

2m 11. 2701.5

Université de Montréal

REPONSES CELLULAIRES A LA FORME DEFINIE PAR LE
MOUVEMENT ET A LA TEXTURE DANS L'AIRE 19 DU CHAT

par

Paul Khayat

Département de Sciences Biologiques

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Maître ès sciences (M.Sc.)
en sciences biologiques

Décembre, 1998

©Paul Khayat, 1998

Université de Montréal

Faculté des études supérieures



2.1.055 H.M.S

QH
302
454
1999
V.005

1999 H.M.S

1999 H.M.S
1999 H.M.S
1999 H.M.S
1999 H.M.S

1999 H.M.S
1999 H.M.S
1999 H.M.S
1999 H.M.S

1999 H.M.S

1999 H.M.S
1999 H.M.S
1999 H.M.S



Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé:

Réponses cellulaires à la forme définie par le mouvement
et à la texture dans l'aire 19 du chat

présenté par:

Paul Khayat

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

Monsieur Michel Anctil	président du jury
Monsieur Jocelyn Faubert	examineur interne
Monsieur Stéphane Molotchnikoff	directeur
Monsieur Jean-Paul Guillemot	co-directeur

Mémoire accepté le 4 mai 1999

SOMMAIRE

Plusieurs études comportementales et électrophysiologiques suggèrent que l'aire 19 du chat possède les propriétés nécessaires à la ségrégation d'une figure de l'arrière-plan et à la perception d'objets en mouvement. De plus, les propriétés des cellules de l'aire 19, ainsi que les caractéristiques comportementales de cet animal, ne sont relativement pas perturbées à la suite de l'ablation des aires 17-18. Cela suggère que les projections directes des cellules ganglionnaires Y et W vers l'aire 19 sont aptes à soutenir l'analyse visuelle. Par ailleurs, les systèmes Y et W sont généralement considérés comme étant impliqués respectivement dans la détection du mouvement et dans la vision ambiante, procurant ainsi cette double fonction à l'aire 19.

L'intérêt principal de la présente étude est d'examiner les réponses des cellules de l'aire 19 du chat normal lors de la présentation d'une forme définie par le mouvement et d'une scène visuelle texturée. Par ailleurs, le second but de cette étude est de comparer ces résultats avec ceux obtenus chez le chat lésé unilatéralement des aires 17-18 et chez le chat chiasmatisé. Ceci, afin de déterminer la contribution des projections Y et W vers l'aire 19 lors de l'analyse visuelle d'une forme définie par le mouvement et lors de l'analyse de la texture.

Ainsi, après avoir isolé l'activité unitaire des cellules de l'aire 19 et déterminé les propriétés campimétriques (type de champ récepteur, dominance oculaire, etc.), les réponses de ces cellules sont enregistrées en stimulant leur champ récepteur avec un kinématogramme, une barre texturée se déplaçant sur un fond lumineux homogène et une barre lumineuse se déplaçant sur un fond texturé.

Les résultats montrent que la grande majorité des cellules de l'aire 19 du chat normal sont sensibles à une forme définie par le mouvement, et que la densité de la texture influence les réponses: plus la densité est faible, plus le taux de réponses est élevé. De plus, la majorité de ces cellules sont sensibles à des kinématogrammes de

très haute densité de texture. Par ailleurs, la texture présente uniquement dans la barre ou dans l'arrière-plan de la scène visuelle peut influencer ou non les réponses. Il apparaît donc soit une insensibilité à la densité de la texture, soit une suppression des réponses, ou au contraire une facilitation, en fonction de la diminution de la densité de la texture. Nos résultats montrent aussi que les réponses des cellules de l'aire 19 des chats lésés et des chats chiasmatisés sont similaires à celles des chats normaux.

Ces résultats suggèrent d'une part que les cellules de l'aire 19 peuvent extraire une figure de l'arrière-plan selon un indice de mouvement et d'autre part que la densité de la texture influence la détection d'une forme cinétique. Les cellules de l'aire 19 sont également sensibles à des différences de texture qui apparaissent soit dans le stimulus de la barre, soit dans l'arrière-plan. Ces résultats sont discutés en fonction de l'analyse neuronale d'une forme définie par le mouvement et de la texture dans l'aire 19, ainsi qu'en fonction de la contribution des projections de type Y et W à ce type d'analyse.

TABLE DES MATIERES

SOMMAIRE	iii
TABLE DES MATIERES	v
LISTE DES FIGURES.....	viii
LISTE DES ABBREVIATIONS.....	ix
REMERCIEMENTS	x

CHAPITRE I

Introduction	2
Analyse de la scène visuelle.....	4
Organisation du système visuel du chat	15
1. Caractéristiques anatomiques et physiologiques des cellules ganglionnaires de la rétine	15
2. Voies visuelles.....	18
a) Voie rétino-géniculo-corticale	18
b) Voie rétino-extragéniculo-corticale	20
3. Caractéristiques fonctionnelles des systèmes X, Y et W.....	21
4. Caractéristiques fonctionnelles des aires corticales 17, 18 et 19.....	24
a) Etudes comportementales	24
b) Etudes physiologiques	28
Hypothèses	32

CHAPITRE II

ARTICLE:

"Response to form defined by motion and to texture in area 19 of the cat"	37
Résumé.....	39

Introduction	40
Matériels et méthodes	44
Résultats	47
Discussion	53
Références	59
Légendes des figures	65
Figures.....	67
DISCUSSION GENERALE	72
CONCLUSION GENERALE	80
REFERENCES GENERALES	83

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Différentes densités de textures utilisées lors de la stimulation des champs récepteurs des cellules de l'aire 19	67
Figure 2. Vues dorsales de l'étendue des lésions des aires 17 et 18 des chats C ₁ , C ₂ , C ₃ et C ₄	68
Figure 3. Histogrammes péri-stimulus des réponses de quatre cellules (A-D) enregistrées dans l'aire 19 de chats normaux lors de la présentation d'un kinématogramme (T-T), lors du déplacement d'une barre texturée sur un fond lumineux homogène (T-L) et lors du déplacement d'une barre lumineuse sur un fond texturé (L-T), à différentes densités de texture (32-256 pixels).	69
Figure 4. Histogrammes péri-stimulus des réponses de quatre cellules (A-D) enregistrées dans l'aire 19 de chats lésés des aires 17-18 lors de la présentation d'un kinématogramme (T-T), lors du déplacement d'une barre texturée sur un fond lumineux homogène (T-L) et lors du déplacement d'une barre lumineuse sur un fond texturé (L-T), à différentes densités de texture (32-256 pixels).	70
Figure 5. Histogrammes péri-stimulus des réponses de deux cellules (A et B) enregistrées dans l'aire 19 de chats chiasmatisés lors de la présentation d'un kinématogramme (T-T), lors du déplacement d'une barre texturée sur un fond lumineux homogène (T-L) et lors du déplacement d'une barre lumineuse sur un fond texturé (L-T), à différentes densités de texture (32-256 pixels).	71

LISTE DES ABBREVIATIONS

- C : champ récepteur complexe
- CGL : corps genouillé latéral
- Ch : champ récepteur complexe de type hypercomplexe
- CR : champ récepteur
- CS : collicule supérieur
- dLGN : noyau géniculé latéral dorsal
- FS : fréquence spatiale
- FT : fréquence temporelle
- LP : noyau latéral postérieur
- L-T : barre lumineuse-fond texturé
- MT : aire medio-temporal
- NIM : noyau intralaminaire médian
- PMLS : aire suprasylvienne latérale postéro-médiane
- PSTH : histogramme temporel péri-stimulus
- SC : colliculus supérieur
- S: simple
- T-L : barre texturée-fond lumineux
- T-T : barre texturée-fond texturé, kinématogramme

Remerciements

Je tiens à remercier tout particulièrement Monsieur Jean-Paul Guillemot pour sa supervision, ses conseils et ses commentaires judicieux qui ont hautement contribué à ma formation scientifique. De plus, je lui suis reconnaissant pour sa patience et sa compréhension envers moi pendant ces deux dernières années, ainsi que pour sa disponibilité qui m'a grandement aidé. Egalement, je remercie sincèrement Monsieur Stéphane Molotchnikoff pour son enseignement dans le domaine de la physiologie nerveuse, et pour ses commentaires pertinents sur mon travail. Par ailleurs, je tiens à souligner la contribution de Monsieur Franco Lepore lors de la rédaction de mon article. Je le remercie grandement. Enfin, je tiens à remercier toutes les personnes du Groupe de Recherche en Neuropsychologie Expérimentale qui ont contribué de près ou de loin à l'aboutissement de ce travail et qui, par leur finesse d'esprit et leur sincérité, ont rendu ces années de maîtrise fort agréables et intéressantes.

CHAPITRE I

INTRODUCTION

Un aspect fondamental de la perception visuelle est la détection et la ségrégation d'un objet ou d'une forme de son arrière-plan (figure-fond). De nombreuses études comportementales entreprises chez l'humain et le chat ont montré que le système visuel peut extraire efficacement une figure du fond lorsque la figure diffère de l'arrière-plan uniquement en terme de texture, de disparité spatiale ou de mouvement. Sur le plan physiologique, des études chez le chat ont montré l'existence de cellules visuelles sensibles à des différences de texture, de disparité spatiale ou de mouvement, pouvant ainsi procurer le substrat neuronal de la segmentation de l'image basée sur l'un ou l'autre de ces indices visuels.

L'analyse du mouvement est d'une importance cruciale pour les organismes, précisément lorsque ceux-ci doivent détecter une proie ou un prédateur camouflé dans l'environnement. En effet, une forme camouflée, c'est-à-dire identique en terme de luminance, de couleur et de texture avec son arrière-plan, ne peut être efficacement détectée que lorsqu'elle se déplace. Ainsi, dans ce cas, la forme ne peut être définie que par le mouvement.

La plupart des études physiologiques ont décrit les propriétés spatio-temporelles des cellules corticales et sous-corticales en utilisant des stimuli visuels simples tels des barres lumineuses ou noires et des réseaux de fréquences spatiales. Cependant, d'autres études ont utilisé des stimuli plus complexes qui décrivent des relations spatio-temporelles entre une forme et son arrière-plan. Globalement, ces dernières études

montrent que les réponses des cellules visuelles peuvent être influencées par des stimuli visuels présentés hors de leur champ récepteur (CR) et les réponses cellulaires à un stimulus dépendent du contexte spatial dans lequel ce stimulus est présenté.

De nombreuses études anatomiques, physiologiques et comportementales montrent chez le chat l'existence de plusieurs voies parallèles entre la rétine et les multiples aires du cortex visuel. De façon général, trois voies parallèles (X, Y et W) acheminent l'information visuelle vers le cortex, chacune se chargeant de l'analyse d'attributs particuliers du stimulus. De plus, chaque aire corticale reçoit l'information majoritairement à travers l'une ou l'autre de ces voies. Ainsi, les propriétés visuelles des CR des cellules corticales dans les différentes aires visuelles reflètent certaines caractéristiques des cellules thalamiques qui projettent vers ces aires. Les propriétés fonctionnelles des systèmes Y et W qui projettent surtout vers l'aire 19 font en sorte que cette aire joue un rôle important dans la détection du mouvement et dans la vision ambiante. De plus, les études comportementales et physiologiques suggèrent que l'aire 19 du chat contribue significativement à la discrimination de formes et à la ségrégation d'une figure-fond, ainsi qu'à la perception d'objets en mouvement.

L'objectif principal de notre étude consiste à décrire les réponses des cellules de l'aire 19 lors de la présentation d'une forme définie uniquement par le mouvement et à observer l'influence de la densité de la texture sur de telles réponses. De plus, l'influence de la texture présente uniquement dans le stimulus de la barre ainsi que l'influence de la texture de l'arrière-plan sur les réponses cellulaires sont évaluées lors de la présentation d'une barre texturée sur un fond lumineux homogène d'une part, et d'une barre lumineuse sur un fond texturé d'autre part.

Par ailleurs, nous souhaitons comparer les réponses des cellules de l'aire 19 du chat normal avec celles des cellules enregistrées chez des chats lésés des aires 17-18 et chez des chats chiasmatisés. Ainsi, nous pourrions évaluer la contribution des voies Y et W aux réponses des cellules de l'aire 19.

En guise de présentation, nous exposerons la problématique de l'analyse de la scène visuelle, en abordant plus spécifiquement l'analyse de la texture et du mouvement. Par la suite nous décrirons l'organisation anatomique et physiologique du système visuel du chat en mettant l'emphase sur le traitement parallèle de l'information visuelle. Nous aborderons les rôles des voies X, Y et W et des aires 17, 18 et 19 lors de l'analyse de la scène visuelle. Une attention particulière sera portée sur les différentes fonctions de l'aire 19. Finalement, en se basant sur les données comportementales, anatomiques et physiologiques, nous soutiendrons l'hypothèse que les cellules de l'aire 19 du chat sont aptes à analyser une forme définie par le mouvement ainsi que la texture. Les résultats de nos travaux expérimentaux seront par la suite présentés sous la forme d'un article scientifique. Suivra enfin une discussion générale de l'ensemble des résultats ainsi qu'une conclusion générale.

ANALYSE DE LA SCENE VISUELLE

Le monde visuel est perçu telle une collection d'objets distincts, chacun ayant des relations spatiales et temporelles avec les autres. Cette perception ressort avec une telle facilité que l'on peut facilement sous-estimer la nature complexe de ce processus. Un aspect fondamental de la perception visuelle est l'identification d'attributs dans les

images ce qui permet aux objets d'être définis comme des entités par rapport à l'arrière-plan (figure-fond). Ainsi, l'étape initiale de l'analyse de l'image se fait selon un processus de ségrégation, laquelle consiste en une subdivision de l'image sur la base de différences dans la luminance, la texture, la couleur, la stéréopsie, ou le mouvement. Cette étape initiale mène à l'extraction visuelle des contours entre les différents objets de la scène et à la ségrégation d'une figure-fond.

Les études psychophysiques chez l'humain montrent que la ségrégation d'une forme de son arrière-plan peut s'effectuer de plusieurs façons, notamment sur la base d'une différence de texture, de disparité spatiale ou de mouvement. Les études portant sur la ségrégation de la texture, c'est-à-dire la séparation perceptive de régions ou de surfaces ayant différentes textures visuelles, montrent que lorsque les éléments qui constituent chaque région texturée diffèrent selon une dimension unique de premier ordre, telle que la luminance, la couleur, la taille, la densité ou l'orientation, les bords entre ces régions (marquant une discontinuité) apparaissent clairement (Julesz, 1981; Beck, 1982; Nothdurft, 1985, 1991). Julesz (1981) a montré qu'une surface texturée peut être décomposée en unités élémentaires, nommées textons, qui partagent des caractéristiques intrinsèques (structurales) communes. Par exemple, des segments de ligne ou des pixels, ayant une orientation, une dimension et une couleur spécifiques, ont été identifiés comme étant les éléments de base des textons. La distribution répétée de textons identiques et juxtaposés sur une surface texturée donne l'impression d'une luminance globale uniforme et d'une granulation uniforme (Julesz, 1981; Julesz et Bergen, 1983). Ainsi, l'information sur la texture procure une base importante pour la

segmentation de l'image (figure-fond), donnant ainsi un indice pour déterminer l'emplacement des bords d'une surface.

De même, la ségrégation d'une forme de son arrière-plan peut être déterminée sur la base d'une différence dans la stéréopsie globale ou dans le mouvement global. L'analyse visuelle effectuée dans chaque cas est très similaire à l'analyse de la texture. En effet, dans chaque cas, les éléments constituant une forme sont regroupés sur la base d'une similarité dans une dimension particulière, et ainsi, les discontinuités entre la forme et l'arrière-plan sont localisées. Les stéréogrammes de Julesz (1962) illustrent la segmentation de l'image basée sur une discontinuité dans la correspondance globale de la disparité, même en présence d'une texture visuelle homogène. Un effet similaire peut être démontré dans le contexte du mouvement en utilisant des kinématogrammes. Les éléments qui se déplacent ensemble donnent une perception cohérente d'une surface distincte par rapport à l'arrière-plan (Julesz, 1971; Ramachandran et Antis, 1983; Regan et Beverley, 1984). De plus, une observation intéressante montre que le mouvement relatif entre une forme et l'arrière-plan définit les contours de cette forme bien plus efficacement que des différences de luminance (Regan et Beverley, 1984). Ainsi, les formes visuelles peuvent être définies et extraites de leur arrière-plan autrement que par une différence de luminance, notamment par des différences de texture, de disparité spatiale ou de mouvement.

Les études comportementales entreprises chez le chat montrent aussi que des différences de texture (De Weerd et al., 1992, 1994; Wilkinson 1986, 1990), de disparité spatiale (Lepore et al., 1986; Ptito et al., 1986) ou de mouvement (Rudolph et Pasternak, 1996) entre une forme et son arrière-plan, même en présence d'une

luminance globale homogène, peuvent être utilisées comme indices visuels pour la ségrégation d'une figure-fond.

Bien que les mécanismes sous-jacents à la ségrégation d'une figure-fond demeurent peu connus, les facteurs perceptifs favorisant la séparation d'une figure de son arrière-plan complexe ont été amplement étudiés. Les gestaltistes ont étudié plusieurs principes perceptifs sous-jacents au regroupement spontané des parties d'une image et à la ségrégation d'une figure-fond (Hochberg, 1964). Ainsi, les principes de proximité, de similitude, de continuité, de symétrie et de destin commun, ont été appliqués aux aspects de la scène visuelle qui favorisent sa séparation spontanée en des parties discrètes. Certains de ces principes de regroupement peuvent être appliqués au phénomène de la ségrégation de la texture. Ainsi, des éléments (textons) qui sont spatialement adjacents et qui sont identiques en termes de luminance, de couleur, d'orientation ou de forme seront regroupés en une région spatiale distincte par rapport à l'arrière-plan. Cependant, de tous ces principes d'organisation perceptive, celui du destin commun est sans doute le facteur de regroupement le plus puissant (Hochberg, 1964). Selon ce principe, si tous les éléments qui constituent une forme subissent simultanément un mouvement global dans une même direction et à la même vitesse, la forme sera perçue immédiatement comme distincte du contexte dans lequel elle se trouve. Ainsi, dans ce cas, le mouvement serait l'indice visuel qui permet l'organisation ou le regroupement d'unités perceptives.

L'utilisation de stimuli visuels tels des points, des barres ou des réseaux de fréquences spatiales (FS) procure relativement peu d'information sur le rôle des cellules corticales lors de la discrimination de la forme et de la texture, ou encore lors de la

détection et de la ségrégation d'une figure-fond. Un grand nombre d'expérimentations électrophysiologiques ont utilisé de tels stimuli pour étudier les bases neurophysiologiques de la vision car ces stimuli permettent quand même une bonne caractérisation des propriétés des cellules visuelles. Par exemple, les barres noires ou lumineuses permettent d'estimer la sélectivité à l'orientation, à la disparité spatiale et à la vitesse, alors que des réseaux de FS permettent d'estimer des paramètres tels la syntonisation aux FS et aux fréquences temporelles (FT), la résolution spatiale et temporelle ainsi que la sensibilité au contraste. Cependant, la sensibilité ou la spécificité des cellules visuelles à ces paramètres du stimulus n'implique pas en soi que ces cellules peuvent analyser la forme bidimensionnelle des objets. En effet, les textures orientés par exemple peuvent être utilisés pour définir la texture au lieu de la forme et des contours; une partie d'une surface formée d'éléments ayant une orientation particulière peut être facilement identifiée par rapport au reste de la surface constituée de ces mêmes éléments mais qui diffèrent quant à leur orientation (Julesz, 1971).

Ainsi, les stimuli tels que les barres ou les réseaux simplifient la représentation de la scène visuelle et par conséquent, les expériences utilisant ce genre de stimuli ne considèrent pas que les objets réels, ou les formes, sont normalement en relation spatio-temporelle avec un fond ayant des caractéristiques visuelles telles que la texture et le mouvement. De plus, ces stimuli ne prennent pas en considération l'importance de la région entourant le CR. En effet, plusieurs neurones visuels, tant au niveau cortical qu'au niveau sous-cortical, modulent leurs réponses lorsque des stimuli sont présentés à l'extérieur de leur CR tel qu'il est généralement défini. MacIlwain (1964, 1966) a identifié ce phénomène en montrant l'effet d'une stimulation en périphérie du CR des

neurones ganglionnaires et genouillés du chat. Ainsi, il a montré qu'une stimulation avec un point noir se déplaçant à une distance de 90° du CR influence, souvent de manière facilitatrice, les réponses cellulaires à un point lumineux présenté à l'intérieur du CR. Ce phénomène, appelé «effet périphérique», ne sollicite cependant pas nécessairement la présence d'un stimulus à l'intérieur du CR pour observer une augmentation du taux de décharge dû à un mouvement en périphérie (Levick et al., 1965; MacIlwain, 1966). Subséquemment, plusieurs études ont montré l'effet modulateur d'une stimulation en périphérie du CR. Par exemple, les résultats de Blakemore et Tobin (1972), Maffei et Fiorentini (1976), et Nelson et Frost (1978) montrent que les réponses des cellules de l'aire 17 du cortex visuel du chat produites lors de la présentation d'une barre optimalement orientée peuvent être facilitées ou inhibées lors de la présentation simultanée d'un réseau de FS dans la région entourant leur CR. Ce phénomène apparaît même si de tels stimuli sont présentés bien à l'extérieur du CR.

Considérant l'influence de l'arrière-plan sur les réponses des cellules visuelles, certaines études ont cherché à déterminer le substrat neuronal de la ségrégation de la texture. Kastner et al. (1997) ont illustré ce phénomène dans l'aire 17 du chat. Leurs résultats montrent que la présentation à l'extérieur du CR d'un pattern texturé formé de lignes peut modifier les réponses cellulaires lors de la présentation simultanée d'une ligne à l'intérieur du CR. Ces réponses dépendent de la différence entre l'orientation ou la direction du mouvement des stimuli présentés à l'intérieur du CR et de ceux présentés à l'extérieur de celui-ci. En utilisant des stimuli constitués de deux textures, l'une

incluse dans l'autre et qui diffèrent quant à l'orientation de leurs éléments, Nothdurft et Li (1984, 1985) ont évalué les réponses des cellules dans l'aire 17 du chat lors du déplacement de chaque partie de la texture à travers le CR. Ils ont ainsi montré que, lorsque les patterns texturés sont formés d'une forte densité de petits éléments, les cellules signalent la présence de différences de luminance. Cependant, lorsque la taille des éléments augmente et la densité des patterns texturés diminue, les cellules répondent alors à chaque élément de la texture, et cette réponse est optimale lorsque les éléments sont présentés selon l'orientation préférentielle de la cellule. Ainsi, ces études montrent d'une part que l'unité cellulaire est influencée par des patterns texturés présentés à l'extérieur du CR, qu'ils soient stationnaires ou mobiles, et d'autre part, que l'analyse de la texture dépend de la taille et de la forme des éléments ainsi que de la densité de ces éléments.

D'autres études ont cherché à déterminer les bases neuronales de la segmentation de l'image basée sur le mouvement relatif entre des barres lumineuses ou noires et des fonds texturés. En utilisant du bruit visuel, pattern formé de pixels noirs et lumineux aléatoirement distribués, Hammond et MacKay (1977, 1981) et Hammond et Smith (1982) montrent que la présence d'un fond texturé modifie les réponses des cellules des aires 17 et 18 du chat lors du déplacement d'une barre optimalement orientée. Le déplacement simultané de ce fond en phase ou en sens opposé avec la barre peut induire soit une inhibition ou une facilitation de la réponse cellulaire, et peut même modifier la sélectivité à la direction de plusieurs cellules. Ce phénomène a aussi été montré par Orban et al. (1987) et Gulyas et al. (1987, 1990) dans les aires 17 et 18 et par von Grünau et Frost (1983) dans l'aire suprasylvienne latérale postéro-médiane (PMLS). En

utilisant un bruit de fond gaussien, constitué d'un bruit visuel ayant une distribution gaussienne, Dinse et Krüger (1990) rapportent que le déplacement de ce fond module les réponses des cellules de l'aire 19 lors du déplacement simultané d'une barre lumineuse; les meilleures réponses étant obtenues dans les conditions où le fond est stationnaire comparativement aux conditions où ce fond se déplace en phase ou en sens opposé avec la barre.

Toutes ces études suggèrent que le contexte spatio-temporel dans lequel un stimulus visuel est présenté peut moduler les réponses des cellules visuelles. Par conséquent, cette modulation contextuelle suggère l'existence de propriétés intégratives et interactives au niveau de la cellule. Cela semble aussi indiquer d'une certaine manière que l'unité cellulaire peut être impliquée dans des opérations de segmentation d'une figure de son fond en se basant sur des indices de texture ou de mouvement.

L'image rétinienne est constamment en mouvement. Ce mouvement peut être causé par le déplacement de la scène visuelle, par le déplacement de l'observateur dans l'environnement, ou par les mouvements oculaires. Ce dernier type de mouvement induit soit des déplacements rapides de la scène visuelle résultant des mouvements oculaires saccadiques ou de poursuite, ou encore des mouvements lents lors de la fixation.

Chez le chat paralysé et anesthésié, les cellules corticales répondent généralement aussi bien à des stimuli mobiles qu'à des stimuli lumineux stationnaires. Ainsi, les réponses préférentielles à des stimuli mobiles par rapport aux stimuli stationnaires ne peuvent être utilisées comme une indication suggérant qu'une cellule enregistrée dans

une telle préparation est impliquée dans la perception du mouvement. C'est plutôt par la manière que les cellules sont influencées par les paramètres du mouvement (vélocité angulaire et direction du déplacement) que l'on peut prétendre à une telle conclusion (Orban, 1981a). De plus, les cellules corticales n'analysent pas le mouvement en soi mais les stimuli en mouvement (Orban, 1984). Ces derniers ont deux types d'attributs: ceux reliés à leurs patterns spatiaux ou leurs formes (attributs spatiaux) et ceux reliés à leur déplacement (attributs spatio-temporels).

Le mouvement d'un stimulus visuel procure une importante source d'informations quant aux relations spatio-temporelles qui existent entre l'observateur et les objets dans l'environnement. Le mouvement attire l'attention: le mouvement dans le champ visuel périphérique active généralement des mouvements oculaires qui amènent l'objet en mouvement sur la fovéa, permettant ainsi de le voir clairement. Par ailleurs, le mouvement d'un objet par rapport à un observateur procure une information quant à la forme tridimensionnelle de cet objet. De plus, le mouvement procure une information qui aide à la ségrégation d'une figure de son arrière-plan. Ce dernier point se reflète dans certaines conditions où la structure du stimulus visuel ne peut être définie que par le mouvement. Ces conditions, permettant de déterminer les caractéristiques du mouvement de l'objet (direction et vitesse) ainsi que les relations entre une figure et son arrière-plan, sont d'une grande importance dans les comportements visuels des animaux, précisément en ce qui a trait à la détection du camouflage. En effet, le mouvement est l'un des moyens les plus utiles pour la détection d'une figure de son arrière-plan, surtout lorsque la figure est similaire à son environnement en terme de luminance, de couleur et de texture. L'importance du mouvement visuel dans la

détection du camouflage est précisément reflétée par les comportements d'immobilisation qu'effectuent certains animaux pour échapper à leurs prédateurs.

Certaines études électrophysiologiques ont cherché à déterminer le substrat neuronal sous-jacent à la ségrégation d'une figure-fond basée uniquement sur des indices de mouvement. L'utilisation de kinématogrammes permet d'étudier la sensibilité des cellules à une forme définie par le mouvement (forme cinétique). En effet, dans un kinématogramme, la forme (une barre) ne peut être définie que par le mouvement, c'est-à-dire lorsqu'elle se déplace sur un fond texturé statique. Lorsque stationnaire, la barre est totalement camouflée puisqu'elle est identique à l'arrière plan en terme de luminance et de texture. Les contours de la barre peuvent donc être définies uniquement lorsque les éléments (pixels) définissant les bords de la barre se déplacent dans la même direction et à la même vitesse. Ainsi, dans un kinématogramme, le mouvement serait l'indice perceptif qui regroupe les éléments d'un stimulus en une forme, en plus de permettre une ségrégation efficace d'une figure-fond.

En utilisant du bruit visuel, Hammond et al. (1977, 1985) ont montré que les cellules complexes dans l'aire 17 du chat répondent à une barre cinétique (barre texturée se déplaçant sur un fond stationnaire de même texture), alors que les cellules simples sont beaucoup moins sensibles, bien que leurs réponses à une barre lumineuse orientée peuvent être modulées lors du déplacement simultané du fond texturé. Au niveau sous-cortical, Mason (1976, 1979, 1981) rapporte que les cellules du corps genouillé latéral (CGL) dorsal, du collicule supérieur (CS) et du complexe pulvino-latéral postérieur sont sensibles à une forme définie par le mouvement. Des résultats similaires ont aussi été

obtenus dans le tectum optique du pigeon (Frost, 1985; Frost et al., 1988). Ainsi, ces études montrent que nombre de cellules corticales et sous-corticales peuvent détecter une forme définie uniquement selon un indice de mouvement. Cependant, un des intérêts principaux de ces études était d'examiner, dans le domaine du mouvement, les interactions spatio-temporelles entre une barre et un fond. En d'autres termes, ces études ont comparé les réponses cellulaires obtenues lors du déplacement d'une barre lumineuse (ou noire), ou d'une barre texturée, sur un fond texturé stationnaire ou mobile. Dans le cas d'interactions entre une barre texturée et un fond de texture similaire, ces études montrent que les réponses de plusieurs cellules obtenues lors du déplacement d'une barre texturée sur un fond texturé stationnaire sont modulées, de manière facilitatrice ou inhibitrice, selon que le fond se déplace simultanément en phase ou en sens opposé avec la barre. Ainsi, ces cellules serviraient à la ségrégation d'une figure-fond selon des indices de mouvement. Cependant, bien que l'utilisation d'un bruit visuel permet de produire un pattern texturé avec différents contenus en FS, et bien que certains commentaires (Mason, 1979; Gulyas et al. 1987, 1990) suggèrent que la composition particulière de la texture peut être importante (la réponse de certaines cellules semble être reliée aux éléments de la texture), l'influence des paramètres spatiaux (dimension et densité des éléments) sur les réponses cellulaires à une forme définie par le mouvement n'a pas été étudiée systématiquement.

ORGANISATION DU SYSTEME VISUEL DU CHAT

1. Caractéristiques anatomiques et physiologiques des cellules ganglionnaires de la rétine

Vers la fin du 19ème siècle, Ramon y Cajal décrit pour la première fois les différents types de cellules au niveau de la rétine du chat. Cajal classe les cellules ganglionnaires de la rétine sur la base de leurs propriétés morphologiques. Depuis, plusieurs études (Boycott et Wässle, 1974; Rowe et Stone, 1976) ont montré que la rétine du chat est formée de trois types de cellules ganglionnaires morphologiquement distinctes (les cellules α , β et γ) et ces cellules forment le substrat de l'organisation parallèle du système visuel (Stone et al., 1979; Stone, 1983; Sherman, 1985).

Kuffler (1953), lors d'enregistrements électrophysiologiques, a étudié la réponse des cellules ganglionnaires du chat lors de stimulations photiques et a décrit systématiquement les CR de ces cellules rétiniennes. Ultérieurement, nombre d'études physiologiques (Enroth-Cugell et Robson, 1966; Cleland et al., 1971; Cleland et Levick, 1974a et b; Stone et Fukuda, 1974) ont déterminé les propriétés des cellules ganglionnaires, les classifiant en trois groupes fonctionnellement distincts (les cellules X, Y et W).

En se basant sur les caractéristiques morphologiques et physiologiques, il est possible d'établir une correspondance entre les cellules α , β et γ et les cellules Y, X et W respectivement (Boycott et Wässle, 1974; Stone et al., 1979; Stone, 1983; Sherman, 1985). Les trois groupes de cellules ganglionnaires possèdent des caractéristiques qui

différent à plusieurs niveaux: proportions et distribution dans la rétine, morphologie, vitesse de conduction axonale, propriétés des CR et patrons de projections vers les structures visuelles sous-corticales et corticales.

Les cellules X, Y et W constituent respectivement 40 %, 10% et 50% des cellules ganglionnaires. Les cellules X sont concentrées au niveau de l'area centralis, alors que les cellules Y se retrouvent surtout en périphérie rétinienne. Quant aux cellules W, elles sont distribuées uniformément sur la rétine bien que leur nombre augmente légèrement dans la bande visuelle horizontale (Cleland et Levick, 1974a et b; Fukuda et Stone, 1974; Stone, 1983). Les cellules X sont caractérisées par un soma de taille moyenne (14-22 μm), les cellules Y ont un soma de plus grande taille (>22 μm), alors que les cellules W ont un soma de petite taille (<14 μm) (Boycott et Wässle, 1974; Cleland et Levick, 1974a; Fukuda et Stone, 1974). La vitesse de conduction axonale des cellules Y est la plus rapide (30-40 m/s), suivie des cellules X (15-23 m/s) puis des cellules W (2-18 m/s) (Fukuda, 1971; Cleland et Levick, 1974a).

Toutes ces cellules ont des CR plus ou moins circulaires et de tailles variables en fonction de l'excentricité rétinienne. Typiquement, ces CR sont formés d'un centre et d'une périphérie concentriques ayant une relation antagoniste ON et OFF (Enroth-Cugell et Robson, 1966; Boycott et Wässle, 1974). Les cellules X ont de petits CR, répondent à une stimulation photique ponctuelle de façon tonique et présentent une sommation linéaire. De plus, ces cellules possèdent un haut pouvoir de résolution spatiale (Enroth-Cugell et Robson, 1966; Cleland et al., 1971; Fukuda et Stone, 1974;

Enroth-Cugell et al., 1983). Les cellules Y ont de grands CR, répondent de manière phasique à une stimulation visuelle ponctuelle et présentent une sommation non linéaire. Les cellules Y possèdent une résolution temporelle nettement supérieure à celle des autres cellules ganglionnaires, ainsi qu'une plus grande sensibilité au contraste (Enroth-Cugell et Robson, 1966; Cleland et al., 1971; Fukuda et Stone, 1974; Rowe et Stone, 1976). Finalement, les cellules W, qui représentent un groupe physiologique hétérogène, ont de plus grands CR et leurs réponses sont souvent faibles, instables et variables. Cependant, certaines répondent de façon tonique alors que d'autres répondent de façon phasique à une stimulation photique ponctuelle. Elles exhibent aussi des sommations linéaires et non linéaires. De plus, ces cellules ont une très faible sensibilité au contraste et possèdent les plus faibles capacités de résolutions spatiales et temporelles (Cleland et Levick, 1974a et b; Stone et Fukada, 1974; Enroth-Cugell et al., 1983).

Les axones des cellules ganglionnaires établissent des contacts synaptiques dans plusieurs noyaux au niveau du mésencéphale et du diencephale avant d'atteindre le cortex visuel. Ces fibres ganglionnaires quittent la rétine de chaque œil en formant les deux nerfs optiques et se joignent au niveau du chiasma optique pour ensuite acheminer les signaux au niveau des régions visuelles sous-corticales. La grande majorité des fibres ganglionnaires de l'hémirétine nasale d'un œil croisent au niveau du chiasma optique et se joignent aux fibres provenant de l'hémirétine temporale de l'autre œil, formant ainsi l'une des deux voies optiques (Meikle et Sprague, 1964). De plus, il existe une zone de chevauchement naso-temporale (0.9°) de part et d'autre du méridien

vertical, où les cellules ganglionnaires projettent ipsilatéralement et controlatéralement de façon égale. Toutes les cellules X, Y et W présentes dans les rétines nasales projettent controlatéralement. Par ailleurs, toutes les cellules X, 95% des Y et seulement 40% des W se trouvant dans les rétines temporales projettent du côté ipsilatéral. Ainsi, le reste des fibres Y, et la majorité des W croisent du côté opposé (Fukuda et Stone, 1974; Illing et Wässle, 1981).

2. Voies visuelles

Chez le chat, les études neuroanatomiques montrent qu'il existe plusieurs voies visuelles issues des cellules ganglionnaires qui passent par des structures sous-corticales spécifiques avant d'atteindre les aires visuelles corticales. Les deux voies les plus importantes dans le traitement de l'information visuelle sont la voie rétino-géniculocorticale et la voie rétino-extragéniculocorticale.

a) Voie rétino-géniculocorticale

Les trois types de projections ganglionnaires établissent des contacts synaptiques au niveau du CGL dorsal et du noyau intralaminaire médian (NIM). Le CGL dorsal est une structure trilaminée. Les couches A et C reçoivent les projections issues de l'œil controlatéral alors que la couche A1 reçoit celles issues de l'œil ipsilatéral (Meikle et Sprague, 1964; Guillery, 1970). Quant au NIM, il reçoit des afférences rétinienne

provenant des deux yeux mais qui établissent des contacts synaptiques dans des régions différentes.

De plus, la distribution des projections ganglionnaires varie en fonction des couches du CGL dorsal et celles-ci établissent des connexions spécifiques avec des cellules genouillées ayant des caractéristiques fonctionnelles semblables, qui projettent à leur tour vers des aires corticales spécifiques (Hubel et Wiesel, 1961; Cleland et al., 1971; Stone et al., 1979; Stone, 1983; Sherman, 1985).

Les cellules X se retrouvent dans les couches A et A1 du CGL dorsal et projettent presque exclusivement au cortex visuel strié (aire 17). Les cellules Y se retrouvent dans les couches A, A1, dans la partie magnocellulaire de la couche C, ainsi que dans le NIM. Ces cellules projettent aux aires 17, 18, 19 et à plusieurs aires suprasylviennes. Cependant, les projections Y vers l'aire 18 sont les plus massives. Finalement, les cellules W, restreintes à la partie parvocellulaire de la couche C et au NIM, projettent majoritairement vers l'aire 19, mais aussi vers les aires 17, 18 et suprasylviennes (Stone et al., 1979; Dreher et al., 1980; Illing et Wässle, 1981; Sherman, 1985; Dreher, 1986). Ainsi, au niveau de la voie rétinogéniculocorticale, il existe une ségrégation importante des projections des trois types de cellules ganglionnaires X, Y et W vers le CGL, en plus d'une ségrégation des efférences genouillées par rapport à leurs sites de projection corticale.

b) Voie rétino-extragéniculo-corticale

A l'intérieur de cette voie qui constitue une route parallèle à la voie rétino-géniculo-corticale, on retrouve en fait plusieurs voies par lesquelles l'activité rétinienne est acheminée vers les aires visuelles corticales. La plus importante étant la voie rétino-tecto-corticale.

Les cellules ganglionnaires provenant de la rétine controlatérale projettent leurs fibres aux couches superficielles du CS. Ces projections sont organisées selon un registre rétinotopique mais sont moins denses dans la région de représentation de l'area centralis (Kanaseki et Sprague, 1974; Graybiel, 1975). La grande majorité des projections rétino-tectales proviennent des cellules W; environ 80% des cellules W établissent des contacts synaptiques avec des neurones colliculaires (Wässle et Illing, 1980). La majorité des cellules Y émettent des fibres collatérales vers le CS. Cependant, seulement 10% des neurones colliculaires sont activés directement par des cellules ganglionnaires Y (Wässle et Illing, 1980). Ces deux types de projections W et Y activent des populations distinctes de cellules colliculaires ayant des distributions laminaires différentes. Quant aux cellules X, il semble qu'elles envoient environ 10% de leurs collatérales vers le CS mais leur patron de projections est peu connu. De plus, il n'a pas été possible de mettre en évidence l'activation des cellules colliculaires directement par les cellules X (Wässle et Illing, 1980; Stein et Berson, 1995).

Les efférences du CS atteignent à leur tour les aires visuelles striées et extrastriées par l'intermédiaire de plusieurs noyaux thalamiques dont le CGL dorsal et ventral et le

complexe pulvino-latéral postérieur (Rodieck, 1979; Stone et al., 1979; Symonds et al., 1981). Ce dernier est le principal relai colliculo-cortical des systèmes ascendants Y et W (Stone et al., 1979; Symonds et al., 1981) qui projettent presque exclusivement aux aires extrastriées. De plus, ce complexe est composé d'un noyau recevant exclusivement de l'information rétinienne directe provenant des cellules W (Mason 1981). Ce noyau «rétino-récepteur» projette majoritairement à l'aire 19 (Leventhal et al., 1980) et représente environ 20% des inputs visuels de cette aire (Holländer et Vanegas, 1977). Cette dernière voie constitue une autre voie parallèle permettant à l'information visuelle d'atteindre le cortex.

3. Caractéristiques fonctionnelles des systèmes X, Y et W

Les voies X, Y et W, chacune ayant des caractéristiques fonctionnelles plus ou moins indépendantes, se chargent de l'analyse d'aspects particuliers de la scène visuelle. Ces différentes analyses, effectuées en parallèle, sont combinées au niveau cortical où l'information est traitée par différents types de cellules (simples, complexes et hypercomplexes) dans une aire recevant des afférences sous-corticales dominées par l'une ou l'autre des voies.

Un aspect important de l'analyse de la scène visuelle par les systèmes parallèles X, Y et W est leur sensibilité particulière aux FS et FT telle que montré en stimulant avec des réseaux sinusoïdaux. La voie X est très sensible aux hautes FS, alors que la voie Y présente une grande sensibilité aux hautes FT. Quant à la voie W elle semble sensible

aux basses FS et FT (Lehmkuhle et al., 1980; Sur et Sherman, 1982; Sherman, 1985; Enroth-Cugell et al., 1983). Ainsi, la voie X procure au système visuel la meilleure résolution spatiale alors que la voie Y procure au système la haute résolution temporelle. De plus, le type de réponse soutenue par les cellules X ainsi que leur forte concentration au niveau de l'area centralis suggèrent qu'elles sont impliquées dans l'analyse de la forme. D'autre part, les réponses phasiques des cellules Y, leur proportion plus forte en périphérie rétinienne ainsi que leur sensibilité aux stimuli visuels qui se déplacent à quelques distances de leur CR (effet périphérique) ou qui le traversent rapidement (Cleland et al., 1971), indiquent que la voie Y est impliquée dans l'analyse du mouvement.

Cependant, Cleland et al. (1971), Lehmkuhle et al. (1980), Stone (1983) et Sherman (1985) suggèrent que le système Y procure une importante contribution à la perception générale des formes telles que les contours. Ils suggèrent de plus que le rôle du système X est d'ajouter certains détails à cette information spatiale. En d'autres termes, la voie X analyse les différences locales de luminance, les détails fins dans un pattern visuel et la position précise du stimulus.

La caractérisation fonctionnelle de la voie W est moins bien définie que celle des voies X et Y. Cela est dû au fait que les cellules W forment un groupe hétérogène et montrent bien plus de variations morphologiques, campimétriques (taille des CR) ou physiologiques que les cellules X et Y (Stone, 1983).

La voie W semble cependant jouer un rôle dans la vision ambiante (Stone et al., 1979; Rowe et Stone, 1980; Stone, 1983). Cette notion formulée indirectement provient principalement d'études décrivant les capacités visuelles qui subsistent chez le

chat qui a subi la destruction des aires visuelles du cortex vers lesquelles les systèmes X et Y projettent. Plus spécifiquement, la destruction des aires 17 et 18, principaux sites de projections des systèmes X et Y, a peu d'effet sur l'aptitude de l'animal à réapprendre une discrimination de patterns ou à discriminer une figure de l'arrière-plan (Sprague et al., 1977). Les voies visuelles qui demeurent après une telle lésion sont celles qui partent de la rétine vers le CS, puis, en passant par le thalamus extragenouillé, vers le cortex extrastrié. De plus, deux autres voies partent de la rétine vers l'aire 19 en passant, l'une par le CGL dorsal et l'autre par le noyau rétinotopographique du pulvinar. La principale composante de ces voies est formée par les cellules W, avec une plus faible composante formée des cellules Y. Par ailleurs, la destruction de l'aire 19 (la principale aire de projection des cellules W) conjointement soit avec les aires 17 et 18 (Spear et Braun, 1969; Doty, 1971; Krüger et al., 1988), soit avec les aires 20, 21 et suprasylviennes latérales (Sprague et al., 1977), provoque une forte perte des fonctions visuelles, plus particulièrement lors de la discrimination de la forme. Le système W, de par ses riches connexions avec les structures extragenouillées et les aires corticales extrastriées, semble donc fortement impliqué dans les capacités visuelles qui survivent à la destruction des sites de terminaisons corticales des cellules X et Y. Ces capacités visuelles impliquent des fonctions telles que la perception générale de l'espace visuel, la vision de patterns à de faibles résolutions, la localisation de stimuli dans l'espace visuel et la poursuite visuelle des stimuli (Stone et al., 1979; Rowe et Stone, 1980; Stone, 1983).

4. Caractéristiques fonctionnelles des aires corticales 17, 18 et 19

Nombre d'études anatomiques, physiologiques et comportementales chez le chat montrent que l'information visuelle est traitée de manière parallèle. Au niveau cortical, ceci implique, d'une part, que les aires visuelles analysent la scène visuelle en parallèle et, d'autre part, qu'elles sont spécialisées. Tel que décrit précédemment, les aires 17, 18 et 19 reçoivent des afférences genouillées directes de différents types. Alors que l'aire 17 reçoit surtout des afférences X et Y, et à un moindre degré des afférences W, l'aire 18 reçoit presque exclusivement des afférences Y. Quant à l'aire 19, elle reçoit surtout des afférences W mais aussi des afférences Y tout particulièrement dans les régions représentant le champ visuel périphérique. De plus, la position de l'aire 19 est particulière puisqu'elle reçoit aussi des afférences substantielles du complexe pulvino-latéral postérieur.

a) Etudes comportementales

Le rôle des aires 17, 18 et 19 dans la perception visuelle est suggéré par les études comportementales. Les tâches de discrimination d'orientation de lignes peuvent être effectuées par les chats sur une large étendue de contraste, même si les différences d'orientation sont fines. Cependant, l'ablation des aires visuelles primaires (17 et 18) induit des déficits lors de discriminations à un faible contraste (Orban et al., 1988, 1990; Vandebussche et al., 1991). De plus, les chats normaux peuvent effectuer très efficacement des tâches de ségrégation de texture (Wilkinson, 1986). Mais la lésion des

aires 17-18 induit un déficit important lorsque la texture est formée de lignes fines (De Weerd et al., 1994). Par ailleurs, ce type de lésion provoque chez les chats une perte de certains aspects de la vision spatiale, soit la perte d'environ 20% de l'acuité visuelle ainsi qu'une forte diminution dans la perception de la profondeur (Spear, 1979; Berkley et Sprague, 1979; Ptito et al., 1992). Il apparaît aussi un ralentissement de la vitesse d'apprentissage de nouvelles discriminations, pouvant doubler le nombre d'essais requis pour atteindre le critère de réussite comparativement aux animaux intacts (Ptito et al., 1988). Toutefois, les chats porteurs d'une lésion bilatérale des aires 17 et 18 maintiennent une excellente capacité de discrimination visuelle ainsi qu'une excellente capacité visuomotrice. Par contre, des déficits importants apparaissent lorsque les stimuli sont près du seuil d'acuité spatiale (Doty, 1971; Sprague et al., 1977; Berkley et Sprague, 1979; Berlucchi et Sprague, 1980; Sprague et al., 1985). Ainsi, chez les chats ayant subi l'ablation de ces aires primaires, les capacités liées à la vision spatiale complexe, telle que la discrimination de formes, demeurent présentes. En somme, ces études suggèrent que les aires visuelles primaires du chat (aires 17-18) sont indispensables pour discriminer l'orientation de lignes (Orban et al., 1988, 1990; Vandebussche et al., 1991); pour analyser, dans des conditions de faible luminosité, les patterns visuels nécessitant une haute résolution spatiale (Berkley et Sprague, 1979); pour analyser les détails dans un pattern en présence de bruit visuel (Hughes et Sprague, 1986); et finalement pour analyser les indices de profondeur (Kaye et al., 1981; Ptito et al., 1992). Ces fonctions reflètent les propriétés des cellules des aires 17-18 et sont largement attribuées au système X qui procure la haute résolution spatiale au système visuel.

Contrastant avec les effets relativement mineurs de l'ablation des aires 17 et 18 du chat, une large lésion ou l'inactivation du cortex extrastrié amène des déficits majeurs dans la perception spatiale et les aspects mnémoniques de la vision (Cornwell et al., 1976; Sprague et al., 1977; Berlucchi et Sprague, 1980). Une lésion bilatérale des aires extrastriées (19, 20, 21 et suprasylvienne) entraîne un déficit important dans la rétention ou l'apprentissage post-opératoire de discriminations de formes, mais n'induit pas de perte d'acuité. Bien que ces chats montrent un ralentissement dans les comportements de poursuite visuelle et une détérioration dans leur estimation de la profondeur, ils discriminent relativement bien les intensités lumineuses et les orientations verticales et horizontales (Cornwell et al., 1976; Sprague et al., 1977; Berlucchi et Sprague, 1980). De plus, un déficit quant aux capacités de ségrégation de la texture est présent (De Weerd et al., 1994). Ces études montrent que les aires extrastriées sont fortement impliquées dans la discrimination de formes et dans les comportements visuomoteurs. Cependant, elles ne précisent pas l'apport particulier de chacune de ces aires dans la perception visuelle.

Toutefois, le rôle de l'aire 19 dans la perception visuelle peut être apprécié lorsqu'elle est endommagée conjointement avec les aires 17 et 18. Il en résulte une interruption massive du système géniculocortical. Chez les chats ayant subi ce type d'intervention, des déficits sévères apparaissent dans la perception de la profondeur et dans la discrimination de formes; mais la rétention et l'apprentissage de nouvelles discriminations, bien que sévèrement affectés, demeurent possibles (Spear et Braun, 1969; Spear, 1979; Doty, 1971; Berlucchi et Sprague, 1980; Sprague et al., 1985). Ces études indiquent que l'aire 19 semble essentiel pour les performances visuelles

résiduelles liées à la reconnaissance et à la discrimination de formes simples et complexes. Par ailleurs, ce type de lésion, contrairement à une lésion qui se limite aux aires 17 et 18, entraîne une incapacité à discriminer des patterns stationnaires et à détecter des stimuli qui se déplacent sur un bruit de fond stationnaire (Krüger et al., 1988). Cependant, Krüger et al. (1988) notent, que suite à un nouvel entraînement prolongé, les chats porteurs de ce type de lésion peuvent atteindre une certaine habilité de discrimination des objets stationnaires, contrairement à la discrimination de stimuli mobiles qui demeure impossible. Par ailleurs, une lésion bilatérale impliquant uniquement l'aire 19, n'induit pas de déficits dans la discrimination de patterns stationnaires de petite taille. Les déficits, bien que mineurs par rapport à une lésion des aires 17-18, apparaissent lors de la discrimination de patterns qui se déplacent lentement ou rapidement (Dinse et Krüger, 1990). Par contre, il est important de noter que ces déficits sont surtout présents lors de discriminations effectuées à de faibles contrastes. Ces résultats indiquent néanmoins que l'aire 19 semble impliquée dans perception visuelle de stimuli mobiles. En somme, ces résultats indiquent, qu'à des niveaux de contraste suffisants, et en l'absence des aires visuelles primaires, l'aire 19 contribue significativement à l'analyse de stimuli stationnaires ou mobiles. Ainsi, les capacités visuelles de cette aire corticale reflètent le type d'afférences Y et W qu'elle reçoit, procurant le substrat neuronal pour la détection de stimuli mobiles et pour les fonctions liées à la vision ambiante.

b) Etudes physiologiques

L'importance des projections parallèles X, Y et W dans le soutien des propriétés physiologiques des cellules corticales et par conséquent, l'évidence d'une certaine indépendance des aires 17, 18 et 19 quant au traitement de l'information visuelle s'appuie sur certaines études physiologiques. Ainsi, la destruction ou l'inactivation par refroidissement de l'aire 17, modifie peu les propriétés des cellules de l'aire 18 (Donaldson et Nash, 1975; Dreher et Cottee, 1975; Sherk, 1978). De même, le refroidissement ou l'ablation des aires 17 et 18 a très peu d'effet sur les propriétés des cellules de l'aire 19 (Kimura et al., 1980; Dinse et Krüger, 1990).

L'enregistrement des cellules visuelles corticales révèle que les propriétés de leurs CR sont plus complexes que celles des CR des cellules sous-corticales. En effet, l'étude neurophysiologique des cellules ganglionnaires et genouillées chez le chat montre, de par l'organisation concentrique de leur CR, que ces cellules sont essentiellement des détecteurs ponctiformes de contrastes. Par contre, au niveau des cellules corticales, des transformations majeures de l'information visuelle apparaissent. Les travaux de Hubel et Wiesel (1962, 1965) montrent que les CR corticaux sont sensibles à plusieurs paramètres du stimulus visuel tels que la longueur, la largeur, l'orientation et la direction du mouvement. Les études campimétriques de l'organisation spatio-temporelle des CR corticaux ont permis à Hubel et Wiesel (1962, 1965) de classifier les CR des cellules corticales en trois catégories, soit les CR simples, complexes et hypercomplexes. Ces trois types de CR se retrouvent aussi bien dans l'aire 17 que dans

les aires 18 et 19, mais leur proportion varie d'une aire corticale à l'autre (Hubel et Wiesel, 1962, 1965; Orban et Callens, 1977; Duysens et al., 1982 a et b; Orban, 1984; Guillemot et al., 1993; Tardif et al., 1997; Bergeron et al., 1998).

Dans le cortex visuel du chat, les CR simples sont petits et sont constitués de zones allongées discrètes, antagonistes (ON et OFF) et adjacentes. Cet arrangement procure à la cellule une haute sélectivité à l'orientation du stimulus (Hubel et Wiesel, 1962; Henry, 1977). De plus, environ 80% des cellules ayant un CR simple sont unidirectionnelles, c'est-à-dire sensibles à une des deux directions du mouvement orthogonales à l'orientation optimale, et répondent préférentiellement à des stimuli se déplaçant lentement ($< 2^\circ/s$) (Hubel et Wiesel, 1962; Bishop et al., 1971a et b; Henry, 1977). Ces cellules sont très nombreuses dans les aires 17 et 18 alors que l'aire 19 en possède très peu. Les CR complexes sont plus grands que les CR simples et se caractérisent par le chevauchement de zones excitatrices et inhibitrices (Hubel et Wiesel, 1962; Henry, 1977). De ce fait, les CR complexes sont moins sélectifs à la position du stimulus et sont aussi moins sélectifs à l'orientation que les CR simples. De plus, les CR complexes sont moins sélectifs à la direction du déplacement du stimulus que les CR simples et répondent optimalement à des stimuli qui se déplacent rapidement ($> 5^\circ/s$). Environ 50% des CR complexes sont unidirectionnels, alors qu'environ 18% ont une sélectivité partielle à la direction (Hubel et Wiesel, 1965; Henry, 1977). Ces cellules se retrouvent en grand nombre dans l'aire 17 et dans les aires extrastriées. Finalement, les CR hypercomplexes diffèrent des autres types de CR par le fait qu'ils sont hautement sélectifs à la longueur du stimulus. Cette sélectivité

résulte de l'organisation spatiale du CR qui est doté de zones inhibitrices qui provoquent une atténuation de la réponse cellulaire lorsque le stimulus adéquatement orienté dépasse une longueur donnée (Hubel et Wiesel, 1965). Par ailleurs, les CR hypercomplexes possèdent des propriétés semblables soit aux CR simples soit aux CR complexes. On distingue alors deux catégories de CR hypercomplexes; les CR hypercomplexes de type simple et les CR hypercomplexes de type complexe (Henry, 1977). Les CR hypercomplexes répondent bien à des stimuli mobiles et sont surtout sensibles aux vitesses lentes de déplacement (Hubel et Wiesel, 1965). Les cellules hypercomplexes se retrouvent surtout dans les aires extrastriées, notamment, et en très grande proportion, dans l'aire 19.

Les cellules de l'aire 17 ont de petits CR, répondent à des FS optimales élevées et sont hautement sélectives à l'orientation du stimulus (Hubel et Wiesel, 1962; Movshon et al., 1978). De plus, ces cellules montrent souvent des interactions binoculaires et répondent mieux aux stimuli qui se déplacent lentement (Hubel et Wiesel, 1962; Orban et al., 1981a et b; Duysens et al., 1982b). Ces propriétés indiquent que les cellules de l'aire 17 semblent particulièrement aptes à analyser la structure spatiale d'un objet visuel stationnaire, et suggèrent de plus que ces cellules peuvent contribuer à l'analyse de stimuli visuels mobiles surtout lorsque ceux-ci sont lents (Orban, 1984).

Les cellules de l'aire 18 ont de grands CR, répondent à de plus basses FS optimales et sont peu sélectives à l'orientation (Hubel et Wiesel, 1965; Movshon et al., 1978). Cependant, elles sont sélectives à la direction et montrent une grande sensibilité au déplacement du stimulus. En effet, les cellules de l'aire 18 préfèrent les stimuli qui se

déplacent à des vitesses moyennes et rapides (5-30°/s) (Orban et al., 1981a). La région de l'aire 18 représentant le champ visuel central contient de loin la plus grande proportion de neurones sélectifs à la direction du mouvement d'un stimulus. Ainsi, ces propriétés physiologiques procurent à l'aire 18 une aptitude particulière à analyser les stimuli mobiles.

Les cellules de l'aire 19 possèdent des CR plus grands que ceux de l'aire 17, mais plus petits que ceux de l'aire 18 (Hubel et Wiesel, 1962; Duysens et al., 1982b), et sont essentiellement tous binoculaires (Duysens et al., 1982a; Rapaport et al., 1982; Guillemot et al., 1993). Elles sont sensibles à de basses FS (Tanaka et al., 1987; Tardif et al., 1997) et sont moins sensibles à l'orientation et à la direction de déplacement du stimulus que les cellules de l'aire 17 (Duysens et al., 1982a). De plus, les cellules de l'aire 19 préfèrent des stimuli qui se déplacent lentement. Ces propriétés semblent ainsi conférer à l'aire 19 un rôle dans la discrimination de formes durant la fixation oculaire (Duysens et al., 1982a). Par ailleurs, une caractéristique importante de l'aire 19 est la forte proportion de CR hypercomplexes (Duysens et al., 1982a; Toyama et al., 1994; Tardif et al., 1997). Cette caractéristique procure à l'aire 19 une haute sélectivité aux aspects spatiaux du stimulus (Duysens et al., 1982a et b) et semble lui conférer un rôle dans l'analyse de discontinuités dans les contours visuels (Saito et al., 1988), ainsi qu'un rôle dans le codage de la position et de l'orientation de lignes contenues dans les stimuli visuels (Toyama et al., 1994). Par ailleurs, Kimura et al. (1980) rapportent la présence de deux grandes classes de cellules dans l'aire 19 qui diffèrent quant à leurs propriétés. La première classe se caractérise par des connexions monosynaptiques avec

des afférences ayant des conceptions axonales rapides, probablement de type Y, et les cellules de cette classe sont concentrées dans la couche V, site d'origine des afférences cortico-tectales. De plus, ces cellules possèdent de grands CR et des réponses peu sélectives à l'orientation et à la direction du stimulus. La seconde classe de cellules se caractérise par des connexions mono- ou polysynaptiques avec des afférences à conduction lente, probablement de type W, ainsi que par des réponses hautement sélectives et de plus petits CR. Kimura et al. (1980) suggèrent que les cellules de la première classe servent à détecter les objets mobiles et envoient des signaux au tectum pour le contrôle des mouvements oculaires, alors que les cellules de la seconde classe servent à la détection précise de patterns. En somme, l'ensemble de ces études semble indiquer que les cellules de l'aire 19 du chat sont aptes à analyser les formes stationnaires ou qui se déplacent lentement.

HYPOTHESES

Les études comportementales citées plus haut semblent indiquer que l'aire 19 du chat contribue de manière significative à la discrimination de formes et de patterns complexes ainsi qu'à la ségrégation d'une figure-fond (Doty, 1971; Sprague et al., 1977, 1985; Hughes et Sprague, 1986). Par ailleurs, il a été suggéré d'une part que cette aire contribue à la segmentation de la texture (De Weerd et al., 1994), et d'autre part qu'elle est impliquée dans la perception du mouvement des formes (Krüger et al., 1988; Dinse et Krüger, 1990). Ces conclusions proviennent d'études comportementales chez des chats ayant des lésions corticales impliquant soit les aires 17 et 18, soit les aires 17,

18 et 19, ou soit encore les aires extrastriées avec ou sans l'implication de l'aire 19. Il a ainsi été montré que l'aire 19 possède une certaine indépendance vis-à-vis des aires visuelles primaires (17-18). De plus, lorsque les stimuli visuels présentent un niveau de contraste élevé, les fonctions visuelles de l'aire 19 demeurent relativement intacts après l'ablation des aires 17 et 18. Cela va dans le sens des données anatomiques et physiologiques (Holländer et Vanegas, 1977; Rodieck, 1979; Stone et al., 1979; Raczkowski et Rosenquist, 1980; Dreher et al., 1980; Sherman, 1985; Dreher, 1986) qui ont démontré l'existence de voies visuelles parallèles qui se projettent directement à l'aire 19. En effet, ces voies visuelles directes constituées des cellules Y et W, procurent à l'aire 19 des propriétés physiologiques spécifiques, et semblent montrer que cette aire est impliquée dans la détection de stimuli en mouvement et dans la vision ambiante (Stone et al., 1979).

Les études physiologiques suggèrent aussi que les cellules de l'aire 19 sont impliquées dans la détection des objets en mouvement (Kimura et al., 1980) ou encore dans la perception de formes lors de la fixation oculaire (Duysens et al., 1982a et b). De plus, la forte proportion de CR hypercomplexes procure à l'aire 19 une haute sélectivité aux aspects spatiaux du stimulus (Duysens et al., 1982a et b). Cette caractéristique semble impliquée cette aire dans l'analyse de discontinuités dans les contours visuels (Saito et al., 1988) ainsi que dans l'analyse de la position et de l'orientation des éléments contenus dans les stimuli visuels (Toyama et al., 1994).

Cependant, aucune étude physiologique, à notre connaissance, n'a examiné les réponses des cellules de l'aire 19 lors de la présentation d'une forme définie par le

mouvement (kinématogramme). Cette aire devrait être d'une grande importance dans une telle analyse puisque ses propriétés comportementales et physiologiques, soutenues grandement par des projections parallèles de type Y et W, devraient justement lui conférer une aptitude particulière pour ce type d'analyse; et ce, avec ou sans la contribution des aires visuelles primaires. De plus, la densité de la texture du kinématogramme devrait influencer la sensibilité des cellules à une forme définie par le mouvement. Précisément, suivant des contraintes de résolution spatiale, cette sensibilité devrait diminuer en fonction de l'augmentation de la densité car les cellules Y et W présentent des niveaux de résolution spatiale relativement bas.

Par ailleurs, plusieurs études physiologiques ont montré que les réponses des cellules visuelles dépendent du contexte de la scène visuelle. En d'autres termes, ces études montrent que la présence d'un arrière-plan (fond) texturé, stationnaire ou en mouvement, peut moduler la réponse des cellules lors du déplacement d'une barre lumineuse ou noire (Hammond et MacKay, 1977, 1981; Hammond et Smith, 1982; von Grünau et Frost, 1983; Orban et al., 1987; Gulyas et al., 1987, 1990; Dinse et Krüger, 1990; Kastner et al., 1997). Ainsi, Dinse et Krüger (1990) ont montré, d'une part, que lors du déplacement d'une barre lumineuse la réponse des cellules de l'aire 19 est influencée par le mouvement simultané d'un fond texturé et, d'autre part, que la réponse est maximale lorsque le fond texturé est stationnaire. Ces résultats suggèrent donc que les cellules de l'aire 19 sont sensibles aux caractéristiques spatio-temporelles de l'arrière-plan. Cependant, l'effet du contenu spatial de la texture du fond (dimension et densité des pixels) sur les réponses cellulaires lors du déplacement d'une barre lumineuse ou noire, n'a pas été étudié dans l'aire 19 du chat. Toutefois,

étant donné le rôle de l'aire 19 dans la vision ambiante, et considérant l'influence de l'arrière-plan sur les réponses cellulaires (Dinse et Krüger, 1990), on peut s'attendre à ce que les réponses de plusieurs cellules de l'aire 19 lors du déplacement d'une barre lumineuse soient influencées par la densité de la texture de l'arrière-plan. De même, étant donné que l'analyse de la texture dépend de la dimension des éléments et de la densité de la texture tel que montré dans l'aire 17 (Nothdurft et Li, 1984, 1985) et considérant les résultats de Toyama et al. (1994) qui suggèrent qu'un des rôles des cellules de l'aire 19 est de coder la position et l'orientation des éléments contenus dans les stimuli visuels, on peut s'attendre à ce que plusieurs cellules modulent leurs réponses en fonction de la densité de la texture d'une barre présentée sur un fond lumineux homogène.

Ainsi, l'intérêt principal de la présente étude est de montrer que les cellules de l'aire 19 sont sensibles à une forme définie par le mouvement, et que la densité de la texture de la scène visuelle influence les réponses cellulaires. Pour ce faire, trois types de stimulation sont utilisés: un kinématogramme (barre définie par le mouvement), une barre texturée présentée sur un fond lumineux homogène et une barre lumineuse présentée sur un fond texturé. Dans chacun des cas, quatre niveaux de densité de texture sont utilisés.

Par ailleurs, cette étude vise à déterminer la contribution des voies Y et W à ce type d'analyse dans l'aire 19. Ainsi, en comparant les résultats obtenues chez les chats normaux avec ceux obtenues chez les chats lésés unilatéralement des aires 17 et 18 et chez les chats chiasmatisés, il est possible d'évaluer indirectement la contribution de chacune de ces voies. La lésion des aires visuelle primaires élimine fortement

l'information de type X parvenant à l'aire 19, alors que la section du chiasma optique élimine la grande majorité de l'information de type W vers le cortex. Par conséquent, les réponses cellulaires dans l'aire 19 seraient soutenues par les systèmes Y et W chez les chats lésés et par les systèmes Y et X chez les chats chiasmatisés.

CHAPITRE II

Response to form defined by motion and to texture in area 19 of the cat

**RESPONSE TO FORM DEFINED BY MOTION AND TO TEXTURE IN
AREA 19 OF THE CAT**

**Paul S. Khayat¹, Dave Saint-Amour¹, Stéphane Molotchnikoff¹, Franco Lepore¹,
Jean-Paul Guillemot^{1,2}.**

¹ Groupe de recherche en Neuropsychologie Expérimentale, Université de Montréal.

² Département de Kinanthropologie, Université du Québec à Montréal, C. P. 8888,
Succ. Centre-Ville, Montréal, Québec, H3C 3P8.

Number of pages: 34

Number of figure: 5

A soumettre à: **Brain Research**

Correspondence: Jean-Paul Guillemot
Département de Kinanthropologie,
Université du Québec à Montréal
C. P. 8888 Succ. Centre-Ville, H3C 3P8
Montréal, Québec, Canada
Telephone: (514) 987-3606
Telefax: (514) 343-5787
E-mail: r10475@nobel.si.uqam.ca

Acknowledgements: The authors are grateful to E. Massicotte and S. Montfort for technical assistance. This study was supported by grants from the Natural Science and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and from the Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche (FCAR) awarded to J.-P. Guillemot and F. Lepore.

Abstract

The present study examines the neural sensitivity in area 19 of the cat to a motion-defined bar and to texture. Sensitivity was tested in normal, areas 17-18 lesioned and split-chiasm cats using a kinematogram, a textured bar drifting on a uniform light background (T-L) and a light bar drifting on a stationary textured background (L-T), each with different texture densities. The results indicate that 96% of area 19 cells recorded in normal cats, 97% in lesioned cats and all cells ($n = 29$) in split-chiasm cats responded to a motion-defined bar or to its edges. Generally, response rate increases as the density decreased. However, the majority of the cells recorded in the three groups were sensitive to the highest texture density kinematogram. Moreover, the responses to the T-L and L-T stimuli were either independent of the density of the textured bar or background, or were modulated by it. In the latter case, the responses either increased or decreased as texture density decreased in T-L and/or L-T. These results show that cells in area 19 can detect the presence of a motion-defined bar and that the density of either the textured bar, background or both can influence figure-ground segmentation. The results also suggest that the direct Y input to area 19 is sufficient to extract form defined by motion and carry out texture analysis. Supported by NSERC and FCAR.

Theme: Sensory systems

Topic: Visual cortex: extrastriate

Keywords: kinematogram, texture density, Area 19, 17/18 lesion, split-chiasm, Y- and W-cells.

1. Introduction

The natural visual scene is composed of an almost unlimited array of complex cues. Notwithstanding this affluence of diverse visual stimulations, the visual system can organize the information in such a way that individual objects are isolated from their surround and recognized as distinct. Thus, perceiving an object as a discrete entity implies that the visual system has segregated that object from its background by defining the boundaries or edges that separate it from the rest of the visual scene. This in turn implies that the visual system can extract specific features from the scene, which allows the visual differentiation of object and background. There are several ways by which the visual system can segregate an object from its surroundings. For example, the borders of an object may be defined by differences in luminance, color, stereo disparity, texture, or direction of motion [34,47,48].

At the cellular level, most electrophysiological experiments have used conventional stimuli such as spots, bars, edges and gratings of contrasting luminance, presented against a featureless background to study the neurophysiological basis of vision [11,28-31,45]. These simple stimuli oversimplify the usually rich visual scene, especially if one considers that these experiments do not take into account that real objects are normally in relative motion with textured or contoured backgrounds. Moreover, these stimuli fail to take in consideration the importance of the surround area, which extends the cell's classical receptive field (RF). Indeed, it has been shown that many visual neurons modulate their response when stimuli are presented outside their RFs (periphery effect). This effect can either be suppressive or facilitatory, and can even be dependent upon orientation and direction (for a review, see [1]) [44]. This contextual modulation suggests that single units in different regions of the visual system might be involved in the integration of information from a wide portion of the visual field and, through complex differentiating mechanisms, could subserve figure-ground detection or segregation.

In the natural world, some figures are quite well matched with their surrounding background in terms of brightness, color and texture. Preys, for example, have evolved

so as to mimic their background landscape with respect to these cues, so as to avoid predators. The latter, to detect such camouflaged animals, must rely mostly upon stereopsis and motion. Relative motion between an object and its surroundings is one of the most salient cues for figure-ground segregation. For that reason, in order to be effective, camouflage in animals is almost always associated with freezing behaviors, which reflect an intrinsic understanding of this psychophysical notion.

Some electrophysiological studies using textured patterns made of visual noise or of texton elements, have reported neural correlates of figure-ground segregation based solely on motion cues. Such kinetically defined forms can be detected by single units in the dorsal lateral geniculate nucleus (dLGN), in the superior colliculus (SC), in the striate-recipient zone of the lateral posterior-pulvinar complex [41-43] as well as in areas 17 and 18 of the cat [25]. They could also be detected by single units in areas V1 and MT of the monkey [49,67] as well as in the optic tectum of the pigeon [20,21].

In addition, some of these studies and others have looked at the influence of a background pattern, either stationary or moving (in phase or anti-phase), upon the response of a visual neuron to a moving light or dark bar (or spot). An important number of cells in the SC and in areas 17, 18, 19 and PMLS of the cat [12,23-27,35,40,41,50,68], in areas V1, V2 and MT of the monkey [2,3,49,67], and in the optic tectum of the pigeon [18-20] were responsive to the modulatory effect of the background and could therefore play a role in figure-ground separation by motion or texture.

Behavioural studies seem to indicate that area 19 could be involved in form discrimination [13,32,58,59], in the decipherment of figures obscured by masks [8,9], in the detection of stationary or moving figures on either stationary or moving noisy backgrounds [12,39] and in texture segregation [10]. Area 19 receives massive direct input from structures relaying information that originate from both Y and W cells, such as the C-laminae of the dLGN, the median intralaminar nucleus and the lateral posterior-pulvinar complex [14,15,55,60,61]. On the basis of these inputs, area 19 is generally regarded as involved in movement detection and ambient vision [60,61]. These Y and W projections indeed create RF properties quite distinct from those of the

primary visual cortex. Neurophysiological studies showed that area 19 contains a higher proportion of neurons with strong end-zone inhibition than in area 17, but also a good proportion of neurons with complex RFs and a few with simple RFs [4,17,63]. Moreover, the RF width is generally larger in area 19 than in area 17 [17] but some neurons can be optimally driven by quite small features [31]. Single units in area 19 typically have a relatively low contrast threshold, a low spatial resolution and a spatial frequency tuning between that of cells in area 17 and that of cells in area 18 [4,45,62,63]. Moreover, cells in area 19 generally have poorer orientation, direction or velocity specificity than in area 17, but show high selectivity for spatial aspects of the stimulus [16,17]. This has linked area 19 to the analysis of discontinuities in visual contours [57].

The main purpose of the present study was to examine the contribution of area 19 to figure-ground segregation based solely upon motion and to evaluate the influence of texture on this phenomenon. Random-dot kinematograms, which provide an interesting experimental tool to investigate camouflage extraction through visual motion detection, were used. In these kinematograms, the stimulus (a bar) can only be defined by motion, i.e. when it moves over a stationary background of static visual noise. When stationary, the bar is completely camouflaged, since it is matched with its surrounding background in terms of luminance, texture and spatial disparity. Its boundaries can therefore only be perceived when the pixels on the edges are coherently moving in the same direction. Furthermore, to evaluate the influence of texture on form defined by motion responses, the element density of the kinematogram was varied.

As far as we know, no study has yet investigated the response to kinematograms of single cells in area 19. This is somewhat surprising, as this area appears to be an obvious candidate to study form defined by motion, given that its Y and W inputs are linked to movement detection and ambient vision, respectively. We propose that this area, with or without the contribution of areas 17 and 18, is involved in the discrimination of a figure from its background based solely on motion cues and that this detection is influenced by texture density.

We thus investigated the response of single cells in area 19 of the cat to three

stimulation paradigms representing different visual contexts: a form defined by motion (kinematogram), a textured bar moving across a light uniform background and a light bar moving across a textured background. The two latter paradigms were used to examine the modulatory effect of texture, in either the bar or the background, on the response of single units. The analysis, moreover, compared the neural responsiveness of three groups of cats (normal, lesioned and chiasmatomized). In the lesioned group, areas 17 and 18 were removed so as to eliminate the X type input to area 19, whereas in the split-chiasm group, the majority of the W type input was eliminated. Hence, visual processing in area 19 would mostly rely on the direct Y and W streams in the lesioned cats and on the Y and X streams in the chiasmatomized cats.

2. Materials and methods

The methods used for animal preparation, anesthesia, surgery, optical preparation and recording have been described in previous papers from this laboratory [4,23,64]. Briefly, the experiment was carried out on 18 adult cats, two of which had been subjected, approximately 6 month prior to the experiment, to a sectioning of the optic chiasm under general anesthesia using the transbuccal approach described by Myers [46]. On the day of the recording session, the cats were intubated and anesthetized with a mixture of N_2O/O_2 (70:30) and Halothane (2-3% of total gaseous mixture). Acute cortical lesions were carried out in four cats, 3 to 6 hours prior to the recording session. Ipsilateral areas 17 and 18 were removed by subpial aspiration using a surgical microscope, guided by anatomical landmarks as indicated in Sprague et al. [58] and Tusa et al. [65]. After surgery, the animal was paralyzed with gallamine triethiodide (Flaxedil: 200 mg) and D-tubocurarine (Tubarine: 20 mg) dissolved in 30 ml of lactated ringer solution with dextrose (5%), continuously infused (5.6 ml/h) through the saphenous vein cannula to maintain paralysis of extraocular muscles. The general anesthesia was maintained between 2-3% during surgery and then it was progressively reduced (0.5% / 15 min.) and maintained at 0.5% for the duration of the recording session (35-40 hours).

To prevent dehydration and to improve image resolution, the eyes were covered with neutral contact lenses having a 3 mm artificial pupil. The optic quality of the eyes was routinely checked throughout the recording session and was ensured by the additional use of appropriate dioptric lenses, which focused the image of the display monitor on the retina.

Recording was carried out on cells representing the central visual field of area 19 [64]. Visual stimuli were presented on a Hewlett-Packard CRT display (model 1321 A; P31 phosphor) located at 57 cm in front of the animal. A first image generator (Innisfree: Picasso model Rev. 8) allowed variation of the size and direction of the bar to match the optimal characteristics of the RF (as determined by response rate assessed by ear), while a second (Innisfree: Dual channel velocity and stereogram generator) generated the texture patterns (static visual noise). Variables such as speed, bar and

background texture densities, number of stimulus presentations and interstimulus delay were controlled and varied by a menu-driven display on the computer terminal. Three stimulation paradigms were used. They consisted of a textured bar on a uniform light background (T-L), a light bar on a textured background (L-T) and a kinematogram (T-T). In the latter, both the bar and the background had the same static texture density (32-256 pixels) so that the bar was completely camouflaged and could only be defined by movement. Thus the boundaries of the bar could only be perceived when the pixels on the edges were coherently moving in the same direction. The bar was an identical version of a random pattern in the background but was horizontally displaced by an integral number of elements. The stimulation screen subtended $28^\circ \times 28^\circ$, the bars and backgrounds had the same mean luminance of 16 cd/m^2 (measured with a spotmeter). The textures were static visual random pixels or elements (ratio 1: 1 of dark and light elements) consisting of 32×32 , 64×64 , 128×128 or 256×256 pixels density (see fig. 1). For practical purposes, these patterns are referred to in the text as a 32, 64, 128 and 256 pixels density texture. At 57cm, each element in the 256 pixels density texture subtends 0.11° of visual angle whereas each element in the 32, 64 or 128 pixels density texture subtends respectively 0.88° , 0.44° and 0.22° of visual angle.

In the present experiment, only the dominant eye was tested. All stimulation conditions, each tested 10 to 20 times, were presented in a pseudo-random fashion. Interstimulus delay was 10-15 s to avoid habituation. For each condition, a peristimulus time histogram (PSTH) having 500 bins and a binwidth of 1-50 ms was derived from the cellular responses.

At the end of the experiment, as described in [4], the cat was perfused and the brain removed, placed in formalin and later prepared for histology. All electrode penetrations were within area 19, identified according to the maps of Otsuka and Hässler [53], Hubel and Wiesel [30] and Tusa et al. [65]. For animals that had been subjected to chiasmotomy, the histology of the optic chiasm revealed that this structure was completely sectioned. The reconstruction of each cortical lesion was made by projection-drawings of selected sections through the cortex using surface landmarks and cortical maps as described by Otsuka and Hässler [53] and Sprague et al. [58]. At first, histological quantification of the lesion extent was based on the reconstructed borders

of the cortex. These anatomical reconstructions were then compared to the physiological maps described by Tusa et al. [64,65] in terms of the retinotopic representation of the visual field corresponding to cortical tissue destroyed.

All four cats had quite extensive unilateral lesions placed in areas 17 and 18. The extent of the lesion is illustrated in surface views for the 4 cats (fig. 2, C1-C4). In all four cats, the lesion included all of area 17, except for the cortex present in the depth of the rostral splenial sulcus, representing the most peripheral parts of the lower visual hemifield, and the cortex on the caudal parts of the splenial sulcus and the tentorial surfaces of the postlateral gyrus, corresponding to the representation of upper peripheral hemifield.

The central visual field representation of area 18 was also removed unilaterally in all cats, except for small islands near the lateral gyrus which were still intact in cats C1, C3 and C4. Parts of area 18 representing the far periphery of the upper visual hemifield appeared also to be intact on the tentorial surfaces of the postlateral gyrus. Moreover, except for cat C1 that had the most complete destruction of the rostral parts of area 18, in the other cats parts of this region representing the periphery of the lower visual hemifield were spared.

The area centralis representation of area 19 was intact in all animals. However, in cat C1, the lesion extended to the most rostral parts of area 19, along the areas 18-19 border, destructing a small region representing the far lower peripheral visual hemifield. Also, in cat C2, less rostrally than for cat C1, some peripheral regions of the lower visual hemifield representation of area 19 were damaged.

3. Results

One hundred and twenty one cells in normal cats, 41 cells in lesioned cats and 29 cells in split-chiasm cats were tested quantitatively. All cells were tested for sensitivity to a form defined by motion using kinematograms (T-T). From these cells, 72 cells recorded in normal cats and all the cells recorded in lesioned cats and in chiasmatomized cats were also tested with textured bars drifting on uniform light backgrounds (T-L) and light bars drifting on textured backgrounds (L-T). In each set of stimulation, all four static texture densities (32-256 pixels) were used.

Properties of area 19 cells

The RF centers of the cells were located within 5° from the vertical meridian and within 10° from the azimuth. Most RF types in area 19 were C or Ch, with the exception of 1.6% (2/121) of simple (S) cells found in normal cats. In normal cats, 45.5% of RFs were complexe (C) and 52.9% were end-stopped complexe (Ch). In lesioned cats, the overwhelming majority of RFs were C (92.7%) and 7.3% (3/41) were Ch. In the split-chiasm cats, 65.5% of RFs were C and 34.5% were Ch.

Most cells recorded in normal (98.3%) and lesioned (82.9%) cats were binocularly driven. Cells that were activated equally by both eyes were preponderant while the others were in majority dominated by the contralateral eye. In split-chiasm cats, only 17.2% of the cells were binocularly driven and they were dominated by the ipsilateral eye, whereas the overwhelming majority (82.8%) could only be activated through the ipsilateral eye. In lesioned cats, more cells (17.1%) were purely monocular as compared to cells recorded in normal cats (1.7%).

Sensitivity to the kinematogram and to texture

Quantitative testing of single units in area 19 was assessed using the three stimulation paradigms (T-T, T-L, L-T), each configured in the four different texture densities (32-256 pixels). The properties of the texture patterns examined in the present study were purely spatial, consisting of element densities and therefore of element sizes. We thus analyzed the effect of varying texture density, i.e. element size, on the neural

responsiveness within each paradigm. The temporal and directional aspects of texture presentation were not studied.

A- Normal cats. Fig. 3 illustrates typical examples of responses to the three stimulation paradigms for four cells (A-D) recorded in area 19 of normal cats. In the first paradigm (T-T), textured kinematograms were used to assess the sensitivity to a form defined solely by motion as a function of the texture density. Different patterns of responsiveness were observed as a function of texture density (top portion of fig. 3).

 Insert fig. 3

The PSTHs in Fig. 3 A and B respectively show a Ch and C type cell, both of which were sensitive to kinematograms (T-T). The former cell showed a remarkable sensitivity to a form defined by motion irrespective of the texture density, as increasing the density of the texture and thus reducing the element size did not modulate its response. Cell B was also able to detect a form defined by motion and in addition exhibited some texture modulation. Increasing the texture density yielded a reduced response. However, the suppression induced by increasing texture densities did not seem to be linear. Thus, this cell was optimally driven by kinematograms of coarser texture densities (T-T: 32 and 64). Cell C was also sensitive to a form defined by motion but exhibited a strong texture modulation. This Ch type cell was insensitive to the highest texture density kinematogram (256 pixels) and responsiveness increased as the texture density decreased. Interestingly, this cell responded in a transient fashion to the leading and trailing edges of the bar defined by motion. Finally, the cell shown in D illustrates a C type cell which was insensitive to kinematograms.

A second stimulation paradigm (T-L) was used to examine the responsiveness of area 19 cells to textured bars drifting on a uniform light background (illustrated in the middle portion of fig. 3). The cells shown illustrate different patterns of responsiveness. The sensitivity of cells A, B and C to the motion of a textured bar was modulated by the texture density, whereas texture modulation was poor in cell D, although a clear

response was evoked by this stimulus. The response of cell A decreased as the texture density in the bar increased, while that of cell B was only suppressed by textured bars of high densities (128 and 256 pixels). Thus these cells preferred patterned bars made of large elements. Cell C on the other hand preferred patterned bars made of small elements since its response was facilitated as the texture density increased. Cell D responded well to textured bars without clear modulation by the element density.

In order to investigate the modulatory influence of a stationary textured background on the response of a cell to movement of a conventional oriented stimulus, the third stimulation paradigm (L-T, bottom portion of fig. 3) was also used. The response of cells A, C and D to a drifting light bar was modulated by the texture configuration in the background. Cell A increased its response as the light bar was presented on increasingly textured backgrounds. On the other hand, the response of cell C was strongly facilitated when the light bar was presented on a 32 pixels background, while it was relatively reduced with backgrounds of higher dot densities. Cell D exhibited a variable response to a light bar moving on textured backgrounds. The highest texture induced a pronounced suppression of the response. Cell B was insensitive to light bars. However, this cell responded vigorously to the movement of a dark bar, as observed when its RF was plotted using a hand-held stimulator.

B- Lesioned cats. The ipsilateral ablation of areas 17 and 18 (see fig. 2) was performed in order to eliminate the indirect geniculate X-type input to area 19. It was thus possible to examine the contribution of the residual direct inputs (Y and W) to area 19 to the detection of a form defined by motion and to visual texture processing. Fig. 4 illustrates representative examples of responses to all stimulus conditions of four C type cells (A-D) recorded in area 19 of these lesioned cats.

Insert fig. 4

Different patterns of responses to kinematograms (T-T) were observed. Both cells A and B detected a form defined by motion. The response of cell A to a 256 pixels

density kinematogram was poor, but it was strong for lower texture densities. Cell B, on the other hand, did not seem sensitive to texture density. Cell C responded to kinematograms of coarse texture densities (32 and 64 pixels) but was insensitive to kinematograms of higher densities. Cell D was totally insensitive to a form defined by motion, irrespective of the texture density.

All four cells responded strongly to textured bars moving on a light background (T-L) and their response was somewhat modulated by the texture density in the bar. Both cells A and D showed an enhancement of their response to a 32 pixels textured bar as compared to the other densities. Conversely, cells B and C were optimally sensitive to textured bars with high dot density.

The background effect upon the response to a drifting light bar is illustrated on the bottom portion of Fig. 4 (L-T). Cell A responded strongly when the light bar was presented on textured backgrounds of high element density (L-T; 128 and 256) and seemed to signal the presence of the leading and trailing edges of the bar. With backgrounds of coarser densities (32 and 64 pixels), the overall responses of this cell to a light bar as well as to the edges were suppressed. Cell B seemed not to be sensitive to background differences, as it responded quite equally, and poorly, to a light bar drifting on any of the textured backgrounds. The response of cell D was modulated by the texture density of the background. This cell, however, was mostly sensitive to a light bar presented either on a 32 pixels or a 256 pixels background and was less responsive to intermediate texture configurations. Finally, cell C was totally insensitive to a light bar on textured backgrounds, although it was responsive to stimulation with a dark bar on a light background. This effect is not believed to be caused by the lesion since cell B, recorded in a normal cat (Fig. 3, L-T), was also insensitive to a light bar.

C- Split-chiasm cats. Chiasmotomy in cats abolishes the input to visual cortex coming from the contralateral nasal retina, and thus, greatly abolishes the W-type input to the cortex [33]. Area 19 thus receives principally the remaining Y-type input directly from subcortical structures or indirectly through intracortical connections and commissural pathways, in addition to indirect X-type inputs passing through area 17. Typical examples of the responses to the three stimulation paradigms of two cells (A

and B) recorded in area 19 of split-chiasm cats can be seen in Fig. 5.

 Insert fig. 5

As illustrated in the top portion (T-T), the response to kinematograms of both cells A and B was modulated by texture density. Cell A was poorly sensitive to a 256 pixels kinematogram while its response was clearly evoked by lower element densities. Moreover, this C type cell, like the cell illustrated in fig. 3 (C, T-T), responded to the leading and trailing edges of the bar defined by motion but only at low texture densities (32 and 64 pixels). The leading edge induced a stronger response than the trailing edge. The response to the other 2 textured kinematograms (128 and 256 pixels) was only observed for the leading edge of the bar. The Ch type cell shown in Fig. 5 B responded well to a 32 pixels density kinematogram while its response was strongly reduced for the 64 pixels texture density and totally abolished at the highest densities (T-T; 128 and 256).

The different texture densities also induced differential responses to the movement of textured bars on a light background (fig. 5, T-L). Cell A seemed to signal the presence of the edges of the textured bars and its response was facilitated by an increase in texture density. On the other hand, the response of cell B was quite strong but somewhat variable as a function of density.

Finally, the background effect was observed in both cells (fig. 5, L-T). The response of cell A to a light bar seemed enhanced when the texture density in the background increased. Interestingly, this cell also responded to the edges of the light bar. The response of cell B was stronger when the background was configured by high element densities while it was reduced with backgrounds of lower densities.

Kinematogram and texture sensitivity of all units.

In summary, when examining the response profile to kinematograms, data show that the overwhelming majority of cells recorded in area 19 of both intact and operated

cats were sensitive to a form defined by motion. Hence, 96% of cells recorded in normal cats, 97% of cells in lesioned cats and all the cells ($n = 29$) in chiasmatomized cats were sensitive to a form defined by motion and the texture density influenced the neural response. Furthermore, 49 %, 71% and 66% of these neurons, respectively, were responsive to the kinematogram of the highest texture density (256 pixels). It is worth pointing out that none of these neurons responded to a kinematogram without responding to kinematograms of coarser texture. Thus, all neurons that responded to a 256 pixels density kinematogram, also responded to the coarser ones. With the exception of very few cells that responded equally well to all kinematograms (as unit A in Fig. 3 and unit B in Fig. 4) the response of all cells was stronger at the lower texture densities. Therefore, reducing the density of the texture, and thus enlarging the element size, yielded an enhancement of the neural sensitivity to a form defined by motion.

Most neurons were more sensitive to the textured bar (T-L) or to the light bar (L-T) than to the kinematogram of similar texture configuration. However, in some cases, the response was quite similar or even poorer (as illustrated in fig. 3 B). Moreover, the response profiles showed both modulatory effects and no effects of changing the texture density in either the bar or the background on the responses in area 19 in all groups of animals.

4. Discussion

This study was conducted for three reasons: to assess the responsiveness of single units in area 19 to a form defined by motion (kinematogram) as a function of the density of the visual texture; to assess the modulatory influence of texture density upon the response of single units to a textured bar moving on a uniform light background and to a uniform light bar moving on a textured background; and to assess the contribution of different input types (X, Y and W) to area 19 activation by comparing the results obtained from normal cats with those obtained in areas 17/18 lesioned or split-chiasm cats.

Processing of form defined by motion in area 19

The results show that the overwhelming majority of area 19 neurons tested in intact cats were sensitive to a form defined by motion (kinematograms). Sensitivity to a kinetic bar gradually increased as the texture density decreased, although not necessarily in linear fashion. The effect of modifying pattern density has been illustrated in area 17 of the cat by stimulating with whole field motion of a textured pattern. Casanova et al. [6] have shown that enlarging the element size increased cellular responses. Moreover, the results show that half of the area 19 neurons found in normal cats were sensitive to a kinematogram of the highest texture density (256 pixels) in which all spatial frequencies as well as all orientations were equally represented. With the use of a similar texture density pattern, it has been reported that single units in the cat's dLGN, SC and striate-recipient zone of the L-P pulvinar complex [41-43], and also in areas 17 and 18 [25] responded to motion of a static noise bar against a stationary background of identical texture.

Two considerations must be taken into account with respect to the facilitatory effects of decreasing texture density on the detection of a form defined by motion. First, there is greater perceptual saliency of the kinetic edge created in a low texture density kinematogram as compared to that at higher densities. Single cells could be influenced by this feature and give a stronger response. Second, there is an additional difference in

the properties of the stimuli as texture density decreases. In the highest density kinematogram, essentially motion information is present in the stimulus. As density decreases, each element represents a square with increasing oriented contours orthogonal to the direction of motion. Consequently, in the lower density kinematograms, orientation information is added to the motion cue defining the bar. Hence, the processing of a form defined by motion with such coarser textural configurations could also activate orientation sensitive mechanisms in addition to motion.

The responses of area 19 neurons to kinematograms or kinetic edges, in which motion information was isolated, were generally enhanced by low dot density configurations. On the contrary, varying density in the paradigms using textured bars or textured backgrounds resulted in either facilitation or suppression. Thus, texture density produced different effects in kinematograms with respect to the other stimulation paradigms. How can this difference be explained? In the present experiment, each noise pattern remained the same throughout the testing period, in the sense that it was not refreshed for each trial. Thus, the kinematograms were constructed with the same unrefreshed textured bar as for T-L and by the same unrefreshed textured background as for L-T. Local variations in mean luminance due to chance aggregation of similar pixels (light or dark), which would be coincidental with the most excitable portion of the RF, cannot therefore explain this difference. The best explanation is possibly that in the kinematograms, motion information predominates whereas in the other paradigms both motion and form are present. Cues, such as localized fluctuations in luminance due to the aggregation of elements, might influence the response of the cells in the L-T and T-L paradigms but not where only motion defines the form. Interestingly, Olavarria et al. [49] and van Essen et al. [67] arrived at a somewhat similar conclusion for area MT of the monkey. They showed that the motion cue defining a patterned bar was a sufficient stimulus to activate MT cells, and adding orientation contrast to the motion cue did not contribute significantly to the neural responsiveness.

Textural information in area 19

Most area 19 neurons reported in this study responded well to both textured bars

moving on uniform light backgrounds and light bars moving on textured backgrounds. They were either modulated by texture density or insensitive to its variations such that it was difficult to predict how an individual cell would respond to different texture stimuli. However, with a few exceptions, most neurons responded better to a textured bar presented on a light background or a light bar on a textured background than to the kinematograms. This is in agreement with the subjective impression that the light bars or textured bars were perceptually more salient than the bars defined by motion. In the kinematograms, figure-ground separation can be achieved solely through motion, whereas a textured or light bar can be separated from the background effortlessly, without motion, through luminance contrast. These results are in general agreement with previous reports on the response strength of collicular and striate cells to contrasted bars as compared to noise bars each presented on a static noise background [25,42]. However, it was also reported that cells in the cat's dLGN [41] and pigeon optic tectum [21] respond as well to a static noise bar than to contrasted stimuli.

The present results indicate that many area 19 neurons are sensitive to texture as well as to the spatial content, i.e. pixel density or element size, of either or both the bar stimulus and the background. Hence, facilitation or suppression of the response of an area 19 cell was induced by modifying the texture density. These differential responses to a drifting textured bar alone as compared to those induced by kinematograms, suggest that these two stimuli are processed by different neural mechanisms confounded within a single cell. The texture density modulating responses observed by stimulation with a textured bar can be assumed to some extent by the subunit organization within the RF which are locally stimulated by the texture elements. With such an organization, the responses can therefore be either facilitated or suppressed by a particular texture density. Thus, these responses can be regarded as components of a spatial content- or shape-analyzing system. However, the responses obtained through stimulation with kinematograms, which are related to the saliency of the kinetic edges, can be regarded as components of a motion-analyzing system.

In the case of stimulation with a light bar on a textured background, the results suggest that single cells in area 19 can also signal the presence of textural differences in the background which modulate the sensitivity to a foreground moving object. The data

in the present experiment were obtained with a stationary textured pattern covering the region of the RF as well as the surrounding area. Thus, it is unknown whether there is a relation between the effects of changing the texture density on responsiveness and the periphery effect of McIlwain [44]. It would have been of interest to examine the effects of varying dot density of the texture within the RF of the cell or outside it. Such analysis could give insights about which parts of the background pattern (inside or outside the classical RF) contributes to the modulatory effects reported herein.

The background effect and figure-ground interrelationships have been investigated in various studies [12,23-27,35,40,41,50,68] in the cat, as well as a number of other species, such as the monkey [2,3,49,67] and the pigeon [18-20]. One study carried out in area 19 of the cat showed that the best performance of single neurons was obtained with a stationary noise background [12]. The present results showing that many cells in area 19 can also analyze texture density differences support the proposal of Dinse and Krüger [12] that area 19 contributes to figure-ground interaction.

Effect of lesion of areas 17/18 and of chiasmotomy on form defined by motion and texture analysis.

One important finding is that the ipsilateral ablation of areas 17 and 18 or chiasmotomy in cats does not significantly alter the sensitivity of area 19 neurons to a form defined by motion (kinematograms). The overwhelming majority of neurons tested in both lesioned and chiasmatomized cats responded to a form defined by motion and most of these neurons were sensitive to the highest textured kinematogram (256 pixels). This suggests that, although some neuronal properties may be altered by areas 17/18 lesion or chiasmotomy, i.e. ocular dominance, RF-type distribution, form defined by motion analysis remains quite unchanged. Moreover, sensitivity to textured bars moving on uniform light backgrounds and to light bars moving on textured background, as well as the variability of responses, also remained quite unchanged in both groups of operated cats. Texture modulation is thus preserved in area 19 of either lesioned or split-chiasm cats.

In the case of lesioned cats, the findings are not surprising, given the evidence that

visual processing in area 19 is rather unaffected by areas 17/18 lesion and that a number of perceptual tasks such as form discrimination and figure-ground separation can still be well performed by cats lacking these visual areas. The essential contribution of the primary visual cortex was reported to be mainly restricted to performances like line orientation discrimination [51,52,66], binocular depth perception and stereopsis [36,54], analysis of details in patterns in the presence of noise [32] or requiring high visual acuity [5]. Such performances rely mostly on the X-type input. However, in a form defined by motion paradigm, performance does not appear to be impaired in cats lacking areas 17/18. This was shown by the fact that cells in lesioned cats responded like those of normal cats, at least at the highest density used in the present experiment. It might be of interest to examine even higher densities so as to determine relative thresholds for normal and lesioned cats. Interestingly, it was shown in human psychophysical studies that motion differences determining the boundaries of an object might be sufficient to sustain a good visual acuity that is not grossly inferior to the classical visual acuity for objects whose boundaries are determined by luminance differences [57].

The finding that the detection of patterns moving over a stationary noisy background, under high contrast conditions, is as good in areas 17/18 lesioned cats than in intact cats [38] and that severe deficits in the ability to detect such patterns appear when the lesion extend to area 19 [39], has implicated this area in the visual perception of object motion. This is also suggested by the fact that the ablation of area 19 alone results in deficits in the detection of slowly and quickly moving patterns [12]. Moreover area 19 has been suggested to be involved in the perception and discrimination of form [13,32,58,59] and in texture segregation [10]. In addition, electrophysiological studies have shown that the cellular response in area 19 is largely unaffected by ablation or cooling of the primary visual cortex [12,37]. On the basis of the properties of area 19 neurons, it has been suggested that different classes of cells are responsible for different visual functions. Kimura et al. [37] proposed that a class of area 19 neurons is specialized in the detection of moving objects and sends signals to the tectum for the control of eye movement, while another class is involved in the recognition of visual patterns. Furthermore, it has been suggested that cells in area 19 are involved in the

analysis of discontinuities in visual contours [57] and in form discrimination during fixation [16]. Area 19 seems therefore to be involved in multiple visual functions, and seems to be part of both a form-analyzing system and a motion-analyzing system.

The functional properties of single cells in area 19 reflect the type of afferent inputs that they receive. Indeed, area 19 receives a substantial input from W-type cells in the dLGN and from the LP-pulvinar complex which relay W-cell activity directly from the retina and also from the SC and pretectum. In addition, area 19 receives direct Y-type input from the median intralaminar nucleus as well as via the SC and posterolateral thalamus [14,15,43,55,60,61]. It is these projections that could sustain sensitivity to texture and form defined by motion after removal of areas 17/18.

Our results showing that neurons in area 19 of split-chiasm cats, in which W-type input to the cortex is greatly reduced [33], respond as well as those in area 19 of intact cats rule out the contribution of W-type input as being important for such analysis. Taken together, these results suggest that the neural analysis in area 19, at least for texture and form defined by motion, can be subtended by the Y-type input that comes directly to this area from subcortical structures and/or indirectly from areas 17/18. Interestingly, cells in structures which relay Y-type information to area 19, such as the lateral part of the LP-pulvinar complex and SC have also been reported to be sensitive to texture motion [7,42,43]. The present investigation thus suggests that, because of its Y-type input, area 19 is involved in camouflage extraction through motion information.

References

- [1] Allman, F. Miezin, E. McGuinness, Stimulus specific responses from beyond the classical receptive field: neurophysiological mechanisms for local-global comparisons in visual neurons, *Ann. Rev. Neurosci.* 8 (1985a) 407-430.
- [2] Allman, F. Miezin, E. McGuinness, Direction- and velocity-specific responses from beyond the classical receptive field in the middle temporal visual area (MT), *Perception* 14 (1985b) 105-126.
- [3] J.M. Allman, F. Miezin, E. McGuinness, Effects of background motion on the responses of neurons in the first and second cortical visual areas, in: G.M. Edelman, W.E. Gall, W.M. Cowan (Eds.), *Signal and Sense: Local and Global Order in Perceptual Maps*, Wiley, New York, 1990, pp. 131-142.
- [4] A. Bergeron, E. Tardif, F. Lepore, J.-P. Guillemot, Spatial and temporal matching of receptive field properties of binocular cells in area 19 of the cat, *Neurosci.* 86 (1998) 121-134.
- [5] M.A. Berkley, J.M. Sprague, Striate cortex and visual acuity functions in the cat, *J. Comp. Neurol.* 187 (1979) 679-702.
- [6] C. Casanova, T. Savard, J.P. Normann, S. Molotchnikoff, K. Minville, Comparison of the responses to moving texture patterns of simple and complex cells in the cat's area 17, *J. Neurophysiol.* 74 (1995) 1271-1286.
- [7] C. Casanova, T. Savard, Responses to moving texture patterns of cells in the striate-recipient zone of the cat's lateral posterior-pulvinar complex, *Neurosci.* 70 (1996) 439-447.
- [8] P. Cornwell, W. Overman, A. Campbell, Subtotal lesions of visual cortex impair discrimination of hidden figures by cats, *J. Comp. Physiol. Psychol.* 94 (1980a) 286-304.
- [9] P. Cornwell, W. Overman, C. Ross, Lesions of visual cortex impair discrimination of hidden figures by cats, *Physiol. Behavior*, 24 (1980b) 533-540.
- [10] P. De Weerd, J.M. Sprague, E. Vandenbussche, G.A. Orban, Two stages in visual texture segmentation: a lesion study in the cat, *J. Neurosci.* 14 (3) (1994) 929-948.
- [11] R.L. DeValois, K.K. DeValois (Eds.), *Spatial Vision*, Oxford Univ. Press, New York,

1988.

- [12] H.R.O. Dinse, K. Krüger, Contribution of area 19 to the foreground-background-interaction of the cat: an analysis based on single cell recordings and behavioural experiments, *Exp. Brain Res.* 82 (1990) 107-122.
- [13] R.W. Doty, Survival of pattern vision after removal of striate cortex in the adult cat. *J. Comp. Neurol.* 143 (1971) 341-369.
- [14] B. Dreher, A.G. Leventhal, P.T. Hale, Geniculate input to cat visual cortex: a comparison of area 19 with areas 17 and 18, *J. Neurophysiol.* 44 (1980) 804-826.
- [15] B. Dreher, Thalamocortical and corticocortical interconnections in the cat visual system: relation to mechanisms of information processing, in: J.D. Pettigrew, K.J. Sanderson, W.R. Levick (Eds.), *Visual Neuroscience*, Cambridge University Press, Cambridge, 1986, pp. 290-314.
- [16] J. Duysens, G.A. Orban, H.W. Van Der Glas, F.E. De Zegher, Functional properties of area 19 as compared to area 17 of the cat, *Brain Res.* 231 (1982a) 279-291.
- [17] J. Duysens, G.A. Orban, H.W. Van Der Glas, H. Maes, Receptive field structure of area 19 as compared to area 17 of the cat, *Brain Res.* 231 (1982b) 293-308.
- [18] B.J. Frost, P.L. Scilley, S.C.P. Wong, Moving background patterns reveal double-opponency of directionally specific pigeon tectal neurons, *Exp. Brain Res.* 43 (1981) 173-185.
- [19] B.J. Frost, K. Nakayama, Single visual neurons code opposing motion independent of direction, *Science* 220 (1983) 744-745.
- [20] B.J. Frost, Neural mechanisms for detecting object motion and figure-ground boundaries, contrasted with self-motion detecting systems, in: D. Ingle, M. Jeannerod, D. Lee (Eds.), *Brain mechanisms of spatial vision*, Nijhoff, Netherlands, 1985, pp. 415-449.
- [21] B.J. Frost, P. Cavanagh, B. Morgan, Deep tectal cells in pigeons respond to kinematograms, *J. Comp. Physiol. A.* 162 (1988) 639-647.
- [22] J.-P. Guillemot, M.-C. Paradis, A. Samson, M. Ptito, L. Richer, F. Lepore, Binocular interaction and disparity coding in area 19 of visual cortex in normal and split-chiasm cats, *Exp. Brain Res.* 94 (1993) 405-417.
- [23] B. Gulyas, G.A. Orban, J. Duysens, H. Maes, The suppressive influence of moving

- textured backgrounds on responses of cat striate neurons to moving bars, *J. Neurophysiol.* 57 (1987) 1767-1791.
- [24] B. Gulyas, W. Spileers, G.A. Orban, Modulation by a moving texture of cat area 18 neuron responses to moving bars, *J. Neurophysiol.* 63 (1990) 404-423.
- [25] P. Hammond, D.M. MacKay, Differential responsiveness of simple and complex cells in cat striate cortex to visual texture, *Exp. Brain Res.* 30 (1977) 275-296.
- [26] P. Hammond, D.M. MacKay, Modulatory influences of moving textured backgrounds on responsiveness of simple cells in feline striate cortex, *J. Physiol.* 319 (1981) 431-442.
- [27] P. Hammond, A.T. Smith, On the sensitivity of complex cells in feline striate cortex to relative motion, *Exp. Brain Res.* 47 (1982) 457-460.
- [28] G.H. Henry, P.O. Bishop, B. Dreher, Orientation, axis and direction as stimulus parameters for striate cells, *Vision Res.* 14 (1974) 767-777.
- [29] D.H. Hubel, T.N. Wiesel, Receptive fields, binocular interactions and functional architecture in the cat's visual cortex, *J. Physiol.* 160 (1962) 106-154.
- [30] D.H. Hubel, T.N. Wiesel, Receptive fields and functional architecture in two non-striate visual areas (18 and 19) of the cat, *J. Neurophysiol.* 28 (1965) 229-289.
- [31] D.H. Hubel, T.N. Wiesel, Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex, *J. Physiol.* 195 (1968) 215-243.
- [32] H.C. Hughes, J.M. Sprague, Cortical mechanisms for local and global analysis of visual space in the cat, *Exp. Brain Res.* 61 (1986) 332-354.
- [33] R.B. Illing, H. Wässle, The retinal projection to the thalamus in the cat: a quantitative investigation and a comparison with the retinotectal pathway, *J. Comp. Neurol.* 202 (1981) 265-286.
- [34] B. Julesz, *Foundations of cyclopean perceptions*, University of Chicago Press, Chicago, 1971.
- [35] S. Kastner, H.-C. Nothdurft, I.N. Pigarev, Neuronal correlates of pop-out in cat striate cortex, *Vision Res.* 37 (1997) 371-376.
- [36] M. Kaye, D.E. Mitchell, M. Cynader, Selective loss of binocular depth perception after ablation of cat visual cortex, *Nature* 293 (1981) 60-62.
- [37] M. Kimura, T. Shiida, K. Tanaka, K. Toyama, Three classes of area 19 cortical cells of

- the cat classified by their neuronal connectivity and photic responsiveness, *Vision Res.* 20 (1980) 69-77.
- [38] K. Krüger, H. Heitlander-Fansa, H.R. Dinse, G. Berlucchi, Detection performance of normal cats and those lacking areas 17 and 18: a behavioral approach to analyze pattern recognition deficits, *Exp. Brain Res.* 63 (1986) 233-247.
- [39] K. Krüger, M. Donicht, G. Müller-Kusdian, W. Kiefer, G. Berlucchi, Lesions of areas 17/18/19: effects on the cat's performance in a binary detection task, *Exp. Brain Res.* 72 (1988) 510-516.
- [40] G. Mandl, Responses of visual cells in the cat superior colliculus to relative pattern movement, *Vision Res.* 25 (1985) 276-281.
- [41] R. Mason, Responses of cells in the dorsal lateral geniculate complex of the cat to textured visual stimuli, *Exp. Brain Res.* 25 (1976) 323-326.
- [42] R. Mason, Responsiveness of cells in the cat's superior colliculus to textured visual stimuli, *Exp. Brain Res.* 37 (1979) 231-240.
- [43] R. Mason, Differential responsiveness of cells in the visual zones of the cat's LP-pulvinar complex to visual stimuli, *Exp. Brain Res.* 43 (1981) 25-33.
- [44] J.T. McIlwain, Receptive fields of optic tract axons and lateral geniculate cells: Peripheral extent and barbiturate sensitivity, *J. Neurophysiol.* 27 (1964) 1154-1173.
- [45] J.A. Movshon, I.D. Thompson, D.J. Tolhurst, Spatial and temporal contrast sensitivity of neurones in area 17 and 18 of the cat's visual cortex, *J. Physiol.* 283 (1978) 101-120.
- [46] R.E. Myers, Interocular transfer of pattern discrimination in cats following section of crossed optic fibers, *J. Comp. Physiol. Psychol.* 48 (1955) 470-473.
- [47] H.C. Nothdurft, The role of features in preattentive vision: comparison of orientation, motion and colour cues, *Vision Res.* 33 (1993) 1937-1958.
- [48] H.C. Nothdurft, Generalized feature contrast in preattentive vision, *Perception* 24 (1995) 22.
- [49] J.F. Olavarria, E.A. DeYoe, J.J. Knierim, J.M. Fox, D.C. Van Essen, Neural responses to visual texture patterns in middle temporal area of the macaque monkey, *J. Neurophysiol.* 68 (1992) 164-181.
- [50] G.A. Orban, B. Gulyas, R. Vogels, Influence of a moving textured background on direction selectivity of cat striate neurons, *J. Neurophysiol.* 57 (1987) 1792-1812.

- [51] G.A. Orban, E. Vandenbussche, J.M. Spragues, P. De Weerd, Stimulus contrast and visual cortical lesion, *Exp. Brain Res.* 72 (1988) 191-193.
- [52] G.A. Orban, P. De Weerd, E. Vandenbussche, Cats discriminate orientations of illusory contours, in: W.C. Stebbins, M.A. Berkley (Eds.), *Comparative perception*, vol 2, Complex signals, Wiley, New York, 1990.
- [53] R. Otsuka, R. Hässler, Über aufbau und gliederung der corticalen sehshäre bei der katze, *Arch. Psychiatrie u Zeitschrge Neurol.* 203 (1962) 212-234.
- [54] M. Ptito, F. Lepore, J.-P. Guillemot, Lost of stereopsis following lesions of cortical areas 17-18 in the cat, *Exp. Brain Res.* 89 (1992) 521-530.
- [55] D. Raczkowski, A.C. Rosenquist, Connection of the multiple visual cortical areas with the lateral posterior-pulvinar complex and adjacent thalamic nuclei in the cat, *J. Neurosci.* 3 (1983) 1912-1942.
- [56] D. Regan, K.I. Beverley, Figure-ground segregation by motion contrast and by luminance contrast, *J. Opt. Soc. Am. A.* 1 (1984) 433-442.
- [57] H. Saito, K. Tanaka, Y. Fukuda, H. Oyamada, Analysis of visual discontinuity in visual contours in area 19 of the cat, *J. Neurosci.* 8 (1988) 1131-1143.
- [58] J.M. Spragues, J. Levy, A. DiBerardino, G. Berlucchi, Visual cortex areas mediating form discrimination in the cat, *J. Comp. Neurol.* 172 (1977) 441-488.
- [59] J.M. Spragues, G. Berlucchi, A. Antonini, Immediate postoperative retention of visual discriminations following selective cortical lesions in the cat, *Behav. Brain Res.* 17 (1985) 145- 162.
- [60] J. Stone, B. Dreher, A. Leventhal, Hierarchical and parallel mechanisms in the organization of visual cortex, *Brain Res. Rev.* 1 (1979) 345-394.
- [61] J. Stone, *Parallel processing in the visual system*, Plenum Press, New York, 1983.
- [62] K. Tanaka, I. Ohzawa, A.S. Ramoa, R.D. Freeman, Receptive field properties of cells in area 19 of the cat, *Exp. Brain Res.* 65 (1987) 549-558.
- [63] E. Tardif, L. Richer, A. Bergeron, F. Lepore, J.-P. Guillemot, Spatial resolution and contrast sensitivity of single neurons in area 19 of split-chiasm cats: A comparison with primary visual cortex, *Eur. J. Neurosci.* 9 (1997) 1929-1939.
- [64] R.J. Tusa, A.C. Rosenquist, L.A. Palmer, Retinotopic organization of areas 18 and 19 in the cat, *J. Comp. Neurol.* 185 (1979) 657-678.

- [65] R.J. Tusa, L.A. Palmer, A.C. Rosenquist, Multiple cortical visual areas: visual field topography in the cat, in: C.N. Woolsey (Ed.), *Cortical sensory organization*, Vol 2. Humana Press, New Jersey, 1981.
- [66] E. Vandenbusche, J.M. Sprague, P. De Weerd, G.A. Orban, Orientation discrimination in the cat: its cortical locus. I. Areas 17 and 18, *J. Comp. Neurol.* 305 (1991) 632-658.
- [67] D.C. Van Essen, E.A. DeYoe, J.F. Olavarria, J.J. Knierim, J.M. Fox, D. Sagi, B. Julesz, Neural responses to static and moving texture patterns in visual cortex of the macaque monkey, in: D.M.K. Lam, C.D. Gilbert (Eds), *Neural mechanisms of visual perception*, Portfolio, Woodlands TX, 1989, pp. 137-154.
- [68] M.W. Von Grunau, B.J. Frost, Double opponent-process mechanism underlying receptive field structure of directionally specific cells of cat lateral suprasylvian visual area, *Exp. Brain Res.* 49 (1983) 84-92.

FIGURE LEGENDS

Fig 1. Illustration of the four static texture patterns used in each stimulation paradigm. (A) density: 32 x 32 pixels, element size: 0.88°; (B) density: 64 x 64 pixels, element size: 0.44°; (C) density: 128 x 128 pixels; element size: 0.22°; (D) density: 256 x 256 pixels, element size: 0.11°.

Fig 2. Dorsal surface views of the brains of cats C1-C4. Black areas show the extent of the cortical lesion in areas 17 and 18.

Fig 3. PSTHs representing the responses of four cells (A-D) recorded in area 19 of normal cats to a kinematogram (T-T), to the movement of a textured bar on a uniform light background (T-L) and of a light bar on a textured background (L-T), as a function of the texture density. The left column of the figure shows the 3 stimulation paradigms (T-T, T-L, L-T) each configured by 4 texture densities (32-256 pixels). For either stimulation paradigm, various patterns of responsiveness are obtained with the density of the texture inducing no effect on or modulating the responsiveness of the cells. In all conditions, the textured background was kept stationary and the parameters of the drifting bar were always optimal for the cell's RF. *Cell A*: RF: Ch; OD: 4; direction preference: 90°; optimal velocity: 7°/s. Binwidth 40 ms. *Cell B*: RF: C; OD: 3; direction preference: 0°; optimal velocity: 7°/s. Binwidth 40 ms. *Cell C*: RF: Ch, OD: 6; direction preference: 180°; optimal velocity: 28°/s. Binwidth 4 ms. *Cell D*: RF: C; OD: 3; direction preference: 270°; optimal velocity: 14°/s. Binwidth 20 ms.

Fig 4. PSTHs representing the responses of four complex cells (A-D) recorded in area 19 of lesioned cats to a kinematogram (T-T), to the movement of a textured bar on a uniform light background (T-L) and of a light bar on a textured background (L-T), as a function of the texture density. Same conventions as in the previous figure. Again, various response patterns are illustrated for either stimulation paradigm. *Cell A*: OD: 5; direction preference: 270°; optimal velocity: 9.3°/s. Binwidth 30 ms. *Cell B*: OD: 1;

direction preference: 45° ; optimal velocity: $28^\circ/\text{s}$. Binwidth 10 ms. *Cell C*: OD: 3; direction preference: 45° ; optimal velocity: $56^\circ/\text{s}$. Binwidth 5 ms. *Cell D*: OD: 2; direction preference: 45° ; optimal velocity: $56^\circ/\text{s}$. Binwidth 5 ms.

Fig 5. PSTHs representing the responses of one complex cell (A) and one end-stop cell (B) recorded in area 19 of split-chiasm cats to a kinematogram (T-T), to the movement of a textured bar on a uniform light background (T-L) and of a light bar on a textured background (L-T), as a function of the texture density. Same conventions as in fig. 3. *Cell A*: OD: 7; direction preference: 0° ; optimal velocity: $28^\circ/\text{s}$. Binwidth 10 ms. *Cell B*: OD: 7; direction preference: 90° ; optimal velocity: $9.3^\circ/\text{s}$. Binwidth 30 ms.

Figure 1

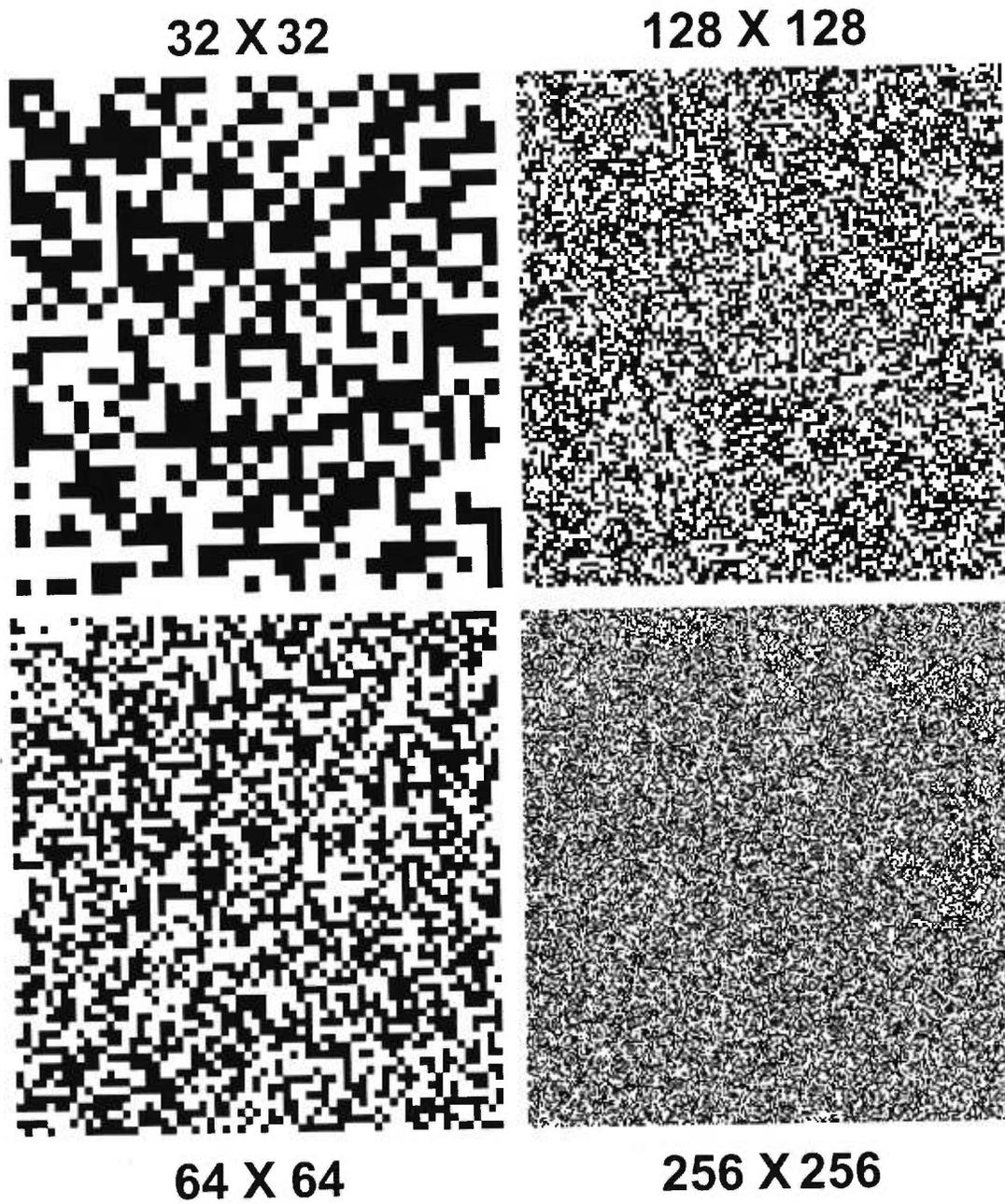


Figure 2

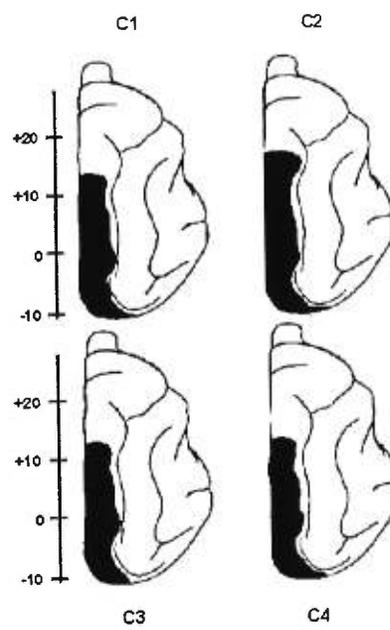


Figure 3

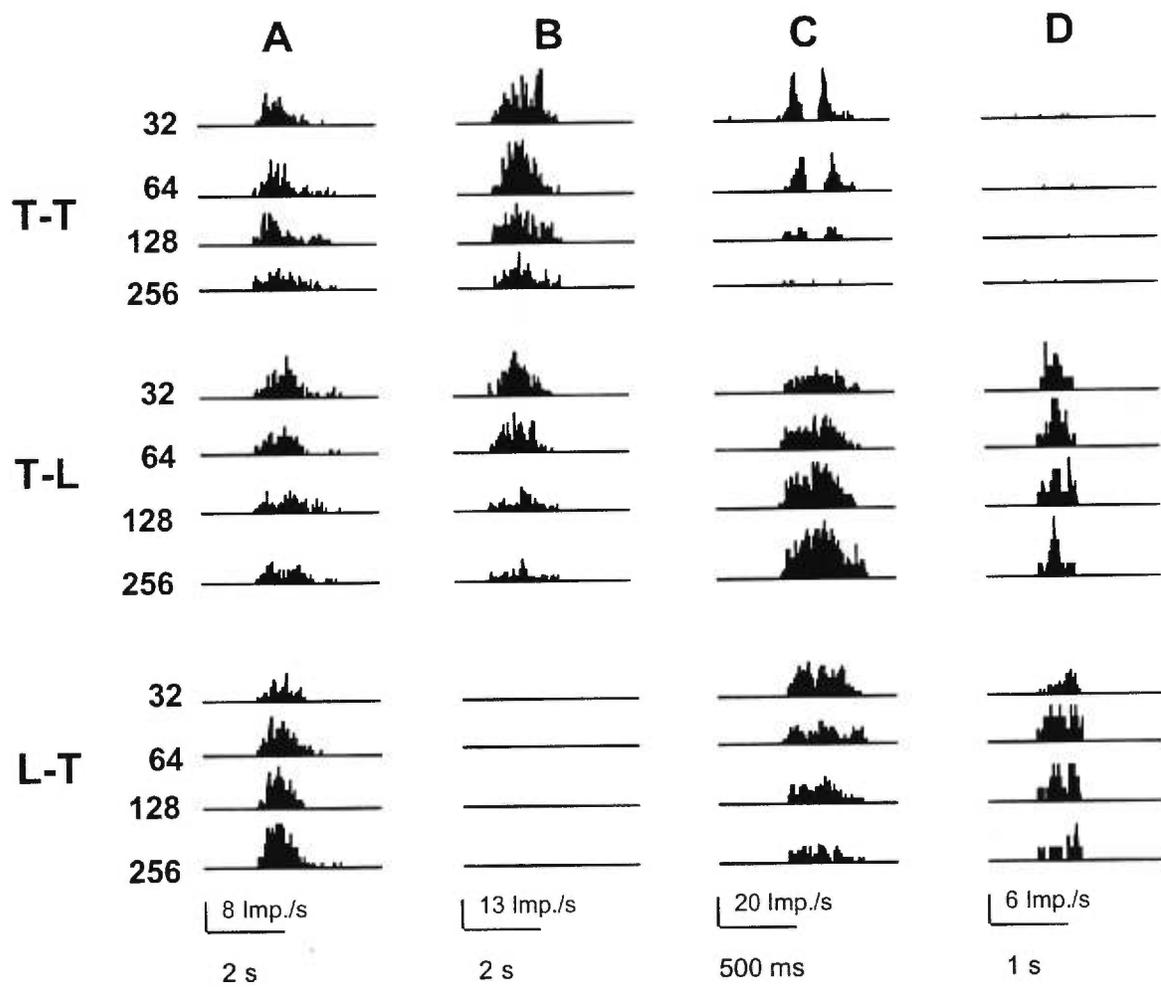


Figure 4

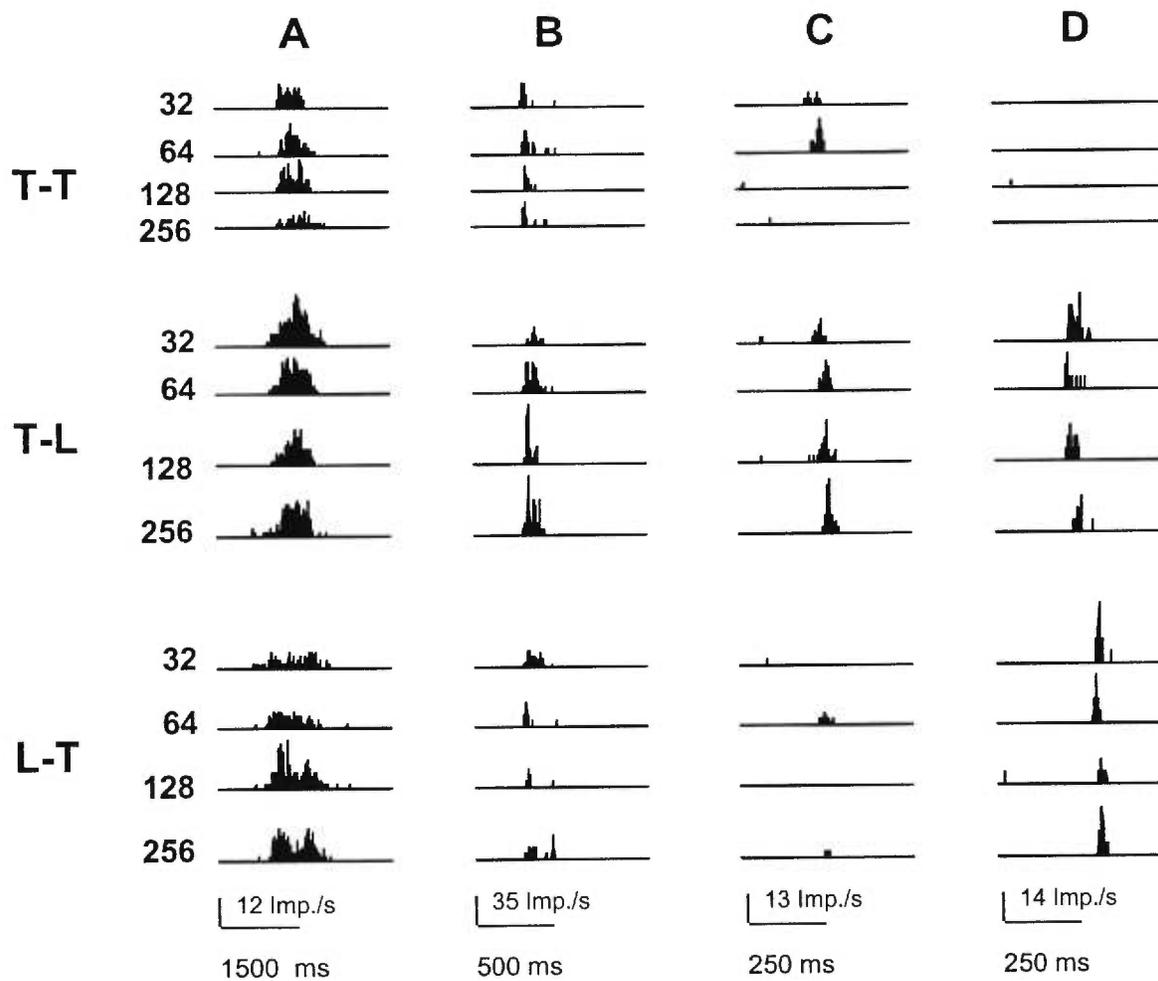
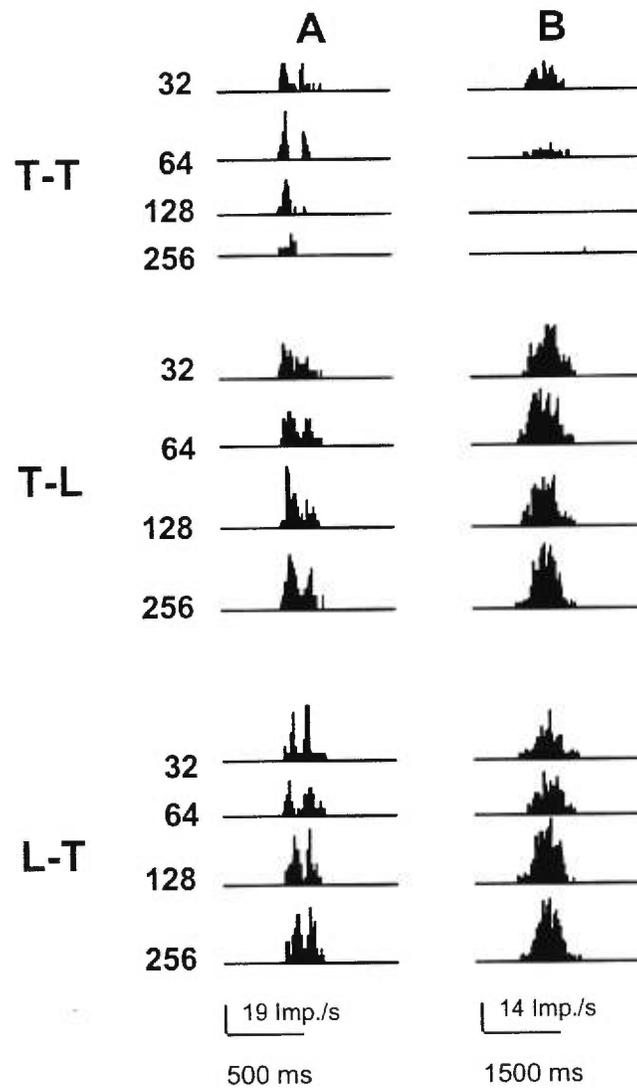


Figure 5



DISCUSSION GENERALE

Les objectifs principaux de cette étude sont de déterminer: 1) la sensibilité des cellules de l'aire 19 du chat normal à une forme définie par le mouvement en fonction de la densité de la texture; 2) les réponses cellulaires lors du déplacement d'une barre texturée sur un fond lumineux homogène (T-L) et d'une barre lumineuse sur un fond texturé (L-T), en fonction de la densité de la texture; 3) la contribution des projections de type Y et W à la détection d'une forme définie par le mouvement et à l'analyse de la texture. Ceci est évalué indirectement en comparant les réponses cellulaires obtenues dans l'aire 19 du chat normal avec celles obtenues dans l'aire 19 du chat lésé des aires 17-18 et du chat chiasmatisé.

Sensibilité à une forme définie par le mouvement et à la texture

Dans un premier temps, les résultats de notre étude montrent que la grande majorité (96%) des cellules de l'aire 19 du chat normal sont sensibles à une forme définie par le mouvement (kinématogramme) et que les réponses sont facilitées en fonction de la diminution de la densité de la texture. Ces résultats peuvent être mis en parallèle avec les études précédentes effectuées dans d'autres régions du système visuel du chat. D'une part, en utilisant un pattern texturé de haute densité, il a été montré que les cellules visuelles au niveau du CGL dorsal, du CS et de la région cortico-réceptive du complexe pulvino-latérale postérieur (Mason, 1976, 1979, 1981), ainsi qu'au niveau de l'aire striée (Hammond et Mackay, 1977) sont sensibles à une forme définie par le mouvement (barre texturée se déplaçant sur un fond stationnaire de même texture). D'autre part, en observant les réponses des cellules de l'aire 17 lors du mouvement d'un pattern texturé (bruit visuel), il a été montré que ces réponses augmentent en fonction de la diminution de la densité de la texture (Casanova et al., 1995).

Par ailleurs, nos résultats indiquent que plusieurs cellules sont influencées par la densité de la texture d'une barre ou de l'arrière-plan. Les réponses observées en fonction de la variation de la densité sont cependant différentes de celles observées en stimulant avec des kinématogrammes. En effet, les cellules de l'aire 19 sont

caractérisées par une variété de réponses lors du déplacement d'une barre texturée sur un fond lumineux et d'une barre lumineuse sur un fond texturé. Ces réponses peuvent être modulées par la variation de la densité de la texture de la barre et/ou de l'arrière-plan. Cette modulation est caractérisée par une facilitation ou par une suppression des réponses en fonction de la diminution de la densité de la texture. Ces résultats montrent ainsi que les cellules de l'aire 19 du chat sont sensibles aux caractéristiques texturales d'un stimulus ainsi qu'à celles de l'arrière-plan.

Dans un kinématogramme, puisque les paramètres de luminance et la dimension des éléments de la texture sont identiques entre la barre et l'arrière-plan, le mouvement procure l'unique information permettant à ces deux régions d'être différenciées. Par conséquent, l'information extraite du mouvement kinématographique est différente du mouvement d'une barre texturée et lumineuse présentée respectivement sur un fond lumineux ou texturé. En effet, les indices de luminance et de contenu spatial entre la forme et le fond sont ajoutés à l'indice de mouvement. De plus, contrairement aux réponses aux stimuli T-L et L-T, dans lesquels une texture de forte densité ainsi qu'une texture de faible densité peuvent induire soit une facilitation ou une inhibition, les réponses cellulaires aux kinématogrammes peuvent être facilitées uniquement par une texture de faible densité. Ceci montre que l'énergie contenue dans l'information du mouvement kinématographique est possiblement fonction du contenu spatial décrivant le kinématogramme. En d'autres termes, les contours de la barre, lorsqu'ils subissent un mouvement cohérent dans une même direction et à la même vitesse, apparaissent plus saillant lors de la diminution de la densité de la texture.

Par ailleurs, les réponses différentes à la présentation d'un kinématogramme et d'une barre texturée semblent indiquer que dans un kinématogramme l'information se rapportant au mouvement (information spatio-temporelle) domine sur l'information ayant trait à la texture (information spatiale). D'autre part, ces réponses différentes suggèrent que ces stimuli ne sont pas analysés par les mêmes mécanismes neuronaux. En effet, les réponses à un kinématogramme peuvent être considérées comme étant typiques d'un système d'analyse du mouvement, alors que les réponses obtenues en

stimulant avec une barre texturée peuvent être considérées comme étant typiques d'un système d'analyse de la forme ou du contenu spatial.

Effet de l'ablation des aires 17-18 et de la section du chiasma optique

Un aspect à la fois intéressant et important de cette étude concerne les réponses des cellules de l'aire 19 à une forme définie par le mouvement et à la texture qui ne sont pas perturbées à la suite de l'ablation des aires 17-18 ou à la suite de la section du chiasma optique. En effet, les résultats montrent que 97% des cellules enregistrées dans l'aire 19 du chat lésé et toutes les cellules (n=29) enregistrées dans l'aire 19 du chat chiasmatisé répondent à une forme cinétique. La grande majorité de ces cellules (71% chez le chat lésé et 66% chez le chat chiasmatisé) sont sensibles à un kinématogramme de très haute densité de texture (256 pixels) et augmentent leur taux de décharge en fonction de la diminution de la densité. De plus, les effets modulateurs de la densité de la texture sur les réponses cellulaires au déplacement d'une barre texturée sur un fond lumineux et d'une barre lumineuse sur un fond texturé, demeurent présents dans l'aire 19 de ces deux groupes de chats.

Les résultats obtenus dans l'aire 19 des chats lésés ont une signification importante quant au traitement parallèle de l'information visuelle. En effet, l'ablation des aires 17-18 chez le chat élimine les projections de type X vers le cortex visuel en maintenant intactes les projections directes de type Y et W qui innervent l'aire 19 grâce aux afférences provenant de la couche C du CGL dorsal, du NIM et des structures extragenouillées (Stone et al., 1979; Dreher et al., 1980; Raczkowski et Rosenquist, 1983; Rosenquist, 1985; Dreher, 1986). Ainsi, ce sont ces projections qui soutiendraient les réponses cellulaires de l'aire 19 à la suite d'une telle lésion. Ces résultats sont en accord avec les études précédentes montrant que l'ablation ou l'inactivation des aires visuelles primaires affecte relativement peu les réponses des cellules de l'aire 19 (Kimura et al., 1980; Dinse et Krüger, 1990). De plus, des études comportementales montrent que plusieurs tâches perceptives, telles que la

discrimination de la forme et la ségrégation d'une figure-fond, sont relativement peu perturbées chez les chats ayant subi l'ablation des aires 17-18 (Doty, 1971; Sprague et al., 1977; Berkley et Sprague, 1979; Berlucchi et Sprague, 1980; Sprague et al., 1985). Les principaux déficits qui apparaissent sont reliés à des tâches impliquant la stéréopsie, l'analyse des détails dans un pattern visuel, ainsi que la haute acuité visuelle (Berkley et Sprague, 1979; Kaye et al., 1981; Hughes et Sprague, 1986; Ptito et al., 1992). Ces déficits sont largement attribués à la perte des projections de type X. Nos résultats ne semblent cependant pas indiquer une perte d'acuité visuelle car les cellules enregistrées chez les chats lésés répondent de manière similaire à celles enregistrées chez les chats intacts. Cela est probablement dû au fait que nos stimuli ont un haut niveau de contraste et que, par ailleurs, les chats ayant subi l'ablation des aires 17-18 présentent plutôt une perte de résolution spatiale en ce qui concerne l'acuité de vernier et non l'acuité spatiale (Berkley et Sprague, 1979). Ainsi, ces pertes sont plus intimement liées aux mécanismes neuronaux responsables de l'analyse de l'information de position plutôt qu'à ceux responsables de l'analyse de la présence ou de l'absence du stimulus. Nos résultats suggèrent fortement qu'à des niveaux de contraste suffisants les cellules de l'aire 19 sont surtout sensibles aux indices de mouvement qui permettent la détection de la forme.

Par ailleurs, les réponses obtenues chez les chats chiasmatisés indiquent que les projections de type W sont relativement peu importantes en ce qui concerne l'analyse d'une forme définie par le mouvement et de la texture. Etant donné que la section du chiasma optique chez le chat réduit grandement les afférences W vers le cortex visuel (Illing et Wässle, 1981), il est suggéré que l'analyse neuronale observée dans l'aire 19 des chats chiasmatisés est maintenue par les projections de type Y qui atteignent l'aire 19 directement à partir des structures sous-corticales et/ou indirectement à partir des aires 17-18. Mais, il est important de souligner que l'information de type X provenant des aires visuelles primaires peut aussi contribuer aux réponses cellulaires de l'aire 19, possiblement en améliorant l'acuité du système.

Cependant, en considérant les résultats obtenus à la fois chez les chats lésés des aires 17-18 et chez les chats chiasmatisés, il semble alors que l'analyse d'une forme définie par le mouvement et la sensibilité à la texture au niveau de l'aire 19 sont principalement dues à la voie Y qui innerve directement cette aire corticale. Les résultats montrant que les cellules du complexe pulvino-latéral postérieur (Mason, 1981; Casanova et al., 1996) et du CS (Mason, 1979) sont sensibles au mouvement d'un pattern texturé ou d'une barre texturée se déplaçant sur un fond de même texture fournissent aussi une indication dans ce sens. En effet, ces structures sous-corticales relaient l'information de type-Y vers le cortex extrastrié, notamment vers l'aire 19 (Stone et al., 1979; Stone, 1983; Sherman, 1985; Dreher, 1986).

Par ailleurs, les caractéristiques fonctionnelles de la voie Y indiquent qu'elle est le substrat neuronal nécessaire à la détection d'une forme définie par le mouvement ainsi qu'à l'analyse de la texture dans l'aire 19. Certaines études montrent en effet que les cellules Y sont impliquées dans la détection du mouvement et dans la perception générale de la forme (Cleland et al., 1971; Stone, 1983; Sherman, 1985). Ainsi, la voie Y peut analyser une forme définie par le mouvement et, surtout dans des conditions de fort contraste, la densité de la texture de la scène visuelle.

Cependant, les projections Y vers l'aire 19 ne sont sans doute pas les seules à soutenir les réponses des cellules de l'aire 19. Bien que ces projections semblent contribuer fortement à l'analyse neuronale dans l'aire 19, les projections X ou W peuvent aussi contribuer aux réponses. D'autres travaux pourraient déterminer plus précisément cet aspect en effectuant l'ablation des aires 17-18 chez le chat sectionné du chiasma optique. Cette préparation permettrait l'élimination d'une très grande partie de l'information de type X et W vers l'aire 19 et procurerait une indication sur le rôle de la voie Y dans le maintien des réponses neuronales de l'aire 19.

Implications fonctionnelles

Peut-on considérer que les réponses neuronales telles qu'observées dans cette études contribuent au phénomène perceptif de la ségrégation d'une figure-fond? Il

appert que les cellules de l'aire 19 peuvent signaler la présence d'une forme définie par le mouvement lorsque celle-ci traverse leurs CR. Il appert aussi que ces cellules sont sensibles à la densité de la texture d'une forme et qu'elles sont influencées par les caractéristiques spatiales de l'arrière-plan. L'étude de Dinse et Krüger (1990) montre que les cellules de l'aire 19 du chat répondent différemment au déplacement d'une barre lumineuse sur un fond texturé stationnaire ou mobile. Ainsi, ces cellules sont sensibles aux caractéristiques spatio-temporelles de l'arrière-plan. De même, d'autres études montrent qu'au niveau des aires 17, 18 et PMLS il existe un grand nombre de cellules sensibles aux caractéristiques spatiales (Kastner et al., 1997) et spatio-temporelles de l'arrière-plan (Hammond et MacKay, 1977, 1981; Hammond et Smith, 1982; von Grünau et Frost, 1983; Orban et al., 1987; Gulyas et al., 1987, 1990; Kastner et al., 1997). Des résultats similaires sont aussi observés dans le tectum optique du pigeon (Frost et Nakayama, 1983; Frost, 1985) et dans les aires V1, V2 et MT du singe (Allman et al., 1985, 1990; Van Essen et al., 1989; Knierim et Van Essen, 1992; Olavarria et al., 1992).

Toutes ces recherches indiquent que les cellules visuelles répondent différemment à l'ensemble des indices d'une scène visuelle complexe comparativement aux réponses à chacun de ces indices présentés isolément. La modulation des réponses observées dépend du contexte visuel dans lequel le stimulus est présenté. Cette modulation apparente au niveau cellulaire peut être impliquée dans le codage sélectif de la présence d'aspects plus globaux de la scène visuelle. Il semble alors qu'il existe un mécanisme cellulaire particulier qui permettrait la ségrégation d'une figure-fond. Les résultats de la présente étude suggèrent que l'aire 19 du chat est impliquée dans le processus de la ségrégation d'une figure-fond en se basant sur les indices de mouvement. Plus précisément, les cellules de l'aire 19 utiliseraient ces mécanismes pour détecter une forme camouflée selon des indices de mouvement. De plus, la texture présente dans la figure, dans l'arrière-plan ou dans les deux, semble influencer la ségrégation d'une figure-fond.

En conclusion, il semble qu'à la fois le mouvement et le contenu spatial d'un stimulus sont d'une grande importance pour les cellules de l'aire 19. Ceci est en

accord avec les études physiologiques qui indiquent que les cellules de l'aire 19 sont impliquées dans la détection d'objets mobiles et de patterns visuels (Kimura et al., 1980), dans la discrimination de formes durant la fixation (Duysens et al., 1982a) et dans l'analyse de la discontinuité dans les contours visuels (Saito et al., 1988). De plus, des études comportementales ont aussi proposé que l'aire 19 est impliquée dans la perception de stimuli mobiles (Krüger et al., 1988; Dinse et Krüger, 1990), dans la perception et la discrimination de formes (Doty, 1971; Sprague et al., 1977, 1985; Hughes et Sprague, 1986) ainsi que dans la ségrégation de la texture (De Weerd et al., 1994).

CONCLUSION GENERALE

La présente étude des cellules de l'aire 19 du chat fournit de nouvelles indications sur le rôle de cette aire visuelle et démontre l'importance des voies parallèles qui acheminent les signaux visuels vers le cortex.

Ainsi, il semble que l'aire 19, qui est impliquée dans diverses fonctions visuelles, joue un rôle important dans le processus de ségrégation d'une figure-fond ainsi que dans l'analyse du mouvement et de la forme. Nos résultats indiquent que les cellules de l'aire 19 peuvent détecter une forme définie par le mouvement et qu'elles sont sensibles aux caractéristiques spatiales des différents stimuli dans la scène visuelle. Il serait intéressant d'observer, dans une étude ultérieure, la sensibilité des cellules de l'aire 19 aux caractéristiques spatio-temporelles de l'ensemble de la scène visuelle. Plus spécifiquement, l'observation des interactions spatio-temporelles entre une barre et son arrière-plan, lorsque l'arrière-plan se déplace en phase ou en sens opposé avec la barre, permettrait de mieux cerner le rôle des cellules de l'aire 19 dans l'analyse du mouvement. De plus, ceci procurerait une indication supplémentaire sur les mécanismes cellulaires impliqués dans une telle analyse. Par ailleurs, tel qu'amorcé dans cette étude, il serait opportun de fournir une description systématique des réponses cellulaires lors de la présentation d'une forme définie par le mouvement, et ce en fonction de différentes scènes visuelles naturalistes, c'est-à-dire qui tiennent compte de l'environnement écologique du chat. Cette étude serait particulièrement intéressante dans les aires suprasylviennes et ectosylviennes, étant donné que celles-ci reçoivent des afférences substantielles de type Y et semblent aussi être impliquées dans l'analyse du mouvement.

Au niveau anatomo-physiologique, notre étude peut être étendue en caractérisant les réponses cellulaires par rapport aux couches corticales. L'étude de Kimura et al. (1980) montre que les cellules de l'aire 19 situées dans la couche V, site d'origine des efférences cortico-tectales, auraient une fonction la détection des objets mobiles et enverraient les signaux au CS pour le contrôle des mouvements oculaires. La localisation des sites d'enregistrement permettrait de vérifier s'il existe des différences entre les cellules des différentes couches corticales quant à leurs réponses à une forme définie par le mouvement. Ainsi, l'on pourra évaluer plus directement l'importance des afférences thalamiques (couche IV), des connections cortico-

corticales (couche II-III) et des efférences cortico-tectales (couche V) et cortico-genouillées (couche VI) pour la détection d'une forme camouflée dans l'environnement. Il serait approprié d'atteindre une conclusion similaire à celle de Kimura et al. (1980) en observant dans la couche V une sensibilité cellulaire à une forme cinétique supérieure à celle des autres couches. En effet, en un premier temps, les cellules localisées dans cette couche permettraient de détecter un stimulus visuel camouflé lorsqu'il se déplace et d'envoyer ensuite cette information au CS pour le contrôle des mouvements oculaires et pour la poursuite visuelle subséquente de ce stimulus.

REFERENCES GENERALES

- Allman, J.M., Miezin, F. & McGuinness, E. (1985a). Stimulus specific responses from beyond the classical receptive field: neurophysiological mechanisms for local-global comparisons in visual neurons. Annual Review of Neuroscience, 8, 407-430.
- Allman, J.M., Miezin, F. & McGuinness, E. (1985b). Direction- and velocity-specific responses from beyond the classical receptive field in the middle temporal visual area (MT). Perception, 14, 105-126.
- Allman, J.M., Miezin, F. & McGuinness, E. (1990). Effects of background motion on the responses of neurons in the first and second cortical visual areas. In G.M. Edelman, W.E. Gall & W.M. Cowan, (eds), Signal and Sense: Local and Global Order in Perceptual Maps, pp. 131-142, New York: Wiley.
- Beck, J. (1982). Texture segmentation. In J. Beck, (ed), Organization and Representation in Perception, Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Bergeron, A., Tardif, E., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (1998). Spatial and temporal matching of receptive field properties of binocular cells in area 19 of the cat. Neuroscience, 86, 121-134.
- Berkley, M.A. & Sprague, J.M. (1979). Striate cortex and visual acuity functions in the cat. Journal of Comparative Neurology, 187, 679-702.
- Berlucchi, G. & Sprague, J.M. (1980). The cerebral cortex in visual learning and memory, and in interhemispheric transfer in the cat. In F.O. Schmitt, F.G. Worden, G. Adelman & J.G. Dennis, (eds), The Organization of the Cerebral Cortex, pp. 415-440, Cambridge, MA: MIT Press.
- Bishop, P.O., Coombs, J.C. & Henry, G.H. (1971a). Response to visual contours: spatio-temporal aspects of excitation in the receptive field of simple striate neurones. Journal of Physiology (London), 219, 625-657.
- Bishop, P.O., Coombs, J.C. & Henry, G.H. (1971b). Interaction effects of visual contours on the discharge frequency of simple striate neurones. Journal of Physiology (London), 219, 658-687.
- Blakemore, C. & Tobin, E.A. (1972). Lateral inhibition between orientation detectors in the cat's visual cortex. Experimental Brain Research, 15, 439-440.

- Boycott, B.B. & Wässle, H. (1974). The morphological types of ganglion cells of the domestic cat's retina. Journal of Physiology (London), 240, 397-419.
- Campbell, A.L. (1978). Deficits in visual learning produced by posterior temporal lesions in cats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 92, 45-57.
- Casanova, C., Savard, T., Normann, J.P., Molotchnikoff, S. & Minville, K. (1995). Comparison of the responses to moving texture patterns of simple and complex cells in the cat's area 17. Journal of Neurophysiology, 74, 1271-1286.
- Casanova, C. & Savard, T. (1996). Responses to moving texture patterns of cells in the striate-recipient zone of the cat's lateral posterior-pulvinar complex. Neuroscience, 70, 439-447.
- Cleland, B.G., Dubin, M.W. & Levick, W.R. (1971). Sustained and transient neurons in the cat's retina and lateral geniculate nucleus. Journal of Physiology (London), 217, 473-496.
- Cleland, B.G. & Levick, W.R. (1974a). Brisk and sluggish concentrically organized ganglion cells in the cat's retina. Journal of Physiology (London), 240, 421-456.
- Cleland, B.G. & Levick, W.R. (1974b). Properties of rarely encountered types of ganglion cells in the cat's retina and an overall classification. Journal of Physiology (London), 240, 457-492.
- Cornwell, P., Warren, J.M. & Nonneman, A.J. (1976). Marginal and extramarginal cortical lesions and visual discrimination by cats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 90, 986-995.
- Cornwell, P., Overman, W. & Campbell A. (1980a). Subtotal lesions of visual cortex impair discrimination of hidden figures by cats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 94, 286-304.
- Cornwell, P., Overman, W. & Ross, C. (1980b). Lesions of visual cortex impair discrimination of hidden figures by cats. Physiology and Behavior, 24, 533-540.
- De Weerd, P., Vandenbussche, E. & Orban, G.A. (1992). Texture segregation in the cat: a parametric study. Vision Research, 32, 305-322.
- De Weerd, P., Sprague, J.M., Vandenbussche, E. & Orban, G.A. (1994). Two stages in visual texture segmentation: a lesion study in the cat. Journal of Neuroscience, 14, 929-948.

- DeValois, R.L. & DeValois, K.K. (1988). Spatial Vision, New York: Oxford University Press.
- Dinse, H.R.O. & Krüger, K. (1990). Contribution of area 19 to the foreground-background-interaction of the cat: an analysis based on single cell recordings and behavioural experiments. Experimental Brain Research, *82*, 107-122.
- Donaldson, I.M.L. & Nash, J.G.R. (1975). The effect of a chronic lesion in cortical area 17 on the visual responses of units in area 18 of the cat. Journal of Physiology (London), *245*, 325-332.
- Doty, R.W. (1971). Survival of pattern vision after removal of striate cortex in the adult cat. Journal of Comparative Neurology, *143*, 341-369.
- Dreher, B. & Cottee, L. (1975). Visual receptive-field properties of cells in area 18 before and after acute lesions in area 17. Journal of Neurophysiology, *44*, 804-826.
- Dreher, B., Leventhal, A.G. & Hale, P.T. (1980). Geniculate input to cat visual cortex: a comparison of area 19 with areas 17 and 18. Journal of Neurophysiology, *44*, 804-826.
- Dreher, B. (1986). Thalamocortical and corticocortical interconnections in the cat visual system: relation to mechanisms of information processing. In J.D. Pettigrew, K.J. Sanderson & W.R. Levick, (eds), Visual Neuroscience, pp. 290-314, Cambridge: Cambridge University Press.
- Duysens, J., Orban, G.A., Van Der Glas, H.W. & De Zegher, F.E. (1982a). Functional properties of area 19 as compared to area 17 of the cat. Brain Research, *231*, 279-291.
- Duysens, J., Orban, G.A., Van Der Glas, H.W. & Maes H. (1982b). Receptive field structure of area 19 as compared to area 17 of the cat. Brain Research, *231*, 293-308.
- Enroth-Cugell, C. & Robson, J.G. (1966). The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. Journal of Physiology (London), *187*, 517-522.
- Enroth-Cugell, C., Robson, J.G., Schweitzer-Tonk, D.E. & Watson, A.B. (1983). Spatiotemporal interactions in cat retinal ganglion cells showing linear spatial summation. Journal of Physiology (London), *341*, 279-307.

- Frost, B.J., Scilley, P.L. & Wong, S.C.P. (1981). Moving background patterns reveal double-opponency of directionally specific pigeon tectal neurons. Experimental Brain Research, *43*, 173-185.
- Frost, B.J. & Nakayama, K. (1983). Single visual neurons code opposing motion independent of direction. Science, *220*, 744-745.
- Frost, B.J. (1985). Neural mechanisms for detecting object motion and figure-ground boundaries, contrasted with self-motion detecting systems. In D. Ingle, M. Jeannerod & D. Lee, (eds), Brain Mechanisms of Spatial Vision, pp. 415-449, Netherlands: Nijhoff.
- Frost, B.J., Cavanagh, P. & Morgan, B. (1988). Deep tectal cells in pigeons respond to kinematograms. Journal of Comparative Physiology, *162*, 639-647.
- Fukuda, Y. (1971). Receptive fields properties of the cat optic nerve fibers with special reference to conduction velocity. Vision Research, *11*, 209-226.
- Fukuda, Y. & Stone, J. (1974). Retinal distribution and central projections of Y-, X- and W- cells of the cat's retina. Journal of Neurophysiology, *37*, 749-772.
- Gizzi, M.S., Katz, E., Schumer, R.A. & Movshon, J.A. (1990). Selectivity for orientation and direction of motion of single neurons in cat striate and extrastriate visual cortex. Journal of Neurophysiology, *63*, 1529-1543.
- Graybiel, A.M. (1975). Anatomical organization of retinotectal afferents in the cat: an autoradiographic study. Brain Research, *96*, 1-23.
- Guillemot, J.-P., Paradis, M.-C., Samson, A., Ptito, M. & Lepore, F. (1993). Binocular interaction and disparity coding in area 19 of visual cortex in normal and split-chiasm cats. Experimental Brain Research, *94*, 405-417.
- Guillery, R.W. (1970). The laminar distribution of retinal fibers in the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat: a new interpretation. Journal of Comparative Neurology, *138*, 339-368.
- Gulyas, B., Orban, G.A., Duysens, J. & Maes, H. (1987). The suppressive influence of moving textured backgrounds on responses of cat striate neurons to moving bars. Journal of Neurophysiology, *57*, 1767-1791.

- Gulyas, B., Spileers, W. & Orban, G.A. (1990). Modulation by a moving texture of cat area 18 neuron responses to moving bars. Journal of Neurophysiology, 63, 404-423.
- Hammond, P. & MacKay, D.M. (1977). Differential responsiveness of simple and complex cells in cat striate cortex to visual texture. Experimental Brain Research, 30, 275-296.
- Hammond, P. & MacKay, D.M. (1981). Modulatory influences of moving textured backgrounds on responsiveness of simple cells in feline striate cortex. Journal of Physiology (London), 319, 431-442.
- Hammond, P. & Smith, A.T. (1982). On the sensitivity of complex cells in feline striate cortex to relative motion. Experimental Brain Research, 47, 457-460.
- Hammond, P. (1985). Visual cortical processing: texture sensitivity and relative motion. In D. Ingle, M. Jeannerod & D. Lee, (eds), Brain Mechanisms of Spatial Vision, pp. 389-414, Netherlands: Nijhoff.
- Henry, G.H. (1977). Receptive field classes of cells in striate cortex of the cat. Brain Research, 133, 1-28.
- Henry, G.H., Bishop, P.O. & Dreher, B. (1974). Orientation, axis and direction as stimulus parameters for striate cells. Vision Research, 14, 767-777.
- Hochberg, J. (1964). Perception, Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.
- Holländer, H. & Vanegas, H. (1977). The projections from the lateral geniculate nucleus onto the visual cortex in the cat: a quantitative study with horseradish peroxidase. Journal of Comparative Neurology, 173, 519-536.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1961). Integrative action in the cat's lateral geniculate body. Journal of Physiology (London), 155, 385-398.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1962). Receptive fields, binocular interactions and functional architecture in the cat's visual cortex. Journal of Physiology (London), 160, 106-154.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1965). Receptive fields and functional architecture in two non-striate visual areas (18 and 19) of the cat. Journal of Neurophysiology, 28, 229-289.

- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. Journal of Physiology (London), *195*, 215-243.
- Hughes, H.C. & Sprague, J.M. (1986). Cortical mechanisms for local and global analysis of visual space in the cat. Experimental Brain Research, *61*, 332-354.
- Illing, R.B. & Wässle, H. (1981). The retinal projection to the thalamus in the cat: a quantitative investigation and a comparison with the retinotectal pathway. Journal of Comparative Neurology, *202*, 265-286.
- Julesz, B. (1962). Visual pattern discrimination. IRE Transactions on Information Theory, *IT-8*, 84-97.
- Julesz, B. (1971). Foundations of cyclopean perceptions, Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Julesz, B. (1981). Textons, the elements of texture perception, and their interactions. Nature, *290*, 91-97.
- Julesz, B. & Bergen, J.R. (1983). Texton, the fundamental elements in preattentive vision and the perception of textures. Bell Syst Tech Journal, *62*, 1619-1645.
- Kanaseki, T. & Sprague, J.M. (1974). Anatomical organization of pretectal nuclei and tectal laminae in the cat. Journal of Comparative Neurology, *158*, 319-338.
- Kastner, S., Nothdurft, H.-C. & Pigarev, I.N. (1997). Neuronal correlates of pop-out in cat striate cortex. Vision Research, *37*, 371-376.
- Kaye, M., Mitchell, D.E. & Cynader M. (1981). Selective loss of binocular depth perception after ablation of cat visual cortex. Nature, *293*, 60-62.
- Kimura, M., Shiida, T., Tanaka, K. & Toyama, K. (1980). Three classes of area 19 cortical cells of the cat classified by their neuronal connectivity and photic responsiveness. Vision Research, *20*, 69-77.
- Krüger, K., Donicht, M., Muller-Kusdian, G., Kiefer, W. & Berlucchi, G. (1988). Lesions of areas 17/18/19: effects on the cat's performance in a binary detection task. Experimental Brain Research, *72*, 510-516.
- Kuffler, S.W. (1953). Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. Journal of Neurophysiology, *16*, 37-68.

- Lehmkuhle, S., Kratz, K.E., Mangel, S.C. & Sherman, S.M. (1980). Spatial and temporal sensitivity of X- and Y- cells in the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. Journal of Neurophysiology, *43*, 520-541.
- Lepore, F., Ptito, M. & Lassonde, M. (1986). Stereoperception in cats following section of the corpus callosum and/or the optic chiasm. Experimental Brain Research, *61*, 258-264.
- Leventhal, A.G., Keens, J. & Törk, I. (1980). The afferent ganglion cells and cortical projections of the retinal recipient zone (RRZ) of the cat's 'pulvinar complex'. Journal of Comparative Neurology, *194*, 535-554.
- Levick, W., Oyster, C. & Davis, D. (1965). Evidence that McIlwain's periphery effect is not a stray light artifact. Journal of Neurophysiology, *28*, 555-559.
- Lomber, S.G. & Payne, B.R. (1996). Removal of two halves restores the whole: reversal of visual hemineglect during bilateral cortical or collicular inactivation in the cat. Visual Neuroscience, *13*, 1143-1156.
- Lomber, S.G., Payne, B.R., Cornwell, P. & Long, K.D. (1996). Perceptual and cognitive visual functions of parietal and temporal cortices in the cat. Cerebral Cortex, *6*, 673-695.
- Maffei, L. & Fiorentini, A. (1976). The unresponsive regions of visual cortical receptive fields. Vision Research, *16*, 1131-1139.
- Mandl, G. (1985). Responses of visual cells in the cat superior colliculus to relative pattern movement. Vision Research, *25*, 276-281.
- Mason, R. (1976). Responses of cells in the dorsal lateral geniculate complex of the cat to textured visual stimuli. Experimental Brain Research, *25*, 323-326.
- Mason, R. (1979). Responsiveness of cells in the cat's superior colliculus to textured visual stimuli. Experimental Brain Research, *37*, 231-240.
- Mason, R. (1981). Differential responsiveness of cells in the visual zones of the cat's LP-pulvinar complex to visual stimuli. Experimental Brain Research, *43*, 25-33.
- McIlwain, J.T. (1964). Receptive fields of optic tract axons and lateral geniculate cells: Peripheral extent and barbiturate sensitivity. Journal of Neurophysiology, *27*, 1154-1173.

- McIlwain J.T. (1966). Some evidence concerning the physiological basis of the periphery effect in the cat's retina. Experimental Brain Research, 1, 265-271.
- Meikle, N. & Sprague, J.M. (1964). The neural organization of the visual pathways in the cat. Internal Review of Neurobiology, 6, 149-189.
- Movshon, J.A., Thompson, I.D. & Tolhurst, D.J. (1978). Spatial and temporal contrast sensitivity of neurones in area 17 and 18 of the cat's visual cortex. Journal of Physiology (London), 283, 101-120.
- Myers, R.E. (1955). Interocular transfert of pattern discrimination in cats following section of crossed optic fibers. Journal of Comparative Physiology and Psychology, 48, 470-473.
- Nelson, J.I. & Frost, B.J. (1978). Orientation-selective inhibition from beyond the classic visual receptive field. Brain Research, 139, 359-364.
- Nothdurft, H.C. (1985). Sensitivity for structure gradient in texture discrimination tasks. Vision Research, 25, 1957-1968.
- Nothdurft, H.C. (1993). The role of features in preattentive vision: comparison of orientation, motion and colour cues. Vision Research, 33, 1937-1958.
- Nothdurft, H.C. (1995). Generalized feature contrast in preattentive vision. Perception, 24, 22.
- Nothdurft, H.C. & Li, C.Y. (1984). Representation of spatial details in textured patterns by cells of the cat striate cortex. Experimental Brain Research, 57, 9-21.
- Nothdurft, H.C. & Li, C.Y. (1985). Texture discrimination: representation of orientation and luminance differences in cells of the cat striate cortex. Vision Research, 25, 99-113.
- Olavarria, J.F., DeYoe, E.A., Knierim, J.J., Fox, J.M. & Van Essen, D.C. (1992). Neural responses to visual texture patterns in middle temporal area of the macaque monkey. Journal of Neurophysiology, 68, 164-181.
- Orban, G.A. (1984). Neural operations in the visual cortex. In H.B. Barlow, T.H. Bullock, E. Florey, O.-J. Grüsser & A. Peters, (eds), Studies of Brain Functions, Vol. 11, Berlin: Springer-Verlag.
- Orban, G.A. & Callens, M. (1977). Receptive field types of area 18 neurones of the cat. Experimental Brain Research, 30, 107-123.

- Orban, G.A., Kennedy, H. & Maes, H. (1978). Influence of eccentricity on velocity characteristics of area 18 neurones in the cat. Brain Research, *159*, 391-395.
- Orban, G.A. & Kennedy, H. (1981). The influence of eccentricity on receptive field types and orientation selectivity in area 17 and 18 of the cat. Brain Research, *208*, 203-208.
- Orban, G.A., Kennedy, H. & Maes, H. (1981a). Response to movement of neurons in areas 17 and 18 of the cat : velocity sensitivity. Journal of Neurophysiology, *45*, 1043-1058.
- Orban, G.A., Kennedy, H. & Maes, H. (1981b). Response to movement of neurons in areas 17 and 18 of the cat : direction selectivity. Journal of Neurophysiology, *45*, 1059-1073.
- Orban, G.A., Gulyas, B. & Vogels, R. (1987). Influence of a moving textured background on direction selectivity of cat striate neurons. Journal of Neurophysiology, *57*, 1792-1812.
- Orban, G.A., Vandenbussche, E., Spragues, J.M. & De Weerd, P. (1988). Stimulus contrast and visual cortical lesion. Experimental Brain Research, *72*, 191-193.
- Orban, G.A., De Weerd, P. & Vandenbussche, E. (1990). Cats discriminate orientations of illusory contours. In W.C. Stebbins & M.A. Berkley, (eds), Comparative Perception, Vol. 2. Complex Signals. New York: Wiley.
- Otsuka, R. & Hässler, R. (1962). Über aufbau und gliederung der corticalen sehspähre bei der katze. Arch. Psychiatrie u Zeitschrages Neurol, *203*, 212-234.
- Ptito, M., Lepore, F., Lassonde, M., Dion, C. & Miceli, D. (1986). Neural mechanisms for stereopsis in cats. In F. Lepore, M. Ptito & H.H. Jasper, (eds), Two Hemispheres-One Brain: Functions of the Corpus Callosum, New York: Liss.
- Ptito, M., Tremblay, F., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (1988). Initial acquisition of visual discrimination following selective cortical lesions in cats. Journal für Hirnforschung, *29*, 21-29.
- Ptito, M., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (1992). Lost of stereopsis following lesions of cortical areas 17-18 in the cat. Experimental Brain Research, *89*, 521-530.

- Raczkowki, D. & Rosenquist, A.C. (1980). Connections of the parvocellular C laminae of the dorsal lateral geniculate nucleus with the visual cortex in the cat. Brain Research, 199, 447-451.
- Raczkowki, D. & Rosenquist, A.C. (1983). Connection of the multiple visual cortical areas with the lateral posterior-pulvinar complex and adjacent thalamic nuclei in the cat. Journal of Neuroscience, 3, 1912-1942.
- Ramachandran, V.S. & Antis, S.M. (1983). Displacement thresholds for coherent apparent motion in random dot patterns. Vision Research, 23, 1719-1724.
- Rapaport, D.H., Dreher, B. & Rowe, M.H. (1982). Lack of binocularity in cells of area 19 of cat visual cortex following monocular deprivation. Brain Research, 246, 319-324.
- Regan, D. & Beverley, K.I. (1984). Figure-ground segregation by motion contrast and by luminance contrast. Journal of the Optical Society of America A, 1, 433-442.
- Rodieck, R.W. (1979). Visual pathways. Annual Review of Neuroscience, 2, 193-225.
- Rosenquist, A.C. (1985). Connections of visual cortical areas in the cat. In A. Peters & E.G. Jones, (eds), Cerebral Cortex, Vol. 3, Visual Cortex, pp. 81-117, New York: Plenum Press.
- Rowe, M.H. & Stone, J. (1976). Properties of ganglion cells in the visual streak of the cat's retina. Journal of Comparative Neurology, 167, 99-126.
- Rowe, M.H. & Stone, J. (1980). The interpretation of variation in the classification of nerve cells. Brain, Behavior and Evolution, 17, 123-151.
- Rudolph, K.K. & Pasternak, T. (1996). Lesions in cat lateral suprasylvian cortex affect the perception of complex motion. Cerebral Cortex, 6, 814-822.
- Saito, H., Tanaka, K., Fukuda, Y. & Oyamada, H. (1988). Analysis of visual discontinuity in visual contours in area 19 of the cat. Journal of Neuroscience, 8, 1131-1143.
- Sherk, H. (1978). Area 18 cell responses in the cat during reversible inactivation of area 17. Journal of Neurophysiology, 41, 204-215.
- Sherman, S.M. (1985). Functional organization of the W-, X-, and Y-cell pathways in the cat: a review and hypothesis. In J.M. Sprague & A.N. Epstein, (eds), Progress

- in Psychobiology and Physiological Psychology, Vol. 11, pp. 233-314, New York: Academic Press.
- Spear, P.D & Braun, J.J. (1969). Pattern discrimination following removal of visual neocortex in the cat. Experimental Neurology, 25, 331-348.
- Spear, P.D. (1979). Behavioral and neurophysiological consequences of visual cortex damage: mechanisms of recovery. Progress in Psychobiology and Physiological Psychology, 8, 45-90.
- Sprague, J.M., Levy, J., DiBerardino, A. & Berlucchi, G. (1977). Visual cortex areas mediating form discrimination in the cat. Journal of Comparative Neurology, 172, 441-488.
- Sprague, J.M., Berlucchi, G. & Antonini, A. (1985). Immediate postoperative retention of visual discriminations following selective cortical lesions in the cat. Behavioural Brain Research, 17, 145- 162.
- Stein, J.J. & Berson, D.M. (1995). On the distribution of gamma cells in the cat retina. Visual Neuroscience, 12,
- Stone J. (1983). Parallel processing in the visual system. The classification of retinal ganglion cells and its impact on the neurobiology of vision. New York: Plenum Press.
- Stone, J. & Fukuda, Y. (1974). Properties of cat retinal ganglion cells: a comparison of W-cells with X- and Y-cells. Journal of Neurophysiology, 37, 722-748.
- Stone, J., Dreher, B. & Leventhal, A. (1979). Hierarchical and parallel mechanisms in the organization of visual cortex. Brain Research Review, 1, 345-394.
- Sur, M. & Sherman, S.M. (1982). Linear and nonlinear W-cells in C laminae of the cat's lateral geniculate nucleus. Journal of Neurophysiology, 47, 869-884.
- Symonds, L.L., Rosénquist, A.C., Edwards, S.B. & Palmer, L.A. (1981). Projections of the pulvinar-lateral posterior complex to visual cortical areas in the cat. Neuroscience, 6, 1995-2020.
- Tanaka, K., Ohzawa, I., Ramoa, A.S. & Freeman, R.D. (1987). Receptive field properties of cells in area 19 of the cat. Experimental Brain Research, 65, 549-558.
- Tardif, E., Richer, L., Bergeron, A., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (1997). Spatial resolution and contrast sensitivity of single neurons in area 19 of split-chiasm cats:

- A comparison with primary visual cortex. European Journal of Neuroscience, 9, 1929-1939.
- Toyama, K., Mizobe, K., Akase, E. & Kaihara, T. (1994). Neural responsiveness in areas 19 and 21a, and the posteromedial lateral suprasylvian cortex of the cat. Experimental Brain Research, 99, 286-301.
- Tusa, R.J., Rosenquist, A.C. & Palmer, L.A. (1979). Retinotopic organization of areas 18 and 19 in the cat. Journal of Comparative Neurology, 185, 657-678.
- Tusa, R.J., Palmer, L.A. & Rosenquist, A.C. (1981). Multiple cortical visual areas: visual field topography in the cat. In C.N. Woolsey, (ed), Cortical Sensory Organization, Vol. 2, New Jersey: Humana Press.
- Updyke, B.V. (1977). Topographic organization of the projections from cortical areas 17, 18 and 19 onto the thalamus, pretectum and superior colliculus in the cat. Journal of Comparative Neurology, 173, 81-122.
- Vandenbusshe, E., Sprague, J.M., De Weerd, P. & Orban, G.A. (1991). Orientation discrimination in the cat: its cortical locus. I. Areas 17 and 18. Journal of Comparative Neurology, 305, 632-658.
- Van Essen, D.C., DeYoe, E.A., Olavarria, J.F., Knierim, J.J., Fox, J.M., Sagi D. & Julesz, B. (1989). Neural responses to static and moving texture patterns in visual cortex of the macaque monkey. In D.M.K. Lam & C.D. Gilbert, (eds), Neural Mechanisms of Visual Perception, pp. 137-154, Woodlands, TX: Portfolio.
- Von Grunau, M.W. & Frost, B.J. (1983). Double opponent-process mechanism underlying receptive field structure of directionally specific cells of cat lateral suprasylvian visual area. Experimental Brain Research, 49, 84-92.
- Wässle, H. & Illing, R.B. (1980). The retinal projection to the superior colliculus in the cat. A quantitative study with HRP. Journal of Comparative Neurology, 190, 33-356.
- Wilkinson, F. (1986). Visual texture segmentation in cats. Behavioral Brain Research, 19, 71-82.
- Wilkinson, F. (1990). Texture segmentation. In W.C. Stebbins & M.A. Berkley, (eds), Comparative Perception, Vol. 2, Complex Signals, pp. 125-156, New York: Wiley.