 2001; Rees et al., 2000) sont toutefois fortement influencés par une demande de capacité attentionnelle accrue. Le complexe MT+, impliqué dans le traitement du mouvement, est reconnu comme étant plus fortement recruté lorsque la tâche implique une plus grande demande attentionnelle (Bavelier et al., 2001; Beauchamp, Cox, & DeYoe, 1997; Treue & Maunsell, 1996). L'effet d'attention sur l'activation de MT, retrouvé dans une étude chez le singe (Seidemann & Newsome, 1999), est cependant beaucoup plus faible. Ils suggèrent que l'effet de l'attention sur l'activation de MT peut dépendre de comment l'attention est dirigée vers un stimulus particulier, ainsi que de la tâche à effectuer pour le participant. Dans notre étude, l'attention était une composante essentielle afin de réussir à discriminer la direction du mouvement lors des conditions de stimuli où le pourcentage de points se rapproche du seuil de perception que l'on avait préétabli chez des participants normaux naïfs (donc non-entraînés à la tâche), se situant autour de 30% de cohérence dans le déplacement des points. Il est donc tout à fait possible que

l'activation plus étendue de MT+ chez nos participants lors des conditions où le niveau de cohérence était de 0% et de 30% soit, au moins en partie, dû à une participation accrue des processus attentionnels lors de ces conditions. En comparaison, lors de la condition de 100% de cohérence, où tous les points se déplaçaient dans la même direction, la direction du mouvement était beaucoup plus facilement perceptible, impliquant par le fait même une moins grande demande attentionnelle pour effectuer la tâche.

Une explication alternative de ces résultats, où les stimuli de cohérence de 0% et 30% sont ceux qui activent optimalement MT+, pourraient aussi impliquer le fait que, chez le singe, les populations de neurones de l'aire MT sont sélectives à la direction du mouvement (Albright, 1984; Britten et al., 1992). Dans le cas du stimulus de mouvement global 100% cohérent, tous les points se déplacent dans la même direction, ce qui ne stimule que les neurones répondant à cette même direction. Dans le cas des stimuli dont les niveaux de cohérence sont respectivement de 30% et 0%, la majorité ou la totalité des points se déplacent dans des directions aléatoires, donc dans toutes les directions possibles, ce qui activerait davantage de neurones répondant spécifiquement aux différentes directions. L'activation plus étendue du complexe MT+ dans ces deux conditions pourrait être reliée à notre choix des stimuli qui n'impliquent pas la même demande attentionnelle, ni ne font appel aux mêmes populations de neurones afin de traiter les différents niveaux de cohérence. Connaissant mieux les voies activées par nos stimuli chez les normaux, nous avons voulu évaluer de quelle façon les individus sourds y répondraient.

Réorganisation cérébrale chez les individus sourds profonds : un impact sur le développement du système visuel, mais non spécifique aux traditionnelles voies dorsale et ventrale

Dans le cadre de cette thèse nous avons tenté d'explorer les répercussions de la surdité sur l'organisation des voies visuelles dorsales et ventrales, de même que l'influence de ces deux voies dans le processus de réorganisation des régions temporales

habituellement en charge de l'analyse de l'information auditive chez les entendants. Pour ce faire, nous avons testé un groupe de personnes sourdes profondes congénitales ou prélinguales par l'entremise de l'IRMf, alors qu'elles devaient effectuer différentes tâches visuelles impliquant la participation des voies visuelles dorsales ou ventrales. Les tâches qu'elles devaient effectuer consistaient d'une part à déterminer la direction du déplacement de point se déplaçant aléatoirement, dont un sous-ensemble ou la totalité des points se déplaçaient dans la même direction (30% ou 100% de cohérence). D'autre part, elles devaient discriminer une forme définie par le mouvement, où la forme en question n'était définie que par la cohérence du déplacement des points à l'intérieur en comparaison avec un déplacement de point dans des directions aléatoires à l'extérieur de la forme en question.

En premier lieu, nous avons effectué les mêmes comparaisons que pour l'étude auprès des entendants afin de vérifier si des différences dans le patron d'activation allaient être retrouvées entre les deux groupes lorsque les composantes de forme et de mouvement sont isolées s'assurant ainsi d'un traitement spécifique aux complexes MT+ et LOC associées respectivement aux voies dorsale et ventrale. Contrairement à ce que laissaient supposer les études précédentes suggérant une réorganisation spécifique aux aires de haut niveau du traitement visuel, particulièrement le long de la voie dorsale, notre étude n'a pas démontré ce même type de différences entre le groupe de sourds et d'entendants. Les régions activées par les stimuli de mouvement global et de forme définie par le mouvement sont principalement les mêmes chez les 2 groupes de participants.

Cependant, lorsque tous ces stimuli, comprenant le stimulus de points statiques ne sont comparés qu'au niveau de base, c'est-à-dire l'écran noir avec seulement le point de fixation au centre de l'écran, on retrouve un tout autre patron d'activation. Chacune de ces différentes stimulations visuelles, active les régions visuelles primaires et de haut niveau comme les complexes MT+ et LOC, mais en plus de ces activations dans les régions visuelles, on constate que les gyrus temporaux supérieurs sont aussi actifs chez les participants sourds, ce qui ne semble pas être le cas chez le groupe d'entendants. Ces résultats semblent suggérer que les régions temporales habituellement dévouées au

traitement de l'information auditive ne se spécialiseraient pas pour le traitement l'information visuelle de haut niveau comme le traitement du mouvement ou de la forme. Nos résultats suggèrent plutôt que ces régions se réorganisent afin de traiter l'information visuelle de manière indifférenciée au type de stimulations visuelles auxquelles elles sont exposées. Ces suppositions semblent être en contradiction avec les études du groupe de Neville, qui suggéraient une réorganisation spécifique aux aires de haut niveau, et particulièrement les régions situées le long de la voie visuelle dorsale (Armstrong et al., 2002; Neville, 1990; Neville et al., 1998). D'autre part, ces résultats semblent corroborer, du moins en partie, ceux de nombre d'autres études (Finney et al., 2001, 2003; Lambertz, Gizewski, de Greiff, & Forsting, 2005; Sadato et al., 2004; Sadato et al., 2005; Shibata et al., 2001). Ce patron de réorganisation indifférenciée chez les sourds nous amène toutefois à explorer davantage quelles sont les régions visuelles à la base de cette réorganisation corticale dans les régions temporales, qui demeure somme toute particulière. Dans le but d'explorer davantage les possibles régions impliquées dans ce processus de plasticité cérébrale chez les sourds, nous avons jugé bon de vérifier quelles différences sont significatives entre les entendants et les sourds pour chacune des stimulations utilisées lors de notre étude.

Pour ce faire, nous avons fait le contraste entre les régions activées par les différents stimuli par rapport au niveau de base (*baseline*) chez le groupe de sourds profonds à celles retrouvées chez les entendants. Cette comparaison a pour but de nous renseigner sur les régions activées chez les sourds qui leur seraient spécifiques quant aux aires recrutées dans le traitement de l'information visuelle. Les résultats de ce contraste entre les groupes de sourds et d'entendants ont permis de constater que deux types de plasticité seraient présents chez les individus sourds congénitaux : une réorganisation intramodale et une réorganisation intermodale. Suite au contraste entre les sourds et les entendants, deux régions corticales demeurent actives dans le groupe de personnes sourdes pour le traitement d'information visuelle. L'une de ces régions est le cortex associatif postérieur, ou le cortex associatif pariéto-temporo-occipital. Il est bien connu que certaines aires cérébrales possèdent la capacité de combiner l'information en provenance des diverses modalités sensorielles et de la traiter comme un tout. Ces

régions sont reconnues comme étant associatives, c'est-à-dire qu'elles ont pour fonction d'associer les informations sensorielles ou motrices en provenance des divers lobes du cerveau et d'effectuer le traitement combiné de ces différents inputs sensoriels, moteurs ou cognitifs. L'autre région est située dans le gyrus temporal supérieur de l'hémisphère droit. Le fait que cette différence ne se retrouve que dans l'hémisphère droit peut s'expliquer de deux manières complémentaires. D'une part, il a été démontré que l'hémisphère droit des individus sourds joue un rôle plus important pour ce qui est du traitement des stimuli visuels de mouvement (Fine, Finney, Boynton, & Dobkins, 2005; Finney et al., 2001, 2003; Sadato et al., 2004; 2005). C'est aussi le cas chez les entendants, puisque la spécialisation du cortex auditif droit pour le traitement d'un mouvement auditif a été démontrée par l'étude de Baumgart, Gaschler-Markefski, Woldorff, Heinze, et Scheich (1999). D'autre part, tous nos participants sourds utilisent le langage des signes de façon naturelle pour communiquer dans leur vie de tous les jours. Des études antérieures d'imagerie cérébrale ont aussi démontré une forte dominance des régions temporales de l'hémisphère gauche pour le traitement du langage des signes (Corina, San Jose-Robertson, Guillemin, High, & Braun, 2003; Emmorey et al., 2002; Nishimura et al., 1999; Petitto, Zatorre, Gauna, Nikelski, Dostie, & Evans, 2000).

Malgré ces différences fonctionnelles au niveau des régions multimodales et auditives, le mystère demeure quant à savoir si ces différences fonctionnelles entre les groupes d'individus sourds et de personnes entendants se répercutent au niveau de la morphologie du cerveau. Dans la perspective d'investiguer si des changements sont aussi présents au niveau structural, il est donc nécessaire d'effectuer une autre étude nous permettant d'élucider cette dernière hypothèse.

Changement Fonctionnel = Changement Structural?

La troisième étude de cette thèse porte sur les répercussions d'une privation auditive depuis la période périnatale sur l'organisation des différentes régions corticales chez des adultes sourds profonds. On connaît la capacité que possède le cerveau humain de

modifier ses fonctions en lien avec les expériences auxquelles il est confronté. On cherche ici à déterminer dans quelles mesures ces changements impliqueront une modification ou une réorganisation au niveau structural. Dans le chapitre précédent nous avons investigué les conséquences d'une privation sensorielle, en l'occurrence l'absence d'inputs auditifs chez les individus sourds profonds congénitaux ou prélinguaux, sur l'organisation fonctionnelle des lobes temporaux et occipitaux en charge du traitement de l'information auditive et visuelle. Bien que nous ayons contribué à amasser de nouvelles données sur ce sujet, la question des modifications structurales, conséquence directe de la surdit , est quant   elle demeur e sans r ponse, d'o  l'int r t d'effectuer cette troisi me  tude.

Nul int r t de r p ter les diff rentes manifestations d'une privation sensorielle sur l'organisation fonctionnelle, car nous sommes conscients que l'aire corticale sera soumise   d'importantes modifications et sera recrut e afin de remplir de nouvelles fonctions que celles auxquelles elle  tait pr alablement destin e. De nombreuses  tudes qui ont d j   t  pr sent es pr c demment nous donnent plusieurs exemples de ce m canisme de compensation au niveau fonctionnel. Cependant, il existe beaucoup moins d' tudes qui se sont pench es sur les changements structuraux associ s   l'absence de stimulation en provenance d'une modalit  sensorielle sp cifique, en l'occurrence l'absence d'aff rences auditives dans le cadre de cette th se. Quelques  tudes se sont toutefois attard es   l' tude des ces modifications structurales chez une population de personnes sourdes profondes. Elles ont principalement explor  les diff rences morphom triques   l'int rieur des r gions temporeales auditives, dont les gyrus de Heschl et le planum temporal. Leurs r sultats ne montrent pas de diff rences significatives au niveau du volume de ces r gions respectives. Cependant, au niveau du ratio mati re blanche/mati re grise dans les gyrus temporaux sup rieurs, on retrouve une repr sentation de mati re blanche moins  lev e chez les individus sourds, sugg rant un usage moins prononc  de ces r gions chez cette population (Emmorey et al., 2003; Penhume et al., 2003; Shibata et al., 2007).

Dans le cadre de la présente étude, nous avons utilisé une nouvelle technique, le “*tensor-based morphometry*” (TBM) afin d’examiner les différences morphologiques entre un groupe de 14 individus sourds profonds congénitaux ou prélinguaux et un groupe de 16 individus entendants. L’avantage de l’utilisation de cette technique, c’est qu’elle ne se restreint pas à des régions d’intérêt, comme le cortex temporal. Nous pouvons donc explorer le cerveau en entier à la recherche d’anormalités ou de modifications structurales possibles.

A priori, en tenant compte des régions qui pourraient être affectées par l’absence d’inputs auditifs, nos hypothèses de départ nous amenaient à s’attendre à certaines modifications structurales des régions temporales responsables du traitement de l’information sonore. L’utilisation d’un langage signé comme langue principale de communication risque fortement d’influencer le développement de certaines régions corticales chez les individus sourds profonds. Puisque le langage des signes implique des mécanismes fondamentalement différents de celui de la parole, autant au point de vue du traitement du langage que de la production motrice de celui-ci, il est logique de proposer que les régions responsables du traitement et de la production du langage puissent être modifiées chez les personnes sourdes comparativement aux entendants. Ainsi, nous nous attendions à une hypertrophie de ces régions, reflétant peut-être le recrutement de ces aires pour le traitement de nouvelles informations. Enfin, nous espérions retrouver des différences dans les régions corticales associatives responsables, entre autres, de l’intégration sensori-motrice, tel que le cortex associatif pariéto-temporo-occipital.

Nos analyses nous ont permis de visualiser qu’un grand nombre de régions corticales présentent des différences morphométriques significatives chez les participants sourds comparativement aux participants entendants. Ces différences peuvent même atteindre jusqu’à 20% dans certaines régions du cerveau. On remarque une hypertrophie de matière blanche dans les régions corticales qui ne traitent pas nécessairement l’information auditive, dont certaines régions du lobe frontal. Cette augmentation de volume dans certaines régions du lobe frontal comme le cortex préfrontal, les gyrus frontaux inférieur, médial et supérieur nous est apparue à prime abord comme étant

plutôt non conventionnelle. À posteriori, cette augmentation de volume peut être la conséquence des changements se produisant dans la vie de tous les jours chez les personnes sourdes profondes. Chez les individus sourds, on peut supposer que ces régions se doivent de procéder au traitement de fonctions supplémentaires, surtout celles impliquées dans le traitement du langage. En plus de décoder et d'analyser les expressions faciales et labiales qui sont très caractéristiques du langage des signes chez les sourds, ils doivent aussi percevoir et traiter des mouvements des deux mains dont la subtilité des gestes est primordiale. En effet, deux signes qui pourraient nous sembler relativement semblables impliquent souvent des différences majeures auprès des personnes sourdes communiquant grâce à un langage signé, tout comme c'était le cas chez les participants de notre étude. Conséquemment, nos résultats montrent une augmentation significative du volume de l'aire de Broca. Cette région est d'ailleurs bien connue pour être impliquée dans le traitement du langage, son intégration et la formation des phrases. Ces processus sont fort probablement différents chez les personnes sourdes en raison des différences majeures entre le langage parlé et le langage signé. Des études antérieures ont déjà montré que chez les personnes utilisant le langage des signes, l'aire de Broca est activée lors de la présentation de phrases parlées ou signées (Fine et al., 2005; Neville et al., 1998; Nishimura et al., 1999; Sadato et al., 2005). Il est aussi fort probable que l'utilisation combinée du langage des signes et de la lecture labiale chez les individus sourds profonds risque de modifier l'organisation fonctionnelle et structurale de l'aire de Broca.

D'ailleurs, le modèle de Wernicke-Geschwind montre que le langage est impliqué dans un grand réseau qui implique la participation de plusieurs régions corticales. Même si ce modèle semble maintenant obsolète, et a été remplacé par des systèmes de traitement (des systèmes d'implémentation, de médiation et de conceptualisation du langage) plutôt qu'un réseau spécifique, il demeure que le langage implique la participation de nombreuses régions cérébrales situées dans les régions pariétales, temporales et frontales, comprenant entre autres les cortex d'association. Chez les individus sourds utilisant le langage des signes comme langue première de communication, nous pouvons supposer qu'un système ou réseau cortical semblable serait aussi sollicité et impliquerait

la participation de ces nombreuses régions corticales. Les signes doivent être analysés par les régions visuelles primaires, pour être ensuite acheminés vers les aires visuelles de traitement de haut-niveau, incluant le cortex associatif pariéto-temporo-occipital. Il est aussi certain que les aires de Wernicke et de Broca sont impliquées pour que la représentation visuelle soit interprétée afin d'en décrypter le sens dans le but de générer le signe qui fera office de réponse. Enfin, l'aire motrice est aussi recrutée dans ce processus afin de produire la réponse motrice qu'est le signe en question (Damasio, Tranel, Grabowski, Adolphs, & Damasio, 2004). Les résultats de notre étude indiquent que les régions impliquées dans le langage semblent être hypertrophiées pour la plupart, même si le seuil de signification n'est pas atteint pour toutes ces régions.

Il a été aussi démontré que le cortex préfrontal est impliqué dans les fonctions -motrices et perceptuelles, ainsi que dans la mémoire de travail (Bruce, Desimone, & Gross, 1981). De plus, le lobe frontal est le berceau des aires associatives antérieures, situées principalement dans le cortex préfrontal et qui sont impliquées dans l'intégration motrice multimodale, incluant la planification motrice des mouvements, la production du langage et le jugement. Donc chez les personnes sourdes, il est possible que les neurones constituant cette région soient utilisés afin d'emmagasiner et traiter une charge accrue d'information dans la mémoire de travail dans le but de produire la réponse motrice appropriée. Surtout qu'avec l'utilisation d'un langage signé, les sourds doivent maintenir un surplus d'informations visuelles dans la mémoire de travail afin de garder à l'esprit le message de son ou ses interlocuteurs et de produire les signes qui lui permettront de passer son propre message en réponse à l'information visuelle reçue au préalable. Romanski, Tian, Fritz, Mishkin, Goldman-Rakic et Rauschecker (1999) ont souligné la présence des modalités visuelles et auditives dans les aires d'association antérieure du lobe frontal. Ces afférences sensorielles proviendraient d'une part des lobes pariétal et occipital, donc des régions visuelles, et d'autre part du lobe temporal, donc des régions principalement auditives. En l'absence de compétition en provenance de la modalité auditive, il est donc tout à fait possible que ces cellules soient prises en charge afin de permettre le traitement de l'information supplémentaire en provenance des autres modalités sensorielles et motrices. Il demeure que ces hypothèses relèvent

principalement de présomptions et il serait intéressant, lors de futures recherches, d'investiguer davantage les ramifications fonctionnelles de ces changements structuraux dans ces régions du lobe frontal. Nous pourrions ainsi nous assurer que l'augmentation de matière blanche dans cette région est réellement reliée à une utilisation accrue des aires d'intégration multisensorielle et de l'aire de Broca chez les individus sourds profonds.

Nos hypothèses de départ postulaient aussi que nous nous attendions à trouver des différences structurales dans les lobes temporaux entre les groupes de personnes sourdes et celui des entendants. Nos résultats ont montré une tendance vers de plus grands lobes temporaux, en raison des différentes régions hypertrophiées situées dans ces lobes. On a aussi constaté une diminution de la matière blanche dans le gyrus temporal supérieur, ce qui va dans le même sens que les études antérieures (Emmorey et al., 2003; Shibata, 2007). Au départ, il aurait été logique de s'attendre à une atrophie des régions temporales en raison de la quasi-absence de stimulations auditives vers les neurones des régions temporales. Il est certain que la diminution de matière blanche dans le gyrus temporal supérieur va en ce sens. Cependant nous avons aussi enregistré de nombreuses augmentations de volume dans d'autres régions des lobes temporaux qui n'ont pas été rapportées par les autres études antérieures sur les changements morphologiques entre les sourds et les entendants. Plusieurs facteurs pourraient expliquer en partie cette hypertrophie de ces régions du cortex temporal. Tout d'abord, il semble que les neurones des régions temporales pourraient se réorganiser afin de traiter de l'information des autres modalités sensorielles comme la vision ou la somesthésie. Nous avons d'ailleurs déjà démontré ce point en ce qui a trait à la vision dans le deuxième article de la thèse où des régions temporales de l'hémisphère droit montraient une plus grande activation chez les sourds que chez les entendants pour toutes les stimulations visuelles utilisées dans notre étude. Nous avons aussi constaté des activations dans les lobes temporaux des deux hémisphères, mais plus particulièrement des gyrus temporaux supérieurs pour ces mêmes stimulations lors de l'analyse des régions activées chez le groupe de sourds. Pour ce qui est de l'hémisphère gauche, des études ont déjà souligné la préférence de celui-ci pour le traitement du langage et même pour la préservation de sa fonction auditive,

comme le rapportent les études sur les implants cochléaires (Green, Julyan, Hasting, & Ramsden, 2005; Nishimura et al., 2000; Okasawa et al., 1996). Il est donc possible que les régions temporales responsables du traitement et de l'analyse des diverses composantes du langage préservent leur fonction d'origine et qu'elles soient même sollicitées afin de remplir des fonctions supplémentaires auxquelles elles n'étaient pas préalablement destinées, comme le traitement d'un langage signé.

Dans le cadre de cette étude, nous avons également exploré les changements potentiels au niveau du corps calleux, la structure permettant la communication entre les deux hémisphères. Nous avons constaté que des régions, situées dans le splénium du corps calleux, montraient une hypertrophie allant jusqu'à 20% chez le groupe de sourds comparativement aux entendants. Ces différences ne rencontrent pas le seuil de signification qui est toutefois beaucoup plus sévère pour les analyses sur les régions d'intérêt. Des études ont d'ailleurs montré que la partie antérieure du corps calleux contient, entre autres, les fibres qui connectent les structures auditives et d'intégration visuo-spatiales des deux hémisphères (Cipolloni & Pandya, 1985; Hofer & Frahm, 2006; Pandya, Karol, & Heilbronn, 1971; Pandya & Seltzer, 1982a, 1982b; Seltzer & Pandya, 1984; Zarei, Johansen-Berg, Smith, Ciccarelli, Thompson, & Matthews, 2006). Nous nous proposons d'expliquer cette possible hypertrophie par l'éventuelle nécessité d'une communication accrue entre les deux hémisphères pour procéder à l'analyse de l'information visuelle. Cette amélioration des transferts d'informations visuelles entre les deux hémisphères pourrait s'effectuer par une myélinisation accrue des fibres qui traversent le corps calleux. De plus, nous avons remarqué que ces régions visuo-spatiales étaient aussi plus larges dans les analyses sur le cerveau entier.

Limites générales de la présente thèse

Plusieurs caractéristiques de la présente thèse limitent la portée des résultats obtenus. De façon générale, la taille de l'échantillon, le protocole de présentation des stimuli et l'absence d'un stimulus de forme constituent les limites les plus importantes qui seront abordées dans la prochaine section.

Taille de l'échantillon

Une des limites de la présente thèse concerne la petite taille de l'échantillon. En effet, il s'est avéré difficile de recruter un nombre plus élevé de participants sourds profonds congénitaux ou prélinguaux pour participer à cette étude. Nous avons poursuivi le recrutement sur près de deux ans pour obtenir seulement 16 participants, et ce malgré de nombreuses tentatives de recrutement qui se sont souvent révélées infructueuses. Cette limite importante rend moins précises les inférences et généralisations effectuées à partir des résultats obtenus. D'autres études s'avèrent donc nécessaires avec un plus grand nombre de participants afin de confirmer ou non la portée de ces résultats.

Le protocole de présentation des stimuli

Dans ce cas-ci, il s'agit à la fois d'une force et d'une limite des deux premières études. Afin de diminuer l'impact du bruit du scanner d'IRMf sur l'activation du cortex auditif, nous avons utilisé un intervalle entre les prises de volume (*whole brain scan*) de 10 secondes. Nous avons donc présenté un seul stimulus par tranche de 10 secondes. Ce protocole avait pour objectif de s'assurer que la réponse hémodynamique du cortex auditif soit de retour au niveau de base lors de l'enregistrement du prochain volume (Belin, Zatorre, Hoge, Evans, & Pike, 1999). Ainsi, nous pouvions nous assurer de minimiser l'interférence reliée au bruit du scanner chez les participants entendants et même chez les participants sourds qui ressentent quand même les vibrations malgré leur surdité. Cependant, l'utilisation de ce protocole comporte aussi ses désavantages, puisqu'il a limité de beaucoup le nombre de stimulations pour chacune des conditions. En effet, au lieu de pouvoir projeter entre 15-25 stimulations par minute, nous avons dû

nous restreindre à 6 stimulations par minute. En raison du nombre limité de volumes enregistrés pour chaque condition (20 volumes), il est certain que nos activations n'étaient pas aussi robustes qu'elles auraient pu l'être avec un nombre plus important de volumes pour chaque condition. Il est aussi possible que l'on fasse une erreur de type II en ratant des activations qui auraient dû être présentes avec un plus grand échantillon de volumes.

L'absence d'un stimulus de forme définie par la luminance

Lors des deux premières études, et particulièrement celle auprès des individus entendants, l'objectif de l'étude était d'explorer les voies visuelles dorsale et ventrale en lien avec une stimulation de forme définie par le mouvement. Nous avons donc utilisé un stimulus de forme définie par le mouvement afin d'activer les deux voies visuelles. Nous avons aussi utilisé un stimulus de mouvement global dans le but d'isoler la composante de mouvement. Cependant, nous n'avons utilisé aucun stimulus de forme définie par la luminance, ce qui nous aurait permis d'isoler la composante de forme. Ainsi nos conclusions, quant à proposer que la réorganisation chez les individus sourds soit la même peu importe le type de stimulation utilisée, doivent être prise avec circonspection. La présence d'un stimulus de forme définie par la luminance (immobile) nous aurait permis d'étoffer nos conclusions. Dans le cas de notre étude, le seul stimulus qui ne comportait pas de composante de mouvement était le stimulus neutre, c'est-à-dire la présentation des points statiques. Puisque tous les autres stimuli étaient composés de points en mouvement, il est même possible que l'influence résiduelle du mouvement, ou à tout le moins de la composante spatiale du stimulus ait eu un effet sur l'activation associée au stimulus neutre.

Conclusion générale

Les personnes sourdes doivent s'adapter à l'absence d'informations auditives et se reposer sur les autres modalités, de même qu'à un autre mode de communication pour fonctionner dans la vie de tous les jours. Plusieurs études suggèrent qu'une compensation fonctionnelle et structurale puisse avoir lieu au niveau des modalités résiduelles et dans la modalité privée de ses afférences habituelles. Le cerveau pourrait s'adapter à l'absence d'audition et recruter à d'autres fins les aires normalement attribuées à cette modalité.

L'objectif de la présente thèse était d'étudier cette plasticité cérébrale chez les personnes sourdes. À l'aide de techniques d'imagerie cérébrale, nous nous sommes intéressés à cette question en tentant de mieux comprendre ces deux facettes que sont la réorganisation fonctionnelle et structurale.

La première étude présentait les résultats fonctionnels d'une tâche de perception visuelle impliquant des stimuli de haut niveau (mouvement global et forme définie par le mouvement) pour activer les voies visuelles dorsales et ventrales chez des participants entendants. La tâche de mouvement global a activé la région corticale responsable du traitement du mouvement, le complexe MT+. La tâche de forme définie par le mouvement a, quant à elle, activé les deux voies visuelles, par l'activation du complexe MT+, de la voie dorsale et du complexe LO, situé le long de la voie ventrale et responsable du traitement de la forme. Lorsqu'on isole la composante de forme dans la tâche de forme définie par le mouvement, l'activation du complexe LO demeure présente, ce qui confirme la participation de cette région, et par le fait même, de la voie ventrale dans l'analyse d'une forme définie par le mouvement.

La deuxième étude visait à comprendre quelle est l'implication des voies visuelles ventrale et dorsale sur la réorganisation corticale présente chez les personnes sourdes. Nos résultats ont montré que la réorganisation fonctionnelle des personnes sourdes congénitales ou prélinguales ne semble pas spécifique aux aires visuelles de haut niveau situées le long des voies dorsale et ventrale, comme les complexes MT+ et LO. Les régions activées chez les participants sourds suite à la présentation des stimuli de forme

définie par le mouvement et de mouvement global sont sensiblement les mêmes que chez les participants entendants lorsque l'on isole les composantes de forme et de mouvement des stimuli. Nos résultats laissent plutôt croire que les régions temporales auditives chez les participants sourds sont recrutées pour traiter de l'information visuelle, peu importe le type de stimulations visuelles en question. Cette réorganisation chez cette population ne serait pas limitée aux régions visuelles de traitement de haut niveau. Lorsque l'on compare les groupes de personnes sourdes à celui des entendants, on remarque que des régions temporales et associatives entre les modalités visuelles et auditives ressortent comme étant davantage actives chez les sourds que chez les entendants. Pour les personnes privées d'audition depuis un très jeune âge, les plasticités intermodale et intramodale semblent toutes deux être impliquées dans le processus de réorganisation chez ces individus.

La troisième étude analysait quelles sont les régions qui présentent une différence structurale chez les participants sourds comparativement aux participants entendants. Cette étude est d'ailleurs la première, à notre connaissance, à ne pas se restreindre aux régions exclusivement auditives. Nous avons exploré le cerveau en entier dans le but de déterminer quelles sont les régions qui présentent des différences de volume entre nos deux groupes de participants, que ces régions soient auditives ou non-auditives. Effectivement, nos résultats ont montré que de nombreuses régions corticales présentent des différences majeures chez nos participants sourds. Ces différences structurales ne se limitent pas au cortex temporal, mais s'étendent à d'autres régions, en particulier dans les lobes frontaux, dont l'aire de Broca. On remarque aussi que les régions impliquées dans le traitement et la production du langage semblent aussi présenter des modifications structurales chez les individus sourds, probablement en raison de l'utilisation d'un langage signé. De plus, on remarque que les parties du corps calleux reliant les régions auditives présentent aussi des différences de volume suggérant une réduction de la communication interhémisphérique entre les régions temporales auditives.

En somme, les résultats de la présente thèse suggèrent que plusieurs types de réorganisations prennent place chez des individus sourds profonds congénitaux ou

prélinguaux. On remarque des régions réorganisées au niveau structural ainsi qu'au niveau fonctionnel. Concernant la plasticité fonctionnelle, deux types de plasticité semblent être à l'œuvre : intermodale et intramodale. Malgré la présence de ces postulats, notre étude soulève plusieurs interrogations en ce qui a trait aux processus à la base de ces réorganisations structurales et fonctionnelles. Des études ultérieures seront aussi nécessaires afin d'établir s'il y a corrélation entre les modifications structurales et la fonctionnalité des régions dont le volume est différent chez les individus sourds par rapport aux entendants. Il serait aussi intéressant d'explorer davantage les répercussions de la réorganisation intermodale dans les régions temporelles de l'hémisphère droit qui seraient recrutées afin de traiter de l'information visuelle. Est-ce que cette réorganisation de régions auditives qui traitent maintenant de l'information visuelle pourrait interférer avec une implantation cochléaire fructueuse et efficace? On sait que la perception auditive des sons et du langage chez les utilisateurs d'implant va dépendre largement de la réponse du cortex auditif au signal envoyé par l'implant (Tyler & Summerfield, 1996). Giraud, Price, Graham, Truly et Frackowiak (2001) ont aussi montré que les changements à l'intérieur du cortex causés par la surdité vont avoir une implication importante sur l'effectivité de l'implant cochléaire et son intégration en tant qu'outil de communication. Dans une autre étude, Doucet, Bergeron, Lassonde, Ferron et Lepore (2006) ont montré d'importants changements au niveau de la distribution de l'activité électrique du cerveau des utilisateurs d'implant performants par rapport aux utilisateurs d'implant non-performants. Leurs résultats les portent à suggérer que les utilisateurs d'implant non-performants présenteraient une réorganisation intermodale prépondérante, tandis que la réorganisation chez les utilisateurs d'implant cochléaire performants s'établirait davantage au niveau intramodal. Il serait donc fort informatif de mesurer l'étendue des modifications structurales et fonctionnelles, ainsi que le type de plasticité (intermodale ou intramodale) chez les personnes sourdes avant l'implantation, afin d'évaluer les répercussions de ces différentes variables sur l'efficacité de l'implantation.

Pour revenir à l'hypothèse de William James quant à savoir si on peut « entendre l'éclair et voir le tonnerre ». La présente thèse permet de constater qu'à défaut d'entendre

l'éclair, le cortex auditif des personnes sourdes peut à tout le moins participer à l'interprétation de l'information visuelle. À quel point, cette participation peut-elle se traduire au niveau comportemental? Pour répondre à cette question, nous aurons besoin d'explorer davantage ce formidable phénomène qu'est la plasticité et comment elle peut s'appliquer dans la vie de tous les jours des personnes sourdes.

Références bibliographiques

- Aglioti, S., Bonazzi, A., & Cortese, F. (1994). Phantom lower limb as perceptual marker of neural plasticity in the mature human brain. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*, 255, 273-278.
- Ahlfors, S.P., Simpson, G.V., Dale, A.M., Belliveau, J.W., Liu, A.K., Korvenoja, A., et al. (1999). Spatiotemporal activity of cortical network for processing visual motion revealed by MEG and fMRI. *The Journal of Neurophysiology*, 82, 2545-2555.
- Albright, T.D. (1984). Direction and orientation selectivity of neurons in visual area MT of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 6, 1106-1130.
- Angelucci, A., Clasca, F., & Sur, M. (1998). Brainstem inputs to the ferret medial geniculate nucleus and the effect of early deafferentation on novel retinal projections to the auditory thalamus. *The Journal of Comparative Neurology*, 400, 417-439.
- Armstrong, B.A., Neville, H.J., Hillyard, S.A., & Mitchell, T.V. (2002). Auditory deprivation affects processing of motion, but not color. *Cognitive Brain Research*, 14, 422-434.
- Bach-Y-Rita, P. (1964). Convergent and long latency unit responses in the reticular formation of the cat. *Experimental Neurology*, 9, 327-344.
- Bach-Y-Rita, P. (1990). Brain plasticity as a basis for recovery of function in humans. *Neuropsychologia*, 28, 547-554.
- Barnes, C.L., & Pandya, D.N. (1992). Efferent cortical connections of multimodal cortex of the superior temporal sulcus in the rhesus monkey. *The Journal of Comparative Neurology*, 318, 222-244.
- Baumgart, F., Gaschler-Markefski, B., Woldorff, M.G., Heinze, H.J., & Scheich, H. (1999). A movement-sensitive area in auditory cortex [letter]. *Nature*, 400, 724-726.
- Bavelier, D., Brozinsky, C., Tomann, A., Mitchell, T., Neville, H., & Liu, G. (2001). Impact of early deafness and early exposure to sign language on the cerebral organization for motion processing. *The Journal of Neuroscience*, 21, 8931-8942.
- Bavelier, D., Tomann, A., Hutton, C., Mitchell, T., Corina, D., Liu, G., et al. (2000). Visual attention to the periphery is enhanced in congenitally deaf individuals. *The Journal of Neuroscience*, 20, 1-6.

- Baylis, G.C., Rolls, E.T., & Leonard, C.M. (1987). Functional subdivisions of the temporal lobe neocortex. *The Journal of Neuroscience*, 7, 330-342.
- Beauchamp, M., Cox, R., & DeYoe, E. (1997). Graded effects of spatial and featural attention on human area MT and associated motion processing areas. *The Journal of Neuroscience*, 78, 516-520.
- Belin, P., Zatorre, R.J., Hoge, R., Evans, A.C., & Pike, B. (1999). Event-related FMRI of the auditory cortex. *Neuroimage*, 10, 417-429.
- Braddick, O.J., O'Brien, J.M.D., Wattam-Bell, J., Atkinson, J., Hartley, T., & Turner, R. (2001). Brain areas sensitive to coherent visual motion. *Perception*, 30, 61-72.
- Braddick, O.J., O'Brien, J.M.D., Wattam-Bell, J., Atkinson, J., & Turner, R. (2000). Form and motion coherence activate independent, but non dorsal/ventral segregated networks in the human brain. *Current Biology*, 10, 731-734.
- Brenner, F., Schlack, A., Shah, J.N., Zafiris, O., Kubischik, M., Hoffmann, K-P., et al. (2001). Polymodal motion processing in posterior parietal and premotor cortex: a human fMRI study strongly implies equivalencies between humans and monkeys. *Neuron*, 29, 287-296.
- Britten, K.H., Newsome, W.T., & Saunders, R.C. (1992). Effects of inferotemporal cortex lesions on form-from-motion discrimination in monkeys. *Experimental Brain Research*, 88, 292-302.
- Bronchti, G., Heil, P., Scheich, H., & Wollberg, Z. (1989). Auditory pathway and auditory activation of primary visual targets in blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*): I. 2-deoxyglucose study of subcortical centers. *The Journal of Comparative Neurology*, 284, 253-274.
- Bruce, C., Desimone, R., & Gross, C.G. (1981). Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 46, 369-84.
- Bruce C.J., Desimone R., & Gross C.G. (1986). Both striate cortex and superior colliculus contribute to visual properties of neurons in superior temporal polysensory area of macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 55, 1057-1075.
- Buonomano, D.V., & Merzenich, M.M. (1998). Cortical plasticity: from synapses to maps. *Annual Review of Neurosciences*, 21, 149-186.
- Chawla, D., Buechel, C., Edwards, R., Howseman, A., Joseph, O., Ashburner, J., et al. (1999). Speed-Dependent responses in V5: A replication study. *Neuroimage*, 9, 508-515.

- Cipolloni, P.B., & Pandya, D.N. (1985). Topography and trajectories of commissural fibers of the superior temporal region in the rhesus monkey. *Experimental Brain Research*, *57*, 381-389.
- Clarke, S., & Innocenti, G.M. (1986). Organization of immature intrahemispheric connections. *The Journal of Comparative Neurology*, *251*, 1-22.
- Corina, D.P., San Jose-Robertson, L., Guillemin, A. High, J., & Braun, A.R. (2003). Language lateralization in a bimanual language. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *15*, 718-730.
- Cowan, W.M., Fawcett, J.W., O'Leary, D.D.M., & Stanfield, B.B. (1984). Regressive events in neurogenesis. *Science*, *225*, 1258-1265.
- Damasio, H., Tranel, D., Grabowski, T., Adolphs, R., & Damasio, A. (2004). Neural systems behind word and concept retrieval. *Cognition*, *92*, 179-229.
- Davis, K.D., Kiss, Z.H.T., Luo, L., Tasker, D.R., Lozano, A.M., & Dostrovsky, J.O. (1998). Phantom sensations generated by thalamic microstimulation. *Nature*, *391*, 385-388.
- Dehay, C., Bullier, J., & Kennedy, H. (1984). Transient projections from the frontoparietal and temporal cortex to areas 17, 18 and 19 in the kitten. *Experimental Brain Research*, *57*, 208-212.
- Dehay, C., Kennedy, H., & Bullier, J. (1988). Characterization of transient cortical projections from auditory, somatosensory, and motor cortices to visual areas 17, 18, and 19 in the kitten. *The Journal of Comparative Neurology*, *272*, 68-89.
- Doetsch, G.S. (1997). Progressive changes in cutaneous trigger zones for sensation referred to a phantom hand : a case report and review with implications for cortical reorganization. *Somatosensory and Motor Research*, *14*, 6-16.
- Doron, N., & Wollberg, Z. (1994). Cross-modal neuroplasticity in the blind mole rat *Spalax ehrenbergi*: a WGA-HRP tracing study. *Neuroreport*, *5*, 2697-2701.
- Doucet, M.E., Bergeron, F., Lassonde, M., Ferron, P., & Lepore, F. (2006). Cross-modal reorganization and speech perception in cochlear implant users. *Brain*, *129*, 3376-83.
- Dreher, B., Thong, I.G., Shameem, N., & McCall, M.J. (1985). Development of cortical afferents and cortico-tectal efferents of the mammalian (rat) primary visual cortex. *Australian and New Zealand journal of Ophthalmology*, *13*, 251-261.
- Dumoulin, S.O., Bittar, R.G., Kabani, N.J., Baker Jr, C.L., Le Goualher, G., Pike, G.B., et al. (2000). *Cerebral Cortex*, *10*, 454-463.

- Emmorey, K., Allen, J.S., Bruss, J., Schenker, N., & Damasio, H. (2003). A morphometric analysis of auditory brain regions in congenitally deaf adults. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *100*, 10049-10054.
- Emmorey, K., Damasio, H., McCullough, S., Grabovski, T., Ponto, L.L.B., Hichwa, R.D., et al. (2002). Neural systems underlying spatial language in American Sign Language. *Neuroimage*, *17*, 812-824.
- Falchier, A., Clavagnier, S., Barone, P., & Kennedy, H. (2002). Anatomical evidence of multimodal integration in primate striate cortex. *The Journal of Neuroscience*, *22*, 5749-5759.
- Fine, I., Finney, E.M., Boynton, G.M., & Dobkins, K.R. (2005). Comparing the effects of auditory deprivation and sign language within the auditory and visual cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *17*, 1621-1637.
- Finney, E.M., Fine, I., & Dobkins, K.R. (2001). Visual stimuli activate auditory cortex in the deaf. *Nature Neuroscience*, *4*, 1171-1173.
- Finney, E.M., Clementz, B.A., Hickok, G., & Dobkins, K.R. (2003). Visual stimuli activate auditory cortex in deaf subjects: evidence from MEG. *Neuroreport*, *14*, 1425-1427.
- Frost, D.O. & Metin, C. (1985). Induction of functional retinal projections to the somatosensory system. *Nature*, *317*, 162-164.
- Giraud A.L., Price, C.J., Graham, J.M., Trully, E., & Frackowiak, R.S. (2001). Cross-modal plasticity underpins language recovery after cochlear implantation. *Neuron*, *30*, 657-663.
- Goodale, M.A., & Milner, A.D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences*, *15*, 20-25.
- Green, K.M.J., Julyan, P.J., Hasting, D.L., & Ramsden, R.T. (2005). Auditory cortical activation and speech perception in cochlear implant users: Effect of implant experience and duration of deafness. *Hearing Research*, *205*, 184-192.
- Grill-Spector, K., Kourtzi, Z., & Kanwisher, N. (2001). The lateral occipital complex and its role in object recognition. *Vision Research* *41*, 1409-1422.
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Avidan, G., Itzchak, Y., & Malach, R. (1999). Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex. *Neuron* *24*, 187-203.

- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Itzhak, Y., & Malach, R. (1998). Cue-invariant activation in object-related areas of the human occipital lobe. *Neuron* 21, 191-202.
- Grill-Spector, K., & Malach, R. (2004). The human visual cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 649-677.
- Heeger, D.J., Boynton, G.M., Demb, J.B., Seidemann, E., & Newsome, W.T. (1999). Motion opponency in visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, 19, 7162-7174.
- Hikosaka, K., Iwai, E., Saito, H., & Tanaka, K. (1988). Polysensory properties of neurons in the anterior bank of the caudal superior temporal sulcus of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 60, 1615-1637.
- Hofer, S. & Frahm, J. (2006). Topography of the human corpus callosum revisited-comprehensive fiber tractography using diffusion tensor magnetic resonance imaging. *Neuroimage*, 32, 989-994.
- Innocenti, G.M., Berbel, P., & Clarke, S. (1988). Development of projections from auditory to visual areas in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 272, 242-259.
- Innocenti, G.M. & Clarke, S. (1984). Bilateral transitory projection to visual areas from auditory cortex in kittens. *Brain Research*, 316, 143-148.
- Innocenti, G.M. & Frost, D.O. (1980). The postnatal development of visual callosal connections in the absence of visual experience or of the eyes. *Experimental Brain Research*, 39, 365-375.
- Izraeli, R., Koay, G., Lamish, M., Heicklen-Klein, A., Heffner, H.E., & Wollberg, Z. (2002). Cross-modal neuroplasticity in neonatally enucleated hamsters: structure, electrophysiology and behaviour. *European Journal of Neuroscience*, 15, 693-712.
- Kennedy, H., Bullier, J., & Dehay, C. (1989). Transient projection from the superior temporal sulcus to area 17 in the newborn macaque monkey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 86, 8093-8097.
- Knecht, S., Henningsen, H., Hohling, C., Elbert, T., Flor, H., Pantev, C., et al. (1998). Plasticity of plasticity? Change in the pattern of perceptual correlates of reorganization after amputation. *Brain*, 121, 717-724.
- Korte, M. & Rauschecker, J.P. (1993). Auditory spatial tuning of cortical neurons is sharpened in cats with early blindness. *Journal of Neurophysiology*, 70, 1717-1721.
- Lam, K., Kaneoke, Y., Gunji, A., Yamasaki, H., Matsumoto, E., Naito, T., et al. (2000). Magnetic response of human extrastriate cortex in the detection of coherent and incoherent motion. *Neuroscience*, 97, 1-10.

- Lambert, N., Gizewski, E.R., de Greiff, A., & Forsting, M. (2005). Cross-modal plasticity in deaf subjects dependent on the extent of hearing loss. *Cognitive Brain Research*, 25, 884-890.
- Leclerc, C., Saint-Amour, D., Lavoie, M.E., Lassonde, M., & Lepore, F. (2000). Brain functional reorganization in early blind humans revealed by auditory event-related potentials. *Neuroreport*, 11, 545-550.
- Leporé, N., Voss, P., Lepore, F., Chou, Y.Y., Fortin, M., Gougoux, F., et al. (2009). Brain structure changes visualized in early- and late-onset blind subjects. *Neuroimage*, 49, 134-40.
- Lessard, N., Paré, M., Lepore, F., & Lassonde, M. (1998). Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects. *Nature*, 395, 278-280.
- Lewis, J.W. & Van Essen D. (2000). Corticocortical connections of visual, sensorimotor, and multimodal processing areas in the parietal lobe of the macaque monkey. *The Journal of Comparative Neurology*, 428, 112-137.
- MacSweeney, M., Campbell, R., Calvert, G.A., McGuire, P.K., David, A.S., Suckling, J., et al. (2001). Dispersed activation in the left temporal cortex for speech-reading in congenitally deaf people. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 451-457.
- Malach, R., Reppas, J.B., Benson, R.R., Kwong, K.K., Jiang, H., Kennedy, W.A., et al. (1995). Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92, 8135-8139.
- McKeefry, D.J., Watson, J.D.G., Frackowiak, R.S.J., Fong, K., & Zeki, S. (1997). The activity in human areas V1/V2, V3 and V5 during the perception of coherent and incoherent motion. *Neuroimage*, 5, 1-12.
- Merzenich, M. (2000). Seeing the sound zone. *Nature*, 404, 820-821.
- Metin, C. & Frost, D.O. (1989). Visual responses of neurons in somatosensory cortex of hamsters with experimentally induced retinal projections to somatosensory thalamus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 86, 357-361.
- Miller, M.W. & Vogt, B.A. (1984). Direct connections of rat visual cortex with sensory, motor, and association cortices. *Journal of Comparative Neurology*, 226, 184-202.
- Négyessy, L., Gál, V., Farkas, T., & Toldi, J. (2000). Cross-modal plasticity of the corticothalamic circuits in rats enucleated on the first postnatal day. *European Journal of Neurosciences*, 12, 1654-1668.

- Neville, H.J. (1990). Intermodal competition and compensation in development. Evidence from studies of the visual system in congenitally deaf adults. [Review]. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 608, 71-87.
- Neville, H.J., Bavelier, D., Corina, D., Rauschecker, J., Karni, A., Lalwani, A., et al. (1998). Cerebral organization for language in deaf and hearing subjects: Biological constraints and effects of experience. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95, 922-929.
- Neville, H.J., Kutas, M., & Schmidt, A. (1984). Event-related potential studies of cerebral specialization during reading. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 425, 370-376.
- Neville, H.J. & Lawson, D. (1987a). Attention to central and peripheral visual space in a movement detection task: an event-related potential and behavioral study. II. Congenitally deaf adults. *Brain Research*, 405, 268-283.
- Neville, H.J. & Lawson, D. (1987b). Attention to central and peripheral visual space in a movement detection task. Separate effects of auditory deprivation and acquisition of a visual language. *Brain Research*, 405, 284-294.
- Neville, H.J., Schmidt, A., & Kutas, M. (1983). Altered visual-evoked potentials in congenitally deaf adults. *Brain Research*, 266, 127-132.
- Newton J.R., & Sur, M. (2005). Rewiring cortex : functional plasticity of the auditory cortex during development. dans *Plasticity and signal representation in the auditory system*, ed. Syka, J. & Merzenich, M.M. (Springer Science+Business Media, Inc., New-York, NY), 127-137.
- Newton, J.R., Ellsworth, C., Miyakawa, T., Tonegawa, S., & Sur, M. (2004). Acceleration of visually cued conditioned fear through the auditory pathway. *Nature Neuroscience*, 7, 968-973.
- Nishimura, H., Doi, K., Iwaki, T., Hashikawa, K., Oku, N., Teratani, T., et al. (2000). Neural plasticity detected in short- and long-term cochlear implant users using PET. *Neuroreport*, 11, 811-815.
- Nishimura, H., Hashikawa, K., Doi, K., Iwaki, T., Watanabe, Y., Kusuoka, H., et al. (1999). Sign language “heard” in the auditory cortex. *Nature*, 397, 116.
- Noppeney, U., Friston, K.J., & Price, C.J. (2003). Effects of visual deprivation on the organization of the semantic system. *Brain* 126, 1620–1627.
- Okasawa, H., Naito, Y., Yonekura, Y., Sadato, N., Hirano, S., Nishizawa, S., et al. (1996). Cochlear implant efficiency in pre- and postlingually deaf subjects. A study with H₂¹⁵O and PET. *Brain*, 119, 1297-1306.

- Orban, G.A., Dupont, P., De Bruyn, B., Vogels, R., Vandenberghe, R., & Mortelmans, L. (1995). A motion area in human visual cortex. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 92, 993-997.
- Pallas, S.L. (2001). Intrinsic and extrinsic factors that shape neocortical specification. *TRENDS in Neurosciences*, 24, 417-423.
- Pandya, D.N., Karol, E.A., & Heilbronn, D. (1971). The topographical distribution of interhemispheric projections in the corpus callosum of the rhesus monkey. *Brain Research*, 32, 31-43.
- Pandya, D.N. & Seltzer, B. (1982a). Association areas of the cerebral cortex. *TRENDS in Neurosciences*, 5, 386-390.
- Pandya, D.N. & Seltzer, B. (1982b). Intrinsic connections and architectonics of posterior parietal cortex in the rhesus monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 228, 105-116.
- Penhune, V.B., Cismaru, R., Dorsaint-Pierre, R., Petitto, L.-A., & Zatorre, R.J. (2003). The morphometry of auditory cortex in the congenitally deaf measured using MRI. *Neuroimage*, 20, 1215-1225.
- Petitto, L.A., Zatorre, R.J., Gauna, K., Nikelski, E.J., Dostie, D., & Evans, A.C. (2000). Speech-like cerebral activity in profoundly deaf people processing signed languages: Implications for the neural basis of human language. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 97, 13961-13966.
- Purves, D. & Lichtman, J.W. (1980). The elimination of redundant preganglionic innervation to hamster sympathetic ganglion cells in early post-natal life. *Journal of Physiology*, 301, 213-228.
- Rakic, P. (1981). Development of visual centers in the primate brain depends on binocular competition before birth. *Science*, 214, 928-931.
- Ramachandran, V.S. (1993). Behavioral and magnetoencephalographic correlates of plasticity in the adult human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90, 10413-10420.
- Rauschecker, J.P. (1991). Mechanisms of visual plasticity: Hebb synapses, NMDA réceptors, and beyond. *Physiological Reviews*, 71, 587-615.
- Rauschecker, J. P. (1995). Compensatory plasticity and sensory substitution in the cerebral cortex. *Trends of Neurosciences*, 18, 36-43.
- Rauschecker, J. P. (1997). Mechanism of compensatory plasticity in the cerebral cortex. *Brain Plasticity, Advance in neurology*, 73, 137-146.

- Rauschecker, J.P. & Knierpert, U. (1993). Auditory localization behaviour in visually deprived cats. *European Journal of Neuroscience*, 6, 149-160.
- Rauschecker, J.P. & Korte, M. (1993). Auditory compensation for early blindness in cat cerebral cortex. *The Journal of Neuroscience*, 13, 4538-4548.
- Rees, G., Friston, K., & Koch, C. (2000). A direct quantitative relationship between the functional properties of human and macaque V5. *Nature neuroscience*, 3, 716-723.
- Robertson, R.T., Mayers, K.S., Teyler, T.J., Bettinger, L.A., Birch, H., Davis, J.L., et al. (1975). Unit activity in posterior association cortex of cat. *Journal of Neurophysiology*, 38, 780-794.
- Röder, B., Rösler, F., & Neville, H.J. (1999a). Effects of interstimulus interval on auditory event-related potentials in congenitally blind and normally sighted humans. *Neuroscience Letters*, 264, 53-56.
- Röder, B., Teder-Sälajärvi, W., Sterr, A., Rösler, F., Hillyard, S.A., & Neville, H.J. (1999b). Improved auditory spatial tuning in blind humans. *Nature*, 400, 162-166
- Romanski, L.M., Tian, B., Fritz, J., Mishkin, M., Goldman-Rakic, P.S., & Rauschecker, J.P. (1999). Dual streams of auditory afferents target multiple domains in the primate prefrontal cortex. *Nature Neuroscience*, 2, 1131-1136.
- Sadato, N., Okada, T., Honda, M., Matsuki, K.-I., Yoshida, M., Kashikura, K.-I., et al. (2005). Cross-modal integration and plastic changes revealed by lip-movement, random-dot motion and sign languages in the hearing and deaf. *Cerebral Cortex*, 15, 1113-1122.
- Sadato, N., Pascual-Leone, A., Grafman, J., Ibanez, V., Deiber, M.-P., Dold, G., et al. (1996). Activation of the primary visual cortex by Braille reading in blind subjects. *Nature*, 380, 526-528.
- Sadato, N., Yamada, H., Okada, T., Yoshida, M., Hasegawa, T., Matsuki, K.-I., et al. (2004). Age-dependent plasticity in the superior temporal sulcus in deaf humans: a functional MRI study. *BMC Neuroscience*, 5, 56.
- Scalia, F., Grant, A.C., Reyes, M., & Lettvin, J.Y. (1995). Functional properties of regenerated optic axons terminating in the primary olfactory cortex. *Brain Research*, 685, 187-197.
- Schneider G.E. (1973). Early lesions of superior colliculus: factors affecting the formation of abnormal retinal projections. *Brain Behavior and Evolution*, 8, 73-109.

- Schneider, A.S. & Davis, J.L. (1974). Interactions of the evoked responses to visual, somatic, and auditory stimuli in polysensory areas of the cat cortex. *Physiology and Behavior*, *13*, 365-372.
- Schoenfeld, M.A., Woldorff, M., Düzel, E., Scheich, H., Heinze, H.-J., & Mangun, G.R. (2003). Form-from-motion: MEG evidence for time course and processing sequence. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *15*, 157-172.
- Seidemann, E. & Newsome, W.T. (1999). Effect of spatial attention on the responses of area MT neurons. *Journal of Neurophysiology*, *81*, 1783-94.
- Seltzer, B. & Pandya, D.N. (1984). Further observations on parieto-temporal connections in the rhesus monkey. *Experimental Brain Research*, *55*, 301-12.
- Seltzer, B. & Pandya, D.N. (1994). Parietal, temporal, and occipital projections to cortex of the superior temporal sulcus in the rhesus monkey: a retrograde tracer study. *Journal of Comparative Neurology*, *343*, 445-463.
- Sereno, M.I., Dale, A.M., Reppas, J.B., Kwong, K.K., Belliveau, J.W., Brady, T.J., et al. (1995). Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science*, *268*, 889-893.
- Sharma, J., Angelucci, A., & Sur, M. (2000). Induction of visual orientation modules in auditory cortex. *Nature*, *404*, 841-847.
- Shibata, D.K. (2007). Differences in brain structure in deaf persons on MR imaging studied with voxel-based. *American Journal of Neuroradiology*, *28*, 243-249.
- Shibata, D.K., Kwok, E., Zhong, J., Shrier, D., & Numaguchi, Y. (2001). Functional MR Imaging of vision in the deaf. *Academic Radiology*, *8*, 598-604.
- Shimony, J.S., Burton, H., Epstein, A.A., McLaren, D.G., Sun, S.W., & Snyder, A.Z. (2006). Diffusion tensor imaging reveals white matter reorganization in early blind humans. *Cerebral Cortex*, *16*, 1653-61.
- Sur, M., Angelucci, A., & Sharma, J. (1999). Rewiring cortex : the role of patterned activity in development and plasticity of neocortical circuits. *Journal of Neurobiology*, *41*, 33-43.
- Sur, M., Garraghty, P.E., & Roe, A.W. (1988). Experimentally induced visual projections into auditory thalamus and cortex. *Science*, *242*, 1437-1441.
- Sur, M. & Leamey, C.A. (2001). Development and plasticity of cortical areas and networks. *Nature Reviews Neurosciences*, *2*, 251-262.
- Swindale, N.V. (2000). Brain development: Lightning is always seen, thunder always heard. *Current Biology*, *10*, R569-R571.

- Thong, I.G. & Dreher, B. (1987). The development of the corticotectal pathway in the albino rat: transient projections from the visual and motor cortices. *Neurosciences Letters*, *80*, 275-282.
- Tootell, R.B.H., Reppas, J.B., Kwong, K.K., Malach, R., Born, R.T., Brady, T.J., et al. (1995). Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging. *The Journal of Neuroscience*, *15*, 3215-3230.
- Tootell, R.B., Mendola, J.D., Hadjikhani, N.K., Ledden, P.J., Liu, A.K., Reppas, J.B., et al. (1997). Functional analysis of V3A and related areas in human visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, *17*, 7060-7078.
- Treue, S., & Maunsell, J.H.R. (1996). Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature*, *382*, 539-541.
- Tyler, R.S & Summerfield, Q.A. (1996). Cochlear implantation relationships with research on auditory deprivation and acclimatization. *Ear Hear*, *17*, 38-51.
- Ungerleider, L.G. & Haxby, J.V. (1994). "What" and "where" in the human brain. *Current Opinion in Neurobiology*, *4*, 157-165.
- Ungerleider, L.G. & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. dans *Analysis of Visual Behavior*, ed. Ingle, M.A. & Masfield, R.J.W. (MIT Press, Cambridge, MA), 549-586.
- Van Essen, D.C. & Drury, H.A. (1997). Structural and functional analyses of human cerebral cortex using a surface-based atlas. *The Journal of Neuroscience*, *17*, 7079-7102.
- von Melchner, L., Pallas, S., & Sur, M. (2000). Visual behaviour mediated by retinal projections directed to the auditory pathway. *Nature*, *404*, 871-876.
- Wall, J.T., Xu, J., & Wang, X. (2002). Human brain plasticity: an emerging view of the multiple substrates and mechanisms that cause cortical changes and related sensory dysfunctions after injuries of sensory inputs from the body. *Brain Research Reviews*, *39*, 181-215.
- Wandell, B.A. (1999). Computational neuroimaging of human visual cortex. *Annual Review of Neurosciences*, *22*, 145-173.
- Wang, J., Zhou, T., Qiu, M., Du, A., Cai, K., Wang, Z., et al. (1999). Relationship between ventral stream for object vision and dorsal stream for spatial vision: an fMRI + ERP study. *Human Brain Mapping*, *8*, 170-181.
- Watson, J.D.G., Myers, R., Frackowiak, R.S.J., Hajnal, J.V., Woods, R.P., Mazziotta, S.S., et al. (1993). Area V5 of the human brain: Evidence from combined study

using positron emission tomography and magnetic resonance imaging. *Cerebral Cortex*, 3, 79-94.

Weeks, R., Horwitz, B., Aziz-Sultan, A., Tian, B., Wessinger, C.M., Cohen, L.G., et al. (2000). A positron emission tomographic study of auditory localization in the congenitally blind. *The Journal of Neurosciences*, 20, 2664-2672.

Yeterian, E.H. & Pandya, D.N. (1991). Corticothalamic connections of the superior temporal sulcus in rhesus monkeys. *Experimental Brain Research*, 83, 268-284.

Zarei, M., Johansen-Berg, H., Smith, S., Ciccarelli, O., Thompson, A.J., & Matthews, P.M. (2006). Functional anatomy of interhemispheric cortical connections in the human brain. *Journal of Anatomy*, 209, 311-320.