

UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE
Faculté des sciences de l'activité physique
Département de kinanthropologie

L'influence des oscillations en delta sur la sélection d'une action

par
Audrey Hamel-Thibault

Mémoire présenté à la Faculté des sciences de l'activité physique
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences en activité physique

Mai 2016
© Audrey Hamel-Thibault, 2016

UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE
Faculté des sciences de l'activité physique
Département de kinanthropologie

L'influence des oscillations en delta sur la sélection d'une action
Audrey Hamel-Thibault

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Alain Délisle	Président du jury
Pierre-Michel Bernier	Directeur de recherche
Félix Berrigan	Membre interne du jury
Jean-François Lepage	Membre externe du jury

Mémoire accepté le 27 mai 2016.

SOMMAIRE

La capacité de décider parmi plusieurs possibilités d'actions, grâce à l'information sensorielle disponible, est essentielle à un organisme interagissant avec un environnement complexe. Les modèles actuels de sélection d'une action soutiennent que le cerveau traite continuellement l'information sensorielle afin de planifier plusieurs possibilités d'action en parallèle. Dans cette perspective, ces représentations motrices, associées à chaque possibilité d'action, sont en constante compétition entre elles. Afin qu'une alternative puisse être sélectionnée pour le mouvement, une valeur de pondération, intégrant une multitude de facteurs, doit être associée à chacun des plans moteurs afin de venir moduler la compétition. Plusieurs études se sont intéressées aux différents facteurs modulant la sélection de l'action, tels que la disposition de l'environnement, le coût des actions, le niveau de récompense, etc. Par contre, il semble qu'aucune étude n'ait rapporté ce qu'il advient lorsque la valeur de pondération de chacune des actions possibles est identique. Dans ce contexte, quel est l'élément permettant de venir moduler la sélection de l'action? De ce fait, l'objectif principal de mon projet de maîtrise est d'investiguer le facteur permettant au cerveau de sélectionner une action lorsque tous les facteurs rapportés dans la littérature sont contrôlés. De récentes données ont montré que les oscillations corticales lentes dans la bande delta peuvent servir d'instrument de sélection attentionnelle en modulant l'amplitude de la réponse neuronale. Ainsi, les stimuli arrivant dans le cortex pendant une phase en delta de forte excitabilité sont amplifiés, tandis que ceux arrivant lors d'une phase en delta de faible excitabilité sont atténués. Ceci dit, il est possible que la phase en delta dans laquelle se trouve le cerveau au moment d'effectuer la sélection d'une action puisse influencer la décision. Utilisant une tâche de sélection de main, cette étude teste l'hypothèse que la sélection de la main est associée à la phase en delta des ensembles neuronaux codant le mouvement de chacune des mains, lorsque tous les facteurs connus influençant la décision sont contrôlés. L'électroencéphalographie (EEG) fut utilisée afin d'enregistrer les signaux corticaux pendant que les participants effectuaient une tâche de sélection de main dans laquelle ils devaient, à chaque essai, atteindre une cible visuelle aussi rapidement que possible en utilisant la main de leur choix. La tâche fut conçue de

façon à ce que les facteurs spatiaux et biomécaniques soient contrôlés. Ceci fut réalisé en identifiant premièrement, sur une base individuelle, l'emplacement de la cible pour laquelle les mains droite et gauche avaient une probabilité équivalente d'être choisies (point d'égalité subjective, PSE). Ensuite, dans l'expérience principale, les participants effectuaient plusieurs mouvements d'atteinte vers des cibles positionnées près et loin du PSE, toujours avec la main de leur choix. L'utilisation de cinq cibles très près du PSE a permis de collecter de nombreux essais dans lesquels la main droite et la main gauche furent sélectionnées en réponse à un même stimulus visuel. Ceci a ainsi permis d'analyser les signaux des deux cortex dans des conditions d'utilisation de la main droite et gauche, tout en contrôlant pour les autres facteurs pouvant moduler la sélection de la main. Les résultats de cette recherche révèlent que l'hémisphère cortical se trouvant dans la phase la plus excitable en delta (près du pic négatif), lors de l'apparition du stimulus, est associé à la fois à la main qui sera sélectionnée ainsi qu'au temps de réaction. Ces résultats montrent que l'excitabilité corticale momentanée (phase du signal) pourrait agir comme un facteur modulant la sélection d'une action. Dans cette optique, ces données élargissent considérablement les modèles actuels en montrant que la sélection d'une action est en partie déterminée par l'état du cerveau au moment d'effectuer un choix, d'une manière qui est indépendante de toutes les variables de décision connues.

TABLE DES MATIÈRES

MEMBRES DU JURY.....	i
SOMMAIRE.....	ii
LISTE DES FIGURES.....	iv
LISTE DES ABBRÉVIATIONS.....	v
REMERCIEMENTS.....	vi
CHAPITRE 1 - INTRODUCTION.....	1
1.1 Neurones.....	1
1.1.1 Structure neuronale.....	1
1.1.2 Potentiel d'action.....	2
1.1.3 Transmission synaptique.....	3
1.2 Motricité volontaire.....	5
1.2.1 Planification du mouvement.....	5
1.2.2 Exécution du mouvement.....	6
1.3 Prise de décision.....	8
1.3.1 Planification et la sélection de l'action.....	8
1.3.2 Facteurs de la sélection de l'action.....	13
1.4 Problématique/Hypothèse.....	15
1.5 Électroencéphalographie (EEG).....	16
1.5.1 Origine du signal.....	16
1.5.2 Montage de l'EEG.....	17
1.5.3 Analyse temps-fréquence du signal.....	19
1.5.4 Bandes de fréquences.....	21
1.5.5 Phase en delta.....	23
CHAPITRE 2 - METRODOLOGIE ET RÉSULTATS.....	25
2.1 Résumé de l'article.....	26
2.2 Article.....	26
2.3 Méthodes supplémentaires.....	33
2.4 Informations supplémentaires.....	40
CHAPITRE 3 - DISCUSSION.....	42
3.1 Comparaison avec la littérature.....	42
3.2 Forces de l'étude.....	47
3.3 Limites de l'étude et perspectives.....	48
CHAPITRE 4 - CONCLUSION.....	50
RÉFÉRENCES.....	51
ANNEXE A.....	59
ANNEXE B.....	65
ANNEXE C.....	66

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Séquence d'événements au niveau d'une synapse chimique lors de la transmission de l'influx nerveux.	4
Figure 2. Modèle d'« affordance competition hypothesis » s'appliquant dans un contexte d'une prise de décision lors d'un mouvement guidé par la vision.	11
Figure 3. Modèle de prise de décision en situation de pointage en présence de deux cibles en compétition.	14
Figure 4. Décomposition d'un signal lumineux et électrique.	19
Figure 5. Cercle trigonométrique unitaire et tracés des fonctions sinus et cosinus.	61
Figure 6. Représentation de la formule d'Euler au sein du plan complexe.	62
Figure 7. Représentation graphique d'un signal complexe $\cos\phi + i\sin(\phi)$ en fonction du temps t	63
Figure 8. Représentation du signal analytique $\xi(t)$ au sein du plan complexe.	63

LISTE DES ABBRÉVIATIONS

PPS	Potentiel postsynaptique
PPSE	Potentiel postsynaptique excitateur
PPSI	Potentiel postsynaptique inhibiteur
PPC	Cortex pariétal postérieur/ <i>Posterior parietal cortex</i>
PRR	Région pariétale du pointage/ <i>Parietal reach region</i>
PMd	Région dorsale de l'aire prémotrice/ <i>Dorsal premotor area</i>
M1	Cortex moteur primaire/ <i>Primary motor cortex</i>
EEG	Électroencéphalographique/ <i>Electroencephalography</i>
LIP	Aire intrapariétale latérale/ <i>Lateral intraparietal area</i>
mIPS	Partie médiale du sulcus intra-pariétal/ <i>Medial intraparietal sulcus</i>
PMdr	Partie rostrale du cortex prémoteur dorsal/ <i>Rostral part of the dorsal premotor cortex</i>
dmPPC	Partie dorsomédiale du cortex pariétal postérieur/ <i>Dorsomedial posterior parietal cortex</i>
PMdc	Partie caudale du cortex prémoteur dorsal/ <i>Caudal part of the dorsal premotor cortex</i>
FFT	Transformée de Fourier/ <i>Fast Fourier Transform</i>
HT	Transformée de Hilbert/ <i>Hilbert Transform</i>
Filtre FIR	Filtre à réponse impulsionnelle finie/ <i>Finite Impulse Response Filter</i>
iFFT	Transformée de Fourier inverse/ <i>Inverse Fast Fourier Transform</i>
CSD	Densité des sources de courant/ <i>Current Source Density</i>
MUA	Rythme de décharge des neurones/ <i>Multiunit Activity</i>
PM	Cortex prémoteur/ <i>Premotor cortex</i>
PMv	Région dorsale de l'aire prémotrice/ <i>Ventral premotor area</i>
BOLD	Dépendant du niveau d'oxygène sanguin/ <i>Blood oxygen level dependent</i>
LFP	Potentiel de champ local/ <i>Local field potential</i>
ERPs	Potentiels évoqués/ <i>Event-related potentials</i>

REMERCIEMENTS

Une mention toute spéciale à l'intention du Professeur Pierre-Michel Bernier de l'université de Sherbrooke de m'avoir si bien supervisé et donné temps et énergie sans limite à travers un sujet complexe comme l'analyse des oscillations cérébrales. Tu as énormément contribué à ma réussite. Ce fut un plaisir d'avoir eu la chance de travailler avec une personne aussi passionnée pour la recherche et les neurosciences que toi.

J'aimerais aussi remercier François Thénault pour avoir été d'une aide exceptionnelle dans tout ce qui a trait au codage avec le logiciel matlab. Tu es définitivement «The King of Matlab»!

Je remercie aussi tous les membres du laboratoire, Marc Benazet, Benjamin Dufour et Russell Butler, étudiants à la maîtrise, Félix-Antoine Savoie, étudiant au doctorat ainsi que Pierre-Maxime Côté, Cesar Canaveral et Raphaël Hamel, stagiaires de recherche. Un énorme merci pour votre présence, vos folies passagères, vos conseils ainsi que votre aide à toutes les étapes de mon projet. Vous avez vraiment fait une différence et ce fut un énorme plaisir de travailler avec vous.

Merci à ma famille et mes amis pour m'avoir encouragé à persévérer tout au long de mon parcours universitaire. Merci d'avoir été présents et à l'écoute lors des hauts et des bas. Je remercie également ma famille pour leur support financier, sans quoi, je n'aurais pas eu la chance d'explorer différents domaines et de vivre une expérience d'étude incroyable à l'étranger.

J'aimerais de plus remercier mon copain, François Lemoine, qui a été plus que présent tout au long de ma maîtrise. Tes conseils, ton soutien et ton écoute m'ont vraiment aidé à cheminer au cours de ces deux dernières années. Merci d'être aussi authentique et de me soutenir dans tous mes rêves fous. Nous allons l'avoir un jour notre serre!

Et finalement merci à :



UNIVERSITÉ DE
SHERBROOKE

Pour le support de son personnel et la qualité de l'enseignement.

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1.1 Neurones¹

Le cerveau est remarquablement habile à acquérir, coordonner ainsi que diffuser rapidement l'information sur le corps et son environnement. Les neurones des systèmes nerveux central et périphérique remplissent ces fonctions en générant des signaux électriques et chimiques complexes. Ces signaux sont à la base du transfert de l'information dans le système nerveux.

1.1.1 Structure neuronale

Le neurone, ou cellule nerveuse, constitue l'unité fonctionnelle de base du système nerveux et assure la transmission d'un signal bioélectrique appelé influx nerveux. Comme toutes les cellules de l'organisme, les neurones possèdent une membrane entourant le cytoplasme et le noyau. Les neurones étant des transmetteurs d'information, ceux-ci possèdent donc deux types de prolongements bien particuliers, les dendrites et l'axone, les distinguant des autres cellules. Les dendrites sont caractérisées par la richesse de leurs embranchements. Le nombre, l'organisation et les angulations des dendrites sont très variables d'une structure du système nerveux à une autre. Il s'agit de la zone réceptrice du neurone. Les dendrites recueillent donc l'information et l'acheminent vers le corps de la cellule. L'axone, généralement très long et unique, constitue la partie émettrice du neurone. Il conduit donc l'information du corps cellulaire vers d'autres neurones avec qui celui-ci effectue des connexions appelées synapses.

¹ Les bases de l'unité fonctionnelle du système nerveux (le neurone) étant très bien documentées au sein de la littérature, je me suis inspirée de trois ouvrages de référence (Kandel, Schwartz, Jessell, Siegelbaum et Hudspeth, 2013; Purves et al., 2004; Vibert, Sébille, Lavallard-Rousseau et Boureau, 2005) afin de rédiger la section sur les neurones. Dans le but d'alléger le texte, ces références ne seront plus citées dans la section qui suit.

1.1.2 Potentiel d'action

Le potentiel d'action, aussi appelé influx nerveux, est une dépolarisation brève (quelques millisecondes) se propageant le long de l'axone et permettant le transfert d'information d'une région à l'autre du système nerveux. Il s'agit d'un renversement temporaire du potentiel électrique de la membrane de l'axone. Au repos, le potentiel transmembranaire du neurone est d'environ -70 mV. Celui-ci est déterminé par la différence de concentration ionique entre l'intérieur et l'extérieur de la membrane de la cellule nerveuse. Le potentiel membranaire de repos résulte de la répartition inégale d'ions chargés électriquement, plus particulièrement, des ions Na^+ (sodium) et K^+ (potassium) chargés positivement. La membrane cellulaire étant sélectivement perméable, les canaux ioniques actifs lors de l'état de repos de la cellule sont très perméables aux K^+ , mais nettement moins perméable aux Na^+ . Ce mécanisme permet donc un efflux des ions K^+ engendrant le potentiel membranaire négatif au repos. Afin qu'un potentiel d'action soit déclenché, l'intensité du stimulus déclencheur doit être supérieur au seuil d'excitabilité du neurone (généralement -50 mV). Ainsi, si la sommation des potentiels postsynaptiques provenant des synapses situées le long des dendrites et sur le corps cellulaire permet au neurone d'atteindre son seuil d'excitabilité, un potentiel d'action émergera. L'atteinte de ce seuil rend la membrane cellulaire beaucoup plus perméable aux Na^+ qu'aux K^+ . L'afflux résultant de Na^+ neutralise ainsi la charge négative à l'intérieur de la cellule et provoque un changement bref et explosif du potentiel membranaire. Ce phénomène, appelé dépolarisation, rend le potentiel transmembranaire positif. La brève augmentation de la perméabilité membranaire aux Na^+ est suivie d'une augmentation transitoire de la perméabilité de la membrane aux K^+ . Il s'agit ici de la période de repolarisation où la polarité transmembranaire revient négative. À la fin de la phase de la repolarisation, le potentiel de membrane atteint une valeur plus négative que le niveau basal pour ensuite retourner au potentiel de repos. Il s'agit de la phase d'hyperpolarisation. Le potentiel d'action se propage tout au long de la membrane du neurone en provoquant ce que l'on appelle une dépolarisation des régions voisines.

1.1.3 Transmission synaptique

Le cerveau humain contient environ 100 milliards de neurones, chacun ayant la capacité d'influer sur beaucoup d'autres cellules. Incontestablement, des mécanismes sophistiqués et hautement efficaces sont nécessaires pour permettre la communication entre ce nombre considérable d'éléments. Cette communication est rendue possible grâce aux synapses (Figure 1). Le processus est initié lorsqu'un potentiel d'action envahit le neurone présynaptique. La variation du potentiel membranaire provoquée par l'arrivée du potentiel d'action engendre l'ouverture des canaux ioniques Ca^{2+} (calcium) au sein de la membrane présynaptique. Cette augmentation transitoire de la concentration en Ca^{2+} à l'intérieur de la terminaison présynaptique déclenche la fusion des vésicules synaptiques à la membrane plasmique présynaptique ainsi que la libération de leur contenu dans la fente synaptique. Ces organites sphériques nommés vésicules synaptiques contiennent un ou plusieurs neurotransmetteurs. Ces neurotransmetteurs diffusent ainsi à travers la fente synaptique afin de se fixer à des récepteurs spécifiques au niveau de la membrane du neurone postsynaptique. La liaison des neurotransmetteurs aux récepteurs provoque l'ouverture ou la fermeture de certains canaux ioniques dans la membrane postsynaptique, ce qui produit un potentiel postsynaptique (PPS). Ce PPS vient ainsi moduler la probabilité qu'un potentiel d'action soit enclenché dans le neurone postsynaptique, en augmentant ou diminuant cette probabilité. Dépendamment de la nature des neurotransmetteurs, l'ouverture ou la fermeture de canaux ioniques spécifiques engendre un potentiel postsynaptique excitateur (PPSE) ou inhibiteur (PPSI). Les neurones du système nerveux central sont généralement innervés par des milliers de synapses, celles-ci pouvant être excitatrices ou inhibitrices. Les PPS produits par chaque synapse s'additionnent afin de déterminer le comportement du neurone postsynaptique. Si la somme des PPSE et PPSI actifs au sein d'un neurone postsynaptique engendre une dépolarisation d'une amplitude suffisante pour élever le potentiel membranaire au-dessus du seuil d'excitabilité, alors la cellule postsynaptique enclenchera un potentiel d'action. Inversement, si le seuil n'est pas atteint par la sommation des PPSE et PPSI, alors la cellule postsynaptique restera silencieuse.

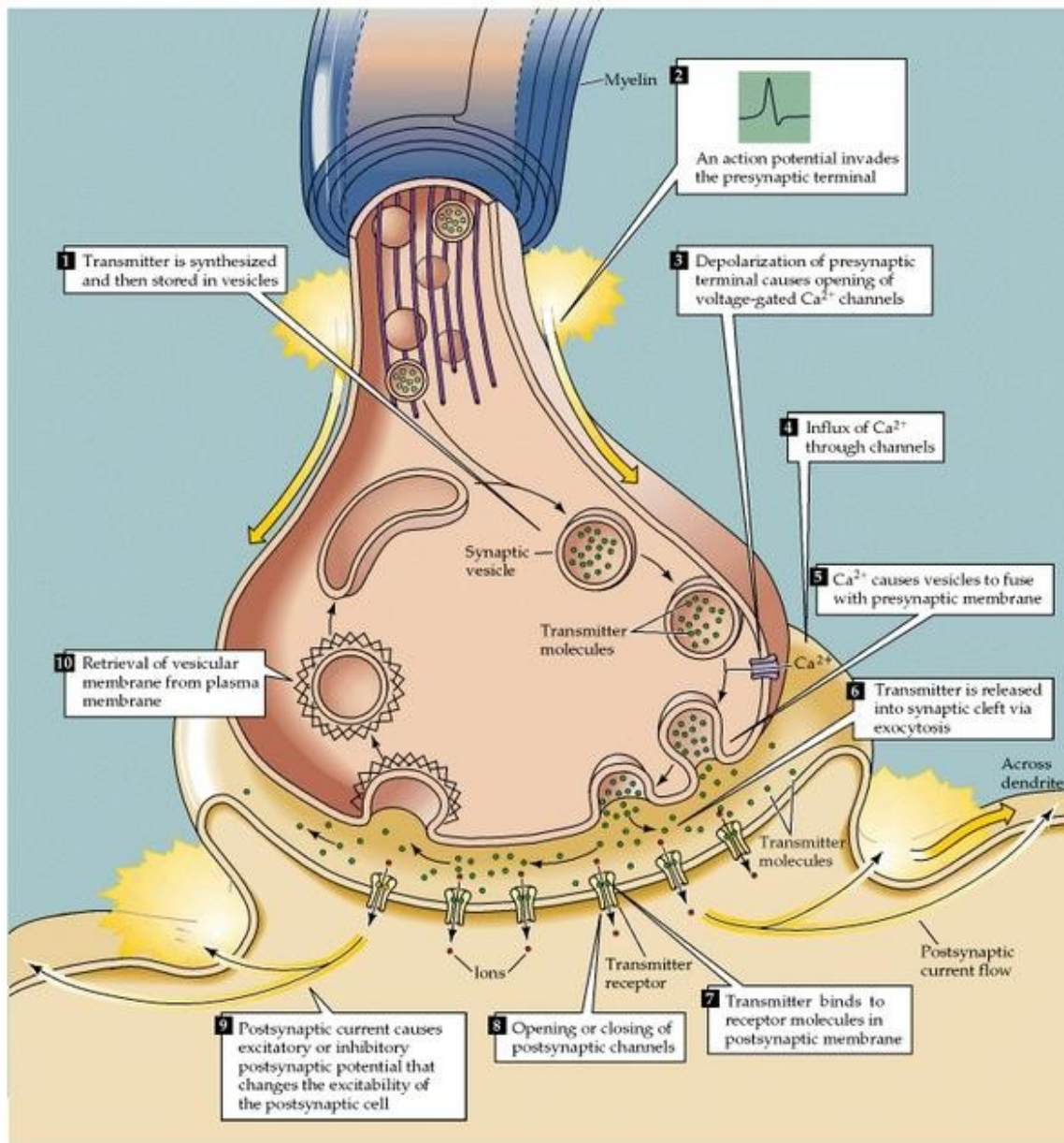


Figure 1. Séquence d'événements au niveau d'une synapse chimique lors de la transmission de l'influx nerveux.

Source : Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Hall, W. C., Lamantia, A.-S., McNamara, J. O. et Williams, S. M. (dir.) (2004). *Neuroscience* (3^e éd.). Sunderland, Massachusetts : Sinauer Associates Inc.

1.2 Motricité volontaire

Afin d'effectuer un mouvement volontaire cohérent vers un objet, le cerveau doit combiner les informations sensorielles disponibles et les transformer en une commande motrice qui sera envoyée aux muscles afin qu'un mouvement soit effectué. Au cours des dernières décennies, un grand nombre de travaux furent dirigés vers la compréhension des processus neuronaux sous-tendant cette motricité volontaire ainsi que des différentes régions cérébrales impliquées.

1.2.1 Planification du mouvement

Le cerveau étant très bien structuré, il est composé de plusieurs parties exerçant chacune des rôles spécifiques, tout en étant complémentaires les unes aux autres. Celui-ci est constitué de deux hémisphères cérébraux (droit et gauche) qui reçoivent des informations sensorielles et envoient des commandes motrices en relation avec la moitié opposée du corps. Chaque hémisphère est lui-même divisé en quatre principales régions, appelés lobes : lobe frontal, pariétal, temporal et occipital. En 1909, le neuroanatomiste Korbinian Brodmann délimita le cerveau en différentes aires en fonction de l'organisation structurale du cortex. Le cortex pariétal postérieur (PPC pour l'anglais *posterior parietal cortex*), grandement impliqué dans la planification du mouvement, fut divisé en deux aires distinctes, l'aire 5 et l'aire 7. De nombreuses études se sont intéressées à comprendre les fonctions de ces aires cérébrales associatives. L'aire 5 reçoit de nombreux signaux en provenance du cortex somatosensoriel primaire (Pandya et Kuypers, 1969). Quant à l'aire 7, elle intègre l'information issue de certaines aires visuelles (Mishkin, Ungerleider et Macko, 1983; Rizzolatti et Matelli, 2003). Toutes ces projections vers le PPC permettent d'associer et d'intégrer différentes modalités sensorielles. Dans le cas d'un mouvement de pointage vers une cible visuelle, les informations proprioceptives concernant la position de la main, traitées par le cortex somatosensoriel primaire, ainsi que les informations visuelles sur l'emplacement de la cible et de la main, traitées par les aires visuelles, convergent vers les aires 5 et 7 du PPC, respectivement. Cependant, ces différentes modalités sensorielles sont codées sous différents référentiels. Les informations visuelles étant sous la forme de coordonnées rétinienne et celles proprioceptives étant codées par rapport au corps (Andersen et Buneo, 2002). Les coordonnées de la cible et de la main, codées dans

différents cadres de référence, doivent ultimement être transformées afin d'obtenir une représentation unifiée de l'environnement et du corps. La transformation des informations sensorielles en une commande motrice pouvant être utilisée par le système moteur s'effectue à travers le réseau pariéto-frontal (Caminiti, Ferraina et Mayer, 1998; Wise, Boussaoud, Johnson et Caminiti, 1997). Suite à plusieurs études portant sur la compréhension de l'organisation et des fonctions du PPC, il est devenu clair que différentes aires corticales de cette région sont spécialisées pour différents types de comportements. Vers la fin des années 90, Snyder et al. montrèrent qu'une des subdivisions du PPC, la région pariétale du pointage (PRR pour l'anglais *parietal reach region*), coderait spécifiquement les mouvements de pointage chez le primate (Snyder, Batista et Andersen, 1997). Cette même observation, cette fois-ci chez l'humain, a été faite quelques années plus tard (Connolly, Andersen et Goodale, 2003). Une distinction similaire fut proposée au sein du lobe frontal. La région dorsale de l'aire prémotrice (PMd pour l'anglais *dorsal premotor area*) serait plus active lors de la préparation d'un mouvement de pointage chez le primate et l'humain (Beurze, de Lange, Toni et Medendorp, 2007; Weinrich et Wise, 1982). C'est donc à travers ce réseau pariéto-frontal, majoritairement entre le PRR et le PMd, que les informations sensorielles sont transformées en un plan moteur qui sera exécuté par le cortex moteur primaire.

1.2.2 Exécution du mouvement

Les réponses motrices produites par le cortex moteur sont sous forme de commandes neuronales agissant sur les divers muscles du corps. Ces messages neuronaux donnent lieu à la contraction de multiples muscles, ce qui permet une rotation des articulations pour ainsi produire le mouvement désiré. En 1950, Penfield et Rasmussen montrèrent l'existence d'une carte somatotopique au sein du cortex moteur primaire (M1), celle-ci n'étant pas une reproduction exacte du corps. La surface corticale d'une région de cet homoncule moteur est proportionnelle à la complexité des mouvements que cette région corporelle peut effectuer (Vibert et al., 2005). La stimulation électrique d'une région de cette surface corticale produit un mouvement au niveau de la partie du corps correspondante.

Les neurones de M1 reçoivent principalement leurs afférences de la région prémotrice et du cortex somatosensoriel primaire. Ces neurones codent entre autres la direction et la force du mouvement (Wise et Shadmehr, 2002). Ainsi, plus la force du mouvement est grande, plus la fréquence de décharge des neurones dans M1 est importante durant la période précédant le mouvement (Vibert et al., 2005). Quant à la direction intentionnelle du mouvement, celle-ci n'est pas codée par des neurones isolés dans M1, mais plutôt par des populations de neurones dont l'ordre des décharges successives correspond à la mise en jeu des muscles impliqués dans le mouvement (Vibert et al., 2005). De plus, ces populations neuronales dans M1 possèdent une direction préférée pour laquelle leur fréquence de décharge est plus élevée que pour d'autres directions de mouvement (Wise et Shadmehr, 2002). C'est principalement par le faisceau pyramidal que le système nerveux envoie la commande motrice aux muscles du corps afin de générer un mouvement. Les fibres nerveuses de cette voie proviennent de M1, de la région prémotrice ainsi que du cortex somatosensoriel primaire (Vibert et al., 2005). Cette voie rejoint les motoneurones situés au niveau de la moelle épinière et chacun de ceux-ci innerve de quelques fibres musculaires à plusieurs milliers (Kandel et al., 2013; Wise et Shadmehr, 2002). C'est grâce à ce concept d'unité motrice (motoneurone et fibres musculaires innervées par celui-ci), introduit par Charles Sherrington en 1925, que les muscles sont excités, et le mouvement produit. Cette voie pyramidale, menant ultimement à l'innervation des motoneurones, emprunte deux trajets afin de traverser la moelle épinière, soient les faisceaux pyramidaux latéral (croisé) et ventral (direct). Le faisceau pyramidal latéral subit un croisement, ou décussation, afin de venir innerver les motoneurones controlatéraux à l'hémisphère cérébral d'origine. Cette voie exerce un contrôle des muscles distaux. Quant au faisceau pyramidal ventral, il contrôle l'action des muscles axiaux et proximaux et ne subit pas de croisement au sein de la moelle épinière. Bien que différentes régions corticales projettent leurs axones au niveau de la voie pyramidale, M1 possède néanmoins l'accès le plus direct aux motoneurones spinaux (Kandel et al., 2013). Le cervelet et les ganglions de la base exercent aussi un rôle dans l'exécution des mouvements volontaires. Cependant, l'activité de ces régions n'étant pas mesurables par électroencéphalographie (EEG) vue leur localisation sous-corticale, leurs fonctions ne seront pas abordées.

1.3 Prise de décision

La capacité de décider parmi plusieurs possibilités d'actions, grâce à l'information sensorielle disponible, est essentielle à un organisme interagissant avec un environnement complexe. En tant qu'être humain, nous sommes quotidiennement confrontés à d'innombrables décisions, allant du trivial au complexe. Les décisions les plus fréquentes sont celles effectuées par le système moteur, typiquement produites sans délibération consciente. En dépit d'un rôle central de la prise de décision dans la cognition, peu était connu sur les fondements neuronaux de ce processus jusqu'à récemment. Grâce aux études comportementales chez les humains et les singes, à l'imagerie du cerveau humain ainsi qu'aux théories et modélisations des circuits neuronaux, de grandes avancées furent menées dans le domaine de la prise de décision.

1.3.1 Planification et la sélection de l'action

Face à une décision, chaque être vivant est confronté à deux questions fondamentales, quoi faire et comment le faire. Ces deux processus sont respectivement appelés la sélection de l'action ainsi que la planification des paramètres de l'action (Cisek et Kalaska, 2005). Le modèle traditionnel de prise de décision propose que ces deux questions seraient résolues en série, en sélectionnant d'abord l'action à effectuer, pour ensuite produire les transformations sensorimotrices spécifiant les paramètres spatiaux et temporels d'un programme moteur unique et détaillé (Keele, 1968; Miller, Galanter et Pribram, 1960). Ce plan moteur serait ainsi utilisé afin de générer une trajectoire de mouvement qui serait finalement réalisée grâce à une contraction musculaire. Cependant, de plus en plus de données suggèrent que les processus de sélection et de planification de l'action ne surviennent pas de façon séquentielle dans le temps. Ces deux étapes essentielles à la prise de décision se dérouleraient plutôt simultanément. Le système planifierait initialement plusieurs possibilités d'action en parallèle sur la base de l'information sensorielle, pour ensuite sélectionner une alternative permettant la génération d'un mouvement (Cisek et Kalaska, 2005; Erlhagen et Schöner, 2002; Hoshi et Tanji, 2006; Shadlen et Newsome, 2001). Dans cette perspective, le comportement impliquerait une constante compétition entre les représentations internes des potentielles actions, nommées « affordances » (Gibson, 1979). Ce processus simultané de la planification et de la sélection de l'action est

aussi appuyé par une vision écologique du mouvement. Afin de survivre dans un environnement constamment en changement, le système doit être prêt à réagir rapidement. Ce principe fondamental a ainsi conduit l'animal à évoluer vers une architecture cérébrale lui permettant parallèlement de préparer plusieurs actions, de sorte que le plan moteur sélectionné puisse être traduit en commande motrice dans un bref délai (Cisek et Kalaska, 2010). Ainsi, les informations sensorielles provenant de l'environnement sont constamment utilisées afin de planifier les diverses actions disponibles, pendant que d'autres types d'information sont traités pour sélectionner parmi celles-ci.

Selon la perspective du modèle intégré où la planification et la sélection de l'action s'effectuent simultanément, la représentation de l'environnement est le premier processus mis en jeu. Cette représentation joue un rôle essentiel en identifiant les différentes actions possibles qui seront ensuite évaluées (Rangel, Camerer et Montague, 2008). La localisation spatiale, la taille et l'orientation des objets délimitent la gamme d'actions possibles. Ce processus d'analyse sensorielle de l'environnement génère ainsi une représentation pragmatique des possibilités d'actions mises à notre disposition, soient les multiples « affordances » (Gibson, 1979). Seules les actions actuellement disponibles sont planifiées et un grand nombre d'entre elles sont ensuite éliminées du processus par certains mécanismes d'attention sélective limitant ainsi le volume d'information sensorielle qui sera transformée en programmes moteurs (Cisek, 2007). En d'autres termes, seuls les mouvements les plus prometteurs seront représentés au sein du cortex pariétal. De ce point de vue, le phénomène d'attention sélective est perçu comme un mécanisme précoce de la sélection de l'action (Tipper, Howard et Houghton, 1998). Suite au processus d'attention sélective, le cerveau planifie plusieurs actions en parallèle, en représentant un nombre limité de mouvements vers différents objets. Ces potentielles actions coexistent à travers le circuit pariéto-frontal. Les modèles de prise de décision assument de façon générale la présence d'une compétition entre ces plans moteurs (Christopoulos, Bonaiuto et Andersen, 2015; Cisek, 2006; Platt et Glimcher, 1999; Wang, 2008). Ces potentiels mouvements sont simultanément représentés sous la forme de pics distincts d'activité au sein des populations neuronales des régions pariétale et frontale (Cisek, 2006).

Ces multiples pics d'activité au sein du circuit pariéto-frontal compétitionnent entre eux par le mécanisme d'inhibition latérale. Les cellules neuronales ayant des paramètres préférentiels similaires s'excitent mutuellement, tandis que les neurones ayant des préférences de mouvement différentes s'inhibent, créant ainsi une compétition entre les actions potentielles distinctes (Christopoulos et al., 2015; Cisek, 2007). L'ampleur de l'activité d'un pic donné indique la probabilité que l'action sélectionnée possède les paramètres spécifiés par ce pic d'activité (Cisek, 2006). C'est par l'intégration d'évidences en faveur ou en défaveur de chacun des potentiels mouvements que le système sélectionne une action qui sera ultimement exécutée (Cisek, 2007; Gold et Shadlen, 2007; Hoshi et Tanji, 2000).

Le modèle proposé par Cisek et Kalaska en 2010 résume les principaux processus et régions impliqués dans la prise de décision, la plupart d'entre eux ayant été explicités précédemment dans le texte (Figure 2). Ce modèle s'applique dans un contexte d'une prise de décision lors d'un mouvement guidé par la vision et porte le nom d'« affordance competition hypothesis ». Celui-ci met de l'avant la compétition entre les potentiels plans d'action au sein du réseau pariéto-frontal ainsi que le principe par lequel certaines informations viennent moduler cette compétition, permettant ainsi à un plan d'action d'être sélectionné en vue d'être exécuté par le système moteur.

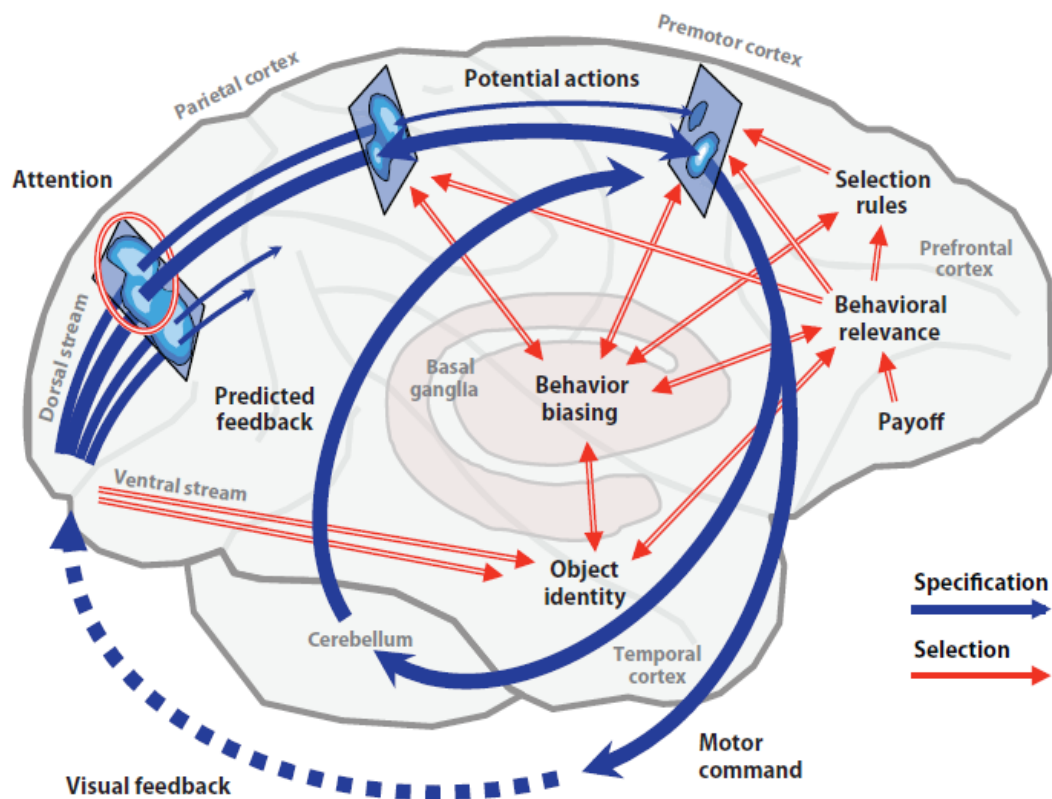


Figure 2. Modèle d'« affordance competition hypothesis » s'appliquant dans un contexte d'une prise de décision lors d'un mouvement guidé par la vision.

Source : Cisek, P. et Kalaska, J. F. (2010). Neural mechanisms for interacting with a world full of action choices. *Annual Review of Neuroscience*, 33, 269-298.

Le modèle de prise de décision détaillé précédemment s'applique lors de la sélection d'une action lorsqu'une seule main peut être utilisée pour le mouvement vers plusieurs possibilités de cibles. Donc, l'inhibition latérale qu'exercent les populations neuronales en compétition s'effectue au sein du cortex controlatéral au seul effecteur pouvant exécuter l'action. Cependant, le cerveau doit fréquemment résoudre un autre type de problème, c'est-à-dire quel effecteur utiliser afin d'effectuer le mouvement. La littérature est beaucoup plus restreinte lorsque l'on tente de modéliser le processus de prise de décision en situation où les deux mains peuvent être utilisées pour atteindre une seule cible. Certaines études neurophysiologiques chez le primate suggèrent que lorsqu'une cible est présentée et que celle-ci peut être atteinte par un mouvement de pointage ou par une saccade, le PPC ainsi

que l'aire intrapariétale latérale (LIP pour l'anglais *lateral intraparietal area*), impliqués dans la planification de mouvements de pointage et de saccade respectivement, sont activés simultanément avant qu'un effecteur (main vs œil) ne soit ultimement sélectionné (Andersen et Cui, 2009; Cui et Andersen, 2007). Une fois cet effecteur choisi, l'activité neuronale au sein de la région corticale correspondante augmente tandis que l'activité neuronale dans la zone reliée à l'effecteur non sélectionné diminue. Chez les humains, Oliveira et al. (2010) manipulèrent l'emplacement d'un stimulus lors d'une tâche de sélection de la main afin de mieux comprendre ce processus. Ils ont montré que la sélection d'un l'effecteur impliquait aussi une compétition entre les plans d'actions associés à chacune des mains. Dans le même ordre d'idées, Bernier et al. ont proposé que dans un contexte où les informations concernant la cible à atteindre et la main à utiliser sont données simultanément, l'information concernant la cible, indépendamment de l'effecteur à utiliser, est initialement représentée bilatéralement au niveau de certaines régions pariéto-frontales, soient la partie médiale du sulcus intra-pariétal (mIPS pour l'anglais *medial intraparietal sulcus*) et la partie rostrale du cortex prémoteur dorsal (PMdr pour l'anglais *rostral part of the dorsal premotor cortex*), jusqu'à ce que la main à utiliser soit choisie (Bernier et al., 2012). Ces deux régions étant impliquées lors des transformations sensorimotrices, elles sont connues pour jouer un rôle plutôt précoce dans la hiérarchie de la planification motrice. Suite au choix de l'effecteur, les informations concernant la cible et l'effecteur sont intégrées au sein de la partie dorsomédiale du cortex pariétal postérieur (dmPPC pour l'anglais *dorsomedial posterior parietal cortex*) et de la partie caudale du cortex prémoteur dorsal (PMdc pour l'anglais *caudal part of the dorsal premotor cortex*) afin de former une commande motrice. Il y aurait donc, précocement dans le processus de sélection de l'effecteur, une planification en parallèle des deux effecteurs possibles. Les études menées jusqu'à présent tentant d'approfondir notre compréhension du processus de sélection de l'effecteur indiquent qu'il y aurait effectivement une compétition entre les différents effecteurs avant qu'un seul soit choisi. Il s'agirait donc d'un mécanisme similaire à celui présent lors de différentes cibles en compétition. La littérature étant par contre assez restreinte à ce sujet, de futures recherches sont nécessaires afin de démystifier les mécanismes sous-tendant ce type de prise de décision.

1.3.2 Facteurs de la sélection de l'action

Sélectionner parmi les différentes alternatives de mouvement nécessite l'attribution d'une valeur à chacun des plans moteurs, celle-ci intégrant une multitude de dimensions (Christopoulos et al., 2015; Rangel et al., 2008). Cette valeur agit comme un facteur de pondération pour chacun des mouvements potentiels et vient moduler la compétition entre ceux-ci. Certains modèles économiques suggèrent que la prise de décision entre différents biens s'effectue en intégrant tous les facteurs pertinents à cette décision (gains attendus, risques potentiels, coûts de l'action, etc.) en une seule variable capturant la valeur subjective de chaque offre (Friedman, 1953; Padoa-Schioppa, 2011). Un modèle fut développé, en 2015 par Christopoulos et al., spécifiquement lors de la sélection d'une l'action dans un contexte de deux cibles en compétition (Figure 3). L'information concernant l'emplacement spatial de la cible (*spatial sensory input field*), la récompense anticipée associée au mouvement vers cette cible (*good value field*) ainsi que le coût en lien avec ce mouvement (précision et effort requis) (*action cost field*) est intégrée en une seule variable nommée « intérêt relatif », et ce, pour chacun des potentiels mouvements disponibles. C'est grâce à cette valeur, associée à chacun des plans moteurs, que le système sélectionne l'option la plus avantageuse pour ainsi exécuter le mouvement désiré.

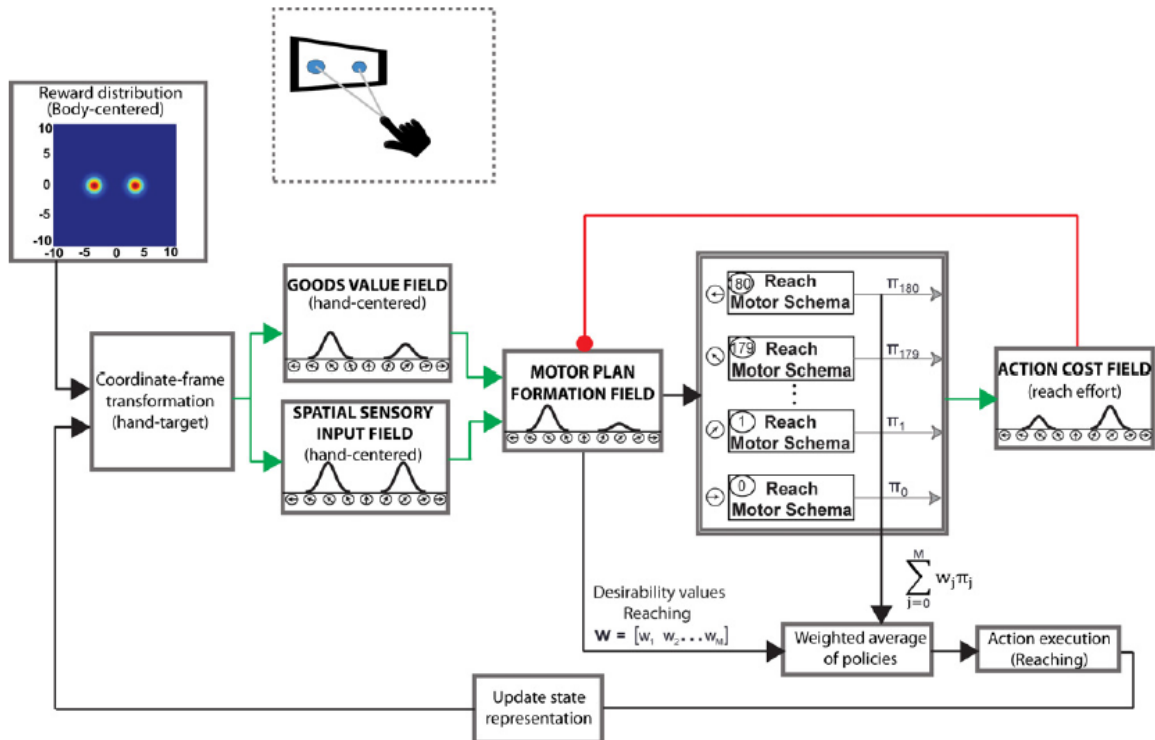


Figure 3. Modèle de prise de décision en situation de pointage en présence de deux cibles en compétition.

Source : Christopoulos, V., Bonaiuto, J. et Andersen, R.A. (2015). A Biologically Plausible Computational Theory for Value Integration and Action Selection in Decisions with Competing Alternatives. *PLOS Computational Biology*, 11(3), 1-31.

De nombreuses études se sont intéressées à différents facteurs modulant la sélection de l'action, tels que :

- La disposition de l'environnement (Bock et Eversheim, 2000; Gabbard et Helbig, 2004; Gallivan et Chapman, 2014; Gardinier, Franco et Schieber, 2006; Pastor-Bernier et Cisek, 2011)
- Le niveau de succès (Stoloff et al., 2011)
- Le niveau de récompense (Lau et Glimcher, 2005; Pastor-Bernier et Cisek, 2011; Seo, Barraclough et Lee, 2007; Sugrue, Corrado et Newsome, 2004)
- L'historique des actions (Lau et Glimcher, 2005; Seo et al., 2007; Sugrue et al., 2004)
- Le coût des actions : coût métabolique, précision, etc. (Cos, Bélanger et Cisek, 2011; Pasquereau et Turner, 2013)
- La main préférentielle (Gardinier et al., 2006)

1.4 Problématique/Hypothèse

Tel que discuté précédemment, plusieurs études scientifiques furent menées et divers modèles créés en lien avec les facteurs influençant la sélection de l'action. Par contre, il semble qu'aucune étude n'ait rapporté ce qu'il advient lorsque la valeur de pondération de chacune des actions possibles est identique. Dans ce contexte, quel est l'élément permettant de venir moduler la sélection de l'action? De ce fait, le but principal de mon projet de maîtrise est d'investiguer le facteur permettant au cerveau de sélectionner une action lorsque tous les facteurs rapportés dans la littérature sont contrôlés. Afin de déterminer ce dernier, il est possible d'utiliser une tâche de sélection de cible ou de sélection d'effecteur. Une tâche de sélection d'effecteur fut choisie dans le but d'étudier les ensembles neuronaux, codant les deux possibilités de mouvement de main, au sein de deux hémisphères distincts.

De plus en plus d'études s'intéressent à l'analyse des oscillations cérébrales, car de récentes données ont montré que celles-ci révéleraient beaucoup sur l'origine et la nature des processus cognitifs (Ward, 2003). Il a entre autres été montré que l'excitabilité momentanée du cerveau au sein de la bande de fréquence delta (2-4 Hz) serait impliquée dans certains processus cognitifs reliés à la prise de décision, au traitement sensoriel ainsi qu'à la sélection attentionnelle (Lakatos, Shah, Knuth, Ulbert, Karmos et Schroeder, 2005; Lakatos, Chen, O'Connell, Mills et Schroeder, 2007; Lakatos, Karmos, Mehta, Ulbert et Schroeder, 2008; Schroeder et Lakatos, 2009; Whittingstall et Logothetis, 2009; Wyart, de Gardelle, Scholl et Summerfield, 2012). Il serait donc pertinent de tenter de corréler l'excitabilité momentanée du cerveau en delta à la sélection de l'action.

L'hypothèse de recherche est donc la suivante : la sélection de la main est associée à l'excitabilité momentanée des ensembles neuronaux codant le mouvement de chacune des mains, lorsque tous les facteurs connus influençant la décision sont contrôlés. Cette excitabilité neuronale momentanée sera donc évaluée à partir du signal EEG, plus précisément, grâce à une analyse de la phase instantanée du signal au sein de la bande de fréquence delta (2-4 Hz). La section suivante permettra de démystifier le fonctionnement de l'EEG, le concept de phase instantanée, de plus que la raison pour laquelle la bande de fréquence delta fut choisie.

1.5 Électroencéphalographie (EEG)²

L'EEG est une méthode d'exploration cérébrale non-invasive recueillant l'activité bioélectrique cérébrale au moyen d'un bonnet, composé d'électrodes, disposé sur le cuir chevelu. L'électroencéphalogramme est au cerveau ce que l'électrocardiogramme est au cœur. L'EEG est essentiellement un reflet des courants extracellulaires associés à l'activité simultanée de nombreux neurones corticaux.

1.5.1 Origine du signal

Le signal électrique à la base de l'EEG reflète la sommation des potentiels postsynaptiques excitateurs et inhibiteurs issus d'une population neuronale sous-jacente à une électrode. Pour chacun des neurones de cette population, la somme des potentiels postsynaptiques génère un dipôle entre les dendrites du neurone et son corps cellulaire. La région somatique (corps cellulaire) du neurone se comporte ainsi comme « la source » et la zone dendritique comme « le puits ». Le dipôle est constitué d'un courant primaire, dit intracellulaire, ainsi qu'un courant secondaire, dit extracellulaire. Cette circulation en boucle permet d'assurer la conservation de la charge. La sommation des courants extracellulaires provenant d'un ensemble de neurones sous-jacent à une électrode est à l'origine du signal de l'EEG à cette électrode.

L'activité électrique générée par un seul neurone est trop faible pour être enregistrée par une électrode située à quelques centimètres. Le signal collecté à l'EEG résulte de l'activité électrique de centaines, milliers ou dizaines de milliers de neurones permettant au champ électrique de devenir assez puissant afin d'être mesuré au niveau du cuir chevelu. Cette addition ne donne pas les mêmes résultats si l'activation des neurones s'effectue de façon synchronisée ou désynchronisée. Une activité neuronale synchronisée donne lieu à une amplitude élevée du signal de l'EEG contrairement à une activité désynchronisée où l'activité électrique des neurones s'annule.

² Les bases de l'électroencéphalographie étant très bien documentées au sein de la littérature, je me suis inspirée de trois ouvrages de référence (Buzsaki, 2006; Cohen, 2014; Eustache, Lechevalier et Viader, 2008), de trois articles scientifiques (Guerit et Debatisse, 2007; Micoulaud-Franchi et al., 2013; Teplan, 2002) ainsi que d'une thèse de doctorat (Bernard, 2006) afin de rédiger le début de la section sur l'électroencéphalographie. Dans le but d'alléger le texte, ces références ne seront plus citées dans le début de la section qui suit.

Les neurones contribuant principalement au signal de l'EEG sont les cellules pyramidales du cortex cérébral. Ce type de neurones possède un corps cellulaire de forme pyramidale et est caractérisé par ses deux arbres dendritiques distincts, soient les dendrites apicales et basales. Ces cellules sont orientées perpendiculairement à la surface corticale et leurs dendrites apicales reçoivent une grande variété d'entrées synaptiques. Leur organisation parallèle les rend plus favorables à la sommation spatiale des courants électriques provenant des dipôles. De plus, les cellules pyramidales se retrouvent dans plusieurs couches du cortex cérébral. Les cellules du cortex autres que les neurones pyramidaux, tels que les interneurons et les cellules gliales, n'apportent qu'une très faible contribution au signal de l'EEG. Ces cellules ne sont pas orientées parallèlement aux autres cellules et ne sont pas perpendiculaires à la surface corticale.

1.5.2 Montage de l'EEG

Ce montage est constitué d'un nombre variable d'électrodes actives, d'une électrode de référence ainsi que d'une électrode appelée « ground ». Le « ground » est nécessaire afin de diminuer une partie du signal bruité en soustrayant le voltage du « ground » à celui des électrodes actives et de l'électrode de référence. Afin d'obtenir un signal à chacune des électrodes, l'utilisation d'une électrode de référence est indispensable. Le voltage au niveau d'une électrode active est donc représenté par la différence entre le voltage à cette électrode et celui à la référence.

Étant donné la faiblesse du signal électrique produit par les neurones, il est nécessaire d'amplifier le potentiel électrique enregistré à chacune des électrodes actives au moyen d'un amplificateur. Grâce à son excellente résolution temporelle, de l'ordre de la milliseconde, l'EEG permet de suivre en temps réel la chronologie des opérations mentales et d'ainsi étudier la dynamique des phénomènes cérébraux. Cependant, il faut souligner que la résolution spatiale de l'EEG conventionnel est faible, limitée aux lobes cérébraux.

Le nombre d'électrodes utilisées sur le bonnet EEG peut être très variable, allant d'un montage à 20 électrodes, longtemps utilisé pour la clinique, à des montages comportant un nombre plus important (64, 128 voire 256), essentiellement utilisés pour les sciences cognitives. L'augmentation du nombre d'électrodes permet d'améliorer la précision spatiale de l'enregistrement. Par contre, l'utilisation d'un montage comportant un nombre trop élevé d'électrodes, où celles-ci sont très près l'une de l'autre, n'est pas optimal. Les électrodes recevront sensiblement le même signal dû à la faible distance qui les séparent. Dans ce contexte, la résolution spatiale ne sera donc pas améliorée. Dans ce projet, un bonnet de 64 électrodes fut utilisé.

Le placement des électrodes peut aussi varier. Un système de standardisation du placement des électrodes fut développé et nommé le système 10-20. Au sein de ce système, la tête est divisée en distances proportionnelles à partir de certains points de repère importants du crâne afin de s'assurer de couvrir l'entièreté des régions du cerveau. Le bonnet composé de 64 électrodes, utilisé lors de l'expérimentation, suit les standards de ce système.

1.5.3 Analyse temps-fréquence du signal

Le signal complexe enregistré à chacune des électrodes est décomposable en une somme de signaux sinusoïdaux d'amplitudes et de fréquences variées. La décomposition du signal, grâce à la transformée de Fourier (FFT pour l'anglais *Fast Fourier Transform*), permet d'obtenir le spectre fréquentiel de ce signal. La FFT est une application du traitement des signaux étant l'équivalent mathématique d'un prisme (Figure 5).

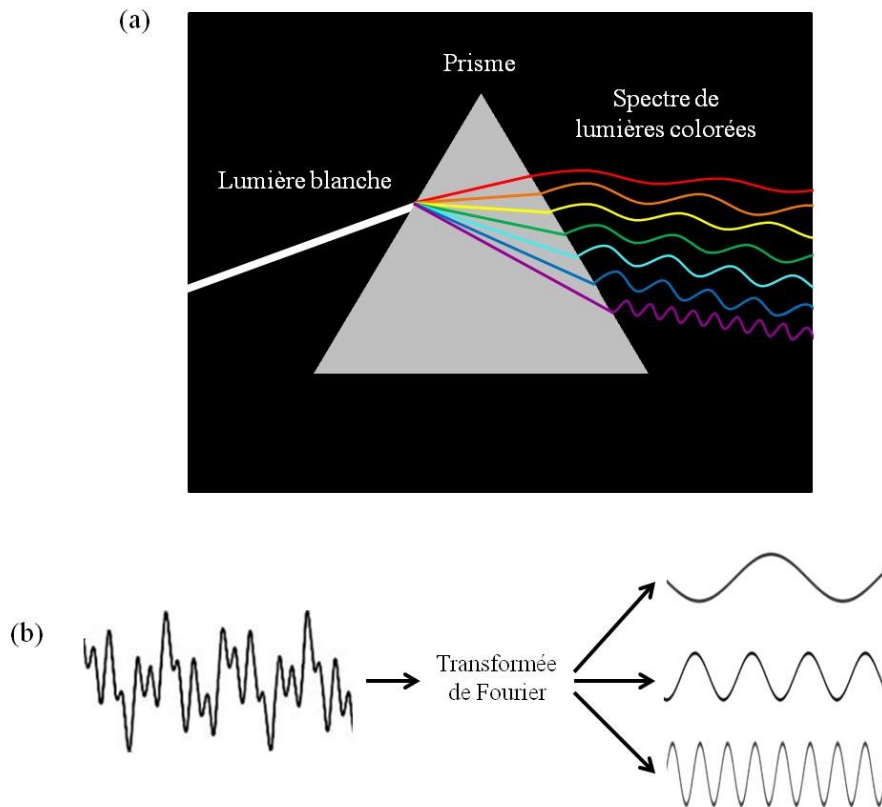


Figure 4. Décomposition d'un signal lumineux et électrique.

(a) Passage d'une lumière blanche à travers un prisme, créant un spectre de lumières.

(b) Application de la FFT sur le signal EEG, créant un spectre de fréquences.

Ainsi, le spectre d'un signal nous renseigne sur les différentes composantes fréquentielles qu'il contient. L'application de la FFT sur le signal complexe de l'EEG génère un graphique de l'amplitude en fonction de la fréquence. Cependant, ce spectre fréquentiel ne permet pas de définir l'enchaînement temporel des oscillations neuronales, mais simplement de représenter la puissance des différentes fréquences d'oscillations mises en jeu. Or, une analyse combinée, dans le domaine fréquentiel et temporel, est souhaitée. Actuellement, on distingue au sein de la littérature trois méthodes afin d'obtenir une représentation temps-fréquence d'un signal, soient la transformée de Fourier à court terme, la transformée en ondelettes ainsi que la méthode filtre-Hilbert. Grâce à ces méthodes, une analyse temps-fréquence est obtenue, permettant d'observer les variations fréquentielles en fonction du temps. Le résultat de cette transformation donne un signal, auquel il est maintenant possible d'extraire les informations concernant la phase de celui-ci. Mon hypothèse de recherche étant en lien avec l'état neuronal du cerveau à un temps t , la phase du signal est le paramètre qui me permettra de vérifier cette dernière.

L'aspect temporel étant très important dans le cadre de mon projet de maîtrise, il est important d'obtenir la phase instantanée du signal. Pour se faire, seulement la transformée en ondelettes ainsi que la méthode filtre-Hilbert permettent d'obtenir cet aspect instantané de la phase (Le Van Quyen et al., 2001). La transformée de Fourier à court terme, utilisant une fenêtre glissante se déplaçant dans le temps d'un intervalle, permet seulement d'obtenir une valeur moyenne de phase au sein de chacun des intervalles (Renz, 2015). La transformée en ondelettes fournit une résolution temporelle plus élevée pour les fréquences plus élevées (Renz, 2015). La bande de fréquence d'intérêt pour l'analyse des données étant très basse (2-4 Hz), l'utilisation de la transformée en ondelettes ne semble pas très adaptée. De plus, la méthode filtre-Hilbert permet d'avoir un contrôle direct sur les propriétés du filtre par rapport à la transformée en ondelettes (Renz, 2015). La méthode filtre-Hilbert a donc été choisie afin d'extraire les valeurs de phase instantanée du signal EEG. Les détails de cette méthode se trouvent en annexe A.

1.5.4 Bandes de fréquences

Au fil des années, plusieurs recherches ont été menées afin de corrélérer certains processus cognitifs à l'activité cérébrale dans diverses bandes de fréquences. Bien que le spectre de fréquences soit continu, allant de 0 Hz à la moitié de la fréquence d'échantillonnage d'un enregistrement, le cerveau d'un individu peut être dominé par certaines fréquences en fonction de son état. Cinq principales bandes de fréquences actives chez l'homme ont traditionnellement été identifiées (Buzsaki, 2006; Guerit et Debatisse, 2007) :



Les frontières entre ces différents rythmes ont été établies par nécessité, puisque les mécanismes de ces fréquences oscillatoires étaient largement inconnus au moment de cette classification. Au cours des dernières décennies, les rôles, mécanismes et caractéristiques de chacun de ces rythmes furent étudiés. Voici un bref résumé des principaux rôles de chacune de ces bandes de fréquences.

Delta

Les oscillations à basses fréquences, soit en delta, sont principalement associées aux phases du sommeil profond (Botella-Soler, Valderrama, Crépon, Navarro et Le Van Quyen, 2012; Silva, 2009; Teplan, 2002). Les ondes delta semblent de plus être impliquées dans la formation et le renforcement des réseaux neuronaux (Botella-Soler et al., 2012). De récentes données suggèrent que la phase des oscillations en delta est impliquée dans certains processus cognitifs reliés à la prise de décision, au traitement sensoriel ainsi qu'à la sélection attentionnelle (Lakatos et al., 2005, 2007, 2008; Schroeder et Lakatos, 2009; Whittingstall et Logothetis, 2009; Wyart et al., 2012). Ces études seront approfondies dans la section suivante (1.5.5) en raison du rôle central que joue la phase en delta au sein de mon projet.

Thêta

Les oscillations en thêta sont plutôt associées aux tâches de mémorisation et d'apprentissage de nouvelles informations (Klimesch, 1999). Certaines études suggèrent que ce rythme est aussi corrélé à l'intégration sensorimotrice (Bland et Oddie, 2001; Kober et Neuper, 2011), à l'apprentissage spatial (Buzsáki, 2005; Caplan et al., 2003) et au traitement du langage (Bastiaansen et Hagoort, 2006).

Alpha

Le rythme le plus connu et le plus étudié du cerveau humain est le rythme alpha. L'activité oscillatoire en alpha est induite par la fermeture des yeux et la détente et disparaît lors de l'ouverture des yeux, d'un effort d'attention (ex. : calcul mental) ainsi que lors d'une réaction émotionnelle (Silva, 2009; Teplan, 2002). Cette bande de fréquence, comme le rythme thêta, est aussi reliée aux performances mnésiques (Jensen, Gelfand, Kounios et Lisman, 2002; Klimesch, 1997) ainsi qu'aux mécanismes d'apprentissage (Freyer, Becker, Dinse et Ritter, 2013). Ce rythme semble aussi participer au processus d'attention spatiale (Foxe et Simpson, 1999). De plus, le rythme alpha est impliqué dans le processus permettant d'inhiber les populations neuronales non requises pour un mouvement, et ce, lors de l'imagerie mentale et de mouvements réels (Brinkman, Stolk, Dijkerman, de Lange et Toni, 2014).

Bêta

Ce rythme est dominant en période d'éveil actif et se dissipe lors de la préparation et de l'exécution d'un mouvement volontaire (Jasper et Penfield, 1949) ainsi que lors d'imagerie mentale (Pfurtscheller, Neuper, Brunner et da Silva, 2005). Une hypothèse est que l'activité en bêta représente le status quo (Engel et Fries, 2010). Certaines études suggèrent que l'activité en bêta joue un rôle dans le traitement de l'information visuelle (Okazaki, Kaneko, Yumoto et Arima, 2008; Romei, Driver, Schyns et Thut, 2011), d'autres ont relié ce rythme au processus de prise de décision (Haegens et al., 2011) ou encore à l'attention spatiale (Siegel, Donner, Oostenveld, Fries et Engel, 2008). De plus, le rythme bêta est impliqué dans le processus permettant de désinhiber (activer) les populations neuronales requises pour un mouvement, et ce, lors de l'imagerie mentale et de mouvements réels (Brinkman,

Stolk, Dijkerman, de Lange et Toni, 2014). L'activité de cette bande de fréquences est aussi en lien avec le niveau d'excitabilité des voies corticospinales (Kraus et al., 2016).

Gamma

L'activité à haute fréquence est un indicateur de processus perceptuels et cognitifs supérieurs (Pulvermüller, Birbaumer, Lutzenberger et Mohr, 1997). Ce rythme est associé, entre autres, au langage (Crone et al., 2001), aux processus mnésiques (Herrmann, Munk et Engel, 2004; Jensen, Kaiser et Lachaux, 2007), à l'apprentissage (Miltner, Braun, Arnold, Witte et Taub, 1999) ainsi qu'à l'attention sélective (Jensen et al., 2007; Tiitinen et al., 1993).

1.5.5 Phase en delta

Au delà du rôle bien connu des oscillations à basses fréquences au sein du sommeil profond, le rythme en delta, et plus précisément, la phase de ce rythme, est associée à différents processus. De récentes données ont montré que les oscillations corticales lentes dans la bande delta peuvent servir d'instruments de sélection attentionnelle en modulant l'amplitude de la réponse neuronale (Lakatos et al., 2005, 2007, 2008; Schroeder et Lakatos, 2009; Whittingstall et Logothetis, 2009). Ainsi, les stimuli arrivant dans le cortex pendant une phase de forte excitabilité sont amplifiés, tandis que ceux arrivant lors d'une phase de faible excitabilité sont atténués. Lorsqu'un stimulus est présenté de façon rythmique ou prévisible, le cerveau effectue une réinitialisation de phase dans la bande de fréquence delta afin que la phase de forte excitabilité coïncide avec le stimulus attendu. Il a été montré chez le singe que cette réinitialisation de phase à basses fréquences, au niveau du cortex visuel (Lakatos et al., 2008) et du cortex auditif (Lakatos et al., 2005), est associée à une amplification de la réponse neuronale reliée au stimulus attendu. Cette réponse neuronale est mesurée grâce à l'amplitude de la densité des sources de courant (CSD pour l'anglais *Current Source Density*) ainsi que du rythme de décharge des neurones (MUA pour l'anglais *Multiunit Activity*). Ainsi, au sein de ces deux études, les CSD et MUA ont de grandes amplitudes lorsque le signal à basses fréquences se trouve dans une phase de forte excitabilité et vice versa. De plus, cette phase de forte excitabilité, aussi appelée phase idéale, est associée au pic négatif du signal. Dans le même ordre d'idées,

Whittingstall et Logothetis (2009) ont aussi associé une forte réponse MUA, au sein du cortex visuel du macaque, à la partie négative du signal en delta. Des résultats similaires furent obtenus chez l'humain par Stefanics et al. en 2010. Ils ont montré que les stimuli attendus avec un grand degré de certitude coïncidaient avec le pic négatif des oscillations frontocentrales en delta ainsi qu'avec des temps de réaction significativement plus rapides. Une diminution des temps de réaction fut aussi notée dans l'étude menée par Lakatos et al. en 2008 lorsque la phase de forte excitabilité (pic négatif) coïncidait avec le stimulus attendu. Une autre étude chez l'humain supporte aussi l'idée que les oscillations en delta agiraient comme un métronome interne afin que l'apparition des informations pertinentes au cerveau coïncident avec une phase précise en delta (Saleh, Reimer, Penn, Ojakangas et Hatsopoulos, 2010). Les résultats de cette recherche suggèrent que le rythme en delta dans le cortex moteur primaire se réinitialise afin que la phase du signal se synchronise avec l'apparition des informations pertinentes. Cette synchronisation n'est pas observée pour les informations non pertinentes. La phase en delta a aussi été récemment associée à la prise de décision perceptuelle par Wyart et al. (2012). Ceux-ci ont constaté que le codage des informations pertinentes à la décision ainsi que leur poids au sein de celle-ci fluctuent en fonction de la phase en delta au niveau du cortex pariétal.

Considérant le rôle important que jouent la phase instantanée des oscillations à basses fréquences au sein des processus de sélection attentionnelle et de prise de décision, il est raisonnable de penser que la phase du signal dans laquelle se trouve le cerveau au moment d'effectuer la sélection d'une action puisse influencer la décision. Ainsi, dans le cadre de mon projet de recherche, il est donc possible que l'excitabilité momentanée (phase instantanée du signal) des ensembles neuronaux codant le mouvement de chacune des mains puisse influencer la sélection de la main lorsque tous les facteurs connus influençant la décision sont contrôlés. Dans ce cas, la phase en delta dans laquelle se trouve chacun des hémisphères au moment de l'apparition d'un stimulus viendrait moduler la compétition entre les deux mains. Ainsi, le cortex se trouvant dans une phase de forte excitabilité ou idéale (Lakatos et al., 2005, 2008; Schroeder et Lakatos, 2009; Whittingstall et Logothetis, 2009) serait choisi pour le mouvement.

CHAPITRE 2

METRODOLOGIE ET RÉSULTATS

Étant donné que ce mémoire inclut un article scientifique, les méthodes et résultats se retrouvent donc dans l'article intitulé *Delta band oscillations predict hand selection for reaching* ainsi qu'au sein des méthodes et informations supplémentaires. Celui-ci ayant été soumis au journal *Nature Neuroscience* sous la forme d'un *brief communication*, les méthodes et informations supplémentaires ont dû être soumises en matériel supplémentaire au lieu d'être incorporées à l'article lui-même. La preuve de soumission de cet article se trouve en annexe B tandis que l'autorisation de mémoire par article, signé par tous les coauteurs, peut être consulté en annexe C.

2.1 Résumé de l'article

Action selection is thought to be achieved by competitive interactions between simultaneously co-existing motor representations associated with each potential action. Critically, selection via competition requires biasing signals to enable only one of these alternatives to be selected. Here we use electroencephalography in a unique hand selection task in which all decision variables are controlled, and show that the cortical hemisphere that is in the most excitable phase of delta frequency band at target onset dictates the hand to be selected as well as reaction time. These results demonstrate that the momentary excitability of neuronal ensembles in which motor representations are encoded can bias action selection.

2.2 Article

DELTA BAND OSCILLATIONS PREDICT HAND SELECTION FOR REACHING

Audrey Hamel-Thibault¹, François Thénault¹, Kevin Whittingstall^{2,3} & Pierre-Michel Bernier¹

¹Département de kinanthropologie, Faculté des sciences de l'activité physique, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec, Canada.

²Département de médecine nucléaire et de radiobiologie, Faculté de médecine et des sciences de la santé, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec, Canada.

³Département de radiologie diagnostique, Faculté de médecine et des sciences de la santé, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec, Canada.

Total words : 1 688

The efficient selection of a target and a hand to act upon it is at the core of humans' motor interactions with the world. Current models hold that the parieto-frontal cortex is continuously processing sensory information to specify multiple potential actions available in the environment in parallel (i.e. motor affordances)¹⁻⁴. The selection of a particular option would result from inhibitory interactions between these motor representations, dynamically biased by the spatial layout of the targets⁵⁻⁷ and by variables pertaining to the subjective desirability of each action^{1,3,8}, such as biomechanical costs of movements^{9,10} and expected rewards^{6,11}.

The present study investigated whether selection also depends upon the momentary excitability of cortical ensembles in which actions are encoded, as assessed through the phase of delta frequency band oscillations (2-4 Hz). Indeed, delta phase has been shown to dictate high-frequency spiking activity¹², regulate the gain of neuronal responses to sensory input¹³, and play an important role in decision-making by rhythmically modulating the rate of sensory information accumulated over time¹⁴.

A hand selection task was used in which right-handed subjects ($n=19$) reached toward visual targets as fast as possible following their appearance using the hand of their choice (see ¹⁵). In preliminary testing, the target location for which left and right hands were selected equally often was identified on an individual subject basis (point of subjective equality, PSE; mean = $91.5^\circ \pm 2.2^\circ$, Fig. 1a and 1b). In the main experiment, electroencephalography (EEG) was recorded while subjects performed 300 reaches toward five targets positioned near the PSE and 150 reaches toward four targets positioned away from it, in pseudo-random order (Fig. 1c). The use of targets near the PSE allowed for different hand choices to be elicited in response to the same stimuli, thereby allowing to uncover the influence of cortical excitability on hand selection while controlling for spatial and biomechanical factors. Our EEG analyses thus focused mainly on the five targets near the PSE, which were pooled to increase signal-to-noise ratio.

The PSE targets elicited a similar proportion of left and right hand responses ($53\% \pm 11\%$ and $47\% \pm 11\%$ respectively), whereas eccentric targets almost exclusively elicited movements of the proximal hand ($> 98.5\%$; Fig. 1d). Furthermore, reaction times (RT) were significantly larger for targets near the PSE than for eccentric targets ($395.2 \text{ ms} \pm 66.4 \text{ ms}$ and $363.4 \text{ ms} \pm 45.2 \text{ ms}$ respectively; $p < 0.01$), suggesting greater competition for selection for PSE targets (see also ¹⁵).

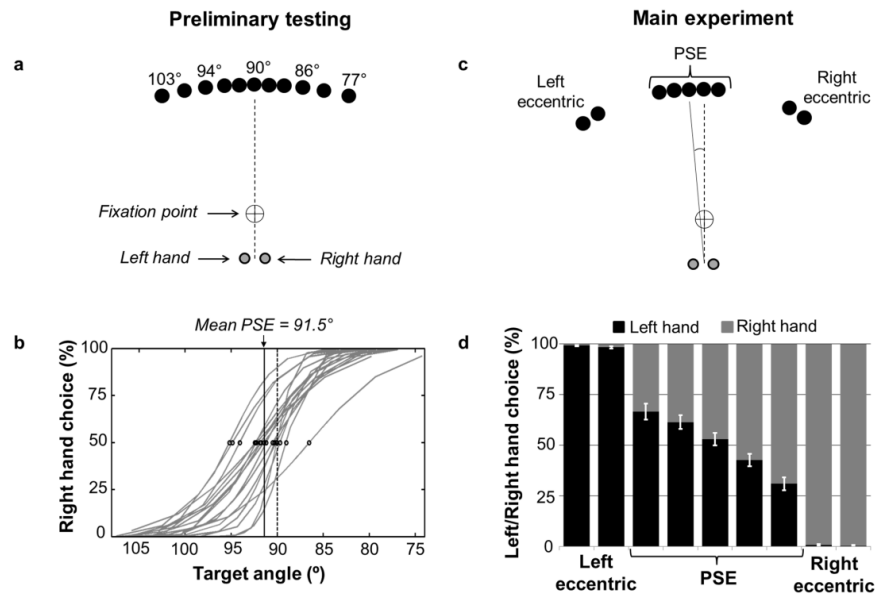


Figure 1. Free-choice hand selection task. (a) In preliminary testing, targets were located within 13° left and right of midline (i.e. 90°). (b) Each subject's PSE was assessed using psychometric regression. (c) In the main experiment, five targets were positioned at and near the PSE ($\pm 1^\circ$ and 2°), and four targets were positioned away from it ($\pm 35^\circ$ and 38°). (d) Percentage of left and right hand choices for each target. Figure not to scale.

Raw EEG data were converted to current source density (CSD) profiles, enhancing spatial localization and preventing spectral analyses from being influenced by signal polarity^{13,16}. The data were time-locked to target onset ($t = 0\text{ms}$) and grouped according to the hand being selected. They were then filtered in the delta band (2-4 Hz) and the Hilbert transform was used to assess instantaneous phase and amplitude¹²⁻¹⁴.

To establish a link between pre-stimulus delta oscillations and hand choice, phase consistency across trials was measured by calculating delta band inter-trial coherence (ITC) at the moment of target onset, hence before selection could occur. As can be seen in Fig. 2a, irrespective of hand choice, delta band ITC tended to be stronger in the hemisphere contralateral to the selected hand than in the ipsilateral hemisphere. Thus, ITC maps for left and right hand choices were contrasted in order to identify electrodes that were significantly modulated by hand choice. This analysis yielded electrodes overlaying the left (FC1, C1 and C3) and right (FC2) precentral regions ($p < 0.05$ Bonferroni corrected; Fig. 2b)¹⁷. Using these electrodes, we confirmed that ITC was significantly stronger over the contralateral than ipsilateral hemisphere for both hand choices ($p < 0.01$; Fig. 2c). Importantly, these ITC differences were not driven by differences in signal amplitude at target onset, as supported by a non-significant correlation between interhemispheric differences in ITC and amplitude values (supplementary Fig. 1). Given the mirror-symmetric pattern of ITC results observed at these electrodes, the data were pooled across hand choice for further analyses.

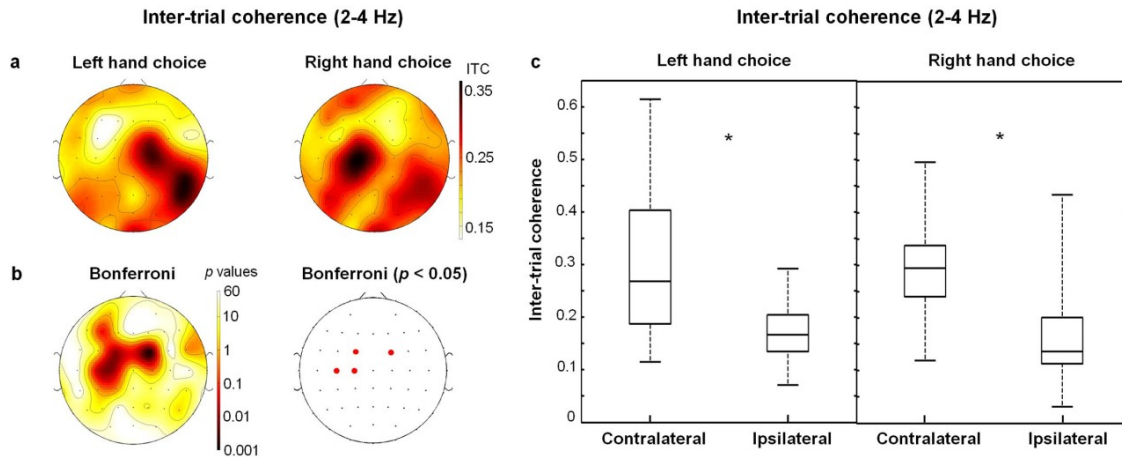


Figure 2. Pre-stimulus delta band ITC. (a) Scalp distributions of delta band ITC at target onset for left and right hand choices. (b) Scalp distributions of the statistical difference in delta band ITC at target onset between left and right hand choices (left), with electrodes showing a significant difference (right). (c) ITC values for left and right hand choices at contralateral and ipsilateral electrodes. The horizontal line inside each box represents the median, boxes extend to the lower and upper quartiles and whiskers extend to extreme values. Asterisks denote a significant difference at $p = 0.01$.

The distribution of single-trial delta phase at target onset is presented in Fig. 3a. As can be seen, the contralateral distribution was significantly less uniform (i.e. more biased) than the ipsilateral distribution (Kuiper's test; $p < 0.01$). This effect was also significant in 13 out of 19 subjects when assessed individually (supplementary Fig. 2). Notably, mean delta phase of the contralateral hemisphere was close to the negative peak ($1.06\pi \text{ rad} \pm 0.86 \text{ rad}$, $n = 19$), which is considered the high excitability phase of delta^{12,13}. Together with the ITC results presented above, these data demonstrate that the precentral regions contralateral to the selected hand were in a more consistent - and excitable - phase of delta at target onset than those same regions in the ipsilateral hemisphere.

If delta oscillations influenced hand selection, then they should also be related to reach RT. To evaluate this, we averaged the RT data according to the phase of delta at target onset. As can be seen in Fig. 3b, there was a systematic relationship between contralateral delta phase and reach RT. Specifically, RT tended to be shorter when delta phase was near the negative peak. To statistically confirm this, we calculated the mean RT of the 33% of trials closest to the center of the maximal bin of the contralateral hemisphere ($1.25\pi \text{ rad}$) and found that it was significantly faster than for the 33% of trials closest to the center of the minimal bin

(0.083π rad) ($383.3 \text{ ms} \pm 63.2 \text{ ms}$ and $401.3 \text{ ms} \pm 72.4 \text{ ms}$ respectively; $p < 0.01$). Hence delta phase not only influenced hand choice but reliably modulated reach RT of the selected hand.

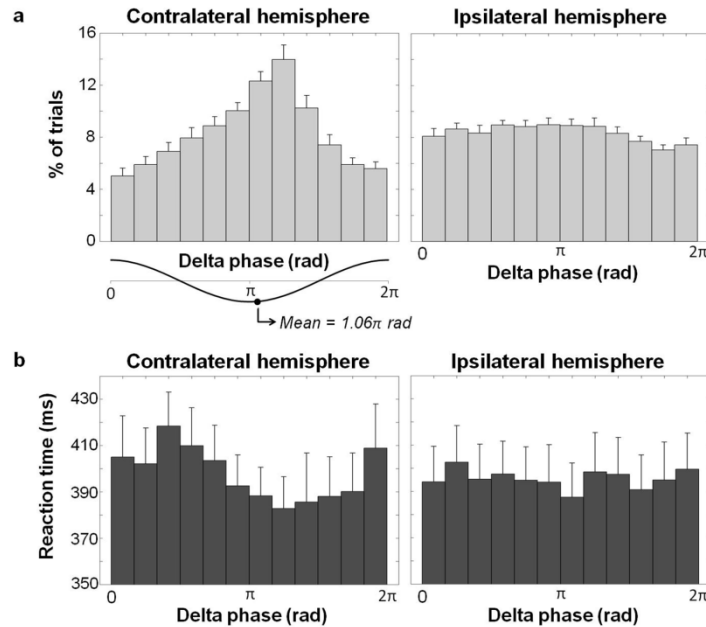


Figure 3. Pre-stimulus delta phase and reach RT. (a) Distribution of single-trial delta phase at target onset for contralateral and ipsilateral hemispheres. (b) Distribution of reach RT sorted as a function of delta phase for contralateral and ipsilateral hemispheres.

Overall, by exploiting a task in which all decision variables were controlled, the present work demonstrates that pre-stimulus cortical excitability acts as a biasing factor for action selection. The fact that this was observed only in precentral regions strongly supports the notion that motor decisions are resolved directly within the sensorimotor system through competing motor affordances^{1-4,11}. One interesting possibility is that delta phase modulated the response gain of neurons in the dorsal premotor cortex, which are strongly contralateralized¹⁸ and respond at short latency to visuospatial stimuli^{19,20}, much as delta phase modulates the response gain of V1 neurons during attentional selection¹³. This would cause an imbalance in the strength of the motor representations afforded for each hand in the two hemispheres, biasing the competition and the speed at which selection was made. In this light, the present data significantly extend current models by showing that action selection is partly determined by the underlying brain state in a way that is independent of all previously known decision variables.

References

1. Christopoulos, V., Bonaiuto, J. & Andersen, R.A. *PLoS Comput. Biol.* **11**, 1–31 (2015).
2. Gibson, J.J. (Houghton Mifflin: 1979).
3. Cisek, P. & Kalaska, J.F. *Annu. Rev. Neurosci.* **33**, 269–298 (2010).
4. Cisek, P. *J. Neurosci.* **26**, 9761–9770 (2006).
5. Gallivan, J.P. & Chapman, C.S. *Front. Neurosci.* **8**, 215 (2014).
6. Pastor-Bernier, A. & Cisek, P. *J. Neurosci.* **31**, 7083–7088 (2011).
7. Bock, O. & Eversheim, U. *Behav. Brain Res.* **108**, 85–90 (2000).
8. Dorris, M.C. & Glimcher, P.W. *Neuron* **44**, 365–378 (2004).
9. Cos, I., Bélanger, N. & Cisek, P. *J. Neurophysiol.* **105**, 3022–3033 (2011).
10. Cos, I., Medleg, F. & Cisek, P. *J. Neurophysiol.* **108**, 1764–1780 (2012).
11. Gold, J.I. & Shadlen, M.N. *Annu. Rev. Neurosci.* **30**, 535–574 (2007).
12. Whittingstall, K. & Logothetis, N.K. *Neuron* **64**, 281–289 (2009).
13. Lakatos, P., Karmos, G., Mehta, A.D., Ulbert, I. & Schroeder, C.E. *Science* **320**, 110–113 (2008).
14. Wyart, V., de Gardelle, V., Scholl, J. & Summerfield, C. *Neuron* **76**, 847–858 (2012).
15. Oliveira, F.T.P., Diedrichsen, J., Verstynen, T., Duque, J. & Ivry, R.B. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **107**, 17751–17756 (2010).
16. Kayser, J. & Tenke, C.E. *Clin. Neurophysiol.* **117**, 348–368 (2006).
17. Homan, R.W., Herman, J. & Purdy, P. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* **66**, 376–382 (1987).
18. Hoshi, E. & Tanji, J. *Curr. Opin. Neurobiol.* **17**, 234–242 (2007).
19. Cisek, P. & Kalaska, J.F. *Neuron* **45**, 801–814 (2005).
20. Ledberg, A., Bressler, S.L., Ding, M., Coppola, R. & Nakamura, R. *Cereb. Cortex N. Y. N 1991* **17**, 44–62 (2007).

2.3 Méthodes supplémentaires

Experimental Procedures

Subjects

Twenty-one right-handed volunteers were recruited from the Université de Sherbrooke (8 females; mean age, 25; range, 21–34 years). Subjects had normal or corrected-to-normal vision, and reported no history of neurologic or psychiatric disorders. They provided written consent validated by the ethical committee of the Centre Hospitalier de l'Université de Sherbrooke (CHUS) and received \$20 in compensation for their participation. Two subjects were excluded from analysis because of outlier psychophysical behavior.

Experimental setup

Subjects sat in a darkened room with their chin resting on a chinrest and their hands positioned on a table. A monitor (20-inch Dell P1130; resolution: 1024x768; refresh rate: 150 Hz) was positioned horizontally face down 58 cm above the table and a semi-transparent mirror was positioned horizontally halfway between the monitor and the table. The mirror prevented subjects from seeing their hands during the entire experiment. Visual stimuli (i.e. targets, fixation point) were projected from the monitor to the mirror, giving the impression that they were presented on the same plane as the table. A starting base, consisting of a computer mouse fixed to the table, was located 30 cm away from subjects, along their midline. Subjects were asked to press the two buttons of the mouse with their two index fingertips to start a trial. Two pieces of velcro (1cm²; 1.5cm between them) were fixed to each mouse button to ensure that subjects always positioned their fingertips at the appropriate locations. Gaze was controlled by having subjects fixate a “+” symbol displayed within a circle (0.7cm diameter) throughout the entire experiment. The fixation cross was positioned 3 cm in front of the starting base, along the midline. During both preliminary testing and the main experiment, visual targets (blue circles of 0.7cm diameter) were randomly presented along a semicircular array, 10cm away from the starting base.

Experimental task

Subjects' task was to perform unimanual reaching movements toward visual targets. A trial would begin when subjects pressed both mouse buttons with their index fingertips. Then, after a constant 2 s interval, a target would be presented, and subjects would initiate a reaching movement as fast and accurately as possible to the target location using the hand of their choice. To control for movement amplitude, subjects were asked to reach and touch a semicircular piece of tape fixed to the table underneath the targets (i.e. 10cm). Subjects then had to remain stationary at movement endpoint for ~0.5 s before bringing their hand back to the starting base for the next trial. Targets disappeared when the mouse buttons were pressed. Movement kinematics were not monitored during the experiment.

Preliminary testing

To ensure that left and right hand reaches would be selected equally often in the main experiment, it was critical to precisely assess each subject's PSE (point of subjective equality). In a first preliminary test, eleven targets were used (1° , 2° , 4° , 8° and 13° on either side of a central target, which was located at the midline - 0°). On each trial, a single target was presented randomly to one of the eleven possible locations, and subjects reached toward the target with the hand of their choice. Subjects were asked to complete twelve trials toward each of the eleven targets, presented in random order. For all subjects, the proportion of right hand responses for each target followed a sigmoidal curve. We fitted a logistic regression curve to each subject's data to estimate the preliminary PSE, representing the virtual point in space where left and right hands had an equiprobable likelihood of being selected (50-50%). This point was slightly left of midline for a majority of subjects given that they were right-handed. To obtain a more sensitive estimate of the true PSE for each subject, this preliminary PSE was then defined as the central target for a second preliminary test (other targets still positioned 1° , 2° , 4° , 8° and 13° on either side of it). In the second preliminary test, subjects completed twenty-four trials toward the eleven targets, presented in random order. These data were then used to calculate the true PSE of each subject, which was used in the main experiment.

Main experiment

Nine targets were used in the main experiment. They were positioned 1° , 2° , 35° and 38° on either side of the PSE target. The five targets at and near the PSE ($\pm 1^\circ$ and 2°) were called the PSE targets, where the uncertainty of using either hand was high. The targets located at the extreme left and right of the array ($\pm 35^\circ$ and 38°) were called the eccentric targets for which the uncertainty of using either hand was low.

The experiment consisted of six blocks of 81 trials, for a total of 486 trials per subject. Trials toward each of the nine targets were equally distributed across the six blocks. Each subject completed 300 trials toward the PSE targets (45, 65, 80, 65 and 45 trials for the -2° , -1° , PSE, $+1^\circ$ and $+2^\circ$ targets respectively). They also completed 75 trials toward the left eccentric targets (38 and 37 trials for the -35° and -38° targets respectively), and 75 trials toward the right eccentric targets (37 and 38 trials for the $+35^\circ$ and $+38^\circ$ targets respectively). The ordering of the trials was pseudo-randomised such that there was never more than three PSE targets being presented consecutively. Similarly, eccentric targets from the same side could not be presented consecutively. This pseudo-randomization minimized the likelihood that subjects would use the same hand several times in a row. Furthermore, we included two types of control trials to prevent subjects from engaging into stereotyped behavior. Firstly, fixation trials (3 trials/block) were added to ensure that subjects were always fixating the fixation point. During these trials, there was no target being presented but the “+” symbol displayed within the fixation point changed for an “x” symbol. Subjects then had to reach with both hands to the fixation point. Secondly, bimanual trials (3 trials/block) were used to ensure that subjects always remained ready to release both hands. Two targets appeared simultaneously toward which subjects had to respond with both hands. Short breaks were taken between blocks and the experiment lasted 3h total (preliminary testing and main experiment combined).

Data processing and analyses

Behavioral data

Percentage of left/right hand responses per target

Not all five PSE targets were necessarily used in the EEG analyses for each subject. In fact, only the PSE targets that showed a percentage of right hand responses between 20% and 80% were selected for analysis (mean across subjects = 4.4 targets). This ensured that the PSE targets used for each subject would evoke sufficient uncertainty. Still, a large number of trials was collected for left and right hand choices, which did not differ significantly from each other (132 trials \pm 38 trials and 121 trials \pm 40 trials respectively; $p > 0.05$).

Reaction time

Reach reaction time (RT) was calculated as the time between the onset of the target and the release of one of the two buttons. We rejected trials where subjects released both buttons. We also rejected trials with RT under 150 ms and above 1 s as well as trials with RT beyond three standard deviations of each subject's mean. These rejections corresponded on average to 2.6% of the data per subject. The corresponding EEG epochs were removed. The Wilcoxon signed-rank test was used to compare RT between the PSE targets and eccentric targets (left and right combined).

EEG data

EEG acquisition and preprocessing

EEG was acquired with a 64-channel BrainAmp system (Brainproducts, Munich, Germany) along with the BrainCap MR electrode cap (Falk Minow Services, Herrsching-Breitbrunn, Germany). When placing the cap, we made sure that the Cz electrode was at the vertex. The electrodes were ring-type sintered nonmagnetic Ag-AgCl electrodes and were positioned in accordance with the extended 10/20 system. The reference electrode was located at FCz. Vertical eye movements and blinks were monitored with frontal electrode FP1 (positioned above the left orbit). The EEG signals were digitized online (sampling rate 5 kHz), and impedances were kept below 20 k Ω . EEG data were analyzed offline using the Brain Vision Analyzer software (version 2.0; Brainproducts). Data were down-sampled to 256 Hz. They were digitally bandpass filtered (0.5–35 Hz, 12 dB/octave) and transformed to the

average reference¹⁻³. FP1 was not included for further analyses. Subjects were encouraged to delay their blinks until the intertrial interval, yet remaining ocular artifacts were subtracted from the EEG signal using the statistical method of Gratton et al. (1983)⁴. The data were visually inspected for stereotypical artifacts such as excessive peak-to-peak deflections, or bursts of EMG activity. The data were epoched within a time window between -2.5 s and +1.5 s time-locked to the onset of the target ($t = 0$ ms). They were then exported into Matlab (MathWorks, Natick, MA) for further analyses using the EEGLAB toolbox⁵.

We applied independent component analysis⁶ to remove additional artifacts. Components reflecting artifacts, identified based on their topography, time-course and power spectrum, were rejected⁷. Four electrodes (FT9-FT10-TP9-TP10) were removed on an individual subject basis due to noisy signals.

Monopolar recordings were transformed into current source density (CSD) data using the Laplacian transformation⁸ (CSD toolbox⁹). The signal was interpolated with a spherical spline interpolation procedure¹⁰ to compute second-order derivatives in two dimensions of space (order of splines: 4; approximation parameter λ : 1.0e-5). CSD data are much less affected by far-field generators than monopolar recordings^{11,12}. They are therefore considered to provide a better reflection of the underlying cortical activities.

EEG analyses

The EEG data were bandpass filtered into the delta frequency band (2-4 Hz) using an inverse fast Fourier transform⁵. The instantaneous phase and amplitude of the signal was extracted using the Hilbert transform on the filtered EEG data¹²⁻¹⁵. To determine whether the phase of ongoing EEG delta oscillations at target onset ($t = 0$ ms) differed as a function of hand choice, we compared delta band inter-trial coherence (ITC) between left and right hand choices. This comparison was done for each electrode separately. The ITC assesses phase consistency across trials at a given time-point and ranges from 0 to 1; 0 representing an absence of phase similarity across trials and 1 indicating perfect phase similarity⁵. Paired

samples t-tests were used to assess significant differences across conditions and p -values were Bonferroni-corrected for multiple comparisons.

Using the electrodes identified in the preceding analysis (three in the left hemisphere - which were pooled - and one in the right hemisphere), we then tested whether ITC in the hemisphere contralateral to the reaching hand was significantly different from the ipsilateral hemisphere. To do so, a Wilcoxon signed-rank test was used to compare mean ITC values between the contralateral and ipsilateral electrodes. This analysis was carried out separately for the two hand choices. Given the mirror-symmetric pattern of results for both hand choices, the data were pooled across hand choices and considered simply as contralateral and ipsilateral for further analyses.

Because the interhemispheric difference in pre-stimulus delta band ITC may reflect changes in signal amplitude¹⁶, the interhemispheric difference in delta band amplitude was also computed at target onset. A regression was then performed between the interhemispheric difference in ITC and amplitude values separately for left and right hand choices.

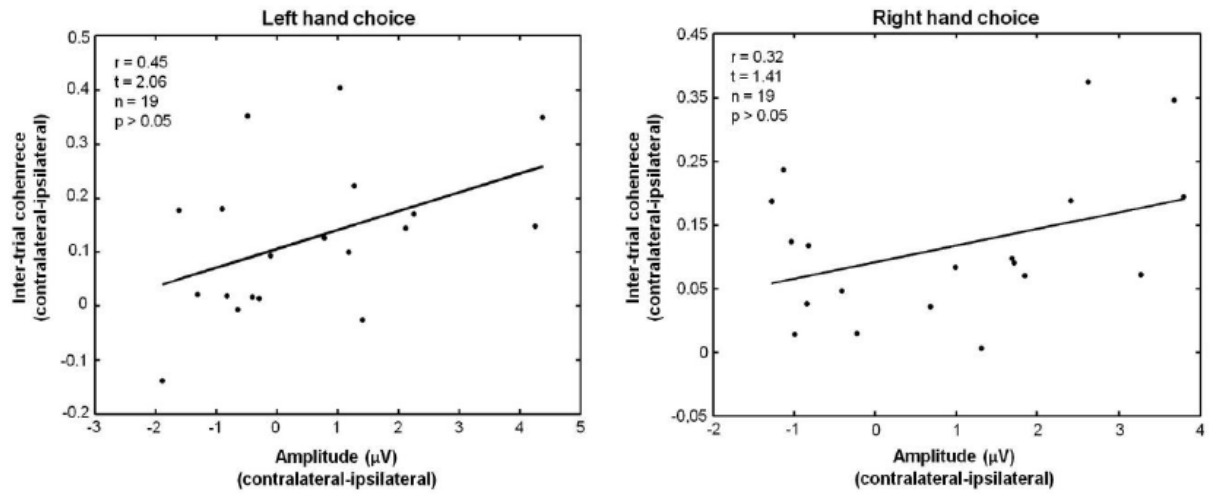
To characterize the distributions of single-trial delta phases in the contralateral and ipsilateral hemispheres, we sorted the data into twelve bins of 0.52 rad spanning the entire delta cycle. We compared the two distributions using the Kuiper's test. This test was done both on the group data as well as on individual subject data.

We characterized the RT distribution by sorting the RT data into the same twelve bins as in the preceding analysis. We then averaged the RT of the 33% of trials closest to the center of the maximal bin and compared it with the RT of the 33% of trials closest to the center of the minimal bin, using the Wilcoxon signed-rank test.

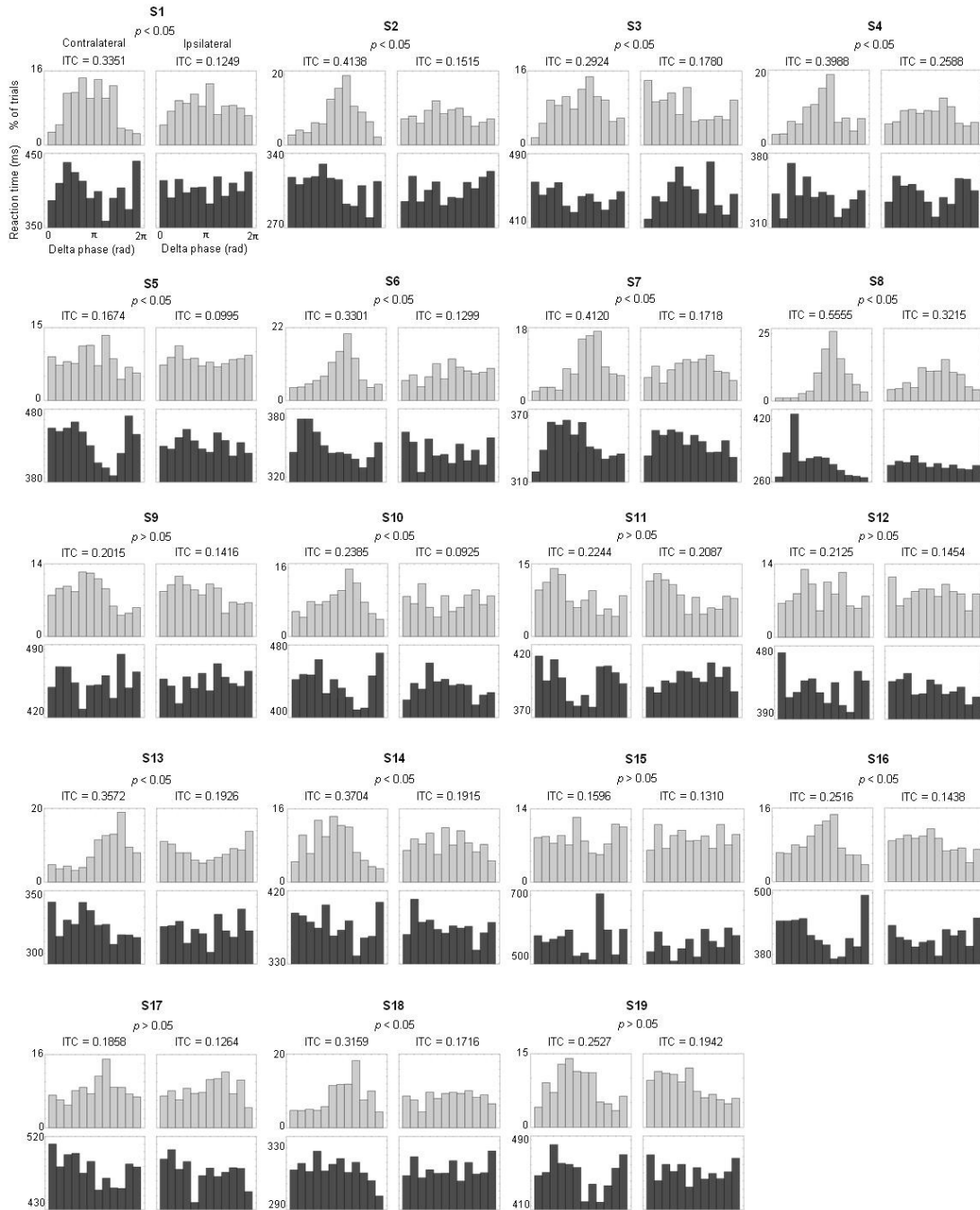
References

1. Gwin, J.T., Gramann, K., Makeig, S. & Ferris, D.P. *J. Neurophysiol.* **103**, 3526–3534 (2010).
2. Gwin, J.T. & Ferris, D.P. *Front. Hum. Neurosci.* **6**, 258 (2012).
3. Gwin, J.T. & Ferris, D.P. *J. Neuroengineering Rehabil.* **9**, 35 (2012).
4. Gratton, G., Coles, M.G. & Donchin, E. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* **55**, 468–484 (1983).
5. Delorme, A. & Makeig, S. *J. Neurosci. Methods* **134**, 9–21 (2004).
6. Hyvarinen, A. *IEEE Trans. Neural Netw.* **10**, 626–634 (1999).
7. Sengupta, R. & Nasir, S.M. *J. Neurophysiol.* **113**, 2471–2479 (2015).
8. Babiloni, F. et al. *Med. Eng. Phys.* **23**, 323–328 (2001).
9. Kayser, J. & Tenke, C.E. *Clin. Neurophysiol.* **117**, 348–368 (2006).
10. Perrin, F., Bertrand, O. & Pernier, J. *IEEE Trans. Biomed. Eng.* **BME-34**, 283–288 (1987).
11. Manahilov, V., Riemslog, F.C. & Spekreijse, H. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* **82**, 220–224 (1992).
12. Lakatos, P., Karmos, G., Mehta, A.D., Ulbert, I. & Schroeder, C.E. *Science* **320**, 110–113 (2008).
13. Wyart, V., de Gardelle, V., Scholl, J. & Summerfield, C. *Neuron* **76**, 847–858 (2012).
14. Whittingstall, K. & Logothetis, N.K. *Neuron* **64**, 281–289 (2009).
15. Gabor, D. *J. Inst. Electr. Eng. - Part III Radio Commun. Eng.* **93**, 429–441 (1946).
16. Daitch, A.L. et al. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **110**, 19585–19590 (2013).

2.4 Informations supplémentaires



Supplementary Figure 1. Regression between the interhemispheric difference in ITC and amplitude values for left and right hand choices.



Supplementary Figure 2. Individual subject distributions of single-trial delta phase at target onset and reach reaction times for both hemispheres. p -values correspond to the difference between the contralateral and ipsilateral delta phase distributions.

CHAPITRE 3

DISCUSSION

Les modèles actuels de sélection d'une action stipulent que le cerveau planifie continuellement plusieurs possibilités d'action en parallèle sous la forme de représentations motrices (Cisek, 2006; Gold et Shadlen, 2007). La sélection d'une option particulière résulterait d'une compétition entre ces représentations motrices, celle-ci modulée par une multitude de facteurs (disposition de l'environnement, coût des actions, niveau de récompense, etc.) (Cisek, 2007). L'étude présentée dans ce mémoire a testé l'hypothèse selon laquelle, lorsque tous les facteurs connus modulant la sélection d'une action sont contrôlés, la phase en delta (2-4 Hz) dans laquelle se trouve chacun des hémisphères au moment de l'apparition d'un stimulus viendrait moduler la compétition entre les deux mains. Les signaux cérébraux furent enregistrés par EEG lors d'une tâche de sélection de la main. Les résultats ont révélé que, lors de l'apparition du stimulus, l'hémisphère cortical étant dans la phase la plus excitable en delta (pic négatif) est associé à la fois à la main qui sera sélectionnée ainsi qu'au temps de réaction. Ainsi, les résultats obtenus sont en accord avec l'hypothèse de l'étude, car ils ont montré que l'excitabilité corticale momentanée en delta (phase du signal) pourrait agir comme un facteur modulant la sélection d'une action en venant moduler la compétition entre les deux possibilités de mouvement.

3.1 Comparaison avec la littérature

Un lien entre la phase en delta et la main choisie pour le mouvement fut établi dans l'article en calculant la cohérence de phase inter-essai (ITC) en delta, représentant le niveau de similarité de phase entre les essais (Daitch et al., 2013; Lakatos et al., 2008), au moment de l'apparition d'un stimulus. Les résultats ont montré que l'ITC de l'hémisphère controlatéral à la main choisie était significativement plus élevé que celui de l'hémisphère ipsilatéral. Cette différence significative d'ITC inter-hémisphérique fut seulement remarquée au niveau des électrodes centrales et précentrales, ce qui suggère que les régions motrices ont joué un rôle important lors du processus de sélection de l'action. L'EEG ayant été utilisée comme outil de mesure dans cette étude, il est impossible de déterminer avec certitude la région cérébrale précise responsable de la sélection de l'action. Par contre, la résolution spatiale de

l'EEG ayant été améliorée par une estimation de la CSD, la résolution obtenue est donc de 2-3 cm (Burle et al., 2015). Ainsi, le cortex prémoteur (PM pour l'anglais *premotor cortex*) et M1 sont les deux régions corticales possiblement impliquées dans la sélection de l'action. L'hypothèse concernant l'implication d'une ou de ces deux régions au sein du processus de sélection de l'action est supportée par différents facteurs et études qui seront discutés ci-dessous. Comme mentionné précédemment, plusieurs modèles actuels soutiennent que le cerveau traite en permanence les informations sensorielles afin de spécifier, en parallèle, de multiples actions potentielles disponibles dans l'environnement (Cisek, 2006; Gold et Shadlen, 2007). Les représentations motrices associées aux actions possibles sont donc en constante compétition au sein du réseau pariéto-frontal et cette compétition est modulée par de l'information provenant de différentes régions corticales et sous-corticales (Christopoulos et al., 2015; Cisek, 2007; Wang, 2008). Dans le cas de mouvements d'atteinte manuelle guidés par la vision, l'intégration dynamique des différents facteurs influençant la décision s'effectue au niveau sensori-moteur, plus précisément, au sein des cortex prémoteur et pariétal postérieur, permettant ainsi la sélection d'une action (Christopoulos et al., 2015; Pastor-Bernier et Cisek, 2011; Platt et Glimcher, 1999). Romo et al. (2004) ont entraîné des singes à comparer deux stimuli vibrotactiles appliqués sur le bout du doigt et à signaler leur décision en appuyant sur un bouton médial ou latéral avec leur main libre. Les résultats de cette étude ont permis de montrer que, suite à la comparaison des deux stimuli, la région ventrale de l'aire prémotrice (PMv pour l'anglais *ventral premotor area*) reflétait l'action sélectionnée par le singe avant que le signal se rende à M1. De plus, Cisek et Kalaska en 2005 ont montré, chez le primate, que l'action sélectionnée était premièrement reflétée au niveau du PMd, pour ensuite être représentée dans M1. Cisek a, en outre, développé un modèle théorique en 2006 au sein duquel il suggère que bien que la décision soit grandement influencée par des « votes » en provenance de certaines régions cérébrales, celle-ci est en réalité prise au niveau du cortex prémoteur. Le cortex prémoteur étant une région importante du réseau pariéto-frontal où la planification des potentiels mouvements (Cisek et Kalaska, 2005; Hoshi et Tanji, 2006; Shadlen et Newsome, 2001), l'intégration des facteurs modulant la décision (Cisek, 2007; Gold et Shadlen, 2007; Hoshi et Tanji, 2000) et le reflet de la décision (Cisek, 2006; Cisek et Kalaska, 2005; Romo et al., 2004; Wallis et Miller, 2003) prennent place, cette région

corticale semble être un excellent candidat pour effectuer la sélection d'une action. Possédant de fortes connections avec M1 ainsi qu'avec le cortex préfrontal (Chouinard et Paus, 2006), ce dernier connu pour participer à la modulation de la compétition entre les différents plans moteurs (Cisek et Kalaska, 2010; Miller, 2000), le cortex prémoteur semble avoir la connectivité anatomique et fonctionnelle requise pour lui permettre d'effectuer la sélection d'une action. Un autre facteur en faveur du rôle du cortex prémoteur lors de la sélection d'une action, et plus précisément, lors de la sélection de la main, est que les neurones de cette région corticale sont sensibles à l'effecteur qui effectuera le mouvement chez le singe et l'humain (Beurze et al., 2007; Hoshi et Tanji, 2007; Schieber, 2000). Entre autres, Schieber (2000) tenta de moduler la latéralité de mouvements de préhension chez le singe. Suite à une inactivation du PMv, deux morceaux alimentaires équivalents furent présentés simultanément à la droite et à la gauche du singe. Les résultats ont indiqué une diminution de la probabilité que le singe effectue une réponse motrice contralatérale au PMv inactivé. Ce résultat suggère que, lorsque des objets équivalents sont présents bilatéralement, le PMv joue un rôle dans la sélection de l'objet vers lequel le mouvement sera effectué ainsi que de l'effecteur qui sera déployé, pour un mouvement de préhension. Une étude menée par Michelet et al. en 2010 a par contre montré que la compétition entre les diverses possibilités d'action pouvait s'étendre jusque dans M1. Ce résultat peut possiblement être expliqué par le modèle établi par Cisek en 2006. Celui-ci stipule que lorsque la compétition entre deux options devient assez modulée pour qu'une des deux atteigne un certain seuil (Smith et Ratcliff, 2004), l'activité des neurones du PMd associés à cette action augmente drastiquement, tandis que l'activité des neurones de la région du PMd en compétition est supprimée (Cisek, 2006). Afin d'initier le mouvement, les neurones de M1 sont ensuite activés. Par contre, si le signal de départ est donné avant qu'un des pics d'activité dans le PMd n'ait atteint le seuil, la compétition se déplacera dans M1. Cependant, les interactions latérales des neurones de M1 étant beaucoup plus fortes que celles du PMd, de multiples pics d'activité ne peuvent survivre dans M1. Ce phénomène forcera le PMd, qui possède des connections réciproques avec M1, à sélectionner le pic d'activité le plus élevé à ce moment. Le résultat principal de l'étude menée dans le cadre de ce mémoire révèle que, lors de l'apparition du stimulus, l'hémisphère cortical fluctuant dans la phase la plus excitable en delta prédit la main qui sera sélectionnée pour le mouvement.

Ce résultat, se rapprochant du phénomène décrit par le modèle de Cisek (2006), permet de croire que le cortex prémoteur, avec l'aide de M1, joue un rôle important dans le processus de la sélection d'une action.

Suite aux résultats obtenus concernant la différence d'ITC inter-hémisphérique au niveau des régions motrices controlatérales et ipsilatérales à la main choisie, une distribution des valeurs de phase en delta, essai par essai, pour l'hémisphère controlatéral, fut générée. La moyenne de cette distribution (forte concentration d'essais) était près du pic négatif de l'onde en delta, celui-ci considéré comme une région du cycle en delta de forte excitabilité (Schroeder et Lakatos, 2009). En plus d'avoir établi un lien entre la phase en delta et la main choisie pour le mouvement, les résultats ont aussi montré un lien entre la phase en delta et le temps de réaction. Ceux-ci ont révélé qu'au niveau de l'hémisphère controlatéral, les temps de réaction des essais associés à une phase en delta près du pic négatif étaient significativement plus rapides que ceux où la phase en delta se trouvait près du pic positif. Ces relations établies entre la phase en delta ainsi que la main choisie et le temps de réaction sont en accord avec plusieurs études soutenant le rôle des oscillations neuronales à basse fréquence dans la modulation de l'amplitude de la réponse neuronale (Schroeder et Lakatos, 2009). Ainsi, les stimuli arrivant dans le cerveau pendant une phase de forte excitabilité sont amplifiés, tandis que ceux arrivant lors d'une phase de faible excitabilité sont atténués. Whittingstall et Logothetis (2009) ont montré qu'une forte réponse MUA (rythme de décharge des neurones) dans le cortex visuel du singe était associée au pic négatif du signal en delta, phase de forte excitabilité (Schroeder et Lakatos, 2009). De façon similaire, des études récentes ont révélé que les oscillations à basse fréquence pourraient fonctionner comme un instrument de sélection attentionnelle (Lakatos et al., 2005, 2008). Lorsqu'un stimulus était présenté de façon rythmique ou prévisible, une réinitialisation de phase en delta, au niveau du cortex visuel (Lakatos et al., 2008) et du cortex auditif (Lakatos et al., 2005), était effectuée par le cerveau pour les stimuli pertinents, afin que le pic négatif du signal coïncide avec ce stimulus attendu. Cette réinitialisation de phase à basse fréquence a résulté en une amplification de la réponse neuronale reliée au stimulus attendu, mesurée grâce à l'amplitude du CSD et MUA. De plus, les temps de réaction étaient significativement plus rapides lorsque le stimulus attendu

coïncidait avec le pic négatif du signal en delta. Les oscillations en delta agiraient donc comme un métronome interne afin que l'apparition des informations pertinentes au cerveau coïncide avec une phase précise en delta (pic négatif), augmentant ainsi la réponse neuronale et diminuant le délai de réaction. Stefanics et al. (2010) ont obtenu des résultats similaires chez l'humain. Ils ont montré que les stimuli attendus avec un grand degré de certitude coïncidaient avec le pic négatif des oscillations fronto-centrales en delta ainsi qu'avec des temps de réaction significativement plus rapides. Une autre étude effectuée chez l'humain a suggéré que le rythme en delta dans le cortex moteur primaire était réinitialisé afin que la phase du signal se synchronise avec l'apparition des informations pertinentes (Saleh et al., 2010). Cette synchronisation n'était pas observée pour les informations non pertinentes. Il a donc été montré à travers ces études récentes que lorsqu'un stimulus est présenté de façon rythmique ou prévisible, le cerveau effectue une réinitialisation de phase dans la bande de fréquence delta afin que la phase de forte excitabilité coïncide avec le stimulus attendu dans le but d'amplifier la réponse neuronale associée à ce stimulus (Lakatos et al., 2005, 2007, 2008; Schroeder et Lakatos, 2009; Whittingstall et Logothetis, 2009). Dans l'expérience menée dans le cadre de ce mémoire, il n'était pas possible de prédire l'endroit où le stimulus allait apparaître, il était donc inutile que le cerveau effectue une réinitialisation de phase dans un des hémisphères, ne sachant pas à l'avance quelle main allait être utilisée pour le mouvement. Un mécanisme possible pouvant expliquer les résultats obtenus est que les deux hémisphères oscillaient à basse fréquence jusqu'au moment où l'information concernant l'emplacement spatial du stimulus soit donnée. L'hémisphère se trouvant le plus près du pic négatif a engendré une représentation motrice plus ample dans cet hémisphère, ce qui modula la compétition entre les deux représentations motrices associées aux deux mains. Étant donné que tous les facteurs connus influençant la décision étaient contrôlés, la phase du signal en delta des ensembles neuronaux codant le mouvement de chacune des mains a permis à une main d'être sélectionnée. Ainsi, plus un des hémisphères oscillait près du pic négatif en delta, plus la compétition entre les deux mains était rapidement résolue, engendrant un temps de réaction rapide.

3.2 Forces de l'étude

Plusieurs analyses statistiques de contrôle ont été effectuées afin de confirmer la validité ainsi que la spécificité des résultats.

1. Parce qu'une augmentation de l'ITC lors de la présentation d'un stimulus peut être entraînée par une augmentation de l'amplitude du signal, une corrélation entre les différences inter-hémisphériques d'ITC et d'amplitude (Figure 1 de la section 2.4) a été effectuée. La régression linéaire réalisée pour chacune des mains, entre ces deux mesures, n'était pas significative, mais près du seuil de significativité. Ce résultat vient donc confirmer que la différence inter-hémisphérique d'ITC n'est pas entièrement entraînée par la différence inter-hémisphérique d'amplitude du signal. Il est possible qu'une partie des résultats d'ITC soient expliqués par une augmentation de l'amplitude du signal. Par contre, le lien établi entre la phase du signal en delta ainsi que le temps de réaction confirme la validité des résultats d'ITC.

2. Un problème relevé dans la littérature lors de la comparaison de deux valeurs de cohérence est qu'un nombre inégal d'essais peut moduler les résultats (Maris et al., 2007). Dans l'étude de ce mémoire, la différence d'ITC n'était pas attribuable à ce facteur, car la comparaison a été effectuée entre les valeurs des deux hémisphères, ce qui indique que le nombre d'essais était le même pour la comparaison de chacune des mains. De plus, il n'y avait pas de différence significative entre le nombre d'essais où la main gauche et la main droite ont été sélectionnées (moyenne : 132 vs 121 essais, respectivement; $p > 0.05$).

3. Afin d'effectuer une analyse de contrôle dans le but de vérifier la spécificité des résultats d'ITC aux cibles du PSE, une comparaison des valeurs d'ITC inter-hémisphériques pour les cibles excentriques, aux mêmes électrodes d'intérêt, a été effectuée. Aucune différence significative d'ITC inter-hémisphérique n'a été relevée pour les mains gauche et droite lorsque les cibles excentriques ont été analysées. Ce résultat indique donc que pour les cibles du PSE, la phase en delta est le facteur permettant à la sélection de la main d'être effectuée, contrairement aux cibles excentriques, où le facteur biomécanique prédomine, car aucune relation n'a été établie avec la phase.

Peu d'études ont tenté d'étudier le processus de sélection de la main, entre autres, car la méthodologie est difficile à contrôler dû au grand niveau de liberté de mouvement attribué aux sujets. Dans cette étude, cette difficulté fut surmontée en créant un protocole très précis et rigoureux dans le but de contrôler tous les facteurs pouvant influencer la décision.

Les résultats de cette étude élargissent considérablement les modèles actuels en montrant que la sélection d'une action est en partie déterminée par l'état du cerveau au moment d'effectuer un choix, d'une manière qui est indépendante de toutes les variables de décision connues dans la littérature.

3.3 Limites de l'étude et perspectives

L'EEG ne possédant pas une excellente résolution spatiale, seulement des spéculations peuvent être émises concernant la région cérébrale responsable de la sélection de l'action. Cette faiblesse de l'EEG pourrait expliquer pourquoi les électrodes significatives de l'analyse d'ITC n'étaient pas symétriques d'un hémisphère à l'autre. Il serait intéressant d'utiliser en simultané un outil complémentaire à l'EEG, tel qu'une technique d'imagerie métabolique comme l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf). Les signaux électriques mesurés avec l'EEG permettent d'analyser les délais des processus cognitifs sous-jacents, alors que les signaux hémodynamiques mesurés grâce au signal dépendant du niveau d'oxygène sanguin (BOLD pour l'anglais *blood oxygen level dependent*) de l'IRMf sont reliés à la consommation d'énergie des populations neuronales (Herrmann et Debener, 2008). Leurs forces et faiblesses étant complémentaires, l'enregistrement simultané EEG- IRMf est une méthode non-invasive de plus en plus utilisée afin d'analyser le cerveau humain à la fois avec une résolution spatiale et temporelle élevée (Buzsáki et al., 2012; Huster et al., 2012).

L'amplitude de la réponse neuronale n'a pas été directement mesurée comme elle l'a été dans les études menées chez le singe, où l'implantation d'électrodes dans le cerveau fut utilisée (Lakatos et al., 2005, 2008; Whittingstall et Logothetis, 2009). Un lien entre la phase du signal et la main choisie fut déterminé, mais il serait intéressant de montrer un lien entre la phase et l'amplitude de la réponse neuronale au stimulus, dans chacun des hémisphères, juste avant que le mouvement ne soit enclenché. Ce lien permettrait de

renforcer l'hypothèse émise par laquelle l'hémisphère se trouvant le plus près du pic négatif engendre une représentation motrice plus ample dans cet hémisphère, ce qui permet à la compétition entre les deux représentations motrices associées aux deux mains d'être modulée. Dans les études précédemment rapportées chez le primate, l'amplitude de la réponse neuronale a été mesurée grâce à l'amplitude du CSD et MUA. Le CSD étant la dérivée spatiale seconde du potentiel de champ local (LFP pour l'anglais *local field potential*), il permet de localiser de façon plus précise les courants transmembranaires (Chen et al., 2011). L'analyse des potentiels évoqués (ERPs pour l'anglais *event-related potentials*) mesurés à l'EEG pourrait être une méthode utilisée pour obtenir de l'information sur l'amplitude de la réponse neuronale sans utiliser l'implantation d'électrodes. Par contre, les ERPs ont une amplitude beaucoup plus faible que les LFPs dû aux effets de distorsion et d'atténuation des tissus mous et durs entre la source de courant et l'électrode (Buzsáki et al., 2012). Encore une fois, l'analyse des signaux hémodynamiques de l'IRMf pourrait permettre d'apporter de l'information supplémentaire à ce sujet. Les études citées précédemment ont aussi montré un lien entre la phase en delta et l'amplitude du signal en gamma (Lakatos et al., 2008; Whittingstall et Logothetis, 2009). Il serait donc intéressant d'investiguer cette relation avec les résultats obtenus dans ce mémoire.

Il est probable que, dans un environnement non contrôlé dans lequel nous vivons, la proportion de la modulation qu'exerce la phase en delta sur la décision est beaucoup plus faible que les autres facteurs d'influence de la sélection, tels que les intentions du sujet, le coût des actions, le niveau de récompense, etc. (Christopoulos et al., 2015; Gold et Shadlen, 2007). Par contre, aussi minime que la phase en delta puisse avoir comme impact sur la décision, il est primordial de bien comprendre l'ensemble des processus menant à la sélection d'une action et les mécanismes oscillatoires qui y sont associés. La prise de décision étant omniprésente dans nos vies, la connaissance approfondie de ce phénomène permet, entre autres, de perfectionner les interfaces cerveau-machine qui se basent sur l'interprétation des signaux cérébraux.

CHAPITRE 4

CONCLUSION

Pour conclure, les résultats de cette étude confirment l'hypothèse de départ selon laquelle la sélection de la main est associée à l'excitabilité momentanée (phase du signal) des ensembles neuronaux codant le mouvement de chacune des mains, lorsque tous les facteurs connus influençant la décision sont contrôlés. En effet, ces résultats ont montré que l'hémisphère cortical se trouvant dans la phase la plus excitable en delta (près du pic négatif), lors de l'apparition du stimulus, est associé à la fois à la main qui sera sélectionnée ainsi qu'au temps de réaction. Ceux-ci révèlent donc que l'excitabilité corticale momentanée pourrait agir comme un facteur modulant la sélection d'une action. Dans cette optique, ces données fournissent de fortes évidences en faveur du mécanisme selon lequel la sélection d'une action émerge d'une différence d'amplitude entre les représentations motrices associées aux deux mains, prenant potentiellement place au niveau des régions motrices.

RÉFÉRENCES

- Andersen, R. A. et Buneo, C. A. (2002). Intentional maps in posterior parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 25, 189-220.
- Andersen, R. A. et Cui, H. (2009). Intention, action planning, and decision making in parietal-frontal circuits. *Neuron*, 63(5), 568-583.
- Babiloni, F., Cincotti, F., Bianchi, L., Pirri, G., del R Millán, J., Mouriño, J., Salinari, S., et al. (2001). Recognition of imagined hand movements with low resolution surface Laplacian and linear classifiers. *Medical Engineering & Physics*, 23(5), 323-328.
- Bastiaansen, M. et Hagoort, P. (2006). Oscillatory neuronal dynamics during language comprehension. In C. N. and W. Klimesch (dir.), *Progress in Brain Research*, Event-Related Dynamics of Brain Oscillations. Elsevier.
- Bernard, M. (2006). *Méthodologie d'analyse des synchronisations neuronales dans les signaux EEG à l'aide de graphes d'informations temps-fréquence*. Poitiers.
- Bernier, P.-M., Cieslak, M. et Grafton, S. T. (2012). Effector selection precedes reach planning in the dorsal parietofrontal cortex. *Journal of Neurophysiology*, 108(1), 57-68.
- Beurze, S. M., de Lange, F. P., Toni, I. et Medendorp, W. P. (2007). Integration of target and effector information in the human brain during reach planning. *Journal of Neurophysiology*, 97(1), 188-199.
- Bland, B. H. et Oddie, S. D. (2001). Theta band oscillation and synchrony in the hippocampal formation and associated structures: the case for its role in sensorimotor integration. *Behavioural Brain Research*, 127(1-2), 119-136.
- Bock, O. et Eversheim, U. (2000). The mechanisms of movement preparation: a precuing study. *Behavioural Brain Research*, 108(1), 85-90.
- Botella-Soler, V., Valderrama, M., Crépon, B., Navarro, V. et Le Van Quyen, M. (2012). Large-scale cortical dynamics of sleep slow waves. *PloS One*, 7(2), 1-10.
- Brinkman, L., Stolk, A., Dijkerman, H. C., de Lange, F. P. et Toni, I. (2014). Distinct Roles for Alpha- and Beta-Band Oscillations during Mental Simulation of Goal-Directed Actions. *The Journal of Neuroscience*, 34(44), 14783-14792.
- Brodmann, K. (1909). *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues*. Leipzig: J.A. Barth.
- Burle, B., Spieser, L., Roger, C., Casini, L., Hasbroucq, T. et Vidal, F. (2015). Spatial and temporal resolutions of EEG: Is it really black and white? A scalp current density view. *International Journal of Psychophysiology*, 97(3), 210-220.
- Buzsáki, G. (2005). Theta rhythm of navigation: Link between path integration and landmark navigation, episodic and semantic memory. *Hippocampus*, 15(7), 827-840.
- Buzsáki, G. (2006). *Rhythms of the Brain*. New York, NY : Oxford University Press.
- Buzsáki, G., Anastassiou, C. A. et Koch, C. (2012). The origin of extracellular fields and currents — EEG, ECoG, LFP and spikes. *Nature Reviews Neuroscience*, 13(6), 407-420.
- Caminiti, R., Ferraina, S. et Mayer, A. B. (1998). Visuomotor transformations: early cortical mechanisms of reaching. *Current Opinion in Neurobiology*, 8(6), 753-761.

- Caplan, J. B., Madsen, J. R., Schulze-Bonhage, A., Aschenbrenner-Scheibe, R., Newman, E. L. et Kahana, M. J. (2003). Human theta oscillations related to sensorimotor integration and spatial learning. *The Journal of Neuroscience*, 23(11), 4726-4736.
- Chapter 04: Preprocessing Tools (2010). *Single subject data processing tutorial*. Consulté à l'adresse http://sccn.ucsd.edu/wiki/Chapter_04:_Preprocessing_Tools
- Chen, Y., Dhamala, M., Bollimunta, A., Schroeder, C. et Ding, M. (2011). Current Source Density Analysis of Ongoing Neural Activity: Theory and Application. In R. P. Vertes, R. W. Stackman Jr., et R. W. S. Jr (dir.), *Electrophysiological Recording Techniques*, Neuromethods (p. 27-40). Humana Press.
- Chouinard, P. A. et Paus, T. (2006). The primary motor and premotor areas of the human cerebral cortex. *The Neuroscientist: A Review Journal Bringing Neurobiology, Neurology and Psychiatry*, 12(2), 143-152.
- Christopoulos, V., Bonaiuto, J. et Andersen, R. A. (2015). A biologically plausible computational theory for value integration and action selection in decisions with competing alternatives. *PLoS computational biology*, 11(3), 1-31.
- Cisek, P. (2006). Integrated neural processes for defining potential actions and deciding between them: a computational model. *The Journal of Neuroscience*, 26(38), 9761-9770.
- Cisek, P. (2007). Cortical mechanisms of action selection: the affordance competition hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 362(1485), 1585-1599.
- Cisek, P. et Kalaska, J. F. (2005). Neural correlates of reaching decisions in dorsal premotor cortex: specification of multiple direction choices and final selection of action. *Neuron*, 45(5), 801-814.
- Cisek, P. et Kalaska, J. F. (2010). Neural mechanisms for interacting with a world full of action choices. *Annual Review of Neuroscience*, 33, 269-298.
- Cohen, M. X. (2014). *Analyzing Neural Time Series Data: Theory and Practice*. Cambridge, Massachusetts : The MIT Press.
- Connolly, J. D., Andersen, R. A. et Goodale, M. A. (2003). FMRI evidence for a « parietal reach region » in the human brain. *Experimental Brain Research*, 153(2), 140-145.
- Cos, I., Bélanger, N. et Cisek, P. (2011). The influence of predicted arm biomechanics on decision making. *Journal of Neurophysiology*, 105(6), 3022-3033.
- Cos, I., Medleg, F. et Cisek, P. (2012). The modulatory influence of end-point controllability on decisions between actions. *Journal of Neurophysiology*, 108(6), 1764-1780.
- Crone, N. E., Hao, L., Hart, J., Boatman, D., Lesser, R. P., Irizarry, R. et Gordon, B. (2001). Electrographic gamma activity during word production in spoken and sign language. *Neurology*, 57(11), 2045-2053.
- Cui, H. et Andersen, R. A. (2007). Posterior parietal cortex encodes autonomously selected motor plans. *Neuron*, 56(3), 552-559.
- Daich, A. L., Sharma, M., Roland, J. L., Astafiev, S. V., Bundy, D. T., Gaona, C. M., Snyder, A. Z., et al. (2013). Frequency-specific mechanism links human brain networks for spatial attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(48), 19585-19590.

- Delorme, A. et Makeig, S. (2004). EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, 134(1), 9-21.
- Dorris, M. C. et Glimcher, P. W. (2004). Activity in posterior parietal cortex is correlated with the relative subjective desirability of action. *Neuron*, 44(2), 365-378.
- Engel, A. K. et Fries, P. (2010). Beta-band oscillations--signalling the status quo? *Current Opinion in Neurobiology*, 20(2), 156-165.
- Erlhagen, W. et Schöner, G. (2002). Dynamic field theory of movement preparation. *Psychological Review*, 109(3), 545-572.
- Eustache, F., Lechevalier, B. et Viader, F. (2008). *Traité de neuropsychologie clinique : Neurosciences cognitives et cliniques de l'adulte* (1^{re} éd.). Bruxelles, Belgique : De Boeck.
- Foxe, J. J. et Simpson, G. V. (1999). Parieto-occipital ~10 Hz activity reflects anticipatory state of visual attention mechanisms. *Neuroreport*, 9(17), 3929-33.
- Freyer, F., Becker, R., Dinse, H. R. et Ritter, P. (2013). State-Dependent Perceptual Learning. *The Journal of Neuroscience*, 33(7), 2900-2907.
- Friedman, M. (1953). *Essays in Positive Economics*. University of Chicago Press.
- Gabbard, C. et Helbig, C. R. (2004). What drives children's limb selection for reaching in hemispace? *Experimental Brain Research*, 156(3), 325-332.
- Gabor, D. (1946). Theory of communication. Part 1: The analysis of information. *Journal of the Institution of Electrical Engineers - Part III: Radio and Communication Engineering*, 93(26), 429-441.
- Gallivan, J. P. et Chapman, C. S. (2014). Three-dimensional reach trajectories as a probe of real-time decision-making between multiple competing targets. *Frontiers in Neuroscience*, 8, 215.
- Gardinier, J., Franco, V. et Schieber, M. H. (2006). Interactions between lateralized choices of hand and target. *Experimental Brain Research*, 170(2), 149-159.
- Gibson, J. J. (1979). *The ecological approach to visual perception*. Houghton Mifflin.
- Gold, J. I. et Shadlen, M. N. (2007). The neural basis of decision making. *Annual Review of Neuroscience*, 30, 535-574.
- Gratton, G., Coles, M. G. et Donchin, E. (1983). A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 55(4), 468-484.
- Guerit, J. et Debatisse, D. (2007). Bases neurophysiologiques et principes d'interprétation de l'électroencéphalogramme en réanimation. *Réanimation*, 16(6), 546-552.
- Gwin, J. T. et Ferris, D. P. (2012a). Beta- and gamma-range human lower limb corticomuscular coherence. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6, 258.
- Gwin, J. T. et Ferris, D. P. (2012b). An EEG-based study of discrete isometric and isotonic human lower limb muscle contractions. *Journal of Neuroengineering and Rehabilitation*, 9, 35.
- Gwin, J. T., Gramann, K., Makeig, S. et Ferris, D. P. (2010). Removal of movement artifact from high-density EEG recorded during walking and running. *Journal of Neurophysiology*, 103(6), 3526-3534.
- Haegens, S., Nacher, V., Hernández, A., Luna, R., Jensen, O. et Romo, R. (2011). Beta oscillations in the monkey sensorimotor network reflect somatosensory decision making. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(26), 10708-10713.

- Herrmann, C. S. et Debener, S. (2008). Simultaneous recording of EEG and BOLD responses: a historical perspective. *International Journal of Psychophysiology*, 67(3), 161-168.
- Herrmann, C. S., Munk, M. H. J. et Engel, A. K. (2004). Cognitive functions of gamma-band activity: memory match and utilization. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(8), 347-355.
- Homan, R. W., Herman, J. et Purdy, P. (1987). Cerebral location of international 10-20 system electrode placement. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 66(4), 376-382.
- Hoshi, E. et Tanji, J. (2000). Integration of target and body-part information in the premotor cortex when planning action. *Nature*, 408(6811), 466-470.
- Hoshi, E. et Tanji, J. (2006). Differential involvement of neurons in the dorsal and ventral premotor cortex during processing of visual signals for action planning. *Journal of Neurophysiology*, 95(6), 3596-3616.
- Hoshi, E. et Tanji, J. (2007). Distinctions between dorsal and ventral premotor areas: anatomical connectivity and functional properties. *Current Opinion in Neurobiology*, 17(2), 234-242.
- Huster, R. J., Debener, S., Eichele, T. et Herrmann, C. S. (2012). Methods for Simultaneous EEG-fMRI: An Introductory Review. *The Journal of Neuroscience*, 32(18), 6053-6060.
- Hyvarinen, A. (1999). Fast and robust fixed-point algorithms for independent component analysis. *IEEE Transactions on Neural Networks*, 10(3), 626-634.
- Jackson, A. F. et Bolger, D. J. (2014). The neurophysiological bases of EEG and EEG measurement: a review for the rest of us. *Psychophysiology*, 51(11), 1061-1071.
- Jasper, H. et Penfield, W. (1949). Electrocorticograms in man: Effect of voluntary movement upon the electrical activity of the precentral gyrus. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten*, 183(1-2), 163-174.
- Jensen, O., Gelfand, J., Kounios, J. et Lisman, J. E. (2002). Oscillations in the Alpha Band (9–12 Hz) Increase with Memory Load during Retention in a Short-term Memory Task. *Cerebral Cortex*, 12(8), 877-882.
- Jensen, O., Kaiser, J. et Lachaux, J.-P. (2007). Human gamma-frequency oscillations associated with attention and memory. *Trends in Neurosciences*, July INMED/TINS special issue—Physiogenic and pathogenic oscillations: the beauty and the beast, 30(7), 317-324.
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H., Jessell, T. M., Siegelbaum, S. A. et Hudspeth, A. J. (2013). *Principles of Neural Science* (5^e éd.). The McGraw-Hill Companies.
- Kayser, J. et Tenke, C. E. (2006). Principal components analysis of Laplacian waveforms as a generic method for identifying ERP generator patterns: I. Evaluation with auditory oddball tasks. *Clinical Neurophysiology*, 117(2), 348-368.
- Keele, S. W. (1968). Movement control in skilled motor performance. *Psychological Bulletin*, 70(6), 387-403.
- Klimesch, W. (1997). EEG-alpha rhythms and memory processes. *International Journal of Psychophysiology*, 26(1–3), 319-340.

- Klimesch, W. (1999). EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. *Brain Research. Brain Research Reviews*, 29(2-3), 169-195.
- Kober, S. E. et Neuper, C. (2011). Sex differences in human EEG theta oscillations during spatial navigation in virtual reality. *International Journal of Psychophysiology: Official Journal of the International Organization of Psychophysiology*, 79(3), 347-355.
- Kraus, D., Naros, G., Bauer, R., Khademi, F., Leão, M. T., Ziemann, U. et Gharabaghi, A. (2016). Brain State-Dependent Transcranial Magnetic Closed-Loop Stimulation Controlled by Sensorimotor Desynchronization Induces Robust Increase of Corticospinal Excitability. *Brain Stimulation*.
- Lakatos, P., Chen, C.-M., O'Connell, M. N., Mills, A. et Schroeder, C. E. (2007). Neuronal oscillations and multisensory interaction in primary auditory cortex. *Neuron*, 53(2), 279-292.
- Lakatos, P., Karmos, G., Mehta, A. D., Ulbert, I. et Schroeder, C. E. (2008). Entrainment of neuronal oscillations as a mechanism of attentional selection. *Science (New York, N.Y.)*, 320(5872), 110-113.
- Lakatos, P., Shah, A. S., Knuth, K. H., Ulbert, I., Karmos, G. et Schroeder, C. E. (2005). An oscillatory hierarchy controlling neuronal excitability and stimulus processing in the auditory cortex. *Journal of Neurophysiology*, 94(3), 1904-1911.
- Lau, B. et Glimcher, P. W. (2005). Dynamic Response-by-Response Models of Matching Behavior in Rhesus Monkeys. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 84(3), 555-579.
- Ledberg, A., Bressler, S. L., Ding, M., Coppola, R. et Nakamura, R. (2007). Large-scale visuomotor integration in the cerebral cortex. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, 17(1), 44-62.
- Le Van Quyen, M., Foucher, J., Lachaux, J., Rodriguez, E., Lutz, A., Martinerie, J. et Varela, F. J. (2001). Comparison of Hilbert transform and wavelet methods for the analysis of neuronal synchrony. *Journal of Neuroscience Methods*, 111(2), 83-98.
- Lyons, R. G. (2004). *Understanding Digital Signal Processing* (2 edition.). Upper Saddle River, NJ : Prentice Hall.
- Manahilov, V., Riemslog, F. C. et Spekreijse, H. (1992). The laplacian analysis of the pattern onset response in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 82(3), 220-224.
- Maris, E., Schoffelen, J.-M. et Fries, P. (2007). Nonparametric statistical testing of coherence differences. *Journal of Neuroscience Methods*, 163(1), 161-175.
- MathWorks (2015). Signal Processing Toolbox™ - User's Guide. Consulté à l'adresse http://www.mathworks.com/help/pdf_doc/signal/signal_tb.pdf
- Michelet, T., Duncan, G. H. et Cisek, P. (2010). Response competition in the primary motor cortex: corticospinal excitability reflects response replacement during simple decisions. *Journal of Neurophysiology*, 104(1), 119-127.
- Micoulaud-Franchi, J.-A., Balzani, C., Faugere, M., Cermolacce, M., Naudin, J. et Vion-Dury, J. (2013). Neurophysiologie clinique en psychiatrie : 1 – Techniques, vocabulaires et indications de l'électroencéphalographie conventionnelle. *Annales Médico-psychologiques, revue psychiatrique*, 171(5), 334-341.

- Miller, E. K. (2000). The prefrontal cortex and cognitive control. *Nature Reviews. Neuroscience*, 1(1), 59-65.
- Miller, Galanter, E. et Pribram, K. H. (1960). *Plans and the Structure of Behavior*. New York, NY : Holt, Rinehart and Winston, Inc.
- Miltner, W. H., Braun, C., Arnold, M., Witte, H. et Taub, E. (1999). Coherence of gamma-band EEG activity as a basis for associative learning. *Nature*, 397(6718), 434-436.
- Mishkin, M., Ungerleider, L. G. et Macko, K. A. (1983). Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends in neurosciences*, 6, 414-417.
- Okazaki, M., Kaneko, Y., Yumoto, M. et Arima, K. (2008). Perceptual change in response to a bistable picture increases neuromagnetic beta-band activities. *Neuroscience Research*, 61(3), 319-328.
- Oliveira, F. T. P., Diedrichsen, J., Verstynen, T., Duque, J. et Ivry, R. B. (2010). Transcranial magnetic stimulation of posterior parietal cortex affects decisions of hand choice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(41), 17751-17756.
- Padoa-Schioppa, C. (2011). Neurobiology of economic choice: a good-based model. *Annual Review of Neuroscience*, 34, 333-359.
- Pandya, D. N. et Kuypers, H. G. (1969). Cortico-cortical connections in the rhesus monkey. *Brain Research*, 13(1), 13-36.
- Pasquereau, B. et Turner, R. S. (2013). Limited encoding of effort by dopamine neurons in a cost-benefit trade-off task. *The Journal of neuroscience*, 33(19), 8288-8300.
- Pastor-Bernier, A. et Cisek, P. (2011). Neural correlates of biased competition in premotor cortex. *The Journal of Neuroscience*, 31(19), 7083-7088.
- Penfield, W. et Rasmussen, T. (1950). *The cerebral cortex of man*. New York, NY : The Macmillan Company.
- Perrin, F., Bertrand, O. et Pernier, J. (1987). Scalp Current Density Mapping: Value and Estimation from Potential Data. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, BME-34(4), 283-288.
- Pfurtscheller, G., Neuper, C., Brunner, C. et da Silva, F. L. (2005). Beta rebound after different types of motor imagery in man. *Neuroscience Letters*, 378(3), 156-159.
- Platt, M. L. et Glimcher, P. W. (1999). Neural correlates of decision variables in parietal cortex. *Nature*, 400(6741), 233-238.
- Pulvermüller, F., Birbaumer, N., Lutzenberger, W. et Mohr, B. (1997). High-frequency brain activity: Its possible role in attention, perception and language processing. *Progress in Neurobiology*, 52(5), 427-445. doi:10.1016/S0301-0082(97)00023-3
- Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Hall, W. C., Lamantia, A.-S., McNamara, J. O. et Williams, S. M. (dir.) (2004). *Neuroscience* (3^e éd.). Sunderland, Massachusetts : Sinauer Associates Inc.
- Rangel, A., Camerer, C. et Montague, P. R. (2008). A framework for studying the neurobiology of value-based decision making. *Nature Reviews. Neuroscience*, 9(7), 545-556.
- Renz, D. (2015). *Short-time FFT, Multi-taper analysis & Filtering in SPM12*. Computational Psychiatry Seminar. Consulté à l'adresse http://www.translationalneuromodeling.org/uploads/TNU_SpringSeminar2015_EEG-Signal-Processing_Week05_DanielRenz_Short_timeFFT_Multi_taper.pdf
- Rizzolatti, G. et Matelli, M. (2003). Two different streams form the dorsal visual system: anatomy and functions. *Experimental Brain Research*, 153(2), 146-157.

- Romei, V., Driver, J., Schyns, P. G. et Thut, G. (2011). Rhythmic TMS over parietal cortex links distinct brain frequencies to global versus local visual processing. *Current biology*, 21(4), 334-337.
- Romo, R., Hernández, A. et Zainos, A. (2004). Neuronal correlates of a perceptual decision in ventral premotor cortex. *Neuron*, 41(1), 165-173.
- Saleh, M., Reimer, J., Penn, R., Ojakangas, C. L. et Hatsopoulos, N. G. (2010). Fast and Slow Oscillations in Human Primary Motor Cortex Predict Oncoming Behaviorally Relevant Cues. *Neuron*, 65(4), 461-471.
- Schieber, M. H. (2000). Inactivation of the ventral premotor cortex biases the laterality of motoric choices. *Experimental Brain Research*, 130(4), 497-507.
- Schroeder, C. E. et Lakatos, P. (2009). Low-frequency neuronal oscillations as instruments of sensory selection. *Trends in Neurosciences*, 32(1), 9-18.
- Sengupta, R. et Nasir, S. M. (2015). Redistribution of neural phase coherence reflects establishment of feedforward map in speech motor adaptation. *Journal of Neurophysiology*, 113(7), 2471-2479.
- Seo, H., Barraclough, D. J. et Lee, D. (2007). Dynamic signals related to choices and outcomes in the dorsolateral prefrontal cortex. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, 17 Suppl 1, i110-117. doi:10.1093/cercor/bhm064
- Shadlen, M. N. et Newsome, W. T. (2001). Neural basis of a perceptual decision in the parietal cortex (area LIP) of the rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, 86(4), 1916-1936.
- Sherrington, C. S. (1925). Remarks on some Aspects of Reflex Inhibition. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 97(686), 519-545.
- Siegel, M., Donner, T. H., Oostenveld, R., Fries, P. et Engel, A. K. (2008). Neuronal Synchronization along the Dorsal Visual Pathway Reflects the Focus of Spatial Attention. *Neuron*, 60(4), 709-719.
- Sigala, R., Haufe, S., Roy, D., Dinse, H. R. et Ritter, P. (2014). The role of alpha-rhythm states in perceptual learning: insights from experiments and computational models. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 8.
- Silva, F. L. da (2009). EEG: Origin and Measurement. In C. Mulert et L. Lemieux (dir.), *EEG - fMRI*. Springer Berlin Heidelberg.
- Smith, P. L. et Ratcliff, R. (2004). Psychology and neurobiology of simple decisions. *Trends in Neurosciences*, 27(3), 161-168.
- Snyder, L. H., Batista, A. P. et Andersen, R. A. (1997). Coding of intention in the posterior parietal cortex. *Nature*, 386(6621), 167-170.
- Stefanics, G., Hangya, B., Hernádi, I., Winkler, I., Lakatos, P. et Ulbert, I. (2010). Phase entrainment of human delta oscillations can mediate the effects of expectation on reaction speed. *The Journal of Neuroscience*, 30(41), 13578-13585.
- Stoloff, R. H., Taylor, J. A., Xu, J., Ridderikhoff, A. et Ivry, R. B. (2011). Effect of reinforcement history on hand choice in an unconstrained reaching task. *Frontiers in Neuroscience*, 5, 41.
- Sugrue, L. P., Corrado, G. S. et Newsome, W. T. (2004). Matching Behavior and the Representation of Value in the Parietal Cortex. *Science*, 304(5678), 1782-1787.
- Teplan, M. (2002). Fundamentals of EEG measurement, 2(2), 1-11.

- Tiitinen, H. T., Sinkkonen, J., Reinikainen, K., Alho, K., Lavikainen, J. et Näätänen, R. (1993). Selective attention enhances the auditory 40-Hz transient response in humans. *Nature*, 364(6432), 59-60.
- Tipper, S. P., Howard, L. A. et Houghton, G. (1998). Action-based mechanisms of attention. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 353(1373), 1385-1393.
- Trigonometric functions (s.d.). Consulté à l'adresse https://en.wikipedia.org/wiki/Trigonometric_functions
- Vibert, J.-F., Sébille, A., Lavallard-Rousseau, M.-C. et Boureau, F. (2005). *Neurophysiologie: De la physiologie à l'exploration fonctionnelle*. Paris, France : Elsevier.
- Wallis, J. D. et Miller, E. K. (2003). From rule to response: neuronal processes in the premotor and prefrontal cortex. *Journal of Neurophysiology*, 90(3), 1790-1806.
- Wang, X.-J. (2008). Decision making in recurrent neuronal circuits. *Neuron*, 60(2), 215-234.
- Ward, L. M. (2003). Synchronous neural oscillations and cognitive processes. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(12), 553-559.
- Weinrich, M. et Wise, S. P. (1982). The premotor cortex of the monkey. *The Journal of Neuroscience*, 2(9), 1329-1345.
- Whittingstall, K. et Logothetis, N. K. (2009). Frequency-band coupling in surface EEG reflects spiking activity in monkey visual cortex. *Neuron*, 64(2), 281-289.
- Wise, S. P., Boussaoud, D., Johnson, P. B. et Caminiti, R. (1997). Premotor and parietal cortex: corticocortical connectivity and combinatorial computations. *Annual Review of Neuroscience*, 20, 25-42.
- Wise, S. P. et Shadmehr, R. (2002). Motor control. *Encyclopedia of the Human Brain*, 3, 1-21.
- Wyart, V., de Gardelle, V., Scholl, J. et Summerfield, C. (2012). Rhythmic fluctuations in evidence accumulation during decision making in the human brain. *Neuron*, 76(4), 847-858.

Méthode filtre-Hilbert

1. Filtre

Afin d'analyser une bande de fréquence particulière, le signal EEG doit initialement être filtré pour ensuite appliquer la transformée de Hilbert (HT pour l'anglais *Hilbert Transform*) sur celui-ci. Ce filtrage permet d'obtenir exclusivement le signal propre à certaines fréquences d'intérêt. Le filtre à utiliser dépend en grande partie du type de données ainsi que du type d'analyse qui sera effectué sur les données. L'élément essentiel afin de choisir le bon filtre, dans mon projet, est d'éviter le phénomène de délai qui engendrerait un décalage de phase dans les données. L'« Open source Matlab toolbox », EEGLAB, conçu pour traiter le signal EEG, offre deux options intéressantes de filtrage :

1. Filtre FIR (FIR pour l'anglais *Finite Impulse Response*) utilisant la méthode des moindres carrés (*least-squares method*). Ce filtre est appliqué à deux reprises, dans le sens régulier ainsi que dans le sens inverse (*forward and backward*) afin d'éliminer tout délai de phase induit par le premier passage du filtre (« Chapter 04: Preprocessing Tools », 2010; MathWorks, 2015). Ce filtre requière le « Signal Processing Toolbox » de Matlab.
2. Filtre utilisant la transformée de Fourier inverse (iFFT pour l'anglais *inverse Fast Fourier Transform*) (« Chapter 04: Preprocessing Tools », 2010; MathWorks, 2015). Comme mentionné dans la section 1.5.3, la FFT permet d'obtenir le spectre fréquentiel du signal. Le filtre utilise donc la transformée de Fourier afin de décomposer le signal en ses différentes fréquences. Les fréquences non désirées sont réinitialisées à zéro et la iFFT est utilisée afin de recomposer le signal. Ce filtre ne requière pas le « Signal Processing Toolbox » de Matlab.

N'ayant pas accès au « Signal Processing Toolbox » de Matlab, mon choix s'est posé sur le filtre numéro 2. Le filtrage donne ainsi un signal EEG filtré $x(t)$ en fonction du temps t .

2. Transformée de Hilbert (HT)

L'application de la HT sur le signal filtré permet d'obtenir un signal analytique étant seulement constitué des fréquences positives du signal, les composantes fréquentielles négatives du signal étant superflues. La représentation analytique permet d'accéder facilement à la phase du signal.

Afin de générer le signal analytique, une FFT doit d'abord être effectuée sur le signal filtré $x(t)$. Ensuite, les coefficients de la FFT correspondant aux composantes fréquentielles négatives du signal sont mis à zéro. Cette étape s'effectue grâce à la HT. Toute sinusoïde réelle peut être convertie en une sinusoïde complexe constituée exclusivement de fréquences positives. Afin d'y parvenir, il s'agit de générer la HT, un signal déphasé de $+90^\circ$ par rapport au signal filtré $x(t)$, qui est associée à l'unité imaginaire i . Grâce à cet ajout de la partie imaginaire, les fréquences négatives des parties réelle et imaginaire s'annulent, laissant seulement les fréquences positives (*Afin de bien comprendre le processus d'annulation des fréquences négatives, il est requis de posséder une bonne connaissance des propriétés des nombres complexes. Ce processus d'annulation n'étant pas primordial à la compréhension du fonctionnement de la HT, je me suis permise de ne pas aller plus en détails dans cette partie afin de rendre le texte moins exhaustif.*) Le signal est ensuite reconstitué grâce à la iFFT. On obtient ainsi le signal analytique.

Suite à l'application de la HT sur le signal EEG filtré $x(t)$, on obtient ainsi un signal analytique $\xi(t)$ en fonction du temps t :

$$\xi(t) = x(t) + i \tilde{x}(t) \quad \text{où} \quad (5.1)$$

i : l'unité imaginaire

$\tilde{x}(t)$: la HT de $x(t)$

Ainsi, $x(t)$ constitue la partie réelle et $i \tilde{x}(t)$, la partie imaginaire du signal analytique. Tel qu'expliqué précédemment, un principe de base de la HT est qu'en appliquant celle-ci sur un signal réel $x(t)$, le signal $\tilde{x}(t)$ résultant est décalé de $+90^\circ$ par rapport au signal réel. Si l'on considère comme signal réel une fonction cosinus, la HT de celui-ci résultera en une fonction sinus. Afin de bien comprendre comment la phase est extraite du signal analytique, il est primordial de bien comprendre les bases de la trigonométrie appliquée aux nombres réels et complexes.

Le cercle trigonométrique unitaire (Figure 6a) permet entre autres de définir les fonctions trigonométriques sinus et cosinus. Ainsi, en faisant tourner un vecteur tout au long de ce cercle, dans le sens antihoraire, ceci permet de représenter graphiquement ces deux fonctions (Figure 6b) et de remarquer leur déphasage de 90° .

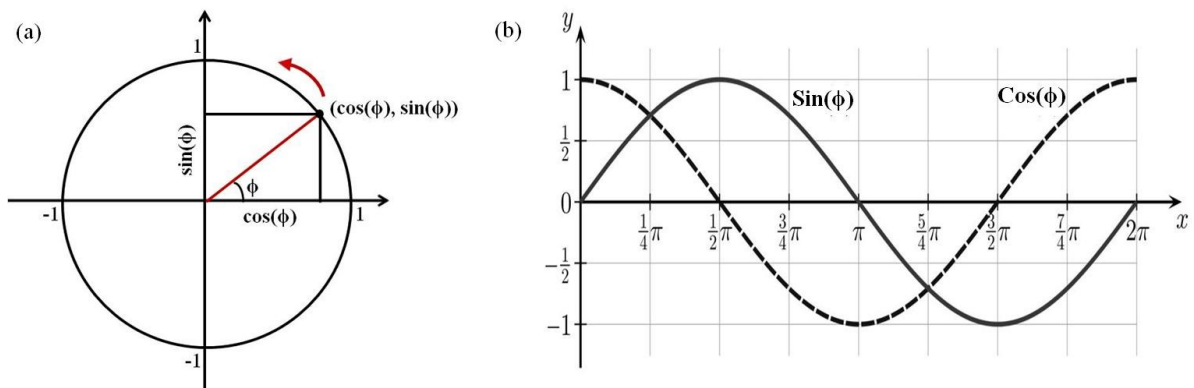


Figure 5. Cercle trigonométrique unitaire et tracés des fonctions sinus et cosinus.

(a) Représentation d'un vecteur au sein du cercle trigonométrique unitaire; la variable ϕ est la mesure de l'angle.

(b) Représentation graphique des fonctions sinus et cosinus à partir du cercle trigonométrique unitaire. Adapté de : Trigonometric functions (s.d.). Consulté à l'adresse https://en.wikipedia.org/wiki/Trigonometric_functions. Domaine public.

Lorsqu'un nombre réel est combiné à un nombre imaginaire, le résultat obtenu est un nombre complexe z ayant la forme algébrique suivante :

$$z = a + ib \quad \text{où} \quad (5.2)$$

i : l'unité imaginaire
 $a, b \in \mathbb{R}$

La formule d'Euler, attribuée au mathématicien Leonhard Euler, est une égalité mathématique qui établit la relation entre les fonctions trigonométriques et la fonction exponentielle complexe. Elle s'écrit comme suit :

$$e^{ix} = \cos(\phi) + i\sin(\phi) \quad \text{où} \quad (5.3)$$

e : le nombre d'Euler (base du logarithme naturel)
 i : l'unité imaginaire
 $\cos(\phi), \sin(\phi) \in \mathbb{R}$

Cette formule est utilisée afin de représenter les nombres complexes sous forme trigonométrique. La fonction e^{ix} peut être interprétée comme un nombre complexe unitaire traçant un cercle unitaire au sein du plan complexe (Figure 7), les nombres réels étant représentés sur l'axe des x et les nombres imaginaires, sur l'axe des y.

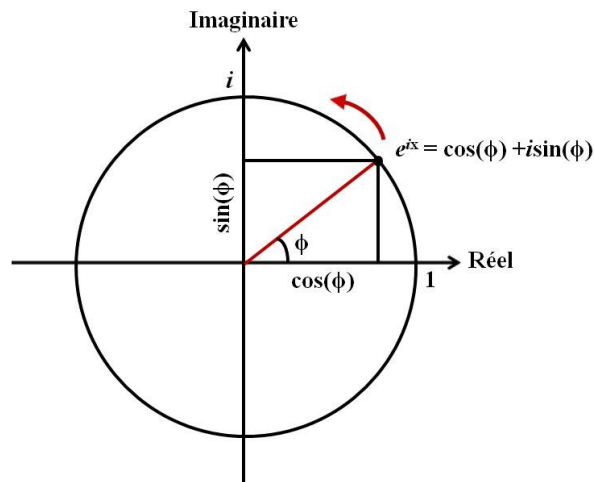


Figure 6. Représentation de la formule d'Euler au sein du plan complexe.

Ainsi, le nombre complexe $\cos(\phi) + i\sin(\phi)$ peut être représenté graphiquement en faisant tourner un vecteur tout au long de ce cercle, dans le sens antihoraire. La figure 8 permet de visualiser le signal complexe évoluer en fonction du temps t . La fonction cosinus étant représentée sur l'axe réel et la fonction sinus, sur l'axe imaginaire, le signal complexe représente le vecteur rotatif évoluant en fonction de la nouvelle dimension t .

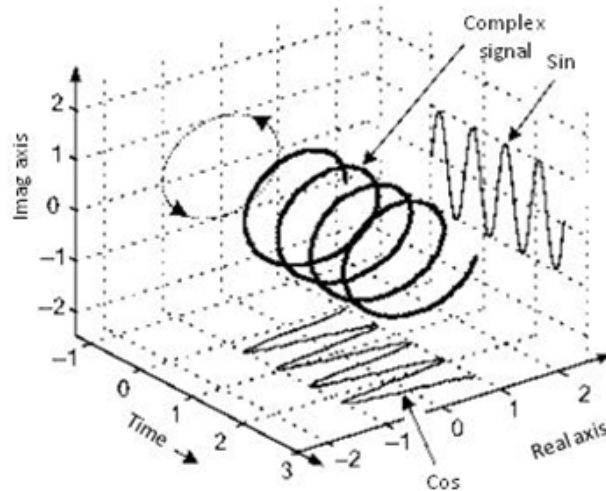


Figure 7. Représentation graphique d'un signal complexe $\cos(\phi) + i\sin(\phi)$ en fonction du temps t .

Source : Lyons, R. G. (2004). *Understanding Digital Signal Processing* (2e édition.). Upper Saddle River, NJ : Prentice Hall.

La fonction sinus étant déphasée de $+90^\circ$ par rapport à la fonction cosinus, tout comme le signal réel $x(t)$ et sa HT $\tilde{x}(t)$, il est donc possible, à chaque temps t , de représenter ces deux derniers au sein du plan complexe :

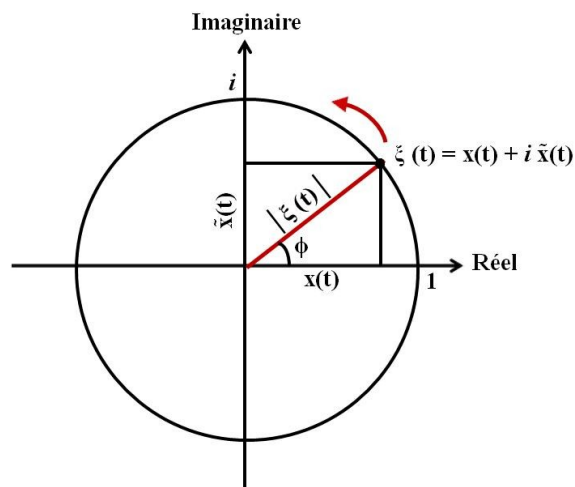


Figure 8. Représentation du signal analytique $\xi(t)$ au sein du plan complexe.

La longueur du vecteur au temps t représente l'amplitude instantanée (enveloppe) du signal:

$$A(t) = |\xi(t)| = \sqrt{x(t)^2 + \tilde{x}(t)^2} \quad (5.4)$$

Par trigonométrie, la phase instantanée du signal en fonction du temps t est obtenue grâce à l'équation suivante :

$$\phi(t) = \tan^{-1} \left(\frac{\tilde{x}(t)}{x(t)} \right) \quad (5.5)$$

Ainsi, l'application de la HT sur un signal filtré permet d'obtenir un signal analytique, à partir duquel il est facile d'accéder à la phase instantanée du signal ($\phi(t)$).

ANNEXE B

Preuve de soumission

Dear Miss Hamel-Thibault,

Please note that you are listed as a co-author on the manuscript "DELTA BAND OSCILLATIONS PREDICT HAND SELECTION FOR REACHING" (reference number: NN-BC54961), which was recently submitted to Nature Neuroscience by Dr Bernier.

The corresponding author is solely responsible for communicating with the journal and managing communication between co-authors. Please contact the corresponding author directly with any queries you may have related to this manuscript.

You can now use a single sign-on for all your accounts, view the status of all your manuscript submissions and reviews, access usage statistics for your published articles and download a record of your refereeing activity for the Nature journals. Please check your account regularly and ensure that we have your current contact information.

In addition, NPG encourages all authors and reviewers to associate an Open Researcher and Contributor Identifier (ORCID) to their account. ORCID is a community-based initiative that provides an open, non-proprietary and transparent registry of unique identifiers to help disambiguate research contributions.

Many thanks,

Adam Lipkin
Senior Editorial Assistant
Nature Neuroscience

ANNEXE C

Autorisation de mémoire par article



UNIVERSITÉ DE
SHERBROOKE

Faculté des sciences de l'activité physique
Département de kinanthropologie
Programme de maîtrise en sciences de l'activité physique

Par la présente, chacune et/ou chacun des coauteurs de l'article intitulé

Delta band oscillations predict hand selection for reaching

(Titre de l'article)

Accepte que celui-ci soit intégré au mémoire de maîtrise de

Audrey Hamel-Thibault

Nom de l'étudiante ou de l'étudiant

Du programme de maîtrise en sciences de l'activité physique de la Faculté des sciences de l'activité physique de l'Université de Sherbrooke.

Nom :	Pierre-Michel Bernier	Date :	2015-12-15
Signature :			

Nom :	François Thénault	Date :	2016-01-07
Signature :			

Nom :	Kevin Whittingstall	Date :	2016-01-06
Signature :			