

2m11.2918.6

Université de Montréal

Sensibilité aux disparités spatiales de phase
et de position des cellules du collicule supérieur du chat

par

Valérie Paquet

Département des 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

Juin, 2001

© Valérie Paquet, 2001



QH
302
U54
2002
V.001

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Sensibilité aux disparités spatiales de phase
et de position des cellules du collicule supérieur du chat

présenté par

Valérie Paquet

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Michel Anctil : président du jury

Stéphane Molotchnikoff : directeur de recherche

Jean-Paul Guillemot : co-directeur de recherche

Franco Leporé : membre du jury

Mémoire accepté le : 28 novembre 2001

SOMMAIRE

Le collicule supérieur est une structure du mésencéphale, impliquée dans le contrôle du regard. Son rôle dans la genèse des mouvements oculaires de saccade et de poursuite ainsi que dans les processus de fixation est connu depuis plusieurs années. Par ailleurs, de récentes études démontrent l'implication du collicule supérieur dans le contrôle des mouvements oculaires de vergence. Ainsi, le collicule supérieur dirige le regard dans un plan tridimensionnel afin de localiser, suivre ou fixer des cibles visuelles.

La séparation des yeux sur le plan horizontal induit une disparité binoculaire. Plusieurs études montrent la présence de cellules binoculaires corticales pouvant encoder cette disparité spatiale horizontale. Ces cellules corticales forment le substrat neurologique nécessaire à la perception stéréoscopique. Deux modèles proposent des mécanismes différents permettant d'encoder la disparité spatiale horizontale. Le premier modèle se base sur les positions rétiniennes des champs récepteurs des cellules binoculaires (disparité de position) alors que le second se base sur l'organisation interne des champs récepteurs des cellules binoculaires (disparité de phase). Plusieurs cellules de l'aire postéro-médialo-latérale de la fissure suprasylvienne sont sensibles à la disparité de phase et une proportion importante de cellules au niveau de cette aire sont sensibles à la disparité de position et de phase. Par ailleurs, des études montrent que les cellules colliculaires sont sensibles à la disparité de position. Cependant, aucune étude n'a démontré la sensibilité des cellules colliculaires, qui reçoivent un input majeur en provenance de l'aire postéro-médialo-latérale de la fissure suprasylvienne, à la disparité de phase.

Lors de cette expérience, des enregistrements unitaires sont effectués dans le collicule supérieur de chats paralysés et anesthésiés. Les propriétés campimétriques des cellules colliculaires sont évaluées afin d'établir les paramètres de stimulation optimaux. Les champs récepteurs des cellules binoculaires sont stimulés à l'aide de réseaux de fréquences spatiales modulées sinusoïdalement. Les réseaux de fréquences spatiales optimales sont présentés de manière dichoptique, en phase puis déphasés l'un par rapport à l'autre afin d'évaluer la sensibilité des cellules à la disparité de phase. Par la suite, les champs récepteurs sont stimulés à l'aide de fentes lumineuses qui stimulent soit simultanément, soit avec un délai temporel les régions correspondantes des champs récepteurs afin d'évaluer la sensibilité des cellules à la disparité de position.

Les résultats de cette études montrent que la majorité des cellules du collicule supérieur sont sensibles à la disparité de phase. En effet, les cellules colliculaires présentent une certaine sélectivité au déphasage de la fréquence spatiale optimale et elles montrent des interactions binoculaires facilitatrices et sommatives. De plus, plusieurs cellules colliculaires sont sensibles à la fois à la disparité de phase et de position.

Cette sensibilité à la disparité spatiale permettrait au collicule supérieur de maintenir la perception stéréoscopique en générant les mouvements oculaires appropriés selon l'analyse stéréoscopique qui est effectuée par les cellules corticales.

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|--|-------|
| <i>SOMMAIRE</i> | iii |
| <i>TABLE DES MATIÈRES</i> | vi |
| <i>LISTE DES TABLEAUX</i> | x |
| <i>LISTE DES FIGURES</i> | xii |
| <i>LISTE DES ABRÉVIATIONS</i> | xv |
| <i>REMERCIEMENTS</i> | xviii |
| <i>CONTEXTE THÉORIQUE</i> | 1 |
| <i>Propriétés anatomiques et physiologiques des cellules ganglionnaires</i> | 2 |
| <i>Hodologie des voies rétino-géniculées du chat</i> | 6 |
| <i>La voie rétino-géniculo-corticale</i> | 8 |
| <i>Propriétés spatio-temporelles des cellules des noyaux thalamiques et des aires corticales visuelles</i> | 11 |
| <i>Les cellules géniculées</i> | 12 |
| <i>Les cellules corticales</i> | 11 |
| <i>Hodologie des voies rétino-colliculaires du chat</i> | 13 |
| <i>Les afférences rétiniennes du collicule supérieur du chat</i> | 14 |
| <i>Les afférences corticales du collicule supérieur du chat</i> | 17 |
| <i>Les afférences du collicule supérieur du chat</i> | 18 |
| <i>Anatomie et rôle du collicule supérieur</i> | 19 |
| <i>Physiologie des cellules du collicule supérieur</i> | 23 |
| <i>Sensibilité aux fréquences spatiales des cellules du collicule supérieur</i> | 26 |
| <i>Le rôle du collicule supérieur dans la vision stéréoscopique</i> | 27 |

| | |
|--|----|
| <i>Sensibilité des cellules du collicule supérieur à la disparité spatiale</i> | 35 |
| <i>HYPOTHÈSE</i> | 37 |
| <i>MÉTHODOLOGIE</i> | 43 |
| <i>Sujets</i> | 44 |
| <i>Préparation animale et entretien des fonctions vitales</i> | 44 |
| <i>Qualité optique des yeux et position des aerae centrales</i> | 46 |
| <i>Enregistrement de l'activité unitaire</i> | 46 |
| <i>Protocoles expérimentaux</i> | 47 |
| <i>Histologie</i> | 51 |
| <i>ANALYSE DES RÉSULTATS</i> | 52 |
| <i>Dominance oculaire</i> | 53 |
| <i>Classification des champs récepteurs</i> | 54 |
| <i>Sensibilité des cellules colliculaires aux fréquences spatiales</i> | 56 |
| <i>Fréquence spatiale optimale</i> | 59 |
| <i>Bande passante de syntonisation aux fréquences spatiales</i> | 61 |
| <i>Profils de réponses aux déphasages et interactions binoculaires</i> | 62 |
| <i>Sélectivité à la disparité de position</i> | 78 |
| <i>DISCUSSION</i> | 86 |
| <i>Dominance oculaire</i> | 87 |
| <i>Types de champs récepteurs</i> | 88 |
| <i>Profils de sensibilité aux fréquences spatiales</i> | 88 |
| <i>Sélectivité au déphasage</i> | 91 |

| | |
|---|-----|
| <i>Sélectivité à la disparité de position et de phase</i> | 92 |
| <i>Implication fonctionnelle</i> | 93 |
| <i>CONCLUSION</i> | 98 |
| <i>RÉFÉRENCES</i> | 100 |
| <i>ANNEXE</i> | 112 |

LISTE DES TABLEAUX

| | |
|---|-----|
| Tableau 1 | 66 |
| Pourcentage de cellules du collicule supérieur montrant différents types d'interactions binoculaires lors du déphasage de la fréquence spatiale optimale. | |
| Tableau 2 | 69 |
| Pourcentage de cellules du collicule supérieur et index de modulation de leurs réponses au déphasage de la fréquence spatiale optimale. | |
| Tableau 3 | 83 |
| Proportion des détecteurs de disparité de position excitateurs, inhibiteurs ainsi que des détecteurs de disparité croisées et non-croisées au niveau du collicule supérieur du chat. | |
| Tableau 4 | 89 |
| Proportion des cellules du collicule supérieur sensibles à la disparité de phase et/ou de position. | |
| Tableau 5 | 112 |
| Type de champ récepteur, dominance oculaire, fréquence spatiale optimale, profil et bande passante des courbes de syntonisation aux fréquences spatiales des cellules du collicule supérieur du chat. | |
| Tableau 6 | 115 |
| Interaction binoculaire, index de modulation, bande passante et déplacement spatial encodé par les cellules évaluées en fonction des profils de réponse obtenus lors du déphasage de la fréquence spatiale optimale ainsi que le profil de réponse à la disparité spatiale de position des cellules du collicule supérieur du chat. | |

LISTE DES FIGURES

| | |
|---|----|
| Figure 1 Voies rétino-colliculaire et rétino-géniculée. | 8 |
| Figure 2 Projections des cellules ganglionnaires α , β et γ vers le noyau genouillé latéral NGL. | 9 |
| Figure 3 Projections des cellules ganglionnaires α , β et γ vers le collicule supérieur. | 15 |
| Figure 4 L'horoptère et l'aire de Panum. | 21 |
| Figure 5 Schémas illustrant les deux mécanismes d'encodage de la disparité horizontale.. | 32 |
| Figure 6 Distribution de la dominance oculaire de 89 cellules enregistrées dans le collicule supérieur du chat. | 54 |
| Figure 7 Pourcentage de cellules ($n = 89$) ayant des champs récepteurs possédant une organisation complexe et une organisation hypercomplexe de type complexe, dans le collicule supérieur du chat. | 55 |
| Figure 8 Courbes de syntonisation aux fréquences spatiales de l'œil ipsilatéral et de l'œil controlatéral de la cellule 045. | 56 |
| Figure 9 Courbes de syntonisation aux fréquences spatiales de l'œil dominant de deux cellules. | 58 |
| Figure 10 Distribution de la fréquence spatiale optimale de l'œil dominant de 89 cellules enregistrées dans le collicule supérieur du chat (A) et distribution de la bande passante aux fréquences spatiales de 72 cellules de type passe bande enregistrées dans le collicule supérieur du chat (B). | 60 |

- Figure 11** 64
Profils de réponses au déphasage de la fréquence spatiale optimale de quatre cellules du collicule supérieur
- Figure 12** 66
Profil de réponse au déphasage de la fréquence spatiale optimale de la cellule 013 enregistrée dans le collicule supérieur.
- Figure 13** 70
Distribution de la bande passante au déphasage des courbes de sensibilité au déphasage de 57 cellules enregistrées dans le collicule supérieur.
- Figure 14** 72
Distribution de la dominance oculaire des cellules ($n = 57$) sensibles et des cellules ($n = 32$) insensibles au déphasage dans le collicule supérieur.
- Figure 15** 73
Distribution de l'angle absolu de déphasage optimal des cellules ($n = 57$) du collicule supérieur sensibles au déphasage.
- Figure 16** 75
Schéma illustrant le déplacement spatial de deux fréquences spatiales lors d'un déphasage interoculaire de 90 deg.
- Figure 17** 76
Distribution du déplacement spatial optimal encodé par les cellules du collicule supérieur sensibles au déphasage ($n = 57$).
- Figure 18** 78
Relation entre la fréquence spatiale optimale et le déplacement spatial encodé par les cellules du collicule supérieur sensibles au déphasage ($n = 57$).
- Figure 19** 80
Profils de réponse de quatre cellules du collicule supérieur obtenus lors de la stimulation à différentes disparités de position et de phase.
- Figure 20** 84
Profils de réponse à la disparité de position et de phase de deux cellules.

LISTE DES ABRÉVIATIONS

ALLS : aire antéro-latéro-latérale suprasylvienne

AMLS : aire antéro-médio-latérale suprasylvienne

C : champ récepteur complexe

c./deg. : cycle/degré

cd/m² : candela/mètre carré

CGL : corps genouillé latéral

Ch : champ récepteur complexe de type hypercomplexe

CR : champ récepteur

CS : collicule supérieur

DDC : détecteur de disparités croisées

DDE : détecteur de disparités de type excitateur

DDI : détecteur de disparités de type inhibiteur

DDNC : détecteur de disparités non-croisées

deg. : degré

DLS : aire dorso-latérale suprasylvienne

FO : fréquence spatiale optimale

FS : fréquence spatiale

FT : fréquence temporelle

MST : aire médio-temporale supérieure

MT : aire médio-temporale

NGLd : noyau genouillé latéral dorsal

NGLv : noyau genouillé latéral ventral

NIM : noyau intralaminaire médian

PLLS : aire postéro-latéro-latérale suprasylvienne

PMLS : aire postéro-médio-latérale suprasylvienne

PS : aire pariétale supérieure

S : cellule simple

REMERCIEMENTS

Les deux années que j'ai passées au laboratoire ont été très enrichissantes. Je tiens donc à remercier M. Stéphane Molotchnikoff (Ph. D.) ainsi que M. Jean-Paul Guillemot (Ph. D.) de m'avoir acceptée comme étudiante. La constance du suivi offert par M. Guillemot témoigne de sa grande disponibilité; ses conseils judicieux furent très appréciés et ont grandement contribué à ma formation. Je tiens également à remercier M. Stéphane Molotchnikoff (Ph. D.) et M. Franco Lepore (Ph. D.) de m'avoir fait bénéficier de leur grande expertise dans le domaine de la recherche.

Ces deux années n'auraient certainement pas été les mêmes sans la présence de mes collègues Daniel Mimeault (M.Sc.) et Dave St-Amour (M.Sc.). J'aimerais les remercier pour l'aide précieuse qu'ils m'ont apportée tout au long de ma maîtrise. Enfin, je termine en soulignant l'agréable présence de Mme Suzanne Lamothe, au laboratoire, qui est vite devenue indispensable à mon quotidien. Suzanne, merci pour tout!

CONTEXTE THÉORIQUE

Propriétés anatomiques et physiologiques des cellules ganglionnaires.

Enroth-Cugell et Robson (1966), Stone et Hoffmann (1972) et Hoffmann (1973) ont identifié, électrophysiologiquement, trois classes de cellules ganglionnaires au niveau de la rétine du chat : les cellules X, Y et W. Celles-ci possèdent des caractéristiques campimétriques et des vitesses de conduction spécifiques. De plus, ces trois types de cellules ganglionnaires possèdent des caractéristiques morphologiques spécifiques que Boycott et Wässle (1974) ont identifié et décrit sous l'appellation α , β et γ .

Ces trois types de cellules ganglionnaires se distinguent par les dimensions de leur péricaryon, de leur axone et de leur réseau dendritique; et elles ont une disposition rétinienne différentielle. Les cellules α ont un péricaryon d'environ 32.5 μ m de diamètre ce qui en fait les cellules les plus larges de la rétine. Le diamètre moyen du péricaryon des cellules β est de 20 μ m et celui des cellules γ est de 13.5 μ m. Les cellules γ font partie d'une population cellulaire hétérogène dont les propriétés morphologiques n'ont pas toutes été décrites. La dimension des péricaryons ne varie pas en fonction de la localisation des cellules ganglionnaires sur la rétine. Par contre, l'étendue des réseaux dendritiques des cellules α et β augmente progressivement du centre vers la périphérie de la rétine ; ce qui n'est pas le cas pour les cellules γ . En effet, les cellules γ possèdent des réseaux dendritiques larges et étroits peu importe leur position sur la rétine (Boycott et Wässle, 1974).

Le diamètre du réseau dendritique des cellules α varie entre 180 et 1000 μm , celui des cellules β entre 20 et 300 μm et celui des cellules γ entre 180 et 800 μm . Ainsi, une cellule ayant un petit péricaryon (γ) peut avoir un réseau dendritique aussi large qu'une cellule ayant un grand péricaryon (α). Certaines cellules γ , situées à plus de 8 mm de l'area centralis ont un réseau dendritique plus large que celui des cellules α . Quant aux cellules β , elles ont toujours un plus petit réseau dendritique que les autres cellules ganglionnaires situées au même endroit sur la rétine. Enfin, il y a une corrélation certaine entre la dimension du péricaryon et celle de l'axone. Plus le diamètre du péricaryon est important, plus le diamètre de l'axone est élevé. Ainsi, les cellules α possèdent les plus gros axones tandis que les cellules γ ont les plus petits axones et le diamètre de l'axone des cellules β est moyen (Boycott et Wässle, 1974).

L'ensemble des cellules ganglionnaires comprend 53-57 % de cellules β , 38-41% de cellules γ et environ 2% de cellules α au niveau de l'area centralis. Cependant, le pourcentage des cellules α peut s'élever jusqu'à 4.5% en périphérie (Illing et Wässle, 1981). La distribution des cellules α , β et γ sur la rétine n'est pas uniforme. Bien que les trois types de cellules soient présentes sur toute la surface de la rétine du chat, incluant l'area centralis, la densité de chacune d'elles varie selon la localisation rétinienne. Une plus grande densité cellulaire est présente au niveau de l'area centralis qu'à la périphérie rétinienne (Boycott et Wässle, 1974). Les cellules α et β sont en plus grande concentration au niveau de l'area centralis mais les cellules

α sont en plus grand nombre en périphérie comparativement aux autres cellules. Les cellules γ sont réparties également sur toute la surface rétinienne (Stone, 1983).

Boycott et Wässle (1974) ont aussi établi anatomiquement et électrophysiologiquement la relation entre les cellules α , β , γ et les cellules Y, X, W respectivement. Cette correspondance se base à la fois sur le diamètre du péricarion, de l'axone, la vitesse de conduction ainsi que sur la dimension du réseau dendritique et la grandeur du champ récepteur (CR) (Boycott et Wässle, 1974). Leurs résultats montrent que les cellules α correspondent aux cellules Y, les cellules β correspondent aux cellules X et les cellules γ aux cellules W.

Les caractéristiques spatio-temporelles des CR et leur patron de distribution et ont permis de postuler différents rôles fonctionnels pour les cellules ganglionnaires. Ainsi, les cellules X seraient impliquées dans la perception spatiale, les cellules Y dans la perception du mouvement et les cellules W dans la détection de la luminance globale et de la direction des mouvements (Stone et Fukuda, 1974).

Les CR des cellules ganglionnaires sont monoculaires, concentriques et ont une organisation centre-périphérie antagoniste (ON, OFF). Enroth-Cugell et Robson (1966) ont classé les cellules ganglionnaires en se basant sur leurs propriétés spatio-temporelles. Ainsi, lorsqu'un réseau de fréquences spatiales modulées sinusoïdalement est présenté dans le CR des cellules ganglionnaires X, celles-ci ont une réponse modulée qui s'atténue lorsque le contraste diminue ou lorsque la

fréquence spatiale augmente. Cependant, les cellules Y n'ont pas cette relation linéaire. Elles sont aussi sensibles aux bas contrastes mais leur réponse n'est pas modulée (Stone, 1983). D'autres caractéristiques distinguent les cellules X des cellules Y tel la vitesse de conduction axonale, la grandeur des CR et le type de réponse (tonique ou phasique) (Stone, 1983).

Les cellules Y au niveau de la rétine ont des CR plus grands que ceux des cellules X. Leurs centres couvrent environ 0.5-2.5 deg. de l'hémichamp alors que ceux des cellules X couvrent environ 0.15-1 deg. de l'hémichamp. Les deux types de cellules sont activées par des stimuli stationnaires et mobiles. Les cellules Y répondent de façon phasique aux stimuli lumineux stationnaires alors que les cellules X répondent de manière tonique. De plus les cellules Y répondent à des stimuli se déplaçant à de plus hautes vitesses que les cellules X. Les axones des cellules Y ont une vitesse de conduction élevée soit d'environ 35-45 m/s alors que celle des cellules X est d'environ 20-25 m/s (Stone, 1983).

Stone et Hoffmann (1972) ont identifié une troisième classe de cellules ganglionnaires : les cellules W. Elles se distinguent par leurs propriétés campimétriques, leur vitesse axonale ainsi que par la grosseur de leur péricaryon. Le centre du CR des cellules W couvre environ 0.4-2.5 deg. de l'hémichamp (Stone, 1983). Les W_1 (toniques) possèdent un corps cellulaire plus petit et ont une réponse soutenue aux stimuli lumineux stationnaires. Les W_2 sont phasiques et ont une vitesse de conduction axonale très lente (Berson, 1988). Les CR des W_1 et des W_2 peuvent

être concentriques de type antagoniste ON et OFF. Cependant, certaines cellules W_2 peuvent avoir un centre mixte, ON-OFF. Les cellules W ayant un centre ON et ON-OFF sont sensibles à la direction du déplacement. De plus, certaines cellules W sont inhibées par le contraste (Stone et Fukuda, 1974). Les cellules X et Y diffèrent des cellules W par le fait que ces dernières ne cessent pas de répondre immédiatement après qu'un stimulus lumineux ait quitté leur CR, contrairement aux cellules X et Y ; ainsi les cellules W retrouvent leur niveau d'activité de base graduellement après une stimulation photique. (Stone et Fukuda, 1974).

Hodologie des voies rétino-géniculées du chat.

Les axones des cellules ganglionnaires forment le nerf optique qui quitte la rétine au niveau du disque optique. La décussation des deux nerfs optiques s'effectue au chiasma optique. A ce niveau les axones ganglionnaires sont réorientés vers les hémisphères cérébraux. Ces axones forment dès lors la voie optique qui achemine l'information visuelle vers les noyaux thalamiques et le collicule supérieur (CS) (Stone, 1983). Cette décussation se retrouve chez la majorité des mammifères, mais le taux de croisement varie d'une espèce à l'autre. Cette variation est liée à la position fronto-parallèle des yeux et à la grandeur des rétines nasale et temporale. Ainsi, chez le chat dont les yeux occupent une position frontale, environ 75% des cellules ganglionnaires ont une projection croisée. Chez le primate, les yeux ont aussi une position frontale et le taux de décussation est d'environ 50-60%. Par contre, chez les rongeurs comme la souris, les yeux étant situés très latéralement, seulement 1-3%

des axones ganglionnaires n'ont pas de projections croisées. De même, chez le lapin, les yeux étant placés latéralement seulement 0.5% des axones n'ont pas de projection croisée (Garey *et al.*, 1991).

La figure 1 résume le patron des projections des cellules ganglionnaires chez le chat vers les noyaux géniculés latéraux du thalamus et vers les CS: 100% des cellules α de la rétine dirigent leurs axones vers le thalamus et le CS. Cependant, 5% des cellules α provenant de la rétine temporale ont une projection croisée. L'ensemble des axones des cellules β se dirige vers le thalamus. Environ 10% d'entre elles émettent des collatérales aux CS. Enfin, toutes les cellules γ envoient leurs axones au CS mais moins de la moitié d'entre elles projette des collatérales vers le thalamus. Cependant, 57% des cellules γ de la rétine temporale ont une projection croisée vers le CS. Contrairement aux autres projections des cellules γ , celles-ci ne transmettent pas de collatérales aux noyau géniculé latéral du thalamus (Illing et Wässle, 1981).

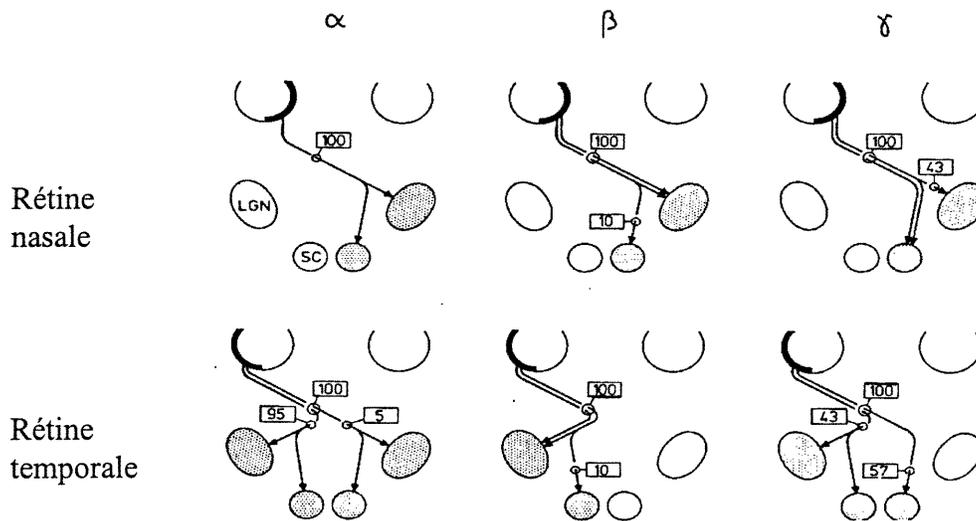


Figure 1 : Voies rétino-colliculaire et rétino-géniculée (adapté de Illing et Wässle, 1981). Le schéma illustre le pourcentage des projections provenant des rétines temporale et nasale, dirigées vers le noyau genouillé latéral (LGN) et le collicule supérieur (SC).

La voie rétino-géniculo-corticale

Le thalamus est une structure sous-corticale composée de plusieurs noyaux qui transmettent les impulsions nerveuses vers d'autres centres cérébraux. Les principaux noyaux thalamiques impliqués dans le relais de l'information visuelle sont le noyau genouillé latéral dorsal (NGLd), le noyau intralaminaire médian (NIM), le noyau genouillé latéral ventral (NGLv) et le pulvinar. Le NGLd est un noyau de la partie postérieure dorsale du thalamus. Il est constitué de couches cellulaires et acellulaires qui peuvent être distinguées facilement en coupe coronale ou

parasagittale. Dans la section dorsale du NGLd se trouvent les couches A et A1 puis dans la section ventrale, les couches C, C1, C2 et C3 qui sont adjacentes à la voie optique. Du côté médian au NGLd se trouve un noyau intralaminaire : le NIM. Le NGLv fait aussi partie du thalamus ventral. Il est situé en-dessous du NGLd. Enfin, le pulvinar occupe la partie dorso-latérale du thalamus (Garey *et al.*, 1991).

Chez le chat, 78 % des cellules ganglionnaires de l'hémirétine temporale projettent leurs afférences vers le thalamus ipsilatéral. Il s'agit principalement (73%) des cellules X. Aussi, 22% de cellules W et 5% de cellules Y projettent au thalamus ipsilatéral. Le thalamus reçoit, dans des proportions presque équivalentes, des afférences de l'hémirétine nasale controlatérale soit 73% de X, 22% de W et 5.5% de Y ce qui correspond à 78% des cellules ganglionnaires de l'hémirétine nasale. De plus, un faible contingent (0.2%) des cellules X de l'hémirétine temporale controlatérale ont une projection croisée vers le thalamus (Figure 2).

Le NGLd reçoit des afférences controlatérales qui aboutissent dans la couche A et des afférences ipsilatérales qui aboutissent dans la couche A₁. Elles proviennent en majorité des cellules X mais aussi de certaines cellules Y. Il reçoit aussi des afférences controlatérales qui aboutissent dans les couches C et C₂ puis des afférences ipsilatérales qui aboutissent dans la couche C₁. Les afférences de la partie dorsale de la couche C proviennent en majorité des cellules Y et des cellules X. Celles de la partie ventrale du NGLd et des couches C₁ et C₂ proviennent des cellules W (Illing et Wässle, 1981).

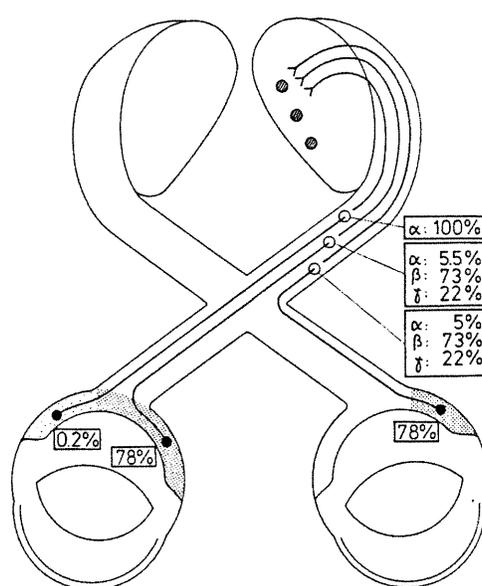


Figure 2 : Projections des cellules ganglionnaires α , β , et γ vers le noyau genouillé latéral (adapté de Illing et Wässle, 1981)

Le NGLd sert de relais entre la rétine et les aires corticales visuelles. Ainsi, les cellules géniculées X du NGLd projettent directement vers les aires corticales 17, 18 et 19. Les cellules géniculées Y du NGLd envoient les impulsions nerveuses vers les aires 17 et 18 sans autres relais. De même les cellules géniculées W des couches C du NGLd projettent aussi directement vers les aires 17, 18, 19 et suprasylviennes (Rosenquist, 1985).

Pour sa part, le NIM reçoit des afférences rétiniennes des cellules ganglionnaires Y et W des deux yeux. Les cellules géniculées Y et W du NIM s'acheminent directement vers l'aire 18 mais aussi vers les aires 17, 19 et

suprasylviennes. Le NGLv reçoit seulement des afférences rétinienne des cellules ganglionnaires W, ces cellules géniculées W acheminent leurs informations vers les structures sous-corticales, tel le CS et le préectum (Stone, 1983). Le pulvinar reçoit aussi des afférences des cellules ganglionnaires W qui s'ajoutent aux afférences issues des aires visuelles corticales 18, 19 et suprasylviennes (Rosenquist, 1985).

Propriétés spatio-temporelles des cellules des noyaux thalamiques et des aires corticales visuelles

Les cellules géniculées

Les neurones du noyau genouillé latéral (NGL) acquièrent la plupart de leurs propriétés via la voie optique. Ainsi, les CR des cellules du NGL sont concentriques et ont une organisation centre-périphérie antagoniste (ON, OFF) comme les cellules ganglionnaires (Jones, 1985). Le NGL reçoit aussi des projections du cortex, il y a donc quelques cellules binoculaires au niveau du NGL mais elles sont rares (Hubel et Wiesel, 1962). Ces cellules binoculaires du NGL sont appelées des interneurons puisque leurs axones font des synapses seulement avec les cellules thalamiques et elles sont toutes inhibitrices (Stone, 1983). Les cellules géniculées X, Y et W peuvent avoir des réponses phasiques et/ou toniques et elles ont les mêmes propriétés spatio-temporelles que les cellules ganglionnaires (Cleland *et al.*, 1974). Cependant les cellules géniculées répondent davantage lorsque le contraste augmente. Par contre, l'augmentation de leur taux de réponse n'est pas linéaire comme chez les cellules

ganglionnaires. De plus il y a saturation du taux de réponse afin d'éviter qu'il y ait une sur-stimulation au niveau des cellules corticales (Casagrande et Norton, 1991).

Les cellules corticales

Le cortex visuel est le principal site de convergence des afférences visuelles. Ainsi, les cellules visuelles retrouvées à ce niveau sont généralement binoculaires. Les propriétés campimétriques des cellules corticales sont différentes de celles des cellules ganglionnaires et géniculées. En effet, les cellules simples (S) ont un petit CR qui est constitué de zones adjacentes antagonistes excitatrices et inhibitrices (ON, OFF) et contrairement aux CR de la rétine et du NGL, l'organisation des CR simples du cortex n'est pas concentrique mais bien parallèle. Les CR des cellules S sont sensibles à l'orientation, à la direction et à la vitesse de déplacement des stimuli lumineux. Un changement d'environ 5-10° de l'orientation du stimulus diminue considérablement la réponse de la cellule. Leur réponse à un réseau de FS est modulée à la fréquence temporelle. Une vitesse de moins de 2°/s engendre une réponse maximale et aucune cellule simple ne répond à des stimuli se déplaçant à une vitesse supérieure à 30°/s. Ces cellules ont été identifiées en grande quantité dans l'aire 17 (Casanova *et al.*, 1995) Les cellules complexes (C) ont des CR plus grands que ceux des cellules simples et ils sont composés de régions excitatrices et inhibitrices qui se chevauchent. Elles sont donc beaucoup moins sélectives à la position ainsi qu'à l'orientation du stimulus. Aussi, elles sont moins sélectives à la

direction du déplacement et elles répondent optimalement à des stimuli se déplaçant à plus de 5°/s. La réponse des cellules complexes au balayage d'un réseau de FS n'est généralement pas modulée et elles répondent à des FS plus élevées que les cellules simples. Elles sont présentes en majorité dans les aires 17 et extrastriées. Finalement, les cellules hypercomplexes possèdent des CR composés de zones inhibitrices adjacentes au CR principal, ce qui permet une sélectivité à la longueur des stimuli. Ainsi, la cellule hypercomplexe répond optimalement lorsque le stimulus lumineux possède la bonne orientation et la bonne longueur. Le CR principal peut être de type simple (Sh) ou de type complexe (Ch); ces cellules se retrouvent surtout dans les aires extrastriées, particulièrement dans l'aire 19 (Hubel et Wiesel, 1962 ; Henry, 1977, Khayat *et al.*, 2000).

Hodologie des voies rétino-colliculaires du chat.

Les cellules ganglionnaires envoient aussi des projections vers le CS. De la surface dorsale à la surface ventrale, le CS possède une organisation laminaire qui se subdivise en deux zones selon les différences morphologiques neuronales, les projections afférentes et efférentes ainsi que les propriétés physiologiques qui caractérisent les cellules des sept couches fibreuses et cellulaires du CS (Stein et Meredith, 1993; Behan et Appel, 1992). Une première division dite superficielle comprend les couches I à III et une deuxième, profonde, comprend les couches IV à VII. La surface dorsale du CS comprend les couches superficielles: la lamina I (*stratum zonale*), la lamina II (*stratum griseum superficiale*) et la lamina III (*stratum*

opticum). Les couches profondes quant à elles sont formées de la lamina IV (*stratum griseum intermedium*), de la lamina V (*stratum album intermedium*), de la lamina VI (*stratum griseum profundum*) et finalement, de la lamina VII (*stratum album profundum*). Certaines couches superficielles se subdivisent telle la lamina I qui comprend les sous-couches 1 et 2 et la lamina II qui comprend les sous-couches 1, 2 et 3 (Kanaseki et Sprague, 1974).

Les afférences rétiniennes du collicule supérieur du chat

Les afférences rétiniennes du CS du chat proviennent des deux yeux, mais étant donné les croisements qui surviennent au niveau du chiasma optique, 90% des afférences colliculaires proviennent surtout de la rétine controlatérale (Wässle et Illing, 1980).

Chez le chat, 24% des cellules ganglionnaires de l'hémirétine temporale ipsilatérale projettent leurs afférences vers le CS (figure 3). Il s'agit principalement des cellules ganglionnaires W (55%) ainsi que des cellules X (33%) et de cellules Y (12%). Il est important de souligner que 26% des cellules ganglionnaires de l'hémirétine temporale controlatérale projettent vers le CS; et 80% de ces projections croisées proviennent des cellules ganglionnaires W alors que seulement 5% et 1% de ces projections proviennent des cellules X et des cellules Y respectivement. Les cellules ganglionnaires de l'hémirétine nasale controlatérale envoient des projections seulement au CS. Ces projections proviennent principalement des cellules

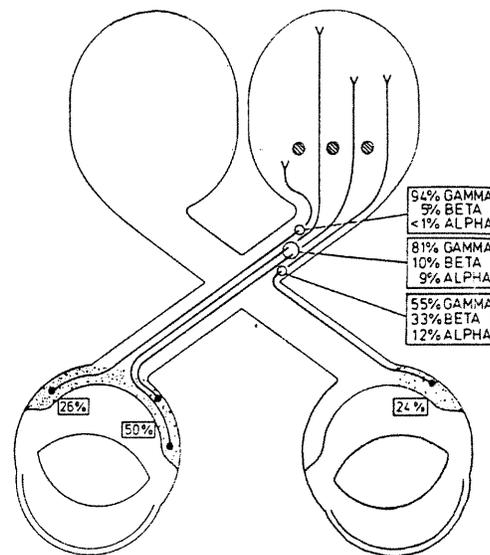


Figure 3 : Projections des cellules ganglionnaires α , β , et γ vers le collicule supérieur (adapté de Wässle et Illing, 1980).

ganglionnaires W (81%) puis des cellules X (10%) et des cellules Y (9%) (Wässle et Illing, 1980). Aucune cellule colliculaire n'est apparemment activée par les cellules X ; par contre, les cellules colliculaires sont activées à 89% par des cellules W (Behan, 1981).

Les afférences colliculaires provenant des cellules ganglionnaires Y et W aboutissent dans la lamina II. Les terminaisons des cellules ganglionnaires W se trouvent dans la partie supérieure de la lamina II c'est-à-dire dans la sous-couche 1. Quant aux cellules ganglionnaires Y provenant de l'œil controlatéral, elles se trouvent

dans la sous-couche 3 de la lamina II (Behan, 1981). Les afférences ganglionnaires provenant de l'œil controlatéral se distribuent au niveau des pôles rostral et caudal du CS (Graybiel, 1975). La lamina II, reçoit des afférences de type W provenant des deux yeux, ainsi que des afférences de type Y de l'œil controlatéral et de l'œil ipsilatéral (Behan, 1981). Les cellules ganglionnaires Y provenant des deux yeux projettent aussi vers la lamina III et possiblement vers les couches plus profondes du CS (Berson, 1988).

Les afférences rétiniennes du CS projettent rétinotopiquement. Ainsi, les CR situés au niveau de l'area centralis de la rétine sont représentés dans la partie rostrale du CS et occupent une plus grande surface proportionnellement aux régions périphériques de la rétine, de taille équivalente. Les CR, à l'extérieur de l'area centralis sont représentés progressivement dans les parties caudales du CS. Les CR au-dessus du méridien horizontal sont représentés dans les parties médianes du CS et ceux en-dessous du méridien horizontal sont représentés dans les parties latérales. Dans la partie rostrale du CS, où est représenté l'area centralis, les CR sont très rapprochés et ils couvrent rarement plus de 2 deg.^2 ; alors que les CR qui représentent la périphérie rétinienne s'étendent sur une surface d'environ $5 \text{ à } 10 \text{ deg.}^2$ (Sterling et Wickelgren, 1969; Feldon *et al.*, 1970).

Les afférences corticales du collicule supérieur du chat

Non seulement le CS reçoit directement de nombreuses afférences des cellules ganglionnaires mais il reçoit de très nombreuses afférences visuelles provenant des aires corticales (Behan, 1984). Ainsi, les cellules de la couche V des aires 17, 18 et 19 envoient des projections rétinotopiques à différentes couches du CS. Les projections de l'aire 17 aboutissent principalement dans la lamina I ainsi que dans la sous-couche 2 de la lamina II. Au niveau de la sous-couche 3 de la lamina II, la quantité de projections est moins importante et elle est minime dans la sous-couche 1 de la lamina II. Les travaux de Updyke (1977) démontrent que la partie supérieure de la lamina III reçoit occasionnellement des projections de l'aire 17 et les couches profondes du CS n'en reçoivent que très rarement (Updyke, 1977).

Les sous-couches 2 et 3 de la lamina II reçoivent, cependant, de nombreuses projections de l'aire 19. Les afférences de l'aire 19 aboutissent aussi mais, en moins grande quantité, dans la lamina I et, en très petite quantité, dans la sous-couche 1 de la lamina II. Comme pour les projections de l'aire 17, certaines de celles provenant de l'aire 19 aboutissent dans la partie supérieure de la lamina III puis, parfois, dans les couches profondes du CS. Pour sa part, l'aire 18 envoie des influx nerveux abondamment dans les sous-couches 2 et 3 de la lamina II. Par contre, les projections au niveau de la lamina I sont moins nombreuses et elles sont très faibles dans la sous-couche 1 de la lamina II. Les afférences de l'aire 18 aboutissent très rarement dans la partie supérieure de la lamina III (Updyke, 1977).

Harting *et al.* (1992) ont montré que les influx nerveux provenant des aires 17 et 18 confèrent, aux cellules colliculaires des sous-couches 1 et 2 de la lamina 2, les propriétés de sélectivité à la direction et leur binocularité.

Plusieurs autres aires corticales envoient des axones aux couches superficielles du C, dont les aires 20a, 20b, 21a, 21b et PS. Leurs fibres se dirigent vers les sous-couches 2 et 3 de la lamina II ainsi que vers la partie dorsale de la lamina III. Les aires postéro-médiale (PMLS), antéro-médiale (AMLS), postéro-latérale (PLLS) et dorsale (DLS) de la fissure suprasylvienne latérale projettent densément vers la sous-couche 3 de la lamina II ainsi que vers la lamina III. Par contre l'aire antéro-latérale de la fissure suprasylvienne latérale (ALLS) envoie des axones seulement vers la partie ventrale de la lamina III tout comme les aires 7 et le sulcus ectosylvien antérieur (SEA). Enfin, les sous-couches 1 et 2 de la lamina II les sont alimentées par les aires du SEA (Harting *et al.*, 1992).

Les efférences du collicule supérieur du chat

Le CS envoie des projections vers le thalamus. Les cellules qui envoient des projections vers le NGLd et le NGLv sont très hétérogènes. Tout d'abord, elles proviennent de différentes couches du CS soit la lamina II et la lamina III (qui font partie des couches superficielles) mais aussi occasionnellement de la lamina VI (qui fait partie des couches profondes du CS). Les cellules du CS qui projettent vers les

NGLd et NGLv ont un corps cellulaire vertical ou granulaire et quelques unes ont une forme étoilée.

Les cellules du CS envoient aussi des projections vers le noyau thalamique latéral postérieur mais ces cellules proviennent de couches plus profondes que celles qui alimentent les NGLd et NGLv. Elles sont aussi différentes morphologiquement mais la plupart ont une forme étoilée. Cependant, d'autres ont une forme horizontale et très peu ont une forme granulaire (Harrell *et al.*,1982).

Des efférences du CS se dirigent aussi au préteetum ; plus précisément, au niveau du noyau de la voie optique et du noyau de l'olive préteetale. Ces projections originent de la lamina II ; de plus, la lamina II est la seule couche du CS à envoyer des projections vers le noyau parabigéminale. Les couches profondes quant à elles projettent vers les noyaux de la formation réticulée, plusieurs noyaux précérébraux ainsi que vers la moelle épinière formant ainsi un faisceaux descendant (Graham, 1977).

Anatomie et rôle du collicule supérieur

Le CS joue un rôle important dans l'initiation de mouvements oculaires permettant de localiser les objets (Tunkl et Berkley, 1977). Les cellules des couches superficielles du CS sont activées presque exclusivement par des stimuli visuels alors que celles des couches profondes peuvent aussi être activées par des stimuli auditifs

et somesthésiques. (Graybiel, 1975). Les fonctions visuelles sont donc accomplies à deux niveaux dans le CS. Tandis que les cellules des couches superficielles procèdent à l'analyse spatiale grossière des stimuli, les cellules des couches profondes permettent l'initiation de mouvements permettant d'orienter les organes sensoriels périphériques, les yeux et les oreilles, vers les sources de stimulation externes (Hardy et Stein, 1988).

L'implication du CS dans le contrôle des saccades est bien connue (Sparks and May, 1980 ; Wurtz, 1996). Ce mouvement oculaire permet de déplacer le regard rapidement d'un point A vers un point B. Le CS est aussi impliqué dans le contrôle des mouvements de poursuite lents. Lors de ce mouvement, le regard est maintenu sur la cible visuelle en déplacement (Pola et Wyatt, 1991). Le CS a toujours été considéré comme une structure bidimensionnelle étant donné que ces mouvements se produisent dans le plan fronto-parallèle. Cependant, des études plus récentes dévoilent la présence de cellules pouvant encoder la troisième dimension au niveau du CS (Bacon *et al.*, 1998a ; Bacon *et al.*, 1998b). Ces résultats laissent supposer que le CS serait aussi impliqué dans le contrôle des mouvements de vergence. Les études de Jiang *et al.* (1996), Chatuverdi et Van Gisbergen (1999, 2000) et Sparks (1999) proposent que le CS est impliqué dans le contrôle des mouvements de vergence simple et des mouvements de vergence combinés à une saccade. Effectivement, leurs expériences démontrent que des stimulations électriques appliquées dans la partie antérieure du CS affectent les mouvements de vergence.

Les mouvements oculaires de vergence permettent le déplacement du regard dans le plan fronto-perpendiculaire. Lors d'un mouvement de convergence ou de divergence, l'angle réunissant les axes de vision des deux yeux est respectivement augmenté ou diminué ce qui porte le regard à différentes distances du point d'observation. Afin de percevoir une cible visuelle correctement, les images

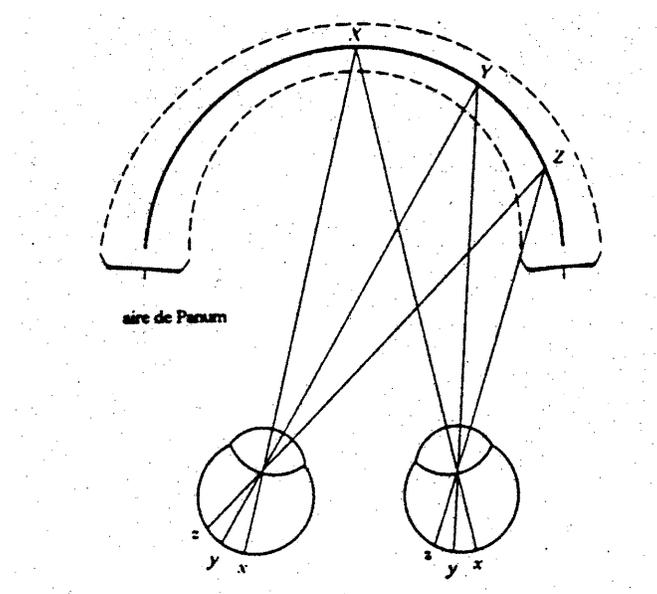


Figure 4 : L'horoptère et l'aire de Panum (adapté de Schiffman, 1990)

rétiniennes de cette cible doivent stimuler des points correspondant sur les deux rétines pour qu'ils soient fusionnés. Pour chaque degré de convergence binoculaire, il

existe une série de coordonnées spatiales, appelée l'horoptère, qui projettent sur des coordonnées rétiniennes correspondantes. L'aire de Panum, située autour de l'horoptère, est une zone où les images rétiniennes sont aussi fusionnées (figure 4). Au delà de cette aire de fusion, la perception des cibles visuelles est diploïque. Les mouvements de vergence permettent de positionner les yeux afin que les images rétiniennes soient fusionnées (Julesz, 1971).

Le CS est aussi impliqué dans le maintien du regard sur des cibles visuelles. Plusieurs études (Munoz et Guitton, 1989; Munoz et Guitton, 1991; Munoz et Wurtz, 1993a; Munoz et Wurtz, 1993b; Bergeron et Guitton, 1997; Peck et Baro, 1997) mettent en évidence la présence d'une zone impliquée dans les processus de fixation. Les cellules de cette zone, situées dans la partie antérieure du CS, représentent la partie centrale du champ visuel. Contrairement aux cellules qui génèrent les mouvements de saccades, ces cellules sont activées lorsque les yeux fixent un objet puis elles sont inactivées lors des saccades.

De plus, le CS serait associé au processus d'accommodation. Le CS reçoit des afférences provenant d'aires corticales, tel PMLS, impliquées dans l'accommodation et il envoie des projections au pré-tectum, une structure sous-corticale exerçant aussi un rôle dans le contrôle de l'accommodation. Le phénomène de l'accommodation est augmenté lorsque la partie antérieure du CS est stimulée puis il est inhibé lorsqu'une lésion est appliquée sur cette partie du CS (Ohtsuka et Nagasaka, 1999).

Physiologie des cellules du collicule supérieur

Il existe de nombreux liens entre les cellules des couches superficielles et celles des couches profondes du CS. Selon Behan et Appel (1992), les propriétés des CR des couches profondes dépendent de celles des CR des couches superficielles. Ainsi l'information visuelle acheminée par les cellules des couches superficielles du CS est nécessaire à l'activation des cellules des couches profondes ce qui permet d'initier les mouvements saccadiques des yeux (Behan et Appel, 1992).

Les cellules des couches profondes du CS possèdent des CR beaucoup plus grands que ceux des couches superficielles. La plupart des cellules des couches superficielles du CS sont sensibles aux déplacements des stimuli plutôt qu'à leur forme. D'ailleurs, les cellules colliculaires ont une réponse optimale lorsque les stimuli sont plus petits que la région excitatrice du CR. Leurs CR sont très bien délimités et les neurones sont sensibles à une direction préférentielle lors du déplacement des stimuli. Généralement, les cellules du CS gauche préfèrent les déplacements de la gauche vers la droite et inversement pour les cellules du CS droit (Berman et Cynader, 1972). Cependant, les cellules colliculaires sont moins sensibles à la direction du stimulus que les cellules du cortex. Ainsi, le stimulus doit être dévié d'au moins 30° pour que le taux de réponse cellulaire diminue. De plus les CR des cellules colliculaires répondent très peu aux stimuli stationnaires ou clignotants (Sterling et Wickelgren, 1969).

L'organisation spatiale des CR des cellules colliculaires est différente de celle des CR des cellules ganglionnaires, des cellules du NGL ainsi que des CR simples du cortex. Par contre, leur organisation spatiale est similaire à celle des CR des cellules complexes et hypercomplexes du cortex. L'organisation des CR complexes du CS correspond à une région centrale de zones ON-OFF qui se chevauchant alors que celle des CR hypercomplexes du CS correspond à une région excitatrice ou inhibitrice flanquée orthogonalement de régions antagonistes (Sterling et Wickelgren, 1969).

Chez le chat normal, environ 80% des cellules colliculaires sont activées également, ou presque, par les deux yeux et environ 14% sont dominées par l'œil controlatéral. Les cellules binoculaires du CS reçoivent de nombreuses afférences des cellules complexes des aires corticales visuelles. Les chats lésés des aires corticales visuelles perdent leurs propriétés binoculaires et la dominance oculaire change, favorisant nettement l'œil controlatéral. La stimulation simultanée des deux CR enclenche une réponse plus forte que la somme des réponses des deux CR stimulés individuellement. La réponse a cependant tendance à s'atténuer lorsque la cellule est stimulée à répétition (Berman et Cynader, 1972, 1975 ; Berman *et al.*, 1975).

La vitesse de déplacement des stimuli influence nettement la réponse des cellules du CS. Quatre classes de cellules colliculaires peuvent être différenciées

selon leur sensibilité à la vitesse (Waleszczyk *et al.*, 1999). Une première classe de cellules répond seulement aux vitesses lentes et modérées, et leur vitesse optimale n'excède pas 40°/s. Leurs CR contiennent d'importantes zones inhibitrices et elles ne répondent pas aux longues barres qui traversent leur CR. Les barres plus petites que la zone excitatrice évoquent des réponses plus fortes que celles qui couvrent toute la surface du CR. La vitesse optimale moyenne de cette classe de cellules est de 9.6°/s ($\pm 8.8^\circ/s$). Ce type de cellules représente la majorité des cellules des couches superficielles du CS. Elles peuvent être de type passe-bande ou passe-bas et étant donné leurs propriétés, ces cellules doivent recevoir des afférences principalement des cellules W (Waleszczyk *et al.*, 1999). Une seconde classe de cellules répond aux vitesses élevées soit de 20-40°/s et même jusqu'à 100-2000°/s. Les cellules de cette classe sont très peu nombreuses. Les zones inhibitrices de leurs CR sont moins importantes. Leurs afférences principales semblent provenir des cellules Y. Le troisième type de cellules répondent à des vitesses lentes et élevées (1-2000°/s) (Waleszczyk *et al.*, 1999). Plusieurs de ces cellules ont des zones inhibitrices qui chevauchent et entourent la zone excitatrice. Leurs afférences proviennent probablement des cellules Y et W. Finalement, une dernière classe de cellules répond aux vitesses lentes et elles sont inhibées par les vitesses élevées. Leurs CR sont plutôt inhabituels. Probablement qu'aussi dans ce dernier cas, il y a convergence d'afférences provenant des cellules Y et W (Waleszczyk *et al.*, 1999).

Les cellules colliculaires répondent très peu aux points lumineux stationnaires clignotants. Par contre, elles répondent fortement lorsque le point lumineux se déplace dans le CR de la cellule. Les cellules colliculaires sont plus sensibles aux stimuli sombres présentés sur une plage illuminée que l'inverse (Sterling et Wickelgren, 1969). De plus, la réponse des cellules colliculaires a tendance à augmenter lorsque le contraste est élevé (Bisti et Sireteanu, 1975).

Sensibilité aux fréquences spatiales des cellules du collicule supérieur

Tel que mentionné plus haut, les cellules des couches superficielles du CS sont sensibles au mouvement, à la direction et à la vitesse du déplacement des stimuli visuels ; peu d'études ont exploré la sensibilité des cellules du CS aux FS. Cependant, deux études montrent que les cellules du CS sont insensibles à la forme et à l'orientation des stimuli (Bisti et Sireteanu, 1975; Pinter et Harris, 1981). Les résultats de Bisti et Sireteanu (1975) montrent qu'environ 65% des cellules des couches superficielles du CS chez un chat normal, ont une réponse qui varie en fonction de la fréquence spatiale. La fréquence spatiale optimale observée (40 cellules) se situe entre 0.08 et 0.6 c./deg. et la réponse est atténuée à des fréquences spatiales plus basses ou plus hautes. La sensibilité spatiale est donc relativement basse au niveau des couches superficielles du CS. Cependant quelques cellules ont une acuité visuelle élevée; certaines répondant jusqu'à 2.2 c./deg. (Bisti et Sireteanu, 1975). Cependant bien que Pinter et Harris (1981) confirment que les cellules colliculaires sont sensibles aux FS, ceci ne se vérifie que chez 65% des cellules

colliculaires. De plus, selon Pinter et Harris (1981), les FS optimales sont plus basses et elles se situent entre 0.05 et 0.1 c./deg. Par ailleurs, les cellules colliculaires préfèrent les fréquences temporelles (FT) élevées et un faible pourcentage de cellules sont modulées à la FT de dérive (Pinter et Harris, 1981).

Chez le chat lésé des aires 17, 18, 19 et suprasylvienne plusieurs effets connus tel l'augmentation de décharges spontanées, la perte de la binocularité et de la sélectivité à la direction ainsi que l'augmentation de la préférence pour les stimuli stationnaires, ont été constatés. Cependant, la réponse aux FS varie peu (Bisti et Sireteanu, 1975). En fait, certaines cellules sont moins sélectives pour les basses FS et leurs réponses sont moins atténuées lorsque qu'on leur présente des FS plus basses que leur FO. Par contre, chez 20% des cellules les réponses aux FS sont similaires à celles observées chez le chat normal. La sensibilité aux FS n'est donc pas perdue à la suite de l'ablation des aires visuelles corticales (Bisti et Sireteanu, 1975).

Le rôle du collicule supérieur dans la vision stéréoscopique

La perception de la troisième dimension est basée sur la détection d'indices visuels monoculaires et binoculaires. Les indices monoculaires tels la taille relative, la superposition, les jeux d'ombres et de lumière, la perspective linéaire et la parallaxe de mouvement permettent une bonne estimation de la profondeur de la scène visuelle. Par ailleurs, plusieurs espèces bénéficient d'une vision stéréoscopique pour estimer les distances et surtout pour percevoir la structure tridimensionnelle des

objets (Wheatstone, 1838). Les principes de la vision stéréoscopique ont d'abord été démontrés comportementalement par Wheatstone en 1838. La séparation des yeux sur le plan horizontal induit une différence de position des images sur les deux rétines nommée disparité binoculaire. Les expériences de Wheatstone montrent que lorsque les yeux fusionnent deux images d'une même scène et que ces images sont disparates sur le plan horizontal, cela crée une perception tridimensionnelle de la scène visuelle (Wheatstone, 1838).

Les résultats de Julesz (1964), montrent que la perception de la forme n'est pas nécessaire à la perception de la profondeur. En effet, les stéréogrammes utilisés par Julesz sont constitués de points distribués aléatoirement afin d'éliminer les indices monoculaires. Par contre, la présentation de deux stéréogrammes (un à chaque oeil), identiques mais dont une région est décalée horizontalement dans un des stéréogrammes, crée une nette impression de profondeur sans indice monoculaire (Julesz, 1964).

Certaines autres études comportementales montrent que la vision stéréoscopique se développe rapidement et soudainement, chez le singe, autour de la quatrième semaine post-natale (O'Dell *et al.*, 1997; Birch, 1993; Held, 1993). Tandis que chez l'humain, le développement de la stéréopsie ne serait atteint que vers la fin du troisième mois (Held *et al.*, 1980). Le chat possède une vision stéréoscopique (Fox, 1981; Lepore *et al.*, 1986) et plus récemment, Timney et Keil (1999) ont

démontré que malgré la position très latérale de leurs yeux, les chevaux possèdent aussi une vision stéréoscopique. De plus, plusieurs insectes, amphibiens, reptiles et oiseaux possèdent aussi une vision stéréoscopique (Howard et Rogers, 1995).

Les substrats neurophysiologiques de la perception binoculaire de la profondeur sont étudiés depuis plusieurs années. Les études de Barlow *et al.* (1967) et Pettigrew *et al.* (1968) montrent la présence de deux types de cellules corticales sensibles à la disparité binoculaire horizontale chez le chat. Ces cellules détectrices de disparité sont respectivement excitées (DDE) et inhibées (DDI) lorsqu'un stimulus visuel approprié se retrouve soit près ou au niveau du point de fixation. Par ailleurs, les études de Poggio et Fisher (1977) ont identifié deux autres types de cellules; les cellules détectrices de disparités croisées (DDC) et les cellules détectrices de disparités non-croisées (DDNC). Ces cellules ont un profil de réponse asymétrique. Elles sont respectivement excitées lorsque le stimulus est présenté devant le point de fixation (DDC) ou derrière le point de fixation (DDNC).

Chez le chat, les détecteurs de disparité de position sont présents dans les aires 17 et 18 (>70% des cellules), 19 (34% des cellules), 21a (69% des cellules) et PMLS (72% des cellules) (Pettigrew et Dreher, 1987; Le Vay et Voigt, 1988; Lepore *et al.*, 1992; Guillemot *et al.*, 1993; Wang et Dreher, 1996; Bacon *et al.*, 2000).

Chez le singe, ces quatre types de détecteurs, sensibles à la disparité de position, se retrouvent en très grand nombre (74-84% des cellules) au niveau des aires visuelles V1 et V2 (Poggio et Fischer, 1977; Poggio et Talbot, 1981); alors qu'au niveau de l'aire V3, seulement 45% des cellules sont sensibles à la disparité de position (Fellman et Van Essen, 1987). Il en va de même des cellules de l'aire VP où 53% des cellules sont sensibles à la disparité spatiale (Burkhalter et Van Essen, 1986). Par contre, un pourcentage élevé des cellules de l'aire MT (70%) et de l'aire MST (93%) sont sensibles à la disparité de position (Maunsell et Van Essen, 1983; Roy *et al.*, 1992).

Des cellules sensibles à la disparité de position ont aussi été retrouvées entre autres chez la grenouille (Gaillard, 1985), le hibou (Pettigrew, 1979; Nieder et Wagner, 2000), l'opossum (Dias *et al.*, 1991) et le mouton (Clark *et al.*, 1976).

En fait, les cellules sensibles à la disparité spatiale se trouvent principalement dans les régions corticales associées à la voie magnocellulaire (la couche 4B de l'aire V1, les larges stries de l'aire V2 et l'aire MT) alors qu'elles sont plus rare dans les régions associées à la voie parvocellulaire (couches 2 et 3 de l'aire V1, les stries étroites de l'aire V2 et l'aire V4) (Cumming et DeAngelis, 2001).

Une étude récente de DeAngelis et Newsome (1999) montre qu'il existe un regroupement en colonne des cellules sensibles à la disparité spatiale. En fait, les

cellules au niveau de l'aire MT semblent se regrouper selon leur sélectivité à la disparité spatiale et cette sélectivité varie légèrement d'une colonne à l'autre formant un continuum allant de l'avant à l'arrière du point de fixation.

Le premier modèle proposé pour expliquer l'encodage de la disparité spatiale par ces détecteurs de disparité est basé sur la position qu'occupent leurs CR sur les rétines. En effet, ce modèle suppose que les CR d'une cellule binoculaire, possèdent la même structure spatio-temporelle et qu'ils sont situés à des positions correspondantes (disparité nulle) ou non-correspondantes (disparité croisée ou non-croisée) sur chaque rétine. Selon ce modèle, les disparités spatiales sont encodées par un mécanisme de disparité de position entre les CR d'une cellule binoculaire (Barlow *et al.*, 1967; Nikara *et al.*, 1968; Joshua et Bishop, 1970; Von der Heydt *et al.*, 1978). Tel qu'illustré à la figure 5a, lorsque les deux yeux fixent un même point (F), les CR occupent des positions correspondantes ou non-correspondantes au niveau de la rétine comme c'est le cas au niveau de l'œil droit. Ainsi, une cellule binoculaire dont la position des CR sur la rétine est parfaitement correspondante préférerait des stimuli projetant des images ayant des positions correspondantes sur la rétine. Par contre, une cellule binoculaire dont la position des CR sur la rétine est non-correspondante préférerait des stimuli projetant des images à des positions non-correspondantes sur la rétine.

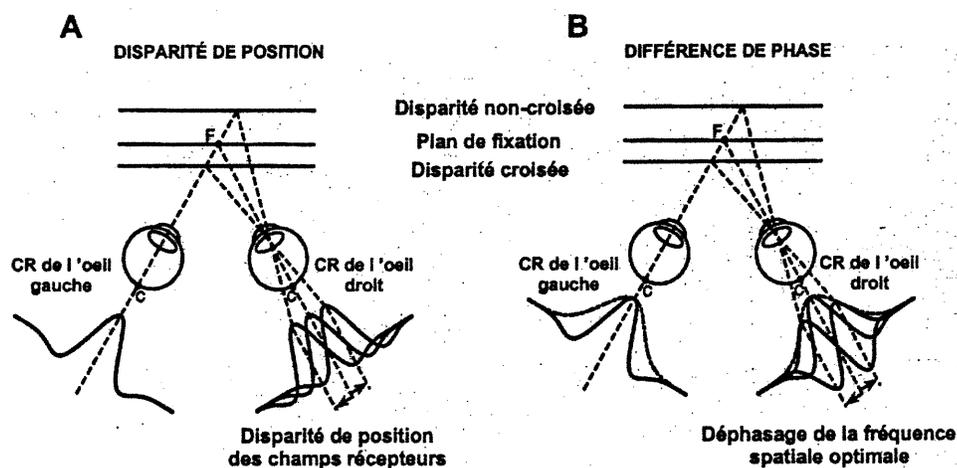


Figure 5 : Schémas illustrant les deux mécanismes d'encodage de la disparité horizontale. Selon le premier modèle (A), la disparité binoculaire serait encodée par un mécanisme de différence de position entre les champs récepteurs de l'œil droit et de l'œil gauche qui possèderaient une organisation spatiale interne identique. Par contre, le deuxième modèle (B) suppose que la position spatiale des champs récepteurs est identique et que l'encodage de la disparité binoculaire se fait grâce à une différence d'organisation spatiale interne entre les deux champs récepteurs (adapté de Anzai *et al.*, 1997).

Un deuxième modèle propose un mécanisme d'encodage de la disparité binoculaire basé sur les études de DeAngelis *et al.* (1991, 1993); il suppose que les zones excitatrices et inhibitrices des CR d'une cellule binoculaire peuvent être décalées l'une par rapport à l'autre. Ainsi, selon ce deuxième modèle, les CR occupent une même position spatiale et les structures internes des CR sont identiques (déphasage nulle) ou disparates (déphasage supérieur à zéro degré) l'une par rapport à l'autre. Selon ce modèle, les CR d'une cellule binoculaire sont situés à des positions

correspondantes sur chacune des rétines et la disparité spatiale est encodée par un mécanisme de disparité de phase (Skottun et Freeman, 1984; Freeman et Ohzawa, 1990). La figure 5b illustre ce modèle; remarquez que la position des deux CR sur la rétine est identique. Cependant, la structure interne du CR de l'œil droit est soit en phase ou déphasée par rapport au CR de l'œil gauche. Ce décalage dans l'organisation interne du CR permettrait à la cellule binoculaire d'encoder les images rétiniennes disparates horizontalement.

La présence de cellules sensibles au déphasage est clairement démontrée dans le cortex visuel V1 du singe (Smith *et al.*, 1997). La majorité (70%) des cellules simples ainsi que 40% des cellules complexes sont sensibles au déphasage et présentent en général des interactions binoculaires de facilitation c'est-à-dire que la réponse binoculaire est plus élevée que la réponse monoculaire dominante sans toutefois excéder la somme des réponses monoculaires. Des cellules sensibles au déphasage sont aussi retrouvées dans les aires 17 (70%), 21a (>70%) et PMLS (74%) du chat. (Ohzawa *et al.*, 1996, 1997; Vickery et Morley, 1999; Mimeault *et al.*, 2001).

Chez le chat, la majorité (95%) des cellules binoculaires de l'aire PMLS sensibles au déphasage montrent des interactions binoculaires de facilitation. Seulement 5% de ces cellules présentent des interactions binoculaires de sommation

c'est-à-dire que la réponse binoculaire est supérieure à la somme des réponses monoculaires (Mimeault *et al.*, 2001).

Les études citées jusqu'ici portent sur les bases neurophysiologiques de la vision stéréoscopique chez le chat normal ayant un contrôle cohérent des mouvements oculaires et une capacité de fixation du regard. Par contre, des études effectuées chez le chat siamois montrent que cette espèce animale présente des troubles de la vision binoculaire causés par le strabisme. Le strabisme chez le chat siamois provoque une réduction importante du nombre de cellules binoculaires : au niveau des aires 17/18, la proportion de cellules binoculaire varie de 0% à 16% selon les études (Hubel et Wiesel, 1971; Cool et Crawford, 1972; Marzi *et al.*, 1976; Marzi *et al.*, 1980; Antonini *et al.*, 1981; Toyama *et al.*, 1991). Elle est aussi très faible dans l'aire 19 (Di Stefano *et al.*, 1984 (<2%); Toyama *et al.*, 1991 (13%)). L'absence comportementale de stéréopsie fine chez le chat siamois est associée à cette baisse drastique du nombre de cellules binoculaires (Dews et Wiesel, 1970; Packwood et Gordon, 1975).

Par contre, au niveau de l'aire PMLS du chat siamois, la proportion de cellules binoculaires est plus importante allant de 55% à 82% selon les études (Marzi *et al.*, 1980; Toyama *et al.*, 1991). Il en est de même au niveau du CS où la proportion de cellules binoculaires varient de 16% à 87% dépendant des études

(Berman et Cynader, 1972; Antonini *et al.*, 1981). Les résultats des études de Bacon *et al.*, (1999, 2001) démontrent que le tiers des cellules de l'aire PMLS du chat siamois sont binoculaires et qu'elles sont en mesure d'encoder la disparité spatiale de position. Effectivement, les quatre types de détecteurs de disparité spatiale (excitateur, inhibiteur, croisée et non-croisée) ont été identifiés. De plus, ces études démontrent que 16% des cellules au niveau du CS du chat siamois sont binoculaires et que les quatre types de détecteurs de disparité spatiale sont présents. La formation de cellules binoculaires au niveau de l'aire PMLS semble être due surtout aux projections acheminées par le corps calleux. Effectivement, chez les chats siamois, suite à la section du corps calleux, les cellules au niveau des aires suprasylviennes perdent leur binocularité (Marzi *et al.*, 1980).

Sensibilité des cellules du collicule supérieur à la disparité spatiale

Peu d'études se sont intéressées à la sensibilité des cellules colliculaires à la disparité spatiale. Berman *et al.* (1975) ont analysé les interactions binoculaires qui surviennent dans le CS du chat. Leurs résultats montrent la présence de cellules dont les profils de réponse correspondent à ceux des DDE décrits par Poggio et Fisher (1977). Les profils de sensibilité des cellules étudiées lors de cette expérience n'indiquent pas la présence de DDI, DDC et DDNC.

Par contre, Dias *et al.* (1991) ont mis en évidence la présence de détecteurs de disparité dans la partie antérieure du CS. Bien que cette espèce animale ait les yeux

placés très latéralement, 66% des cellules du CS sont binoculaires. De plus, Dias *et al.* (1991) démontrent que 19% des cellules sont des DDE; et le profil de réponse de quelques cellules binoculaires s'apparente à celui des DDC. Cependant, cette étude n'a pu mettre en évidence la présence de DDNC et de DDI au niveau du CS.

Par ailleurs, les études de Bacon *et al.* (1998a, 1998b) démontrent que 65% des cellules du CS du chat sont sensibles à la disparité de position et ces études montrent aussi la présence des quatre types de détecteurs sensibles à la disparité de position. Plus précisément, 38% des cellules sont des DDE, 9% sont des DDI, alors que 11% sont des DDC et 7% des DDNC.

Le CS est donc en mesure d'encoder les indices de disparités binoculaires tel que l'ont démontré Berman *et al.* (1975), Dias *et al.* (1991) et Bacon *et al.* (1998a, b). En effet, un nombre important de cellules binoculaires au niveau du CS sont sensibles à la disparité spatiale de position. Par contre, aucune étude n'a vérifié la sensibilité des cellules colliculaires à la disparité spatiale de phase.

HYPOTHÈSE

Le CS est une structure sous-corticale impliquée dans le contrôle des mouvements oculaires de saccade, de poursuite et de vergence ainsi que dans le maintien des yeux sur une cible visuelle (Munoz et Guitton, 1989; Munoz et Guitton, 1991; Munoz et Wurtz, 1993 a, Munoz et Wurtz , 1993 b; Bergeron et Guitton, 1997; Peck et Baro, 1997; Guitton, 1999; Chaturvedi et Van Gisbergen, 1999; Chaturvedi et Van Gisbergen, 2000; Sparks, 2000). Les cellules visuelles du CS reçoivent massivement des projections rétiniennes et corticales provenant surtout des aires 17, 18 et suprasylviennes. Ces afférences rétiniennes et corticales sont organisées de manière rétinotopique (Kanaseki et Sprague, 1974). Les cellules des couches superficielles établissent des contacts synaptiques avec les cellules des couches profondes du CS qui reçoivent aussi des projections corticales provenant des aires associatives extrastriées (Behan et Appel, 1992). Les cellules des couches profondes envoient, entre autres, des projections descendantes vers les noyaux de la formation réticulée et la moelle épinière pour permettre l'initiation des mouvements oculaires (Graham, 1977). En fait, selon les études de Behan et Appel (1992), l'information visuelle provenant des cellules des couches superficielles du CS est nécessaire à l'activation des cellules des couches profondes qu'il est possible de qualifier de cellules sensori-motrices.

Les CR des cellules des couches superficielles du CS sont très vastes mais ceux qui représentent la partie centrale du champ visuel sont généralement petits (Sterling et Wickelgren, 1968; Berman et Cynader, 1972). La majorité (80%) des

cellules dans les couches superficielles du CS du chat normal est binoculaires et ces cellules sont activées de façon optimale par des stimuli mobiles. Elles sont davantage sensibles à la direction du déplacement des stimuli lumineux plutôt qu'à la forme; elles sont essentiellement sensibles aux basses FS (Berman et Cynader, 1972; Bisti et Sireteanu, 1975; Pinter et Harris, 1981). La vitesse de déplacement des stimuli lumineux influence nettement la réponse des cellules du CS et la majorité des cellules préfèrent des stimuli se déplaçant à des vitesses n'excédant pas 40°/s (Waleszczyk *et al.*, 1999). De plus, la réponse des cellules colliculaires a tendance à augmenter lorsque le contraste est élevé (Bisti et Sireteanu, 1975) et les cellules binoculaires du CS sont aussi sensibles à la disparité spatiale de position. (Berman et Cynader, 1975; Bacon *et al.*, 1998).

L'objectif principal de cette expérience est d'évaluer la sensibilité des cellules binoculaires du CS à la disparité spatiale de phase. Le deuxième objectif est de déterminer si les cellules binoculaires du CS sensibles au déphasage se distinguent de la population de cellules du CS sensibles à la disparité de position.

Les études de Ohzawa et Freeman (1996a, 1996b), Vickery et Morley (1999), Mimeault *et al.* (2001) démontrent clairement la présence de cellules sensibles à la disparité spatiale de phase au niveau des aires visuelles 17, 21a et PMLS du chat normal. Le CS reçoit de très nombreuses afférences provenant de ces différentes aires

visuelles (Ohzawa et Freeman, 1986), et plus particulièrement de l'aire PMLS (Harting *et al.*, 1992). Ces afférences corticales confèrent aux cellules colliculaires plusieurs de leurs propriétés spatio-temporelles telle que leur binocularité. En effet, des lésions effectuées au niveau des aires corticales primaires et suprasylvienne privent les cellules colliculaires de leur binocularité (Harting *et al.*, 1992).

Plusieurs études démontrent la présence de cellules sensibles au déphasage dans les aires corticales et plus particulièrement celle de Mimeault *et al.* (2001), qui démontre que 74% des cellules de l'aire PMLS sont sensibles au déphasage, laisse supposer la présence de cellules sensibles au déphasage au niveau du CS puisque ces aires et surtout l'aire PMLS envoient massivement des projections vers le CS (Harting *et al.*, 1992). De plus les cellules du CS, tout comme celles de l'aire PMLS, reçoivent principalement des afférences provenant des cellules ganglionnaires Y (Dreher, 1986; Behan, 1981), base nerveuse principale de la voie magnocellulaire qui véhicule l'information concernant le mouvement des stimuli visuels (Cumming et DeAngelis, 2001).

Ainsi, d'un point de vue anatomique, la présence de cellules sensibles au déphasage au niveau du CS est plausible. Par ailleurs, les considérations fonctionnelles suivantes appuient aussi notre hypothèse. Le CS est impliqué dans le contrôle de mouvements oculaires et du maintien du regard. Les mouvements de vergence ont une composante tridimensionnelle et les cellules des couches

superficielles du CS doivent être en mesure d'encoder les indices de disparité spatiale afin de permettre via les cellules colliculaires des couches profondes, l'initiation des mouvements oculaires appropriés dans un plan tridimensionnel.

L'étude de Bacon *et al.* (1998) démontre que près des deux tiers des cellules du CS sont sensibles à la disparité de position. Ces cellules sont principalement (38%) des détecteurs de disparité de type excitateur. Elles permettent donc d'encoder la disparité binoculaire autour du point de fixation. Par ailleurs nous émettons l'hypothèse que les cellules du CS bénéficient d'un mécanisme permettant d'encoder les indices de disparités plus localement, au niveau de l'objet même. La différence entre la structure interne des CR (mécanisme de disparité de phase) permettrait cette analyse plus fine nécessaire pour maintenir le regard sur l'objet et ainsi permettre la perception de la solidité de l'objet grâce à l'activité des cellules corticales.

Bien qu'une vision normale permettent de positionner les yeux afin que les points correspondants des images rétiniennes soient fusionnés, les mouvements oculaires ne sont jamais parfaitement corrélés, ce qui crée constamment une variation de la disparité binoculaire. La vision stéréoscopique n'en est pas pour autant affectée. En effet, le système visuel tolère un certain niveau d'erreurs qui surviennent lors des mouvements de convergence, de divergence et lors des glissements oculaires. Effectivement, les yeux peuvent diverger jusqu'à 8° avant que la perception de

stéréogramme devienne diplopie (Julesz, 1971). Cependant, la présence d'un mécanisme permettant d'encoder la disparité spatiale locale peut être nécessaire afin de corriger les erreurs de fixation du regard dû au glissement des yeux. La sensibilité des cellules des couches superficielles du CS à la disparité de phase permettrait d'assurer des mouvements oculaires de vergence appropriés et ainsi corriger ce perpétuel glissement oculaire afin d'éviter qu'il devienne trop important et nuise à la vision stéréoscopique.

D'autre part, compte tenu que 81% des cellules de l'aire PMLS sont sensibles aux deux types de disparité spatiale (position et phase), nous nous attendons à retrouver la même proportion de cellules sensibles à la disparité de position et de phase au niveau du CS. Cependant, l'interprétation de ce phénomène demeure ambigu : une cellule peut-elle bénéficier de deux mécanismes distincts (phase et position) pour encoder la disparité spatiale ou au contraire ces deux mécanismes ne correspondraient-ils pas en réalité à un même mécanisme? Ce point de vue sera davantage développé lors de la discussion à la lumière des résultats obtenus.

MÉTHODOLOGIE

Sujets

Cette expérience porte sur un groupe de 10 chats adultes, pesant entre 3-4 kg. Ceux-ci n'ont été soumis à aucune autre expérience de laboratoire. Les manipulations expérimentales ont été effectuées selon les normes du Conseil Canadien de la Protection des Animaux et les protocoles ont été autorisés par le comité institutionnel de la protection des animaux de l'Université de Montréal.

Préparation animale et entretien des fonctions vitales

Avant la chirurgie, l'animal reçoit une injection intramusculaire d'atropine 1% (Atro-sol, 0,2 mg/kg) afin de limiter les sécrétion bronchiques et salivaires et pour produire une mydriase. L'induction anesthésique est ensuite effectuée par vaporisation en circuit ouvert d'un mélange de protoxyde d'azote (N_2O :70%), d'oxygène (O_2 :30%) et de fluothane (5% du volume total). Lorsque l'animal est anesthésié, un tube endotrachéal enduit de chlorhydrate de xylocaïne (2%) est introduit dans la trachée. L'animal est ventilé artificiellement grâce à une pompe respiratoire (Harvard, modèle 665). Par la suite, le mélange de gaz anesthésiques est ramené aux proportions suivantes : N_2O (70%), O_2 (30%) et fluothane (1-2% du volume total). La teneur en gaz carbonique (CO_2) expiré est mesurée par un analyseur de CO_2 (Beckman, modèle 880). Tout au long de l'expérience, celui-ci est maintenu constant ($\approx 4\%$) par l'ajustement du volume (20-30cc) et de la fréquence (15-20 inspirations/min) de la pompe respiratoire (systole/dyastole : 50/50). Tout au cours de

la chirurgie pré-expérimentale, une solution de dextrose (5%) et de lactate Ringer est administrée à l'animal par voie intra-veineuse (5.6 ml/h) afin de maintenir l'hydratation et la pression sanguine.

Le chat est placé en décubitus ventral dans un appareil stéréotaxique (David Kopf, modèle 1730) modifié afin d'éviter toute pression sur les globes oculaires et l'obstruction du champs visuel. La peau du crâne est rasée, désinfectée et incisée longitudinalement. Les différents plans musculaires sont disséqués et une trépanation est pratiquée au dessus du CS (A-P : 0-4 mm, L : 1-5 mm; d'après l'atlas de Reinoso-Suarez, 1961). La dure-mère est incisée et repliée sans endommager le cortex et les vaisseaux sanguins. L'électrode d'enregistrement est ensuite abaissée au niveau du mésencéphale, dans la partie antérieure du CS. Enfin, le cortex est recouvert d'agar (4%) afin de diminuer les pulsations corticales et la déshydratation des tissus.

Par la suite, le taux de fluothane est graduellement abaissé jusqu'à un niveau de 0,5% afin de maintenir l'animal anesthésié pendant toute la durée de l'expérience. Les points de contacts et les plaies sont infusés périodiquement (2-3 h) avec un analgésique local (xylocaïne 2%). Après une période d'environ une heure de stabilisation des fonctions vitales et du niveau d'anesthésie, l'animal est rendu hypotonique afin d'éviter les mouvements oculaires. L'hypotonie générale est maintenue par injection intraveineuse (5,6 ml/h) d'agents paralysants (flaxedil, 200mg et tubocurarine 20 mg) dissous dans 30 ml d'une solution de dextrose (5%) et

de lactate ringier. L'état physiologique de l'animal est vérifié tout au long de l'expérimentation. La température corporelle est maintenue constante (37°-38° C) grâce à un coussin chauffant hydraulique incorporé dans un système de contrôle rétroactif. Le taux de CO₂ expiré, l'ECG et l'EEG sont sous observation constante pendant toute la durée de l'expérience.

Qualité optique des yeux et position des areae centrales

Les membranes nictitantes sont rétractées par application topique de néosynéphrine (0,1%). Des lentilles cornéennes neutres munies d'une pupille artificielle (diamètre : 3mm) sont apposées à la surface des yeux afin d'éviter la déshydratation de la cornée et l'éblouissement. La position des areae centrales est déterminée selon la méthode de Fernald et Chase (1971) qui consiste à projeter les taches aveugles sur un écran tangentiel situé à 57 cm du point nodal des yeux de l'animal à l'aide d'un ophtalmoscope réversible. Le centre des areae centrales est estimé à 7,5° sous le centre des taches aveugles et à 16° dans le plan médian (Bishop *et al.*, 1962). L'évaluation rétinoscopique de chacun des yeux indique si la dioptrie doit être corrigée.

Enregistrement de l'activité unitaire

Les microélectrodes utilisées, pour capter l'activité unitaire extracellulaire, sont fabriquées de micropipettes de verre (diamètre à la pointe : 2-5 µm) formées à

l'aide d'un étireur (David Kopf, modèle 700). La pointe est façonnée afin d'obtenir une impédance de 3 à 6 M Ω mesurée à 1000 Hz. La micropipette est remplie d'une solution de chlorure de sodium (NaCl, 3M) et un fil de tungstène, relié à un système d'amplification à haute impédance (bande passante de 300Hz à 30 KHz), est inséré à l'intérieur. L'électrode d'enregistrement est abaissée dans le CS (A-P :4,5mm, L : 2,5mm, profondeur : 15mm) à l'aide d'un microdescendeur hydraulique jusqu'à ce qu'une réponse unitaire, isolée du bruit de fond, soit captée. Les potentiels d'actions sont amplifiés (10000X) et transformés en impulsions rectangulaires par un déclencheur de Schmitt (amplitude : 1 volt, durée : 1ms). Ces signaux électriques sont transmis à un moniteur audio (Grass, modèle AM-8), à un oscilloscope à quatre voies (Tektronix, modèle 5111 A) et à un micro-ordinateur (PC 486).

Protocoles expérimentaux

Lorsque l'activité d'une cellule visuelle du CS est isolée, le CR de chaque œil est délimité et précisément cartographié sur un écran tangentiel, situé à 57 cm du point nodal de l'œil de l'animal. Les limites et la grandeur de chaque CR permettent de déterminer leurs positions par rapport à l'area centralis. L'organisation spatiale des CR est déterminée au moyen d'une barre noire qui se déplace sur un fond clair ou d'une barre lumineuse qui se déplace sur un fond sombre. Selon les critères du Hubel et Wiesel (1962, 1965), les CR du CS possèdent une organisation spatiale complexe (C) ou hypercomplexe de type complexe (Ch). Les paramètres de stimulation

(longueur, largeur, orientation et direction) optimaux sont déterminés afin de provoquer la meilleure réponse cellulaire au niveau des CR. Le degré de binocularité des CR est estimé, dans un premier temps, en écoutant et en comparant l'intensité des réponses cellulaires évoquées lors de la présentation séparée du stimulus préférentiel à chacun des deux yeux.

Une courbe de syntonisation aux FS est dressée en stimulant monoculairement l'œil dominant. Les stimuli utilisés sont des FS sinusoïdales (0.01 à 3 c./deg.; variant par pas de 0,25 octaves) dont le contraste (30-80%) demeure constant. Les stimuli sont générés avec un logiciel Pixx (version 2.05) fonctionnant sur un ordinateur (Mac G3) relié à un projecteur (Mitsubishi, modèle LVP-X100A). Les stimuli visuels sont projetés sur un écran tangentiel situé à 57 cm du point nodal de l'œil de l'animal. La résolution de l'image est de 11.9 pixels/deg. et le balayage est à 75 Hz. La plage de stimulation visuelle a une luminance moyenne de 40 cd/m² et sa surface peut être ajustée de façon à ce que le taux de réponse cellulaire soit maximal.

Chaque FS est présentée cinq fois d'une manière pseudo-aléatoire, celle-ci dérive dans la direction optimale à une FT constante (2 Hz à 4 Hz). Chaque essai comprend (1) la présentation d'une plage uniforme (FS : 0; contraste 0%) pendant 1000 ms ce qui permet d'enregistrer le niveau de base de la réponse cellulaire, puis (2) le contraste du stimulus est augmenté graduellement (durée : 500 ms) jusqu'à un niveau de contraste désiré (30-80%) pour éviter l'apparition d'une réponse phasique

et finalement (3) la réponse cellulaire est enregistrée durant la présentation du stimulus optimal (durée: 1000 ms). Entre chaque essai, un intervalle temporel de 10 s ou 15 s est établi afin d'éviter les effets d'habituation et les effets consécutifs de la stimulation visuelle (Ohzawa *et al.*, 1985). Ce protocole permet entre autre de classer les CR selon la présence ou l'absence de modulation de la réponse cellulaire. La FO ainsi que l'étendue de la bande passante de la courbe de syntonisation sont déterminées. La FO est définie comme étant la FS amenant le plus haut taux de réponse pour les cellules C et Ch. L'étendue de la bande passante, c'est-à-dire la sélectivité de la cellule aux FS est calculée à la mi-hauteur de la réponse maximale pour chacune des courbes de syntonisation aux FS d'une cellule binoculaire.

Le protocole suivant permet de déterminer le profil de sensibilité et de sélectivité des cellules du CS au déphasage. Il consiste à présenter de manière dichoptique la FO de l'œil dominant. Lors de cette stimulation simultanée des deux CR, tous les paramètres des stimuli (la FO, la FT, le contraste) ainsi que les conditions de présentation (durée de présentation, nombre d'essai, intervalle inter-essai) sont identiques dans les deux CR. Cependant, le réseau de FS de l'œil dominant est déphasé par rapport au réseau de FS présenté dans l'œil non-dominant. Afin de dresser une courbe de sensibilité à la phase, 16 conditions de déphasage sont testées cinq fois chacune (0 deg. à 337 deg., par pas de 22.5 deg.) de manière pseudo-aléatoire. Pour chaque condition, la courbe de sensibilité au déphasage est dressée

en calculant l'élévation du taux de réponse pour chacun des angles de phase en y soustrayant le niveau de base.

Le dernier protocole permet de déterminer le profil des cellules du CS à la disparité de position. Pour ce, un système de stimulation par banc d'optique est utilisé. Ce système optique projette deux fentes lumineuses sur un écran tangentiel situé à 57 cm du point nodal de l'œil de l'animal. Les dimensions des fentes lumineuses sont ajustées de manière à obtenir une réponse cellulaire maximale. La direction optimale des déplacements des stimuli est la même que celle utilisée dans le protocole précédent. La vitesse de stimulation varie entre 1°/s. et 20°/s. Les fentes lumineuses sont positionnées à des distances équivalentes du centre de chaque CR et leur parcours est de 20°. Lorsque les deux fentes débutent leur déplacement en même temps, le centre des CR est stimulé simultanément et la disparité spatiale est nulle. Par contre, lorsqu'un délai est introduit entre le départ de chacune des fentes lumineuses, celles-ci stimulent en tous temps des régions non-correspondantes des CR. Ces délais créent soit des disparités croisées ou non-croisées. Les différentes disparités spatiales testées varient de +4° (croisée) à -4° (non-croisée) par pas de 0.5° ou 1°. La courbe de sensibilité est dressée en calculant l'élévation du taux de réponse. Le niveau de base est soustrait de la réponse obtenue lors de la stimulation. Chaque condition est testé 5 fois et l'évaluation des différentes disparités se fait de manière

pseudo aléatoire. Un intervalle de 10 s. entre chaque essai évite l'habituation de la cellule.

Histologie

À la fin de la séance d'enregistrement, le chat est profondément anesthésié (N₂O :O₂, 70 :30; fluothane 5% du volume total); puis perfusé avec une solution saline (NaCl, 0,9%) et fixé avec une solution de formaline (4%). Le cerveau est extrait de la boîte crânienne, congelé (-20°C) et sectionné (épaisseur :40 µm) dans le plan coronal. Une coupe sur trois est retenue et soumise à une coloration au crésyl-violet. Les sites d'enregistrements dans les couches superficielles du CS peuvent ainsi être vérifiés.

ANALYSE DES RÉSULTATS

Le but principal de cette expérience est de déterminer la sensibilité des cellules du CS du chat à la disparité spatiale de phase. Les courbes de sensibilité aux FS ont été dressées pour 91 cellules. Parmi elles, deux n'ont pas été soumises aux protocoles de disparité spatiale. Une première cellule n'a pas maintenu un niveau de réponse suffisamment robuste permettant de compléter les protocoles. La seconde ne présentait pas de FO. Le profil de réponse au déphasage de 89 cellules des couches superficielles du CS a donc été évalué. De plus, la sensibilité à la disparité de position de 24 d'entre elles a aussi été étudiée.

Dominance oculaire

Les cellules enregistrées sont classées en fonction de leur dominance oculaire, dans sept catégories, selon les critères de Hubel et Wiesel (1962). Pour ce faire, un index de dominance oculaire est calculé à partir des réponses cellulaires controlatérale (C) et ipsilatérale (I) obtenues lors de la présentation monoculaire de la FO. La classe 1 comprend les cellules dont les réponses, exclusivement monoculaires, surviennent seulement lors de la stimulation de l'œil controlatéral et la classe 7 comprend les cellules dont les réponses, exclusivement monoculaires, surviennent seulement lors de la stimulation de l'œil ipsilatéral. La formule utilisée pour classer les cellules binoculaires dans leurs classes respectives est la suivante : $(I/(I+C))*100$ et le classement est fait selon le barème suivant : classe 2 :1-21%, classe 3 :21-40%, classe 4 :41-61%, classe 5 :61-80% et classe 6 :81 à 99%.

La figure 6 présente la distribution de la DO des 89 cellules étudiées. Toutes ces cellules, enregistrées dans le CS, sont binoculaires et plusieurs (41,6%) sont dominées également par les deux yeux (classe 4). La majorité des cellules (51,7%) répondent à la stimulation des deux yeux mais avec un biais important en faveur de l'œil controlatéral (classe 2 et 3). Cependant, très peu de cellules (6,7%) sont dominées par l'œil ipsilatéral (classe 5). La distribution de la DO s'étend donc sur seulement quatre des sept classes.

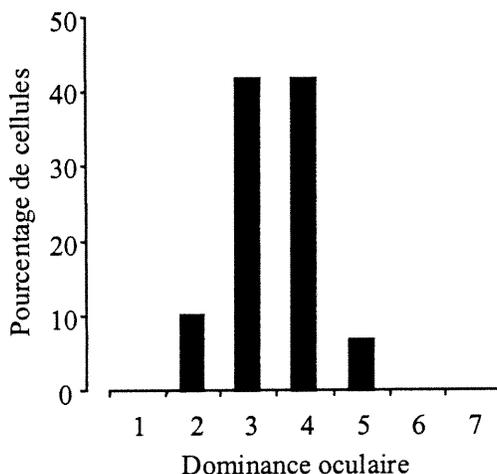


Figure 6 : Distribution de la dominance oculaire de 89 cellules enregistrées dans le collicule supérieur du chat.

Classification des champs récepteurs

Les CR des cellules étudiées lors de cette expérience sont situés dans la partie centrale ($\approx 10^\circ$) du champ visuel controlatéral. La classification des CR est faite selon leur organisation spatiale. Le CR d'une cellule colliculaire possède une région centrale activatrice dite complexe (C) s'il est formé de zones excitatrices et de zones

inhibitrices qui se chevauchent. Par ailleurs, il est possible que les régions activatrices de certains CR complexes soient flanquées d'une ou plusieurs zones inhibitrices. Ces zones inhibitrices sont orthogonales à l'orientation préférée du CR et limitent l'étendue de la zone activatrice; ainsi, l'élongation du stimulus optimal entraîne une diminution marquée du taux de réponse de la cellule. Ces CR ont une organisation dite hypercomplexe de type complexe (Ch). Donc, en l'absence de zone inhibitrice orthogonale, le CR est classé C et si une ou plusieurs zones inhibitrices bordent la région centrale activatrice, le CR est classé Ch. Tel qu'illustré à la figure 7, presque toutes les cellules enregistrées (93%) possèdent des CR dont l'organisation spatiale est de type Ch. Seulement 7% des CR ont une organisation C.

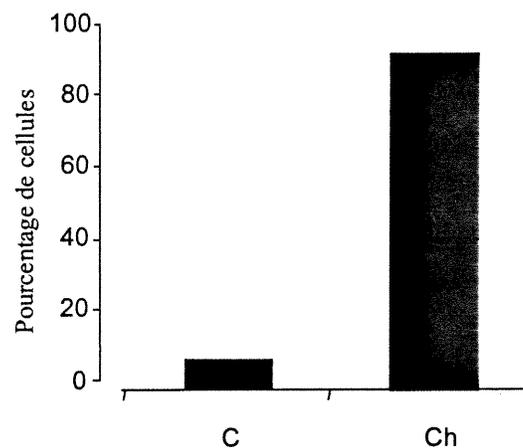


Figure 7 : Pourcentage de cellules (n = 89) ayant des champs récepteurs possédant une organisation complexe (C) ou hypercomplexe de type complexe (Ch), dans le collicule supérieur du chat.

Sensibilité des cellules colliculaires aux fréquences spatiales

Afin de déterminer le niveau de syntonisation des cellules colliculaires aux FS, les CR ipsilatéraux et controlatéraux des cellules sont stimulés indépendamment à l'aide de FS modulées sinusoïdalement. Les FS utilisées varient entre 0,01 c./deg. et 3 c./deg. par saut de 0,25 octave. La FT et le niveau de contraste sont maintenus constants. Ce test a permis de dresser la courbe de syntonisation aux FS de 89 cellules. Seulement les courbes de syntonisation des cellules soumises aux trois protocoles de l'expérience ont été retenues.

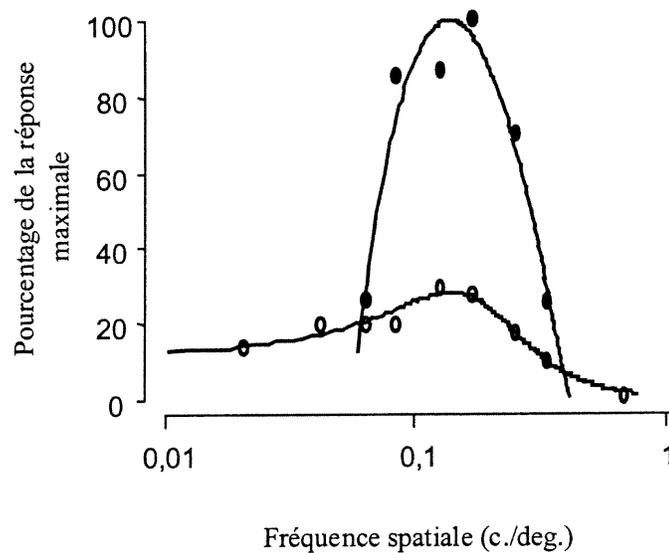


Figure 8: Courbes de syntonisation aux fréquences spatiales de l'œil ipsilatéral (O) et de l'œil controlatéral (●) de la cellule 045.

La figure 8 présente les courbes de syntonisation aux FS de l'œil ipsilatéral et de l'œil controlatéral de la cellule 045 qui possède une DO de classe 3 et un CR de type C. Les courbes de syntonisation de l'œil dominant et de l'œil non-dominant sont de type passe-bande. En effet, la réponse maximale de l'œil controlatéral est atteinte lors de la présentation d'une FS de 0,12 c./deg. et la réponse cellulaire de part et d'autre de cette FS s'atténue brusquement. Le niveau de réponse cellulaire lors de la stimulation de l'œil ipsilatéral est beaucoup plus bas mais demeure optimal lors de la présentation de la même FS (0,12 c./deg.). Bien que la réponse cellulaire lors de la stimulation de l'œil ipsilatéral à l'aide de FS plus élevées présente une diminution graduelle, celle-ci ne diminue que très peu lors de la stimulation avec de basses FS. La plupart (80%) des courbes de syntonisation aux FS de l'œil dominant des cellules du CS sont de type passe-bande c'est-à-dire que leur taux de réponse est maximum à une FS spécifique et il s'atténue lorsque le stimulus s'écartent de cette FS optimale.

Cependant, le profil des courbes de syntonisation aux FS de l'œil dominant de 20% des cellules (18/89) est de type passe-bas. Presque toutes ces cellules (17/18), présentent un profil de réponse qui a une légère diminution lors de la présentation de basses FS. Il a donc été possible de déterminer pour chacune de ces cellules, une FS pour laquelle le taux de réponse est optimal. La courbe de syntonisation de la cellule 010 (DO : 5, CR : C), présentée à la figure 9a montre un profil de réponse de type passe-bas pour lequel il est possible de déterminer sans ambiguïté la fréquence spatiale pour laquelle le taux de réponse de la cellule est maximal.

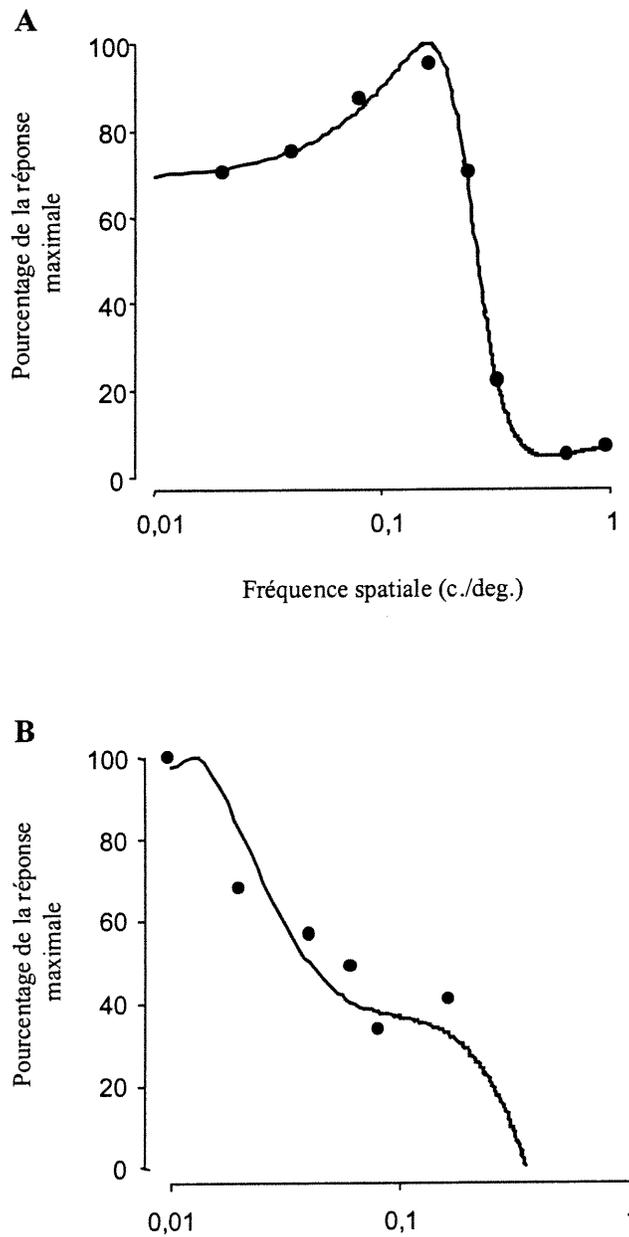


Figure 9 : Courbes de syntonisation aux fréquences spatiales de l'œil dominant de deux cellules. La courbe de syntonisation de type passe-bas de la cellule 010 (A) présente une légère diminution de la réponse cellulaire lors de la stimulation avec de basses fréquences spatiales alors que la courbe de syntonisation de type passe-bas de la cellule 072 (B) n'en présente aucune.

La courbe de syntonisation de l'œil dominant de la cellule 072 (DO : 2, CR: C), illustrée à la figure 9b, présente aussi un profil de réponse de type passe-bas. Contrairement à la cellule 010 (figure 9a) le taux de réponse de la cellule 072 ne diminue pas lors de la présentation de basses FS. Ce profil de réponse de type passe-bas ne permet pas d'identifier le taux de réponse optimal et la FS s'y rattachant. Cette cellule est la seule à présenter ce type de profil de réponse et elle n'a pas été soumise au protocole sur le déphasage.

Fréquence spatiale optimale

Au cours de cette étude, la FO a été déterminée pour 89 cellules. La FO correspond à la fréquence spatiale à laquelle la cellule est excitée de manière optimale. Ainsi, la FO de l'œil dominant de la cellule 045 présentée à la figure 8 est de 0,12 c./deg et celle de la cellule 010 présentée à la figure 9a est 0,16 c./deg.

La figure 10a présente la distribution des FO des cellules (n = 89) du CS stimulées à partir de l'œil dominant. Cette figure montre que 4,5% des cellules du CS possèdent une FO $\leq 0,03$ c./deg. Par contre, 33,7% des cellules possèdent une FO se situant entre 0,04 et 0,06 c./deg. et pour 47,2% des cellules, la FO se situe entre 0,07 et 0,12 c./deg. Seulement 14,6% des cellules enregistrées possèdent une FO se situant entre 0,13 c./deg. et 0,24 c./deg. Cette distribution démontre qu'en somme, les cellules du CS sont sensibles à de faibles FS. En fait, la FO des cellules colliculaires

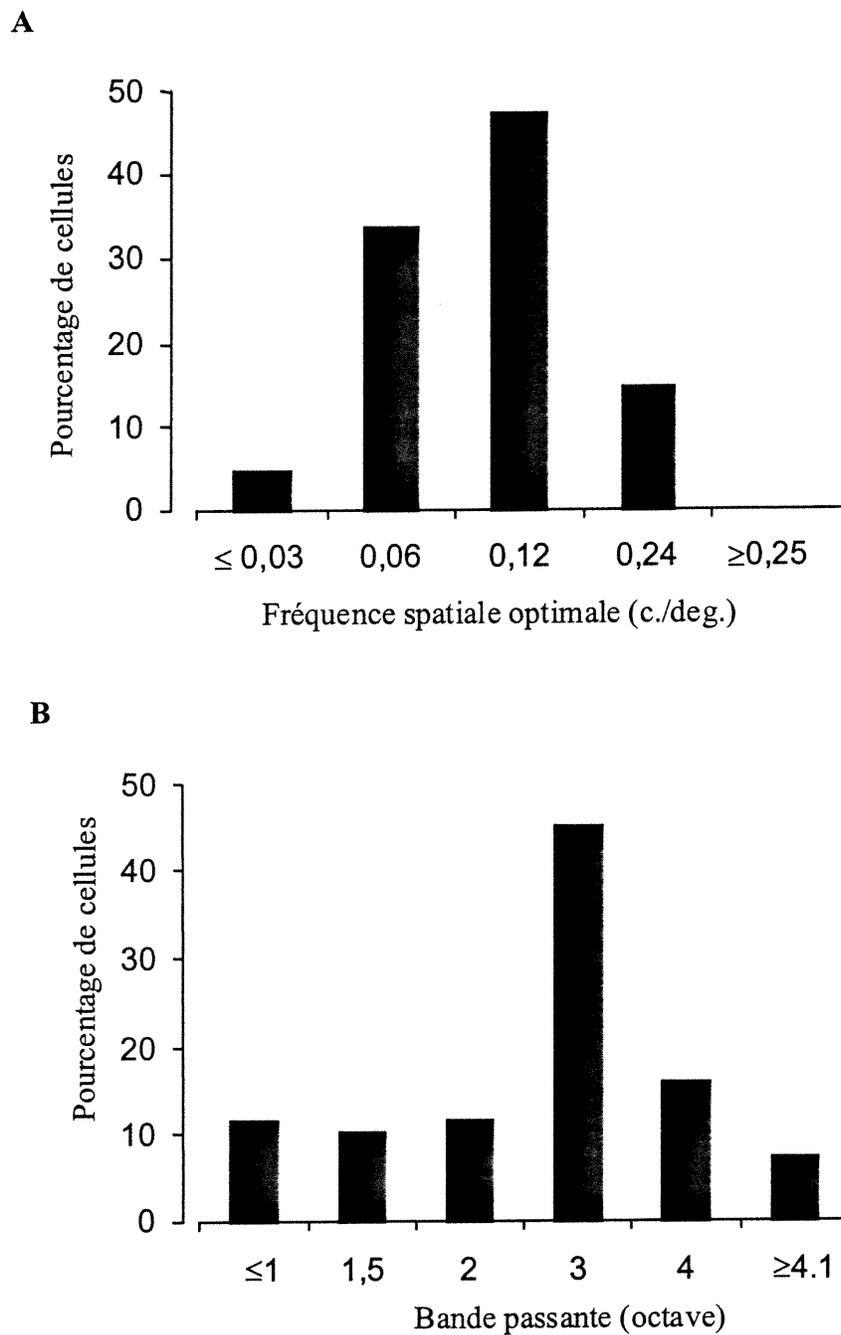


Figure 10 : Distribution de la fréquence spatiale optimale de l'œil dominant de 89 cellules enregistrées dans le collicule supérieur du chat (A) et distribution de la bande passante aux fréquences spatiales de 72 cellules de type passe bande enregistrées dans le collicule supérieur du chat (B).

enregistrées varie de 0,02 c./deg. à 0,24 c./deg. et la FO moyenne est faible et se situe à 0,09 c./deg. ($\sigma = 0,05$ c./deg.).

Bande-passante de syntonisation aux fréquences spatiales

La bande passante est une mesure de la sélectivité de la courbe de syntonisation aux FS. En fait, elle est un indice de la qualité du filtre spatial de la cellule. Celle-ci est calculée à la demi-hauteur de l'amplitude maximale ($\text{Log}(\text{FS max.} / \text{FS min.}) / \text{Log } 2$). Étant donné que les cellules 010 et 072 (figure 9) sont de type passe-bas, il est impossible d'obtenir une mesure de l'étendue de la courbe à la demi-hauteur de l'amplitude maximal. Effectivement, leurs taux de réponse cellulaire aux basses FS ne diminuent pas suffisamment. La bande-passante a donc été évaluée pour les cellules dont les courbes de syntonisation sont de type passe-bande ($n = 72$). Un exemple typique est présenté à la figure 8. La bande passante aux FS de l'œil dominant de la cellule 045 est de 2,83 octaves.

La figure 10b présente la distribution de la bande passante des courbes de syntonisation aux FS de l'œil dominant des 72 cellules de type passe-bande enregistrées dans le CS. Cette figure montre que 11,3% des cellules ont une bande passante très étroite aux FS (≤ 1 octave). De plus, 21,2% des cellules ont une bande passante se situant entre 1,1 octaves et 2 octaves. Par contre, un pourcentage élevé (45%) de cellules ont une bande passante relativement large se situant entre 2,1

octaves et 3 octaves. De plus, un pourcentage non négligeable de cellules sont peu sélectives aux FS; en effet 15.5% des cellules enregistrées montrent une bande passante très large se situant entre 3,1 octaves et 4 octaves et même 7% présentent une bande passante ≥ 4.1 octaves. Les bandes passantes sont donc pour la plupart assez larges. Ainsi la sélectivité aux FS des cellules colliculaires est très variable allant de très sélective (0.28 octaves) à une absence quasi complète de sélectivité (4.9 octaves). Cette sélectivité aux FS se situe en moyenne à 2.35 octaves ($\sigma = 0.99$ octaves).

Profils de réponses aux déphasages et interactions binoculaires

Après avoir déterminé les caractéristiques spatiales des CR des cellules du CS, nous avons évalué la sensibilité de ces cellules au déphasage de la FO. Lors de ce protocole, la FO de l'œil dominant est présentée de manière dichoptique dans le CR ipsilatéral et controlatéral de la cellule puis elle est déphasée dans le CR de l'œil dominant par rapport à celle présentée dans le CR de l'œil non-dominant. La FO est déphasée de 0 deg. à 337 deg. par paliers de 22.5 deg.

Les figures 11 et 12 présentent trois patrons de réponses au déphasage de la FO des cellules enregistrées dans le CS. Le premier patron est illustré aux figures 11a et 11b. La cellule 045 (figure 11a) répond de manière optimale lorsque l'angle de déphasage entre les FO (0.12 c./deg.) présentées dans chaque œil est de 202 deg. Aux

autres angles de déphasage, la réponse cellulaire s'atténue graduellement et atteint son plus bas niveau à un angle de déphasage de 67 deg. La réponse minimale binoculaire est légèrement plus basse que la réponse monoculaire non-dominante (ipsilatérale) obtenue lors de la présentation monoculaire de la FO. Les réponses de cette cellule aux angles de déphasage allant de 202 deg. à 292 deg. se situent au-delà de la meilleure réponse monoculaire (controlatérale) mais n'excède pas la somme des réponses monoculaires; ce type d'interaction binoculaire est donc qualifié de sommative.

La cellule 090 présentée à la figure 11b montre aussi une interaction binoculaire sommative. Contrairement à la cellule précédente, celle-ci répond de manière optimale à un angle de déphasage de la FO (0.08 c./deg.) de 292 deg. Pour les angles de déphasages allant de 270 deg. à 22 deg., les réponses à la stimulation binoculaire sont supérieures à la meilleure réponse monoculaire (controlatérale) mais n'excède pas la somme des réponses monoculaires. Le taux de réponse aux angles de déphasage situés entre 45 deg. et 267 deg. oscille autour de la réponse ipsilatérale obtenue lors de la stimulation monoculaire.

Le second patron de réponse des cellules du CS est illustré par la cellule 053 (figure 11c) et la cellule 030 (figure 11d). Tout d'abord, le taux de réponse maximal de la cellule 053 est atteint à un angle de déphasage de la FO (0.12 c./deg) de 180 deg. Cette cellule présente une interaction binoculaire de facilitation lors du

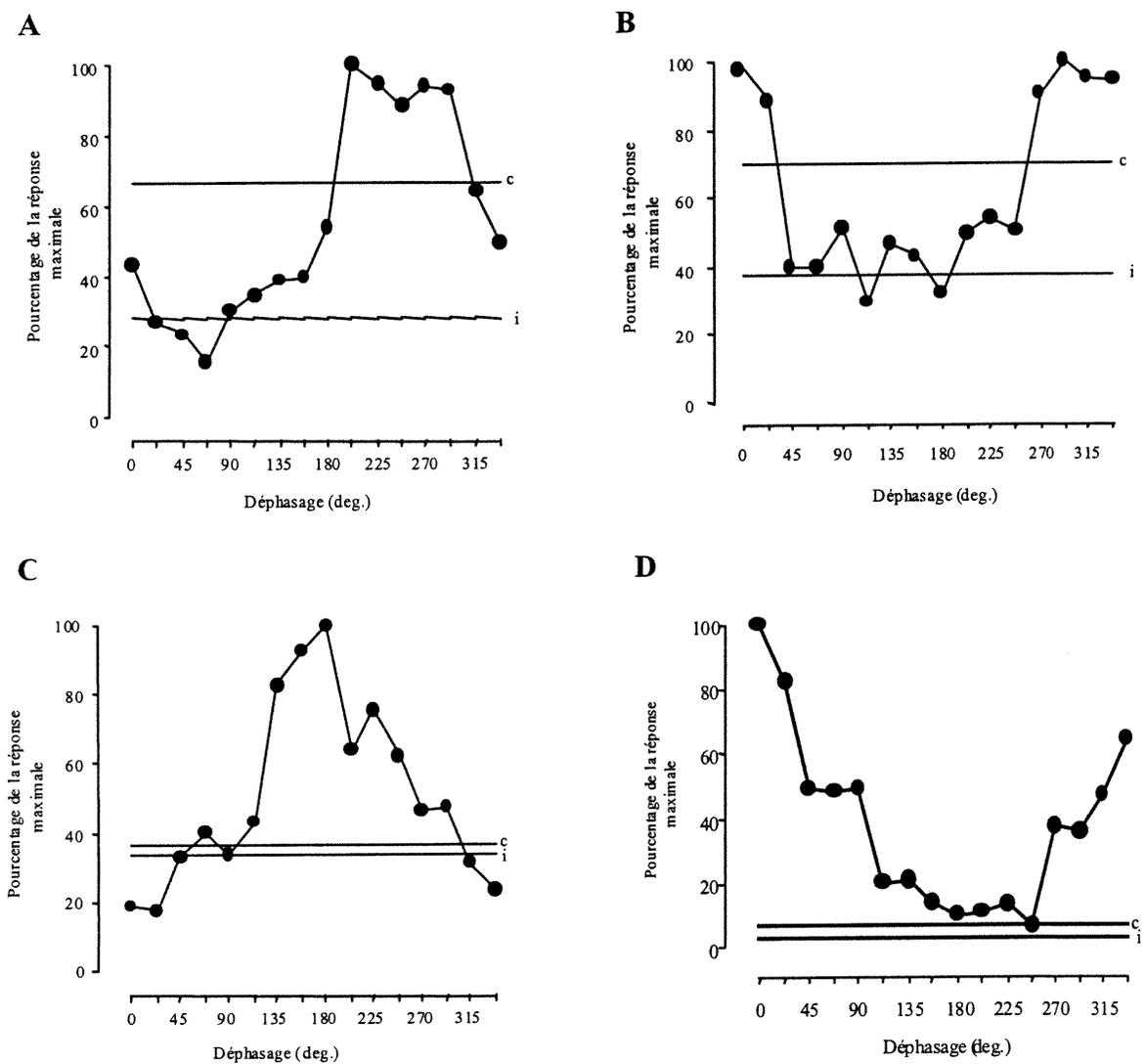


Figure 11 : Profils de réponses au déphasage de la fréquence spatiale optimale de quatre cellules du collicule supérieur. Les cellules 045 (A) et 090 (B) présentent des interactions binoculaires sommatives tandis que les cellule 053 (C) et 030 (D) présentent des interactions binoculaires facilitatrices.(c : champs récepteur controlatéral, i : champs récepteur ipsilatéral)

déphasage de la FO car la réponse optimale excède la somme des réponses monoculaires controlatérale et ipsilatérale. De part et d'autre de la réponse optimale, le taux de réponse diminue graduellement et devient inférieur au taux de réponse monoculaire non-dominant (ipsilatéral) aux angles de déphasage allant de 315 deg. à 22 deg. Les réponses minimales sont atteintes à des angles de déphasage de 0 à 22 deg.

Pour sa part, la cellule 030 (figure 11d) présente une interaction binoculaire de facilitation très marquée lors du déphasage de la FO. Le taux de réponses binoculaires de cette cellule oscille autour de la réponse monoculaire dominante (controlatérale) lors des différents déphasages sauf aux angles de déphasages allant de 270 deg. à 135 deg. où la réponse cellulaire est nettement supérieure à la somme des réponses monoculaires controlatérale et ipsilatérale. La réponse optimale est atteinte lorsque l'angle de déphasage de la FO (0.16 c./deg.) est nul.

Le troisième type de profil de réponse au déphasage de la FO est illustré à la figure 12. Ce profil est très différent de ceux observés précédemment; en effet, les réponses binoculaires au déphasage sont variables et se situent autour de la réponse monoculaire dominante (controlatérale) obtenue lors de la présentation monoculaire de la FO (0.04 c./deg.). Le profil de réponse de cette cellule n'est pas modulé en fonction des différents angles de déphasage comme c'est le cas pour les quatre

cellules présentées à la figure 11. En fait, ce type de cellule montre une insensibilité aux différents déphasages de la FO.

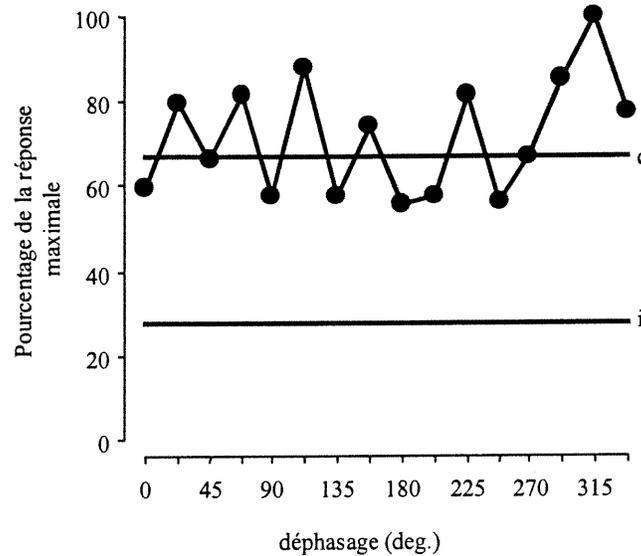


Figure 12 : Profil de réponse au déphasage de la fréquence spatiale optimale de la cellule 013 enregistrée dans le collicule supérieur. Cette cellule montre une insensibilité au déphasage.

Tableau 1

Pourcentage de cellules (n = 89) du collicule supérieur montrant différents types d'interactions binoculaires lors du déphasage de la fréquence spatiale optimale.

| Types d'interactions binoculaires | Pourcentage de cellules |
|-----------------------------------|-------------------------|
| Facilitation | 58.4 |
| Sommation | 5.6 |
| Insensible | 36 |

Le tableau 1 montre que 64% des cellules (57/89) enregistrées dans le CS démontrent des interactions binoculaires au déphasage. La majorité (58.4%) des cellules montrent des interactions binoculaires facilitatrices alors que seulement 5.6% des cellules montrent des interactions binoculaires sommatives. Par contre, plus du tiers (36%) des cellules colliculaires sont insensibles au déphasage de la FO.

Un index de l'amplitude de la modulation des réponses cellulaires aux différents angles de déphasage a été calculé en utilisant la formule suivante: $((\text{réponse max.} - \text{réponse min.}) / \text{réponse max.} + \text{réponse min.}) * 100$. Selon cet index, une modulation de 100% correspond à une cellule qui répond de manière optimale à un angle de déphasage et qui montre une occlusion totale de sa réponse à un autre angle de déphasage. Une cellule qui possède un index de modulation supérieur ou égale à 30% est considérée sensible au déphasage de la FO et celles dont l'index de modulation est inférieur à 30% sont classées insensibles au déphasage de la FO (Hammond, 1991). Ainsi, lorsque le profil de la réponse cellulaire au déphasage de la FO est modulé en fonction des angles de déphasage mais que l'amplitude de la modulation n'est pas supérieure à 30%, la cellule est classée insensible au déphasage.

Les cellules 045, 053 et 030 présentées à la figure 11 a, c et d, montrent respectivement des index de modulation de 73.3%, 77.9% et 87.2%. Elles sont donc très sensibles à un angle spécifique de déphasage de la FO. Par contre, la cellule 090

présentée à la figure 11 b montre un index de modulation un peu moins important (54.4%).

Le tableau 2 présente la distribution des 57 cellules du CS sensibles au déphasage, selon leur index de modulation. Aucune des cellules dont la réponse est modulée au déphasage de la FO est classée insensible au déphasage de la FO; en effet, tous les index de modulation sont $\geq 30\%$. Par ailleurs, le niveau de modulation est faible pour 12.3% des cellules du CS dont l'index de modulation se situe entre 30 et 50%. Par contre, pour 33.3% des cellules, la modulation est nettement plus importante et elle se situe entre 51 et 70%. Le tableau 2 montre aussi que près de la moitié (49.1%) des cellules du CS possèdent un index de modulation élevé se situant entre 71% et 90%. Il faut aussi noter que 5.3% des cellules montrent un profil très modulé lors du déphasage de la FO; en effet, leur index de modulation au déphasage est supérieur à 91%.

Tableau 2
 Pourcentage de cellules (n = 57) du collicule supérieur sensibles au déphasage et l'index de modulation de leurs réponses au déphasage de la fréquence spatiale optimale.

| Index de modulation | Pourcentage de cellules |
|---------------------|-------------------------|
| < 30% | 0 |
| 30% - 50% | 12.3 |
| 51% - 70% | 33.3 |
| 71%-90% | 49.1 |
| ≥ 91% | 5.3 |

Après avoir déterminé l'amplitude de la modulation des réponses au déphasage de la FO, nous avons évalué l'étendue de la sensibilité des cellules du CS au déphasage de la FO. Pour ce faire, nous avons calculé la bande passante de la courbe de sensibilité au déphasage, à la demi hauteur de la réponse maximale. Cette valeur correspond donc à la sélectivité au déphasage de la cellule. Ainsi, les cellules 045 et 053 présentées à la figure 11 a et 11 c possèdent respectivement des bandes passantes relativement étroites soit de 161.38 deg. et 155.79 deg. Par contre, les bandes passantes des cellules 090 et 030 (figure 11 b et d) sont beaucoup plus larges. En effet, elle sont respectivement de 202.03 deg. et 228.44 deg.

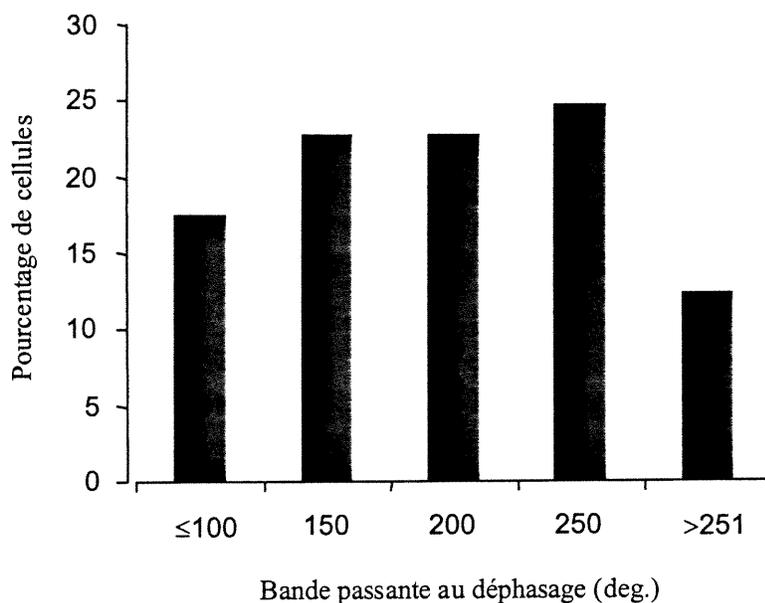


Figure 13: Distribution de la bande passante au déphasage des courbes de sensibilité au déphasage de 57 cellules du collicule supérieur sensibles au déphasage.

La figure 13 montre la distribution des bandes passantes des courbes de sensibilité au déphasage de 57 cellules enregistrées dans le CS. L'étendue de déphasage de la FO que peut encoder la cellule est en général assez large (moyenne = 171.7 deg.; $\sigma = 63.9$). Bien que 17.5 % des cellules ont une bande passante étroite (≤ 100 deg.), 22.8 % des cellules ont une bande passante qui se situe entre 101 deg. et 150 deg. et également 22.8 % des cellules ont une bande passante qui se situe entre 151 deg. et 200 deg. ce qui témoigne d'une certaine sélectivité au déphasage de la FO. Par ailleurs, un peu plus que le tiers des cellules présentent une faible sélectivité au déphasage de la FO. En effet, 24.6 % des cellules ont une bande passante qui se

situé entre 200 et 250 deg. et 12.3 % des cellules ont une bande passante qui est \geq 251 deg.

Nous avons tenté de vérifier si la sélectivité des cellules du CS au déphasage de la FO est reliée à la dominance oculaire de la cellule. La figure 14 montre la distribution des cellules sensibles et insensibles au déphasage selon leur dominance oculaire. Comme le montre cette figure, une proportion importante des cellules sensibles (41%) et insensibles (40.6%) au déphasage sont dominées également par les deux yeux (classe 4) tandis que 50.2% des cellules sensibles au déphasage et 56.3% des cellules insensibles au déphasage sont dominées par les deux yeux avec un biais pour l'œil controlatéral (classe 2 et 3). Seulement 8.6% des cellules sensibles au déphasage et 3.1% des cellules insensibles au déphasage sont dominées davantage par l'œil ipsilatéral (classe 5). Ces deux distributions ne sont pas significativement différentes ($\chi^2 = 3.1$; $p > 0.05$). Les cellules au niveau du CS sont donc principalement dominées également par les deux yeux peu importe qu'elles soient sensibles ou insensibles au déphasage de la FO.

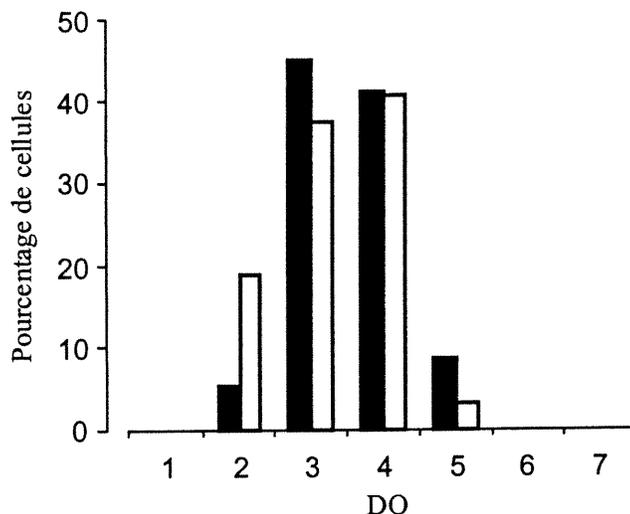


Figure 14: Distribution de la dominance oculaire des cellules ($n = 57$) sensibles (■) et des cellules ($n = 32$) insensibles (□) au déphasage dans le collicule supérieur.

La figure 15 présente la distribution des angles de déphasage pour lesquels les réponses cellulaires sont optimales. Veuillez noter que certains angles de déphasage sont regroupés. Par exemple, en terme d'angle absolu, un déphasage de 22 deg. équivaut à un déphasage de 337 deg. Il en va de même pour les déphasages de 45 deg. et 315 deg., 67 deg. et 292 deg., 90 deg. et 270 deg., 112 deg et 247 deg., 135 deg. et 225 deg. ainsi que 157 deg. et 202 deg. La figure 15 montre que les cellules du CS répondent optimalement à des déphasages qui sont généralement nuls ou faibles. En effet, 15.8 % des cellules préfèrent une absence (0 deg.) de déphasage de la FO dans les deux CR. De même, 15.8 % des cellules répondent optimalement lorsque le déphasage absolu de la FO dans les deux CR est très faible (22 deg.). Près du quart

des cellules préfèrent des déphasages absolus de 45 deg. (12.3 %) et de 67 deg. (12.3 %). Par ailleurs, une proportion importante de cellules (15.8 %) répondent de manière optimale lorsque le déphasage absolu de la FO dans les deux CR est de 90 deg. Peu de cellules (7%) préfèrent un déphasage absolu de la FO de 112 deg. De plus, un nombre restreint de cellules (3.5 %) préfèrent un déphasage absolu de 135 deg. Enfin, seulement 10.5 % et 7 % des cellules répondent de manière optimale lorsque le déphasage absolu de la FO dans les deux CR est grand soit respectivement de 157 deg. et 180 deg.

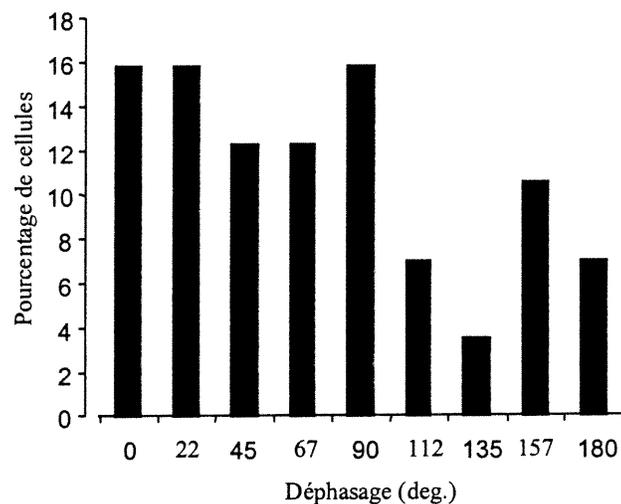


Figure 15 : Distribution de l'angle absolu de déphasage optimal des cellules (n = 57) du collicule supérieur sensibles au déphasage.

Lors de la stimulation dichoptique des CR d'une cellule binoculaire à l'aide de FS en phase (degré de déphasage nul), les FS occupent le même espace dans les deux CR (ipsilatéral et controlatéral). Lorsqu'un des réseaux de FS est déphasé dans un CR par rapport à l'autre CR, la position spatiale des FS dans les deux CR n'est plus la même car le déphasage d'une onde sinusoïdale crée un déplacement spatial des FS. Pour une basse FS, un déphasage de 90 deg. implique un déplacement spatial plus grand que pour une FS élevée (voir figure 16). Par exemple, lorsqu'une FS de 0.1 c./deg est déphasée de 90 deg., le déplacement spatial de la FS dans les CR est de 2.5 deg. Par contre, si une FS plus élevée (1 c./deg.) est déphasée de 90deg., le déplacement spatial de la FS dans les CR sera plus petit (0.25 deg.). Ainsi, pour un même angle de déphasage, le déplacement spatial est plus ou moins grand selon la FS.

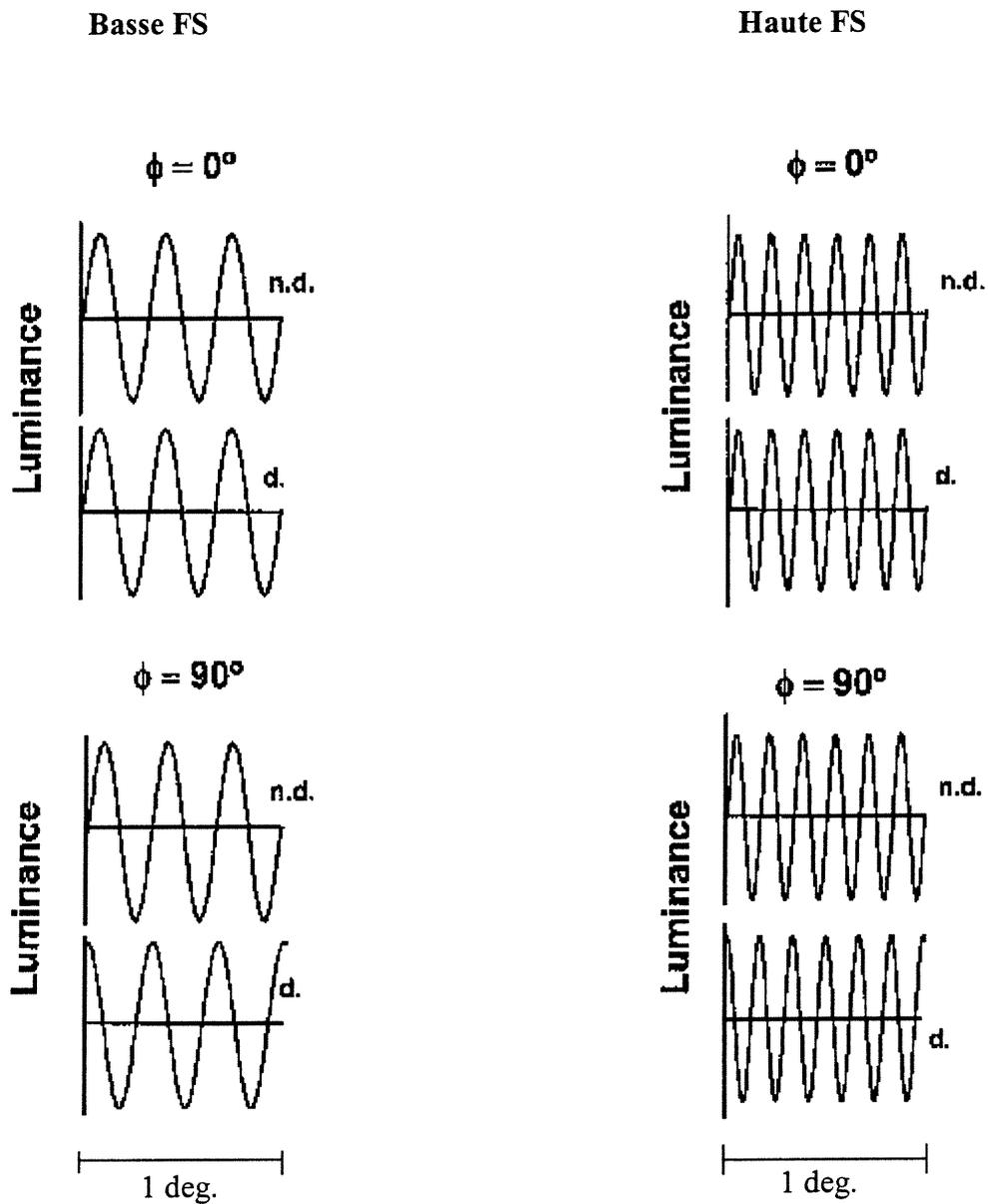


Figure 16 : Schéma illustrant le déplacement spatial de deux fréquences spatiales lors d'un déphasage interoculaire de 90 deg. Pour un même angle de déphasage, le déplacement spatial est nettement plus petit lorsque la fréquence spatiale est plus élevée.

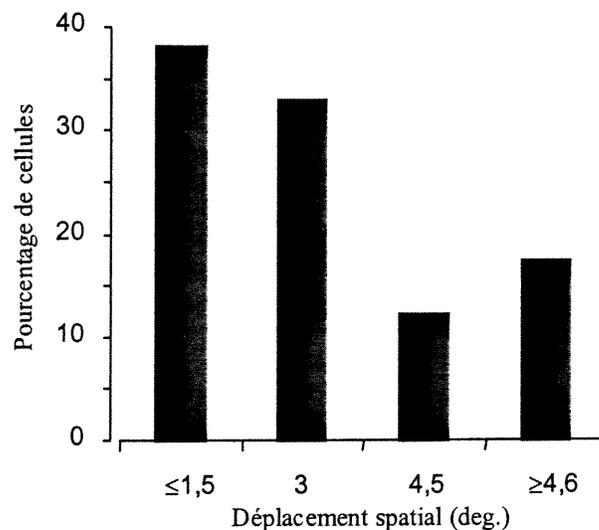


Figure 17 : Distribution du déplacement spatial optimal des cellules du collicule supérieur sensibles au déphasage (n = 57).

La figure 17 montre le pourcentage de cellules du CS encodant différents niveaux de déplacements spatiaux générés lors du déphasage de la FO. Parmi les cellules sensibles au déphasage enregistrées dans le CS, une proportion importante (37.9%) ont des CR qui encodent, lors du déphasage de la FO, des petits déplacements spatiaux (≤ 1.5 deg.) et quelques unes d'entre elles (9/22) répondent optimalement lorsque la FO occupe exactement la même position dans les deux CR (0 deg. de déplacement spatial). Presque autant de cellules (32.8%) ont des CR qui encodent des déplacements spatiaux se situant entre 1.6 deg. et 3 deg. Par ailleurs, 29.3 % des cellules sont en mesure d'encoder des déplacements spatiaux très larges

soit au-delà de 3.1 deg. La moyenne des déplacements spatiaux encodés par les cellules du CS est 2.75 deg., le plus grand déplacement spatial encodé étant 7.7 deg.

Puisque pour un même angle de déphasage, le déplacement spatial varie selon la FS (voir figure 16), nous avons tenté de vérifier si les cellules qui ont une basse FO encodent des déplacements spatiaux plus larges que les cellules qui ont une FO plus élevée. Le graphique présenté à la figure 18 met en relation la FO de l'œil dominant et le déplacement spatial encodé par les CR. D'après nos résultats, il n'y a pas de relation significative entre ces deux variables ($r = 0.31$, $p > 0.05$). En effet, un déplacement spatial nul (0 deg.) peut être encodé par une cellule dont la FO est très basse (0.04c./deg.) ou relativement élevé (0.24c./deg.). Les déplacements spatiaux d'environ 3 deg. sont encodés par des cellules dont la FO varie entre 0.05 c./deg. et 0.12 c./deg. Par ailleurs, les déplacements spatiaux plus large (> 4deg.) sont encodés par des cellules dont la FO est généralement plus basse mais cette tendance n'est pas assez marquée pour être significative.

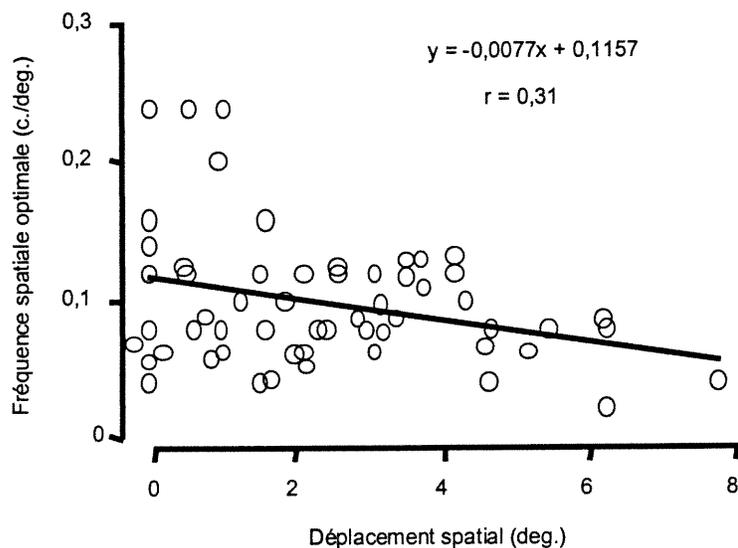


Figure 18: Relation entre la fréquence spatiale optimale et le déplacement spatial encodé par les cellules du collicule supérieur sensibles au déphasage (n = 57).

Sélectivité à la disparité de position

Parmi les 89 cellules du CS enregistrées et testées à la phase, 24 ont été soumises à une évaluation de leur sensibilité à la disparité de position. Lors de cette évaluation, les CR de la cellule sont stimulés à l'aide de barres lumineuses dont les dimensions sont ajustées optimalement pour chaque cellule. Les barres lumineuses se déplacent dans la direction préférentielle à une vitesse constante optimale. Les régions correspondantes des CR sont stimulées simultanément puis un délai temporel est introduit au départ des stimuli ce qui permet de créer des disparités de position croisées et non-croisées.

La figure 19 montre quatre profils de réponses cellulaires à la disparité de position et à la disparité de phase. Le premier profil illustré à la figure 19A montre

que la cellule 074 répond de manière optimale aux disparités de position croisées, allant de -4deg. à -2deg. et le taux de réponse est nettement supérieur lors de la stimulation monoculaire de chaque oeil. Par contre, la réponse de cette cellule diminue drastiquement dès que la disparité de position se rapproche de zéro (disparité nulle) et elle demeure très faible aux différentes disparités de position non-croisées (0.5deg. à 4deg.). Ce profil de réponse est typique de celui des DDC. Cette même cellule est aussi sensible au déphasage de la FO (figure 19 B). L'amplitude de la modulation de la réponse au déphasage de la FO (0.04 c./deg.) est très élevée (97%). Le profil de réponse au déphasage présente une interaction binoculaire facilitatrice et la réponse maximale est atteinte lorsque l'angle de déphasage est de 22 deg. Aux autres angles de déphasage, la réponse s'atténue graduellement et se retrouve au niveau ou légèrement au-dessous du niveau des réponses lors de la stimulation monoculaire de l'œil ipsilatéral et de l'œil controlatéral.

Le deuxième profil illustré à la figure 19 C montre que la cellule 073 possède un profil de réponse à la disparité de position inverse. En effet, la réponse binoculaire est maximale lorsque la cellule est stimulée avec des disparités de position non-croisées allant de 1.5deg. à 4deg. , alors que la réponse de cette cellule diminue brusquement lorsqu'elle est stimulée avec des fentes lumineuse ayant des disparités de position presque nulle. Puis la réponse cellulaire demeure faible et en-dessous du niveau des réponses monoculaires lorsque la disparité de position est croisée (-0.5deg. à -4deg.). Ce profil de réponse correspond à celui des DDNC.

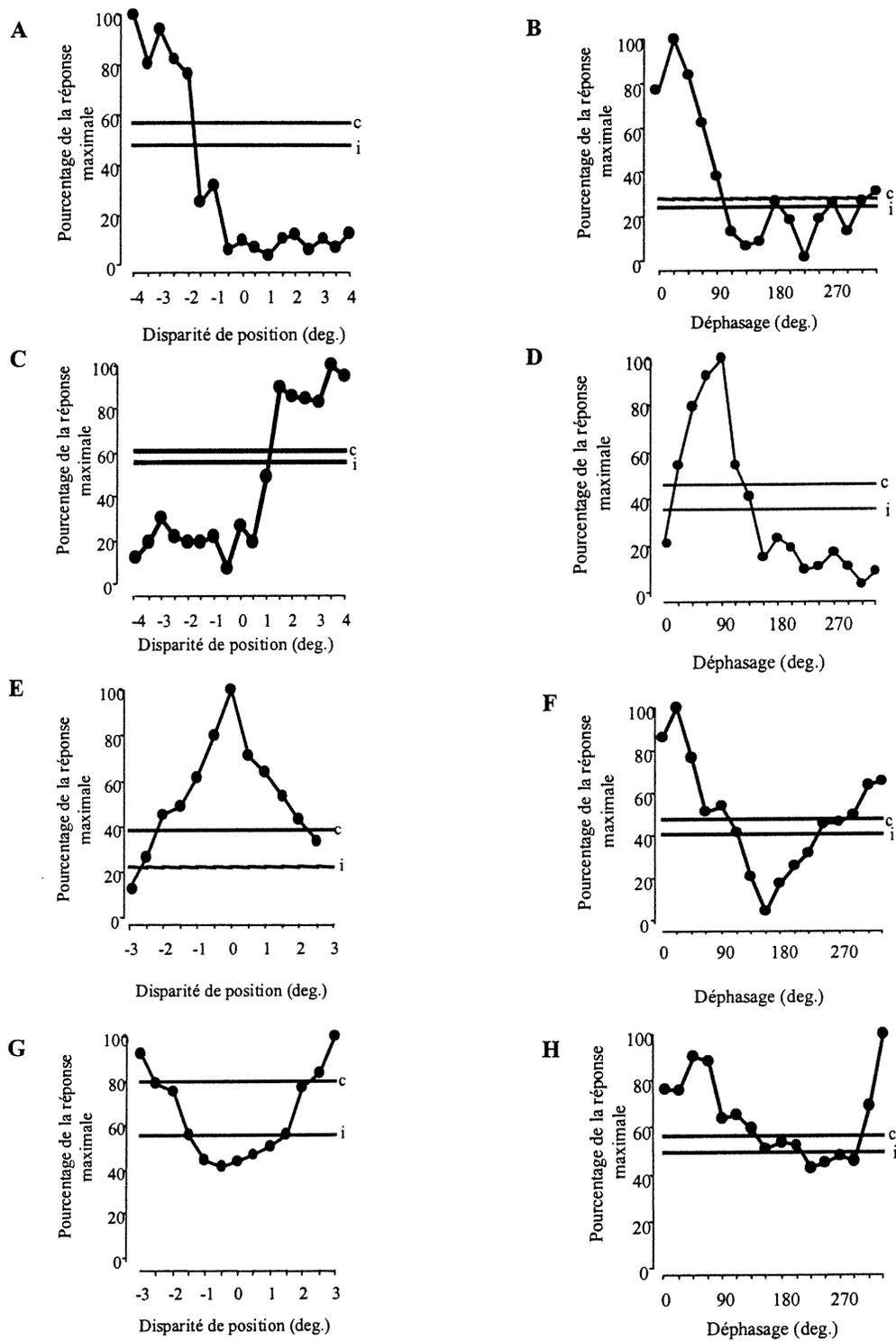


Figure 19 : Profils de réponse de quatre cellules (A et B : 074, C et D : 073, E et F : 067, G et H : 087) du collicule supérieur obtenus lors de la stimulation à différentes disparités de position et de phase.

La cellule 073 (figure 19 D) est aussi sensible au déphasage de la FO (0.24 c./deg.). Elle démontre un profil de réponse au déphasage modulé dont l'amplitude est très élevée (93%). De plus, elle présente une interaction binoculaire facilitatrice. L'angle de déphasage optimale est 90 deg. et la réponse binoculaire de part et d'autre de cet angle de déphasage diminue et se retrouve sous les réponses lors de la stimulation monoculaire de l'œil ipsilatéral et de l'œil controlatéral.

Un troisième profil de réponse à la disparité de position est présenté à la figure 19 E. La cellule 067 répond de manière optimale lorsque la disparité de position entre les deux stimuli est presque nulle. Puis, la réponse cellulaire diminue graduellement lorsque les CR sont stimulés avec des stimuli ayant des disparités croisées ou non-croisée. Les cellules présentant ce type de réponse sont des DDE. Le profil de sensibilité de la cellule 067 (figure 19 F) est aussi modulé au déphasage (index de modulation = 79 %) et il présente une interaction binoculaire facilitatrice. Cette cellule répond optimalement lorsque l'angle de déphasage de la FO (0.06 c./deg.) est de 22 deg. Aux autres degrés de déphasage, la réponse de la cellule diminue graduellement et devient plus faible que la réponse monoculaire non-dominante (ipsilatéral).

Enfin, le quatrième profil de réponse à la position est présenté à la figure 19 G. Contrairement à la cellule 067, la réponse de la cellule 087 augmente lorsque les CR sont stimulés avec des disparités de position croisées ou non-croisée. Lorsque la

disparité de position entre les stimuli se rapproche de zéro (disparité nulle), la réponse de la cellule diminue en dessous de la moins bonne réponse monoculaire. Ce profil de réponse est typique de celui des DDI. De plus, la cellule 087 (figure 19 H) démontre une sensibilité au déphasage. Le profil de réponse au déphasage de la FO (0.02 c./deg.) est modulé (index de modulation = 47%) et présente une interaction binoculaire facilitatrice. Le déphasage optimal de cette cellule est de 347 deg. Aux autres angles de déphasage, le taux de réponse diminue légèrement et se retrouve au niveau des réponses monoculaires ipsilatérale et controlatérale.

Les trois quart des cellules (75%) testées avec des disparités de position présentent des profils de sensibilités similaires à ceux présentés à la figure 19. Le tableau 3 présente les proportions des DDE (12/24), DDI (2/24), DDC (1/24) et DDNC (3/24), retrouvés parmi les 24 cellules qui ont été soumise à ce protocole. Par contre, le profil de réponse à la disparité de position de certaines cellules (25 %), dont celui de la cellule 075 (figure 20 A), ne correspondent à aucun type de profil de sensibilité. Ces cellules sont donc classées insensibles à la disparité de position.

Tableau 3
Proportion des détecteurs de disparité de position excitateurs, inhibiteurs ainsi que des détecteurs de disparité croisées et non-croisées au niveau du CS du chat.

| Profil de réponse | Pourcentage de cellules |
|--------------------------|--------------------------------|
| Excitateur | 50 |
| Inhibiteur | 8.3 |
| Croisé | 4.2 |
| Non-croisé | 12.5 |
| Insensible | 25 |

Parmi les 24 cellules testées avec les protocoles de disparité de position et de phase, 5/24 sont sensibles seulement au déphasage et également 5/24 sont sensibles seulement à la disparité de position. Les cellules 075 (figure 20 a et b) et 068 (figure 20 c et d) font partie de ces distributions. En effet, la cellule 075 est insensible à la disparité de position (figure 20a) alors que cette même cellule est modulée au déphasage de la FO et présente une interaction binoculaire facilitatrice (figure 20b). Par contre, le profil de réponse de la cellule 068 correspond à celui d'un DDE (figure 20c). En effet, cette cellule répond de manière optimale lorsque la disparité de position est nulle. Par contre, la cellule 068 est insensible au déphasage de la FO (figure 20d).

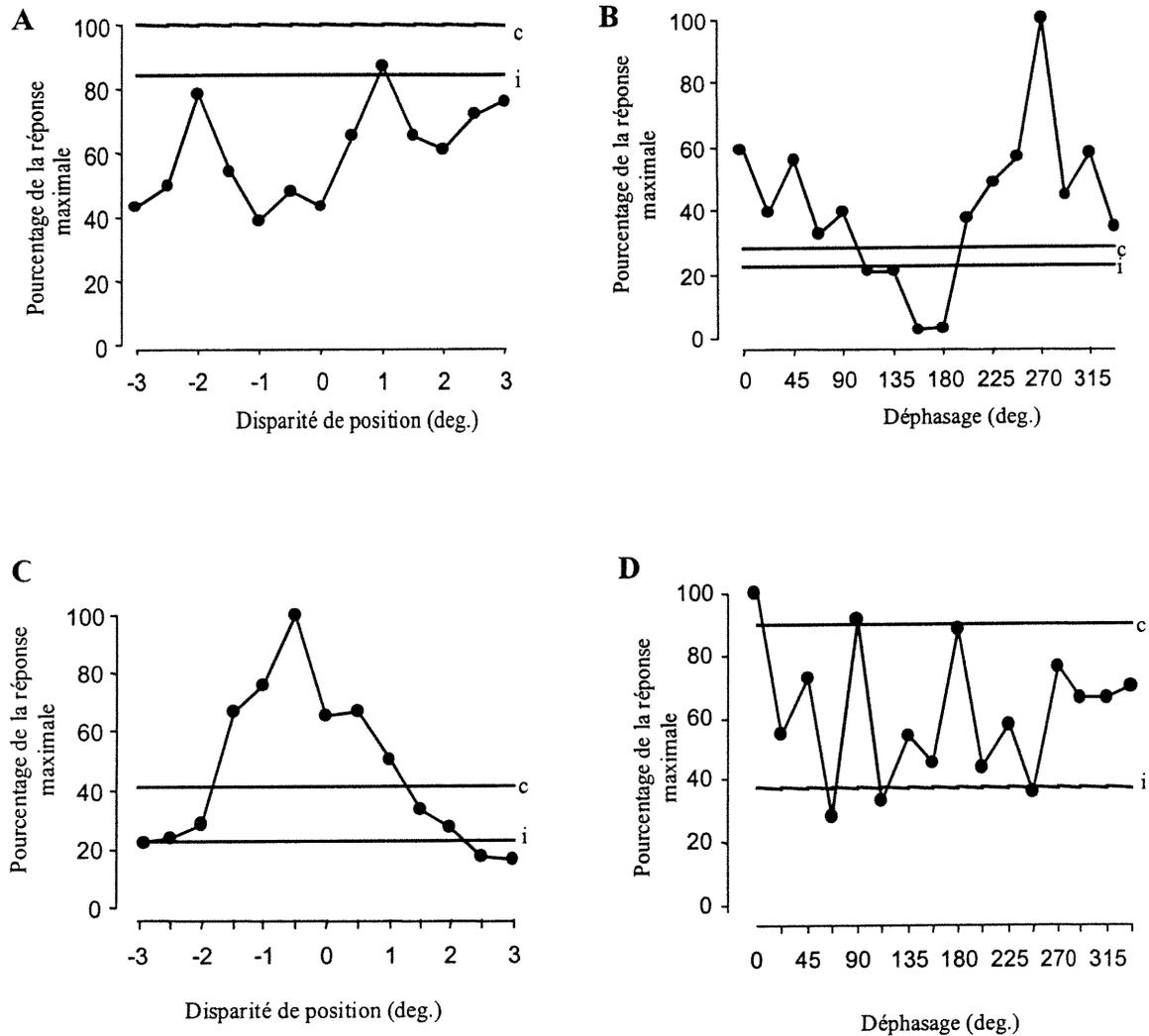


Figure 20 : Profils de réponse à la disparité de position et de phase de deux cellules. La cellule 075 est insensible à la disparité de position (A) et présente une interaction binoculaire facilitatrice au déphasage (B). Par contre, la cellule 068 est sensible à la disparité de position (C) et est insensible (D) au déphasage de la fréquence spatiale optimale.

D'autre part, la majorité des cellules enregistrées dans le CS (13/24) démontrent des profils de sensibilité aux deux types de disparité. Les cellules 074, 073, 067 et 087 présentées à la figure 19 sont des exemples typiques de cellules sensibles à la fois à la disparité de position et de phase. Seulement une cellule (1/24) est insensible aux deux types de disparité spatiale. Le tableau 4 présente ces proportions des cellules sensibles à la disparité de phase et/ou de position.

Tableau 4
Proportion des cellules du collicule supérieur sensibles à la disparité de phase et/ou de position.

| Sensibilité | Pourcentage de cellules |
|--------------------|--------------------------------|
| Phase | 20.8 |
| Position | 20.8 |
| Phase et position | 54.2 |
| Insensible | 4.2 |

DISCUSSION

L'objectif principal à l'origine de cette expérience est d'évaluer la sensibilité des cellules du CS du chat au déphasage de la FO. De plus, compte tenu de la proportion importante de cellules sensibles à la fois à la disparité de position et de phase au niveau de l'aire PMLS, une aire qui envoie des projections massives vers le CS, le deuxième objectif de cette expérience est de vérifier la présence de cellules colliculaires sensibles aux deux types de disparités spatiales.

Dominance oculaire

Les cellules du CS étudiées au cours de cette étude répondent toutes à des stimulations visuelles binoculaires et la distribution de leur dominance oculaire est semblable à celles rapportées dans des études précédentes (Wickelgren et Sterling, 1969; Berman et Cynader, 1972). Par contre, les résultats de Bacon *et al.* (1998) montrent que les cellules dominées par l'œil controlatéral sont moins nombreuses que dans la présente étude. À l'inverse, celles qui sont dominées par l'œil ipsilatéral sont plus nombreuses. Les résultats de la présente étude montrent qu'il y a presque autant de cellules ayant une DO de classe 3 et de classe 4 et très peu de cellule présentent une DO de classe 5. Cependant, le nombre de cellules enregistrées dans la présente étude est deux fois moindre que celui de l'étude de Bacon *et al.* (1998). L'évaluation de la DO des cellules du CS à partir d'un plus grand échantillon eut certainement révélé une distribution plus conforme à celles des études précédentes.

Par ailleurs, la distribution de la DO des cellules du CS de cette expérience est en partie similaire à celle des cellules de l'aire PMLS. En effet, Bacon *et al.* (2000) rapporte que les cellules binoculaires sont principalement dominées également par les deux yeux et qu'une proportion importante des cellules est dominée par l'œil controlatéral. Cependant, plus de cellules au niveau de l'aire PMLS sont dominées par l'œil ipsilatéral. Dans le même ordre d'idée, les résultats de Mimeault *et al.* (2001) montrent sensiblement la même distribution : les cellules dominées par l'œil controlatéral étant un peu plus nombreuses.

Types de champs récepteurs

Les CR des cellules du CS étudiés lors de cette expérience possèdent presque tous une organisation de type Ch. Seulement quelques cellules possèdent des CR dont l'organisation est de type C. D'ailleurs, ces résultats correspondent à ceux de Sterling et Wilkelgren (1969) qui rapportent que 90% des CR des cellules colliculaires possèdent une organisation de type Ch. Cependant, la proportion (93%) de cellule ayant un CR de type Ch est légèrement supérieure à celle rapportée (71%-83%) par d'autres études (Dreher et Hoffmann, 1973; Pinter et Harris, 1981; Bacon *et al.*, 1998).

Profils de sensibilité aux fréquences spatiales

Bien que l'objectif de cette expérience n'est pas d'évaluer la sensibilité des cellules du CS aux FS, nous avons tout de même procédé à l'analyse des courbes de

syntonisation aux FS dressées afin de déterminer la FO. Toutes les cellules enregistrées lors de cette expérience répondent aux FS. La plupart des courbes de syntonisation de l'œil dominant sont de type passe-bande et quelques unes sont de type passe-bas. Peu d'études se sont penchées sur la sensibilité des cellules du CS aux FS; Bisti et Sireteanu (1976) rapportent que 65% des cellules colliculaires du chat sont sensibles aux FS. De même, Pinter et Harris (1981) rapportent que 59% des cellules du CS sont sensibles aux FS. Par ailleurs, ces deux études ne présentent aucune classification des profils des courbes de syntonisation aux FS. Les résultats de notre étude sont similaires à ceux retrouvés au niveau de l'aire PMLS où les profils de sensibilité aux FS sont principalement de type passe-bande (Morrone *et al.*, 1986; Mimeault *et al.*, 2001; Zumbroich et Blakemore, 1987) alors que les profils de sensibilité de type passe-bas se retrouvent plus fréquemment au niveau des aires 17 et 18 (Ikeda *et al.*, 1975; Movshon *et al.*, 1978c).

Bien que les cellules du CS soient sélectives aux FS, les bandes passantes de leurs courbes de syntonisation aux FS sont relativement larges. En fait, l'étendue du filtre spatial des cellules colliculaires est similaire à celle des cellules de l'aire PMLS qui présentent des bandes passantes généralement larges (Morrone *et al.*, 1986; Mimeault *et al.*, 2001). L'étendue des bandes passantes aux FS des cellules colliculaires est également similaire à celles des cellules des aires 18, 19, et 21a (Movshon *et al.*, 1978; Tardif *et al.*, 1996; Tardif *et al.*, 1997). Par contre, ces bandes

passantes aux FS sont nettement différentes de celles des cellules de l'aire 17 qui sont beaucoup plus étroites (Movshon *et al.*, 1978a, b).

De manière similaire aux études antérieures effectuées dans le CS, nos résultats montrent que les cellules du CS répondent optimalement aux basses FS (Bisti et Sireteanu, 1975; Pinter et Harris, 1981). En fait, la réponse des cellules du CS aux FS ne diffère que très peu, en ce qui a trait à leur FO, des cellules des aires 18, 19 et PMLS qui elles aussi préfèrent les basses FS (Movshon *et al.*, 1978c; Mimeault *et al.*, 2001). Par contre, les FO des cellules au niveau de l'aire 17 sont beaucoup plus élevées qu'au niveau du CS (Movshon *et al.*, 1978c).

Ces propriétés spatiales des CR des cellules du CS reflètent l'input du CS provenant des cellules ganglionnaires Y. Ainsi, les cellules Y qui sont sensibles aux hautes FT font en sorte que les cellules colliculaires ne sont pas en mesure d'analyser les propriétés spatiales des stimuli mais plutôt les déplacements de ces stimuli. De même, les cellules de l'aire PMLS possèdent sensiblement les mêmes propriétés campimétriques que les cellules colliculaires. D'ailleurs, les projections indirectes des cellules Y vers le CS proviennent principalement de l'aire PMLS (Berson, 1985). Plusieurs aires corticales envoient des projections vers le CS et ces projections influencent les propriétés campimétriques des cellules colliculaires. En fait, étant donné la quantité importante de projections en provenance de l'aire PMLS, cette aire est essentiellement responsable des propriétés campimétriques des cellules du CS

(Harting *et al.*, 1992). A cet égard, les lésions effectuées au niveau des aires corticales modifient considérablement les propriétés des CR des cellules du CS. Entre autre, suite à des lésions corticales, les cellules colliculaires perdent leur sélectivité à la direction des déplacements ainsi que leur binocularité (Bisti et Sireteanu, 1975).

Sélectivité au déphasage

Nos résultats montrent que près des deux tiers des cellules du CS sont sensibles au déphasage. La proportion de cellules sensibles au déphasage dans le CS (64 %) est légèrement inférieure à celle retrouvée au niveau des aires corticales. Effectivement, au niveau des aires 17, 21a et PMLS, environ 70% des cellules sont sensibles au déphasage (Ohzawa et Freeman, 1996a, b; Vickery et Morley, 1999; Mimeault *et al.*, 2001). Parmi les cellules sensibles au déphasage, presque toutes (91%) présentent des interactions binoculaires facilitatrices, alors qu'une faible proportion (9%) présentent des interactions binoculaires sommatives. Cette répartition est comparable à celle retrouvée au niveau de l'aire PMLS. En effet, les travaux de Mimeault *et al.*, (2001) démontrent que 95% des cellules sensibles au déphasage présentent des interactions binoculaires facilitatrices et seulement 5% présentent des interactions binoculaires sommatives.

Les profils de sensibilité au déphasage retrouvés au niveau du CS sont très différents de ceux retrouvés dans l'aire 17 (Ohzawa *et al.*, 1996; Ohzawa *et al.* 1997). En effet, les courbes de sensibilité au déphasage des cellules colliculaires sont

beaucoup plus étendues démontrant une faible sélectivité au déphasage d'une façon similaire à ce qui est retrouvé au niveau de l'aire PMLS (Mimeault *et al.*, 2001).

Anzai *et al.* (1997) estiment qu'il y a un lien entre la sensibilité aux FS des cellules et l'encodage du déphasage. Ainsi, les cellules sensibles aux basses FS encodent des déphasages plus grands que les cellules sensibles aux FS élevées. Ceci est effectivement le cas au niveau de l'aire 17, où les cellules, sensibles aux FS élevées, encodent des déphasages plus petits qu'au niveau de l'aire PMLS, où les cellules sont sensibles aux basses FS. Nos résultats ne permettent cependant pas de confirmer cette relation. Nous observons une légère tendance qui va dans le sens de cette hypothèse mais elle n'est pas suffisamment marquée pour être significative.

Sélectivité à la disparité de position et de phase

Nos résultats montrent la présence des quatre types de détecteurs de disparité spatiale de position au niveau du CS. Tel que montré par Bacon *et al.* (1998), la majorité des cellules sensibles à la disparité de position dans le CS sont des DDE et une plus faible proportion sont des DDI, des DDC et des DDNC. Cependant, notre effectif ne permet pas d'estimer convenablement la proportion de cellules sensibles à la disparité de position dans le CS du chat. D'ailleurs le pourcentage de cellules sensibles à la disparité de position au niveau du CS évalué lors de nos expériences est plus élevé que celui proposé par Bacon *et al.* (1998).

Un peu plus de la moitié des cellules sensibles à la disparité de position au niveau du CS sont aussi sensibles au déphasage. Cependant, pour un échantillon presque équivalent, cette proportion est plus faible, soit de 31%, par rapport à celle retrouvée au niveau de l'aire PMLS. En effet les quatre cinquième des cellules de l'aire PMLS sont sensibles au déphasage et à la disparité de position. Nos résultats montrent aussi qu'une proportion importante de cellules sont sensibles à l'une ou l'autre des disparités spatiales. Au niveau de l'aire PMLS, les cellules sensibles à l'une ou l'autre des disparité spatiale sont en plus petit nombre (Mimeault *et al.*, 2001). Ces cellules, dites sensibles à l'une ou l'autre des disparités spatiales (phase ou position), sont possiblement sensibles aux deux types de disparités spatiales. En effet, il est probable que les stimuli utilisés pour stimuler ces cellules n'étaient pas optimaux. Par exemple, la FO des deux CR n'étaient peut être pas exactement la même. Ainsi, il n'a pas été possible d'évaluer correctement la sensibilité de certaines cellules aux deux types de disparité spatiale.

Implication fonctionnelle

Le CS est une structure sensori-motrice impliquée dans le contrôle du regard c'est-à-dire dans le contrôle des mouvements de la tête et des yeux. Le CS permet par des mouvements oculaires dans différents plans de localiser, suivre ou fixer du regard une cible visuelle (Wurtz et Golberg, 1971; Harris, 1980), ce qui laisse supposer que le rôle du CS dans la vision stéréoscopique est d'effectuer les mouvements oculaires

appropriés afin de permettre et de maintenir la vision stéréoscopique, les processus d'analyse stéréoscopiques s'effectuant au niveau des aires corticales.

Nos résultats montrent que les cellules du CS sont sensibles au déphasage de la FO; et bien qu'elles soient peu sélectives à ce déphasage et que les déplacements spatiaux encodés par les cellules soient plus ou moins reliés à leur sensibilité aux FS, les cellules du CS sont en mesure d'encoder des déplacements spatiaux via un mécanisme impliquant le déphasage de l'organisation interne de leurs CR. Contre toute attente, cette sensibilité aurait été similaire à celle retrouvée au niveau des aires 17 et 18 (Ohsawa *et al.*, 1996, 1997). De toute évidence, le CS n'est pas impliqué dans l'analyse des disparités binoculaires permettant d'avoir une vision stéréoscopique. D'ailleurs le chat siamois, qui ne bénéficie pas d'une vision stéréoscopique fine (Dews et Wiesel, 1970; Packwood et Gordon, 1975), possède des cellules sensibles à la disparité binoculaire au niveau du CS (Bacon *et al.*, 1999). En fait, selon Bacon *et al.* (1998), la sensibilité des cellules colliculaires à la disparité spatiale permet d'établir une carte visuelle tridimensionnelle visant à permettre aux cellules du CS d'indiquer, aux structures oculomotrices, la distance de l'objet en plus de sa position dans le plan bi-dimensionnel. De récentes études démontrent aussi que le CS est impliqué dans la genèse et le contrôle des mouvements de vergence (Chaturvedi et Van Gisbergen, 1999; Chaturvedi et Van Gisbergen, 2000; Sparks, 2000). Ainsi, le mouvement de saccade combiné à un mouvement de vergence permet de diriger le regard vers une cible visuelle située à l'écart du point de fixation dans un

plan plus rapproché ou plus éloigné. Ces mouvements oculaires laissent supposer que le CS est en mesure d'encoder les distances relatives entre les objets.

De plus, lorsque le regard s'est posé sur un objet, le CS agit afin qu'il soit maintenu à cet endroit (Munoz et Guitton, 1989; Munoz et Wurtz, 1993a,b). Chaque œil capte une image de l'objet et ces images sont fusionnées. Tel que Wheatstone (1838) l'a démontré, la disparité binoculaire permet d'avoir une vision stéréoscopique. Cependant, pour que les images soient fusionnées, les yeux doivent adopter la bonne position sans quoi, la perception devient diplopie.

La position des yeux n'est jamais statique. Lorsque nous fixons un objet, les yeux sont continuellement déplacés afin de corriger les erreurs de positionnement causé par le glissement oculaire. Les yeux peuvent diverger de plusieurs degrés (jusqu'à 8 deg.) avant que la vision stéréoscopique soit perdue (Julesz, 1971). Il est possible de supposer que grâce à leur sensibilité au déphasage, les cellules du CS sont en mesure d'encoder de faibles déplacements spatiaux aussi bien que de plus étendus, allant jusqu'à environ 7 deg. Ainsi, les cellules colliculaires peuvent encoder les variations de disparité spatiale à l'intérieur de leurs CR pour ramener les yeux sur le point de fixation avant que la disparité oculaire ne devienne trop grande et nuise à la vision stéréoscopique.

Cette tâche colliculaire serait effectuée en étroite relation avec les cellules de l'aire PMLS. La sensibilité des cellules colliculaires au déphasage est sans nul doute attribuable aux projections corticales et principalement aux projections massives de l'aire PMLS qui aboutissent dans les couches superficielles et profondes du CS (Berson et McIlwain, 1983; Harting *et al.*, 1992). L'aire PMLS reçoit des afférences en provenance entre autre des aires 17 et 18 puis elle reçoit aussi directement des afférences provenant directement de la rétine (Sherk, 1986). Il est probable que le CS nécessite des projections en provenance de l'aire PMLS pour accomplir les mouvements oculaires appropriés visant à maintenir la perception stéréoscopique. Celles-ci commanderaient en quelque sorte les mouvements oculaires en fonction de ce qui est perçu, via des projections vers les couches superficielles et profondes du CS. Ainsi donc, les cellules des couches profondes du CS seraient activées pas les cellules colliculaires des couches superficielles ainsi que par les cellules de l'aire PMLS pour permettre l'exécution des mouvements oculaires appropriés.

En résumé, nous supposons que dans un premier temps, le CS dirige le regard sur la cible visuelle et que la sensibilité des cellules à la disparité de position permet au CS de déterminer la position de l'objet dans un plan tridimensionnel. Par la suite, afin de permettre et de maintenir une vision stéréoscopique, le CS maintien le regard sur l'objet et en fonction de l'analyse stéréoscopique qui est effectuée par les aires corticales appropriées, les CS corrige la position des yeux par des mouvements de

vergence. La sensibilité au déphasage permettrait à la cellule d'encoder la variation de la disparité binoculaire au niveau de l'objet.

Tel que le démontrent les résultats de cette étude ainsi que ceux de Mimeault *et al.* (2001), une cellule peut être sensible au déphasage et à la disparité de position. Nous supposons donc qu'une cellule peut encoder la disparité binoculaire via deux mécanismes distincts et puisque les profils de sensibilité à un type de disparité ne permettent pas de prédire les profils de sensibilité à l'autre type de disparité, nous ne pouvons pas confirmer l'hypothèse de Erwin et Miller (1999) qui proposent que les deux mécanismes sont reliés.

Un peu plus de la moitié des cellules étudiées dans cette expérience semblent bénéficier des deux mécanismes d'encodage de la disparité spatiale. Par ailleurs, il n'a pas été possible de déceler la présence des deux mécanismes chez plusieurs cellules. Il est probable que les stimuli utilisés n'étaient pas appropriés. Une analyse plus approfondie des propriétés campimétriques des CR permettraient de créer des stimuli plus adéquats et de mettre en évidence la sensibilité des cellules à la disparité spatiale de phase et de position.

CONCLUSION

Les résultats de cette recherche montrent la présence de cellules sensibles à la disparité de phase au niveau du CS du chat. Les cellules colliculaires présentent une certaine sélectivité au déphasage de la FO et cette sélectivité au déphasage est similaire à celle retrouvée au niveau de l'aire PMLS (Mimeault *et al.*, 2001). De plus, plusieurs cellules colliculaires sont sensibles à la fois à la disparité de phase et de position. Grâce à cette sensibilité à la disparité spatiale, le CS est en mesure d'effectuer les mouvements oculaires nécessaires afin que la perception stéréoscopique soit maintenue.

Par ailleurs, le CS réalise probablement ses fonctions dans la vision stéréoscopique en collaboration avec les aires corticales chargées de l'analyse stéréoscopique. Il serait donc intéressant de vérifier les liens qu'entretiennent les aires corticales, particulièrement l'aire PMLS, et le CS lors de la perception stéréoscopique. L'étude de la synchronisation de l'activité cellulaire aux niveaux cortical et colliculaire lors de la perception stéréoscopique pourrait confirmer cette hypothèse. De plus, selon notre hypothèse, une lésion apportée au CS nuirait à la perception stéréoscopique. Des études faites chez l'animal éveillé, lésé au niveau colliculaire, permettraient d'en savoir davantage sur l'implication du CS dans la vision stéréoscopique.

RÉFÉRENCES

- Antonini, M., Berlucchi, G., Di Stefano, M., et Marzi, C. A. (1981). Differences in binocular interactions between cortical areas 17 and 18 and superior colliculus of siamese cats. *J. Comp. Neurol.*, 200, 597-611.
- Anzai, A., Ohzawa, I., et Freeman, R. D. (1997). Neural mechanisms underlying binocular fusion and stereopsis: position vs phase. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94, 5438-5443.
- Bacon, B. A., Lepore, F., et Guillemot, J.-P. (1998a). Striate, extrastriate and collicular processing of spatial disparity cues. *Archives of Physiology and Biochemistry*, 106, 236-244.
- Bacon, B. A., Lepore, F., et Guillemot, J.-P. (2000). Neurons in the posteromedial lateral suprasylvian (PMLS) area of the cat are sensitive to binocular positional depth cues. *Exp. Brain Res.*, 134, 464-476.
- Bacon, B. A., Mimeault, D., Lepore, F. et Guillemot, J.-P. (2001). Spatial disparity sensitivity in area PMLS of the siamese cat. *Brain Res.*, 906, 149-156.
- Bacon, B. A., Villemagne, J., Bergeron, A., Lepore, F., et Guillemot, J.-P. (1998b). Spatial disparity coding in the superior colliculus of the cat. *Exp. Brain Res.*, 119, 333-344.
- Barlow, H. B., Blakemore, C., et Pettigrew, J. D. (1967). The neural mechanisms of binocular depth discrimination. *J. Physiol.(London)*, 193, 327-342.
- Behan, M. (1981). Identification and distribution of retinocollicular terminals in the cat: an electron micropic autoradiographic analysis. *J. Comp. Neurol.*, 199, 1-15.
- Behan, M. (1984). An EM-autoradiographic analysis of the projection from cortical areas 17, 18, and 19 to the superior colliculus in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 225, 591-604.
- Behan, M. et Appell, P. P. (1992). Intrinsic circuitry in the cat superior colliculus; projections from the superficial layers. *J. Comp. Neurol.*, 315, 230-243.
- Bergeron, A. et Guitton, D. (1997). Discharges of the superior colliculus fixation cells during multiple-step gaze shifts in the head-free cat. *Soc. Neurosci. Abstr.*, 23, 1297.
- Berman, N. et Cynader, M. (1972). Comparison of receptive-field of the superior colliculus in siamese and normal cats. *J. Physiol. (London)*, 224, 363-389.

- Berman, N. et Cynader, M. (1975). Receptive fields in cat superior colliculus after visual cortex lesions. *J. Physiol. (London)*, 245, 261-270.
- Berman, N., Blakemore, M., et Cynader, M. (1975). Binocular interaction in the cat's superior colliculus. *J. Physiol.(Paris)*, 245, 595-615.
- Berson, D. M. (1985). Cat lateral suprasylvian cortex: Y-cell inputs and corticotectal projection. *J. Neurophysiol.*, 53, 544-556.
- Berson, D. M. (1988). Convergence of retinal W-cells and corticotectal input to cells of the cat superior colliculus. *J. Neurophysiol.*, 60, 1861-1873.
- Berson, D. M. et McIlwain, J. T. (1983). Visual cortical inputs to deep layers of cat's superior colliculus. *J. Neurophysiol.*, 50(5), 1143-1155.
- Birch, E. E. (1993). Stereopsis in infants and its developmental relationship to visual acuity. *Dans Early visual development, Normal and abnormal. Éditeur : Ed. K. Simon, New York, Oxford Univ. Pres., pp 224-236.*
- Bisti, S. et Sireteanu, R. C. (1976). Sensitivity to spatial frequency and contrast of visual cells in the cat superior colliculus. *Vision Res.*, 16, 247-251.
- Bishop, P. O., Kozak, W. et Vakkur, G. J. (1962). Some quantitative aspects of the cat's eye : Axis and plane of reference of visual field coordinates and optics. *J. Physiol. (London)*, 163, 466-502.
- Boycott, B. B. et Wässle, H. (1974). The morphological types of ganglion cells of the domestic cat's retina. *J. Physiol. (London)*, 240, 397-419.
- Burkhalter, A. et Van Essen, D. C. (1986). Processing of color, form and disparity information in visual areas VP and V2 of ventral extrastriate cortex in the macaque monkey. *J. Neurosci.*, 6, 2327-2351.
- Casagrande, V. A. et Norton, T. T. (1991). Lateral geniculate nucleus : a review of its physiology and function. *Dans Vision and visual dysfunction; The neural basis of visual function. Éditeur : A. G. Leventhal, Boston, CRC Press, Inc., Volume 4, pp 41-73.*
- Casanova, C., Savard, T., Nordmann, J.P., Molotchnikoff, S. et Minville, K. (1995). Comparison of the responses to moving texture patterns of simple and complex cells in area 17. *J. Neurophysiol.*, 74, 1271-1286.

- Chaturvedi, V. et Van Gisbergen, J. A. M. (1999). Perturbation of combined saccade-vergence movements by microstimulation in monkey superior colliculus. *J. Neurophysiol.*, 81, 2279-2296.
- Chaturvedi, V. et Van Gisbergen, J. A. M. (2000). Stimulation in the rostral pole of monkey superior colliculus: effect on vergence eye movements. *Exp. Brain Res.*, 132, 72-78.
- Clark, P. G., Donaldson, I. M. L., et Whitteridge, D. A. (1976). Binocular visual mechanisms in cortical areas I and II of the sheep. *J. Physiol. (London)*, 256, 509-526.
- Cleland, B. G. et Levick, W. R. (1974). Properties of rarely encountered types of ganglion cells in the cat's retina and an overall classification. *J. Physiol. (London)*, 240, 457-492.
- Cool, S. J. et Crawford, M. L. J. (1972). Absence of binocular coding in striate cortex units of siamese cats. *Vision Res.*, 12, 1809-1814.
- Cumming, B. G. et DeAngelis, G. C. (2001). The physiology of stereopsis. *Ann. Rev. Neurosci.*, 24, 203-238.
- DeAngelis, G. C. et Newsome, W. T. (1999). Organisation of disparity-selective neurons in macaque area MT. *J. Neurosci.*, 19, 1398-1415.
- DeAngelis, G. C., Ohzawa, I., et Freeman, R. D. (1991). Depth is encoded in the visual cortex by a specialized receptive field structure. *Nature*, 352, 156-159.
- DeAngelis, G. C., Ohzawa, I., et Freeman, R. D. (1993). Spatiotemporal organisation of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. I. General characteristics and postnatal development. *J. Neurophysiol.*, 4, 1091-1117.
- Dews, P. B. et Wiesel, T. N. (1970). Consequences of monocular deprivation on visual behavior in kittens. *J. Physiol. (London)*, 206, 437-455.
- Di Stefano, M., Bédard, S., Marzi, C. A., et Lepore, F. (1984). Lack of binocular activation in area 19 of siamese cat. *Brain Res.*, 303, 391-394.
- Dias, E. C., Rocha-Miranda, C. E., Bernardes, R. F., et Schmidt, S. L. (1991). Disparity selective units in the superior colliculus of the opossum. *Exp. Brain Res.*, 87, 546-552.

- Dreher, B. et Hoffmann, K. P. (1973). Properties of excitatory and inhibitory regions in the receptive fields of single units in the cats superior colliculus. *Exp. Brain Res.*, 16, 333-353.
- Enroth-Cugell, C. et Robson, J. G. (1966). The contrast sensitivity of ganglion cells of the cat. *J. Physiol.(London)*, 187, 517-552.
- Erwin, E. et Miller, K. D. (1999). The subregion correspondence model of binocular simple cells. *J. Neurosci.*, 15, 7212-7229.
- Feldon, S., Feldon, P., et Kruger, L. (1970). Topography of the retinal projection upon the superior colliculus of the cat. *Vision Res.*, 10, 135-143.
- Fellman, D. J. et Van Essen, D. C. (1987). Receptive field properties of neurons in area V3 of the macaque monkey extrastriate cortex. *J. Neurophysiol.*, 57, 889-920.
- Fernald, R. et Chase, R. (1971). An improved method for plotting retinal landmarks and focussing eyes. *Vision Res.*, 11, 95-96.
- Freeman, R. D. et Ohzawa, I. (1990). On the neurophysiological organisation of binocular vision. *Vision Res.*, 30, 1661-1676.
- Fox, R. (1981). Stereopsis in animals and human infants : a review of behavioral investigation. *Dans Development of perception. Éditeurs : R. N. Aslin, J. R. Alberts et M. R. Peterson, New York, Academic Press, pp 335-331.*
- Gaillard, F. (1985). Binocularly driven neurons in the rostral part of the frog optic tectum. *J. Comp. Physiol. A.*, 157, 47-55.
- Garey, L. F., Dreher, B., et Robinson, S. R. (1991). The organisation of the visual thalamus. *Dans Vision and visual dysfunction; Neuroanatomy of the visual pathays and their development. Éditeurs : B. Dreher, S. R. Robinson, Boston, CRC Press, Inc., Volume 3, pp 176-215.*
- Graham, J. (1977). An autoradiographic study of the efferent connections of the superior colliculus in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 173, 629-654.
- Graybiel, A. M. (1975). Anatomical organization of retinotectal afferents in the cat: an autoradiographic study. *Brain Res.*, 96, 1-23.
- Guillemot, J.-P., Bergeron, A., Tardif, E., Richer, L., Ptito, M., et Lepore, F. (1993). Binocular interaction and disparity coding in area 19 of the visual cortex in normal and split-chiasm cats. *Exp. Brain Res.*, 94, 405-417.

- Hammond, P. (1991). Binocular phase specificity of striate cortico-tectal neurones. *Exp. Brain Res.*, 87, 615-623.
- Hardy, S. C. et Stein, B. E. (1988). Small lateral suprasylvian cortex lesions produce visual neglect and decreased visual activity in the superior colliculus. *J. Comp. Neurol.*, 273, 527-542.
- Harrell, J. V., Caldwell, R. B., et Mize, R. R. (1982). The superior colliculus neurons which project to the dorsal and ventral lateral geniculate nuclei in the cat. *Exp. Brain Res.*, 46, 234-242.
- Harris, L. R. (1980). The superior colliculus and movements of the head and eyes in cats. *J. Physiol.(London)*, 300, 367-391.
- Harting, J. K., Huerta, M. F., Hashikawa, T., Wassle, H., et Van Lieshout, D. P. (1992). Projections of the mammalian superior colliculus upon the dorsal lateral geniculate nucleus: organization of tectogeniculate pathways in nineteen species. *J. Comp. Neurol.*, 304, 275-306.
- Held, R. (1993). Two stages in the development of binocular vision and eye alignment. *Dans Early visual development, Normal and abnormal, Éditeur :* Ed. K. Simon, New York, Oxford Univ. Press, pp 250-257.
- Held.R., Birch, E. E., et Gwiazda, J. (1980). Stereoacuity of human infants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 77, 5572-5574.
- Henry, G. H. (1977). Receptive field classes of cells in the striate cortex of the cat. *Brain Res.*, 133, 1-28.
- Hoffmann, K. P. (1973). Conduction velocity in pathways from retina to superior colliculus in the cat: a correlation with receptive field properties. *J. Neurophysiol.*, 36, 409-424.
- Howard, I. P. et Rogers, B. J. (1995). *Binocular vision and stereopsis*. Oxford, Clarendon Press.
- Hubel, D. H. et Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol.(London)*, 160, 106-154.
- Hubel, D. H. et Wiesel, T. N. (1965). Receptive fields and functional architecture in two non-striate visual areas (18 and 19) of the cat. *J. Neurophysiol.*, 28, 229-289.

- Hubel, D. H. et Wiesel, T. N. (1971). Aberrant visual projections in the siamese cat. *J. Physiol.(London)*, 218, 33-62.
- Ikeda, H. et Wright, M. J. (1975). Spatial and temporal properties of «sustained» and «transient» neurons in area 17 of the cat's visual cortex. *Exp. Brain Res.*, 22, 363-383.
- Illing, R.-B. et Wässle, H. (1981). The retinal projection to the thalamus in the cat: a quantitative investigation and a comparison with the retinotectal pathway. *J. Comp. Neurol.*, 202, 265-285.
- Jiang, H., Guitton, D., et Cullen, K. E. (1996). Near-responce-related neural activity in the rostral superior colliculus of the cat. *Soc. Neurosci. Abstr.*, 22, 915.
- Jones, E. G. (1985). *The thalamus*. New York, Plenum Press.
- Joshua, D. E. et Bishop, P. O. (1970). Binocular single vision and depth discrimination. Receptive field disparities for central and peripheral vision and binocular interaction on peripheral single units in cat striate cortex. *Exp. Brain Res.*, 10, 389-416.
- Julesz, B. (1964). Binocular depth perception without familiarity cues. *Science*, 145, 356-362.
- Julesz, B. (1971). Binocular depth perception. *Dans* Foundation of cyclopean perception. Chicago, The University of Chicago Press, pp 142-183.
- Khayat, P.S., Saint-Amour, D., Molotchnikoff, S., Lepore, F. et Guillemot, J.P. (2000) Cellular response to texture and form defined by motion in area 19 of the cat. *Eur. J. Neurosc.*, 12, 1727-1738.
- Kanaseki, T. et Sprague, J. M. (1974). Anatomical organization of pretectal nuclei and tectal laminae in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 158, 319-338.
- Lepore, F., Ptito, M. et Lassonde, M. (1986). Stereoperception in cats following section of the corpus and /or the optic chiasm. *Exp. Brain Res.*, 61, 258-264.
- Lepore, F., Samson, A., Paradis, M.-C., Ptito, M., et Guillemot, J.-P. (1992). Binocular interaction and disparity coding at 17-18 border: contribution of the corpus callosum. *Exp. Brain Res.*, 90, 129-140.
- LeVay, S. et Voigt, T. (1988). Ocular dominance and disparity coding in cat visual cortex. *Visual Neurosci.*, 1, 395-414.

- Marzi, C. A., Antonini, M., Di Stefano, M., et Legg, C. R. (1980). Callosum-dependent binocular interactions in the lateral suprasylvian area of siamese cats which lack binocular neurons in areas 17 and 18. *Brain Res.*, 197, 230-235.
- Marzi, C. A., Simoni, A., et Di Stefano, M. (1976). Lack of binocularly driven neurons in siamese cat's visual cortex does not prevent successful interocular transfer of visual form discriminations. *Brain Res.*, 105, 353-357.
- Maunsell, J. H. R. et Van Essen, D. C. (1983). Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. II. Binocular interaction and sensitivity to binocular disparity. *J. Neurophysiol.*, 49, 1148-1167.
- Mimeault, D., Lepore, F. et Guillemot, J.-P. (2001). Phase and position disparity coding in the posteromedial lateral suprasylvian area of the cat. *Neuroscience*, *in press*.
- Morrone, M. C., Di Stefano, M., et Burr, D. C. (1986). Spatial and temporal properties of neurons of the lateral suprasylvian cortex of the cat. *J. Neurophysiol.*, 56, 969-986.
- Movshon, J. A., Thompson, I. D., et Tolhurst, D. J. (1978a). Spatial summation in the receptive fields of simple cells in the cat's striate cortex. *J. Physiol.(London)*, 283, 53-77.
- Movshon, J. A., Thompson, I. D., et Tolhurst, D. J. (1978b). Receptive field organisation of complex cells in the cat's striate cortex. *J. Physiol. (London)*, 283, 79-99.
- Movshon, J. A., Thompson, I. D., et Tolhurst, D. J. (1978c). Spatial and temporal contrast sensitivity of neurons in areas 17 and 18 of the cat's visual cortex. *J. Physiol.(London)*, 283, 101-120.
- Munoz, D. P. et Guitton, D. (1989). Fixation and orientation control by the tectoreticulo-spinal system in the cat whose head is unrestrained. *Rev. Neurol. (Paris)*, 145,8-9, 567-579.
- Munoz, D. P. et Guitton, D. (1991). Control of orienting gaze shifts by the ectoreticulospinal system in the head-free cat. II. Sustained discharges during motor preparation and fixation. *J. Neurophysiol.*, 66, 1624-1641.
- Munoz, D. P. et Wurtz, R. H. (1993). Fixation cells in the monkey superior colliculus. II. Reversible activation and deactivation. *J. Neurophysiol.*, 70, 576-589.

- Munoz, D. P. et Wurtz, R. H. (1993). Fixation cells in the monkey superior colliculus. I. Characteristics of cell discharge. *J. Neurophysiol.*, 70, 559-575.
- Neider, A. et Wagner, H. (2000). Horizontal-disparity tuning of neurons in the visual forebrain of the behaving barn owl. *J. Neurophysiol.*, 83, 2967-2979.
- Nikara, T., Bishop, P. O., et Pettigrew, J. D. (1968). Analysis of retinal correspondance by studying receptive fields of binocular single units in cat striate cortex. *Exp. Brain Res.*, 6, 353-372.
- O'Dell, C. D. et Boothe, R. G. (1997). The developpement of stereoacuity in infant rhesus monkeys. *Vis. Sci.*, 37, 2675-2684
- Ohtsuka, K. et Nagasaka, Y. (1999). Divergent axon collaterals from the rostral superior colliculus to the pretectal accomodatio-related areas and the omnipause neuron area in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 413, 68-76.
- Ohzawa, I. et Freeman, R. D. (1996a). The binocular organisation of simple cells in the cat's visual cortex. *J. Neurophysiol.*, 56, 221-242.
- Ohzawa, I. et Freeman, R. D. (1996b). The binocular organisation of complex cells in the cat's visual cortex. *J. Neurophysiol.*, 56, 243-259.
- Ohzawa, I., DeAngelis, G. C., et Freeman, R. D. (1996). Encoding of binocular disparity by simple cells in the cat's visual cortex. *J. Neurophysiol.*, 75, 1779-1805.
- Ohzawa, I., DeAngelis, G. C., et Freeman, R. D. (1997). Encoding of binocular disparity by complex cells in the cat's visual cortex. *J. Neurophysiol.*, 77, 2879-2909.
- Ohzawa, I., Sclar, G., et Freeman, R. D. (1985). Contrast gain control in the cat's visual cortex. *J. Neurophysiol.*, 54, 651-667.
- Packwood, J. et Gordon, B. (1975). Stereopsis in normal domestic cat, siamese cat and cat raised with alternating monocular occlusion. *J. Neurophysiol.*, 38, 1485-1499.
- Peck, C. K. et Baro, J. A. (1997). Discharge patterns of neurons in the rostral superior colliculus of cat: activity related to fixation of the visual and auditory targets. *Exp. Brain Res.*, 113, 291-302.
- Pettigrew, J. D. (1979). Binocular visual processing in the owl's telencephalon. *Proc. R. Soc. London*, B204, 435-454.

- Pettigrew, J. D. et Dreher, B. (1987). Parallel processing of binocular disparity in the cat's retinogeniculocortical pathways. *Proc. R. Soc. London*, B232, 297-321.
- Pettigrew, J. D., Nikara, T., et Bishop, P. O. (1968). Binocular interaction on single units in striate cortex: simultaneous stimulation by single moving slit with receptive fields in correspondance. *Exp. Brain Res.*, 6, 391-410.
- Pinter, R. B. et Harris, L. R. (1981). Temporal and spatial response characteristics of the cat superior colliculus. *Brain Res.*, 207, 73-94.
- Poggio, G. F. et Fisher, B. (1977). Binocular interaction and depth sensitivity of striate and prestriate cortical neuron of the behaving rhesus monkey. *J. Neurophysiol.*, 40, 1392-1407.
- Poggio, G. F. et Talbot, W. H. (1981). Neural mechanisms of static and dynamic stereopsis in foveal striate cortex of rhesus monkeys. *J. Physiol.(London)*, 315, 469-492.
- Pola, J. et Wyatt, H. J. (1991). Smooth pursuit : Response characteristics, stimuli and mechanisms. *Dans Vision and visual dysfunction; Eye movements. Éditeur : R. H. S. Carpenter. Boston, CRC Press, Volume 8, pp 138-156.*
- Reinoso-Suarez, F. (1961). *Topographischer Hirnatlas der Katze für Experimental-Physiologische Untersuchungen. Darmstadt: Herausgegeben von E. Merck.*
- Rosenquist, A. C. (1985). Connections of visual cortical areas in the cat. *Dans Cérébral cortex. Éditeurs : A. Peter et E. G. Jones. New York, Plenum Press, pp 81-117.*
- Roy, J.-P., Komatsu, H., et Wurtz, R. H. (1992). Disparity sensitivity of neurons in monkey extrastriate area MST. *J. Neurosci.*, 12, 2478-2492.
- Schiffman, H. R. (1990). *Sensation and perception, an integrated approach. 3^e édition, New-York, John Wiley and Sons.*
- Sherk, H. (1986). Location and connections of the visual cortical areas in the cat's suprasylvian sulcus. *J. Comp. Neurol.*, 247, 1-31
- Skottun, B. C. et Freeman, R. D. (1984). Stimulus specificity of binocular cells in cat's visual cortex: Ocular dominance and the matching of left and right eyes. *Exp. Brain Res.*, 56, 206-216.

- Smith, E. L. I., Ni, J., Chino, Y. M., Ridder, W. H. I., et Crawford, M. L. J. (1997). Binocular spatial phase tuning characteristics of neurons in the macaque striate cortex. *J. Neurophysiol.*, 78, 351-365.
- Sparks, D. L. (1999). Conceptual issues related to the role of the superior colliculus in the control of gaze. *Current Opinion in Neurobiology*, 9, 698-707.
- Sparks, D. L. et Mays, L. E. (1980). Movement fields of saccade-related burst neurons in the monkey superior colliculus. *Brain Res.*, 190, 29-50.
- Stein, B. E. et Meredith, M. A. (1993). *The merging of the senses*. Cambridge, MIT Press.
- Sterling, P. et Wickelgren, B. G. (1969). Visual receptive fields in the superior colliculus of the cat. *J. Neurophysiol.*, 32, 1-15.
- Stone, J. (1983). The impact of ganglion cell classification. *Dans Parallel processing in the visual system. The classification of retinal ganglion cells and its impact on the neurobiology of vision*. New York, Plenum Press, p. 149-396.
- Stone, J. et Fukuda, Y. (1974). Properties of cat retinal ganglion cells; a comparison of W-cells with X- and Y-cells. *J. Neurophysiol.*, 37, 722-748.
- Stone, J. et Hoffmann, K. P. (1972). Very slow conducting ganglion cells in the cat's retina: a major new functional type? *Brain Res.*, 43, 610-616.
- Tardif, E., Bergeron, A., Lepore, F., et Guillemot, J.-P. (1996). Spatial and temporal frequency tuning and contrast sensitivity of single neurons in area 21a of the cat. *Brain Res.*, 716, 219-223.
- Tardif, E., Richer, L., Bergeron, A., Lepore, F., et 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. *Europ. J. of Neurosci.*, 9, 1929-1939.
- Timney, B. et Keil, K. (1999). Local and global stereopsis in the horse. *Vision Res.*, 39(10), 1861-1867.
- Toyama, K., Kitaoji, H., et Umetani, K. (1991). Binocular neuronal responsiveness in Care-Bishop cortex of siamese cats. *Exp. Brain Res.*, 86, 471-482.
- Tunkl, J. E. et Berkley, M. A. (1977). The role of superior colliculus in vision: visual form discrimination in cats with superior colliculus ablations. *J. Comp. Neurol.*, 176, 575-587.

- Updyke, B. V. (1977). Topographic organisation of the projection from cortical areas 17, 18 et 19 onto the thalamus, pretectum and superior colliculus in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 173, 81-122.
- Vickery, R. M. et Morley, J. W. (1999). Binocular phase interactions in area 21a of the cat. *J. Physiol. (London)*, 15, 541-549.
- von der Heydt, R., Adorjani, C., Hännly, P., et Baumgartner, G. (1978). Disparity sensitivity and receptive field incongruity of units in the cat striate cortex. *Exp. Brain Res.*, 31, 523-545.
- Waleszczyk, W. J., Wang, C., Burke, W. et Dreher, B. (1999). Velocity response profiles of collicular neurons : parallel and convergent visual information channels. *Neuroscience*, 3, 1063-1076.
- Wang, G. et Dreher, B. (1996). Binocular interactions and disparity coding in area 21a of the cat extrastriate visual cortex. *Nature*, 364, 796-797.
- Wässle, H. et Illing, R.-B. (1980). The retinal projection to the superior colliculus in the cat: a quantitative study with HRP. *J. Comp. Neurol.*, 190, 333-356.
- Wheatstone, C. (1838). Contribution to the physiology of vision. Part the first. On some remarkable, and hitherto unobserved, phenomena of binocular vision. *Phil. Trans. R. Soc.*, 2, 371-393.
- Wurtz, R. H. (1996). Vision of the control of movement. The Friedenwald Lecture. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 37, 2131-2145.
- Wurtz, R. H. et Goldberg, M. E. (1971). Superior colliculus cell responses related to eye movements in awake monkeys. *Science*, 171, 82-84.
- Zumbroich, T. J., Von Grunau, M. W., Poulin, C. et Blakemore, C. (1986). Differences of visual field representation in the medial and lateral banks of the suprasylvian cortex (PMLS/PLLS) of the cat. *Exp. Brain Res.*, 63, 77-93.

ANNEXE

Tableau 5

Type de champ récepteur, dominance oculaire, fréquence spatiale optimale, profil et bande passante des courbes de syntonisation aux fréquences spatiales des cellules du collicule supérieur du chat.

| cellule (numéro) | type de champ récepteur (C ou Ch) | dominance oculaire (1 à 7) | Fréquence spatiale optimale (c./deg.) | profil courbe de synt. (passe-bande ou passe-bas) | bande passante (octave) |
|---------------------|---|----------------------------------|--|--|-------------------------------|
| c001 | Ch | 3 | 0,08 | passe-bande | 0,28 |
| c002 | Ch | 3 | 0,08 | passe-bande | 2,43 |
| c003 | Ch | 3 | 0,08 | passe-bande | 1,70 |
| c004 | Ch | 5 | 0,08 | passe-bande | 1,59 |
| c005 | Ch | 2 | 0,08 | passe-bande | 3,05 |
| c006 | Ch | 2 | 0,06 | passe-bande | 2,06 |
| c007 | Ch | 3 | 0,1 | passe-bande | 0,89 |
| c008 | Ch | 4 | 0,1 | passe-bande | 0,88 |
| c009 | Ch | 4 | 0,12 | passe-bande | 0,82 |
| c010 | C | 5 | 0,16 | passe-bas | |
| c011 | Ch | 4 | 0,04 | passe-bas | |
| c012 | Ch | 4 | 0,16 | passe-bande | 1,30 |
| c013 | Ch | 3 | 0,04 | passe-bande | 4,12 |
| c014 | Ch | 3 | 0,08 | passe-bas | |
| c015 | Ch | 3 | 0,08 | passe-bande | 4,35 |
| c016 | Ch | 4 | 0,08 | passe-bas | |
| c017 | Ch | 3 | 0,06 | passe-bas | |
| c018 | Ch | 3 | 0,08 | passe-bas | |
| c019 | Ch | 3 | 0,24 | passe-bande | 0,63 |
| c020 | Ch | 4 | 0,06 | passe-bande | 3,10 |
| c021 | Ch | 4 | 0,12 | passe-bande | 1,57 |
| c022 | Ch | 4 | 0,12 | passe-bande | 2,32 |
| c023 | Ch | 4 | 0,24 | passe-bande | 3,23 |
| c024 | Ch | 3 | 0,06 | passe-bande | 2,48 |
| c025 | Ch | 3 | 0,08 | passe-bande | 2,84 |
| c026 | Ch | 4 | 0,12 | passe-bande | 3,10 |
| c027 | Ch | 4 | 0,06 | passe-bande | 0,90 |
| c028 | Ch | 3 | 0,12 | passe-bande | 2,74 |
| c029 | Ch | 3 | 0,14 | passe-bande | 1,76 |
| c030 | Ch | 3 | 0,16 | passe-bande | 1,70 |
| c031 | Ch | 3 | 0,06 | passe-bande | 2,21 |
| c032 | C | 3 | 0,08 | passe-bande | 3,56 |
| c033 | Ch | 4 | 0,04 | passe-bande | 2,86 |
| c034 | Ch | 3 | 0,04 | passe-bas | |

Tableau 5 (suite)

Type de champ récepteur, dominance oculaire, fréquence spatiale optimale, profil et bande passante des courbes de syntonisation aux fréquences spatiales des cellules du collicule supérieur du chat.

| cellule (numéro) | type de champ récepteur (C ou Ch) | dominance oculaire (1 à 7) | Fréquence spatiale optimale (c./deg.) | profil courbe de synt. (passe-bande ou passe-bas) | bande passante (octave) |
|---------------------|---|----------------------------------|--|--|-------------------------------|
| c035 | C | 4 | 0,16 | passe-bande | 2,98 |
| c036 | Ch | 4 | 0,06 | passe-bas | |
| c037 | Ch | 2 | 0,04 | passe-bande | 2,25 |
| c038 | Ch | 3 | 0,06 | passe-bande | 3,53 |
| c039 | Ch | 3 | 0,04 | passe-bande | 1,91 |
| c040 | Ch | 4 | 0,06 | passe-bande | 1,50 |
| c041 | Ch | 2 | 0,08 | passe-bande | 2,19 |
| c042 | Ch | 4 | 0,06 | passe-bande | 0,97 |
| c043 | Ch | 3 | 0,04 | passe-bas | |
| c044 | Ch | 4 | 0,04 | passe-bande | 2,25 |
| c045 | Ch | 3 | 0,12 | passe-bande | 2,83 |
| c046 | Ch | 2 | 0,08 | passe-bande | 2,13 |
| c047 | Ch | 3 | 0,08 | passe-bande | 2,02 |
| c048 | Ch | 4 | 0,1 | passe-bande | 2,21 |
| c049 | Ch | 3 | 0,2 | passe-bande | 2,07 |
| c050 | Ch | 3 | 0,1 | passe-bas | |
| c051 | Ch | 3 | 0,04 | passe-bande | 3,45 |
| c052 | Ch | 4 | 0,08 | passe-bande | 3,17 |
| c053 | Ch | 4 | 0,12 | passe-bande | 2,75 |
| c054 | Ch | 3 | 0,12 | passe-bande | 1,94 |
| c055 | Ch | 4 | 0,02 | passe-bande | 3,99 |
| c056 | Ch | 4 | 0,04 | passe-bande | 2,15 |
| c057 | C | 3 | 0,06 | passe-bande | 2,64 |
| c058 | Ch | 3 | 0,08 | passe-bas | |
| c059 | Ch | 3 | 0,08 | passe-bande | 2,09 |
| c060 | Ch | 3 | 0,16 | passe-bas | |
| c061 | Ch | 4 | 0,16 | passe-bas | |
| c062 | Ch | 5 | 0,04 | passe-bande | 4,31 |
| c063 | Ch | 4 | 0,08 | passe-bande | 3,51 |
| c064 | Ch | 3 | 0,12 | passe-bande | 2,44 |
| c065 | Ch | 4 | 0,12 | passe-bande | 2,43 |
| c066 | Ch | 3 | 0,12 | passe-bande | 2,18 |
| c067 | Ch | 4 | 0,06 | passe-bande | 2,53 |
| c068 | Ch | 3 | 0,16 | passe-bande | 2,62 |

Tableau 5 (suite)

Type de champ récepteur, dominance oculaire, fréquence spatiale optimale, profil et bande passante des courbes de syntonisation aux fréquences spatiales des cellules du collicule supérieur du chat.

| cellule (numéro) | type de champ récepteur (C ou Ch) | dominance oculaire (1 à 7) | Fréquence spatiale optimale (c./deg.) | profil courbe de synt. (passe-bande ou passe-bas) | bande passante (octave) |
|---------------------|---|----------------------------------|--|--|-------------------------------|
| c069 | Ch | 2 | 0,12 | passe-bande | 4,91 |
| c070 | Ch | 4 | 0,04 | passe-bande | 3,22 |
| c071 | Ch | 5 | 0,12 | passe-bande | 2,42 |
| c073 | C | 4 | 0,24 | passe-bande | 1,10 |
| c074 | Ch | 4 | 0,04 | passe-bande | 2,10 |
| c075 | Ch | 4 | 0,02 | passe-bande | |
| c076 | Ch | 4 | 0,16 | passe-bande | 2,69 |
| c077 | Ch | 3 | 0,06 | passe-bande | 1,23 |
| c078 | Ch | 2 | 0,02 | passe-bas | |
| c080 | Ch | 3 | 0,06 | passe-bande | 4,30 |
| c081 | Ch | 4 | 0,08 | passe-bande | 1,86 |
| c082 | Ch | 5 | 0,08 | passe-bande | 1,26 |
| c083 | Ch | 3 | 0,06 | passe-bas | |
| c084 | Ch | 4 | 0,06 | passe-bande | 2,82 |
| c085 | Ch | 4 | 0,12 | passe-bande | 1,97 |
| c086 | Ch | 4 | 0,08 | passe-bande | 1,43 |
| c087 | Ch | 3 | 0,02 | passe-bas | |
| c088 | Ch | 2 | 0,04 | passe-bande | 2,85 |
| c089 | Ch | 4 | 0,08 | passe-bas | |
| c090 | Ch | 5 | 0,08 | passe-bande | 2,63 |
| c091 | Ch | 4 | 0,12 | passe-bande | 0,29 |

Tableau 6

Interaction binoculaire, index de modulation, bande passante et déplacement spatial encodé par les cellules, évalués en fonction des profils des réponses des cellules du CS du chat obtenus lors du déphasage de la fréquence spatiale optimale; profil de réponse à la disparité spatiale de position des cellules du CS du chat.

| cellule (numéro) | interaction binoculaire | index de modulation (%) | bande passante (deg.) | déplacement spatial (deg.) | Profil de réponse à la disparité de position (DDE, DDI, DDC ou DDNC) |
|---------------------|----------------------------|----------------------------|-----------------------------|----------------------------------|---|
| c001 | facilitation | 51,39 | 190.02 | 0,11 | |
| c002 | facilitation | 78,85 | 50.3 | 0,03 | |
| c003 | sommation | 47,35 | 236.13 | 0,14 | |
| c004 | facilitation | 84,41 | 127.14 | 0,07 | |
| c005 | insensible | | | | |
| c006 | insensible | | | | |
| c007 | facilitation | 86,67 | 84.53 | 0,04 | |
| c008 | facilitation | 90,53 | 53.79 | 0,02 | |
| c009 | facilitation | 76,92 | 134.13 | 0,05 | |
| c010 | insensible | | | | |
| c011 | insensible | | | | |
| c012 | insensible | | | | |
| c013 | insensible | | | | |
| c014 | insensible | | | | |
| c015 | insensible | | | | |
| c016 | insensible | | | | |
| c017 | facilitation | 59,13 | 276.65 | 0,21 | |
| c018 | facilitation | 38,62 | 140.06 | 0,15 | |
| c019 | facilitation | 66,04 | 166.26 | 0,03 | |
| c020 | facilitation | 50,32 | 204.7 | 0,16 | |
| c021 | sommation | 74,50 | 206.08 | 0,08 | |
| c022 | facilitation | 64,10 | 141.12 | 0,05 | |
| c023 | facilitation | 71,21 | 96.41 | 0,02 | |
| c024 | facilitation | 83,38 | 184.43 | 0,14 | |
| c025 | facilitation | 86,13 | 141.11 | 0,08 | |
| c026 | facilitation | 81,88 | 186.53 | 0,07 | |
| c027 | facilitation | 83,59 | 146.71 | 0,11 | |
| c028 | facilitation | 78,28 | 195.6 | 0,08 | |
| c029 | facilitation | 58,14 | 234.03 | 0,08 | |
| c030 | facilitation | 87,17 | 123.65 | 0,04 | |
| c031 | facilitation | 80,55 | 228.44 | 0,18 | |
| c032 | facilitation | 61,40 | 229.84 | 0,13 | |
| c033 | insensible | | | | |
| c034 | insensible | | | | |

Tableau 6 (suite)

Interaction binoculaire, index de modulation, bande passante et déplacement spatial encodé par les cellules, évalués en fonction des profils des réponses des cellules du CS du chat obtenus lors du déphasage de la fréquence spatiale optimale; profil de réponse à la disparité spatiale de position des cellules du CS du chat.

| cellule (numéro) | interaction binoculaire | index de modulation (%) | bande passante (deg.) | déplacement spatial (deg.) | profil de réponse à la disparité de position (DDE, DDI, DDC ou DDNC) |
|---------------------|----------------------------|-------------------------------|-----------------------------|----------------------------------|---|
| c035 | insensible | | | | |
| c036 | facilitation | 58,68 | 91.51 | 0,07 | |
| c037 | insensible | | | | |
| c038 | insensible | | | | |
| c039 | insensible | | | | |
| c040 | insensible | | | | |
| c041 | insensible | | | | |
| c042 | insensible | | | | |
| c043 | facilitation | 30,46 | 89.52 | 0,25 | |
| c044 | sommation | 51,76 | 239.63 | 0,28 | |
| c045 | facilitation | 73,27 | 161.38 | 0,06 | |
| c046 | facilitation | 81,14 | 84.44 | 0,05 | |
| c047 | facilitation | 69,37 | 170.46 | 0,10 | |
| c048 | insensible | | | | |
| c049 | facilitation | 46,50 | 230.54 | 0,05 | |
| c050 | facilitation | 53,65 | 80.34 | 0,04 | |
| c051 | facilitation | 69,86 | 252.89 | 0,29 | |
| c052 | facilitation | 75,19 | 208.88 | 0,12 | |
| c053 | facilitation | 77,89 | 155.79 | 0,06 | |
| c054 | facilitation | 66,36 | 139.02 | 0,05 | |
| c055 | insensible | | | | |
| c056 | insensible | | | | |
| c057 | insensible | | | | |
| c058 | insensible | | | | |
| c059 | insensible | | | | |
| c060 | insensible | | | | |
| c061 | facilitation | 79,47 | 195.61 | 0,06 | |
| c062 | facilitation | 71,52 | 258.48 | 0,30 | |
| c063 | sommation | 69,64 | 112.42 | 0,07 | |
| c064 | facilitation | 84,40 | 126.45 | 0,05 | |
| c065 | insensible | | | | |
| c066 | facilitation | 61,57 | 209.83 | 0,08 | DDI |
| c067 | facilitation | 79,29 | 180.85 | 0,14 | DDE |
| c068 | insensible | | | | DDE |

Tableau 6 (suite)

Interaction binoculaire, index de modulation, bande passante et déplacement spatial encodé par les cellules, évalués en fonction des profils des réponses des cellules du CS du chat obtenus lors du déphasage de la fréquence spatiale optimale; profil de réponse à la disparité spatiale de position des cellules du CS du chat.

| cellule (numéro) | interaction binoculaire | index de modulation (%) | bande passante (deg.) | déplacement spatial (deg.) | Profil de réponse à la disparité de position (DDE, DDI, DDC ou DDNC) |
|---------------------|----------------------------|-------------------------------|-----------------------------|----------------------------------|---|
| c069 | facilitation | 71,56 | 72.21 | 0,03 | insensible |
| c070 | insensible | | | | DDE |
| c071 | facilitation | 71,19 | 164.81 | 0,06 | DDE |
| c073 | facilitation | 93,14 | 105.34 | 0,02 | DDNC |
| c074 | facilitation | 97,94 | 91.75 | 0,11 | DDC |
| c075 | facilitation | 99,02 | 54.37 | 0,13 | insensible |
| c076 | insensible | | | | DDNC |
| c077 | insensible | | | | insensible |
| c078 | insensible | | | | DDE |
| c080 | facilitation | 46,94 | 298.18 | 0,23 | insensible |
| c081 | facilitation | 77,29 | 223.42 | 0,13 | insensible |
| c082 | facilitation | 76,88 | 120.63 | 0,07 | DDE |
| c083 | facilitation | 79,80 | 233.62 | 0,18 | DDE |
| c084 | facilitation | 69,99 | 133.37 | 0,10 | DDNC |
| c085 | facilitation | 54,48 | 292.24 | 0,11 | DDE |
| c086 | facilitation | 52,99 | 259.95 | 0,15 | insensible |
| c087 | facilitation | 47,28 | 180.64 | 0,42 | DDI |
| c088 | insensible | | | | DDE |
| c089 | facilitation | 63,31 | 220.04 | 0,13 | DDE |
| c090 | sommation | 54,37 | 202.03 | 0,12 | DDE |
| c091 | facilitation | 84,30 | 153.76 | 0,06 | DDE |