

Université de Montréal

Sensibilité des cellules de l'aire suprasylvienne
postéro-médio-latérale du chat aux fréquences spatiales et
à la différence de phase

Par

Daniel Mimeault

Département de psychologie

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 psychologie

Janvier 1999

© Daniel Mimeault, 1999



BF
22
U54
1999
V.017



Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

« Sensibilité des cellules de l'aire suprasylvienne
postéro-médio-latérale du chat aux fréquences spatiales et
à la différence de phase. »

présenté par :

Daniel Mimeault

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

Franco Lepore **Président du jury**

Jean-Paul Guilemot **Directeur de
Recherche**

Jean-Yves Frigon **Membre du jury**

Memoire accepté le: 99.04.20

SOMMAIRE

Plusieurs études ont montré que les mammifères supérieurs reçoivent au niveau des deux rétines des informations quelques peu différentes d'une même scène visuelle ce qui leur permet d'estimer la position d'un objet dans l'espace. Au niveau physiologique, les cellules binoculaires corticales forment le substrat neurologique nécessaire à la perception stéréoscopique. Plusieurs études ont montré que ces cellules binoculaires sont dotés de champs récepteurs pouvant encoder la disparité horizontale essentielle à la perception stéréoscopique. Afin d'encoder la disparité spatiale horizontale, deux mécanismes peuvent intervenir: la disparité de position entre les champs récepteurs ou la différence de phase. Ce dernier mécanisme suppose que l'organisation spatiale interne des champs récepteurs d'une cellule binoculaire doit être déphasée.

Cependant, les détecteurs de différence de phase n'ont été trouvés que dans l'aire visuelle primaire du chat et du singe qui possèdent généralement de petits champs récepteurs qui ont un pouvoir de résolution élevé. L'organisation spatiale interne des champs récepteurs d'une aire de haut niveau de traitement de l'information visuelle comme l'aire suprasylvienne postéro-médio-latérale (PMLS), qui possède de grands champs récepteurs et un pouvoir de résolution faible permet-elle d'encoder la différence de phase?

Des enregistrements unitaires sont effectués dans l'aire PMLS de chats paralysés et anesthésiés. L'activité unitaire est isolée et les paramètres optimaux de

stimulations (direction du déplacement, fréquence temporelle optimale, fréquence spatiale optimale et contraste) sont déterminés à l'aide de réseaux de fréquences spatiales sinusoïdales défilantes. Les axes optiques sont déviés à l'aide d'un haploscope sur deux écrans cathodiques. Puis des présentations défilantes de la fréquence spatiale optimale sont introduites simultanément dans les deux champs récepteurs en déphasant celle-ci dans le champ récepteur de l'œil dominant.

Les résultats montrent que les champs récepteurs de l'aire PMLS sont hautement sélectifs aux fréquences spatiales et sont surtout sensibles aux basses fréquences spatiales. Par ailleurs, bon nombre de cellules de l'aire PMLS sont sensibles aux déphasages et montrent des interactions binoculaires de facilitation et de sommation. De plus, la différence de position de la fréquence spatiale optimale entre les deux champs récepteurs qu'une cellule binoculaire peut encoder est relativement étroite et dépend de la fréquence spatiale optimale. De plus, les cellules sensibles au déphasage de la fréquence optimale possèdent une étendue de sensibilité au déphasage généralement faible et celle-ci varie en fonction de la fréquence spatiale optimale de chaque cellule.

Ces résultats suggèrent que la structure interne des champs récepteurs des cellules de l'aire PMLS permet l'encodage de faibles disparités de position de la fréquence optimale; et ce, malgré leur grande étendue et leur faible pouvoir de résolution spatiale. Ces résultats sont discutés à la lumière des différents mécanismes nerveux impliqués dans la perception stéréoscopique.

TABLE DES MATIERES

SOMMAIRE	iii
TABLE DES MATIERES	vi
LISTE DES TABLEAUX ET DES FIGURES	ix
LISTE DES ABREVIATIONS	xi
REMERCIEMENTS	xiv
CONTEXTE THEORIQUE	1
Binocularité et détecteurs de positions	2
Analyseurs de traits et de fréquences spatiales ?	7
Déphasage de fréquences spatiales	10
Caractéristiques des cellules visuelles du cortex suprasylvien latéral	14
Interaction binoculaire des cellules visuelles de l'aire PMLS	17
HYPOTHESES	19
METHODOLOGIE	22
Sujets	23
Induction anesthésique	23
Préparation chirurgicale	24
Entretien des fonctions vitales	24
Qualité optique des yeux et position des aerae centrales	25

Enregistrement de l'activité unitaire et traitement du signal bio-électrique	25
Méthode de stimulation visuelle	27
Protocoles expérimentaux	27
Histologie	30
ANALYSE DES RESULTATS	31
Classification des champs récepteurs	33
Dominance oculaire	35
Courbe de syntonisation aux fréquences spatiales	35
Fréquence spatiale optimale	40
Bande-passante	44
Profils de réponses aux déphasages et interactions binoculaires	46
DISCUSSION	68
Dominance oculaire et champs récepteurs des cellules de l'aire PMLS	69
Propriétés spatiales des champs récepteurs de l'aire PMLS	71
Sensibilité au déphasage	73
Implications fonctionnelles des détecteurs de différence de phase	75
CONCLUSION	78
REFERENCES	80

LISTE DES TABLEAUX ET FIGURES

Liste des tableaux et figures

Tableau 1. Proportions des cellules de l'aire PMLS sensibles au déphasage de la FO	51
Tableau 2. Pourcentage de cellules de l'aire PMLS montrant une modulation au déphasage de la FO	56
Figure 1. Mécanismes d'encodage de la disparité de position et de phase	5
Figure 2. Schéma expérimental	26
Figure 3. Distribution des champs récepteurs	32
Figure 4. Distribution de la dominance oculaire	34
Figure 5. Exemples de courbes de syntonisation aux fréquences spatiales	36
Figure 6. Distribution des fréquences spatiales optimales de l'œil dominant	41
Figure 7. Distribution des bandes-passantes aux fréquences spatiales de l'œil dominant	43
Figure 8. Exemples de courbes de sensibilité au déphasage de la fréquence spatiale optimale	47
Figure 9. Distribution de la fréquence spatiale optimale des cellules suprasylviennes présentant des interactions binoculaires au déphasage	52
Figure 10. Index de modulation au déphasage de la FO en fonction de la FO de l'œil dominant	54
Figure 11. Variation de la disparité	59
Figure 12. Courbes de sensibilité au déphasage de la FO	61
Figure 13. Distribution de la différence de position de la FO entre les CR des cellules de l'aire PMLS	63
Figure 14. Distribution de la bande-passante au déphasage de la FO	66

LISTE DES ABREVIATIONS

Liste des abréviations

AC:	Amplitude de modulation
C:	Champs récepteur complexe
c./deg.	Cycle/degé
cd/m ²	Candela/mètre carré
CGL	Corps genouillé latéral
Ch	Champ récepteur hypercomplexe de type complexe
CR	Champ récepteur
deg.	degé
DC	Taux de réponses moyen
DO	Dominance oculaire
FO	Fréquence spatiale optimale
FS	Fréquence spatiale
FT	Fréquence temporelle
IIB	Index d'interaction binoculaire
LPI	Partie latérale du noyau latéral-postérieur
LPm	Partie médiane du noyau latéral-postérieur
NIM	Noyau intralaminaire médian
PMLS	Aire postéro-médio-latéral suprasylvienne
S	Champ récepteur simple
Sh	Champ récepteur hypercomplexe de type simple

REMERCIEMENTS

Remerciements

Je tiens d'abord à remercier mon directeur de recherche M. Jean-Paul Guillemot (Ph.D.) pour m'avoir accepté comme étudiant au laboratoire et pour m'avoir proposé ce projet de recherche. L'encadrement, les conseils pertinents et la participation lors des séances d'enregistrements de M. Jean-Paul Guillemot ont grandement contribué à ma formation ainsi qu'à la rédaction de ce mémoire. Je tiens également à remercier M. Franco Lepore (Ph.D.) pour son soutien académique.

Depuis mon arrivée au laboratoire, j'ai eu la chance et surtout le plaisir de rencontrer plusieurs personnes qui ont, chacun à leur manière, créé un atmosphère de travail très particulier. Je tiens donc à remercier mes collègues Benoît Bacon, Julie Forget, Paul Khayat, Charles Leclerc, Dave St-Amour, Hugo Théorêt ainsi que Eric Tardif. Enfin, je remercie M. Eric Massicotte ainsi que M. Stéphane Monfort pour leur excellente aide technique.

CONTEXTE THEORIQUE

Plusieurs indices monoculaires tels que la parallaxe de mouvement, la perspective ainsi que le recouvrement contribuent à la perception visuelle de la profondeur; mais, l'appréciation d'une scène visuelle tridimensionnelle précise ne peut être obtenue qu'à l'aide de la vision binoculaire. Ainsi, chez l'humain, l'écartement latéral des deux yeux fait en sorte que des informations différentes d'une même scène visuelle sont analysées au niveau des deux rétines. Cette différence rétinienne (disparité spatiale horizontale) est un indice suffisant pour la perception stéréoscopique (Wheatstone, 1838). En effet, la présentation simultanée au niveau de chacun des yeux de deux images similaires mais légèrement différentes quant à leur position spatiale horizontale entraînent non seulement une fusion de celles-ci mais également une forte impression de profondeur. Julesz (1964), en utilisant des stéréogrammes constitués de bruits visuels (afin d'éliminer les indices monoculaires) dont certains éléments sont décalés horizontalement, observe que la perception de la profondeur survient avant la perception de la forme. Plusieurs études comportementales montrent que certains mammifères, autres que l'humain, dont les yeux sont placés en position frontale, sont dotés d'une perception stéréoscopique (singe: Bough, 1970; Cowey et al., 1975; chat: Fox, 1981; Lepore et al., 1986; Ptito et al., 1986).

Binocularité et détecteurs de position

La perception stéréoscopique d'une scène visuelle suppose que le système nerveux central de ces organismes possède des structures et des mécanismes physiologiques permettant l'analyse et l'intégration des inputs provenant des deux

yeux. Le premier site de convergence de ces inputs dans le système nerveux central se situe au niveau des aires corticales. Une caractéristique importante de presque toutes les cellules visuelles corticales est de posséder des champs récepteurs (CR) binoculaires permettant de fusionner les inputs provenant de chacun des deux yeux. Hubel et Wiesel (1959, 1962) furent les premiers à mettre en évidence la présence de cellules visuelles qui répondent à la stimulation binoculaire dans les aires 17 et 18 du chat. Leurs travaux suggèrent que les cellules binoculaires sont impliquées dans l'encodage de la perception stéréoscopique. Selon Barlow et al. (1967) les cellules binoculaires formeraient le substrat neurologique de la perception stéréoscopique du chat. En effet, les résultats de Barlow et al. (1967), Pettigrew et al. (1968) et Bishop et Pettigrew (1986) montrent que certaines cellules binoculaires de l'aire 17 du chat sont sensibles à des positions spatiales spécifiques au niveau du point de fixation lorsque stimulées simultanément. Celles-ci présentent trois types d'interactions sur une étendue limitée de disparité spatiale n'excédant pas un ou deux degrés. Certaines cellules binoculaires présentent, à une disparité spatiale spécifique, une réponse inférieure à la plus basse des réponses monoculaires (occlusion). D'autres cellules corticales possèdent un taux de réponses supérieur aux plus haut taux de réponses monoculaires (sommation). Cependant, certaines cellules binoculaires possèdent un taux de réponses nettement supérieur à la somme de chacune des réponses monoculaires (facilitation). Il est important de noter que ces trois types d'interactions surviennent essentiellement soit au niveau du point de fixation (disparité spatiale nulle) ou encore sur une étendue de disparité spatiale n'excédant pas un ou deux degrés de part et d'autre du point de fixation.

De plus, l'encodage de la disparité de position par les cellules binoculaires est spécifique aux disparités spatiales horizontales. En effet, compte tenu de la position horizontale des deux yeux, l'étendue de disparité encodée par une cellule binoculaire est plus large sur la dimension horizontale que verticale (Barlow et al., 1967; Freeman et Ohzawa, 1990).

Chez le singe, Poggio et Fisher (1977) ont identifié quatre types de détecteurs de disparité spatiale au niveau cortical. Les deux premiers sont sensibles à des disparités spatiales fines au niveau du point de fixation; ainsi, certains de ces détecteurs répondent par une facilitation alors que d'autres répondent par une occlusion de leur taux de réponses à de faibles étendues (< 1 degré) de disparité spatiale. Deux autres types de détecteurs répondent soit à des disparités spatiales croisées ou non-croisées. Les détecteurs croisés répondent à une étendue plus large de disparité (> 1 degré) lorsque le stimulus est présenté devant le point de fixation et leur taux de réponses diminue en dessous de la plus faible réponse monoculaire lorsque le stimulus est présenté au-delà du point de fixation. Pour leur part, les détecteurs non-croisés répondent aussi à de larges étendues de disparité (> 1 degré) mais de manière inverse, c'est à dire que leur taux de réponses augmente lorsque le stimulus est présenté derrière le point de fixation et diminue en dessous de la plus faible réponse monoculaire lorsqu'il est présenté en deçà du point de fixation. Ces quatre types de détecteurs ont été identifiés dans les aires visuelles striée (V1) et

extrastriées (V2, V3, V4, V5) du singe (Hubel et Wiesel, 1970; Poggio et Fisher, 1977; Poggio et Talbot, 1981; Maunsell et Van Essen, 1983).

Chez le chat, la présence de ces quatre types de détecteurs a été mise en évidence dans les aires visuelles 17 et 18 (Fisher et Krueger, 1979; Ferster, 1981; Pettigrew, 1987; LeVay et Voigt, 1988; Lepore et al., 1992), 19 (Pettigrew et Dreher, 1987; Guillemot et al., 1993), 21a (Wang et Dreher, 1996) et suprasylvienne postéro-médio-latérale (PMLS; Bacon et al., 1999).

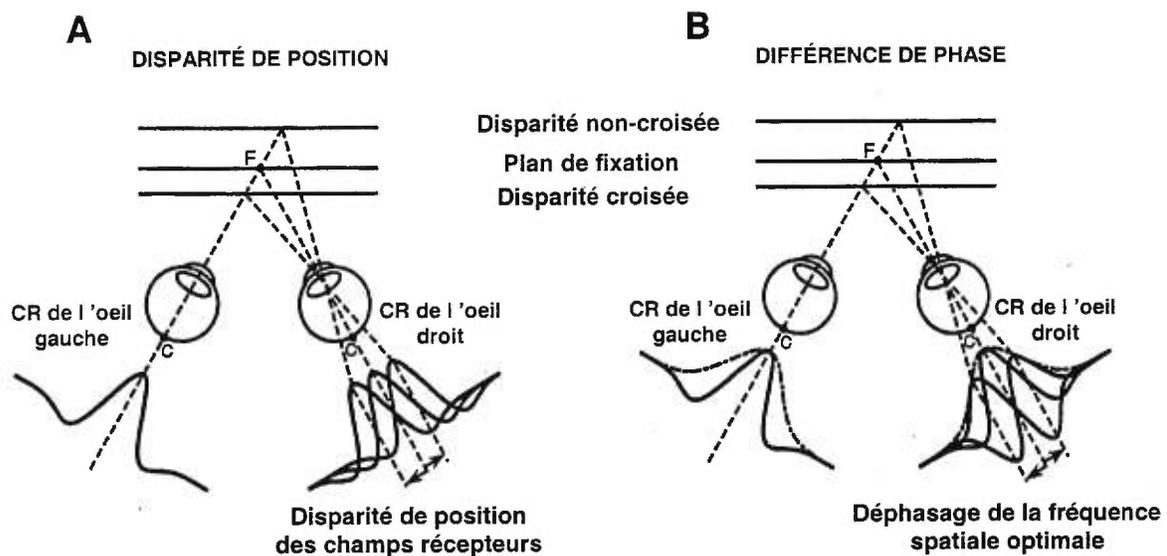


Fig.1- Schémas illustrant les deux mécanismes d'encodage de la disparité horizontale. La disparité interoculaire peut être encodée par un mécanisme de différence de position (A) entre les champs récepteurs (CR) de l'œil droit et de l'œil gauche. Ce mécanisme suppose que les deux CR possèdent une organisation spatiale interne identique. Le mécanisme de différence de phase (B) suppose que la position spatiale des CR binoculaires est identique et que l'encodage de la disparité interoculaire se fait grâce à une différence d'organisation spatiale interne entre les deux CR. Adapté de Anzai et al. (1997).

L'ensemble de ces travaux suppose que les cellules binoculaires sensibles à la disparité spatiale possèdent des CR dont l'organisation spatiale interne est identique; cependant, leur position dans l'espace est différente. La disparité spatiale ainsi encodée par une cellule binoculaire est, en fait, une différence de position entre le CR de l'oeil droit et celui de l'oeil gauche. La figure 1A présente schématiquement ce modèle d'intégration de la disparité de position. Cette figure montre une cellule binoculaire qui reçoit un input provenant de chacun des deux yeux. Ceux-ci, s'ils fixent un même point (F), possèdent des CR dont la position peut être correspondante au niveau de la rétine ou non-correspondante, comme c'est le cas au niveau de l'oeil droit de cette cellule. Ceci crée une disparité de position entre les deux CR. L'étendue des disparités binoculaires pouvant être encodée dépend de l'étendue de la disparité de position entre les deux CR. Cette disparité de position entre les CR serait nécessaire et suffisante pour percevoir la profondeur (Hubel et Wiesel, 1962, 1968; Schiller et Wurtz, 1976; Mullikin et al., 1984; Skottun et Freeman, 1984; Camarda et al., 1985; Maske et al., 1984, 1986; Emerson et al., 1987).

D'autre part, plusieurs études suggèrent aussi que la disparité d'orientation (Blakemore et al., 1972; Sengpiel et Blakemore, 1994), de contraste (Berardi et al., 1982; Smith, 1997b) et de mouvement (Regan et Cynader, 1981) peuvent entraîner divers types d'interactions binoculaires et ainsi contribuer à différentes facettes de la perception stéréoscopique.

Analyseurs de traits ou de fréquences spatiales?

Les cellules binoculaires corticales sont non seulement sensibles à des disparités de position, tel que démontré plus haut, mais elles sont également des analyseurs très efficace des caractéristiques du stimulus visuel. Au cours des quarante dernières années, deux approches théoriques et expérimentales ont tenté de mettre en évidence les fonctions du système visuel. La première approche suppose que le système nerveux central possède les structures et les mécanismes de convergence qui permettent l'analyse des caractéristiques tel que la longueur, la largeur, l'orientation, la direction et la vitesse de déplacement des différents stimuli qui composent la scène visuelle. La seconde approche suppose que la scène visuelle est analysée par des détecteurs sensibles aux composantes fondamentales du stimulus visuel tel que la fréquence spatiale (FS), la fréquence temporelle (FT) et le niveau de contraste. Cette dernière approche suppose également que le système visuel fonctionne selon des mécanismes similaires à l'analyse et à la synthèse de Fourier.

Les résultats de Hubel et Wiesel (1959, 1962, 1969) montrent que les cellules visuelles corticales répondent de façon optimale à la présentation de barres de largeurs particulières dans le cortex strié du singe (VI) et du chat. De plus, l'hypothèse de traitement hiérarchique de Hubel et Wiesel (1962) suppose que les analyseurs de traits des aires visuelles primaires sont le fait de mécanismes sériels de convergences produisant des CR de plus en plus complexes. En effet, les CR simples du cortex strié reçoivent des inputs en provenance des cellules

ganglionnaires et géniculées partageant des zones identiques ou avoisinantes dans le champ visuel. Cette convergence permet la construction de CR sensibles à des traits ayant une orientation spécifique. L'organisation spatiale des CR simples est composée de zones inhibitrices et excitatrices juxtaposées. Les CR complexes du cortex strié sont, quant à eux, hautement spécifiques à la direction du déplacement des stimuli davantage même que les CR simples. Contrairement aux CR simples, l'organisation spatiale des CR complexes est composée de zones inhibitrices et excitatrices superposées. Cette organisation spatiale provient d'une convergence d'informations issues des cellules ayant des CR simples. Les CR de type hypercomplexes se distinguent des CR simples et complexes par leur sélectivité à la longueur du stimulus. En effet, l'organisation spatiale des CR hypercomplexes contient des zones d'inhibitions périphériques qui atténuent la réponse cellulaire lorsque le stimulus optimal dépasse une longueur spécifique (Hubel et Wiesel, 1965). Les cellules ayant des CR hypercomplexes reçoivent des informations de plusieurs cellules ayant soit des CR simples ou complexes. C'est ainsi que les CR hypercomplexes possèdent des propriétés similaires aux CR simples et complexes, ce qui permet de distinguer deux catégories: les CR hypercomplexes de type simples et les CR hypercomplexes de type complexes.

L'utilisation de réseaux de fréquences spatiales composées d'ondes modulées sinusoïdalement a permis de mettre en évidence plusieurs propriétés du système visuel tant sur le plan psychophysique que physiologique (pour une revue voir Shapley, 1985). Les cellules des différentes aires visuelles du chat sont sensibles à

une étendue restreinte de FS et de FT (Maffei et Fiorentini, 1973; Spear et Baumann, 1975; Movshon et al., 1978c; Bergeron et al., 1998). De plus, la réponse d'une cellule visuelle dépend du niveau de contraste du stimulus. En effet, les cellules visuelles répondent à des seuils de contraste relativement bas et, de manière générale, leurs réponses cellulaires ont tendance à saturer à un contraste d'environ 30% (Maffei et Fiorentini, 1973; Tolhurst et Movshon, 1975; Tardif et al., 1996, 1997). Par ailleurs, les cellules visuelles corticales sont plus sélectives à la présentation de réseaux de FS qu'à la présentation de barres lumineuses (Albrecht et al., 1982). La courbe de sensibilité aux FS des cellules visuelles corticales suit généralement un profil de type passe-bande. En effet, les cellules visuelles répondent de façon maximale à une FS particulière: la fréquence spatiale optimale (FO). Le taux de réponses de la cellule s'atténue à des FS plus basses et plus hautes que la FO. La courbe de sensibilité aux FT des cellules visuelles corticales suit également un profil de type passe-bande. Une cellule atteint un taux de réponses plus élevé à une FT spécifique alors qu'il diminue à des FT plus basses et plus hautes (Maffei et Fiorentini, 1973; Spear et Baumann, 1975; Movshon et al., 1978c; Bergeron et al., 1998). De plus, l'étendue de sensibilité spatiale et temporelle des cellules visuelles varie d'une aire à l'autre; ce qui appuie la notion de canaux spatio-temporels spécifiques développés par Campbell et Robson (1968) ainsi que Maffei et Fiorentini (1973). Bien que les propriétés spatio-temporelles des CR ipsilatéraux et controlatéraux des cellules binoculaires sont très bien corrélées entre elles, elles ne sont toutefois pas identiques (Skottun et Freeman, 1984; Hammond et Pomfrett, 1991; Tardif et al., 1997; Bergeron et al., 1998). Ce qui laisse supposer

qu'une cellule binoculaire peut encoder deux inputs visuels ayant un certain degré de non-correspondance.

Déphasage de fréquences spatiales

Les travaux de Ohzawa et Freeman (1986a, 1986b), Hammond (1991) et Smith et al. (1997a) ont montré que les cellules binoculaires simples et complexes de l'aire primaire du chat et du singe sont sensibles au déphasage de la FO. En effet, certaines cellules binoculaires corticales répondent de façon spécifique à la présentation simultanée de FS identiques dont l'angle de phase varie dans un des deux CR. De manière générale, une cellule simple ou complexe sensible au déphasage de la FO a un taux de réponses maximal à un angle de phase particulier alors que le taux de réponses s'atténue aux autres angles de phases pour atteindre un minimum de réponses à environ 180 deg. de l'angle de phase évoquant le plus haut taux de réponses cellulaire. La courbe de sensibilité au déphasage de la FO d'une cellule suit donc un profil de modulation. Les cellules binoculaires ayant un taux de réponses cellulaires similaires à tous les angles de phase ne présente pas de modulation et sont considérés insensibles au déphasage.

De plus, les cellules sensibles au déphasage de la FO présentent divers types d'interactions binoculaires. Certaines cellules binoculaire répondent de façon optimale à des angles de phase spécifiques soit, au-delà de la somme (facilitation) des deux réponses monoculaires, soit au-dessus de la plus haute réponse monoculaire (sommation) alors qu'à d'autres angles de phase, le taux de réponses

diminue en dessous de la moins bonne réponse monoculaire (occlusion). Par ailleurs, une cellule binoculaire insensible au déphasage peut présenter des interactions binoculaires sans toutefois présenter une modulation de son taux de réponses.

Les expériences de Ohzawa et Freeman (1986a, 1986b) dans l'aire 17 du chat, montrent que 75% des CR simples et 40% des CR complexes sont sensibles au déphasage. Ces résultats permettent de proposer un autre mécanisme d'encodage de la disparité horizontale. Selon le modèle proposé par Ohzawa et Freeman (1986a, 1986b) et présenté à la figure 1B, les CR d'une cellule binoculaire corticale sont situés sur des points rétiniens correspondant peu importe que le stimulus soit présenté au niveau, en avant (disparité croisée) ou en arrière (disparité non-croisée) du point de fixation. Cependant, l'organisation spatiale interne d'un des CR (le CR droit dans la figure 1B) doit être différente de celle de l'autre CR (le CR gauche dans la figure 1B) pour encoder la disparité horizontale. Ceci implique que chacun des CR d'une cellule binoculaire possède une organisation spatiale différente sans qu'il ne soit nécessaire d'invoquer une disparité de position entre les CR. La figure 1B montre que le CR de l'oeil gauche et celui de l'oeil droit sont situés sur des points rétiniens correspondants si chacun des yeux fixe le même point (F). Dans ce cas, l'enveloppe de la structure spatiale interne du CR de l'oeil droit est en phase avec celui du CR de l'oeil gauche. En fait, la structure interne des deux CR est identique. Par contre, lorsque le stimulus est présenté en avant ou en arrière du point de fixation (F), l'enveloppe de la structure spatiale d'un des deux CR doit être

déphasée afin que cette cellule binoculaire puisse encoder la disparité horizontale sans qu'il y ait nécessairement une disparité de position ou rétinienne.

Ce modèle de différence de phase laisse supposer que les cellules binoculaires sensibles à de basses FS peuvent encoder une large étendue de disparité horizontale contrairement aux cellules binoculaires sensibles à de hautes FS qui elles, seraient sensibles à une étendue plus restreinte de disparité horizontale. La disparité horizontale maximale qu'une cellule binoculaire peut encoder est donc déterminée par la différence de l'angle de phase de l'organisation spatiale interne de ses CR (Anzai et al., 1997). En effet, les résultats de Ohzawa et al. (1996) montrent que les cellules binoculaires de l'aire 17 possédant de petits CR, sensibles à de hautes FS et ayant leurs FO déphasée de 90 deg. l'un par rapport à l'autre, répondent à une plus faible étendue de disparité horizontale. Le corollaire étant qu'une cellule binoculaire ayant de grands CR dont la FO est déphasée de 90 deg. et qui répond de manière optimale à une basse FS, est sensible à une plus large étendue de disparité horizontale qu'une cellule binoculaire déphasé de 30 deg. dont l'organisation spatiale interne des CR amène une réponse optimale aux basses FS. Pour sa part, une cellule binoculaire sensible aux hautes FS ne peut pas encoder une large étendue de disparité horizontale, peu importe l'angle de déphasage de sa FO dans ses CR.

Selon DeValois (1982) l'étendue de sensibilité d'une cellule au déphasage des FS est directement reliée aux caractéristiques spatiales de ses CR. Une cellule

simple, par exemple, peut atteindre une amplitude de modulation maximale à un déphasage de 90 deg. et être inhibé à un second déphasage à 180 deg. de celui-ci dépendamment de la position interne des zones inhibitrices et excitatrices dans ses CR. Considérant que les cellules visuelles sont sensibles à une étendue spécifique de FS, une cellule dont la FO est soumise à un déphasage connaît un changement de position spatiale de sa FO plus ou moins important dépendamment de sa FO. Un déphasage de 90 deg. d'une cellule ayant une FO de 1 cycle/deg. (c./deg.), par exemple, correspond à un déplacement spatiale de 0,25 degrés. Par ailleurs, une cellule ayant une FO de 10 c./deg. et qui subit le même déphasage, a un déplacement spatiale de seulement 0,025 degrés. Ainsi, une cellule sensible à de basses FS peut encoder de plus grands déplacements spatiaux, lorsqu'elle est déphasée, qu'une cellule sensible à de hautes FS. Ces études mettent en évidence la dichotomie entre les deux mécanismes d'encodage de la disparité spatiale. D'ailleurs, Anzai et al. (1997) proposent que les deux mécanismes (disparité de position et différence de phase) d'encodage de la disparité horizontale des cellules binoculaires seraient impliqués de manière différente selon les caractéristiques spécifiques de leurs CR: un mécanisme d'encodage de la disparité de position pour les cellules sensibles optimalement aux hautes FS et ayant de petits CR et un mécanisme d'encodage de la différence de phase pour les cellules sensibles optimalement aux basses FS et ayant des CR de grandes tailles.

Les résultats de Ohzawa et Freeman (1988) montrent que 56 % des cellules visuelles binoculaires de l'aire 17 du chat normal encodent le déphasage de la FO.

D'ailleurs les travaux de Hammond (1991) confirment la présence de ce type de cellule chez le chat et ce, dans des proportions similaires. Smith et al. (1997a) ont également identifié des détecteurs de déphasage de la FO dans l'aire visuelle primaire du singe (V1). En effet, 70% des cellules simples et 40 % des cellules complexes de l'aire V1 du singe sont sensibles au déphasage de la FO (Smith et al., 1997a). De plus, en utilisant le modèle de différence de phase, certaines études (Freeman et Ohzawa, 1988; Smith et al., 1997c) ont mis en évidence la présence d'interactions binoculaires au niveau des cellules de l'aire V1 du singe strabique et de l'aire 17 de chats élevés en privation monoculaire. Pourtant, ces cellules lorsque stimulées séparément ne répondent qu'à la stimulation d'un seul oeil (Freeman et Ohzawa, 1988; Smith et al., 1997c). Ces expériences semblent concluantes; cependant, dans la zone de représentation du champ visuel central de l'aire 17 du chat et de l'aire V1 du singe, les CR des cellules binoculaires simples et complexes sont relativement petits et surtout sensibles optimalement aux hautes FS contrairement aux cellules des autres aires visuelles qui possèdent de grands CR et sont sensibles optimalement à de basses FS comme c'est le cas dans les aires suprasylviennes du chat.

Caractéristiques des cellules visuelles du cortex suprasylvien latéral

Chez le chat, en plus de l'aire visuelle primaire, plus de vingt aires corticales possèdent chacune une représentation complète ou partielle de l'hémichamp visuel controlatéral (Scannell et al., 1995). Située à l'intérieur de la fissure suprasylvienne, l'aire suprasylvienne latérale possède au moins six aires représentant le champ

visuel controlatéral (Palmer et al., 1978), soit les aires: antéro-médio-latérale (AMLS), antéro-latérale (ALLS), postéro-médio-latérale (PMLS), postéro-latérale (PLLS), dorsale (DLS) et ventrale (VLS). À l'exception de l'aire PMLS, les aires suprasylviennes s'occupent peu de la vision centrale (Spear et Bauman, 1975; Palmer et al., 1978; Zumbroich et al., 1986).

L'aire PMLS reçoit plusieurs inputs visuels acheminés par de nombreuses voies cortico-corticales et sous-corticales. En effet, elle reçoit des afférences des aires visuelles corticales 17, 18, 19 et 20 (Sherk, 1986). De plus, l'aire PMLS reçoit des inputs directs provenant de l'aileron du noyau genouillé latéral (NGL), du noyau intralaminaire médian (NIM). Mais, contrairement à l'aire visuelle primaire, l'aire PMLS ne reçoit pas directement d'afférences en provenance des couches A et A1 du NGL dorsal mais plutôt des couches C du NGL dorsal. De plus, l'aire PMLS reçoit une importante afférence directe en provenance du système tecto-thalamique. En effet, les couches supérieures du collicule supérieur envoient leurs projections à l'aire PMLS via le NGL dorsal, la partie médiane (LPm) et latérale (LPI) du noyau postérieur latéral du thalamus ainsi que par le pulvinar (Spear, 1985; Dreher, 1986; Spear, 1991; Minville et Casanova, 1997). L'aire PMLS reçoit majoritairement des inputs de type Y et W en provenance des couches C du NGL dorsal, du NIM et de l'aileron du NGL. Ces inputs de type W semblent être responsables des basses caractéristiques spatiales des CR de l'aire PMLS (Zumbroich et Blakemore, 1987).

Les CR des cellules de l'aire PMLS sont bien définis dans la zone de représentation centrale du champ visuel bien qu'ils aient tendance à être de grandes dimensions (diamètre moyen: 20 deg.) comparativement aux CR des aires visuelles 17, 18 et 19 dont le diamètre n'excède pas 4 deg. dans la zone de représentation du champ visuel central (Orban, 1984). L'organisation spatiale des CR de l'aire PMLS est soit de type complexe (60%) ou hypercomplexe (40%) (Hubel et Wiesel, 1969; Wright, 1969; Spear et Bauman, 1975). Plusieurs études montrent que les cellules de l'aire PMLS sont, tout comme celles des aires visuelles primaires, sélectives à l'orientation (Hubel et Wiesel, 1969, Wright, 1969). De plus, la caractéristique principale des cellules de l'aire PMLS est non seulement de répondre au déplacement du stimulus mais d'être sélective à la direction du mouvement (Spear, 1991), contrairement aux cellules des aires visuelles primaires du chat qui sont beaucoup moins sélectives à la direction du mouvement (Zumbroich et Blakemore, 1975).

À l'instar des cellules des autres aires visuelles et malgré la grandeur de leurs CR, les cellules de l'aire PMLS répondent sélectivement et de manière robuste aux différentes FS. Elles ont une FO moyenne relativement basse (0,16 c./deg.) et une large bande-passante (2,2 octaves) contrairement aux cellules de l'aire 17 (FO moyenne: 0,77 c./deg.; bande-passante: 1,5 octaves). Quant à la résolution spatiale, elle est en moyenne nettement plus basse (0,5 c./deg.) que celle des cellules de l'aire 17 (3 c./deg.), et elle varie énormément (0,05 à 2,1 c./deg.) d'une cellule à l'autre (Movshon et al., 1978c; Morrone et al., 1986; Zumbroich et Blakemore,

1987; Spear, 1991). Cependant, aucune de ces caractéristiques spatiales ne semble clairement liées à la taille des CR (Spear, 1991).

Les cellules de l'aire PMLS sont également sélectives aux différentes FT. Elles sont majoritairement sélectives à de hautes FT. La FT optimale des cellules de l'aire PMLS varie entre 2,5 et 10 Hz. La résolution temporelle, quant à elle, est très élevée (16 à 22 Hz) (Morrone et al., 1986, Zumbroich et Blakemore, 1987). De plus, le taux de réponses des cellules visuelles de l'aire PMLS dépend du niveau de contraste du stimulus. En effet, les travaux de Guido et al. (1990) et ceux de Spear (1988) montrent que les cellules de l'aire PMLS répondent, de manière générale, à un seuil de contraste de 3,5 % alors que leurs réponses saturent à un niveau de contraste de 60 %. Par contre, selon les travaux de Morrone et al. (1986), un seuil de contraste d'environ 1 % serait suffisant pour évoquer une réponse cellulaire dans l'aire PMLS alors que les réponses des cellules suprasylviennes ont tendance à saturer à un niveau de contraste d'environ 10 %.

Interaction binoculaire des cellules visuelles de l'aire PMLS

La majorité des cellules (70%) de l'aire PMLS répondent à des stimulations binoculaires (Hubel et Wiesel, 1969; Spear et Bauman, 1975; Rauschecker et al., 1987). Par ailleurs, certaines cellules de l'aire PMLS ne répondent que lorsque les deux CR d'une cellule binoculaire sont stimulés simultanément alors que d'autres montrent des interactions de facilitation, de sommation et d'occlusion (Spear et Baumann, 1975; Rauschecker et al., 1987; Von Grunau et al., 1987). Certains

résultats montrent aussi que les cellules de l'aire PMLS sont spécialisées dans la détection d'un stimulus en mouvement dans l'espace tridimensionnel. En effet, 20% des cellules répondent préférentiellement lorsqu'un stimulus s'approche de l'animal (Toyama et Kozasa, 1982) alors que 12% des cellules préfèrent la situation inverse, c'est à dire lorsque le stimulus s'éloigne de l'animal (Toyama et al., 1986). Une étude récente (Bacon et al., 1998) montre que 73% des cellules binoculaires de l'aire PMLS sont sensibles à la disparité de position. Cette étude montre aussi que 43% des cellules de l'aire PMLS présentent des interactions de type facilitation et sommation alors que 14% présentent des interactions de type occlusion lorsqu'un stimulus est présenté au niveau du point de fixation. Par ailleurs, 10% et 6% des cellules de l'aire PMLS présentent respectivement des profils de sensibilité à la disparité de position croisée et non-croisée.

HYPOTHESES

La perception de la profondeur repose sur différents mécanismes perceptifs monoculaires et binoculaires. Dans la plupart des cas, les indices monoculaires sont suffisants pour estimer la distance relative des objets. Cependant, lorsqu'il s'agit d'estimer avec précision la position d'un objet situé à moins de deux mètres dans l'espace, la perception stéréoscopique semble être le mécanisme perceptif privilégié. Compte tenu de la position des yeux et de l'écartement interoculaire, la disparité spatiale horizontale est le paramètre que doit encoder le système nerveux central afin de permettre la vision stéréoscopique. Celle-ci suppose que l'information provenant de chacun des deux yeux est intégrée au niveau du système visuel. Les cellules binoculaires corticales semblent être le substrat neurologique idéal pour cette intégration.

Plusieurs expériences montrent que, chez le chat et le singe, les cellules binoculaires des différentes aires visuelles encodent la disparité de position rétinienne tant au niveau du point de fixation qu'en avant ou en arrière de celui-ci (Barlow et al., 1967; Pettigrew et al., 1968; Poggio et Fisher, 1977; Fisher et Krueger, 1979; Ferster 1981; Maunsell et Van Essen 1983; Bishop et Pettigrew, 1986; Pettigrew et Dreher, 1987; LeVay et Voigt, 1988; Lepore et al., 1992; Guillemot et al., 1993; Wang et Dreher, 1996; Bacon et al., 1999). Ces résultats supposent que les cellules binoculaires corticales reçoivent des inputs provenant des récepteurs rétiniens occupant sur la rétine des positions homotopiques ou hétérotopiques (voir figure 1A). D'autres résultats (Ohzawa et Freeman, 1986a,

1986b; Hammond, 1991; Smith, 1997a), montrent que les cellules binoculaires des aires corticales primaires, grâce à l'organisation interne de leur CR, encodent non pas la disparité de position entre les CR mais plutôt la différence de phase de la FO dans les CR (voir figure 1B). De plus, les travaux de Ohzawa et Freeman (1986a, 1986b), de Hammond (1991) et ceux de Smith (1997a) montrent que les cellules binoculaires des aires corticales primaires ont des interactions de facilitation, de sommation et d'occlusion lors du déphasage de la FO. Il est, par ailleurs, important de noter que ces derniers résultats proviennent de l'enregistrement de cellules binoculaires corticales dont les CR sont relativement petits, qui possèdent une organisation spatiale interne fortement structurée et ayant un pouvoir de résolution spatiale élevé.

Quant à elles, les cellules visuelles des aires extrastriées possèdent généralement des CR de grandes tailles et un pouvoir de résolution spatiale faible. Mais, malgré cela, bon nombre de cellules de l'aire PMLS sont sensibles à la disparité de position entre les CR (Bacon et al., 1998) ou encore à la disparité de mouvement (Toyama et Kozasa, 1982, Toyama et al., 1986). D'autre part, les travaux de Anzai et al. (1997) et ceux de DeValois (1982) suggèrent que le modèle de disparité de position est lié aux cellules sensibles aux hautes FS tandis que le modèle de différence de phase est lié aux cellules sensibles aux basses FS. Dans la même veine, Anzai et al. (1997) suggèrent que les cellules binoculaires de l'aire 17 du chat ayant de grands CR et sensibles à des basses FO peuvent encoder une plus

large étendue d'angles de phase que les cellules ayant de petits CR et sensibles à des FO élevées.

Nous proposons donc dans cette étude de vérifier si les cellules binoculaires de l'aire visuelle PMLS, qui possèdent des CR qui sont sensibles aux basses FS, peuvent encoder la différence de phase de la FO. De plus, nous tenterons de vérifier s'il existe une relation entre la faible sensibilité spatiale et la sensibilité aux déphasages au niveau des cellules binoculaires de l'aire PMLS.

METHODOLOGIE

Sujets

Lors de cette expérience, 10 chats adultes normaux sont utilisés. Ceux-ci pèsent entre 3-4 kg et ne sont soumis à aucune autre expérience de laboratoire. Les protocoles expérimentaux sont réalisés selon les normes du Conseil Canadien de la Protection des Animaux et sont autorisés par le Comité Institutionnel de la Protection des Animaux de l'Université de Montréal.

Induction anesthésique

L'animal reçoit une injection i.m. d'atropine 1% (Atro-sol, 0,2 mg/kg) afin de limiter les sécrétions bronchiques et salivaires et produire une mydriase. Puis, l'induction anesthésique est effectuée en circuit ouvert par vaporisation d'un mélange de protoxyde d'azote (N₂O), d'oxygène (O₂) dans un rapport de 70:30 ainsi que de fluothane (2-3% du volume total). L'animal anesthésié, un tube endotrachéal enduit de chlorhydrate de xylocaïne (2%) est introduit dans la trachée afin de ventiler artificiellement l'animal grâce à une pompe respiratoire (Harvard, modèle 665). La teneur en gaz carbonique (CO₂) expiré est mesurée par un analyseur de CO₂ (Beckman, modèle 880). Tout au long de l'expérience, celui-ci est maintenu constant (\cong 4%) par l'ajustement du volume (20-30cc) et de la fréquence (15-20 inspirations/min) de la pompe respiratoire (systole/diastole: 50/50). Lors de la chirurgie, une injection i.v. (5,6 ml/h) d'une solution de lactate ringer est administrée à l'animal afin de maintenir l'hydratation et la pression sanguine.

Préparation chirurgicale

Lorsque l'animal est anesthésié, il est placé en décubitus ventral dans un appareil stéréotaxique (David Kopf, modèle 1730) modifié afin d'éviter toutes pressions sur les globes oculaires et l'obstruction du champ visuel. La peau du crâne rasée et désinfectée, une incision longitudinale y est effectuée et une dissection des différents plans musculaires est réalisée. La boîte crânienne est libérée de son périoste. Une trépanation est pratiquée au-dessus de l'aire PMLS (coordonnées Horsley-Clarke : A = 0-8 mm, L = 10-16 mm). Puis, la dure-mère est incisée et repliée sans endommager ni le cortex ni le système veineux et artériel. L'électrode d'enregistrement est alors abaissée dans l'aire PMLS au niveau de la représentation du champ visuel central (Palmer et al. 1978). Puis, le cortex est recouvert d'une gelée d'agar (4 %) pour limiter les pulsations corticales et la déshydratation.

Entretien des fonctions vitales

Dès que la chirurgie est terminée, le taux de fluothane est abaissé graduellement par pas de 0,5% jusqu'à un niveau de 0,5%. L'animal est ainsi maintenu anesthésié pendant toute la durée de l'expérience (N₂O:O₂, 70:30; fluothane 0,5% du volume total). Les points de contacts et les plaies sont infusés périodiquement (2-3 h) avec un analgésique local (xylocaïne 2%). Après une période (environ une heure) de stabilisation des fonctions vitales et du niveau d'anesthésie et en l'absence de toutes réponses réflexes, l'animal est rendu hypotonique par injection d'agents paralysants

(flaxedil, 200 mg et d-tubocurarine 20 mg) afin d'assurer la stabilité des yeux lors de la stimulation visuelle. Ces relaxants musculaires sont dissous dans une solution (30cc) de lactate ringer et de dextrose (5%) et injectés i.v. (5,6 ml/h) tout au long de l'expérimentation. La température corporelle est maintenue constante (38⁰ C) par un coussin hydraulique chauffant incorporé dans un système rétroactif. Le taux de CO₂ expiré, l'ECG et l'EEG de l'animal est sous observation constante pendant toute la durée de l'expérience afin de contrôler l'état physiologique de l'animal.

Qualité optique des yeux et position des areae centrales

Les membranes nictitantes sont rétractées par application topique de néosynéphrine (0,1%). Afin d'éviter la déshydratation de la cornée, des lentilles cornéennes neutres munies d'une pupille artificielle (diamètre: 3mm) sont apposées à la surface des yeux. La position des areae centrales est déterminée en projetant les taches aveugles sur un écran tangentiel situé à 57 cm du point nodal des yeux de l'animal (Fernald et Chase, 1971). Celles-ci sont estimées être situées à 7,5 deg. en-dessous et 15 deg. médian par rapport au centre des taches aveugles (Bishop et al., 1962, Leicester, 1968). L'image rétinienne est mise au focus en corrigeant la dioptrie telle que prescrite lors de l'évaluation rétinoscopique de chacun des yeux de l'animal.

Enregistrement de l'activité unitaire et traitement du signal bio-électrique

Une électrode d'enregistrement est abaissée dans l'aire PMLS à l'aide d'un microdescendeur hydraulique. Cette électrode, une micropipette (diamètre à la

pointe: 2-5 μm) remplie d'une solution de chlorure de sodium (NaCl , 3M), permet de capter l'activité cellulaire unitaire. Cette électrode possède une impédance de 3 à 6 $\text{M}\Omega$, mesurée à 1000 Hz. Elle est reliée à un amplificateur à haute impédance (bande passante: 300Hz à 30KHz). Les potentiels d'action sont amplifiés (10000x) et transformés en impulsions rectangulaires par un déclencheur de Schmitt (amplitude: 1 volt, durée: 1ms) afin d'isoler l'activité unitaire ayant la plus grande amplitude et une durée déterminée. Ces signaux électriques sont transmis à un moniteur audio (Grass, modèle AM-88), à un oscilloscope à quatre canaux (Tektronix, modèle 5111 A) et à un micro-ordinateur (PC 486).

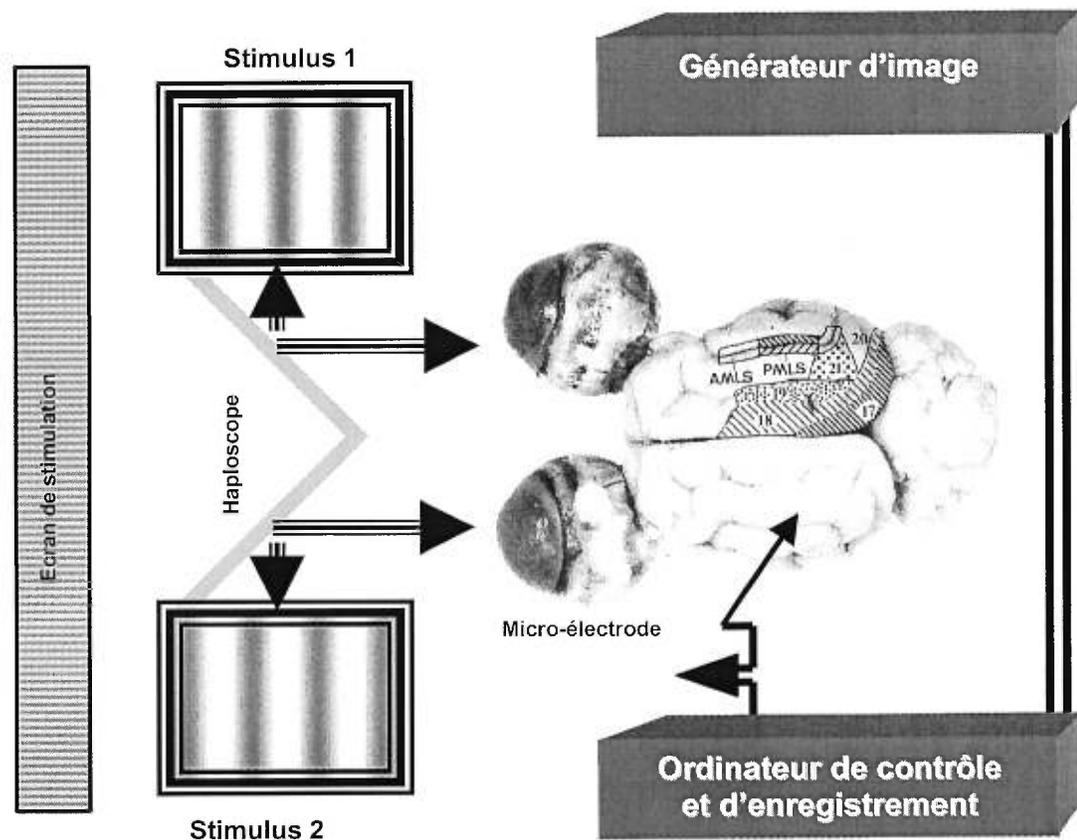


Fig.2- Schéma du montage expérimental utilisé pour la stimulation dichoptique lors des enregistrements dans l'aire PMLS du chat.

Méthodes de stimulation visuelle

La position dans le champ visuel et les limites des CR sont déterminées sur un écran tangentiel translucide (situé à 57 cm de l'animal) à l'aide de fentes et/ou de bords lumineux ou obscurs générés par un banc d'optique. Un second système de stimulation est utilisé pour l'analyse quantitative des CR (voir figure 2). Celui-ci est composé de deux écrans cathodiques (phosphore: P-31) soutenant une plage visuelle de 26 deg. x 26 deg. et ayant une luminance moyenne de 8cd/m^2 . Ces deux écrans sont placés à angle droit de chacun des deux yeux et ils sont situés à 57 cm du point nodal de l'oeil. Deux miroirs (20 cm x 20 cm) ayant une surface réfléchissante directe sont placés à 45^0 entre chacun des yeux et les deux écrans cathodiques. Cet haploscope simple permet la présentation dichoptique simultanée ou indépendante de stimuli dans chacun des CR. Un générateur d'image (Innisfree: Picasso Rev. 8), contrôlé par un ordinateur (PC 486), est relié à chacun des écrans cathodiques afin de générer, indépendamment et de manière synchrone, les stimuli visuels. Ce sont des réseaux de FS sinusoïdales mobiles ayant un contraste constant (1%-87%) et qui se déplacent dans la direction optimale ($0^0 - 345^0$).

Protocoles expérimentaux

Lorsque le potentiel d'action d'une cellule visuelle est isolé la position, les limites, la grandeur et le degré de binocularité de chaque CR sont déterminées en utilisant le système de stimulation par banc d'optique. Cette première étape permet de déterminer la position de chacun des CR par rapport à la fovea et la surface des CR de chacune des cellules enregistrées. L'analyse des propriétés des CR est

poursuivie, avec l'haploscope décrit plus haut, afin d'établir les paramètres de stimulation (orientation/direction, longueur et largeur optimales de la plage de stimulation) provoquant la meilleure réponse cellulaire au niveau des CR de chaque oeil. Puis, une courbe de syntonisation aux FS est dressée en stimulant monoculairement chaque CR. Les stimuli utilisés sont des FS sinusoïdales (0,04 à 2,4 c./deg.; variant par pas de 0,25 octaves) dont le contraste supra-laminaire demeure constant. Chaque FS est présentée dix fois de manière pseudo-aléatoire, celle-ci dérive dans la direction optimale à une FT constante (1 Hz à 8 Hz). Lors de la stimulation monoculaire, une plage lumineuse uniforme (FS: 0; luminance: 8cd/m²; contraste: 0%), est présentée dans le CR de l'autre oeil. Celle-ci est aussi présentée continuellement dans les deux CR entre les différentes stimulations. Chaque essai est constitué: 1^o de l'évaluation du niveau de base de la réponse cellulaire, celle-ci est enregistrée lors de la présentation de la plage uniforme pendant les 2 s qui précèdent chacune des présentations. 2^o Le contraste est graduellement (durée: 500 ms) augmenté de 0% à 30%, afin d'éviter l'apparition d'une réponse phasique. 3^o Puis, suit l'évaluation de la réponse cellulaire lors de la présentation d'une FS (contraste: 30%, durée 2 s). A la fin de cette période la plage uniforme est à nouveau présentée. L'intervalle temporelle entre chaque essai est d'au moins 15 s afin d'éviter les effets d'habituation et les effets consécutifs de la réponse cellulaire. Ce protocole permet d'évaluer les paramètres suivants à partir des courbes de syntonisation de chaque CR: la modulation et l'élévation de la réponse lors de la présentation des différentes FS ainsi que la dominance oculaire. La classification des CR est effectuée en se basant sur la présence ou l'absence de

la modulation de la réponse cellulaire (voir analyse des résultats). La dominance oculaire, quant à elle, est calculée suivant l'échelle en sept points de Hubel et Wiesel (1962). Après avoir dressé la courbe de syntonisation aux FS pour chacun des CR d'une cellule binoculaire, la FO ainsi que l'étendue de la bande-passante de la courbe de syntonisation est déterminée. La FO est définie comme étant la FS amenant le plus haut taux de réponse pour les cellules C et Ch; alors que pour les cellules S et Sh, la FO est définie comme étant la FS amenant la plus haute modulation d'amplitude de la réponse. L'étendue de la bande-passante est calculée à la demi-hauteur de la réponse maximale pour chacune des courbes de syntonisation aux FS d'une cellule binoculaire.

Un second protocole est appliqué afin de déterminer le profil au déphasage. Pour ce, la FO de l'oeil dominant est présentée simultanément dans les deux CR. Lors de cette stimulation dichoptique la FT ainsi que le contraste sont identiques dans les deux CR; de même, les conditions de présentations (durée de la présentation, nombre d'essais, intervalle temporel inter-essais, etc.) sont maintenues identiques, tel que décrit plus haut. Cependant, pour chaque condition (bloc de 10 essais) de déphasage, le réseau de FS de l'oeil dominant est déphasé par rapport au réseau de FS présenté dans le CR de l'oeil non-dominant. Afin de dresser une courbe de sensibilité à la phase, 16 conditions de déphasage sont testés de 0 deg. à 337 deg., par pas de 22 deg. de manière pseudo-aléatoire. La courbe de sensibilité au déphasage est dressée pour les cellules C et Ch en calculant l'élévation du taux de réponse pour chacun des angles de phase; alors que pour les cellules S et Sh, la

courbe de sensibilité au déphasage est dressée en calculant l'amplitude de la modulation de la réponse à chacun des angles de phases.

Histologie

Les enregistrements dans l'aire PMLS sont vérifiés par une analyse histologique du cortex cérébral. Pour ce, des lésions électrolytiques (50 μ A, durée: 10 s) sont effectuées à la fin de chaque pénétration. Lorsque l'expérience est terminée, l'animal est profondément anesthésié ($N_2O:O_2$, 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 ($-20^{\circ}C$), sectionné (épaisseur: 40 μ m) dans le plan coronal et finalement coloré au crésyl-violet. Ainsi, le site d'enregistrement de chacune des descentes dans l'aire PMLS peut être vérifiée.

ANALYSE DES RESULTATS

Le but de cette expérience est d'évaluer la sensibilité des cellules de l'aire PMLS aux FS et au déphasage de la FO. Pour ce, les courbes de sensibilité aux FS ont été dressées lors d'enregistrements extracellulaires pour 61 cellules. De plus, la courbe de sensibilité au déphasage de la FO a pu être dressée pour 59 cellules. Les deux cellules n'ayant pas été soumises au protocole de sensibilité au déphasage de la FO ne pouvaient évoquer de réponses stables dû à l'épuisement cellulaire. Les cellules classées monoculaires ont aussi été soumises au protocole de sensibilité au déphasage de la FO afin de tester les interactions binoculaires possibles.

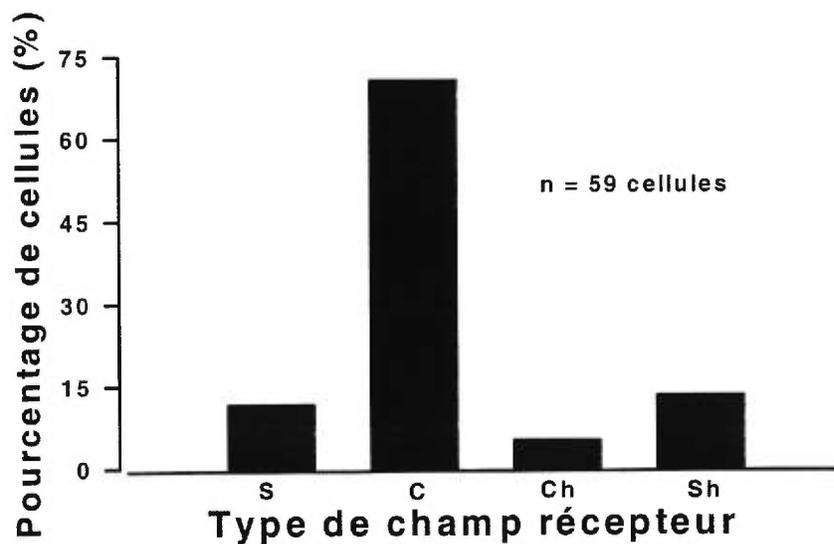


Fig.3- Distribution du type de champs récepteurs de 59 cellules enregistrées dans l'aire PMLS selon leur organisation spatiale interne. Quatre types de champs récepteurs sont retrouvés: les champs récepteurs de type simple (S), complexe (C)

Classification des champs récepteurs

Chacune des cellules visuelles retenues lors de ces enregistrements possède des CR situés dans les dix degrés centraux du champ visuel controlatéral. Les CR des cellules enregistrées dans l'aire PMLS sont classées dans un premier temps selon les critères proposés par Hubel et Wiesel (1962, 1965) et Henry (1977). Les CR de type S possèdent des zones d'inhibitions et d'excitations orientées et juxtaposées tandis que les zones d'inhibitions et d'excitations des CR complexes sont superposées. Les CR de type hypercomplexe, quant à eux, possèdent des zones inhibitrices orthogonales à l'orientation préférentielle de leurs CR tel que démontré par l'élongation du stimulus optimal. Les CR de type hypercomplexe incluent à la fois les CR simples (Sh) et complexes (Ch). Cependant, au cours de cette expérience la classification définitive des CR est effectuée en se basant aussi sur les critères de DeValois et al. (1982) et Skottun et al. (1991). Pour ce, une analyse de Fourier (FFT) est appliquée sur les histogrammes de décharges cellulaires lors de la présentation de différentes FS dans l'oeil dominant. Cette analyse permet d'évaluer l'amplitude de la modulation à la FT fondamentale (valeur AC) et le taux de décharge moyen (valeur DC) qui sont respectivement utilisés pour classer les CR de type S, Sh et C, Ch. En effet, les cellules ayant des CR de type S et Sh présentent une modulation de leurs réponses à la FT fondamentale et un rapport $AC / DC \geq 1$ lors de la présentation de la FS qui évoque la plus haute amplitude de modulation ainsi qu'à une FS supérieure (0,25 octaves). Les CR de type C et Ch, quant à eux,

ne présentent pas de modulation à la FT fondamentale ou parfois une très faible modulation au différent FS; de plus le rapport AC / DC est inférieur à 1.

La figure 3 présente la distribution des différents types de CR (n = 59) rencontrés dans l'aire PMLS. Un nombre restreint de cellules enregistrées (11%) possèdent une organisation spatiale de type S. Par contre, la majorité des cellules (71%) possèdent des CR de type C. Par ailleurs, 18% des cellules possèdent des CR ayant une organisation spatiale de type hypercomplexe. En effet, dans ce dernier groupe de CR, 5% et 13% des cellules ont respectivement des CR de type Sh et Ch.

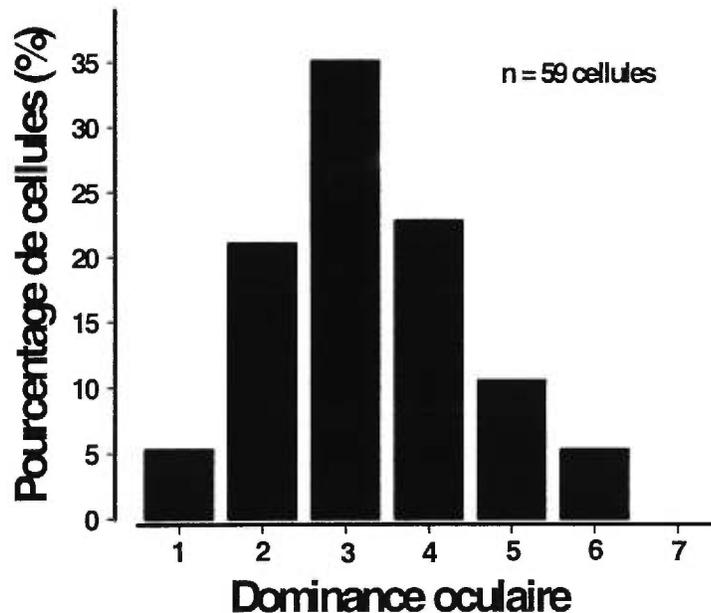


Fig.4- Distribution de la dominance oculaire de 59 cellules enregistrées dans l'aire PMLS du chat.

Dominance oculaire

La dominance oculaire (DO) est établie sur une échelle de un (réponse exclusivement monoculaire provenant de l'oeil controlatéral) à sept (réponse exclusivement monoculaire provenant de l'oeil ipsilatéral) selon les critères de Hubel et Wiesel (1962). Afin de classer les cellules binoculaires dans les cinq classes intermédiaires, un index de DO est calculé selon la formule suivante: $(I / (I + C)) \times 100$, où I représente la réponse à la FO de l'oeil ipsilatéral et C représente la réponse à la FO de l'oeil controlatéral. Les valeurs suivantes sont utilisées pour l'inclusion des différentes classes: classe 2: 1-20%, classe 3: 21-40%, classe 4: 41-60%, classe 5: 61-80% et classe 6: 81 à 99%.

La figure 4 présente la distribution de la DO de 59 cellules enregistrées dans l'aire PMLS. Cette distribution de la DO ne contient aucune cellule répondant exclusivement à la stimulation de l'oeil ipsilatéral. De plus, seulement 5% des cellules répondent qu'à la stimulation de l'oeil controlatéral. Par contre, la presque totalité des cellules (95%) répondent à la stimulation des deux yeux avec un biais important en faveur de l'oeil controlatéral. En effet, 57,9% des cellules binoculaires ont une DO favorisant l'oeil controlatéral. Les cellules dominées également par les deux yeux, quant à elles, représentent 22,8% de l'ensemble des cellules.

Courbes de syntonisation aux fréquences spatiales

La courbe de syntonisation aux FS des cellules de l'aire PMLS est dressée lors de la présentation de FS modulées sinusoïdalement et ce de manière indépendante

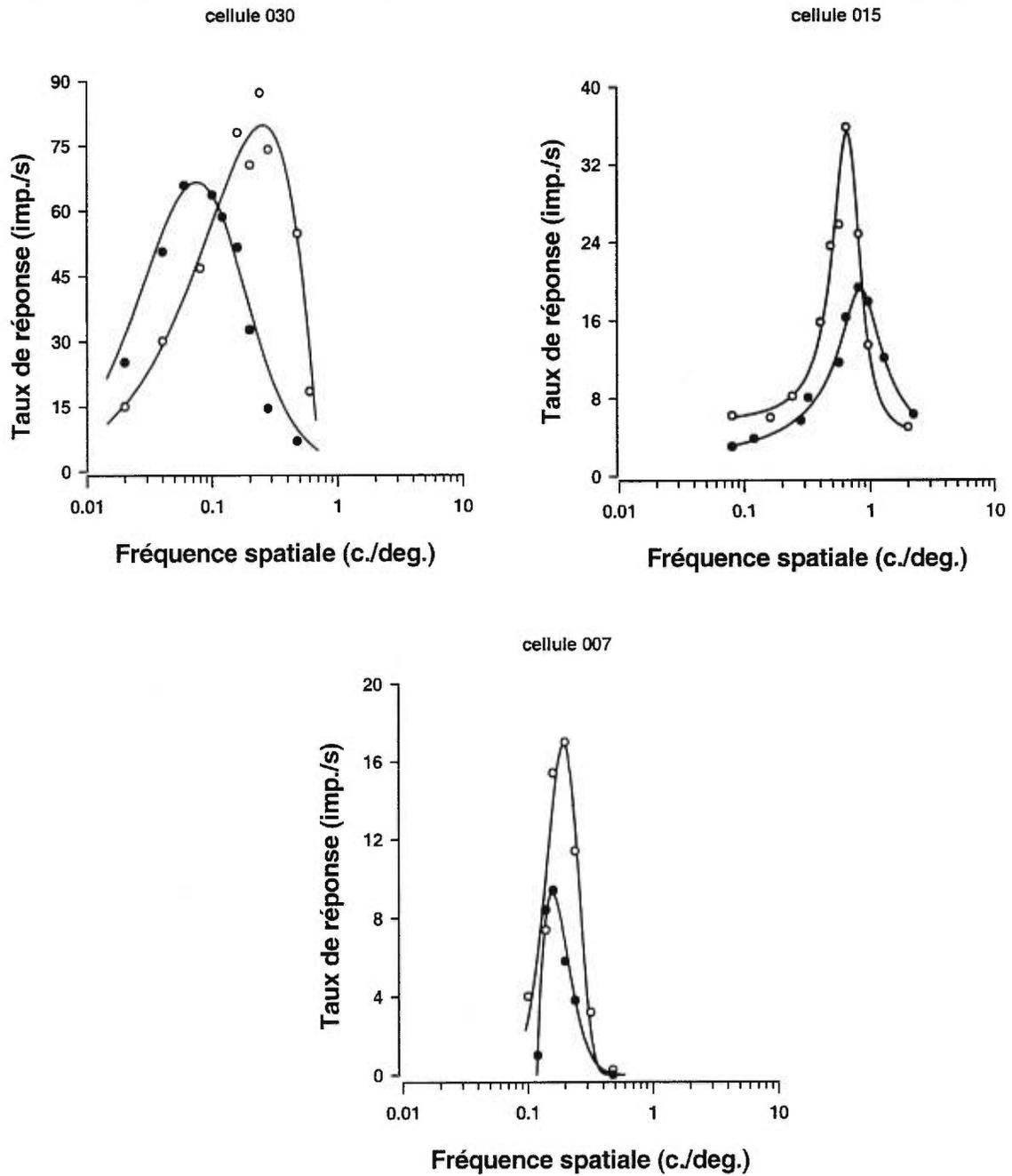


Fig.- 5 Courbes de syntonisation aux fréquences spatiales de trois cellules enregistrées dans l'aire PMLS.
 ○ controlatérale ● ipsilatérale

dans le CR de l'oeil ipsilatéral et de l'oeil controlatéral. Les FS du réseau de bandes sinusoïdales varient de 0,04 à 2,4 c./deg. par pas de 0,25 octaves. La FT ainsi que le niveau de contraste sont maintenus constants au cours des différentes stimulations. Pour les cellules ayant une organisation spatiale de type C et Ch, la valeur des différents points de la courbe de syntonisation aux FS, est établie en calculant l'élévation du taux de réponses moyen (DC), lors de la présentation d'une FS, duquel est soustrait le niveau de base moyen enregistré pendant la présentation d'une plage uniforme (FS: 0; luminance: 8cd/m²; contraste: 0%) et ce, pour chacune des FS testées. La valeur des différents points de la courbe de syntonisation aux FS, pour les cellules possédant des CR de type S et Sh, est établie, quant à elle, en calculant l'amplitude de la modulation de la réponse (AC) à la FT fondamentale grâce à l'analyse de Fourier des histogrammes de réponses lors de la présentation d'une FS; de cet valeur AC est soustrait le niveau de base moyen enregistré pendant la présentation d'une plage uniforme (FS: 0; luminance: 8cd/m²; contraste: 0%) et ce, pour chacune des FS testées. Chacune des courbes de syntonisation aux FS est ajustée à l'aide d'un logiciel d'ajustement de courbe (Table curve: version 1; Jandel Scientific, San Rafael, CA). Les courbes d'ajustements obtenues présentent une corrélation $\geq 0,9$ avec les différentes valeurs expérimentales; cet ajustement de la courbe de syntonisation permet d'évaluer la FO et la bande-passante de chacun des CR d'une cellule.

La totalité des cellules enregistrées possèdent des courbes de syntonisation aux FS de type passe-bande. Une cellule ayant ce type de courbe de syntonisation possède un

taux de réponses maximum à une FS spécifique alors qu'à des FS plus hautes ou plus basses, le taux de réponses de la cellule s'atténue (voir figure 5). Aucune cellule présentant un profil de sensibilité aux FS de type passe-bas, c'est à dire n'ayant aucune atténuation de la réponse dans les basses FS, n'a été retrouvée lors de l'enregistrement des cellules dans l'aire PMLS.

La figure 5 présente les courbes de syntonisation aux FS de l'oeil ipsilatéral et controlatéral des cellules 030, 015 et 007 de l'aire PMLS. Ces trois cellules binoculaires possèdent des courbes de syntonisation de type passe-bande et répondent préférentiellement à des stimulations en provenance de l'oeil controlatéral. La cellule 030 possède une organisation spatiale de type S et la valeur des différents points de la courbe de syntonisation aux FS de cette cellule correspond à l'amplitude de la modulation (AC) à la FT fondamentale pour chaque FS. L'étendue de sensibilité aux FS est large et semble la même pour les deux yeux. Le taux de réponses de cette cellule est légèrement plus élevé pour l'oeil controlatéral que pour l'oeil ipsilatéral bien qu'elle aie une DO de classe 4. De plus, comme le montre la figure 3 cette cellule se caractérise par une syntonisation aux basses FS dans l'oeil ipsilatéral et par un déplacement de la courbe de syntonisation dans l'oeil controlatéral vers les FS intermédiaires. En effet, le taux de réponses de la cellule 030 de l'oeil controlatéral est plus élevé à une FS de 0,24 c./deg. et s'atténue à de plus hautes et à de plus basses FS. Par contre, une FS de 0,06 c./deg. présentée dans le CR de l'oeil ipsilatéral excite la cellule 030 de manière optimale alors que son taux de décharge diminue lors de la présentation de plus hautes et de plus basses FS.

La cellule 015 possèdent, quant à elle, une organisation spatiale de type C; c'est à dire, que les différentes FS utilisées pour dresser la courbe de syntonisation ne provoquent aucune modulation des réponses. La valeur des différents points de la courbe est établie, dans ce cas, à partir de l'élévation du taux de décharge moyen (DC) lors de la présentation des différentes FS. Il est intéressant, à première vue, de constater que cette cellule contrairement à la cellule 030, possède une courbe de syntonisation à des FS plus élevées. L'étendue de la sensibilité aux FS de la cellule 015 de l'oeil ipsilatéral est plus large que celle de l'oeil controlatéral mais ces deux courbes demeurent beaucoup plus étroite que celle de l'oeil ipsilatéral et controlatéral de la cellule 030. Cette cellule répond aussi de manière optimale lors de la stimulation en provenance de l'oeil controlatéral ($DO = 3$). En effet, lors de la stimulation de l'oeil controlatéral le taux de réponses de la cellule 015 atteint un maximum de réponses lors de la présentation d'une FS de 0,64 c./deg. et celui-ci s'atténue lorsque des FS plus basses et plus hautes sont introduites. La stimulation du CR ipsilatéral provoque un taux de réponses cellulaire maximal, mais nettement moindre, à une FS de 0,8 c./deg. et celui-ci s'atténue aussi à de plus basses FS et à de plus hautes FS.

La cellule 007 possède une organisation spatiale de type Sh. Ainsi, la valeur des différents points de la courbes de réponses aux FS est établie de la même façon que pour les cellules ayant une organisation spatiale de type S, c'est à dire en tenant compte de l'amplitude de la modulation (AC) des réponses. L'étendue de

sensibilité aux FS de la cellule 007 pour l'oeil ipsilatéral et controlatéral est semblable mais elle est beaucoup plus étroite que celle des cellules 030 et 015. La cellule 007 a un taux de réponses maximal lors de la stimulation de l'oeil controlatéral ($DO = 3$) avec une FS de 0,2 c./deg. alors que le taux de réponse diminue lors de la présentation de FS plus hautes ou plus basses que celle-ci. Par ailleurs, cette cellule (007) est beaucoup moins excitée par une FS de 0,16 c./deg. lorsque le CR ipsilatéral est stimulé.

Fréquence spatiale optimale

La FO de chacune des cellules enregistrées ($n = 59$) est déterminée à partir de la courbe de syntonisation aux FS. Cette mesure permet de déterminer à quelle FS la cellule est excitée optimalement lors de la présentation d'un réseau de FS modulée sinusoïdalement à un contraste et à une FT donnée. La FO de l'oeil dominant des cellules 030, 015 et 007 calculée à partir de la courbe de syntonisation aux FS présentée à la figure 5 est respectivement de 0,24 c./deg., 0,64 c./deg et 0,2 c./deg. Alors que la FO de l'oeil non-dominant de ces mêmes cellules est respectivement de 0,06 c./deg., 0,8 c./deg. et 0,16 c./deg.

La figure 6A présente la distribution des FO de l'oeil dominant pour les 59 cellules enregistrées dans l'aire PMLS. Cette figure montre que 9,8% des cellules possèdent une FO supérieure à 0,32 c./deg. Par contre, 24,5% des cellules de l'aire PMLS possèdent une FO plus basse ou égale à 0,08 c./deg.; alors que, 34,4 % des cellules ont une FO se situant entre 0,081 c./deg. et 0,32 c./deg. Plus de la moitié

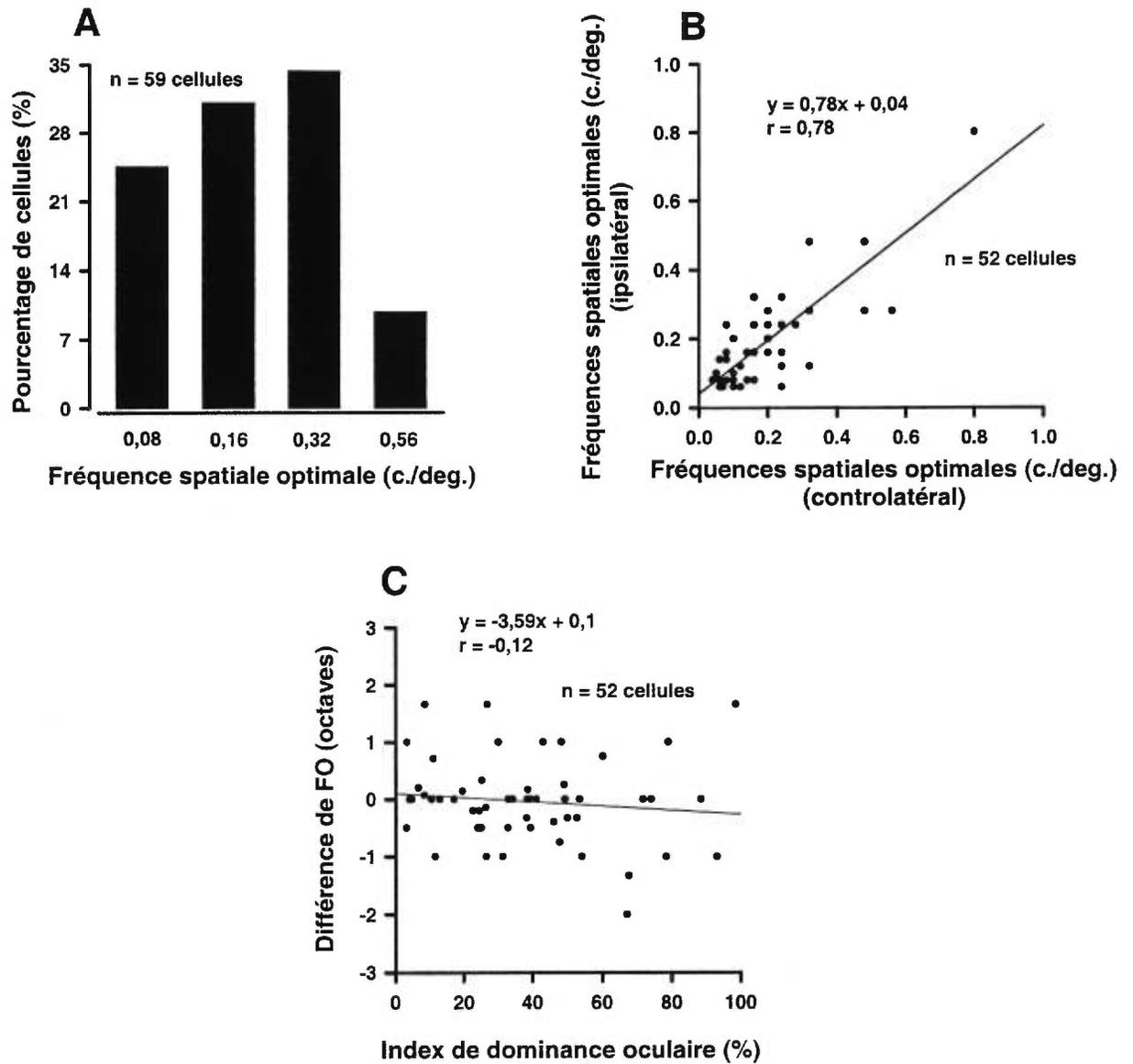


Fig.6-Distribution des Fréquences spatiales optimales (FO) de l'oeil dominant des cellules enregistrées dans l'aire PMLS (A). Relation entre les FO de l'oeil controlatéral et ipsilatéral (B). Relation entre la différence de FO et l'index de dominance oculaire (C).

des cellules (55,75%) ont une FO inférieure ou égale à 0,16 c./deg. En somme, les FO de l'oeil dominant des cellules enregistrées dans l'aire PMLS sont relativement basses et varient de 0,04 c./deg. à 0,8 c./deg. (moyenne = 0,2 c./deg.; $\sigma = 0,15$ c./deg.).

La figure 6B montre la relation entre les FO des CR de l'oeil controlatéral et ceux de l'oeil ipsilatéral de 52 cellules binoculaires enregistrées dans l'aire PMLS. La dispersion des FO de l'oeil ipsilatéral et controlatéral au tour de la droite de régression indique qu'il y a une certaine variation entre les FO de chacun des CR des cellules binoculaires de l'aire PMLS. Toutefois, il existe une relation hautement significative ($r = 0,78$; $p \leq 0,001$) entre les FO des CR controlatéraux et ipsilatéraux. Ceci indique bien qu'il y a peu de différences entre les FO des CR ipsilatéraux et controlatéraux des cellules binoculaires de l'aire PMLS. En effet, la moyenne des différences entre les FO des deux CR des cellules binoculaires est de 0,56 octaves ($\sigma = 0,63$ octaves) et la différence la plus élevée est de 2 octaves.

La figure 6C montre la relation entre l'index de dominance oculaire et la différence de FO des CR controlatéraux et ipsilatéraux de 52 cellules binoculaires enregistrées dans l'aire PMLS. De manière arbitraire, les valeurs positives sur l'ordonnée correspondent à des FO plus élevées dans le CR controlatéral alors que les valeurs négatives correspondent à des FO plus élevées dans le CR ipsilatéral. La dispersion des différents points au tour de la droite de régression indique qu'il y a une variation importante entre les différences de FO et l'index de dominance

oculaire. En effet, il n'y a aucune relation significative entre la différence de FO des deux CR et l'index de la dominance oculaire ($r = -0,12$; $p \geq 0,05$). Ce qui indique que la dominance oculaire des cellules de l'aire PMLS ne peut expliquer les différences entre les FO de chacun des CR.

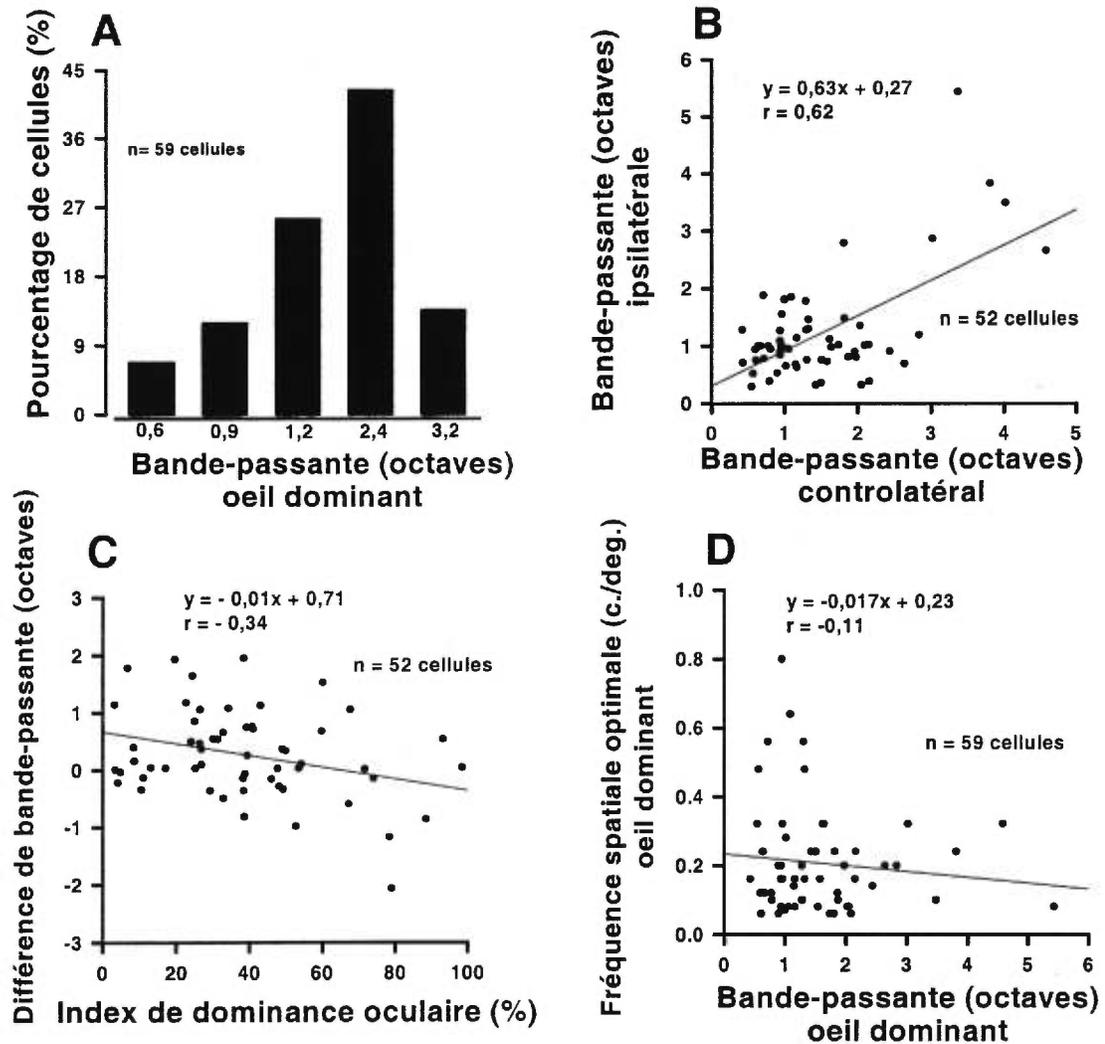


Fig.7- Distribution des bande-passantes de l'oeil dominant des cellules enregistrées dans l'aire PMLS (A). Relation entre les bande-passantes des champs récepteurs controlatéraux et ipsilatéraux (B). Relation entre la différence de bande-passantes des cellules binoculaires en fonction de l'index de dominance oculaire (C). Relation entre la fréquence spatiale optimale et la bande-passante de l'oeil dominant des cellules de l'aire PMLS (D).

Bande-passante de syntonisation aux FS

La bande-passante des réponses cellulaires aux différentes FS peut être considérée comme un indice de la qualité du filtre spatial d'une cellule. Celle-ci est calculée à la demi-hauteur de l'amplitude maximale ($\text{Log}(\text{FS max.} / \text{FS min.}) / \text{Log} 2$) sur la courbe de syntonisation aux FS. La bande-passante aux FS de l'oeil dominant des cellules 030, 015 et 007 présentées à la figure 5 est respectivement de 3,81 octaves, 1,09 octaves et 0,9 octaves. Alors que la bande-passante aux FS de l'oeil non-dominant de ces mêmes cellules est de 3,82 octaves, 1,85 octaves et 0,53 octaves. La bande-passante aux FS de l'oeil ipsilatéral et controlatéral de la cellule 030 est relativement large alors que celle de l'oeil ipsilatéral et controlatéral de la cellule 007 est très étroite. Ce qui montre bien la grande variabilité des bandes-passantes aux FS et, du fait même, celle du filtre spatial des cellules de l'aire PMLS.

La figure 7A présente la distribution de la bande-passante aux FS des CR de l'oeil dominant de 52 cellules enregistrées dans l'aire PMLS. Cette figure montre que 13,6% des cellules de l'aire PMLS ont une bande-passante aux FS très large soit supérieure à 2,4 octaves. Par ailleurs, 18,6% des cellules l'aire PMLS ont une bande-passante aux FS inférieure ou égale à 0,9 octaves. Il est important de noter que dans ce dernier groupe de cellules, qui présentent une bande-passante étroite aux FS, 6,8% de l'ensemble des cellules de l'aire PMLS ont une bande-passante aux FS $\leq 0,6$ octaves; ce qui est nettement comparable à la bande-passante aux FS

des cellules de l'aire 17 du chat. Cependant, la majorité (67,8%) des cellules enregistrées dans l'aire PMLS a une bande-passante relativement large se situant entre 0,91 et 2,4 octaves. En effet, la bande-passante moyenne aux FS dans les CR de l'oeil dominant pour les 52 cellules enregistrées est de 1,55 octaves ($\sigma = 0,98$ octaves) avec une variation allant de 0,55 octaves à 5,43 octaves.

La figure 7B présente la relation entre la bande-passante aux FS des CR controlatéraux et ipsilatéraux de 52 cellules binoculaires de l'aire PMLS. La dispersion des différents points au tour de la droite de régression indique qu'il y a quelques différences entre les bande-passantes aux FS des deux CR des cellules binoculaires de l'aire PMLS. Malgré cela, les résultats montrent une corrélation très significative entre les bande-passantes aux FS des CR de l'oeil ipsilatéral et ceux de l'oeil controlatéral des cellules binoculaires ($r = 0,62$; $p \leq 0,001$).

La moyenne des différences entre les bande-passantes aux FS de chacun des CR des cellules binoculaires de l'aire PMLS est de 0,63 octaves ($\sigma = 0,56$ octaves) et la différence la plus élevée est de 2,06 octaves. La figure 7C montre la relation entre la différence de bande-passantes aux FS des CR controlatéraux et ipsilatéraux et l'index de dominance oculaire de 52 cellules enregistrées dans l'aire PMLS. De façon arbitraire, les valeurs positives sur l'ordonnée indiquent que la bande-passante aux FS est plus élevée dans le CR controlatéral alors qu'une valeur négative correspond à une bande-passante plus élevée dans le CR ipsilatéral. L'importante dispersion des différents points au tour de la droite de régression

montre qu'il y a une faible relation entre la différence des bande-passantes aux FS des deux CR d'une cellule binoculaire et l'index de dominance oculaire. En effet, celle-ci est négative mais à peine significative ($r = - 0,34$; $p \leq 0,05$) ce qui indique que la différence entre la bande-passante aux FS des deux CR ne s'explique que partiellement par la dominance oculaire.

La figure 7D montre la relation entre les bande-passantes aux FS et les FO de l'oeil dominant de 59 cellules enregistrées dans l'aire PMLS. La dispersion des différents points au tour de la droite de régression est importante. De plus, cette relation n'est pas significative ($r = - 0,11$; $p \geq 0,05$).

Profils de réponses aux déphasages et interactions binoculaires

Au cours de cette expérience, 59 cellules (56 binoculaires et 3 monoculaires) ont été soumises au protocole de déphasage de la FO. L'étude de la sensibilité au déphasage suppose la présentation dichoptique de la FO dans les CR d'une cellule binoculaire. Ceci est effectué en déphasant la FO dans le CR de l'oeil dominant de 0 deg. à 337 deg. (par pas de 22 deg.) par rapport à la même FO présentée dans le CR de l'oeil non-dominant. La figure 8 présente les courbes de réponses au déphasage de six cellules enregistrées dans l'aire PMLS. Les réponses de la cellule binoculaire 030 aux différents angles de déphasage se situent au niveau des

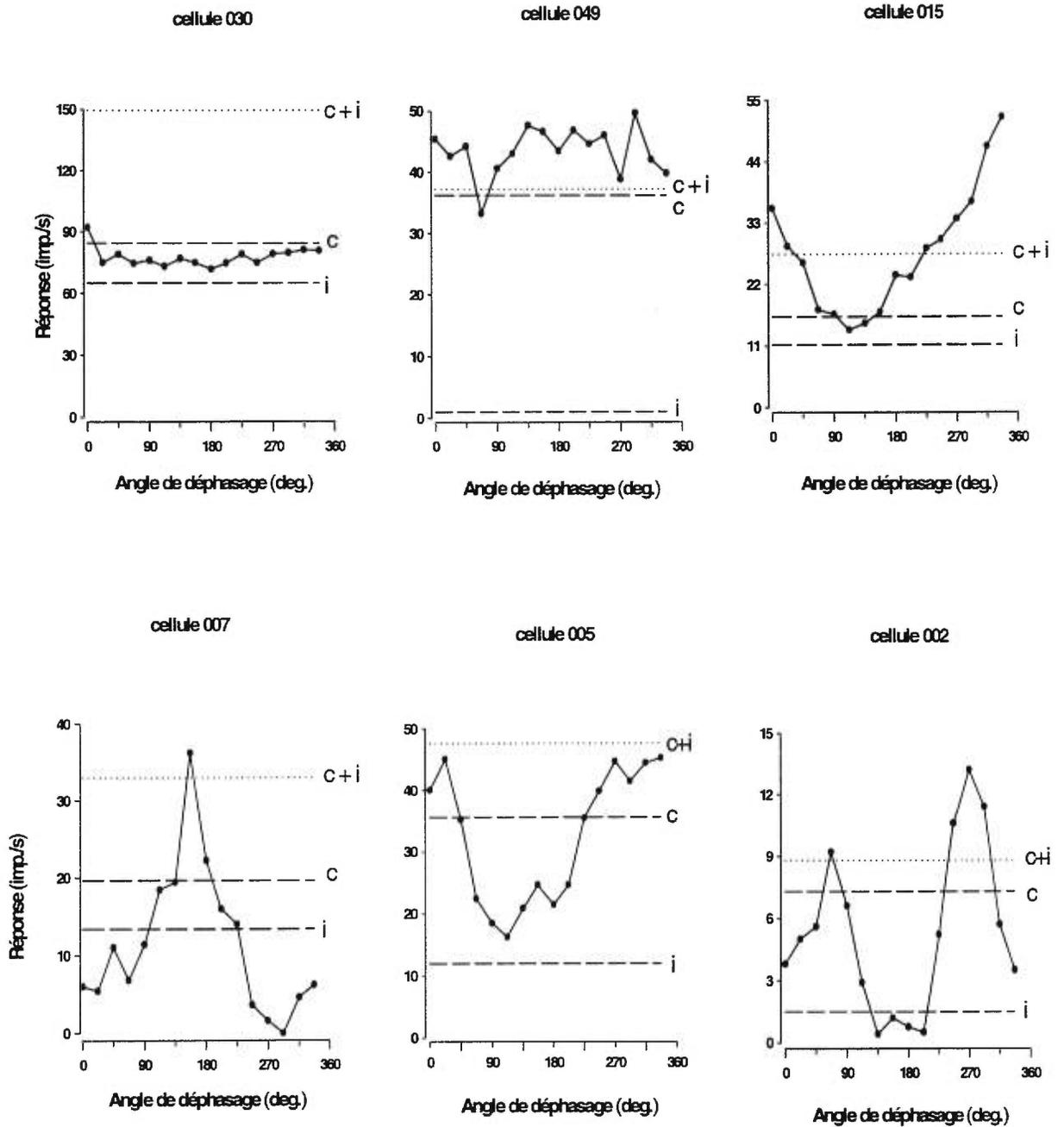


Fig.8- Profils de réponses au déphasage de six cellules enregistrées dans l'aire PMLS. Les cellules 030 et 049 présentent des profils d'insensibilité au déphasage alors que les cellules 015, 007, 005 et 002 montrent un profil de sensibilité au déphasage.

réponses monoculaires ipsilatérale et controlatérale lors de la présentation de la FO (0,24 c./deg.); de plus, ces réponses ne présentent pas de variations notables. Ce type de profil montre une insensibilité au déphasage de la FO. La cellule 049 (figure 8), quant à elle, répond exclusivement à la stimulation du CR de l'oeil controlatéral (DO = 1). Celle-ci montre un profil de réponses aux différents angles de déphasage similaire à celui de la cellule 030. En effet, les réponses de cette cellule montrent peu de variations importantes aux différents angles de déphasage bien que les réponses aux différents angles de phase se situent, en général, au-dessus de la somme des réponses monoculaires ipsilatérale et controlatérale. Les deux autres cellules monoculaires retrouvées lors des enregistrements dans l'aire PMLS présentent également un profil d'insensibilité au déphasage.

La cellule 015 (figure 8) présente un profil de réponses très différent. Cette cellule atteint un taux de réponses maximal à un angle de déphasage de 337 deg. Puis, les réponses de cette cellule s'atténuent graduellement aux autres angles de déphasage pour atteindre un taux de réponses minimal à un angle de déphasage de 112 deg.. Cette réponse minimale se situe au niveau des réponses monoculaires ipsilatérale et controlatérale lors de la présentation monoculaire de la FO (0,64 c./deg.). Cette réponse minimale est présente à un angle de déphasage de 125 deg. de la réponse qui évoque le plus haut taux de réponses cellulaires. Il est aussi important de signaler que la cellule 015 montre une interaction facilitatrice à des angles de déphasage se situant entre 225 deg. et 25 deg. En effet, entre ces angles

de déphasage, le taux de réponses de cette cellule se situe nettement au-dessus de la somme des deux réponses monoculaires ipsilatérale et controlatérale.

La cellule 007 (figure 8) présente un profil de réponses aux différents angles de déphasage similaire à celui de la cellule 015. Bien que cette cellule montre une interaction facilitatrice à un angle de déphasage de 157 deg., celle-ci excède de peu la somme des réponses monoculaires ipsilatérale et controlatérale lors de la présentation de la FO (0,2 c./deg.). Par ailleurs, le taux de réponses de la cellule 007 diminue graduellement aux autres angles de déphasages et montre une occlusion de la réponse à des angles de déphasages de 247 deg. à 90 deg. En effet, à ces angles de déphasages, le taux de réponses de la cellule se situe nettement sous le niveau de la plus faible réponse monoculaire lors de la présentation de la FO dans le CR de l'oeil ipsilatéral.

La cellule 005 (figure 8), quant à elle, présente un profil de réponses similaire aux cellules 015 et 007; mais par contre, elle montre une interaction binoculaire de sommation à certains angles de déphasage. En effet, les réponses de cette cellule aux angles de déphasages allant de 247 deg. à 22 deg. se situent au-delà de la meilleure réponse monoculaire (controlatérale) mais elles n'excèdent pas la somme des réponses monoculaires ipsilatérale et controlatérale. De plus, le taux de réponses de cette cellule s'atténue graduellement à des angles de déphasages de 45 deg. à 225 deg., mais elle se situe au-dessus de la moins bonne réponse monoculaire (ipsilatérale).

La cellule 002 (figure 8) présente un profil particulier de réponses aux différents angles de déphasage. En effet, cette cellule répond de façon optimale et ce, au-delà de la somme des réponses monoculaires ipsilatérale et controlatérale à des angles de déphasage de 247 deg. à 292 deg. Par ailleurs, les réponses de cette cellule s'atténuent graduellement aux autres angles de déphasages pour se situer sous le niveau de la moins bonne réponse (occlusion) monoculaire (ipsilatérale) à des angles de déphasage de 135 deg. à 202 deg. Par contre, cette cellule est à nouveau excitée au-dessus de la réponse monoculaire ipsilatérale à des changements de l'angle de phase allant de 0 deg. à 112 deg.. De plus, la réponse de cette cellule atteint la somme des réponses monoculaires à un angle de déphasage de 67 deg. En fait, contrairement aux cellules 030, 015, 007 et 005 présentées ci-haut, la cellule 002 ne subit pas d'occlusion à des angles de phase opposés ($\cong 180$ deg.). En effet, elle montre une interaction binoculaire facilitatrice à un angle de phase de 67 deg. et de 270 deg. Ce type de profil se retrouve chez 15,3% des cellules enregistrées dans l'aire PMLS.

Le tableau 1 présente la proportion de cellules enregistrées dans l'aire PMLS qui démontrent des interactions binoculaires au déphasage de la FO. Environ le tiers des cellules (33,9%) ne présente aucune interaction binoculaire au déphasage. Par contre, la majorité des cellules (66,1%) montre des interactions binoculaires soit de type sommation (5,1 %) ou de type facilitation (61%) lors du déphasage de la FO.

Tableau 1**Proportion de cellules de l'aire PMLS sensibles au déphasage de la FO**

Type d'interactions binoculaires	Pourcentage de cellules
Facilitation	61
Sommation	5,1
Insensible	33,9

Tel que mentionné précédemment, la FO d'une cellule est un bon indice du pouvoir de résolution spatiale de cette cellule. En effet, contrairement à la plus haute FS pouvant être détectée par une cellule visuelle, la réponse à la FO offre l'avantage de présenter une réponse stable et robuste et elle est fortement corrélée avec la plus hautes FS détectable au niveau des CR dans les différentes aires visuelles (Maffei et Fiorentini, 1973). Il est donc possible de vérifier si les cellules de l'aire PMLS sensibles aux hautes et aux basses FS présentent des interactions binoculaires similaires ou différentes lors du déphasage de la FO. La figure 9A présente la distribution des cellules de l'aire PMLS montrant des interactions binoculaires de sommation et de facilitation au déphasage en fonction de leurs FO. Cette figure montre que la majorité (63%) des cellules ayant des interactions binoculaires de facilitation au déphasage possède des FO supérieures à 0,16 c./deg. alors que l'ensemble des cellules ayant des interactions binoculaires de sommation

au déphasage possède des FO inférieures ou égales à 0,16 c./deg. Il est aussi intéressant de constater qu'une faible proportion (13%) de cellules montrant des

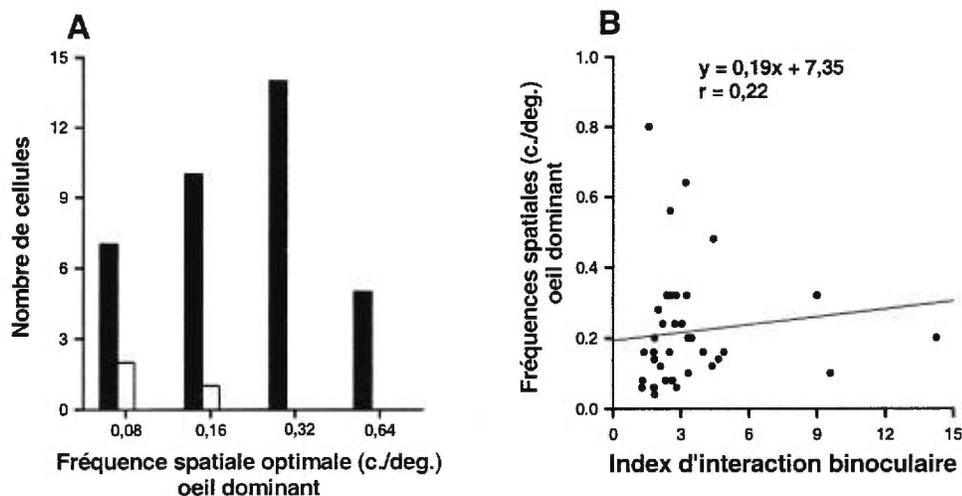


Fig.9- Distribution de la fréquence spatiale optimale de 39 cellules de l'aire PMLS présentant des interactions binoculaires de type facilitation v et de type sommation o lors du déphasage de la fréquence spatiale optimale de l'oeil dominant (A). Relation entre l'index d'interaction binoculaire et la fréquence

interactions de facilitation possède des FO au déphasage qui se situent au-delà de 0,32 c./deg. alors que la plus forte proportion (36,8%) des cellules est sensible à des FO intermédiaires se situant entre 0,161 c./deg. et 0,32 c./deg. Ces résultats suggèrent donc que les cellules ayant des interactions binoculaires de facilitation au déphasage possèdent des FO plus élevées que les cellules montrant des interactions de sommation. Afin de déterminer s'il existe réellement une relation entre la FO de l'oeil dominant et le niveau d'interaction binoculaire au déphasage, nous avons calculé un index d'interaction binoculaire au déphasage (IIB) pour chacune des cellules (n = 39) montrant une interaction de sommation ou de facilitation lors du

déphasage. Cet IIB (réponse binoculaire maximale au déphasage de la FO / réponse monoculaire maximale à la FO de l'oeil dominant) permet de quantifier la force des interactions binoculaires au déphasage de la FO par rapport à la meilleure réponse monoculaire à cette même FO. Une cellule ayant un IIB de un possède une réponse binoculaire au déphasage de la FO qui se situe au niveau de la réponse monoculaire de l'oeil dominant à cette même FO. Par contre, une cellule ayant un IIB supérieur à un indique que celle-ci possède une réponse binoculaire au déphasage de la FO qui se situe au-delà de la réponse monoculaire de l'oeil dominant à cette FO et présente une interaction binoculaire au déphasage soit de type facilitation ou de type sommation.

La figure 9B présente la relation entre les IIB et les FO de l'oeil dominant de 39 cellules binoculaires sensibles au déphasage de la FO. Cette figure fait ressortir le fait que la majorité des cellules binoculaires de l'aire PMLS qui possèdent une basse FO ($\leq 0,2$ c./deg.) ont un bas IIB (≤ 5). De plus, les quelques cellules qui possèdent une haute FO ($\geq 0,4$ c./deg.) ne montrent pas pour autant un IIB élevé, bien au contraire. De même certaines cellules qui présentent un IIB élevé possède une FO peu élevée. Ces résultats montrent qu'il n'existe aucune relation significative ($r = 0,22$, $p \geq 0,05$) entre les FO et l'IIB lors du déphasage de la FO.

Afin d'évaluer l'amplitude de la modulation des réponses cellulaire au déphasage de la FO, nous avons calculé un index de modulation (index de modulation = (réponse maximale, au déphasage - réponse minimale au déphasage) /

(réponse maximale au déphasage + réponse minimale au déphasage) \times 100). Selon cet index, une modulation de 100% correspond à une cellule qui répond de manière

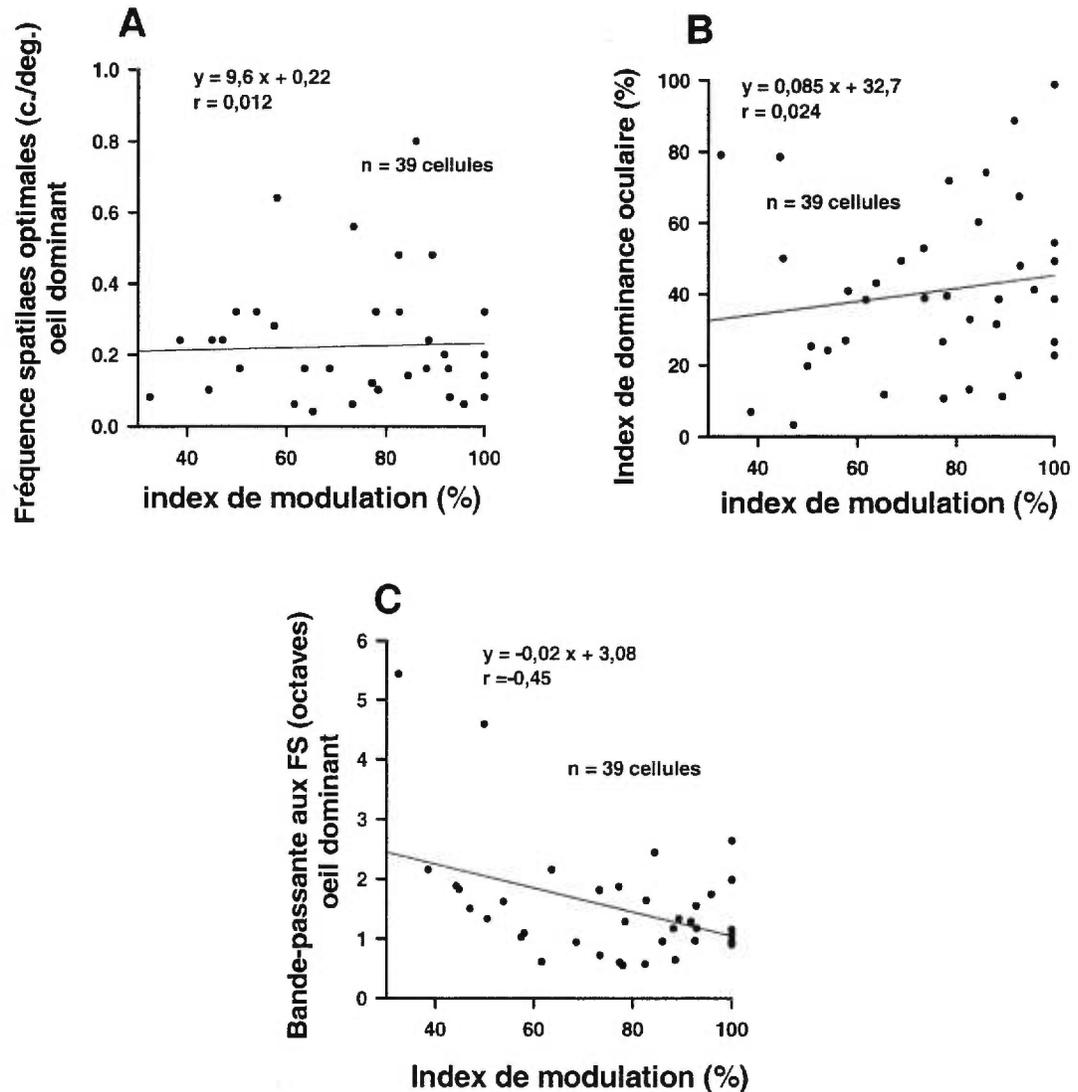


Fig.10- Relation entre l'index de modulation au déphasage de la fréquence spatiale optimale (FO) de l'oeil dominant de 39 cellules de l'aire PMLS en fonction de la FO de l'oeil dominant (A). Relation entre l'index de modulation au déphasage de la FO de l'oeil dominant en fonction de l'index de dominance oculaire (B). Relation entre l'index de modulation au déphasage de la FO de l'oeil dominant en fonction de la bande-passante aux fréquences spatiales de l'oeil dominant (C).

optimale à un angle de phase et qui montre une occlusion totale de ses réponses à un autre angle de phase d'environ 180 deg.. De manière arbitraire, une cellule qui possède un index de modulation supérieur ou égale à 30% est considérée sensible au déphasage (Hammond, 1991). Par ailleurs, les cellules qui ne présentent aucune modulation de leur taux de réponses ou qui possèdent un index de modulation inférieur à 30% sont classées insensibles au déphasage de la FO (Hammond, 1991). Les réponses des cellules insensibles au déphasage de la FO se situent, dans certains cas, au niveau de la moins bonne des réponses monoculaires et ne présentent aucune variation notable aux différents angle de phase; dans d'autres cas, les cellules insensibles montrent des réponses présentant d'importantes modulations à certains angles de phase mais leurs réponses présentent un profil aléatoire au déphasage de la FO. Ainsi, les cellules 030 et 049 présentées à la figure 8 montrent respectivement des index de modulation de 12,4% et 17,8%; elles sont donc insensibles au déphasage de la FO. Par contre, les cellules 015, 007, 005 et 002 présentées à la figure 8 montrent une modulation importante de leurs taux de réponses au déphasage de la FO. Celles-ci possèdent des index de modulation supérieur à 30 % et sont donc considérées sensibles au déphasage de la FO. En effet, l'index de modulation des cellules 015, 007, 005 ainsi que 002 est respectivement de 58,1%, 100%, 50,6% et 92,7%.

Le tableau 2 présente l'index de modulation des cellules enregistrées dans l'aire PMLS (n = 39) lors du déphasage de la FO. Ce tableau révèle que le tiers (33,9%) des cellules enregistrées dans l'aire PMLS possèdent un index de modulation faible

au déphasage; c'est à dire inférieur à 30%; ces cellules sont considérées insensibles au déphasage de la FO. Ces mêmes cellules insensibles ne montrent aucune interaction binoculaire de sommation ni de facilitation au déphasage. Par contre, la majorité des cellules (66,1%) de l'aire PMLS est sensible au déphasage de la FO; c'est à dire qu'elles possèdent un index de modulation au déphasage de la FO \geq 30%. Une proportion plus restreinte (13,6%) de cellules possède un index de modulation au déphasage de la FO qui varie entre 30% et 50% et il en est de même (13,6%) des cellules montrant un index de modulation au déphasage de la FO qui varie de 50% à 70%. Cependant, plus du tiers des cellules (38,9%) possède un index de modulation élevé au déphasage, c'est à dire supérieur à 70%.

Tableau 2

Pourcentage de cellules de l'aire PMLS montrant une modulation de leurs réponses au déphasage de la FO.

Index de modulation	Pourcentage de cellules
< 30%	33,9
30% - 50%	13,6
50% - 70%	13,6
\geq 70%	38,9

Tel que mentionné précédemment nous avons tenté de voir si le niveau de modulation au déphasage de la FO est lié à l'acuité visuelle (FO) de la cellule. En d'autres termes les cellules ayant une FO élevée montrent-elles un index de modulation plus élevé que les cellules qui possèdent une FO plus basse? La figure 10A montre que la relation entre l'index de modulation au déphasage de la FO et la FO de l'oeil dominant est quasi nulle ($r = 0,012$; $p \geq 0,05$). Ce qui indique que le taux de modulation au déphasage de la FO n'est pas lié à la FO de la cellule et du fait même à l'acuité visuelle de la cellule.

Nous avons aussi tenté de vérifier si le taux de modulation au déphasage de la FO des cellules de l'aire PMLS est relié à la DO. La figure 10B révèle que la relation entre la modulation au déphasage de la FO et l'index de dominance oculaire est quasi nulle ($r = 0,024$, $p \geq 0,05$) pour l'ensemble de cellules testées dans l'aire PMLS. Ces résultats montrent bien que l'index de dominance oculaire des cellules binoculaires de l'aire PMLS n'a aucune relation avec l'index de modulation au déphasage de la FO.

Tel que souligné plus haut, la bande-passante au FS d'une cellule est un indice de la qualité du filtre spatiale de cette cellule; plus la bande-passante aux FS est étroite (≤ 1 octave) meilleure est la qualité du filtre. Nous avons tenté de vérifier si la qualité du filtre spatial des cellules binoculaires de l'aire PMLS est en relation avec le niveau de modulation au déphasage de la FO. La figure 10C montre la relation entre l'index de modulation au déphasage de la FO et la bande-passante

aux FS de l'oeil dominant de 39 cellules binoculaires sensibles au déphasage. Cette figure montre que les cellules qui ont une bande-passante étroite (≤ 1 octaves) aux FS ont tendance à avoir un niveau de modulation élevé ($\geq 70\%$) lors du déphasage de la FO. Par contre, lorsque la bande-passante aux FS est large (> 1 octave), le niveau de modulation au déphasage de la FO a tendance à diminuer. En effet, la relation entre la bande-passante aux FS de l'oeil dominant et l'index de modulation au déphasage de la FO des cellules binoculaires de l'aire PMLS est négative et hautement significative ($r = - 0,45$; $p \leq 0,001$). Ce qui semble indiquer que l'index de modulation au déphasage de la FO est relié à la bande-passante aux FS de l'oeil dominant.

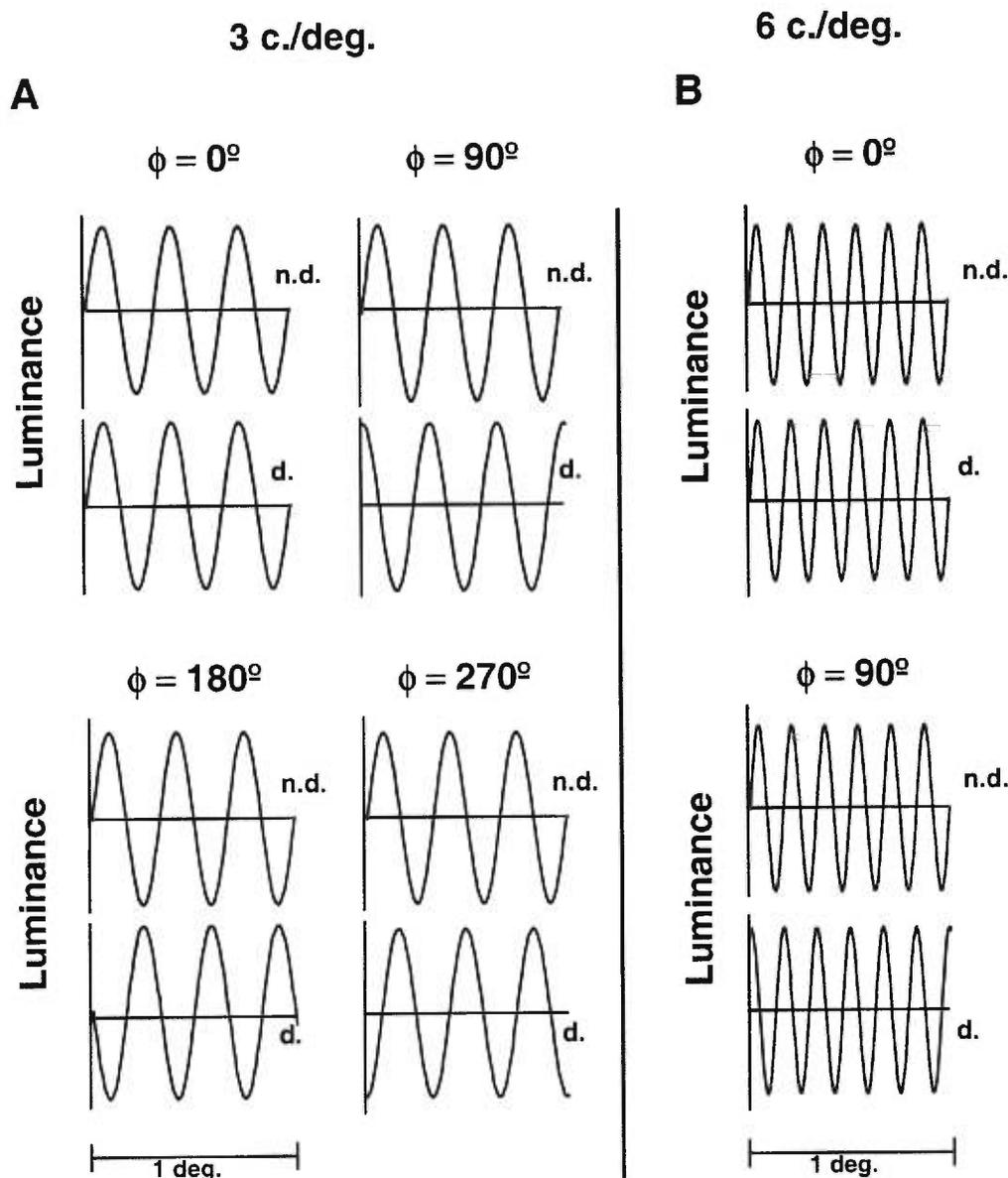


Fig.11- Variation de la disparité résultant du déphasage interoculaire (A) de deux réseaux de fréquences spatiales sinusoïdaux identiques (3 c./deg.). Les quatre conditions illustrent les déplacements spatiaux produits lors du déplacement de l'angle de phase (ϕ) par pas de 90 deg. dans l'oeil dominant (d.). Notez que le déplacement spatial est nettement plus petit lorsque la fréquence spatiale (6 c./deg.) est plus élevée (B).

Lors de la présentation dichoptique d'une FS identique dans chacun des deux CR d'une cellule binoculaire il se produit un déplacement spatial de cette FS dans l'un des deux CR si l'angle de déphasage varie. Comme le montre la figure 11A, lorsqu'il n'y a pas de déphasage (0 deg.) la présentation simultanée d'une FO de 3 c./deg. occupe des positions spatiales identiques dans chacun des CR d'une cellule binoculaire. Cependant pour des angles de déphasage de 90 deg., 180 deg. et 270 deg. de la même FO (3 c./deg.) il y a une différence spatiale entre la position occupée par la FO dans le CR de l'oeil dominant par rapport à la position occupée par la même FO dans le CR de l'oeil non-dominant. Ainsi, lorsque l'angle de déphasage est de 90 deg. la FO est déplacée dans le domaine spatial de 0,08 deg. vers la gauche dans le CR non-dominant. Tandis que si cette FO subit un déphasage de 180 deg. le déplacement spatial de la FO est de 0,16 deg. vers la gauche dans le CR non-dominant. Lorsque l'angle de déphasage est supérieur à 180 deg. la différence de position de la FO dans le domaine spatial varie de la même façon que pour des angles de déphasage allant de 0 deg. à 180 deg.. Cependant, la direction du déplacement de la FO est inversée. Ainsi, pour une FO de 3 c./deg. qui est déphasée de 270 deg. , la différence de position de la FO dans les deux CR est de 0,08 deg.; mais ce déplacement s'effectue vers la droite dans le CR non-dominant. Par ailleurs, il est important de noter que le déphasage de basses FO amène des différences de position de la FO plus importantes dans les CR que le déphasage de FO élevées. Ainsi, tel qu'illustré à la figure 11B, un déphasage de 90 deg. d'une FO de 3 c./deg. amène une différence de position dans les deux CR de 0,08 deg. alors

qu'un déphasage de 90 deg. d'une FO de 6 c./deg. provoque une différence de position de la FO dans les deux CR de 0,04 deg.. Ainsi, théoriquement, pour un même angle de déphasage les cellules sensibles aux basses FS peuvent encoder de plus larges déplacement spatiaux que les cellules sensibles à de plus hautes FS.

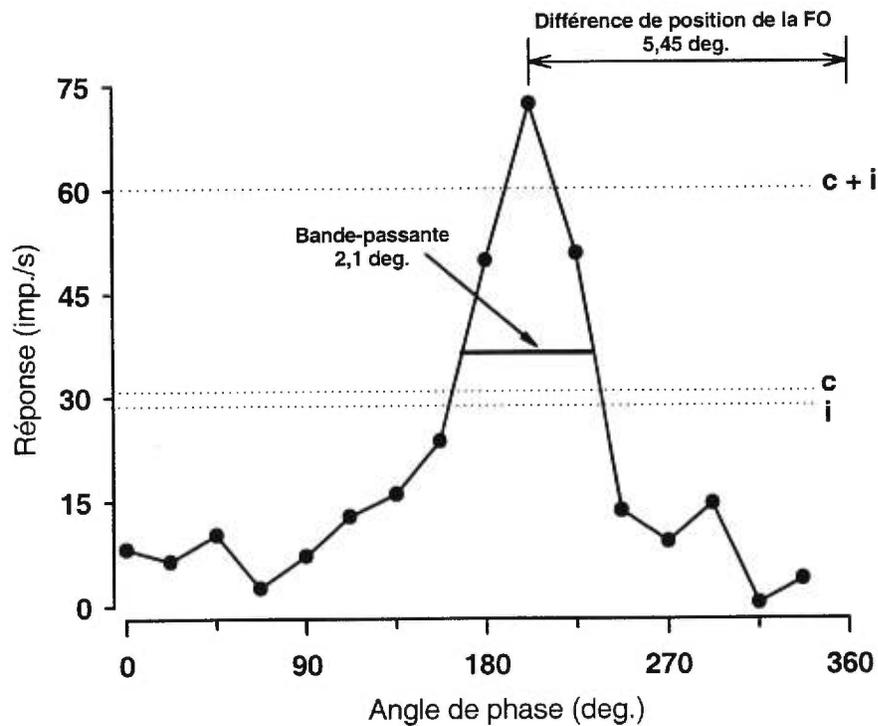


Fig.12- Courbe de sensibilité au déphasage de la cellule 034. La fréquence spatiale optimale de cette cellule complexe est de 0,08 c./deg.. Réponse monoculaire de l'oeil ipsilatéral (i) et de l'oeil controlatéral (c) à la fréquence spatiale optimale.

La figure 12 présente la courbe de réponses à différents angles de déphasage de la cellule 034. Cette cellule répond à une FO de 0,08 c./deg. et son profil de réponses aux différents angles de déphasage de la FO montre que son taux de réponses se situe au-delà de la meilleure réponse monoculaire (controlatéral) à des angles de déphasage de 180 deg. à 225 deg. et atteint la somme des réponses monoculaires ipsilatérale et controlatérale à un angle de phase de 202 deg. Puis, le taux de réponse de cette cellule s'atténue graduellement et se situe en dessous de la moins bonne réponse monoculaire (ipsilatérale) à des angles de déphasage de 247 deg. à 157 deg.

Compte tenu du fait que cette cellule présente un taux de réponses maximum à un angle de déphasage de 202 deg. et que sa FO est de 0,08 c./deg. nous constatons que la différence de position de la FO à l'intérieur des CR de l'oeil dominant et de l'oeil non-dominant correspond à un déplacement spatial de 5,45 deg.. Cette cellule présente la plus grande différence de position de la FO dans les deux CR parmi les cellules binoculaires enregistrées dans l'aire PMLS. Les courbes de réponses au déphasage des cellules présentées à la figure 6 sont beaucoup plus représentatives. En effet, les cellules 015, 007, 005 et 002 présentent respectivement des différences de position de leur FO de 0,1 deg., 2,2 deg., 0,38 deg. et 1,56 deg..

La figure 13A présente la distribution de la différence de position de la FO de 39 cellules binoculaires sensibles au déphasage. Plus de la moitié (51,3%) des cellules sensibles au déphasage présente une différence de position de la FO relativement

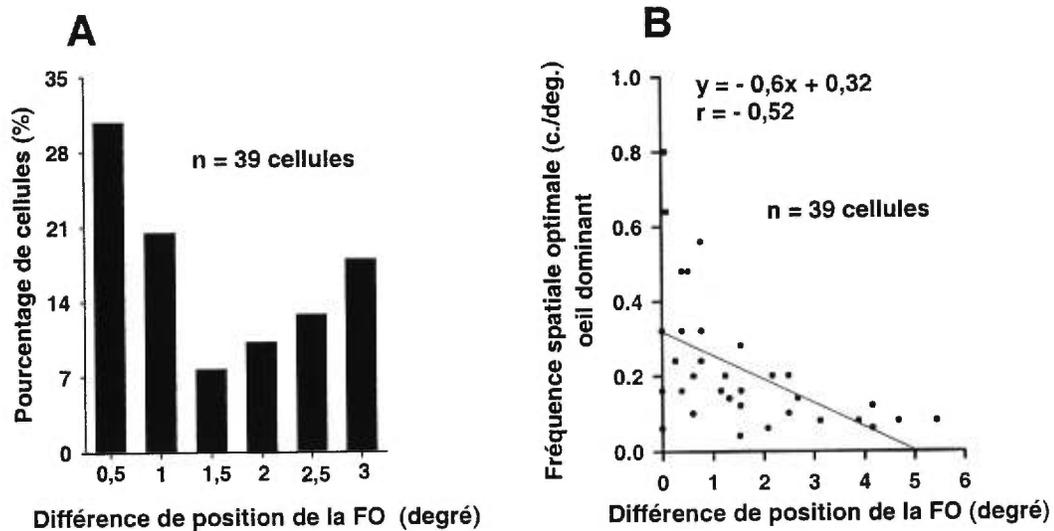


Fig.13- Distribution de la différence de position de la fréquence spatiale optimale (FO) de 39 cellules enregistrées dans l'aire PMLS (A). Relation entre la différence de position de la FO et la FO de l'oeil dominant (B).

étroite, c'est à dire ≤ 1 deg.. De plus, presque le tiers des cellules (30,8%) présente une différence de position de la FO $\leq 0,5$ deg.. Par contre, presque le tiers des cellules (30,8%) présente une différence de position de la FO ≥ 2 deg.. La moyenne des différences de position de la FO à l'intérieur des CR binoculaires est de 1,5 deg. ($\sigma = 1,42$ deg.).

La figure 13B présente la relation entre la différence de position de la FO et la FO de l'oeil dominant de 39 cellules binoculaires sensibles au déphasage. La

dispersion des différents points au tour de la droite de régression est relativement importante. Par contre, bon nombre de cellules ayant une FO élevée présente une faible différence de position de la FO dans leurs CR alors que plusieurs cellules ayant une basse FO ont tendance à avoir de plus grande différence de position de la FO dans leurs CR. En effet, cette relation est négative et hautement significative ($r = - 0,52$; $p \leq 0,001$). Ceci montre bien que les cellules sensibles à de basses FS peuvent encoder des déphasages de la FO plus grands que celles qui sont sensibles à de plus hautes FS.

Afin de connaître l'étendue de sensibilité à la différence de position de la FO des cellules binoculaire de l'aire PMLS sensibles au déphasage, nous avons calculé leur bande-passante au déphasage de la FO. Celle-ci est calculée sur la courbe de sensibilité au déphasage à la demi-hauteur de la réponse maximale en tenant compte de la FO. Ainsi, la cellule 034 présentée à la figure 12 possède une bande-passante de 2,1 deg.. Alors que les cellules 015, 007, 005 et 002 présentées à la figure 8 possèdent respectivement une étendue de sensibilité à la différence de position de la FO de 0,71 deg., 0,92 deg., 4,5 deg. et 1,5 deg. Cette valeur correspond à l'étendue de déplacement spatial de la FO que peut encoder cette cellule.

La figure 14A montre la distribution de la bande-passante au déphasage de la FO de 39 cellules binoculaires de l'aire PMLS. Seulement 11% des cellules possèdent une bande-passante au déphasage de la FO relativement élevées > 3 deg.

alors que 17% des cellules ont des bande-passante au déphasage de la FO qui se situent entre 2,01 et 3 degrés. Par contre, la majorité (72%) de cellules possèdent une bande-passante étroite au déphasage, c'est à dire ≤ 2 deg., la moyenne des bande-passantes au déphasage de la FO est de 1,5 deg. ($\sigma = 1,1$ deg.). Parmi les cellules ayant d'étroites bande-passantes au déphasage, 44,4% possèdent une bande-passante très étroite (≤ 1 deg.). De plus, un bon nombre (19,4%) des cellules possèdent une bande-passante au déphasage de la FO très étroite ($< 0,5$ deg.).

La figure 14B présente la relation entre la bande-passante au déphasage de la FO et la FO de l'oeil dominant de 39 cellules binoculaires de l'aire PMLS. La dispersion des points autour de la droite de régression montre une importante dispersion. Cependant, les cellules ayant une FO élevée (> 2 c./deg.) ont une nette tendance à posséder une bande-passante étroite au déphasage de la FO. À l'opposé, les cellules ayant une FO basse montrent en général une bande-passante large au déphasage de la FO. En effet, la relation entre la bande-passante au déphasage de la FO et la FO de l'oeil dominant est négative et hautement significative ($r = - 0,63$; $p \leq 0,001$).

Nous avons également voulu vérifier s'il y a une relation entre la sensibilité au déphasage de la FO et la sensibilité aux FS. La figure 14C présente la relation entre la bande-passante au déphasage de la FO et la bande-passante aux FS de 39 cellules de l'aire PMLS. La dispersion des points autour de la droite de régression théorique est très importante et il ne semble pas y avoir aucune relation entre ces deux paramètres. En effet, la relation entre la bande-passante au déphasage de la FO et la bande-passante aux FS est quasi nulle ($r = 0,08$; $p \geq 0,05$).

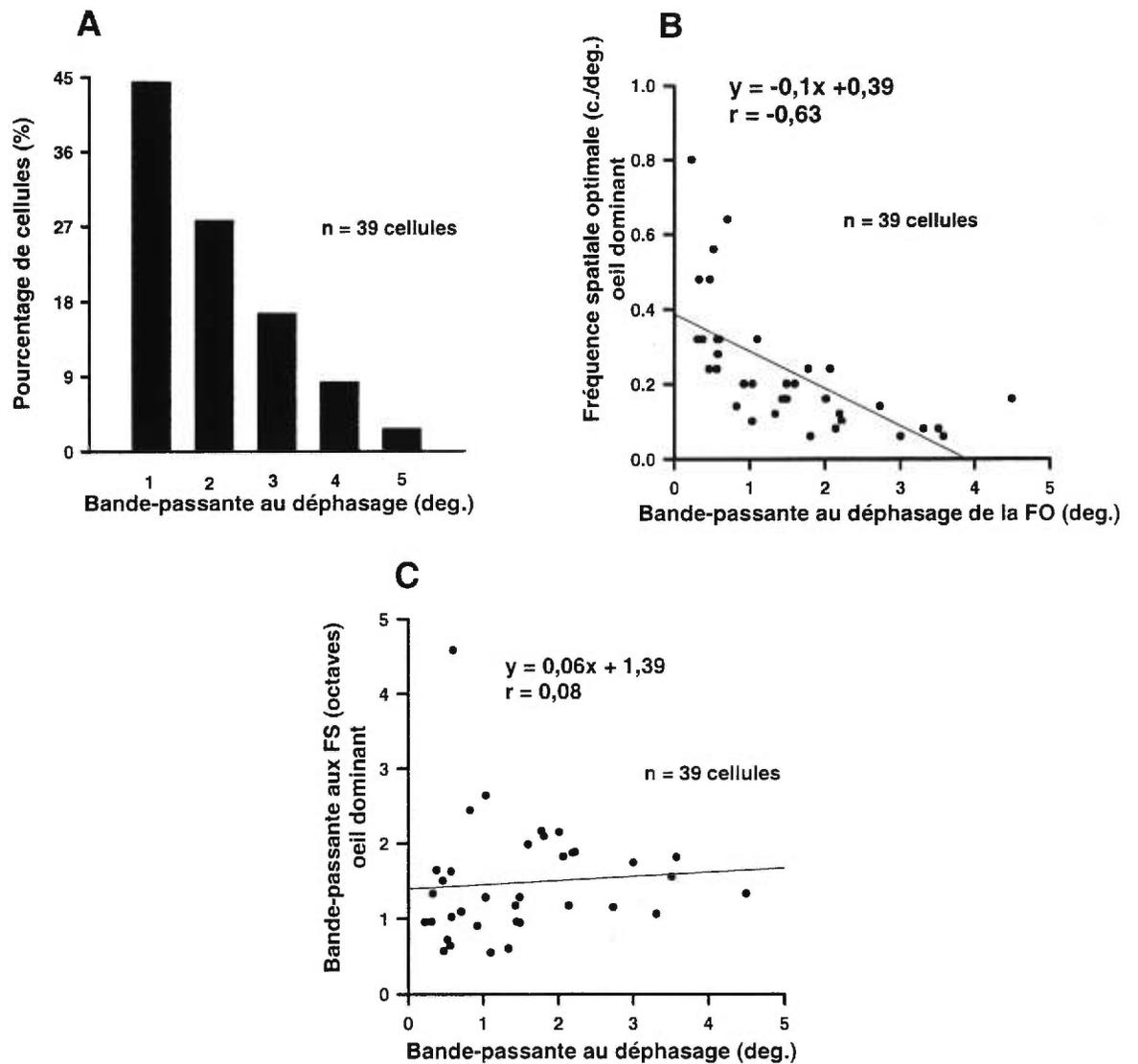


Fig.14- Distribution de la bande-passante au déphasage de la fréquence spatiale optimale (FO) de 39 cellules enregistrées dans l'aire PMLS (A). Relation entre la bande-passante au déphasage de la FO et la FO de l'oeil dominant (B). Relation entre la bande-passante au déphasage de la FO et la bande-passante aux fréquences spatiales de l'oeil dominant (C).

L'ensemble des résultats montre que: 1° les cellules de l'aire PMLS sont binoculaires et fortement dominés par l'oeil controlatéral; 2° leurs CR montrent une organisation spatiale de type C bien qu'un nombre restreint de CR sont de type S, Sh et Ch; 3° les cellules de l'aire PMLS sont sensibles aux FS et montrent des profils de sensibilité aux FS de type passe-bande; 4° la FO des cellules de l'aire PMLS est relativement basse; 5° la bande-passante est étroite.

D'autre part, le but principal de ce mémoire était de tester le modèle de différence de phase d'Ohzawa et Freeman (1986a, 1986b) au niveau des cellules de l'aire PMLS. Nos résultats montrent que 1° les deux tiers des cellules binoculaires de l'aire PMLS sont sensibles à la différence de phase de la FO et montrent des interactions binoculaires de facilitation et de sommation aux différents angles de phase; 2° l'index de modulation des réponses aux déphasages de la FO est relié à la bande-passante aux FS de l'oeil dominant; 3° la différence de position de la FO pouvant être encodé au niveau des CR binoculaires de l'aire PMLS est relié au niveau d'acuité de la cellule c'est à dire à la FO. De même, plus la FO de l'oeil dominant est basse plus la différence de phase pouvant être encodée par une cellule de l'aire PMLS est large et évidemment le corollaire s'applique. Ce qui confirme la seconde hypothèse de ce mémoire.

DISCUSSION

L'objectif principal de cette étude est d'évaluer la sensibilité des cellules visuelles de l'aire PMLS aux FS et au déphasage de la FO. Le second objectif vise à vérifier s'il existe une relation entre la sensibilité au déphasage de la FO et le pouvoir de résolution spatiale des cellules de l'aire PMLS.

Dominance oculaire et champs récepteurs des cellules de l'aire PMLS

La dominance oculaire des cellules de l'aire PMLS observée dans la présente étude montre que la presque totalité des cellules répondent à des stimulations binoculaires et un nombre important de ces cellules possèdent un biais favorisant le CR de l'œil controlatéral. Cette distribution de la DO des cellules de l'aire PMLS est légèrement différente de celle rapportée par Spear et Baumann (1975) et Rauschecker et al. (1987). En effet, leurs résultats montrent un nombre important de cellules monoculaires favorisant l'œil controlatéral. Mais, il est important de noter que les enregistrements cellulaires de la présente étude ont été effectués dans la zone du champ visuel central, c'est à dire dans les dix degrés centraux, alors que les enregistrements de Spear et Baumann (1975) et Rauschecker et al. (1987) ont été effectués autant dans le champ visuel central qu'à la périphérie de celui-ci, allant parfois jusqu'à 45 degrés d'excentricité pour certaines cellules. Ce qui explique la quasi absence de cellules monoculaires que nous avons observés (Hubel et Wiesel, 1969; Spear et Baumann, 1975). Cependant, Hubel et Wiesel (1969) ont enregistré deux types de population cellulaire, l'une ayant des CR localisés en périphérie du champ visuel central et l'autre ayant des CR localisés dans les dix

degrés centraux du champ visuel. Cette dernière population cellulaire possède une distribution de la DO similaire à celle de la présente étude.

Les résultats montrent que les cellules de l'aire PMLS possèdent en général des CR ayant une organisation spatiale de type C, mais une proportion plus restreinte de cellules possèdent des CR ayant une organisation spatiale de type hypercomplexes et S. La distribution des classes de CR de cette étude diffère de celle de Hubel et Wiesel (1969), de Wright (1969) et de Spear et Baumman (1975) mais elle est comparable à celle de Morrone et al. (1986). En effet, Hubel et Wiesel (1969), Wright (1969) et Spear et Baumman (1975) ont montré que 60% et 40% des cellules de l'aire PMLS possèdent respectivement des CR de type C et hypercomplexe alors que Morrone et al. (1986) ont montré que plusieurs cellules de l'aire PMLS possèdent des CR de type S présentant une modulation de leur taux de réponses à la FT fondamentale. La présence de ce type de cellules, soit les cellules ayant des CR de type S, infirme partiellement l'hypothèse du modèle hiérarchique de traitement de l'information visuelle proposée par Hubel et Wiesel (1965). Selon le modèle hiérarchique, l'information visuelle est d'abord traitée par les cellules de l'aire visuelle primaire (17) et par la suite, par les cellules des aires visuelles de plus haut niveau tel que les aires 18, 19 et suprasylvienne. La présence de CR de type S dans une aire visuelle de haut niveau de traitement comme l'aire PMLS suggère que l'information visuelle est traitée de manière parallèle ce qui n'exclut pas nécessairement un traitement sériel. En effet, bien que l'aire PMLS reçoit des inputs intra-corticaux de manière sérielle provenant des aires 17, 18, 19 et 20

(Sherk, 1986), elle reçoit également plusieurs projections directes d'origines sous-corticales. Ces afférences sous-corticales proviennent du NGL-dorsal, du NIM ainsi que du système tecto-thalamique (Spear, 1985; Dreher, 1986; Spear, 1991).

Propriétés spatiales des champs récepteurs de l'aire PMLS

Nos résultats montrent que toutes les cellules de l'aire PMLS possèdent des courbes de syntonisations aux FS de type passe-bande. Aucune cellule ayant un profil de sensibilité de type passe-bas n'a été trouvée lors des enregistrements. Ce dernier type de profil de sensibilité aux FS est fréquemment retrouvé dans les aires 17 et 18 (Ikeda et al., 1975; Movshon et al., 1978c) et plus rarement dans les aires PMLS (Morrone et al., 1984; Zumbroich et Blakemore, 1987; Gizzi et al. 1990). L'absence de profil de type passe-bas dans l'aire PMLS peut s'expliquer par le nombre restreint de cellules enregistrées dans notre étude (61 cellules). Les courbes de syntonisation aux FS montrent que les cellules de l'aire PMLS sont généralement sensibles aux basses FS; ce qui confirme les résultats de Morrone et al. (1986), Zumbroich et Blakemore (1987) et Gizzy et al. (1990). En effet, la sensibilité aux FS dans l'aire PMLS est environ deux octaves plus basse que dans l'aire 17 (Movschon et al., 1978c) et un octave plus haute que dans l'aire 21b (Tardif et al., 1999). Par ailleurs, les cellules de l'aire PMLS sont sensibles aux même FS que les cellules des aires 18 (Movshon et al., 1978c), 19 (Tardif et al., 1997), 21a (Tardif et al., 1996) et du complexe LP1-pulvinar (qui représente une afférence importante des cellules de l'aire PMLS). Nos résultats suggèrent donc que les cellules de l'aire PMLS tout comme celles des aires extrastriées 18, 19 et

21a s'occupent de l'analyse des caractéristiques spatiales intermédiaires d'un stimulus.

L'étendue de la bande-passante aux FS des cellules de l'aire PMLS que nous avons enregistrées est étroite suggérant donc que les cellules de l'aire PMLS sont hautement sélectives aux FS. Cette grande sélectivité est généralement attribuée aux cellules de l'aire 17 (Movshon et al., 1978c) et non aux cellules de l'aire PMLS (Morrone et al., 1986; Zumbroich et Blakemore, 1987; Gizzi et al., 1990). Nos résultats montrent que la bande-passante aux FS des cellules de l'aire PMLS est comparable à celle de l'aire 17 (Movshon et al., 1978c); ce qui suggère que la haute sélectivité aux FS de l'aire PMLS provient des inputs de l'aire 17. Toutefois, des études ont montré que l'interruption des afférences corticales de l'aire 17 (Spear, 1988) ainsi que de la zone striée-réceptrice du complexe LPI-pulvinar (Minville et Casanova, 1998) ne modifie pas les propriétés spatiales de l'aire PMLS. Cependant, il est important de noter que les courbes de syntonisation aux FS de l'ensemble de ces travaux (Morrone et al., 1986; Zumbroich et Blakemore, 1987; Spear, 1988; Gizzi et al., 1990; Minville et Casanova, 1998) ont été dressées par pas de 0,5 octaves alors que celles de la présente étude ont été dressées par pas de 0,25 octaves; ce qui peut expliquer l'étroite bande-passante des cellules enregistrées dans l'aire PMLS.

Aucune étude n'a jusqu'à maintenant mis en relation les propriétés spatiales des CR ipsilatéraux et contralatéraux des cellules de l'aire PMLS. Nos résultats

montrent une forte corrélation positive entre les FO de chacun des CR binoculaires et il en est de même pour les bande-passantes des CR binoculaires. Ainsi, les cellules binoculaires de l'aire PMLS peuvent intégrer des inputs similaires au niveau des deux CR comme cela a été mis en évidence dans les aires 17 (Skottun et Freeman, 1984, Hammond et Pomfrett, 1991) et 19 (Bergeron et al., 1998). Cette relation entre les propriétés spatiales des CR controlatéraux et ipsilatéraux peut expliquer l'implication des cellules binoculaires de l'aire PMLS dans la fusion binoculaire et la perception stéréoscopique (Toyama, K. & Kozasa, T., 1982, Toyama, K. et al., 1986, Bacon et al., 1998).

Sensibilité au déphasage

Les résultats de cette étude montrent que 66% des cellules de l'aire PMLS sont sensibles au déphasage et montrent des interactions binoculaires de facilitation ou de sommation à certains angles spécifiques de déphasages. Ces cellules présentent aussi des profils de sensibilité au déphasage modulés. En effet, le taux de réponses des cellules sensibles au déphasage atteint un niveau optimal à certains angles de phase puis, leur taux de réponses s'atténuent graduellement et atteignent un minimum de réponses à environ 180 deg. de l'angle de phase préférentiel. Ces cellules de l'aire PMLS dont les réponses suivent des profils de modulation aux différents angles de déphasage agissent de la même manière que les cellules S et C de l'aire 17 du chat (Ohzawa et Freeman, 1986a, 1986b, Hammond, 1991) et du singe (Smith et al. 1997a). Cependant, il est important de signaler que les cellules de l'aire PMLS possèdent de plus grands CR que les cellules de l'aire 17 et elles

présentent malgré tout un profil de réponses modulé comme les cellules de l'aire 17. Il est donc possible que malgré leur grand CR, les cellules de l'aire PMLS tout comme les cellules de l'aire 17 (Movshon et al., 1978a, 1978b, Ohzawa et Freeman, 1986a, 1986b) sont dotés de sous-champs qui exercent une sommation spatiale linéaire. Ces sous-champs interagissent spécifiquement à certains angles de déphasage ce qui donne lieu à une facilitation ou à une sommation des réponses à certains angles de déphasage ainsi qu'à une occlusion à des angles de déphasage opposés. Par contre, environ 15% des cellules étudiées ne subissent aucune occlusion de leur taux de réponses à des angles de phase opposés à ceux évoquant le plus haut taux de réponses cellulaires. Ces cellules présentent un profil de réponse bi-phasique à des angles de déphasage opposés (voir figure 8, cellule 002); ce qui laisse supposer que les sous-champs de ces cellules de l'aire PMLS exercent une facilitation ou une sommation non-linéaire à l'intérieur de leur CR. Ce type de profil de réponses particulier au déphasage peut s'expliquer par les nombreuses afférences de type Y et W acheminées directement ou indirectement vers l'aire PMLS (Spear et Bauman, 1975, Wang et al., 1997) et qui peuvent exercer une sommation spatiale non-linéaire à l'intérieur de leur CR (Sherman, 1985).

Les travaux de Freeman et Ohzawa (1990), Ohzawa et Freeman (1990), De Angelis et al.(1991), De Angelis et al.(1995), Anzai et al. (1997) ont proposé que les cellules sensibles aux basses FS encodent de plus larges déphasages que les cellules sensibles aux hautes FS. Ces travaux permettent également de prédire

l'angle de déphasage d'une cellule en fonction de leur sensibilité aux FS. Toutefois, à ce jour, aucune donnée empirique n'a été recueillie confirmant cette assertion; ce qui constitue le second but de ce mémoire. Nos résultats montrent que la majorité des cellules binoculaires de l'aire PMLS sont sensibles à de basses FS (moyenne = 0,2 c./deg.) et bon nombre de ces cellules encodent de larges déphasages. Nos résultats montrent aussi que l'encodage du déphasage de la FO par les cellules binoculaires de l'aire PMLS dépend de l'acuité aux FS de l'oeil dominant; ce qui appuie le modèle de l'équipe de Freeman (Freeman et Ohzawa, 1990; Ohzawa et Freeman, 1990; De Angelis et al., 1991; De Angelis et al., 1995; Anzai et al., 1997). En effet, les cellules de l'aire PMLS sensibles à de basses FS encodent de plus grands déphasages à l'intérieur de leurs CR que les cellules sensibles à des FS plus élevées. Toutefois, ce modèle ne permet de prédire pas de manière absolue l'angle de déphasage des cellules de l'aire PMLS. En effet, certaines cellules de l'aire PMLS peuvent encoder des déphasages qui ne dépendent pas nécessairement de leur FO. En effet, quelques cellules ayant de basses FO peuvent encoder des déphasages relativement étroits; ce qui laisse supposer une sommation spatiale non-linéaire par les sous-champs des CR.

Implications fonctionnelles des détecteurs de différence de phase

On retrouve essentiellement deux groupes de cellules dans notre étude, soit celles qui encodent de larges différences de position de la FO (> 1 deg.) à l'intérieur des CR et celles qui encodent de fines différences de position de la FO (≤ 1 deg.) à l'intérieur des CR. Il est possible que les cellules sensibles à de grands

déphasages soient impliquées dans la perception stéréoscopique globale (Bishop et Henry, 1971) tel que la perception d'objets situés devant ou derrière le point de fixation. Ces cellules sont donc l'équivalent des détecteurs de position spatiale de type croisés ou non-croisés qui ont été retrouvés dans l'aire PMLS (Bacon et al., 1999). Il est aussi possible que ces détecteurs jouent un rôle dans l'analyse d'objets en mouvement dans l'espace tridimensionnel (Toyama, K. & Kozasa, T., 1982; Toyama, K. et al., 1986).

Plus de la moitié des cellules sensibles à la différence de phase encodent des angles de phase relativement étroits (≤ 1 deg.) et dont un bon nombre (30,8%) encodent des déphasages très étroits ($\leq 0,5$ deg.). Ces détecteurs de différence de phase peuvent être impliqués dans la perception stéréoscopique fine (Bishop et Henry, 1971) d'objets situés à peu de distance du point de fixation. La présence de détecteurs de disparité fine au niveau du point de fixation en si grand nombre dans l'aire PMLS est plutôt étonnante sachant que les propriétés spatiales des cellules de l'aire PMLS sont relativement basses; il est donc possible que ces derniers types de détecteurs soient le résultat d'une sommation spatiale non-linéaire dans les CR des cellules de l'aire PMLS.

Un nombre non-négligeable de cellules (15%) de l'aire PMLS montre des profils de sensibilité à des phases opposées (voir figure 8, cellule 002). Il est possible que ces cellules soient impliquées dans la perception d'objets inclinés soit sur le plan vertical ou horizontal. Mais il est plus probable que ces détecteurs procurent des

indices au niveau de la direction du déplacement d'un organisme par rapport au point de fixation (Roy et al., 1992; Bacon et al., 1998). Ces cellules changent de profil de réponses lorsque stimulées dans la direction opposée à celle évoquant le plus haut taux de réponses cellulaires. Ainsi, une cellule répondant de manière optimale à des disparités croisées répond de manière optimale à des disparités non-croisées lorsque le déplacement du stimulus préférentiel est inversé de 180 deg.. Ces détecteurs peuvent encoder non seulement le stimulus présenté devant le point de fixation mais également le stimulus présentée derrière celui-ci. Ce qui implique que ces détecteurs procurent à un organisme des indices sur la direction de son déplacement car les objets situés au-delà du point de fixation suivent la même direction que celui de l'organisme alors que les objets situés devant le points de fixation suivent un patron de direction inverse (Roy et al., 1992). Nos résultats montrent qu'environ 15% des cellules de l'aire PMLS encodent des différences de phase opposées. Il est possible que ces détecteurs de différence de phase opposée encodent les indices sur la direction du déplacement d'un organisme par rapport au point de fixation.

CONCLUSION

Les résultats de cette expérience montrent que les cellules de l'aire PMLS sont sensibles à de basses FS et bon nombre de cellules encodent la différence de phase. De plus, ces cellules sont sensibles à des angles de phases spécifiques qui varient en fonction de leur acuité visuelle; ce qui appuie le modèle proposé par le laboratoire de R. D. Freeman. Toutefois, ce modèle ne permet de prédire de façon absolue l'angle de phase d'une cellule binoculaire à partir de sa FO; ce qui laisse supposer une sommation spatiale non-linéaire exercée par les sous-champs situés des CR de l'aire PMLS.

Bien que des détecteurs de différence de phase ont été identifiés dans l'aire PMLS, leur implication fonctionnelle demeure toujours obscure. Il s'avère donc important de vérifier si les cellules binoculaires de l'aire PMLS sont sensibles simultanément à la disparité de position entre leurs CR et/ou sensibles au déphasage de la FO à l'intérieur de leurs CR. Ceci permettrait possiblement de déterminer si le système visuel du chat utilise deux mécanismes différents (disparité de position et différence de phase) dans la perception stéréoscopique ou encore s'il s'agit d'un même mécanisme de perception stéréoscopique.

REFERENCES

- Albrecht, D.G. & Hamilton, D.B. (1982). Striate cortex of monkey and cat: contrast response function. Journal of Neurophysiology, 48, 217-237.
- Anzai, A., Ohzawa, I. & Freeman, R.D. (1997). Neural mechanisms underlying binocular fusion and stereopsis: Position vs. Phase. Proceedings of National Academy of Sciences USA, 94, 5438-5443.
- Bacon, B.A., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (1999). Single neurons in area PMLS are sensitive to spatial disparity. Experimental Brain Research (soumis).
- Bacon, B.A.; Villemagne, J.; Bergeron, A.; Lepore, F. & Guillemot J.-P. (1998). Spatial disparity coding in the superior colliculus of the cat. Experimental Brain Research, 3, 333-344.
- Barlow, H.B., Blakemore, C. & Pettigrew, J.D. (1967). The neural mechanisms of binocular depth discrimination. Journal of Physiology (London), 193, 327-342.
- Berardi, N., Bisti, S., Cattaneo, A., Fiorentini, A. & Maffei, L. (1982). Correlation between the preferred orientation and spatial frequency of neurones in visual area 17 and 18 of the cat. Journal of Physiology (London) 323, 603-618.
- Bergeron, A.; Tardif, E.; Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (1998). Spatial and temporal matching of receptive field properties of binocular cells in area 19 of the cat. Neuroscience, 1, 121-134.
- Bishop P.O., Kozak, W. & Vakkur G.J. (1962). Some quantitative aspects of the cat's eye: axis and plane of reference of visual field coordinates and optics. Journal of Physiology (London), 163, 466-502.
- Bishop, P.O. & Pettigrew, J.D. (1986). Neural mechanisms of binocular vision. Vision Research, 26, 1587-1600.

- Blakemore, C., Fiorentini, A. & Maffei, L. (1972). A second neural mechanism of binocular depth discrimination. Journal of Physiology (London), 226, 725-749.
- Bough, E.W. (1970). Stereoscopic vision in the macaque monkey: a behavioral demonstration. Nature 225, 42-44.
- Camarda, R.M., Peterhans, E. & Bishop, P.O. (1985). Spatial organizations of subregions in receptive fields of simple cells in cat striate cortex as revealed by stationary flashing bars and moving edges. Experimental Brain Research, 60, 136-150.
- Campbell, F.W. & Robson, J.G. (1968). Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. Journal of Physiology (London), 197, 551-66.
- Cowey, A., Parkinson, AM. & Warnick, L. (1975). Global stereopsis in rhesus monkey. Quarterly Journal of Experimental Psychology, 27, 93-109.
- De Angelis, G.C.; Ohzawa, I. & Freeman, R.D. (1991). Depth is encoded in the visual cortex by a specialized receptive field structure. Nature, 6331, 156-159.
- De Angelis, G.C.; Ohzawa, I. & Freeman, R.D. (1995). Neuronal mechanisms underlying stereopsis: how do simple cells in the visual cortex encode binocular disparity? Perception, 1, 3-31.
- De Angelis GC, Ohzawa I, Freeman RD (1993) Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. I. General characteristics and postnatal development. Journal of Neurophysiology 69 (4): 1091-1117
- De Valois R.L., Albrecht D.G. & Thorell L.G. (1982) Spatial frequency selectivity of cells in macaque visual cortex. Vision Research, 22, 545-560.

- Dreher, B. (1986). Thalamocortical and corticocortical interconnections in the cat visual system: relation to the mechanisms of information processing. In Visual Neuroscience, Pettigrew, J.D., Sanderson, K.J. & Levick, W.R. (eds) pp. 290-314. Cambridge, England: Cambridge University Press.
- Emerson, R.C., Citron, M.C., Vaughn, W.J. & Klein, S.A. (1987). Nonlinear directionally selective subunits in complex cells of cat striate cortex. Journal of Neurophysiology 58, 33-65.
- Fernald, D.J. & Chase, R. (1971). An improved method for plotting retinal landmarks and focusing eyes. Vision Research, 11, 95-96.
- Ferster, D.A. (1981). Comparison of binocular depth mechanisms in area 17 and 18 of cat visual cortex. Journal of Physiology (London), 311, 623-655.
- Fisher, B. & Krueger, J. (1979). Disparity tuning and binocularity of single neurons in the cat visual cortex. Experimental Brain Research, 35, 1-8.
- Fox, R. (1981). Stereopsis in animal and human infants: a review of behavioral. In Aslin, R.N., Alberts, J.R., Petersen, M.R. (eds) Development of perception. Academic Press, New York, pp. 335-381.
- Freeman, R.D. & Ohzawa, I. (1988). Monocularly deprived cats: binocular tests of cortical cells reveal functional connections from the deprived eye. Journal of Neuroscience, 7, 2491-506.
- Freeman, R.D. & Ohzawa, I. (1990). On the neurophysiological organization of binocular vision. Vision Research, 30, 1661-1676.
- Freeman, R.D. & Ohzawa, I. (1992). Development of binocular vision in the kitten's striate cortex. Journal of Neuroscience, 12, 4721-4736.

- Gizzi, M.S., Katz., E, Schumer, R.A. & Movshon, J.A. (1990). Selectivity for orientation and direction of motion of single neurons in the cat striate and extrastriate visual cortex. Journal of Neurophysiology **63**, 1529-1543.
- Guido, W.; Tong, L. & Spear, P.D. (1990). Afferent bases of spatial- and temporal-frequency processing by neurons in the cat's posteromedial lateral suprasylvian cortex: effects of removing areas 17, 18, and 19. Journal of Neurophysiology, **5**, 1636-51.
- Guillemot, J.P., Paradis, M.C., Samson, A., Ptito, M., Richer, L. & Lepore, F. (1993). Binocular interaction and disparity coding in area 19 of visual cortex in normal and split chiasm cats. Experimental Brain Research, **94**, 405-417.
- Hammond, P. (1991). Binocular phase specificity of striate cortical neurones. Experimental Brain Research, **3**, 615-623.
- Hammond, P. & Pomfrett, C.J.D. (1991). Interocular mismatch in spatial frequency and directionality characteristics of striate cortical neurones. Experimental Brain Research, **85**, 631-40.
- Henry, G.H. (1977). Receptive field classes of cells in the striate cortex of the cat. Brain Research, **1**, 1-28.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1959). Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex. Journal of Physiology (London), **148**, 574-591.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1962). Receptive fields, binocular interaction, and functional architecture in the cat's visual cortex. Journal of Physiology (London), **160**, 106-154.

- Hubel, D.H. ,& Wiesel, T.N. (1965). Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat. Journal of Physiology (London) 28, 229-289.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1968). Receptive fields and functional architecture of the monkey striate cortex. Journal of Physiology (London), 195, 215-243.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1969). Visual area of the lateral suprasylvian gyrus (Clare-Bishop area) of the cat. Journal of Physiology (London), 202, 251-260.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1970). Stereoscopic vision in macaque monkey. Cells sensitive to binocular depth in area 18 of the macaque monkey cortex. Nature, 227:41-42.
- Ikeda, H. & Wright, T.N. (1975). Spatial and temporal properties of “substained” and “transient” neurones in area 17 of the cat’s visual cortex. Journal of Physiology (London), 22, 363-383.
- Julesz, B. (1964). Binocular depth perception without familiarity cues. Science 145, 356-362.
- Leicester, J. (1968). Projection of the visual vertical meridian to cerebral cortex of the cat. Journal of Neurophysiology, 3, 371-82.
- Lepore, F., Ptito, M. & Lassonde, M. (1986). Stereoperception in cats following section of the corpus callosum and/or the optic chiasm Experimental Brain Research 61: 258-264.
- Lepore, F., Samsom, A., Paradis, M.C., Ptito, M. & Guillemot, J.P. (1992). Binocular interaction and disparity coding at the 17-18 border: contribution of the corpus callosum. Experimental Brain Research, 90, 129-140.

- LeVay, S. & Voigt, T. (1988). Ocular dominance and disparity coding in the cat visual cortex. Visual Neuroscience, 1, 395-414.
- Maffei, L. & Fiorentini, A. (1973). The visual cortex as a spatial frequency analyser. Vision Research, 7, 1255-1267.
- Maske, R. Yamane, S. & Bishop, O. (1984). Binocular simple cells for local stereopsis: Comparison of the receptive field organization of the two eyes. Vision Research 24, 1921-1929.
- Maske, R., Yamane, S. & Bishop, P.O. (1986). Stereoscopic mechanisms: binocular responses of the striate cells of cats to moving light and dark bars. Proceedings Royal Society of London, B229, 227-256.
- Maunsell, J.H.R & 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. Journal of Neurophysiology, 49, 1148-1167.
- Minville, K. & Casanova, C. (1998). Spatial frequency processing in posteromedial lateral suprasylvian cortex does not depend on the projections from the striate-recipient zone of the cat's lateral posterior-pulvinar complex. Neuroscience, 3, 699-711.
- Morrone, M.C., Di Stefano, M. & Burr, D.C. (1986). Spatial and temporal properties of neurons of the lateral suprasylvian cortex of the cat. Journal of Neurophysiology, 56, 969-986.

- Movshon, J.A., Thompson, I.D. & Tolhurst, D.J. (1978a). Spatial summation in the receptive fields of simple cells in the cat's striate cortex. Journal of Physiology (London), 283, 53-77.
- Movshon, J.A., Thompson, I.D. & Tolhurst, D.J. (1978b). Receptive field organization of complex cells in the cat's striate cortex. Journal of Physiology (London), 283, 79-99.
- Movshon, J.A., Thompson, I.D. & Tolhurst, D.J. (1978c). Spatial and temporal contrast sensitivity of neurones in areas 17 and 18 of the cat's visual cortex. Journal of Physiology (London), 283, 101-120.
- Mullikin, W.H., Jones, J.J. & Palmer, L.A. (1984). Receptive-field properties and laminar distribution of X-like and Y-like simple cells in cat area 17. Journal of Neurophysiology, 52, 350-371.
- Ohzawa, I. & Freeman, R.D. (1986a). The binocular organization of complex cells in the cat's visual cortex. Journal of Neurophysiology, 56, 243-259.
- Ohzawa, I. & Freeman, R.D. (1986b). The binocular organization of simple cells in the cat's visual cortex. Journal of Neurophysiology, 56, 221-242.
- Ohzawa, I. & Freeman, R.D. (1988). Binocularly deprived cats: binocular tests of cortical cells show regular patterns of interaction. Journal of Neuroscience, 7, 2507-2516.
- Ohzawa, I., DeAngelis, G.C. & Freeman, R.D. (1990). Stereoscopic depth discrimination in the visual cortex: neurons ideally suited as disparity detectors. Science, 4972, 1037-1041.

- Ohzawa, I., DeAngelis, G.C., Freeman, R.D. (1996). Encoding of binocular disparity by simple cells in the cat's visual cortex. Journal of Neurophysiology, 75, 1779-1805.
- Orban, G.A. (1984). Studies of brain functions, vol. 11: Neural operations in the visual cortex. Springer-Verlag, Berlin.
- Palmer, L.A., Rosenquist, A.C. & Tusa, R.J. (1978). The retinotopic organization of lateral suprasylvian visual area in the cat. Journal of Comparative Neurology, 177, 237-256.
- Pettigrew, J.D. (1973). Binocular neurons which signal change of disparity in area 18 of cat visual cortex. Nature New Biology, 108, 123-124.
- Pettigrew, J.D. & Dreher, B. (1987). Parallel processing of binocular disparity in the cat's retinogeniculocortical pathways. Proceedings Royal Society of London B232, 297-321.
- Pettigrew, J.D., Nikara, T. & Bishop, P.O. (1968). Binocular interaction on single units in the striate cortex: simultaneous stimulation by single moving slit with receptive fields in correspondance. Experimental Brain Research 6, 391-410.
- Poggio, G.F. & Fisher, B. (1977). Binocular interaction and depth sensitivity of striate and prestriate cortical neuron of the behaving rhesus monkey. Journal of Neurophysiology, 40, 1392-1407.
- Poggio, G.F. & Talbot, W.H. (1981). Neural mechanisms of static and dynamic stereopsis in foveal striate cortex of rhesus monkeys. Journal of Physiology (London), 315, 469-492.

- Ptito, M., Lepore, F., Lassonde, M., Dion, C. & Miceli, D. (1986). Neural mechanisms for stereopsis in cats. In Lepore, F., Ptito., M. & Jasper, HH (eds) Two Hemispheres-one Brain: Functions of the Corpus Callosum. A.R. Liss, New York, pp. 335-350.
- Rauschecker, J.P., Von Grunau, M.W. & Poulin, C. (1987). Centrifugal organization of direction preferences in the cat's lateral suprasylvian visual cortex and it's relation to flow field processing. Journal of Neuroscience, 7, 944-968.
- Regan, D. & Cynader, M. (1982). Neurons in cat visual cortex tuned to the direction of motion in depth: effects of stimulus speed. Investigative Ophthalmology Visual Science, 4, 535-550.
- Roy, J.P.; Komatsu, H. & Wurtz, R.H. (1992). Disparity sensitivity of neurons in monkey extrastriate area MST. Journal of Neuroscience, 7, 2478-2492.
- Schiller, P.H. & Wurtz, R.H. (1976). Quantitative studies of single-cell properties in monkey striate cortex. I. Spatio-temporal organization of receptive fields. Journal of Neurophysiology, 39, 1288-1319.
- Scnanell, J.W., Blakemore, C. & Young, M.P. (1995). Analysis of connectivity in the cat cerebral cortex. Journal of Neuroscience, 2, 1463-1483.
- Sengpiel, F. & Blakemore, C. (1994). Interocular control of neuronal responsiveness in cat visual cortex. Nature, 6474, 847-850.
- Shapley, R. & Lennie, P. (1985). Spatial frequency analysis in the visual system. Annual Review of Neuroscience. 8, 547-583.
- Sherk, H. (1986). Location and connections of visual cortical areas in the cat's suprasylvian sulcus. Journal of Comparative Neurology, 1, 1-31

- Sherman, S.M. (1985). Functional organization of the W-, X-, and Y-cell pathways in the cat: a review and hypothesis. Dans J.M. Sprague, A.N. Epstein (Eds), Progress in psychobiology and physiological psychology, Vol.11 pp.234-314. Orlando: Academic Press.
- Skottun, B.C.; De Valois, R.L.; Grosf, D.H.; Movshon, J.A.; Albrecht, D.G. & Bonds, A.B. (1991). Classifying simple and complex cells on the basis of response modulation. Vision Research, 7-8, 1079-86.
- Skottun, B.C. & Freeman, R.D. (1984). Stimulus specificity of binocular cells in cat's visual cortex: Ocular dominance and the matching of left and right eyes. Experimental Brain Research, 56, 206-216.
- Smith, E.L. 3rd; Chino, Y.; Ni, J. & Cheng, H. (1997a). Binocular combination of contrast signals by striate cortical neurons in the monkey. Journal of Neurophysiology, 1, 366-382.
- Smith, E.L. 3rd; Chino, Y.; Ni, J. & Cheng, H. (1997b). Residual binocular interactions in the striate cortex of monkeys reared with abnormal binocular vision. Journal of Neurophysiology, 3, 1353-1362.
- Smith, E.L. 3rd; Chino, Y.M.; Ni, J.; Ridder, W.H.3rd & Crawford, M.L. (1997c) Binocular spatial phase tuning characteristics of neurons in the macaque striate cortex. Journal of Neurophysiology, 1, 351-365.
- Spear, P. (1985). Developmentally induced loss of direction-selective neurons in the cat's lateral suprasylvian visual cortex. Brain Research, 2, 281-305.

- Spear, P.D. (1988). Influence of area 17, 18 and 19 on receptive-field properties of neurons in the cat's posteromedial lateral suprasylvian visual cortex. Progress in Brain Research, 197-210.
- Spear, P.D. (1991). Functions of extrastriate visual cortex in non-primate species. In Leventhal, A.G. The neural basis of visual function. Vision and visual dysfunction, vol.4, pp. 339-370.
- Spear, P.D. & Bauman, T.P. (1975). Receptive-field characteristics of single neurons in lateral suprasylvian visual area of the cat. Journal of Neurophysiology, 38, 1403-1420.
- Tardif, E., Bergeron, A., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (1996). Spatial and temporal properties and contrast sensitivity of single neurons in area 21a of the cat. Brain Research, 716, 219-223.
- Tardif, E., Bergeron, A., Lepore, F., Guillemot, J.-P. (1999). Spatial properties and direction selectivity of single neurons in area 21b of the cat. Neuroscience (soumis).
- Tardif, E., Richer, L., Bergeron, A., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (1997). Spatial resolution and contrast sensitivity of single neurons in area 19 of split-chiasm cats: a comparison with primary visual cortex. European Journal of Neuroscience, 9, 1929-1939.
- Tolhurst, D.J. & Movshon, J.A. (1975). Spatial and temporal contrast sensitivity of striate cortical neurones. Nature, 5528, 674-705.

- Toyama, K., Fujii, K., Kasai, S. & Maeda, K. (1986). The responsiveness of Clare-Bishop neurons to size cues for motion stereopsis. Neuroscience Research, 4, 110-128.
- Toyama, K. & Kozasa, T. (1982). Responses of Clare-Bishop Neurons to three dimensional movement of a light stimulus. Vision Research, 22, 571-574.
- Von Grunau, M.W., Zumbroich, T.J. & Poulin, C. (1987). Visual receptive field properties in the posterior suprasylvian cortex of the cat: a comparison between the areas PMLS and PLLS. Vision Research, 27, 343-356.
- Wang, C. & Dreher, B. (1996). Binocular interactions and disparity coding in area 21a of cat extrastriate visual cortex. Experimental Brain Research, 108, 257-272.
- Wang, C.; Dreher, B.; Huxlin, K.R. & Burke, W. (1997). Excitatory convergence of Y and non-Y information channels on single neurons in the PMLS area, a motion area of the cat visual cortex. European Journal of Neuroscience, 5, 921-933.
- Wheastone, C. (1838). Contributions to the physiology of vision. Part the first. On remarkable, and hitherto unobserved, phenomena of binocular vision. Philosophical Transaction of Royal Society, 128, 371-393.
- Wright, M.J. (1969). Visual receptive field of cells in a cortical area remote from the striate cortex in the cat. Nature 223, 973-975.
- Zumbroich, T.J. & Blakemore, C. (1987). Spatial and temporal selectivity in the suprasylvian visual cortex of the cat. Journal of Neuroscience, 7, 482-500.

Zumbroich, T.J.; Von Grunau, M.W.; Poulin, C. & Blakemore, C. (1986). Differences of visual field representation in the medial and lateral banks of the suprasylvian cortex (PMLS/PLLS) of the cat. Experimental Brain Research, 63, 77-93.