

2m11.2947.6

Université de Montréal

Propriétés spatio-temporelles des neurones du cortex
antéro-médian du sulcus suprasylvien latéral du chat.

par
Brian G. Ouellette

Département de psychologie
Faculté des arts et sciences

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

janvier, 2002

© Brian G. Ouellette, 2002



BF

22

U54

2002

V.024

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :
Propriétés spatio-temporelles des neurones du cortex
antéro-médian du sulcus suprasylvien latéral du chat.

Présenté par :
Brian G. Ouellette

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Maurice Ptito
président-rapporteur

Christian Casanova
directeur de recherche

Jocelyn Faubert
Codirecteur

Michael von Grünau
Membre de jury

RÉSUMÉ FRANÇAIS

Les régions corticales qui entourent le sulcus suprasylvien latéral du chat ont préalablement été associées à l'analyse du mouvement. Mise à part l'aire postéromédiane du sulcus suprasylvien latéral (PMLS), peu d'information physiologique existe en ce qui concerne les neurones de ces régions. De par le patron de connectivité neuroanatomique connu, il est fort probable que l'aire antéromédiane du sulcus suprasylvien latéral (AMLS) pourrait être impliquée dans l'analyse de mouvement de haut niveau. Dû au manque d'informations physiologiques concernant l'AMLS, les propriétés de bases des champs récepteurs ainsi que leur sélectivité au contraste spatio-temporelle a été quantifiée. Plusieurs types de stimuli ont été utilisés afin de déterminer la sélectivité à la direction des neurones de l'AMLS. Une sélectivité à des fréquences spatiales faibles et temporelles élevées a été observée. La présentation de patrons de texture et des points aléatoires qui subissent un mouvement simple a également révélée une sélectivité à la direction. Fait important, une partie de l'échantillon de neurones (13%) était sélective à la direction du patron d'un *plaid*. Cet aspect d'encodage de haut niveau est d'ailleurs supporté par une sélectivité à la direction d'un stimulus de flux optique (69%) et des points aléatoires qui subissent un mouvement complexe (95%). En général, les résultats suggèrent que les neurones de l'AMLS soient impliqués dans une analyse de l'information visuelle de haut niveau, qui peut partiellement être attribuable à l'aire des champs récepteurs qui permettent une intégration spatio-temporelle. Les données obtenues avec les *plaid*s suggèrent que l'AMLS devrait être situé entre le PMLS et l'AEV dans une hiérarchie fonctionnelle des aires visuelles. La présence de deux types de neurones, sélectifs soit à la direction du patron ou bien aux composantes d'un *plaid*, suggère que l'AMLS pourrait être impliquée dans le deuxième niveau du modèle de l'analyse du mouvement mis de l'avant par Nowlan et Sejnowski (1995).

MOTS CLÉS FRANÇAIS

Électrophysiologie

Enregistrement unitaire

Mouvement complexe

Plaids

RDK

Flux optique

Hiérarchie corticale

Homologie

Modélisation

RÉSUMÉ ANGLAIS

The cortical regions surrounding the suprasylvian sulcus have previously been associated with motion processing. Of the six areas originally established by Palmer et al.(1978) the posteromedial lateral suprasylvian cortex (PMLS) has attracted the greatest attention. Little physiological information is available concerning the other suprasylvian visual areas. Based on known neuroanatomical connectivity patterns, the anteromedial lateral suprasylvian cortex (AMLS) is a likely candidate for higher order motion processing in cat cortex. Based on the paucity of physiological data concerning neurons in AMLS cortex, basic receptive field characteristics and spatio-temporal contrast sensitivity was quantified. To better define the physiological properties of neurons in AMLS cortex, a number of stimuli were employed to assess direction selectivity. Low spatial and high temporal frequencies, as well as a broad direction tuning curve was observed for drifting sinewave gratings. Broad direction selectivity was equally observed with texture patterns and simple motion random dot kinematograms (RDKs). Interestingly, a subset of the sample (13%) exhibited pattern motion selectivity in response to plaid patterns. The direction selectivity of AMLS neurons to complex stimuli was further supported by the presence of a directionally selective response to complex motion RDKs (95%). Moreover, direction selectivity was equally observed with optic flow stimuli (69%). Overall, the results suggest that AMLS cortex is involved in higher order analyses of visual motion, partially attributable to the large receptive fields observed which may permit large scale spatio-temporal integration. The data obtained with plaid patterns places AMLS cortex between PMLS and the anterior ectosylvian visual area in a functional hierarchy of areas involved in motion processing. The presence of both pattern and component motion selective neurons in AMLS cortex is consistent with the second stage of the motion processing model put forth by Nowlan and Sejnowski (1995).

MOTS CLÉS ANGLAIS

Electrophysiology

Single unite recording

Complex motion

Plaids

RDK

Optic flow

Cortical hierarchy

Homolog

Model

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ FRANÇAIS.....	iii
MOTS CLÉS FRANÇAIS	iv
RÉSUMÉ ANGLAIS	v
MOTS CLÉS ANGLAIS	vi
TABLE DES MATIÈRES	vii
LISTE DES FIGURES.....	ix
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	x
REMERCIEMENTS	xi
INTRODUCTION	1
1.1 Le système visuel	2
1.2 Deux voies visuelles corticales	3
1.3 La voie dorsale	4
2. L'analyse du mouvement	5
2.1 Le modèle a deux niveaux.....	7
2.2 Un modèle alternatif à deux niveaux	11
3. Les aires corticales associées au mouvement.....	17
3.1 La nomenclature et les frontières	17
4. Connectivité de l'AMLS	19
4.1 Connexions thalamiques	20
4.2 Connexions corticales	22
5. Propriétés physiologiques des neurones de l'AMLS	23
5.1 Propriétés physiologiques visuelles	23
5.2 Propriétés physiologiques non-visuelles	24
6. Buts de l'étude.....	24
ARTICLE.....	26
INTRODUCTION	28
METHODS	30
Animal preparation.....	30
Visual stimulation.	31
<i>Basic receptive field properties.</i>	32
<i>Plaid stimuli.</i>	32
<i>Random dot kinematogram (RDK).</i>	33
<i>Texture pattern.</i>	34
<i>Optic flow.</i>	34
Histology.	35
Data analysis.	35
RESULTS	36
<i>Basic receptive field properties.</i>	36
<i>Sinewave gratings.</i>	37
<i>Plaids.</i>	39
<i>RDKs.</i>	39
<i>Texture patterns.</i>	41
<i>Optic flow.</i>	42

DISCUSSION	42
General observations.....	42
Basic receptive field properties.....	42
Plaids.....	42
RDKs.....	43
Texture pattern.....	44
Optic flow.....	45
Ecological role of AMLS cortex.....	45
Comparison with PMLS cortex.....	46
Sinewave gratings.....	47
Plaids.....	48
RDK patterns.....	48
Texture patterns.....	48
Optic flow.....	49
Comparison with AEV cortex.....	50
Basic receptive field properties.....	50
Plaids.....	50
Possible hierarchy of visual areas.....	50
Homolog in the monkey.....	53
References.....	54
Figure legends.....	58
DISCUSSION	70
1. Observations générales.....	71
2. Implication des résultats pour la hiérarchie du système visuel du chat	72
2.1 La position de l'AMLS par rapport au PMLS	73
2.2 La position de l'AMLS par rapport à l'AEV	77
2.3 La position de l'AMLS par rapport au LPI.....	78
2.4 La position de l'AMLS par rapport au LPm.....	80
3. Modèle d'intégration et d'analyse du mouvement	81
3.1 Le premier niveau	82
3.2 Le deuxième niveau	82
3.3 La sortie du modèle.....	84
3.4 La hiérarchie des aires visuelles et le modèle	85
4. Le rôle de l'AMLS	88
5. Une région homologue chez le singe	90
5.1 L'aire MT.....	91
5.2 L'aire VIP	93
6. Direction future pour la recherche	95
6.1 Études neuroanatomiques.....	95
6.2 Études électrophysiologiques.....	96
RÉFÉRENCES.....	99

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Schématisation du mécanisme neuronal sous-jacent à la sélectivité à la direction	6
Figure 2. Le modèle de Adelson et Movshon et la construction d'un plaid.....	8
Figure 3. Schématisation du modèle à deux niveaux proposé par Nowlan et Sejnowski..	13
Figure 4. L'emplacement des six aires corticales près du sulcus suprasylvien latéral	18
Figure 5. Répartition des profils de réponses aux plaids dans le PMLS et l'AMLS.....	75
Figure 6. Schéma simplifié des régions et mécanismes impliqués dans l'analyse du mouvement complexe	86

Article

Figure 1. Receptive field characteristics	61
Figure 2. Spatial frequency tuning	62
Figure 3. Optimal temporal frequency	63
Figure 4. Direction tuning curve	64
Figure 5. Mean bandwidth	65
Figure 6. Axial direction preference	66
Figure 7. Plaid respose profile	67
Figure 8. RDK selectivity	68
Figure 9. Optic flow selectivity.....	69

LISTE DES ABRÉVIATIONS

CGLd : Corps genouillé latéral dorsal

AMLS : Aire antéromédiane du sulcus suprasylvien latéral

PMLS : Aire postéromédiane du sulcus suprasylvien latéral

PLLS : Aire postérolatérale du sulcus suprasylvien latéral

ALLS : Aire antérolatéral du sulcus suprasylvien latéral

VLS : Aire ventrale du sulcus suprasylvien latéral

DLS : Aire dorsale du sulcus suprasylvien latéral

AEV : Aire visuelle ectosylvien

LPl : Partie latérale du noyau latéral postérieur

LPm : Partie médiane du noyau latéral postérieur

CL : Noyau centrolatéral

MT : Aire médiane temporale

REMERCIEMENTS

Il va sans dire que je voudrais remercier mon directeur, Dr Christian Casanova, et mon codirecteur, Dr Jocelyn Faubert. Particulièrement, j'aimerais les remercier pour m'avoir bien encadré tout au long de mes études de maîtrise, pour avoir créé un environnement dans lequel il est plaisant d'approfondir ses connaissances et de travailler. Enfin, un merci de m'avoir accueilli parmi deux aussi bonnes équipes, dans chacun des laboratoires respectifs.

Aux membres de ces deux laboratoires un gros merci. Notamment à ceux qui m'ont appris comment effectuer des expériences; Karine, Gino, Odile et Daniela. Un merci également aux autres membres du laboratoire; Fred, Martin et Julie.

J'aimerais remercier ma copine, Claudine, pour sa compréhension envers les horaires que m'imposaient les travaux de recherche dans le laboratoire. De plus, un gros merci pour son soutien approprié selon la situation.

Merci à mes parents de m'avoir encouragés tout au long de mes études, de vous être intéressés à mes progrès et de m'avoir transmis le goût d'étudier.

Enfin, je remercie le réseau en santé de la vision du FRSQ qui m'a octroyé une bourse de maîtrise.

INTRODUCTION

1.1 Le système visuel

La vision ne se résume pas à l'activité des photorécepteurs qui tapissent le fond de l'œil. En fait, bien qu'il y ait un certain niveau d'analyse de l'information visuelle qui soit effectuée dès la rétine (Kuffler, 1952, 1953), le processus de traitement de l'information visuelle ne fait que commencer. C'est le traitement qu'en fera le cerveau qui mènera à une perception significative et utile de l'environnement. L'information que nous procure la lumière, une fois transformée en signal électrochimique par les photorécepteurs, passe toutes les couches de la rétine pour sortir de l'œil via le disque optique, qui est composé des axones des cellules ganglionnaires. Le nerf optique se projette alors sur la partie dorsale du corps genouillé latéral du thalamus (CGLd).

Les neurones du CGLd projettent à leur tour vers l'aire visuelle primaire, où s'effectue la première reconstruction de l'image visuelle. Le flot de l'information passe ensuite à d'autres aires corticales telles que V2, V3, V4 et V5. Chacune d'elles étant spécialisée pour un aspect particulier du traitement de l'information, par exemple, la couleur, le mouvement et la forme. Ce transfert de l'influx nerveux passe par des connexions corticocorticales, qui sont réciproques. L'information peut aussi passer d'une aire à une autre via des boucles cortico-thalamo-corticales. Par exemple, une aire corticale peut indirectement être reliée à une autre par l'intermédiaire du complexe LP-Pulvinar. Ce sont ces deux voies de projections qui permettent le transfert d'information à travers la hiérarchie des aires visuelles.

1.2 Deux voies visuelles corticales

En analysant l'origine et la cible laminaires des projections d'une aire vers une autre, il est possible de déduire la position hiérarchique relative de chacune d'elles (Felleman et Van Essen, 1991; Maunsell et Van Essen, 1983; Symonds et Rosenquist, 1984b). Ceci est d'autant plus intéressant dans la mesure où, selon certains auteurs, chaque aire devrait se voir attribuer un patron de fonctions uniques basées sur sa connectivité et ses propriétés physiologiques (Felleman et Van Essen, 1991; Imbert, 1983; Maunsell et Van Essen, 1983; Schiller, 1996), bien qu'une même fonction puisse être accomplie dans plusieurs aires. Un schéma général du système visuel qui s'inscrit dans une telle distinction de fonctions est celui qui divise les voies extrastriées en deux grandes voies fonctionnelles (chez le primate : Goodale et Milner, 1992; Mishkin et al., 1983 ; chez le chat : Lomber, 2001). L'une, la voie ventrale, serait impliquée dans l'analyse de l'information visuelle qui porte sur la forme. Cette voie a été identifiée comme celle du « quoi ? » (*what ?*), dans la mesure où elle serait responsable de l'identification ou de la reconnaissance d'objets dans l'environnement. L'autre voie, la voie dorsale, serait plutôt impliquée dans l'extraction d'informations reliées à l'emplacement spatial d'objets ou à l'analyse du mouvement. Cette voie a été nommée la voie du « où ? » (*where ?*) par Mishkin et al. (1983) et la voie du « comment ? » (*how ?*) par Goodale et Milner (1992). Cette distinction entre les auteurs se situe surtout au niveau du rôle que pourrait jouer le système visuel dans l'analyse de l'information qui concerne la représentation spatiale de l'environnement ou bien dans une implication plus directe des tâches visuo-motrices.

1.3 La voie dorsale

Chacune de ces deux voies visuelles est aussi importante l'une que l'autre. Isolée, chaque voie serait mal adaptée pour promouvoir la survie de l'organisme. Ce n'est que la perception construite à partir de ces deux voies qui soit réellement utile. Cependant, la présente étude porte uniquement sur l'analyse du mouvement dans une scène visuelle, donc seule la voie dorsale sera traitée dans ce texte. La voie dorsale, qu'elle soit une voie de « où ? » ou bien de « comment ? », est intéressante puisqu'elle est essentielle dans notre vie de tous les jours. Du moment qu'il y a un mouvement dans notre environnement, la voie du « où ? » serait impliquée. Pour fonctionner adéquatement dans l'environnement une perception représentative du monde extérieur est nécessaire. Cependant, chaque déplacement, soit de l'observateur ou d'objets dans l'environnement, requiert une mise à jour de cette représentation spatiale.

C'est à ce moment que la perception du mouvement prend toute son importance, tels que Goodale et al. (1994) l'ont démontré avec leur patiente RV. Chez cette patiente une lésion pariétale, dans la voie dorsale, a causée des déficits lors de tâches visuomotrices. Elle était incapable d'ajuster sa prise adéquatement pour prendre un objet, bien que sa perception de l'objet était intacte. Ceci ne démontre pas que l'aire lésée (dans la voie dorsale) soit directement responsable de la commande motrice, mais il est clair que le site de la lésion est impliqué dans la voie qui permet d'accomplir un geste précis sur son environnement immédiat. Donc, la voie dorsale intervient nécessairement dans une représentation spatiale. Cette voie est nécessaire pour toute détection, planification et modification de gestes basés sur l'information visuelle, qu'il s'agisse de la locomotion à

travers l'environnement, de la détection d'un objet qui se déplace dans l'environnement ou d'un geste posé par l'observateur tout comme dans l'étude de Goodale et al. (1994).

2. L'analyse du mouvement

La capacité des neurones de l'aire visuelle primaire à coder la direction du mouvement d'une barre est déjà bien décrite par plusieurs modèles. Par exemple, deux champs récepteurs qui sont à proximité spatiale un de l'autre pourrait coder le déplacement d'une barre (Figure 1) (Derrington et Badcock, 1985; Reichardt, 1961). Puisque les deux champs récepteurs sont séparés au niveau spatial, le moment où ils sont excités de façon maximale n'est pas le même. Ce délai (Δt dans la figure) entre l'excitation des deux champs récepteurs permet de coder la présence d'un mouvement, alors que l'orientation des zones excitatrices et inhibitrices permettent de déterminer l'orientation du stimulus, la barre excitant de façon maximale les champs récepteurs orientés dans le même sens.

Ce simple modèle rencontre rapidement des problèmes. Comment est-ce qu'un tel système peut coder la direction de mouvement d'un stimulus de second ordre, c'est-à-dire un stimulus dont la luminance moyenne est la même partout à l'intérieur de la plage de stimulation? Le modèle de Reichardt (1961) requiert un stimulus dont la luminance moyenne varie de façon spatiale afin d'évoquer une réponse sélective à la direction. Sans quoi, il ne peut détecter le délai entre le passage du stimulus au-dessus du premier et du deuxième champ récepteur. Ainsi, ce type de modèle peut uniquement être sélectif à un mouvement simple, comme celui d'une barre lumineuse, alors que le modèle ne pourra détecter des mouvements complexes. De plus, ce modèle n'est pas capable de résoudre *l'aperture problem*, c'est-à-dire, que lorsqu'un stimulus est visionné à travers une petite

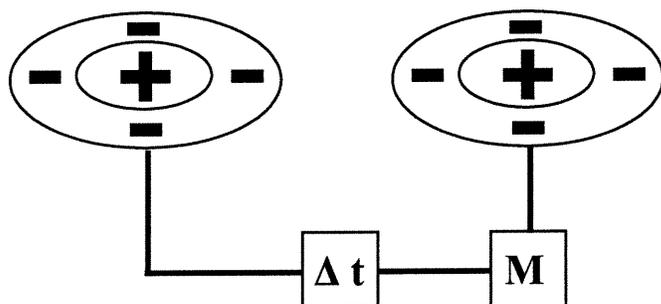


Figure 1 : Schématisation du mécanisme neuronale sous-jacent à la sélectivité à la direction. Un mécanisme (M) qui détecte le délai (Δt) entre la stimulation visuelle du champ récepteur à gauche et celui de droite pourrait signaler la présence d'un mouvement. Adapté de Derrington et Badcock, 1985.

ouverture, on ne peut déterminer avec certitude la direction du mouvement de ce stimulus. Plusieurs directions étant en mesure de produire une même perception de mouvement.

2.1 Le modèle à deux niveaux

Le modèle classique de détection du mouvement est incapable de répondre à des stimuli complexes, ce qui a mené à l'idée qu'il pourrait y avoir plus d'un niveau d'analyse de l'information. Ainsi, en étudiant *l'aperture problem*, Adelson et Movshon (1982) ont développé un modèle à deux niveaux. Ce modèle étant basé sur les résultats qu'ils avaient obtenus avec un stimulus de plaids, spécifiquement développé pour étudier *l'aperture problem*.

2.1.1 L'aperture problem

L'aperture problem survient quand on est confronté à une situation telle que celle représentée à la Figure 2A. La plage de stimulation nous permet de visionner qu'une petite partie du réseau de barres dont le contraste est modulé de façon sinusoïdale (dorénavant réseaux). Cette vue restreinte du stimulus fait en sorte qu'il est alors impossible de percevoir une direction (représentée par la flèche du milieu à la Figure 2A) autre que celle orthogonale à l'orientation. Ceci est vraie puisque'un réseau ne varie physiquement que dans une seule dimension, soit orthogonale à l'orientation du réseau. Ainsi, tout mouvement parallèle à l'orientation du réseau n'a aucun effet sur la distribution physique de l'énergie du stimulus, donc aucun mouvement ne sera perçu. Tout mouvement dans une autre direction sera perçu comme un mouvement orthogonal à l'orientation.

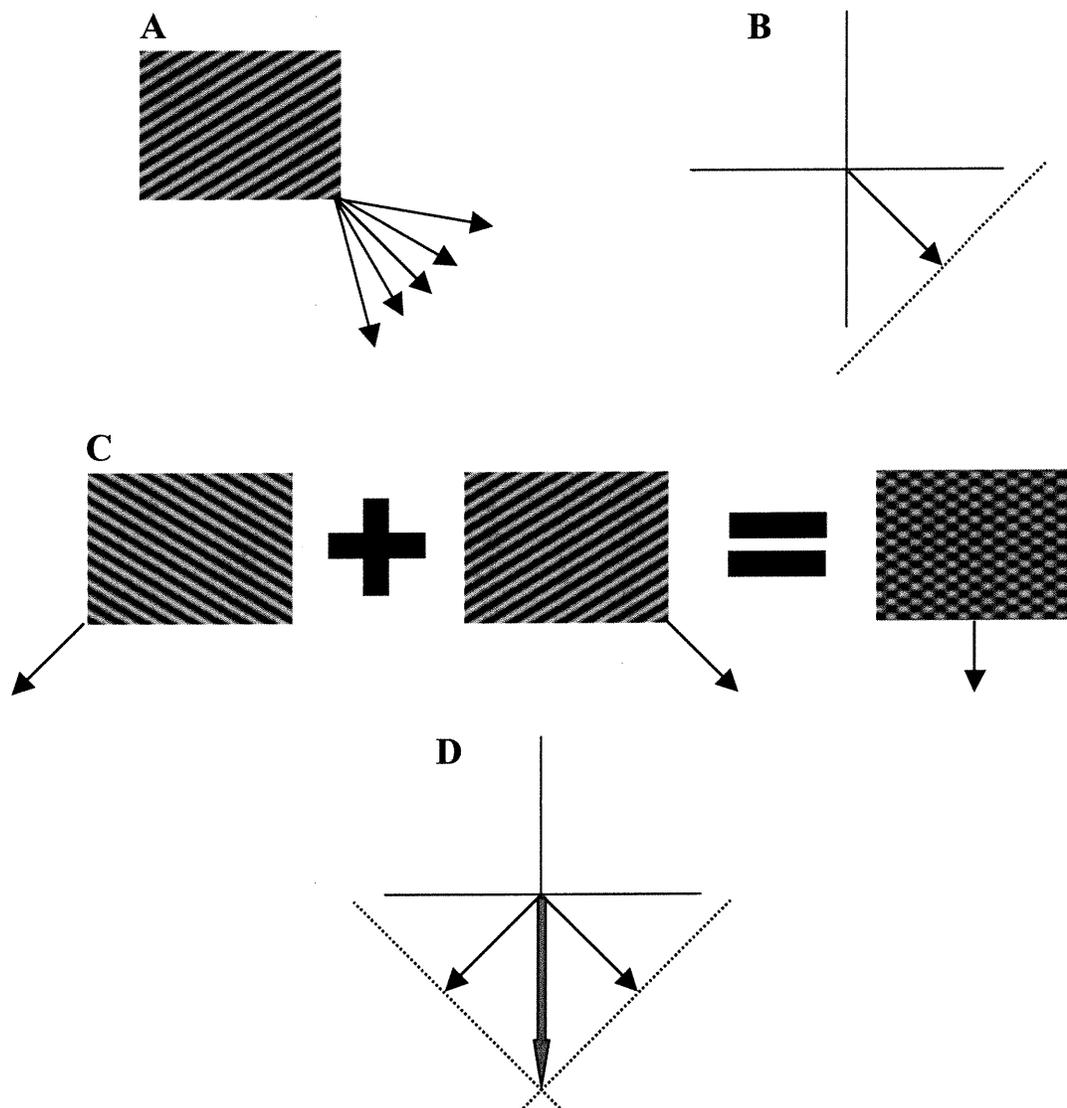


Figure 2 : A) Chaque vecteur représente la direction et la vitesse du réseau qui serait en mesure de créer la perception du déplacement illustré par le vecteur à la partie B. B) La ligne diagonale pointillée représente tout les points où les vecteurs à la partie A se termine. Alors que le vecteur représente la direction perçu. C) L'ajout d'un deuxième stimulus crée un plaid, cette nouvelle plage a une direction qui lui est propre. La direction de chacun des stimuli est représenté par les vecteurs. D) Les lignes diagonales pointillées sont identique à la partie A. Il y a un seul point d'intersection entre les deux diagonales pointillées. Le vecteur représenté par la flèche pleine grise indique la direction perçu du plaid, soit une direction intermédiaire à la direction des deux composantes. Adapté de Adelson et Movshon (1982).

Examinons un exemple concret; les vecteurs près du stimulus à la Figure 2A représentent des directions et des vitesses (la longueur du vecteur) choisies au hasard parmi une infinité de possibilités. Chaque vecteur dans la figure représente ainsi une direction et la longueur de la flèche représente la vitesse auquel le réseau se déplace. Le point terminal de chacun de ces vecteurs est représenté par la ligne diagonale pointillée à la Figure 2B. Dû au *aperture problem*, chacune des possibilités de mouvement, dont le vecteur se termine sur cette ligne diagonale, donnerait lieu à une perception de mouvement orthogonal à l'orientation du réseau, ce qui concorde avec l'unique vecteur de la Figure 2B.

2.1.2 Les plaids

Afin de mieux étudier ce problème (*aperture problem*) et surtout pour comprendre comment le cerveau fait pour le résoudre, Adelson et Movshon (1982) ont utilisé un stimulus appelé de plaids. Un plaids est un stimulus qui est composé de la superposition de deux réseaux (Figure 2C). Ces réseaux diffèrent uniquement quant à leur direction. La direction perçue du plaids par un observateur humain en est une qui est intermédiaire à la direction des deux réseaux qui composent le plaids. Cette direction intermédiaire est représentée par la flèche en dessous du stimulus de plaids. Donc, c'est un nouveau patron qui se crée à partir des deux réseaux qui le composent.

L'intérêt de ce stimulus est fort simple. Un mécanisme d'intégration du mouvement qui est limité par *l'aperture problem* ne détectera que la direction de chacune des composantes. Un mécanisme qui n'est pas restreint par ce problème sera en mesure de percevoir la direction du nouveau patron généré par le plaids. Hors deux types de réponses sont possibles, que ce soit au niveau comportemental ou neuronal.

2.1.3 Le modèle à deux niveaux de Adelson et Movshon

Cette dichotomie entre les types de perceptions ou de réponses neuronales possibles à mener à une explication qui se base sur la présence d'un mécanisme à deux niveaux lors d'analyses de mouvements complexes (Adelson et Movshon, 1982; Movshon et al., 1986). Ce modèle propose que l'analyse du mouvement se divise en une première étape, similaire à celui de Derrington et Badcock (1985) (voir section 2). Ce stade du modèle peut uniquement détecter un mouvement simple et est restreint par *l'aperture problem*. Il est possible de dire que ce niveau réduit un stimulus complexe à plusieurs éléments de bases pour ensuite intégrer l'information à un stade ultérieur. Si l'on prend le cas d'un plaid par exemple, le premier niveau détecterait la direction de chacun des deux réseaux (voir les flèches des composantes à la Figure 2C). En réalité, ce niveau détecterait plutôt l'orientation, de par les contraintes du *aperture problem* présentées ci-haut. Donc, avec le stimulus du plaid, ce premier niveau serait sensible à la direction de chacune des composantes mais non pas à la nouvelle direction du patron du plaid.

Ce n'est que la deuxième étape qui est en mesure de coder pour des stimuli plus complexes, en utilisant l'information qui provient du premier niveau. Pour continuer avec notre exemple de plaid, ce deuxième niveau donne lieu à la perception de la nouvelle direction créée par un plaid. Cette perception est accomplie en utilisant l'information unidimensionnelle qui provient de la première étape. Rappelons que ce qui ressort de la première étape est une possibilité infinie de directions et de vitesses (représentée par la ligne diagonale à la Figure 2B) qui créent la perception du mouvement représenté par le vecteur à la Figure 2B.

Dans le cas d'un plaid, puisqu'on superpose deux réseaux il y a également superposition de la sortie de deux canaux du premier niveau, chacun de ces canaux étant sélectifs à une direction préférée. Cependant, comme nous venons de le voir il y a une possibilité infinie de directions et de vitesses qui mènent à la perception d'une direction. Si l'on trace cette ligne pour chacun des canaux du premier niveau excité par les réseaux d'un plaid, on obtient un seul point où les lignes se croisent (Figure 2D). Dans cette figure, le vecteur qui relie l'origine et l'intersection des deux diagonales coïncide parfaitement à la direction rapportée par un observateur lorsque celui-ci perçoit un plaid de façon cohérente. Ainsi, le deuxième niveau du modèle est en mesure d'extraire une information de deux dimensions pour éliminer l'ambiguïté quant à la direction et à la vitesse de chacune des composantes du plaid.

Plusieurs études ont su démontrées avec des méthodes psychophysiques et électrophysiologiques qu'il est probable que deux niveaux d'analyses soient réellement impliqués dans la perception du mouvement complexe (Movshon et al., 1986; Movshon et Newsome, 1996; Newsome et al., 1990; Newsome et al., 1986; Nowlan et Sejnowski, 1995; Scannell et al., 1996; Vaina et Cowey, 1996; Welch, 1989). Ainsi, il semble probable que les mécanismes responsables de l'analyse de mouvements complexes, tels que les plaids, reposent sur au moins deux niveaux d'analyse dont le deuxième intègre de l'information préalablement traitée par le premier niveau.

2.2 Un modèle alternatif à deux niveaux

Le modèle de Adelson et Movshon (1982) pose un problème sérieux puisque sa capacité d'expliquer la sélectivité à la direction est dépendante sur un niveau qui est sélectif

à l'orientation. Hors, que se passe t-il lorsque le système visuel est confronté à des stimuli qui ne contiennent aucune information orientée? Un autre modèle propose un mécanisme à deux niveaux qui pourrait expliquer une sélectivité à la direction de stimuli non-orientés (Nowlan et Sejnowski, 1995). Ce modèle est d'autant plus intéressant puisqu'il divise le champ visuel avec un quadrillage, de façon analogue aux champs récepteurs du système visuel.

2.2.1 Le premier niveau du modèle

Au premier niveau d'analyse, il y a des colonnes qui forment un quadrillage. Chaque colonne couvre un espace restreint du champ visuel. La fonction de ces colonnes est d'extraire l'information concernant le déplacement d'énergie (numéro 2 à la Figure 3A) dans une partie spécifique du champ visuel. Il y a plusieurs quadrillages superposés, dont chacun est un filtre sélectif à des fréquences spatiales et temporelles qui lui sont propres. Donc, une colonne renferment plusieurs unités fonctionnelles sélectives à des paramètres qui leurs sont particuliers. À l'intérieur d'une même colonne, le niveau de réponse qui en sort est constant, c'est plutôt la valeur relative qui provient de chacune des unités qui varie selon les paramètres du stimulus. L'information qui sort de ce niveau se résume donc à une représentation quadrillée du champ visuel, où chaque colonne du quadrillage comporte de l'information sur la direction, fréquence spatiale et temporelle dans l'espace du champ visuel représenté dans la colonne.

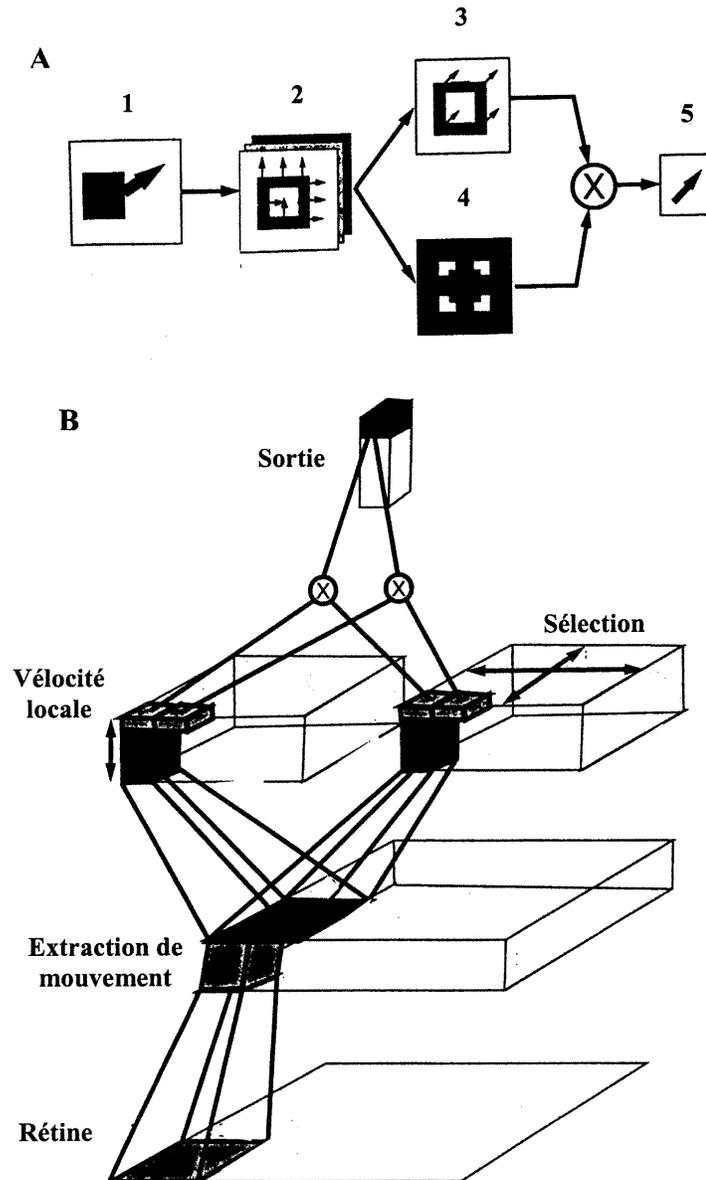


Figure 3 : Schématisation du modèle à deux niveaux proposée par Nowlan et Sejnowski (1995). **A)** Représentation du rôle de chacun des niveaux. Soit 1- l'entrée de l'information visuelle, 2- une analyse de toute l'énergie de mouvement dans un espace, 3- le calcul d'un vecteur de direction et vitesse, 4- la sélection d'un poids pour l'importance relative des vecteurs calculés et enfin 5- la sortie où a lieu l'intégration de l'information des vecteurs et du mécanisme de sélection. **B)** Le schéma illustre bien que le nombre de colonnes dans la matrice diminue lorsqu'on monte dans le modèle. Ceci est dû à l'intégration spatiale des signaux du niveau précédent. Adapté de Nowlan et Sejnowski (1995).

2.2.2 Le deuxième niveau

L'information passe ensuite au deuxième niveau, qui lui comporte deux éléments distincts (Figure 3A; éléments 3 et 4). Premièrement, examinons les caractéristiques en commun de ces deux éléments. Tout comme au premier niveau, la réponse qui sort d'une colonne de filtre est constante, c'est plutôt la contribution relative de chaque unité fonctionnelle à l'intérieur d'une colonne qui varie. La valeur relative de chaque unité fonctionnelle étant établi en fonction de la similarité des paramètres du stimulus et du filtre. Ce qui change du premier au deuxième niveau, c'est l'étendue de chacune des colonnes. L'aire que couvre celle-ci est augmentée puisqu'il y a une intégration spatiale des colonnes du premier niveau, tout comme pour les champs récepteurs du système visuel.

2.2.2.1 Le premier élément : vitesse locale

Il faut alors distinguer les deux éléments de ce deuxième niveau du modèle. Pour ce qui est du premier élément, il y a intégration spatiale de l'information concernant l'énergie de mouvement du premier niveau (numéro 3 à la Figure 3A). Ceci permet une sélectivité pour la direction et la vitesse du stimulus dans la partie du champ visuel que représente la colonne. On peut ainsi dire que ceci est un mécanisme de vitesse locale, dans la mesure où chaque colonne couvre un espace restreint du champ visuel tout en codant pour les déplacements à l'intérieur de cet espace.

2.2.2.2 Le deuxième élément : sélection

L'autre élément du deuxième niveau n'extrait pas d'information qui concerne directement le mouvement. C'est plutôt une analyse des entrées en provenance du premier niveau (numéro 4 à la Figure 3A). Cette analyse sert à déterminer si tous les signaux de mouvements intégrés à l'intérieur d'une même colonne sont concordants ou pas. Plus l'information est concordante, plus il est probable que celle-ci soit fiable et que le mouvement concerne un seul objet. Par conséquent, la valeur attribuée à une colonne est augmentée. De plus, une colonne se verra attribuée plus d'importance si l'information qu'elle code se distingue des colonnes qui l'entourent. Puisqu'il y a l'attribution d'une valeur selon la présence ou l'absence d'information saillante, on peut dire que ceci est un mécanisme de sélection.

2.2.3 La sortie du modèle

Il est alors possible d'utiliser les valeurs obtenues du mécanisme de sélection pour biaiser l'importance attribuée à la sortie des colonnes de positions équivalentes dans le mécanisme de vitesse locale, puisque le mécanisme de sélection fonctionne également avec un quadrillé de colonnes. On peut ainsi dire que ceci est un processus d'intégration des deux éléments, dans la mesure où le mécanisme sélectionne quelles colonnes du mécanisme de vitesse locale contribueront le plus au prochain stade d'analyse selon la valeur des colonnes du mécanisme de sélection. Le prochain stade, la sortie (numéro 5 à la Figure 3A), n'a qu'à intégrer la sortie de ces deux mécanismes afin d'être en mesure de coder la direction de mouvement complexe.

2.2.4 Le modèle et le mouvement complexe?

Comment le modèle proposé pourrait-il coder la direction de mouvement complexe? Continuons avec notre exemple de stimulus complexe, les plaids. Tel que déjà indiqué, c'est l'information qui provient à la fois du mécanisme de vélocité locale et de sélection qui mène à une sortie d'information qui est en mesure de coder le mouvement complexe. Grâce au mécanisme de sélection, les colonnes où la concordance du mouvement est incertaine seront moins importantes dans le résultat final, alors que les colonnes où l'information est plus certaine auront une importance accrue. Rappelons que l'importance attribuée à une colonne dépend entre autre jusqu'à quel point celle-ci se distingue des colonnes qui l'entourent. La colonne où se trouve une intersection créée par le plaids diffère grandement quant à la direction par rapport aux colonnes environnantes. Par conséquent, le mécanisme de sélection attribue une valeur élevée à cette colonne puisque celle-ci est saillante. Les autres colonnes étant toutes stimulées de la même façon, aucune n'a pas une valeur relative supérieure aux autres. L'intégration de l'information du mécanisme de vélocité locale et de sélection crée donc une sortie plus importante de la part des colonnes qui codent pour la direction du patron d'un plaids, versus celles qui codent pour la direction des composantes du plaids. Ce qui mène ainsi à une perception du mouvement cohérent d'un plaids.

2.2.5 Les implications du modèle

Si l'on suit la logique du modèle de Nowlan et Sejnowski (1995), celui-ci propose qu'il devrait y avoir une aire qui répond uniquement à la direction des composantes d'un plaids, soit l'équivalent du premier niveau du modèle. Il devrait également y avoir une aire capable d'intégrer le mouvement complexe, telle que la direction du patron d'un plaids, soit

la sortie de leur modèle. Cependant, à l'encontre du modèle de Movshon et Adelson (1982) et Movshon et al. (1986), il devrait y avoir une aire dans laquelle on retrouve une distribution des deux types de cellules. En effet, l'équivalent neuronal du mécanisme de vélocité locale devrait être sélectif au mouvement des composantes d'un plaids, alors que l'équivalent neuronal du mécanisme de sélection devrait être sélectif à la nouvelle direction du plaids. Des neurones avec ces deux types de réponses devraient être présents dans une même aire corticale.

3. Les aires corticales associées au mouvement

Dans la présente étude, le modèle animal utilisé est le chat. Dans ce modèle, les aires du sulcus suprasylvien latéral ont souvent été associées à l'analyse du mouvement de par les propriétés physiologiques de leurs neurones. Une multitude de stimuli qui simule soit la locomotion ou bien le déplacement d'objets dans l'environnement sont en mesure d'évoquer une réponse neuronale lors d'enregistrements extracellulaires dans les aires du sulcus suprasylvien latéral (Voir entre autre : Merabet et al., 2000; Brosseau-Lachaine et al., 2001).

3.1 La nomenclature et les frontières

La région corticale du sulcus suprasylvien latéral a été divisée en six sous-régions (Figure 4a) selon les travaux électrophysiologiques de Palmer et al. (1978). Les régions ont été nommées les aires antéromédiane (AMLS), postéromédiane (PMLS), postérolatérale (PLLS), antérolatérale (ALLS), ventrolatérale (VLS) et dorsolatérale (DLS) du sulcus suprasylvien latéral. Ces derniers s'étaient fier à la rétinotopie des champs récepteurs pour

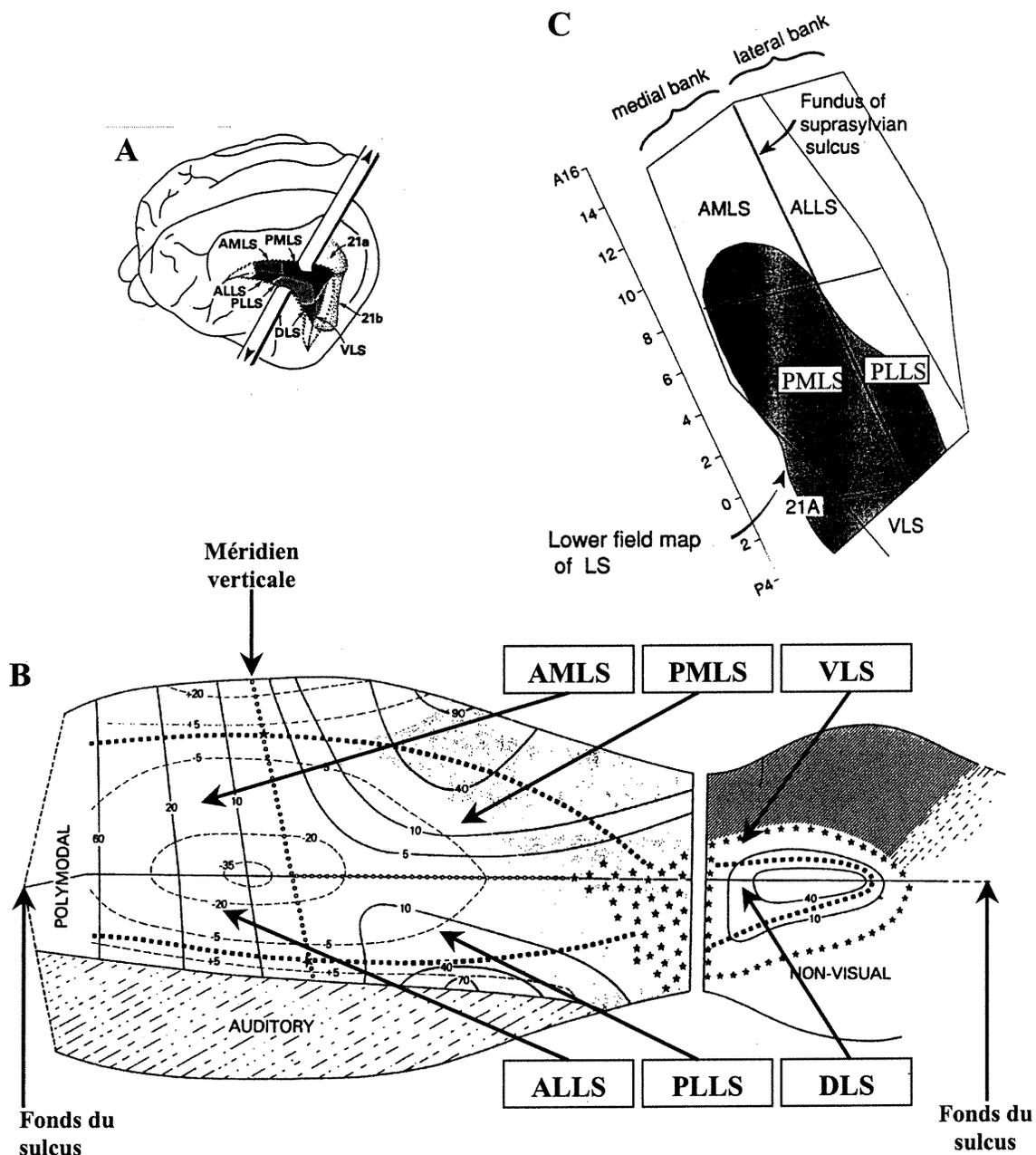


Figure 5 : **A)** L'emplacement des six aires corticales près du sulcus suprasylvien latéral tel que délimité par Palmer, Rosenquist et Tusa (1978). Les gyri sont écartés de façon à mieux voir dans le fonds du sulcus. **B)** L'organisation rétinotopique des six aires suprasylviennes selon Palmer et al. (1978) qui a mener au limites illustrées à la partie A. La représentation du méridien verticale marque la limite entre la partie antérieur et postérieur du sulcus suprasylvien latéral. Le fonds du sulcus marque la limite entre le côté médian et latéral du sulcus suprasylvien latéral. **C)** La partie ombragé représente l'étendue de la région de Clare-Bishop (Sherk, 1986), superposée sur les frontières présentées à la partie B. Il est clair que l'aire de Clare-Bishop couvre non seulement le PMLS, mais également une partie de l'AMLS, le PLLS et 21A. **A)** Adapté de Symonds, Rosenquist, Edwards et Tusa (1981). **B)** Adapté de Palmer, Rosenquist et Tusa (1978). **C)** Adapté de Sherk et Mulligan (1993).

établir les limites de ces aires (Fig. 4b). De plus, les frontières entre ces aires correspondaient bien avec ceux établies selon la myéloarchitecture du cortex suprasylvien latéral (Sanides et Hoffmann, 1967). La mieux étudiée de ces aires, au niveau électrophysiologique et anatomique est le PMLS. Parmi les études sur le PMLS, certains ont remis en question la classification originale de Palmer et al. (1978).

Dans le cadre de cette étude, le débat le plus important sévit autour de la limite entre le PMLS et son voisin antérieur l'AMLS. La première remise en question sérieuse des frontières entre ces deux régions se basait sur une étude des connexions corticocorticales et corticothalamiques (Sherk, 1986), malgré que plusieurs études subséquentes sont arrivées à des conclusions similaires (Sherk, 1988; Grant et Shipp, 1991; Shipp et Grant, 1991; Sherk et Mulligan, 1993). Selon les résultats de ces études, la frontière entre l'AMLS et le PMLS, serait plus rostrale que celle rapportée par Palmer et al. (1978). Selon Sherk (1986) le PMLS correspondrait plutôt à l'aire de Clare-Bishop. C'est donc dire que la position précise de la frontière entre ces aires est incertaine. Compte tenu de l'absence de frontière généralement accepté, pour les fins de cette étude nous utiliserons la nomenclature et les limites établies par Palmer et al. (1978).

4. Connectivité de l'AMLS

L'un des intérêts de la présente étude réside dans le fait que très peu de choses sont connu à propos de la physiologie des neurones de l'AMLS. En fait, quelques études seulement se sont consacrées à cette aire. Il devient alors nécessaire de bien décrire les connexions neuroanatomiques qu'entretient l'AMLS avec le cortex et le thalamus afin de

mieux comprendre le rôle de l'AMLS et ainsi prédire les réponses physiologiques des neurones de cette aire.

4.1 Connexions thalamiques

4.1.1 Connexions thalamiques visuelles

L'AMLS reçoit des projections dès le CGLd qui sont de moyennes à faibles intensités (Updyke, 1981; Norita et al., 1996). Les projections proviennent uniquement de la couche C du CGLd, soit la couche parvocellulaire. Cependant, il est important de noter que certains auteurs n'ont pas observés de connexions entre le CGLd et l'AMLS (Raczkowski et Rosenquist, 1983; Tong et al., 1982). Ainsi, la projection du CGLd vers l'AMLS semble être faible.

À part le CGLd, d'autres noyaux thalamiques visuels projettent également vers l'AMLS. Il y a une forte contribution de la partie ventrale du corps genouillé latéral (Updyke, 1981). Il a déjà été suggéré que ce noyau pourrait être impliqué dans l'inhibition de mouvement oculaire de part ses connexions avec le collicule supérieur (Noseworthy et Partlow, 1992). Il y a également une projection peu importante à partir du noyau interlaminaire médian (MIN) (Norita et al., 1996; Tong et al., 1982; Updyke, 1981).

Il y a des évidences qui démontrent que l'AMLS reçoit également des projections à partir du complexe LP-pulvinar. Pour ce qui est du noyau du pulvinar, toutes les études sur le sujet ont trouvées une connexion avec l'AMLS (Tong et al., 1982; Norita et al., 1996; Updyke, 1981) à l'exception d'une seule (Raczkowski et Rosenquist, 1983). De plus, les

travaux de Updyke ont démontrés que les projections vers l'AMLS proviennent des parties du pulvinar qui représentent le champ visuel inférieur, alors que l'AMLS représente le champ visuel autour du méridien horizontal surtout dans la partie inférieure (Djavadian et Harutunian-Kozak, 1983; Fabre et Buser, 1970; Palmer et al., 1978). Une projection plus importante provient du LPI et sa présence est unanime (Norita et al., 1996; Raczkowski et Rosenquist, 1983; Tong et al., 1982; Updyke, 1981). Ces projections se terminent à la couche IV de l'AMLS (Symonds et al., 1981), et sont issues de la partie du LPI qui représente le champ visuel inférieur (Updyke, 1981). L'importance de la projection à partir du LPm est moins claire puisque le marquage qui en résulte est plutôt variable (Norita et al., 1996; Raczkowski et Rosenquist, 1983; Symonds et al., 1981; Tong et al., 1982; Updyke, 1981). Tout comme le LPI, le LPm projette également vers la couche IV de l'AMLS (Symonds et al., 1981). Donc, les noyaux du complexe LP-pulvinar interagissent tous avec l'AMLS, les projections étant réciproques.

4.1.2 Connexions thalamiques non-visuelles

L'AMLS entretient des connexions avec le thalamus non-visuel. La connexion entre les noyaux interlaminaires, surtout le noyau centro-latéral (CL), et l'AMLS est très dense (Tong et al., 1982; Updyke, 1981). Le CL agit comme relais entre la moelle épinière, le cortex moteur, le cortex somatosensoriel (Itoh et Mizuno, 1977; Jones et Burton, 1974) et reçoit des projections à partir du collicule supérieur (Graham et Berman, 1981). Il y a aussi des afférentes de l'AMLS qui proviennent du groupe de noyaux postérieurs (Tong et al., 1982; Updyke, 1981), ceux-ci reçoivent leurs entrées principales à partir des voies auditives et somatosensorielles (Jones et Burton, 1974; Kawamura et Naito, 1980).

4.2 Connexions corticales

Tout comme pour le CGLd, l'importance de la projection de l'aire visuelle primaire est incertaine. Certains auteurs notent une faible projection vers l'AMLS (Norita et al., 1996; Symonds et Rosenquist, 1984a; Symonds et Rosenquist, 1984b) dont l'origine serait dans les couches supragranulaires. Cependant, l'existence de cette connexion ne fait pas l'unanimité (Grant et Shipp, 1991; Sherk, 1986). Donc, si présentes, l'AMLS semble avoir de faibles connexions avec l'aire visuelle primaire.

Pour ce qui est des aires au delà de l'aire visuelle primaire, l'AMLS reçoit des projections à partir des aires 18 et 19. Ces projections ont été décrites comme étant fortes (Norita et al., 1996; Symonds et Rosenquist, 1984a; Symonds et Rosenquist, 1984b) alors que d'autres les ont décrites comme inexistantes (Sherk, 1986). Il y aurait aussi des projections des aires 21a et 20b (Norita et al., 1996; Symonds et Rosenquist 1984a) dont l'importance est incertaine. L'AMLS reçoit également des projections de l'aire visuelle spléniale et du gyrus antérolatéral (Symonds et Rosenquist, 1984b).

En ce qui concerne directement l'analyse du mouvement, l'AMLS reçoit des projections de plusieurs aires qui ont été étudiées de façon électrophysiologique. Dans un premier temps, il est clair qu'il y a une importante projection des couches II et III du PMLS vers l'AMLS (Symonds et Rosenquist, 1984a), alors que les projections de l'AMLS vers le PMLS ont leurs origines dans la couche V et VI.

L'AMLS établirait des connexions avec l'aire visuelle du sulcus ectosylvien antérieur (AEV) selon les résultats de plusieurs études (Mucke et al., 1982; Norita et al.,

1986; Norita et al., 1996; Reinoso-Suárez et Roda, 1985), malgré que l'ampleur de ces connexions ne soit pas nécessairement très importante. Bien qu'indirectes, d'autres études portent également à croire qu'il y a une connexion entre l'AMLS et l'AEV. L'on sait que les projections du côté médian du sulcus suprasylvien latéral (surtout le PMLS et la partie postérieure de l'AMLS) ont leurs origines dans les couches II et III (Miceli et al., 1985) et cette tendance serait surtout présente dans la partie antérieure (Olson et Graybiel, 1987). Alors que les projections afférentes de l'AMLS proviennent des couches V et VI de l'AEV (Miceli et al., 1985) et se terminent dans la couche I de l'AMLS (Olson et Graybiel, 1987).

5. Propriétés physiologiques des neurones de l'AMLS

5.1 Propriétés physiologiques visuelles

L'intérêt premier de cette étude est surtout lié au fait que très peu d'études ont portées sur les propriétés électrophysiologiques visuelles des neurones de l'AMLS. Historiquement, Dow et Dubner (1971) ont été les premiers à démontrer que les neurones de l'AMLS sont sélectifs à des stimuli lumineux. Ces mêmes auteurs ont aussi décrits que les neurones étaient surtout sensibles à des déplacements rapides de la cible visuelle. Ils ont également étudié l'effet d'une ablation des collicules supérieurs et de l'aire visuelle primaire sur les réponses neuronales de l'AMLS. L'ablation des collicules supérieurs a causé une réduction du niveau de décharge des cellules, mais sans plus, alors que l'effet d'une lésion de l'aire visuelle primaire était l'élimination de toutes réponses visuelles.

Par la suite, il a été démontré que les neurones de l'AMLS sont sélectifs à des stimuli dont le mouvement est défini par la disparité rétinienne (Toyama et al., 1990).

D'ailleurs, certains neurones dans l'AMLS répondraient mieux à un mouvement en profondeur qu'à une stimulation fronto-parallèle. De plus, pour une grande proportion de la population, il y aurait une préférence pour des stimuli qui sont proches et qui s'éloignent de l'animal.

5.2 Propriétés physiologiques non-visuelles

D'autres auteurs ont su démontrer l'interaction de plusieurs modalités dans l'AMLS. Par exemple, Joseph et Giroud (1986) ont observé des cellules qui modulaient leur niveau d'activité lors de saccade, de mouvement de vergence, de tâche de fixation, de stimulation vestibulaire et à la présentation de stimuli visuels en mouvement. D'autres études ont également observées des réponses auditives (Toldi et Fehér, 1984), somatosensorielles (Dubner, 1966) et qu'il y a des réponses bimodales (Yaka et al., 2002). Il a également été démontré qu'une lésion de la partie antérieure du sulcus suprasylvien latéral réduit l'efficacité des chats lors d'une tâche visuomotrice (Fabre et Buser, 1981), cependant cet effet était transitoire. Ainsi, une sélectivité à des stimuli de plusieurs modalités est présente parmi les neurones de l'AMLS.

6. Buts de l'étude

Jusqu'à présent très peu d'études se sont attardées aux propriétés physiologiques de l'AMLS. Dans le contexte du rôle des aires extrastriées dans les fonctions visuelles du chat, il est impératif de déterminer quelles sont les propriétés des champs récepteurs des neurones de l'AMLS et en particulier leur sensibilité au mouvement. Ces propriétés

permettront de comparer l'AMLS avec d'autres aires visuelles impliquées dans l'analyse du mouvement, notamment le PMLS, l'AEV et le complexe LP-Pulvinar.

De par ses multiples connexions neuroanatomiques avec des aires qui codent le mouvement, il est fort possible que l'AMLS puisse coder la direction de stimuli complexes tels que le flux optique et des patrons de points aléatoires (RDKs) à qui on impose un mouvement complexe. De plus, il est possible qu'une proportion des neurones dans l'AMLS soient en mesure de coder la nouvelle direction du patron créée par un plaid. Déterminer si les neurones de l'AMLS sont capables de coder des mouvements complexes permettra de confirmer de façon électrophysiologique la position hiérarchique de l'AMLS suggéré par les données neuroanatomiques.

ARTICLE

Functional differences in response properties along the
medial bank of the lateral suprasylvian cortex.

B. G. Ouellette^{1,2}, K. Minville¹, J. Faubert¹, C. Casanova^{1,3}

¹ École d'optométrie, Université de Montréal

² Département de Psychologie, Université de Montréal

³ Corresponding author

Corresponding author address;
Christian Casanova
École d'optométrie
Université de Montréal
3744 Jean-Brillant
H3T 1P1
Tel : 514-343-2407
Fax : 514-343-2382
e-mail : christian.casanova@umontreal.ca

INTRODUCTION

Locomotion and the displacement of objects within the environment creates complex visual motion cues, such movements must be properly analysed by the brain so that the organism may appropriately act upon its environment. In the cat the cortical regions surrounding the lateral suprasylvian cortex have received much attention and have been associated with motion processing. Among these regions, the posterior medial lateral suprasylvian (PMLS) cortex is by far the most extensively studied of the six suprasylvian regions originally established by Palmer et al. (1978). It has been demonstrated that neurons in PMLS cortex are direction selective to oriented stimuli (Spear and Baumann, 1975; Camarda and Rizzolatti, 1976; Di Stefano et al., 1985; Morrone et al., 1986), as well as non-oriented stimuli such as moving texture patterns (Merabet et al., 2000) and simple motion random dot kinematograms (RDKs) (Villeneuve and Casanova, 2001). More importantly, these same neurons have been shown to be direction selective for more complex forms of motion, such as optic flow stimuli (Kim et al., 1997; Mulligan et al., 1997; Sherk et al., 1997; Brosseau-Lachaine et al., 2001) and complex motion RDKs (Villeneuve and Casanova, 2001).

Unfortunately, the visual response properties of neurons in the five other areas surrounding the suprasylvian sulcus have not been as extensively studied. The anterior medial lateral suprasylvian sulcus (AMLS) appears as an interesting candidate for electrophysiological investigation based on its neuroanatomical connectivity patterns. Neurons in AMLS cortex receive projections from a number of other visual areas, cortical and sub-cortical, known to be involved in complex motion processing. The AMLS cortex receives reciprocal cortical projections from its posterior neighbour PMLS (Symonds and

Rosenquist, 1984a, b; Norita et al., 1996) and the anterior ectosylvian visual (AEV) area (Reinoso-Suárez and Roda, 1985; Norita, et al. 1986; Olson and Graybiel, 1987; Norita et al., 1996; but see Symonds and Rosenquist, 1984a). Connections are also known to exist with the three nuclei of the lateral-posterior pulvinar complex (LP-Pulvinar) (Symonds et al., 1981; Updyke, 1981; Tong et al., 1982; Raczkowski and Rosenquist, 1983; Norita et al., 1996).

Few electrophysiological investigations have been performed in AMLS cortex. A part from the seminal work of Palmer et al. (1978), only three other studies pertaining to visual response properties of AMLS neurons have been performed. The first demonstrated direction sensitivity among AMLS neurons (Dow and Dubner, 1971), while a second study demonstrated a selectivity to looming cues evoked by retinal disparity (Toyama et al., 1990). Finally, a third study has demonstrated that there are bimodal cells in AMLS cortex (Yaka et al., 2002).

Non-visual response properties have not received much more attention. Cells in AMLS cortex are known to respond to auditory, somatosensory, oculomotor, and vestibular stimuli (Dubner, 1966; Dow and Dubner, 1971; Toldi and Fehér, 1984; Joseph and Giroud, 1986), as well as playing a role in visuomotor guidance (Fabre and Buser, 1981). Neurons with such multimodal response characteristics are not generally found within primary sensory areas, rather, they are usually present in higher order associative areas. Hence, based on the connectivity patterns of AMLS cortex with other high order visual areas and the multimodal response patterns of its neurons, it is quite probable that AMLS cortex is capable of coding for complex stimuli, namely complex visual motion cues.

Due to the poorly studied nature of AMLS cortex, its functional role within the visual system is essentially unknown. Because of this general lack of knowledge, basic receptive field properties were studied in order to compare AMLS cortex with other visual areas on a functional level. Direction selectivity of AMLS neurons to complex motion stimuli was studied to determine if AMLS cortex is capable of high order motion processing. The knowledge of response properties of AMLS neurons will thus lead to a better understanding of their role in visual processing and help to determine the hierarchical position of the AMLS cortex within the visual pathways of the cat.

METHODS

Animal preparation.

All procedures were in accordance with the guidelines set out by the Canadian Council for the Protection of Animals. Eighteen normal adult cats (27 hemispheres) weighing between 2.5 and 4.5 kg were used. Animals were pre-anaesthetized with acepromazine (1mg/kg body weight) and atropine (0.1mg/kg body weight). General anaesthesia was induced via a mask with a gaseous mixture of two to five percent anaesthetic (Isoflurane) along with N₂O/O₂ (50/50%). A local anaesthetic (Lidocaine Hydrochloride 2%) was applied to incision and pressure points. A tracheotomy and cannulation of the cephalic vein were performed before transferring the animal to the stereotaxic apparatus. Cannulation allowed for the paralysis of the animal with gallamine triethiodide (10mg/kg/hr) delivered in lactated ringers solution. The animal was then artificially ventilated with N₂O/O₂ (70/30%) and halothane (0.5-1%). The core temperature was monitored and maintained at ± 37.5 C°. Electrocardiogram and electroencephalogram were continuously monitored. Pupils were dilated and nictitating membranes retracted with

atropine and phenylephrine hydrochloride (2.5%) respectively. The eyes were then protected with contact lenses with the appropriate refractive power. Craniotomies were performed bilaterally at Horsley-Clark coordinates AP: +8 to +14 and ML: 11 to 16, the dura was then reflected. Varnished tungsten microelectrodes (A&M Systems) were placed at a medial to lateral angle of $\pm 40^\circ$. The cortex was covered with warm agar and melted wax in order to create a sealed chamber.

Visual stimulation.

Stimulus generation. Receptive fields were mapped by hand using an ophthalmoscope on a tangent screen covering $80^\circ \times 107^\circ$ of visual angle. Visual stimuli were generated with two separate visual stimulation systems. In the first system, stimuli were generated by the software package Visual Stimulation (hereafter VS)(Cambridge Electronic Design), and stimuli were presented on a CRT display (data check 5117, mean luminance 14cd/m^2) placed 57cm in front of the animal. The stimuli of the second system were generated by a Macintosh G3 computer using Vpixmap 1.5 and back projected onto a tangent screen (for details see Dumbrava et al., 2001) equally placed 57cm in front of the animal. The screen, Da-Lite, consist of a special coat applied to an acrylic substrate (Da-Plex) which permits a uniform distribution of light projected onto the screen. Stimuli were displayed at a frame rate of 67Hz and had a mean luminance of 25cd/m^2 .

Basic receptive field properties.

Basic receptive field properties, such as receptive field size and binocular dominance were first assessed. Thereafter, preferred direction, spatial and temporal frequencies were established by presenting drifting sinusoidal gratings with both stimulation systems. A subgroup of the sample of cells was tested with both stimulation

systems. The preferred direction for sinewave gratings observed with each system always corresponded perfectly. Our experimental setup did not allow the VS system to display spatial frequencies that were low enough to be compared with those on the Vpixx system. The Vpixx system was thus set to the same range of spatial frequencies as VS to verify the compatibility of the two systems. Among the 9 neurons tested for spatial frequency with both systems, only two neurons did not have an identical spatial frequency with both systems. The optimal spatial frequency for these two neurons varied by only one step size between both systems. Hence, the difference observed is probably attributable to the variability of the neuronal response. Temporal frequencies obtained with the VS system could not be properly analyzed since reliable values cannot be obtained with the VS system due to an inherent limitation of the system. The VS system was used to generate drifting sinewave gratings, plaid patterns and Julesz type texture patterns. The Vpixx system was employed to generate drifting sinewave gratings, plaid patterns, simple and complex RDKs, and optic flow patterns.

Plaid stimuli.

Optimal spatial and temporal frequencies obtained for sinewave gratings were used to create the plaid patterns. Analysis of neuronal responses to plaid patterns was carried out according to the method of Movshon et al. (1986). A corrected version of the formula (Scannell et al., 1996) to calculate the partial correlation coefficients was used $R_c = (r_{cm} - r_{pm}r_{cmpm}) / [(1 - r_{pm}^2)(1 - r_{cmpm}^2)]^{1/2}$ and $R_p = (r_{pm} - r_{cm}r_{cmpm}) / [(1 - r_{cm}^2)(1 - r_{cmpm}^2)]^{1/2}$. Where r_{cm} and r_{pm} are the correlation coefficients between the actual neuronal response to the plaid pattern with the component motion and pattern motion predictions respectively (see Movshon et al., 1986). The value of r_{cmpm} is the correlation coefficient of the component motion and pattern motion predictions. The value of R_c is the partial correlation coefficient for the

component motion prediction and R_p is the partial correlation for pattern motion prediction. For a cell to be considered as component motion selective, the partial correlation coefficient R_c must be significantly different from zero as well as R_p . The opposite is equally true of a pattern selective cell. Cells which do not meet these two criteria cannot be unequivocally categorized and are thus identified as unclassified.

Random dot kinematogram (RDK).

RDKs were composed of white dots on a black background. Each dot covered 1° of visual field. The displays underwent one of two types of motion, either simple or complex. Simple motion consists of dots that appear for one frame. The dots then disappear for a second frame during which they are displaced a set distance and move in one particular direction. The dots then reappear during a third frame. The cycle then repeats itself until a dot exits the screen, at which time it is randomly repositioned on the screen. The simple RDK is best described as a continuous and coherent set of ϕ motions of the RDK pattern. The coherence of the simple RDK was set to 50% in order to be able to compare it to the complex RDK (see below).

The complex motion RDK is composed of dots which appear, they are also displaced a set distance and in a particular direction. However, any one dot appears only twice. That is to say that each dot only makes one jump in a specified direction, before the dot is randomly repositioned on the screen. This implies that on any single frame, 50% of the dots carry a signal whereas 50% are noise. The complex motion RDK is thus a series of single spatially isolated ϕ motions directed towards one common direction. Unlike a simple RDK, it is impossible to extract the overall direction of a complex RDK by simply following the trajectory of a single dot. Rather a spatio-temporal integration of many

isolated *phi* motions is required. This stimulus has been described in detail elsewhere (see Dumbrava et al., 2001).

Texture pattern.

Julesz type texture patterns were composed of randomly positioned noise. Each element of the pattern subtended 0.13° of visual angle. The pattern consisted of a 256 X 256 grid of elements that covered $28 \times 28^\circ$ of visual angle. These stimuli were only generated with the VS system in conjunction with a Picasso Image Synthesizer (Innisfree, Cambridge). The movement of the stimuli consisted of a translation of the entire texture pattern in a specific direction at a specified speed. Both the direction and speed that elicited an optimal response were assessed. This stimulus has previously been described in detail elsewhere (Merabet et al., 2000).

Optic flow.

The stimuli used here consisted of white trapezoids on a black background that followed a radial trajectory originating in the area centralis. Both speed and size gradients similar to those described by Gibson (1950) were present in these stimuli. The stimulus was designed to mimic the motion of an observer traveling through a tunnel. Trapezoids were displayed and continued to move until they went beyond the borders of the display field. The coherence of motion was set to 100%. The direction of motion was either in a forward or backward direction. As the aim of presenting this stimulus was to generally determine if AMLS neurons are selective to optic flow stimuli, all parameters were set to the optimal values obtained in neighboring PMLS cortex with the same stimulus (Brosseau-Lachaine, 2001). Parameters were varied in order to elicit a maximal response, however this was not

performed in a systematic fashion. For a complete description of how the stimuli were generated see Brosseau-Lachaine et al. (2001).

Histology.

Electrolytic lesions were made along all penetrations to allow a reconstruction of electrode tracks. At the end of the experiments, animals were sacrificed by intravenous administration of pentobarbital sodium (Euthanyl : 0.96mg/kg). Brains were cut in blocks in the stereotaxic apparatus and then removed and placed in buffered formalin (10%). Frozen serial sections of AMLS cortex were cut at a thickness of 40 μ m. Cresyl violet stain permitted the distinction of cortical layers. The exact position of electrode tracks was verified to be within AMLS cortex.

Data analysis.

Direction selectivity of neurons in AMLS cortex was quantitatively assessed by calculating a direction index. The direction index was calculated as;

$$DI = 1 - (\text{response in the non-preferred direction} / \text{response in the preferred direction})$$

Neurons with values above 0.5 were considered as direction selective, whereas cells below this value were not considered as such (Merabet et al., 2000). Further analysis was carried out on direction tuning curves. The bandwidth was calculated as the half-width at half-height of the tuning function. For drifting sinewave gratings the bandwidth for spatial frequency curves were calculated as follows;

$$\frac{1}{2} (\text{response to the optimal value} / \text{response to the low cut off}) +$$

$\frac{1}{2}$ (response to the high cut off/ response to the optimal value)

Bandwidths for temporal frequency curves could not be calculated as neuronal response amplitudes did not diminish at high frequencies. This is due to a neuronal response to the flicker produced at high temporal frequencies when using low spatial frequencies, such as those preferred by AMLS neurons (see results).

RESULTS

Basic receptive field properties.

A total of 144 visually responsive cells were recorded throughout the antero-posterior axis of AMLS cortex. Reliable receptive fields were mapped for 129 neurons. The receptive fields in AMLS cortex covered a large extent of the visual field. The average area covered by receptive fields was $354 \pm 276 \text{ deg}^2$ (Fig. 1a). A majority of receptive fields were situated within 20° of the centre of the visual field (Fig. 1b). Moreover, the largest proportion (76%) of receptive fields was situated in the lower segment of the visual field. This finding is not attributable to biased sampling along the antero-posterior axis. All parts of AMLS cortex were sampled equally, except at the extreme rostral and caudal limits. Neurons in these two segments (A: +8 to +9 and A: +13 to +14) represent less than 9% of the cells sampled. Visual response properties were not observed to vary along the antero-posterior axis.

Ocular dominance was tested among a subset of 30 visually responsive neurons. For most cells a visual response could be elicited from both eyes, although one eye was usually clearly predominant. Stimulation of the contralateral eye elicited a maximal

response among 43% of cells, 33% preferred ipsilateral stimulation and 23% showed binocular facilitation.

Sinewave gratings.

Examples of typical response curves for spatial frequency are presented in Figure 2A. A total of 57 visually responsive neurons were tested with the Vpixx system for spatial frequency selectivity. Among these neurons, 55 were broadly tuned to low values. A subset of 14% of all visually responsive neurons had a low pass response profile, while 2 neurons exhibited no clear preference for spatial frequency. The optimal spatial frequency was very low and ranged between 0.01 and 0.3 c/deg. The mean spatial frequency for the sample was 0.03 ± 0.02 c/deg (Fig. 2B). However, the majority of cells actually had an optimal spatial frequency that was below the mean value for the sample. Indeed, some cells had an optimal spatial frequency as low as .01 c/deg (Fig. 2A). The median (.02 c/deg) may actually be more representative of the sample, since the distribution is skewed to the left. Among those neurons with bandpass spatial frequency tuning, the mean bandwidth was 1.9 ± 0.5 octaves. This can be observed in the example given in Fig. 2A, where a number of different spatial frequencies elicit a response. Spatial frequencies tested with the VS system (Fig. 2C) showed a bias towards higher spatial frequencies relative to those tested with the Vpixx system (see methods).

Optimal temporal frequencies were accessed among 50 neurons. Typical temporal frequency response curves for two neurons are shown in (Fig. 3A). A segment of the sample did not exhibit a clear optimal temporal frequency (18%) and two neurons showed no preference at all. Those cells which were clearly selective for a temporal frequency were broadly tuned ($n = 39$). The mean optimal temporal frequency among this part of the

sample was 4.5 ± 2.2 Hz (Fig. 3B). The mean bandwidth could not be calculated for temporal frequencies (see methods) because high cut offs were absent among a majority of neurons (Fig. 3A). Low mean optimal spatial frequencies and high temporal frequencies among AMLS neurons mean that they are selective to very high speeds. In fact, the mean optimal speed among those cells (32) which showed both a clear optimal spatial and temporal frequency was 201 ± 192 %s.

A representative example of a direction tuning curve for two neurons is presented in Figure 4A. Peri-stimulus time histograms are presented in Figure 4B for the highly direction selective cell in Figure 4A. This cell is typical of most AMLS neurons in that it is highly direction selective and broadly tuned. Direction selectivity was assessed amongst 140 AMLS neurons. A preference for an orientation was present among 125 neurons. Of these neurons, the mean direction index (DI) was 0.71 ± 0.33 , and 73% of cells were direction selective ($DI > 0.5$). Figure 4C presents the distribution of modulation indexes observed in AMLS neurons. Most cells have a modulation index between 0.2 and 1.0, with a mean of 0.84 ± 0.49 . As can be seen in Figure 4D, drifting sinewave gratings elicited broadly tuned responses in AMLS cortex. Mean direction tuning curve bandwidth, calculated as the half width at half height was $32 \pm 17^\circ$.

Axial direction preference as described by Rauschecker et al. (1987) was quantified for 93 AMLS neurons (Figure 5). It is reported to be a measure of the centrifugal directional bias of a cell. Note that 84 out of the 93 neurons have an axial direction preference of less than 60° .

Plaids.

A sample of 38 neurons were tested with plaid stimuli. An example of a typical component and pattern responsive neurons are presented in Figure 6A&B. Interestingly, AMLS cortex contains a population of cells that are capable of coding the pattern motion of a plaid stimulus (Fig. 6C&D). These two figures differ only in the number of directions tested, which influences the level of significance used to classify neuronal response patterns. In both figures it can be seen that a proportion of AMLS neurons in the sample is capable of coding for the veridical direction of a plaid pattern. It may also be noted that both component and pattern response profiles are present, 13% of neurons are pattern motion selective, while 34% are component motion selective. The largest subset of the distribution of neurons (53%, $n = 20$) has a response profile that cannot be unequivocally classified. No bias towards larger receptive fields was found to exist among pattern motion selective neurons. This could not be verified statistically because of the small number of pattern motion selective neurons ($n = 5$).

RDKs.

The capacity of AMLS cells to code for complex visual stimuli, as demonstrated by the presence of pattern motion selective cells, is further supported by the results obtained with complex RDKs. A representative example is shown in Figure 7A-C, where it may be noted that the preferred direction for a sinewave grating, simple RDK and complex RDK are the same. Note how the tuning curves for the two RDK stimuli are almost indistinguishable. A total of 21 and 19 neurons were tested with simple RDK and complex RDK stimuli respectively. A large proportion (76%) of AMLS cells are capable of coding the direction of a simple RDK. Of these cells, 95% are equally capable of coding the overall direction of a complex RDK. For most neurons, as in the example given in Figure

7A-C, the preferred direction was identical regardless of the type of stimulus. Note in Figure 7D that a few neurons did not show a clear match for the preferred direction for a sinewave grating and a simple RDK. While all cells show a fairly close correspondence between the preferred direction for simple and complex RDKs (Fig. 7E).

A comparison of direction tuning parameters was undertaken in order to determine if other differences for sinewave gratings and RDKs could be observed. Mean direction indexes for simple (0.927 ± 0.206) and complex RDKs (1.003 ± 0.477) were high, as would be expected for stimuli that contain no orientation cues. These values differed significantly from those obtained with sinewave gratings for both simple ($t = 2.626$, $p = .01$) and complex RDKs ($t = 3.047$, $p = .003$). The bandwidth of the direction tuning curves was calculated, the mean for simple RDKs was $42 \pm 15^\circ$ and $52 \pm 27^\circ$ for complex RDKs. A comparison of these values with those obtained with sinewave gratings again revealed significant differences both for simple ($t = 2.038$, $p = .044$) and complex RDKs ($t = 3.425$, $p = < .001$). While no significant difference was found between the mean values of simple and complex RDKs for DI ($t = .639$, $p = .527$) and bandwidth ($t = 1.190$, $p = .246$).

The speed at which RDK stimuli elicited a maximal neuronal response was determined. A clear optimal speed for simple RDKs was present for 14 neurons and the mean value was 229 ± 136 °/s or if expressed as the optimal spatial displacement of the dot, the mean was $13.7 \pm 8.2^\circ$ per displacement. The equivalent values for complex RDK stimuli are 200 ± 121 °/s and $12 \pm 7.2^\circ$ respectively as obtained from a sample of 12 neurons. These speed values for simple and complex RDKs do not significantly differ ($t = 0.570$, $p = .574$). The large area over which spatio-temporal integration of RDKs occurred

is consistent with the vast receptive fields found amongst AMLS neurons. Statistical analysis revealed that there was no significant difference between the optimal speed for a sinewave grating and a simple motion RDK ($t = .0168$, $p = .987$) and complex motion RDK ($t = .493$, $p = .625$). Hence, AMLS neurons seem maximally responsive to stimuli moving at approximately 200°/s regardless of the type of stimulus presented.

Texture patterns.

A sample of 37 neurons was tested with texture patterns. Of these 25 were direction selective, while the remaining 12 neurons exhibited no selectivity at all. A direction tuning curve for texture patterns is presented in Figure 8A. The mean direction index observed among the 25 responsive neurons was 0.72 ± 0.36 (Figure 8B). This value did not significantly differ from that obtained with drifting sinewave gratings ($t = 0.0353$, $p = .972$). The distribution of direction bandwidth for texture patterns is presented in Figure 8C. In keeping with the direction tuning curves obtained with drifting sinewave gratings, the mean direction bandwidth for texture patterns ($38.11 \pm 17.56^\circ$) was similarly broad ($t = 1.449$, $p = .15$). The mean optimal speed ($44.36 \pm 30.18^\circ/\text{s}$) observed for texture patterns was significantly lower than the optimal speed for gratings ($t = 3.616$, $p < .001$).

Optic flow.

Optic flow selectivity was tested with 20 neurons in AMLS cortex. It is possible that this small sample size could have introduced a bias into our results. Of the 20 neurons tested, 13 were responsive to optic flow stimuli. The neuron in Figure 9A is a representative example of the 5 neurons that showed a maximal response to backward motion. While the neuron shown in Figure 9B is representative of the 4 neurons that were

selective for forward motion. Another 4 neurons did not show a direction preference, although the discharge rate was clearly above the level of spontaneous activity.

DISCUSSION

General observations.

Basic receptive field properties.

Neurons in AMLS cortex are generally characterized by large receptive fields that are centered close to the area centralis. Optimal responses are elicited by low spatial frequencies and high temporal frequencies. Most neurons in AMLS cortex are broadly tuned for direction and are highly direction selective. Finally, low axial direction values suggest that AMLS cortex may be involved in some form of optic flow discrimination.

Plaids.

Despite the small sample of neurons tested, partially due to the difficulty of recording in AMLS cortex, there does appear to be a subset of pattern motion selective neurons. It is important to note that there is also a large part of the sample that is component motion selective. Hence, AMLS cortex is the only cortical area in the cat that has both a pattern and component motion selective population. This suggests that AMLS cortex may be involved in a form of motion processing akin to the second level of the model put forth by Nowlan and Sejnowski (1995).

RDKs.

In accordance with our data concerning drifting sinewave gratings, our tests with simple motion RDKs clearly demonstrate that AMLS neurons are direction selective. RDKs are devoid of any orientation information, hence any direction preference is entirely

attributable to the direction component of the stimulus in contrast to data obtained with drifting sinewave stimuli. The direction selectivity to complex motion RDKs observed with AMLS neurons reinforces the higher order nature of visual motion processing in this region, as suggested by pattern motion selectivity. The preferred speed of neurons in AMLS cortex for RDKs is high, the average preferred speed for both simple and complex RDKs is approximately 200°/s. The large receptive fields measured amongst AMLS neurons can at least partially explain their capacity for the spatio-temporal integration required for direction selectivity with such rapid RDKs. This is especially true for the complex motion RDK variant of the stimulus.

As pertains to the receptive field organisation that gives rise to direction selectivity for RDKs, it appears that it may not arise from the same afferent connections as those involved for drifting sinewave gratings. A few cells (7 of 18) did not share the same optimal direction for sinewave gratings and simple RDK stimuli. Interestingly, discrepant directional preferences for different types of stimuli has already been noted in PMLS cortex (Merabet et al., 2000) for drifting sinewave gratings and Julesz type texture patterns. Moreover, average direction indexes and bandwidths for RDKs were also significantly different from those found for sinewave gratings. However, if this differential direction selectivity is attributable to AMLS' diversified visual cortical and subcortical inputs (Symonds et al., 1981; Updyke, 1981; Raczkowski and Rosenquist, 1983; Symonds and Rosenquist, 1984a, b; Miceli et al., 1985; Reinoso-Suárez and Roda, 1985; Norita et al., 1986; Sherk, 1986; Tong and Spear, 1986; Olson and Graybiel, 1987; Grant and Shipp, 1991; Norita et al., 1996), it is odd that the mean optimal velocity should not be significantly different for sinewave gratings and RDKs. However, areas known to have connections with AMLS cortex have been reported to have similar mean optimal velocities.

For example, it has been reported that PMLS cortex responds to stimuli at velocities varying between 15 and 300°/s (Morrone et al., 1986), and it has been reported that LPI neurons are capable of sustaining a directionally selective response beyond 200°/s (Chalupa and Abramson, 1989). Hence, AMLS neurons may have similar velocity tuning for different stimuli because of similarities for this parameter amongst its inputs, while the preferred direction of these inputs may not be the same.

Texture pattern.

Overall, direction selectivity to texture patterns seems in keeping with that found for other stimuli. The one exception being the low values obtained for the speed that elicited an optimal response to texture patterns. The mean optimal velocity for sinewave gratings, as well as simple and complex RDKs was centered around 200°/s, whereas the optimal speed for texture patterns was 44.36 ± 30.18 °/s. This difference may be attributable to the large discrepancy in spatial scale (not spatial frequency) between the types of stimuli. As mentioned above, each element in the texture pattern covered only 0.13° of visual angle, whereas the mean optimal spatial frequency presented for drifting sinewave gratings was .03 c/deg. The discrepancy in optimal speed between texture patterns and other stimuli would then be due to varying levels of input from different afferent regions as a function of spatial scale of the stimulus. Unfortunately, texture pattern elements that have a spatial scale similar to that presented with the sinewave gratings cannot be presented while preserving the nature of the stimulus. Conversely, we have no data regarding optimal speed selectivity with small spatial scale sinewave gratings, as AMLS neurons are not responsive to such high spatial frequencies. It is difficult therefore, to unequivocally establish why the optimal speed for texture patterns varies greatly from that of the other stimuli presented.

Optic flow.

As noted above, the sample size obtained with optic flow stimuli was rather small ($N = 20$). Nevertheless an interesting tendency was observed, the largest subset of neurons was selective to backward motion (Figure 9A). This is odd in that motion through the environment is usually achieved in a forward direction. It is quite difficult to imagine what ecological factor could explain the unusual preference for backward motion found in AMLS cortex. It is quite possible that it simply represents a sampling bias on our part, however previous investigators using looming stimuli have shown a preference for objects moving away from, rather than towards the animal (Toyama et al., 1990) in AMLS cortex. Although the optic flow stimuli used in the present study and the aforementioned looming stimuli simulate different forms of motion, it is possible that the underlying neural mechanisms involved in their processing are shared.

Ecological role of AMLS cortex.

With the present optic flow data and the results of Toyama et al. (1990) it seems probable that the AMLS cortex is involved in the processing of depth cues for backward motion. The present study clearly demonstrates that neurons in AMLS cortex are capable of integrating complex motion. Moreover, previous studies have associated AMLS cortex with a number of non-visual modalities and functions. Among these, vestibular (Joseph and Giroud, 1986), somatosensory (Dubner, 1966), auditory (Toldi and Fehér, 1984), oculomotor (Joseph and Giroud, 1986), and the precise displacement of the paw (Fabre and Buser 1981). It may well be that AMLS cortex is in someway involved in an oculomotor response to salient stimuli. The salience would thus be encoded by the auditory, somatosensory or visual modalities. Whereas the selectivity for backward motion may be useful in situations where the animal moves its head backward. For example, when the cat

moves its head backward after eating, this displacement creates a somatosensory stimulation due to the contact with the food, visual and vestibular stimulation as the head is drawn back, and it also requires an adjustment of the position of the eye within its orbit.

Comparison with PMLS cortex.

Both AMLS and PMLS cortex lie along the medial bank of the lateral suprasylvian sulcus and share a large part of their connectivity patterns (Symonds et al., 1981; Updyke, 1981; Raczkowski and Rosenquist, 1983; Symonds and Rosenquist, 1984a, b; Miceli et al., 1985; Reinoso-Suárez and Roda, 1985; Norita et al., 1986; Sherk, 1986; Tong and Spear, 1986; Olson and Graybiel, 1987; Grant and Shipp, 1991; Norita et al., 1996). It could be suggested that they do not represent two distinct areas, but rather one large functional unit in which slight variations in connectivity patterns could vary along the antero-posterior axis. The presence of pattern motion selective cells in AMLS cortex, but not in PMLS cortex (Gizzi et al., 1981; Movshon et al., 1986; Merabet et al., 1998; Villeneuve and Casanova, 2001) suggest that they are indeed two separate computational units. This apparent physiological distinction, in conjunction with previous findings of the same nature with retinal disparity stimuli (Toyama et al., 1990), impelled us to quantitatively compare the data already gathered for these two regions. All types of stimuli used in the present study had previously been used in PMLS cortex in our laboratory. This eliminated the possibility that a significant difference could be attributable to the experimental setup, as opposed to a real physiological distinction.

Sinewave gratings.

Unpublished data obtained in our lab was employed for the comparison with sinewave gratings. The mean area covered by the receptive fields was found not to be

significantly different in AMLS and PMLS cortex ($t = 1.094$, $p = .276$). For different values obtained in PMLS that suggest a difference with AMLS see Spear and Baumann (1975) and Zumbroich et al. (1986). Mean direction bandwidths observed in both areas did not significantly differ ($t = 1.454$, $p = .48$). Finally, no significant difference was found for the mean direction index ($t = .773$, $p = .441$). Although this may at first appear to contradict the notion that both areas are physiologically distinct, it should be remembered that these are neighbouring regions. Hence, it is to be expected that some response properties should not significantly differ.

A statistically significant difference between the mean optimal spatial frequency in AMLS and PMLS cortex was found ($t = -4.541$, $p < .001$), with the former being selective to lower values. A difference was also found for the mean optimal temporal frequency ($t = 2.362$, $p = .021$), where AMLS responds to higher values. These two significant differences are in agreement with a comparison of our AMLS data and previous results reported for PMLS (Di Stefano et al., 1985; Morrone et al., 1986; Zumbroich and Blakemore, 1987; Gizzi et al., 1990).

Plaids.

The presence of pattern motion selective neurons has been reported in some but not all areas previously associated with motion processing. Studies have reported that no pattern motion selective neurons are present in PMLS cortex (Gizzi et al., 1981; Movshon et al., 1986; Merabet et al., 1998; Villeneuve and Casanova, 2001). The present study has revealed that 13% of the sample in AMLS was pattern motion selective. This suggests that there is a physiological distinction between the two cortical regions.

RDK patterns.

The proportion of neurons that are selective to the direction of complex RDKs is identical in both areas (95%) (Villeneuve and Casanova, 2001). Statistical analysis of optimal speeds for RDK patterns revealed that the mean optimal speed for simple RDKs in PMLS cortex is statistically below that for neurons in AMLS cortex ($t = 4.349$, $p < .001$). There was no significant difference in the velocity tuning of both areas for complex motion RDKs ($t = 0.519$, $p = .606$). This is because the optimal speed increases for complex RDKs as compared to simple RDKs in PMLS cortex, while the equivalent values remain stable in AMLS. It is unclear whether this difference is due to the intrinsic computations of these two regions or if it is due to a different set of inputs underlying simple RDK motion selectivity in AMLS and PMLS cortex.

Texture patterns.

The information obtained regarding texture pattern selectivity in AMLS cortex was compared to the data reported for neurons in PMLS cortex by Merabet et al. (1998). The direction index for texture patterns was statistically greater in PMLS than in AMLS cortex ($t = 3.877$, $p < .001$), the means are 0.83 ± 0.004 and 0.72 ± 0.36 respectively. The neurons in AMLS cortex were more tightly tuned for direction than PMLS neurons ($t = 6.351$, $p < .001$). Mean direction tuning bandwidth in PMLS was $47.3 \pm 1.8^\circ$ versus $38.11 \pm 17.56^\circ$ in AMLS cortex. Finally, on average, neurons in AMLS responded to speeds that were significantly higher than those in PMLS ($t = 6.514$, $p < .001$). The mean optimal speed observed in AMLS was $44.36 \pm 30.18\%/s$ and $26.7 \pm 2.3\%/s$ in PMLS cortex. Note that the greater variability is in all likelihood not inherent to AMLS' neuronal responses. Rather, the data obtained in PMLS cortex came from well over 100 neurons, versus 37 in AMLS cortex.

The statistically significant differences suggest that there is a physiological distinction between the cells in AMLS and PMLS cortex. At the neuroanatomical level, there has also been an observation of such a distinction based on the myeloarchitecture of both areas (Sanides and Hoffmann, 1967), and differential levels of protein expression (van der Gucht, 2001). Furthermore, a similar distinction between the Clare-Bishop cortex and the visually responsive area anterior to it has also been reported (for example; Sherk, 1986; Grant and Shipp, 1991), although a different set of borders were used to differentiate between the posterior and anterior segments of the medial lateral suprasylvian sulcus in these studies.

Optic flow.

In contrast to PMLS cortex, where approximately two thirds of the population is selective to the simulation of forward motion (Kim et al., 1997; Brosseau-Lachaine et al., 2001), the largest subset of the population in AMLS cortex is selective to backward motion (5/13). Despite the small sample of neurons studied it appears feasible to conclude that these two regions respond differentially to optic flow stimuli.

Comparison with AEV cortex.

Basic receptive field properties.

Generally the response properties of AEV neurons are not as well documented as those of PMLS neurons. When possible, comparisons between the present data and the results of previous studies will be made. Receptive field size in AMLS cortex is similar to the values reported for neurons in the AEV (Benedek et al., 1988; Scannell et al., 1996). The mean value reported for AEV cortex varies between 320 and 400 deg². The receptive

fields of AEV neurons are also generally located in the lower visual field just like the neurons in AMLS and in PMLS (Mucke et al., 1982; Olson et Graybiel, 1987; Benedek et al., 1988; Scannell et al., 1996). It has been reported that as many as 93% of neurons in the AEV are direction selective (Mucke et al., 1982). Among direction selective neurons, the largest group in the population has a direction index above 90 (Benedek et al., 1988).

Plaids.

As mentioned above other cortical and subcortical areas involved in higher order motion processing have been shown to be pattern motion selective. Other than the AMLS, the AEV cortex is the only cortical area where pattern motion selectivity has been observed in the cat (Scannell et al., 1996). It is important to note that a greater proportion of neurons are pattern motion selective in the AEV than in AMLS cortex (55% versus 13%). Moreover, very few cells in AEV cortex are classified as component motion selective.

Possible hierarchy of visual areas.

Based on our results, and the preceding comparisons, it is possible to put forth a hierarchy of visual areas that now incorporates AMLS not only on neuroanatomical but also on physiological grounds. Neuroanatomical studies have shown that projections from PMLS to AMLS arise in layers II and III, whereas the projections from AMLS to PMLS arise from layer VI (Symonds and Rosenquist, 1984a, b). Furthermore, AMLS cortex does not receive strong projections from lower visual centres such as the primary visual cortex (Sherk, 1986; Shipp and Grant, 1991) whereas the PMLS does. In the present study we have shown that both areas are involved in a high level analysis of motion processing as defined by selectivity to complex motion RDKs and optic flow fields. The two areas do differ in their ability to respond to the pattern motion of a plaid. Based on this latter

distinction it seems reasonable to suggest that AMLS should be considered as a higher level area than PMLS.

Projections originating in layers II and III of the medial bank of the lateral suprasylvian sulcus have been observed to project to AEV cortex (Miceli et al., 1985; Olson and Graybiel, 1987). The projection in the opposite direction has been described as originating in layer VI of the AEV which terminates in layer I of the medial bank of the lateral suprasylvian sulcus (Olson and Graybiel, 1987). As pertains to AMLS' position relative to the AEV, little physiological data is available to suggest a difference between the two. As with the PMLS cortex, the neuronal responses to plaid patterns seem to offer the best physiological tool in order to situate the two areas relative to each other. The work of Scannell et al. (1996) has shown that there is a greater number of pattern motion selective units and far fewer component selective units in AEV than in AMLS cortex. This suggest that the AEV cortex should be considered as a higher order area than AMLS cortex.

Since, the presence of pattern motion selective neurons is so informative as to the position of the AMLS cortex in a functional hierarchy of visual areas, it is interesting to speculate as to the origin of its selectivity for plaid stimuli. Pattern motion selective cells in AMLS cortex may be attributable to anatomical connections with other high order subcortical and cortical areas. It is known that some cells in the LPm are pattern motion selective (Merabet et al., 1998; Casanova et al., 2001; Dumbrava et al., 2001) and that there are reciprocal connections between AMLS cortex and the LPm (Norita et al., 1996). One could also suggest that this complex motion selectivity may be due to feedback projections originating from layer VI of AEV cortex (Olson and Graybiel, 1987) as a large subset of

AEV neurons are known to be pattern motion selective (Scannell et al., 1996). This second possibility is interesting in that pattern motion selective neurons in AMLS cortex may not be integrating pattern motion per se, but rather they may be inheriting information passed via the feedback loop from the AEV. This may explain the relatively small number of pattern motion selective cells observed in AMLS.

Alternatively, the presence of pattern motion selective neurons may represent the first stage of intrinsic cortical computations which permit pattern motion selective neuronal responses. The results of which may be passed on to the AEV. An in depth study of the functional connectivity patterns between these regions would be necessary to resolve whether the pattern motion selectivity in AMLS cortex is due to subcortical or cortical influences. This possible explanation of plaid selectivity in AMLS cortex is interesting since Scannell et al. (1996) proposed, based on their data in the AEV, that one of the regions surrounding the lateral suprasylvian sulcus would be pattern motion selective.

Homolog in the monkey.

Previous research has led some to the conclusion that PMLS cortex is a homologue of monkey MT (for a review see Payne, 1993). Although PMLS is capable of complex motion processing as defined by complex RDK stimuli (Villeneuve and Casanova, 2001) and optic flow stimuli (for example: Brosseau-Lachaine et al., 2001), one problem remains if PMLS is to be considered a suitable homolog for monkey MT. There are no pattern motion selective cells in PMLS cortex (Gizzi et al., 1981; Movshon et al., 1986; Villeneuve and Casanova, 2001), while there is a subset of neurons in monkey MT that are pattern motion selective (Rodman and Albright, 1989; Movshon and Newsome, 1996). We have

demonstrated that AMLS is directionally selective for complex RDKs and optic flow patterns as is PMLS cortex, however AMLS neurons are also pattern motion selective. Moreover, a large proportion of neurons in AMLS cortex were shown to prefer centrifugal motion of a sinewave grating, as do 68% of peripheral visual field neurons in MT (Albright, 1989). It is thus tempting to assume that AMLS is a more satisfying homolog of monkey MT than is PMLS. This is not necessarily the case, as certain discrepancies also exist between the response characteristics of AMLS neurons and those found in MT. Responses evoked by MT are purely visual, while it is possible to elicit responses from a number of different modalities in AMLS cortex (Dubner, 1966; Fabre and Buser 1981; Toldi and Fehér, 1984; Joseph and Giroud, 1986). Although this difference could be attributed to interspecies differences, so to, could the discrepancies between PMLS and MT. Therefore, to rapidly equate AMLS with MT would be inadvisable. For the moment, a clear cut homologue of monkey MT in the cat remains elusive.

References

- Albright, T. D. (1989). Centrifugal directional bias in the middle temporal visual area (MT) of the macaque. *Vis Neurosci*, 2: 177-188.
- Benedek, G., Mucke, L., Norita, M., Albowitz, B. et Creutzfeldt, O. D. (1988). Anterior ectosylvian visual area (AEV) of the cat: physiological properties. *Prog Brain Res*, 75, 245-255.
- Brosseau-Lachaine, O., Faubert, J., and Casanova, C. (2001). Functional sub-regions for optic flow processing in the posteromedial lateral suprasylvian cortex of the cat. *Cereb cortex*, 11: 989-1001.
- Camarda, R., and Rizzolatti, G. (1976). Visual receptive fields in the lateral suprasylvian area (Clare-Bishop area) of the cat. *Brain Res*, 101: 427-443.
- Casanova, C., Merabet, L., Desautels, A. et Minville, K. (2001). Higher-order motion processing in the pulvinar. *Prog Brain Res*, 134, 71-82.
- Chalupa, L. M. et Abramson, B. P. (1989). Visual receptive fields in the striate-recipient zone of the lateral posterior-pulvinar complex. *J Neurosci*, 9 (1), 347-357.
- Di Stefano, M., Morrone, M. C., and Burr, D. C. (1985). Visual acuity of neurones in the cat lateral suprasylvian cortex. *Brain Res*, 331: 382-385.
- Dow, B. M., and Dubner, R. (1971). Single-unit responses to moving visual stimuli in middle suprasylvian gyrus of the cat. *J Neurophysiol.*, 34: 47-55.
- Dubner, R. (1966). Single cell analysis of sensory interaction in anterior lateral and suprasylvian gyri of the cat cerebral cortex. *Exp Neurol*, 15: 255-273.
- Dumbrava, D., Faubert, J., and Casanova, C. (2001). Global motion integration in the cat's lateral posterior-pulvinar complex. *Eur J Neuro*, 13: 2218-2226.
- Fabre, M. And Buser, P. (1981). Effects of lesioning the anterior suprasylvian cortex on visuo-motor guidance performance in the cat. *Exp Brain Res*, 41: 81-88.
- Gibson, J. J. (1950). The stimulus variables for visual depth and distance – The active observer. In *The perception of the visual world* (pp.117-144). Westport, CT: Greenwood Press.
- Gizzi, M. S., Katz, E., and Movshon, J. A. (1981), Orientation selectivity in the cat's lateral suprasylvian visual cortex. *IOVS*, 149(supp.20): 149.
- Gizzi, M. S., Katz, E., and Movshon, J. A. (1990). Spatial and temporal analysis by neurons in the representation of the central visual field in the cat's lateral suprasylvian visual cortex. *Vis Neuro*, 5: 463-468.

- Grant, S., and Shipp, S. (1991). Visuotopic organization of the lateral suprasylvian area and of an adjacent area of the ectosylvian gyrus of cat cortex: a physiological and connectional study. *Vis Neuro*, 6: 315-338.
- Joseph, J. P., and Giroud, P. (1986). Visuomotor properties of neurons of the anterior suprasylvian gyrus in the awake cat. *Exp Brain Res*, 62: 355-362.
- Kim, J.-N., Mulligan, K., and Sherk, H. (1997). Simulated optic flow and extrastriate cortex. I. Optic flow versus texture. *J Neurophysiol*, 77: 554-561.
- Merabet, L., Desautels, A., Minville, K., and Casanova, C. (1998). Motion integration in a thalamic visual nucleus. *Nature*, 396: 265-268.
- Merabet, L., Minville, K., Ptito, M., and Casanova, C. (2000). Responses of neurons in the cat posteromedial lateral suprasylvian cortex to moving texture patterns. *Neuroscience*, 97(4): 611-623.
- Miceli, D., Repérant, J. et Ptito, M. (1985). Intracortical connections of the anterior ectosylvian and lateral suprasylvian visual areas in the cat. *Brain Res*, 347, 291-298.
- Morrone, M. C., Di Stefano, M., and Burr, D. C. (1986). Spatial and temporal properties of neurons of the lateral suprasylvian cortex of the cat. *J Neurophysiol*, 56(4): 969-986.
- Movshon, J. A., Adelson, E. H., Gizzi, M. S. et Newsome, W. T. (1986). The analysis of moving visual patterns. Dans C. Chagas, R. Gattass et C. Gross (Éds.), *Pattern Recognition Mechanisms* (pp 148-164). New York: Springer Verlag.
- Movshon, J. A., and Newsome, W. T. (1996). Visual response properties of striate cortical neurons projecting to area MT in macaque monkeys. *J Neurosci*, 16(23): 7733-7741.
- Mucke, L., Norita, M., Benedek, G. et Creutzfeldt, O. (1982). Physiologic and anatomic investigation of a visual cortical area situated in the ventral bank of the anterior ectosylvian sulcus of the cat. *Exp Brain Res*, 46, 1-11.
- Mulligan, K., Kim, J.-N., Sherk, H. (1997). Simulated optic flow and extrastriate cortex. II. Responses to bar versus large-field stimuli. *J Neurophysiol*, 77: 562-570.
- Norita, M., Kase, M., Hoshino, K., Meguro, R., Funaki, S., Hirano, S., and McHaffie, J. G. (1996). Extrinsic and intrinsic connections of the cat's lateral suprasylvian visual area. *Prog Brain Res*, 112: 231-250.
- Norita, M., Mucke, L., Benedek, G., Albowitz, B., Katoh, Y., and Creutzfeldt, O. D. (1986). Connections of the anterior ectosylvian visual area (AEV). *Exp Brain Res*, 62: 225-240.
- Nowlan, S. J. and Sejnowski, T. J. (1995). A selection model for motion processing in area MT of primates. *J Neurosci*, 15 (2), 1195-1214.

- Olson, C. R., and Graybiel, A. M. (1987). Ectosylvian visual area of the cat: location, retinotopic organization, and connections. *J Comp Neurol*, 261: 277-294.
- Palmer, L. A., Rosenquist, A. C., and Tusa, R. J. (1978). The retinotopic organization of lateral suprasylvian visual areas in the cat. *J Comp Neurol*, 177: 237-256.
- Payne, B. R. (1993). Evidence for visual cortical area homologs in cat and macaque monkey. *Cereb Cortex*, 3: 1-25.
- Raczkowski, D., and Rosenquist, A. C. (1983). Connections of the multiple visual cortical areas with the lateral posterior-pulvinar complex and adjacent thalamic nuclei in the cat. *J Neurosci*, 3(10): 1912-1942.
- Rauschecker, J. P., von Grünau, M. W., Poulin, C. (1987). Centrifugal organization of direction preferences in the cat's lateral suprasylvian visual cortex and its relation to flow field processing. *J Neuro*, 7(4): 943-958.
- Reinoso-Suárez, F., and Roda, J. M. (1985). Topographical organization of the cortical afferent connections to the cortex of the anterior ectosylvian sulcus in the cat. *Exp Brain Res*, 59: 313-324.
- Rodman, H. R., and Albright, T. D. (1989). Single-unit analysis of pattern-motion selective properties in the middle temporal visual area (MT). *Exp Brain Res*, 75: 53-64.
- Sanides, F., and Hoffmann, J. (1967). Cyto- and myeloarchitecture of the visual cortex of the cat and of the surrounding integration cortices. *J für Hirnforschung*, 9(3): 225-252.
- Scannell, J. W., Sengpiel, F., Tovée, M. J., Benson, P. J., Blakemore, C., and Young, M. P. (1996). Visual motion processing in the anterior ectosylvian sulcus of the cat. *J Neurophysiol*, 76(2): 895-907.
- Sherk, H. (1986). Location and connections of visual cortical areas in the cat's suprasylvian sulcus. *J Comp Neurol*, 247: 1-31.
- Sherk, H., Mulligan, K., and Kim, J.-N. (1997). Neuronal responses in extrastriate cortex to objects in optic flow fields. *Vis neurosci*, 14: 879-895.
- Spear P. D., and Baumann, T. P. (1975). Receptive-field characteristics of single neurons in lateral suprasylvian visual area of the cat. *J Neurophysiol*, 38: 1403-1420.
- Symonds, L. L., and Rosenquist, A. C. (1984a). Corticocortical connections among visual areas in the cat. *J Comp Neurol*, 229: 1-38.
- Symonds, L. L., and Rosenquist, A. C. (1984b). Laminar origins of visual corticocortical connections in the cat. *J Comp Neurol*, 229: 39-47.
- Symonds, L. L., Rosenquist, A. C., Edwards, S.B., and Palmer, L. A. (1981). Projections of the pulvinar-lateral posterior complex to visual cortical areas in the cat. *Neuroscience*, 6(10): 1995-2020.

- Toldi, J., and Fehér, O. (1984). The properties of acoustically responsive cells in the anterior suprasylvian gyrus of the cat. *Acta Physiol Hung*, 63(2): 111-117.
- Tong, L., Kalil, R. E., and Spear, P. D. (1982). Thalamic projections to visual areas of the middle suprasylvian sulcus in the cat. *J Comp Neurol*, 212: 103-117.
- Tong, L and Spear, P. D. (1986). Single thalamic neurons project to both lateral suprasylvian visual cortex and area 17: A retrograde fluorescent double-labeling study. *J Comp Neurol*, 246, 254-254.
- Toyama, F., Fujii, K., and Umetani, K. (1990). Functional differentiation between the anterior and posterior Clare-Bishop cortex of the cat. *Exp Brain Res*, 81: 221-233.
- Updyke, B. V. (1981). Projections from visual areas of the middle suprasylvian sulcus onto the lateral posterior complex and adjacent thalamic nuclei. *J Comp Neurol*, 201: 477-506.
- van der Gucht, E., Vandesande, F. and Arckens, L. (2001). Neurofilament protein: a selective marker for the architectonic parcellation of the visual cortex in adult cat brain. *J Comp Neurol*, 441 (4), 345-368.
- Villeneuve, M. Y., and Casanova, C. (2001). Complex motion integration in cat PMLS cortex. *Society for neuroscience abstracts*, 27: prog. # 165.1.
- Yaka, R., Notkin, N., Yinon, U., and Wollberg, Z. (2002). Visual, auditory and bimodal activity in the banks of the lateral suprasylvian sulcus of the cat. *Neurosci Behav Physiol*, 32 (1), 103-108.
- Zumbroich, T. J., and Blakemore, C. (1987). Spatial and temporal selectivity in the suprasylvian visual cortex of the cat. *J Neurosci*, 7(2): 482-500.
- Zumbroich, T. J., von Grünau, M., Poulin, C. and Blakemore, C. (1986). Differences of visual field representation in the medial and lateral banks of the suprasylvian cortex (PMLS/PLLS) of the cat. *Exp Brain Res*, 64, 77-93.

Figure legends

Figure 1. Receptive field characteristics. **A)** Distribution of receptive field size of AMLS neurons expressed in deg^2 of visual field. Mean receptive field size was $354 \text{ deg}^2 \pm 276$ and represented by the filled triangle. The high level of variability is partially attributable to those cells with receptive fields above $1\,000 \text{ deg}^2$. The median was 348 deg^2 and is represented by the open triangle. **B)** Position of receptive field centres in relation to the area centralis. Receptive field centres were determined as the geometrical centre of hand plotted areas that evoked a visual response. The majority of receptive field centres are in the lower visual field and most are within 20° of the area centralis along both horizontal and vertical meridians.

Figure 2. Spatial frequency tuning. **A)** Representative spatial frequency tuning functions. A subset of neurons sampled exhibited low pass tuning, however the majority of neurons had a band pass response that was centred between $.01$ and $.02 \text{ c/deg}$. **B & C)** Distribution of optimal spatial frequencies obtained with the VPixx and VS software packages respectively. Filled triangles represent the mean and open triangles represent the median. Note that in C the lowest spatial frequency is $.05 \text{ c/deg}$, which is above the mean B. Therefore, mean spatial frequency was calculated with the data obtained with VPixx only. See methods for details.

Figure 3. Optimal temporal frequency obtained with the VPixx software only. The mean optimal temporal frequency was $4.5 \pm 2.2 \text{ Hz}$ and the median was 5 Hz . The mean is represented by the filled triangle and the median by the open triangle.

Figure 4. Direction tuning curve. Representative example of the response profile of two neurons to a drifting sinewave grating presented at many directions. Note that both neurons are responsive to many directions. The extent of direction selectivity among most AMLS neurons was between these two examples. The values for the DI and bandwidth are given for each cell in the upper right hand corner.

Figure 5. Mean Bandwidth. Most neurons in AMLS cortex had broad direction tuning functions. The mean bandwidth, represented with the filled triangle, was $32 \pm 17^\circ$. The median bandwidth, illustrated with the open triangle, was 38° .

Figure 6. Axial direction preference. Distribution of axial direction preference as defined by Rauschecker et al. (1987). Most neurons in AMLS cortex have an axial direction preference that falls within 60° of 0.

Figure 7. Plaid response profile. Distribution or response profiles of AMLS neurons when stimulated with plaid patterns. RC and RP are the values for the partial correlation coefficients for component and pattern motion selectivity respectively. **A & B)** Responses obtained from test performed at 24 and 12 directions respectively. The limits of the regions vary in between graphs because of the different number of directions tested. In A there are four neurons that are pattern motion selective, while only one such neuron is present in B. Note that in B a number of cells are close to the pattern-unclassified border. It is quite probable that a greater number of neurons would have been identified as pattern motion selective if neurons in B had been tested with 24 directions.

Figure 8. RDK selectivity. **A, B & C)** Polar plots of response profile of a typical AMLS neuron to a drifting sinewave grating, simple RDK and complex RDK respectively. Full lines represent neuronal activity to stimuli and dotted lines represent the level of spontaneous activity. Note that the neuron shown always responds to the same optimal direction but the two RDK direction tuning curves bear the greatest similarity. Relationship of **D)** the preferred directions for drifting sinewave gratings and simple RDKs and **E)** the preferred directions of simple and complex RDKs. The diagonal lines represent the line of perfect regression.

Figure 9. Optic flow selectivity. **A & B)** Two examples of typical responses of AMLS neurons to optic flow stimuli. The largest subgroup of AMLS neurons was selective to an optic flow field that was contracting (i.e. a simulation of backward motion through the environment) as seen in A. Non-direction selective cells probably responded to the moving high contrast, high luminance elements of the stimulus as opposed to being selective for optic flow stimuli.

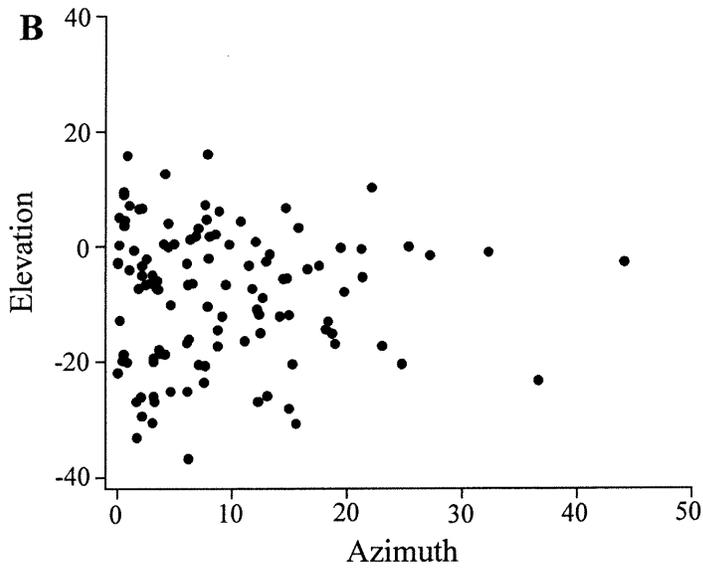
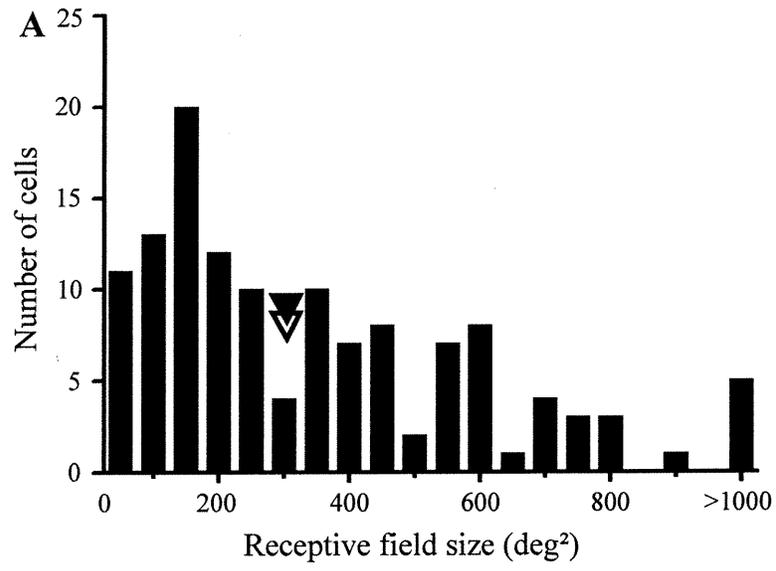


Figure 1

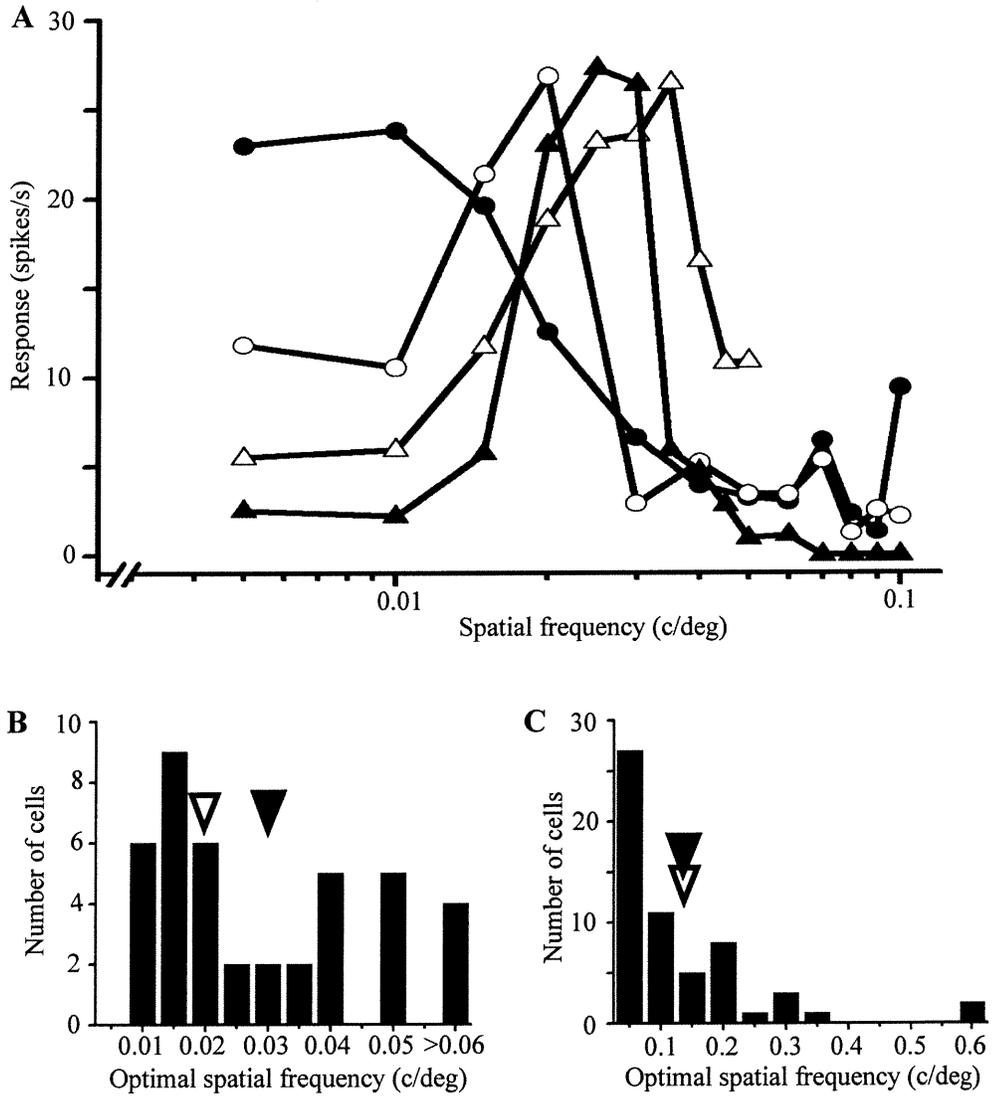


Figure 2

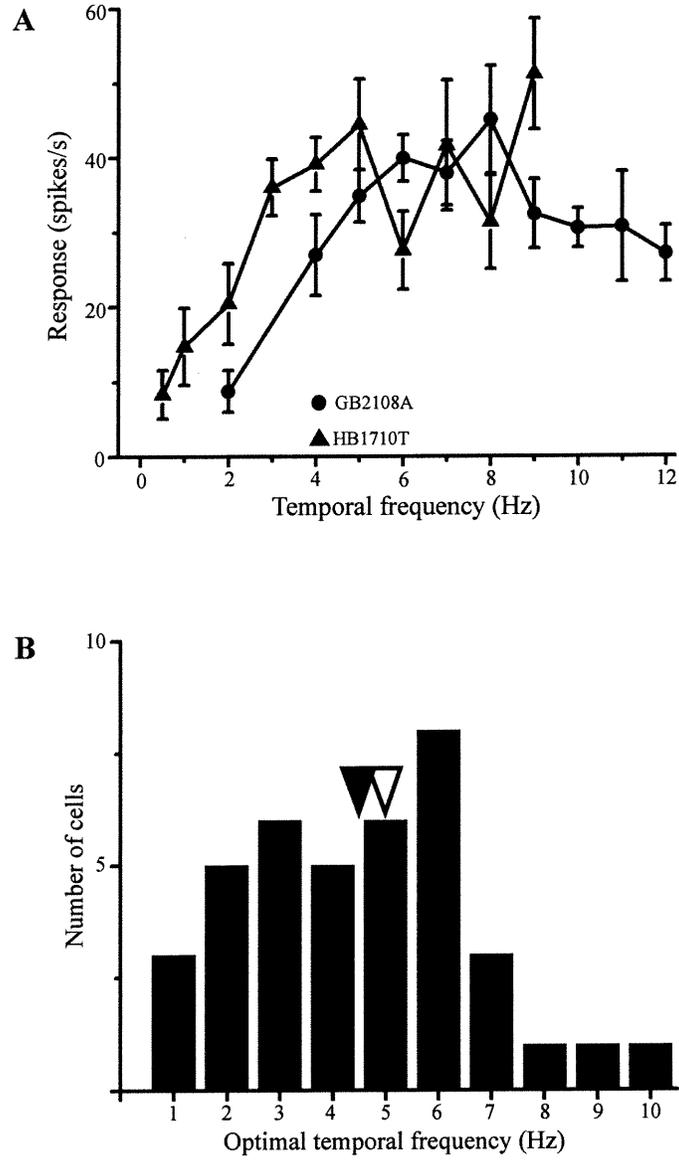


Figure 3

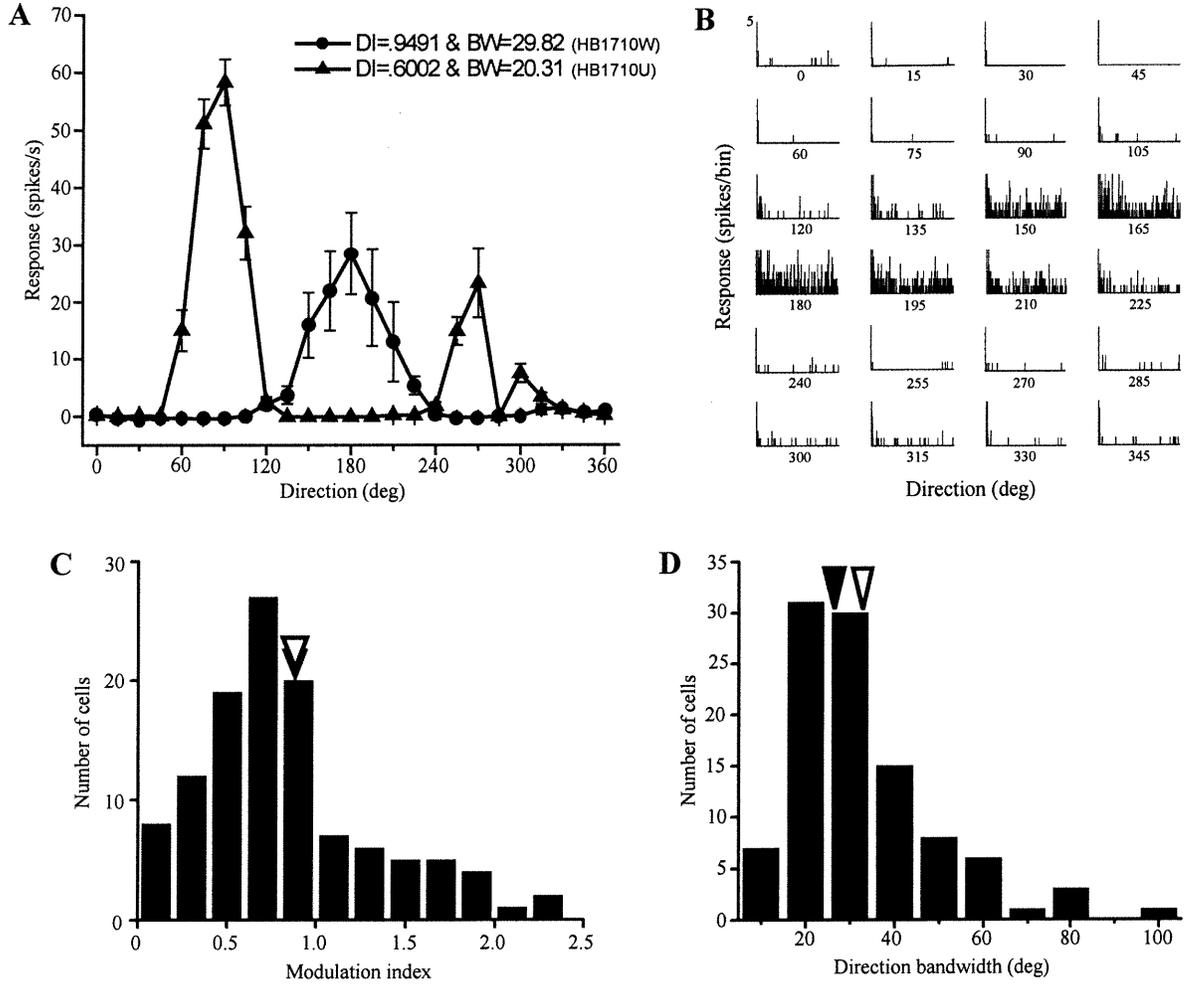


Figure 4

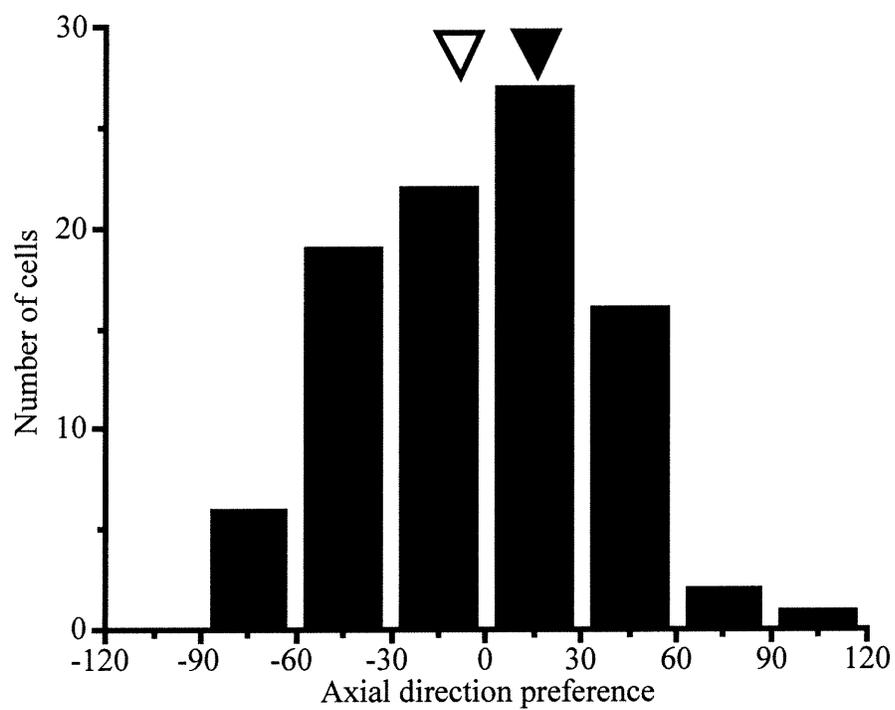


Figure 5

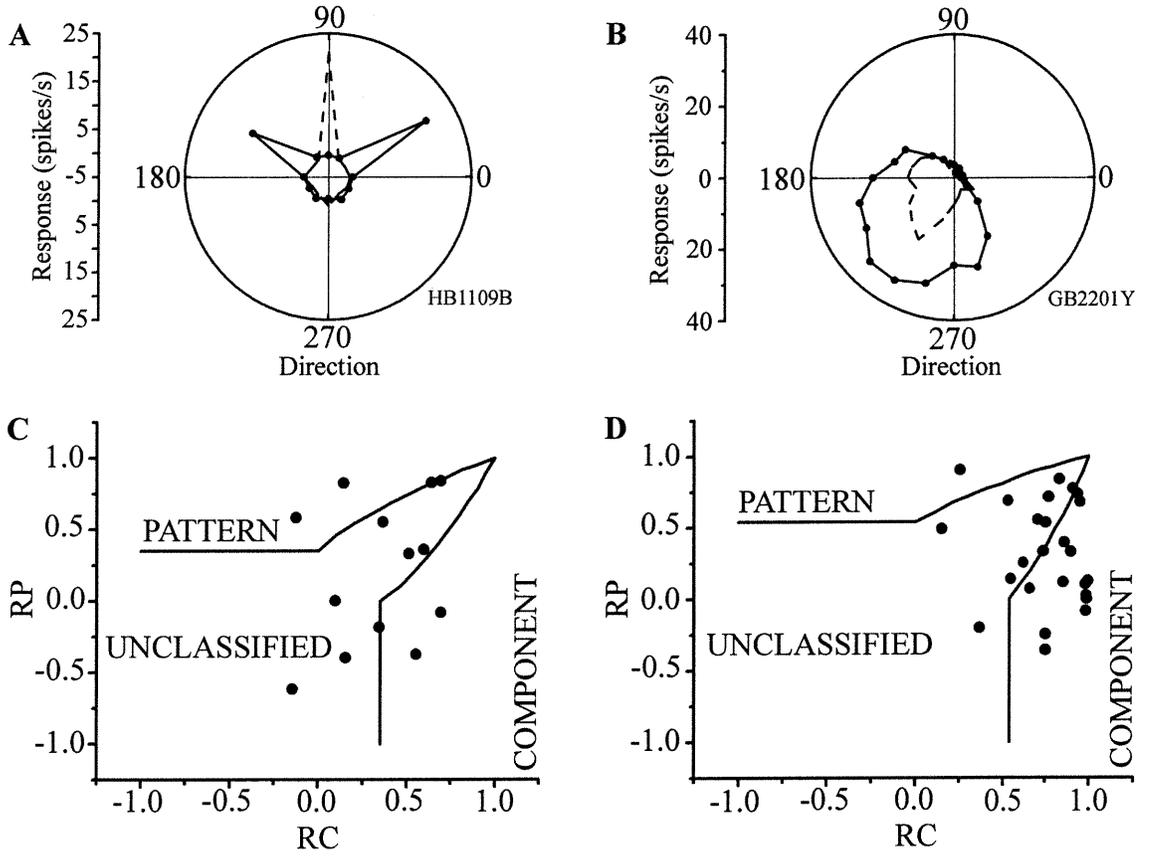


Figure 6

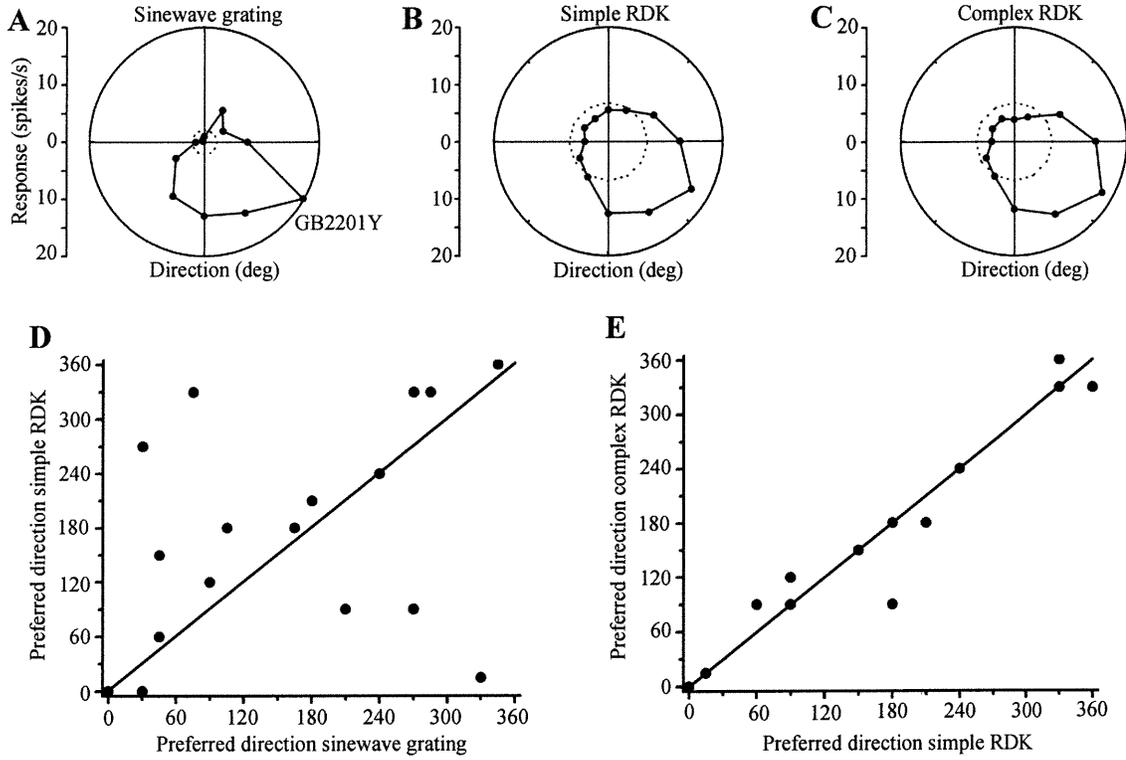


Figure 7

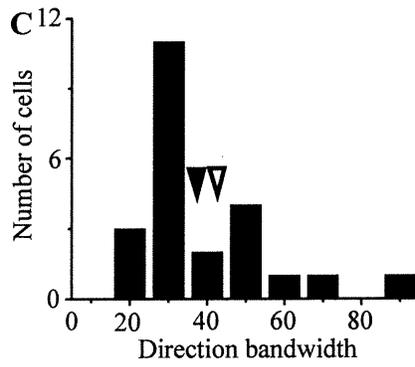
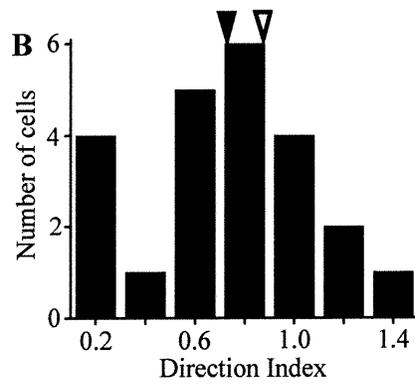
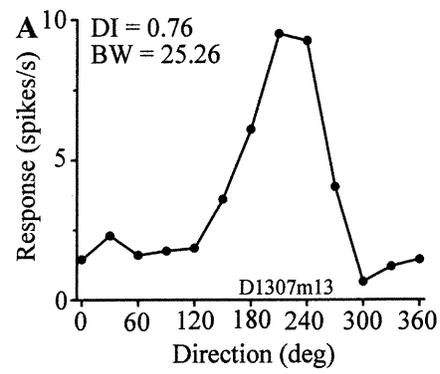


Figure 8

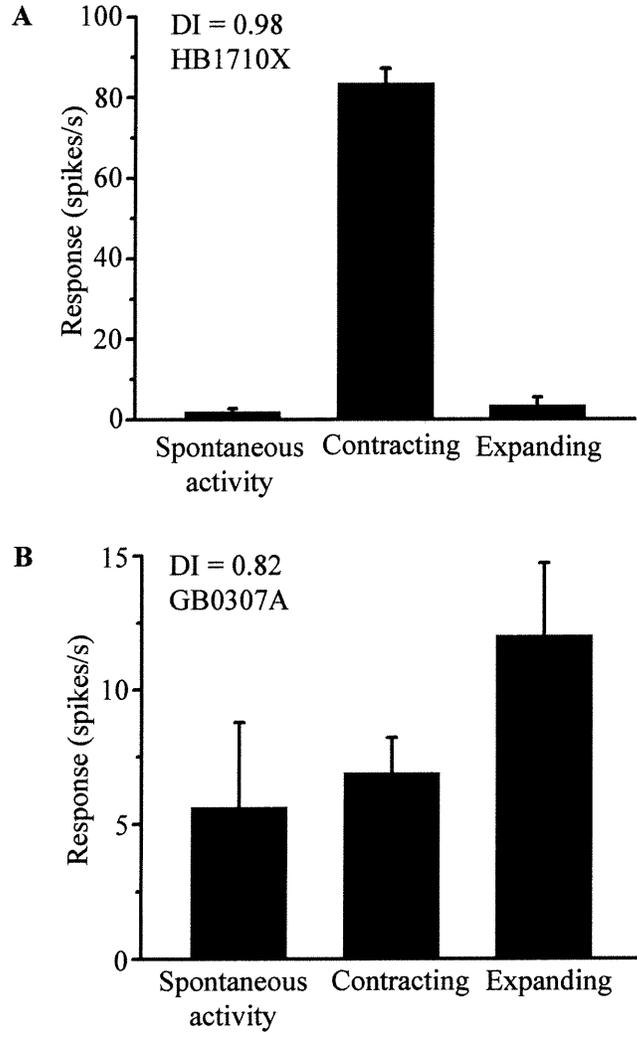


Figure 9

DISCUSSION

1. Observations générales

Cette étude a permis de révéler que l'AMLS est impliquée de façon générale dans l'analyse d'information visuelle. Il a été démontré que l'aire moyenne des champs récepteurs est élevée et ceux-ci se situent surtout dans la partie inférieure du champ visuel. La fréquence spatiale optimale est faible, alors que la fréquence temporelle est élevée. La majorité des neurones sont sélectifs à la direction d'un réseau. Les neurones de l'AMLS sont également sélectifs à la direction d'un patron de texture, surtout à des vitesses élevées. De même, les neurones répondent de façon optimale à des RDKs simples qui se déplacent rapidement.

De plus, il a été observé que certains neurones dans l'AMLS sont en mesure de coder des stimuli complexes en mouvement, tel que suggéré par le patron de connectivité neuroanatomique de cette aire. En effet, une partie de l'échantillon est en mesure de coder pour la direction du patron généré par un plaid. En accord avec cette sélectivité au mouvement complexe d'un plaid, les neurones de l'AMLS sont également sélectifs à la direction de RDKs complexes. Tout comme avec des stimuli simples, la vitesse optimale est élevée. Enfin, malgré un petit échantillon, une sélectivité pour des stimuli de flux optique a aussi été observée. Cette sélectivité pour des mouvements complexes pourrait, en partie, être attribuable à la grande taille des champs récepteurs.

Une comparaison des propriétés électrophysiologiques moyennes des neurones de l'AMLS avec ceux du PMLS a permis d'établir que le côté médian du sulcus suprasylvien latéral est composé de deux aires distinctes. En vue de cette distinction, il devient alors intéressant de placer l'AMLS dans une hiérarchie fonctionnelle des aires visuelles chez le

chat en comparant les propriétés observées dans l'AMLS avec celles des autres aires qui ont déjà fait objet d'études.

2. Implication des résultats pour la hiérarchie du système visuel du chat

En vue des résultats, il est clair que les neurones de l'AMLS sont en mesure de coder des stimuli de mouvements complexes. Ainsi, il est possible de caractériser l'AMLS comme étant une aire de haut niveau dans le cortex visuel du chat. En fait, cette conclusion découle de la sélectivité à la direction des plaids, des RDKs complexes et du flux optique. Cependant, des observations dans d'autres régions visuelles lors d'enregistrement électrophysiologiques ont permis de démontrer que l'AMLS n'est pas seule à être capable de coder la direction de tels stimuli. La sélectivité aux mouvements complexes a déjà été décrite au niveau cortical dans le PMLS (Brosseau-Lachaine et al., 2001; Villeneuve et Casanova, 2001), et l'AEV (Scannell et al., 1996), alors qu'au niveau thalamique les noyaux LPm et LPl le sont également (Merabet et al., 1998; Casanova et al., 2001; Dumbrava et al., 2001). Dans ce contexte où plusieurs régions accomplissent un traitement d'information de haut niveau, une connaissance précise de la position de l'AMLS dans la hiérarchie fonctionnelle des aires visuelles serait utile. Dans le but d'utiliser les résultats de la présente étude pour placer l'AMLS à l'intérieur d'une telle hiérarchie, les résultats seront discutés dans la mesure où ceux-ci apportent une information par rapport à la position relative des aires.

Bien que l'on doit faire attention avant de tirer des conclusions sur la hiérarchie des aires en se basant uniquement sur des résultats physiologiques, ceux-ci peuvent néanmoins être utiles dans un tel exercice. Plusieurs informations physiologiques peuvent être

comparées afin d'établir la position relative de deux aires. Il est généralement admis que plus on monte dans la hiérarchie des voies visuelles, plus les champs récepteurs couvrent une aire du champ visuel qui est importante. Alternativement, si les neurones d'une aire sont en mesure de coder un stimulus complexe, par exemple des RDKs complexes, alors qu'une autre aire ne peut le faire il est alors possible de conclure que la première de ces aires soit de plus haut niveau. Cette dernière possibilité s'applique ainsi à tous stimuli qui sont considérés comme étant complexes.

2.1 La position de l'AMLS par rapport au PMLS

Pour comprendre la position relative de l'AMLS par rapport au PMLS, voyons d'abord en quoi ces deux aires se comparent selon les données recueillies dans la présente étude. Plusieurs propriétés de base des champs récepteurs ne diffèrent pas entre les deux aires. Une comparaison de ces propriétés de l'AMLS avec ceux déjà recueillie dans notre laboratoire lors d'enregistrements dans le PMLS a permis d'établir que la taille des champs récepteurs, l'indice de sélectivité à la direction et la bande passante pour la direction ne diffèrent pas. La réponse physiologique de ces deux aires est également similaire puisqu'elles sont sélectives à des patrons de texture (Merabet et al., 2000), aux RDKs simples et complexes (Villeneuve et Casanova, 2001), ainsi qu'au flux optique (Brosseau-Lachaine, 2001). Parmi les neurones sélectifs à un mouvement simple de RDK, il y en a 95% qui sont également sélectifs au mouvement complexe dans le PMLS (Villeneuve et Casanova, 2001) tout comme dans l'AMLS. De plus, la vitesse optimale pour des RDKs complexes est la même pour ces deux aires.

Il y a plusieurs distinctions qui ressortent des données lorsqu'on les compare avec ceux d'autres études. D'abord, la fréquence spatiale optimale est supérieure et la fréquence temporelle est inférieure dans le PMLS par rapport à l'AMLS (Villeneuve et Casanova, 2002). La vitesse optimale diffère de façon significative entre l'AMLS et le PMLS avec des patrons de texture (Merabet et al., 2000), celle-ci étant plus élevée dans l'AMLS. Similairement, les neurones de l'AMLS répondent à des vitesses supérieures à celles observées dans le PMLS avec des RDKs simples (Villeneuve et Casanova, 2001).

Cette différence significative entre les vitesses optimales pour des RDKs simples dans l'AMLS et le PMLS, peut paraître étonnante puisque cette différence n'est pas présente pour des RDKs complexes. La distinction entre le PMLS et l'AMLS pour des RDKs simples pourrait être attribuable à leurs patrons de connectivité qui diffèrent, notamment l'apport de l'aire visuelle primaire au PMLS mais non pas à l'AMLS. Si tel est le cas, aucune différence ne serait présente pour les RDKs complexes puisque l'importance de l'apport de l'aire visuelle primaire au PMLS serait réduite, car les neurones de l'aire visuelle primaire ne sont aucunement sélectifs aux RDKs complexes (Villeneuve et Casanova, 2001). Sans cet apport de l'aire visuelle primaire lors de stimulations avec des RDKs complexes, les connexions qui distinguent les patrons de connectivité du PMLS et de l'AMLS auraient moins d'influence au niveau physiologique.

Revenons à la distinction des propriétés physiologiques entre ces deux aires. Aucun neurone dans le PMLS est en mesure de coder la direction du patron d'un plaid (Gizzi et al., 1981; Movshon et al., 1986; Merabet et al., 1998; Villeneuve et Casanova, 2001), la plupart étant clairement sélectifs à chacune des composantes (Figure 5a). Par contraste, 13% des neurones de l'AMLS sont capables de coder la direction d'un plaid

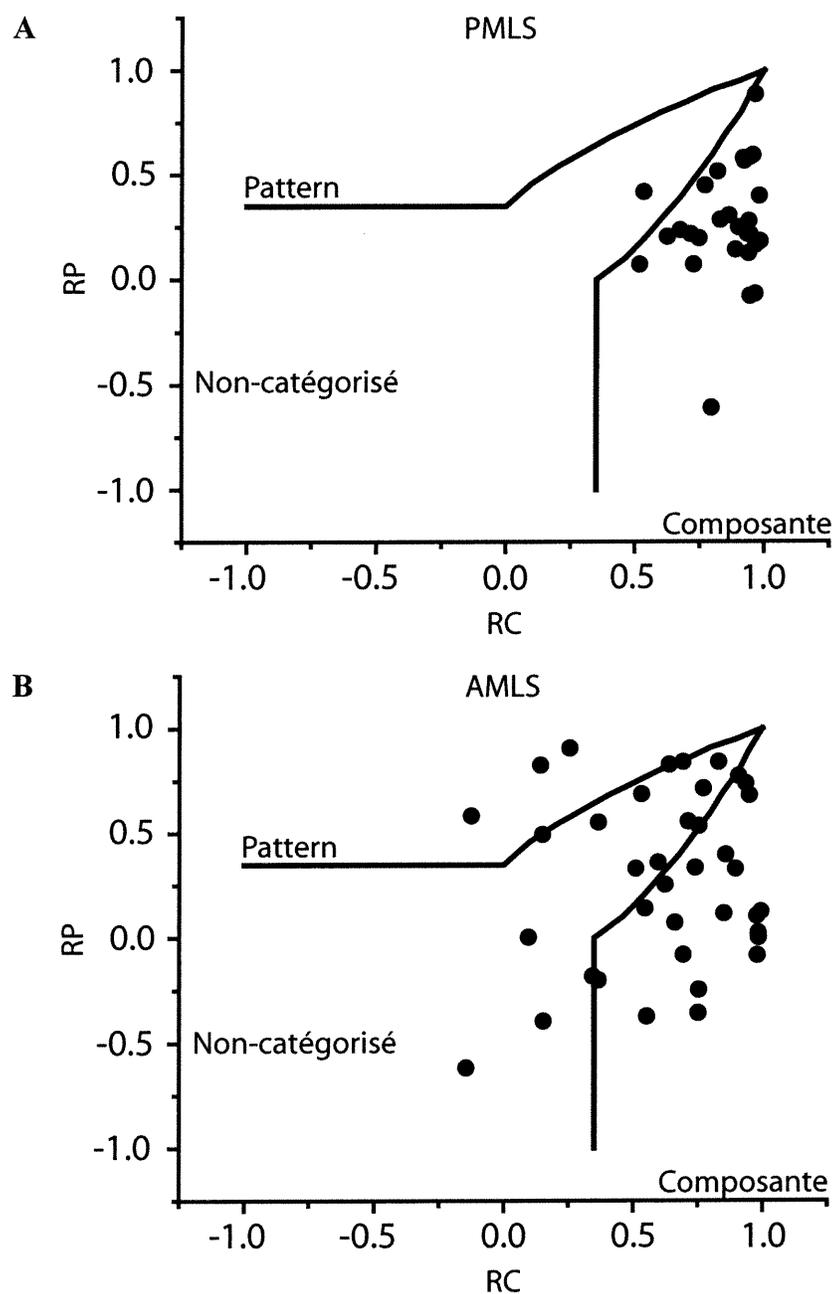


Fig. 5 A) Répartition des types de réponses parmi les neurones du PMLS lors de stimulation avec des stimuli de plaids. À noter, la presque totalité des neurones répondent clairement aux deux composantes du stimulus. B) La distribution des types de réponses au plaids parmi les neurones de l'AMLS est clairement différente de celle observée dans le PMLS. La distribution des neurones de l'AMLS provient des deux figures présentées dans l'article. Elle ont été fusionnée afin de faciliter la comparaison avec la distribution dans la partie A de la figure. A) Adapté de Villeneuve et Casanova, 2001.

(Figure 5B) et il y a plusieurs neurones qui ont un type de réponse qui ne peut être catégorisé sans équivoque. Certains de ces neurones ont un profil de réponses qui ressemble beaucoup à une cellule qui répond au patron d'un plaid. Cependant, la signification statistique n'est pas atteinte (comparer le nombre de cellules *unclassified* à la Figure 5A et B). Une population équivalente n'est pas présente en aussi grand nombre dans le PMLS.

Bien que l'échantillon de la présente étude soit petit, il semble qu'il y ait une distinction quant à la sélectivité des deux aires pour des stimuli de flux optique. Lors d'enregistrement dans le PMLS, la plupart des auteurs rapportent qu'il y a environ deux tiers des cellules qui préfèrent une simulation de locomotion vers l'avant (Kim et al., 1997; Brosseau-Lachaine et al., 2001). Dans la présente étude, seul un tiers de la population était sélectif à une locomotion vers l'avant.

Selon certains auteurs (Maunsell et Van Essen, 1983; Symonds et Rosenquist, 1984b; Felleman et Van Essen, 1991), il est possible de déterminer la position relative de deux régions dans la hiérarchie des aires visuelles en comparant l'origine et la cible des projections qui relient deux aires. Rappelons que la projection du PMLS vers l'AMLS provient surtout des couches supragranulaires (Symonds et Rosenquist, 1984a; Hilgetag et Grant, 2001). On sait également que la projection réciproque vers le PMLS provient des couches infragranulaire de l'AMLS (Symonds et Rosenquist, 1984b; Hilgetag et Grant, 2001). Des études de modélisations (Felleman et Van Essen, 1991; Scannell, et al., 1995; Scannell et al., 1996; Scannell et al., 1999; Hilgetag et al., 2000) suggèrent que le PMLS serait de plus bas niveau que l'AMLS. Cependant, dans certains de ces mêmes travaux

(Scannell et al., 1996; Scannell et al., 1999) l'AMLS et le PMLS sont parfois positionnés de façon parallèle.

Nos données électrophysiologiques permettent de favoriser l'une des deux possibilités découlant des modèles hiérarchiques. Compte tenu de la présence de neurones sélectifs à la direction du patron d'un plaid dans l'AMLS et non dans le PMLS, nous proposons que le PMLS occupe une position en dessous de l'AMLS dans une hiérarchie des aires visuelles.

2.2 La position de l'AMLS par rapport à l'AEV

Malheureusement, à l'opposé du PMLS, il y a peu d'études qui permettent de comparer les propriétés visuelles des neurones de l'AMLS et de l'AEV. Malgré tout, certaines données importantes sont disponibles. Ainsi, la taille moyenne des champs récepteurs de l'AEV et l'AMLS est très similaire, soit 320 à 400 deg² pour l'AEV (Mucke et al., 1982; Olson et Graybiel, 1987; Benedek et al., 1988; Scannell et al., 1996) versus 354 deg² pour l'AMLS. D'autre part, la présente étude a démontré qu'un sous-groupe de neurones de l'AMLS est sélectif à la direction du patron créé par un plaid, tout comme les neurones de l'AEV. Il faut cependant, mettre un bémol sur cette similarité, car 55% des neurones de l'AEV sont en mesure de coder la direction du patron d'un plaid (Scannell et al., 1996) alors que 13% en sont capables dans l'AMLS. De plus, il y a également des distinctions quant aux paramètres optimaux observés avec des stimuli simples. La vitesse optimale pour les patrons de texture serait centrée autour de 80 deg/s pour l'AEV (Benedek et al., 1988) versus une moyenne de 44 deg/s parmi les neurones de l'AMLS.

En ce qui concerne l'emplacement de l'AMLS par rapport à l'AEV, nos résultats électrophysiologiques supportent la position suggérée par les travaux neuroanatomiques antérieurs. C'est-à-dire que l'AMLS serait de plus bas niveau dans la hiérarchie fonctionnelle que l'AEV. Dans l'étude de Scannell et al. (1996) seulement 2% (1/49) des neurones dans l'AEV étaient sélectifs à la direction des composantes d'un plaids, alors que 34% des neurones de l'AMLS le sont.

2.3 La position de l'AMLS par rapport au LPI

Quelques comparaisons des propriétés des neurones peuvent également s'effectuer pour le LPI. Voyons d'abord les similitudes avec l'AMLS. Pour ce qui est des réseaux, la fréquence temporelle optimale rapportée pour le LPI est similaire à celle observée pour l'AMLS (Casanova et al., 1989). De plus, le LPI démontre une sélectivité à la direction de stimuli de texture (Casanova et Savard, 1996). Similairement, ces deux régions sont sélectives à la direction de RDKs simples (Dumbrava et al., 2001). Quant au stimuli plus complexes, il y a des proportions approximativement équivalentes de neurones qui sont sélectifs à la direction du patron d'un plaids dans l'AMLS et le LPI selon les données rapportées par Merabet et al. (1998).

Passons maintenant aux propriétés qui diffèrent entre ces deux régions. Le champ récepteur moyen de l'AMLS est supérieur à celui dans la portion du LPI désignée comme le LPI-1, soit 160 deg² (Chalupa et Abramson, 1989) versus 354 deg² pour l'AMLS. De plus, la fréquence spatiale qui évoque une réponse neuronale optimale dans le LPI se situe entre 0.2 et 0.3 c/deg (Casanova et al., 1989) et elle est supérieure à celle observée dans l'AMLS. En se basant sur les données de Casanova et Savard (1996) qui concerne des patrons de

texture, il est possible de constater que la vitesse optimale dans le LPI (27.5°/s) est inférieure à celle observée dans l'AMLS (44.3°/s). En ce qui a trait au stimuli complexes une seule distinction ressort. Parmi les neurones qui démontrent une sélectivité au mouvement simple d'un RDK dans le LP (LPI et LPm), il y en a moins qui sont également sélectifs à la direction d'un RDK complexe que dans l'AMLS, soit 61% (Dumbrava et al., 2001) versus 95%.

Comme pour tout ce qui concerne l'AMLS, peu d'information est disponible quant à ses connexions avec le LPI. Nous savons par contre, grâce aux travaux de Symonds et al. (1981) que le LPI projette vers la couche IV de l'AMLS. Des modèles des voies visuelles qui se basent sur les patrons de connexions entre les aires visuelles suggèrent que l'AMLS soit de plus haut niveau que le LPI (Scannell et al., 1999).

Les résultats présentés dans cet exposé tendent à supporter les données neuroanatomiques préalablement disponibles. Nous avons trouvé que l'aire du champ récepteur moyen est supérieur, et qu'il y a une plus grande proportion de neurones sélectifs à la direction d'un RDK complexe parmi les neurones de l'AMLS que du LPI. En résumé, il est possible d'avancer que l'AMLS serait impliquée dans une analyse de plus haut niveau que le noyau LPI du Pulvinar.

2.4 La position de l'AMLS par rapport au LPm

L'utilisation des données physiologiques de l'AMLS pour élucider sa position par rapport au LPm est plus difficile car il y a une pauvreté de données précises sur ce noyau thalamique. Les résultats disponibles montrent une différence à tous les niveaux. L'aire moyenne des champs récepteurs du LPm est près de 650 deg² (Chalupa et Abramson, 1989; Chalupa et al., 1983) alors que le champ récepteur moyen observé dans l'AMLS était de 354 deg². De plus, une forte proportion de neurones dans le LPm est sélective au mouvement du patron créé par un plaid (Merabet et al., 1998), alors que seulement 13% le sont dans l'AMLS. Étrangement, et tel que cité dans la section sur le LPI, parmi les neurones du LPI-LPm qui sont sélectifs au RDK simple, 61% sont en mesure de coder la direction d'un RDK complexe (Dumbrava et al., 2001) versus 95% dans l'AMLS. Donc, il semblerait que l'AMLS soit plus sensible que le LPm à un stimulus complexe tel que définie par un RDK, mais moins sensible à un stimulus complexe tel que définie par un plaid.

Cette apparente contradiction basée sur la sélectivité à des stimuli complexes est également présente lorsque l'on considère les données neuroanatomiques. Selon les travaux de Symonds et al. (1981) la projection du LPm vers l'AMLS se terminerait dans la couche IV. Ce qui est en directe contradiction avec le modèle hiérarchique proposé par Scannell et al. (1999) dans lequel l'AMLS serait de plus bas niveau que le LPm.

Cependant, au niveau neuroanatomique la contradiction présente dans les résultats semble réconciliable, car dans les travaux de Symonds et al. (1981) un marquage clair n'était présent que dans 2 des 10 injections de cette dernière étude. De plus, les injections

n'étaient pas parfaitement circonscrites au LPm, puisque les injections étaient centrées sur la frontière entre le LPI et le LPm. Donc, il est possible que le LPm ne projette pas à la couche IV de l'AMLS. Si tel est le cas, au moins au niveau neuroanatomique aucune contradiction ne serait présente. Si cette explication s'avère vraie, seul les résultats obtenus avec les RDKs complexes contrediraient une hiérarchie dans laquelle le LPm serait de plus haut niveau que l'AMLS. Toutefois, il est alors difficile de placer ces deux régions une par rapport à l'autre. Il est possible qu'il soit impossible de déterminer leur position relative, puisque le LPm reçoit des projections du collicule supérieur (Graybiel, 1972; Graybiel et Berson, 1980), alors que l'AMLS fait partie de la voie géniculostriée. Dans ce cas, l'AMLS et le LPm pourraient avoir des fonctions qui diffèrent grandement. À un tel point où ces deux régions ne soient pas comparables quant à leurs positions car celles-ci seraient dans deux réseaux neuronaux distincts.

3. Modèle d'intégration et d'analyse du mouvement

Avec l'information physiologique concernant l'AMLS et les conclusions neuroanatomiques qui en découle, il est intéressant de voir comment le système visuel cortical du chat cadre dans le modèle de Nowlan et Sejnowski (1995). Avant de procéder, rappelons rapidement les composantes du modèle et leurs fonctions. Le premier niveau du modèle, soit celui de l'extraction de l'énergie du mouvement, est un mécanisme où chaque unité fonctionnelle détecte le mouvement dans une partie de l'espace visuel qui lui est propre. Cette information passe ensuite au deuxième niveau, qui intègre l'information de façon spatiale. Ce deuxième niveau se divise en deux éléments. Le premier élément, nommé le mécanisme de vitesse locale, sert à extraire l'information à propos de la direction et de la vitesse des stimuli qui se trouvent dans l'espace qui excite l'unité

fonctionnelle. Le deuxième élément, détermine jusqu'à quel point l'information récupérée par une unité fonctionnelle est fiable et saillante. Il est ainsi nommé le mécanisme de sélection. Ce mécanisme de sélection détermine quelle information de mouvement provenant du mécanisme de vitesse locale aura la plus grande influence sur la sortie finale du modèle. C'est donc en combinant l'information que procure les deux éléments du deuxième niveau que le modèle peut être sélectif au mouvement complexe.

3.1 Le premier niveau

Bien que le modèle proposé par Nowlan et Sejnowski (1995) ne soit pas exactement identique à ce qui se passe dans le système visuel du chat, en principe il y a beaucoup de similarités. Selon le modèle, entre la rétine et la sortie il n'y a que deux niveaux d'analyse. Hors, dans le système visuel cortical du chat, l'information passe d'abord par l'aire visuelle primaire dont les neurones sont faiblement sélectifs à la direction d'un réseau (Movshon et al., 1978). De plus, il a déjà été démontré que ces mêmes neurones sont en mesure de coder la direction de RDKs qui subissent un mouvement simple (Villeneuve et Casanova, 2001) ainsi que pour des patrons de texture (Casanova et al., 1995). Ce sont des résultats importants, puisqu'ils démontrent que les neurones de l'aire visuelle primaire sont sélectifs à des stimuli non-orientés. Ainsi, il est possible que l'aire visuelle primaire agisse en tant que niveau d'extraction d'énergie de mouvement.

3.2 Le deuxième niveau

De façon simplifiée, c'est-à-dire sans prendre en considération les boucles cortico-thalamo-corticales, l'information pourrait ensuite passer au PMLS. Une simple analyse du

type de réponse évoqué par un plaid parmi les neurones du PMLS pourrait porter à croire que le PMLS agit également comme un niveau d'extraction d'énergie. Ceci serait étrange dans la mesure où le PMLS a des champs récepteurs qui font une intégration spatiale de l'information qui provient de l'aire visuelle primaire. Cette intégration est analogue au deuxième niveau du modèle qui accomplit une sommation spatiale de la sortie du premier niveau (Nowlan et Sejnowski, 1995). Malgré l'inexistence de neurones sélectifs à la direction du patron d'un plaid, certains travaux portent à croire que le PMLS serait impliqué dans une analyse comparable à celle du deuxième niveau du modèle, notamment la capacité des neurones du PMLS à coder un mouvement complexe de RDKs (Villeneuve et Casanova, 2001) et la sélectivité à la direction de stimuli de flux optique (Kim, Mulligan et Sherk, 1997; Mulligan, Kim et Sherk, 1997; Sherk, Mulligan et Kim, 1997; Li, Li, Chen, Wang et Diao, 2000; Brosseau-Lachaine, et al., 2001).

Les propriétés électrophysiologiques des neurones de l'AMLS permettent de situer cette aire à l'intérieur du modèle d'analyse du mouvement mis de l'avant par Nowlan et Sejnowski (1995). Les neurones de l'AMLS sont capables de répondre de façon sélective à plusieurs types de stimuli complexes, ce qui suggère que l'AMLS soit situé au deuxième niveau du modèle. Dans un premier temps, les neurones de l'AMLS sont sélectifs à un mouvement complexe de RDKs. La nature même de ce stimulus de mouvement complexe fait en sorte qu'un mécanisme d'intégration du mouvement tel que celui proposé par Reichardt (1961), ne peut être sélectif à la direction de ces RDKs. De plus, ce stimulus requiert une intégration spatiale qui va au delà de la capacité du premier niveau du modèle. Les données concernant les plaids supportent également la conclusion que l'AMLS serait impliquée dans une analyse de haut niveau de l'information visuelle. Cette analyse serait comparable à celle du deuxième niveau du modèle de Nowlan et Sejnowski (1995). En fait,

l'AMLS contient une proportion de neurones qui sont sélectifs au patron d'un plaid. Cependant ce ne sont pas tous les neurones de l'AMLS, ni même une majorité, qui sont sélectifs au patron d'un plaid. Donc, il est clair que l'AMLS ne représente pas la sortie du modèle. Ce qui laisse supposer que l'AMLS serait impliquée dans le deuxième niveau d'analyse, soit celle d'extraction de vitesse locale et de sélection.

Tel que déjà mentionné, les neurones de l'AMLS projettent ensuite indirectement vers l'AEV. Selon les travaux de Norita et al. (1996), il est fort possible que l'information de l'AMLS passe par le côté latéral du sulcus suprasylvien latéral avant de se rendre à l'AEV. Cette possibilité doit être envisagée puisque les neurones de l'AMLS projettent peu à l'AEV (Miceli et al., 1985; Reinoso-Suárez et Roda, 1985; Norita et al., 1986; Olson et Graybiel, 1987; Norita et al., 1996). Cependant, il y a une forte projection de l'AMLS vers le PLLS et l'ALLS (Norita et al., 1996; Hilgetag et Grant, 2001). Le PLLS et l'ALLS, à l'instar de l'AMLS, ont de fortes projections vers l'AEV (Miceli et al., 1985; Reinoso-Suárez et Roda, 1985). La position probable du PLLS et de l'ALLS, c'est-à-dire entre l'AMLS et l'AEV, laisserait croire qu'une partie de la population des neurones de ces deux aires soit en mesure de coder la direction de mouvement complexe, tel que la direction du patron d'un plaid et des RDKs complexes. La proportion de neurones sélectifs à ces types de mouvements serait conséquente avec la position intermédiaire du PLLS et de l'ALLS par rapport à l'AMLS et l'AEV.

3.3 La sortie du modèle

L'AEV pourrait alors être la sortie du modèle, tel que le proposent Scannell et al. (1996). L'AEV est un candidat probable pour la sortie du modèle car il n'y a que 2% des

neurones qui répondent à la direction des composantes d'un plaid dans l'AEV. Si l'on considère l'aire visuelle primaire comme le premier niveau et l'AEV la sortie du modèle, il y a plusieurs aires qui jouent un rôle intermédiaire; le PMLS, l'AMLS, le PLLS et l'ALLS. Le rôle du deuxième niveau du modèle pourrait être rempli en collaboration à travers plusieurs aires corticales (Scannell et al., 1996). En particulier, les aires du sulcus suprasylvien pourraient collaborer ensemble afin d'accomplir une fonction similaire à celles du deuxième niveau du modèle. Il y aurait ainsi une transition lente d'une prépondérance de neurones capable d'une analyse de bas niveau vers un plus grand nombre de neurones impliqués dans une analyse de haut niveau dans chaque aire subséquente menant à la sortie du modèle. Utilisons l'exemple concret des plaids pour clarifier cette proposition. En ascendant la hiérarchie des aires visuelles, la proportion de neurones sélectifs à la direction des composantes diminuerait alors que la proportion sélective au patron d'un plaid augmenterait. C'est-à-dire que le deuxième niveau du modèle se développe à travers plusieurs aires corticales, plutôt que d'être accomplie entièrement par une seule aire. La construction d'une image cohérente, lors de présentation de stimuli complexes, se ferait alors progressivement à travers plusieurs aires.

3.4 La hiérarchie des aires visuelles et le modèle

Cette description du rôle de chacune des aires, à l'intérieur du modèle de Nowlan et Sejnowski (1995), permet une dernière comparaison qui est fort intéressante. De quelle façon l'analyse du mouvement chez le chat diffère-t-elle de celle chez le singe? Cette comparaison entre le chat et le singe est possible car le modèle de Nowlan et Sejnowski (1995) a été proposé afin d'expliquer l'analyse du mouvement chez le singe (Figure 6A et B). Il existe certaines similitudes entre les deux espèces (Figure 6A et C). Au début

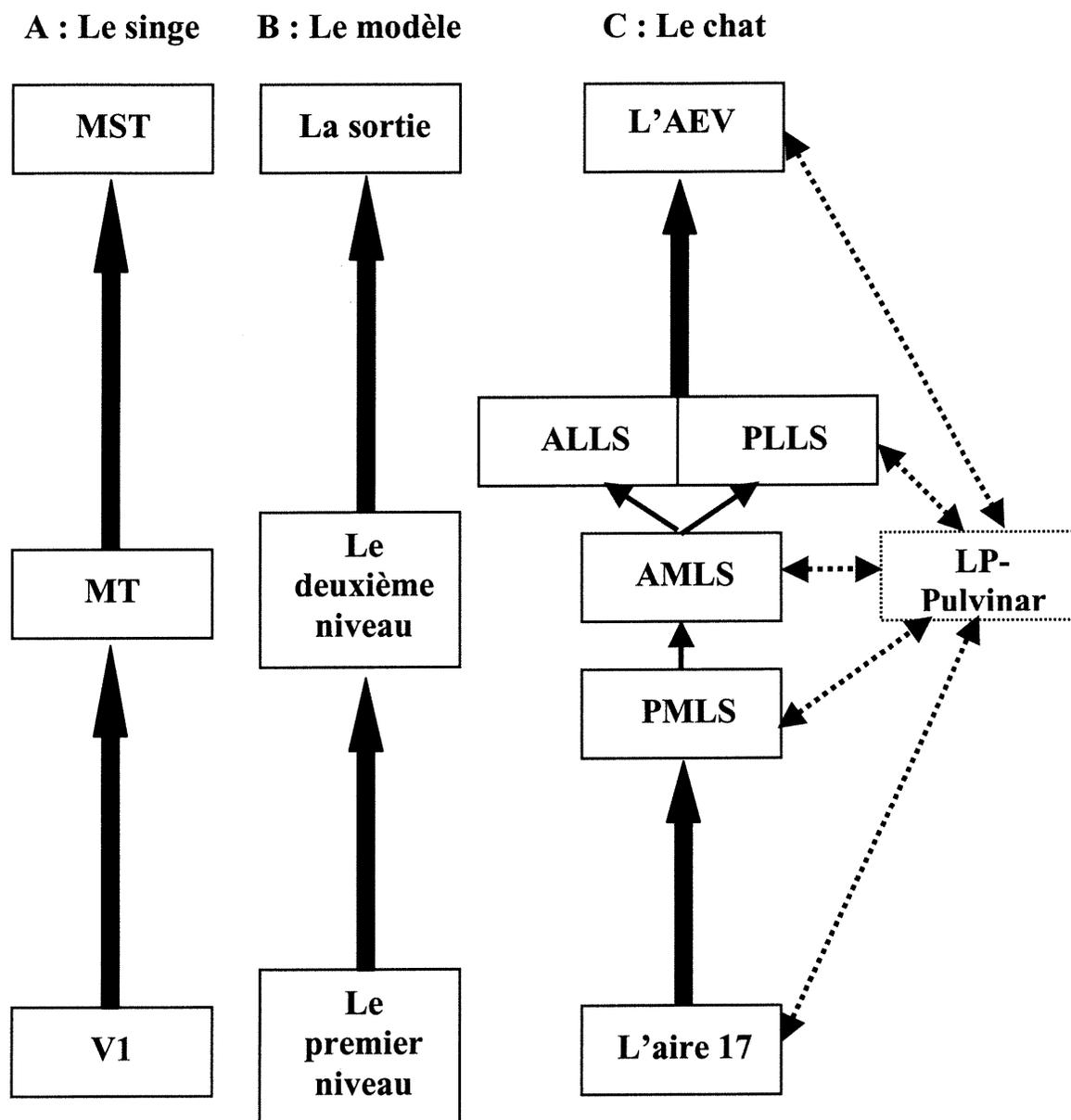


Figure 6. Schéma simplifié des régions et mécanismes impliqués dans l'analyse du mouvement complexe. Les flèches pleines représentent le passage d'un niveau de computation à un autre plus élevé. Les petites flèches à lignes continues représentent la direction du flot de l'information à l'intérieur d'un même niveau de computation. Les petites flèches en pointillés représentent les connexions potentielles du LP-Pulvinar. **A)** Les aires corticales chez le singe qui pourraient être impliquées dans l'analyse du mouvement. **B)** Les différents niveaux du modèle proposés par Nowlan et Sejnowski (1995). **C)** Une hiérarchie possible des régions corticales et thalamiques chez le chat qui découle en partie des résultats de la présente étude. À noter, qu'au contraire du singe, chez le chat il y a plusieurs aires qui contribuent à une analyse du mouvement qui est équivalente au deuxième niveau du modèle présenté en B.

du modèle, l'aire visuelle primaire chez le chat pourrait accomplir le même rôle que l'aire visuelle primaire chez le singe. À l'autre extrême du modèle, soit la sortie, l'aire AEV chez le chat pourrait accomplir la même fonction que l'aire MST chez le singe.

Il y a cependant, certaines différences entre les deux espèces au deuxième niveau du modèle. Chez le singe, seul l'aire médian temporelle (MT) serait impliquée dans l'analyse de vitesse locale et de sélection selon Nowlan et Sejnowski (1995). Alors que les données de la présente étude laisse supposer que plus d'une aire accomplirait cette même tâche chez le chat. En effet, les aires PMLS, AMLS (et vraisemblablement le PLLS et l'ALLS) pourraient agir comme une unité fonctionnelle, sans toutefois être une seule aire. Cette unité fonctionnelle accomplirait la même tâche computationnelle que l'aire MT chez le singe (Figure 6A et C).

Enfin, les travaux précédents sur le LP-Pulvinar (Merabet et al., 1998; Casanova et al., 2001; Dumbrava et al., 2001) suggèrent que ces noyaux thalamiques pourraient également jouer un rôle dans l'analyse de mouvement complexe. Ces noyaux permettraient un flot d'information d'une région corticale vers une autre (Guillery, 1995). Ceci n'est pas pour dire pour autant que le LP-Pulvinar ne serait pas capable de computation intrinsèque. Malheureusement, le modèle de Nowlan et Sejnowski (1995) concernait uniquement le cortex du singe. Il est alors impossible de comparer les résultats thalamiques chez le chat avec ceux chez le singe. Par contre, puisque ce noyau thalamique de haut niveau chez le chat est en mesure de coder des stimuli complexes (Merabet et al., 1998; Casanova et al., 2001; Dumbrava et al., 2001) il est clair que cette aire puisse être impliquée dans le deuxième niveau du modèle d'analyse du mouvement (Figure 6B et C).

4. Le rôle de l'AMLS

Maintenant qu'une hiérarchie plausible a été proposée, qui incorporent l'AMLS, qu'en est-il du rôle de cette aire? Surtout, quel est son rôle dans l'environnement naturel du chat? La sélectivité des neurones de l'AMLS pour des stimuli en mouvement, principalement de mouvements complexes et à des vitesses relativement élevées, démontre clairement que l'AMLS est impliquée dans l'analyse de mouvement dans la scène visuelle. De plus, l'AMLS projette vers les collicules supérieurs (Norita et al., 1996), donc il se pourrait que l'AMLS ait un rôle dans la régulation des mouvements oculaires lors de mouvements soit de l'observateur soit des objets l'entourant. Cette possibilité semble d'autant plus plausible dues aux projections à partir du noyau central latéral (Updyke, 1981; Tong et al., 1982) et de la partie ventrale du corps genouillé latéral (Updyke, 1981) vers l'AMLS. Ces deux noyaux thalamiques étant également reliés au collicule supérieur (Graham et Berman, 1981; Noseworthy et Partlow, 1992).

Au niveau écologique, les mouvements oculaires sont souvent évoqués par un déplacement dans l'environnement. Tout mouvement dans l'environnement a pour conséquence une stimulation des organes vestibulaires. Donc, il n'est pas surprenant qu'une population de neurones dans l'AMLS soit sélective à une stimulation vestibulaire (Joseph et Giroud, 1986). Cette sensibilité à la stimulation vestibulaire serait conséquent avec l'hypothèse que l'AMLS aurait un rôle dans les mouvements oculaires lors de la locomotion. De plus, les neurones de l'AMLS ont été décrits comme étant sélectifs à des stimuli auditifs (Toldi et Fehér, 1984). Alors que les sons dans l'environnement sont souvent liés à des stimuli saillants. Ainsi une aire corticale sensible au stimuli auditifs pourrait influencer les mouvements oculaires en présence de stimuli saillants.

Plusieurs éléments tendent à contredire cette hypothèse. Dans un premier temps, dans notre étude il y a plus de neurones dans l'AMLS qui sont sélectifs à un stimulus de flux optique qui simule un mouvement vers l'arrière plutôt que vers l'avant. De plus, les travaux de disparité rétinienne de Toyama et al. (1990) vont dans le même sens que les résultats avec le flux optique. C'est-à-dire qu'il existe une préférence des neurones de l'AMLS pour le déplacement d'objets qui s'éloignent de l'observateur. Cette sélectivité à un mouvement vers l'arrière ou à un stimulus qui s'éloigne est problématique puisque la locomotion dans l'environnement se fait rarement de reculons. Quel serait la valeur adaptative d'une aire impliquée dans les mouvements oculaires lors de déplacements vers l'arrière? Enfin, il ne faut pas oublier que des réponses somatosensorielles (Dubner, 1966) ont également été observées. Cette sélectivité somatosensorielle est également difficile à réconcilier avec une fonction de mouvement oculaire.

Par contre, il est possible de réconcilier ces objections avec l'hypothèse que l'AMLS soit impliquée dans les mouvements oculaires. En effet, Toyama et al. (1990) n'ont pas simplement démontré que les neurones de l'AMLS préfèrent un stimulus qui s'éloigne, ils sont sélectifs à des stimuli qui sont proches de l'animal. Des stimuli à proximité pourraient entrer en contact avec l'animal, créant ainsi une stimulation somatosensorielle. Une aire qui pourrait intégrer toutes ses formes de stimulations à l'intérieur d'un champ récepteur multimodal pourrait jouer un rôle pour coder l'aspect saillant de stimuli près de l'animal. Par exemple, lorsqu'un chat se relève la tête après avoir mangé, il y a à la fois une stimulation somatosensorielle lorsque le museau frôle la nourriture, visuelle et vestibulaire lorsque l'animal s'éloigne et des mouvements de vergences conséquentes aux mouvements de la tête vers l'arrière. D'ailleurs, après une lésion de l'AMLS, Fabre et Buser (1981) ont remarqué un déficit lorsque les chats devaient

toucher de la patte un levier qui se déplaçait. Ces résultats comportementaux pourraient être expliqués par une incapacité de toucher le levier, puisque la lésion aurait diminuée la capacité de l'animal à effectuer des mouvements oculaires pour des objets à proximité. L'animal serait alors incapable de suivre avec le regard l'objet à atteindre avec la patte.

Ceci étant dit, il est peu probable qu'une aire corticale existe spécifiquement pour une telle tâche. Soit une tâche qui implique une intégration multimodale spécifique à une stimulation rapprochée qui nécessite des mouvements oculaires lors de mouvements vers l'arrière qui peuvent être influencés par une stimulation auditive, somatosensorielle, vestibulaire et visuelle. Ceci est une situation très spécifique et il serait peu efficace d'avoir un système aussi spécialisé. Une aire corticale multimodale dont la vocation serait plus générale que celle présentée ci-haut, pourrait utiliser de l'information de toutes les modalités mentionnées présentes dans l'AMLS pour guider des mouvements oculaires vers des stimuli saillants. Hors, à part le fait évident qu'une aire multimodale, comme l'AMLS, soit impliquée dans un codage de l'aspect saillant d'un stimulus on ne peut conclure beaucoup sur le rôle fonctionnel et l'utilité écologique des propriétés des neurones de cette région. Des études plus approfondies et ciblées étant nécessaires. Notamment, des études comportementales sur des chats qui ont une lésion de l'AMLS, permettraient de mieux comprendre le rôle fonctionnel de cette région.

5. Une région homologue chez le singe

Une comparaison des propriétés de l'AMLS avec certaines régions chez le singe pourrait élucider, au moins partiellement, le rôle de cette aire. Il existe des aires relativement bien étudiées chez le singe qui impliquent justement des mouvements

oculaires ainsi que d'autres modalités non visuelles. En effet, l'aire ventrale du sulcus intrapariétal (VIP) a été associée aux mouvements des yeux. Cependant, il y a également l'aire médiane temporelle (MT) qui présente des propriétés physiologiques similaires à celles de l'AMLS.

5.1 L'aire MT

Il a déjà été suggéré que chez le chat le PMLS serait l'homologue de MT chez le singe (Payne, 1993). L'homologie entre le PMLS et MT a été établie par des similarités quant aux connexions neuroanatomiques et des propriétés physiologiques. Cependant, cette homologie pose problème dans la mesure où le PMLS n'a pas de neurones sélectifs au patron d'un plaid alors que MT a une telle population (Movshon et al., 1986; Rodmann et Albright, 1989; Albright et Stoner, 1995).

L'AMLS, quant à elle, a un patron de connexions neuroanatomiques qui diffère peu de celui du PMLS. De plus, la comparaison entre les propriétés physiologiques du PMLS et de l'AMLS dans la présente étude a démontré qu'il n'y a pas de différences entre ces deux aires quant à certaines propriétés. Lorsque des différences existent, celles-ci sont peu importantes en fait de valeur absolue, bien qu'il y ait une différence significative. Ainsi, l'AMLS partage plusieurs caractéristiques avec le PMLS qui font en sorte que les deux aires soient des homologues potentiels de MT. La présence de neurones qui répondent à la direction du patron d'un plaid porte à croire que l'AMLS serait un meilleur homologue de MT que le serait le PMLS.

Cependant, la candidature de l'AMLS comme homologue de MT n'est guère plus satisfaisante que celle du PMLS, mais pour d'autres raisons. Dans un premier temps, le pourcentage de neurones qui répondent à la direction du patron d'un plaids est plus élevé dans MT, de 25 à 30% (Movshon et al., 1986; Rodmann et Albright, 1989; Albright et Stoner, 1995), que dans l'AMLS (13%). Deuxièmement, il est connu que l'aire MT répond surtout à des stimuli qui ont une direction axiale centrifuge, et le plus grand sous groupe de neurones dans MT (40%) est sélectif à un mouvement de l'observateur vers l'avant (Albright, 1989), alors que ceci n'est pas le cas dans l'AMLS. Des 9 neurones clairement sélectifs à une direction de mouvement d'un stimulus de flux optique, 5 répondaient de façon maximale à un mouvement vers l'arrière. Bien que le petit échantillon pourrait permettre un biais, il est peu probable que le biais soit assez important pour provoquer un contraste aussi marqué avec la distribution observée dans MT. Cette distribution de direction préférée pour le flux optique dans MT ressemble bien plus à celui retrouvé dans le PMLS (Brosseau-Lachaine et al., 2001).

De plus, comme il a déjà été noté, les neurones de l'AMLS sont sélectifs à une stimulation qui peut provenir de plusieurs modalités, notamment, une stimulation auditive, vestibulaire, somatosensorielle, visuomotrice et visuelle (Dubner, 1966; Fabre et Buser, 1981; Toldi et Fehér, 1984; Joseph et Giroud, 1986). Mise à part des projections réciproques entre le collicule supérieur et l'aire MT (Rodmann et al., 1990; Maioli et al., 1992), cet aspect multimodal n'est pas présent dans l'aire MT. Cette différence pourrait être attribuée au fait que ce sont deux aires d'espèces distinctes, dont l'ancêtre commun remonte à 65 millions d'années (Young, 1981 tel que cité dans Payne, 1993). Cependant, il est peu probable que deux aires qui diffèrent autant quant à leurs aspects physiologiques

puissent être des aires homologues. En fait, dans cette mesure le PMLS semblerait être un meilleur homologue de MT que l'AMLS.

5.2 L'aire VIP

L'aire VIP présente plus de similarité avec l'AMLS si l'on considère la sélectivité de ses neurones et ses connexions neuroanatomiques. Dans un premier temps, dans la modalité visuelle, le VIP reçoit uniquement des projections à partir d'autres aires de la voie dorsale (Baizer et al., 1991). Ceci suggère donc que le VIP est impliqué dans l'analyse du mouvement (Colby et al., 1993). De plus, cette aire reçoit des afférentes directes et indirectes en provenance de l'aire somatosensorielle primaire (Seltzer et Pandya, 1986). Ainsi, le VIP ressemble à l'AMLS dans la mesure où celui-ci serait impliqué dans l'analyse du mouvement tout en recevant des informations somatosensorielles.

Des similarités quant aux caractéristiques physiologiques visuelles existent également entre les deux aires. L'indice de sélectivité à la direction est de 0.86 dans le VIP (Colby et al., 1993), soit une valeur qui est similaire à celle observée dans la présente étude. Les neurones du VIP préfèrent généralement des vitesses élevées tout comme les neurones de l'AMLS. De plus, ces mêmes auteurs ont observé qu'environ 50% des neurones dans le VIP sont sélectifs à la profondeur d'un stimulus, alors que ceci a déjà été noté pour les neurones de l'AMLS (Toyama et al., 1990). De plus, les neurones de l'aire VIP sont sélectifs à des stimuli de flux optique (Bremmer et al., 1997).

Le VIP est également intéressant comme homologue potentiel de l'AMLS car Colby et al. (1993) ont démontré que les neurones du VIP modulent leur réponse lors de

mouvements oculaires de poursuite. De plus, 70% des neurones du VIP répondent à la fois à des stimuli visuels et somatosensoriels (Duhamel et al., 1998) alors que la stimulation somatosensorielle évoque également une réponse parmi les neurones de l'AMLS (Dubner, 1966). Il y a souvent une concordance spatiale des champs récepteurs entre les deux modalités (Duhamel et al., 1998). Les neurones dont le champ récepteur visuel est localisé au niveau de l'aire centrale sont souvent associés à des champs récepteurs somatosensoriels près du museau. Ces mêmes neurones préfèrent des stimuli visuels près de l'animal, ce qui n'est pas surprenant pour des neurones qui sont également sélectifs à une stimulation somatosensorielle du museau. Une relation entre la direction préférée des deux modalités existe également. Un neurone sélectif à un objet qui s'éloigne, sera sélectif à une stimulation somatosensorielle qui prend fin (une réponse de type *off*). Toutes ces tendances, mais notamment la dernière, ont été remarquées parmi une partie de l'échantillon des neurones de l'AMLS lors de la présente étude. Malheureusement, l'échantillon ne fût pas assez important pour en tirer des conclusions définitives.

Les caractéristiques physiologiques des neurones du VIP ont portées Colby et al. (1993) à suggérer que cette aire pourrait être impliquée dans la coordination des yeux, des mains et de la bouche. Surtout en ce qui a trait à des stimuli près de l'animal. Cette conclusion diffère peu de ceux tirés ci-haut (voir section 4) à propos des fonctions écologiques de l'AMLS.

Avec les informations actuelles il ne semble pas être possible de trouver une aire clairement identifiable comme l'homologue de l'AMLS chez le singe. Bien que présentement l'aire VIP présente le plus grand nombre de caractéristiques communes avec

l'AMLS, trop peu d'information à propos des deux aires est disponible pour en tirer une conclusion définitive. De même, le manque d'information à la fois neuroanatomique et électrophysiologique à propos de l'AMLS ne permet pas de tirer de conclusions fermes à propos de son rôle dans l'analyse de l'information visuelle dans l'environnement. Ceci étant dit, les propriétés de bases et la sélectivité des neurones de l'AMLS pour la direction de mouvements complexes suggèrent que cette aire soit impliquée dans une analyse d'information visuelle de haut niveau. Ainsi, chez le chat, l'AMLS serait située dans une voie comparable à la voie dorsale chez l'humain et le singe.

6. Direction future pour la recherche

6.1 Études neuroanatomiques

Afin de mieux comprendre le rôle de l'AMLS et d'être en mesure de suggérer un homologue potentiel, plusieurs projets devront être réalisés. Bien que le meilleur moyen de connaître le rôle fonctionnel de l'AMLS soit d'étudier les propriétés physiologiques de ses neurones, une meilleure connaissance des connexions neuroanatomiques de cette aire est également nécessaire. La plupart des connaissances à propos des connexions de l'AMLS proviennent d'études où le but premier n'était pas l'étude de l'AMLS en soit. Hors, souvent les conclusions de ces études concernant l'AMLS se basent sur très peu de données. Des études qui auraient pour but premier l'analyse des connexions de l'AMLS seraient nécessaires. Dans le contexte des études neuroanatomiques deux questions paraissent particulièrement intéressantes.

Premièrement, une étude ciblée des connexions entre le LPm et l'AMLS permettrait d'établir si des projections existent entre ces deux régions. Le fait que la connexion entre le LPm et l'AMLS est faible est surprenant dans la mesure où l'AMLS a des connexions avec le collicule supérieur (Norita et al., 1996) tout comme le LPm (Graybiel, 1972; Graybiel et Berson, 1980) et que les deux régions partagent plusieurs propriétés physiologiques. Par exemple, la présence de neurones sélectifs à la direction du patron d'un plaid et une sélectivité pour des RDKs complexes. Ce qui suggère que les deux régions pourraient faire partie d'un même réseau neuronal. Dans ce contexte, des études de désactivation pourrait compléter des études de traçage afin d'établir si il y a un lien fonctionnel entre ces deux régions.

Deuxièmement, une meilleure connaissance de la projection de l'AMLS vers l'AEV serait également intéressante. Si celle-ci s'avère faible, il serait fort intéressant d'utiliser des traceurs multisynaptiques afin d'établir si l'AMLS projette indirectement vers l'AEV en passant par soit le PLLS ou l'ALLS. Alternativement, afin de connaître le rôle de l'AMLS, une meilleure description des projections de celle-ci vers des aires de d'autres modalités pourraient être toutes aussi utiles. Par exemple, si l'AMLS projette vers le cortex moteur il serait alors possible de suggérer que celui-ci soit impliqué dans la génération de mouvements oculaires et d'effectuer des expériences électrophysiologiques dans ce sens.

6.2 Études électrophysiologiques

Trois études électrophysiologiques pourraient aussi mener à des résultats intéressants. Dans un premier temps, une étude exhaustive des propriétés multimodales des neurones de l'AMLS serait nécessaire pour vérifier si les neurones de l'AMLS peuvent

réellement être considérés comme étant multimodaux. Si l'AMLS est réellement impliquée dans une intégration multimodale en lien avec des mouvements oculaires, il doit y avoir obligatoirement des neurones multimodaux. Il est possible qu'il y ait plusieurs populations distinctes de neurones dans l'AMLS, chacune d'elles serait sélective à une seule modalité.

Deuxièmement, on sait que l'AMLS à une plus petite proportion que l'AEV de neurones qui sont sélectifs au mouvement complexe tel que défini par un plaids. Rappelons que plusieurs auteurs ont décrit la connexions entre l'AMLS et l'AEV comme étant faible (Miceli et al., 1985; Reinoso-Suárez et Roda, 1985; Norita et al., 1986; Olson et Graybiel, 1987; Norita et al., 1996). De plus, il y a une forte projection du côté médian au côté latéral du sulcus suprasylvien latéral (Norita et al., 1996; Hilgetag et Grant, 2001), et le côté latéral du sulcus suprasylvien projette fortement à son tours vers l'AEV (Miceli et al., 1985; Reinoso-Suárez et Roda, 1985). Est-ce que les neurones du PLLS et de l'ALLS ont une sélectivité au mouvement complexe, tel que définie par des plaids, qui est intermédiaire à l'AMLS et l'AEV?

Troisièmement, l'homologie possible de l'AMLS et le VIP suggère une dernière étude. Une comparaison ciblée des propriétés des champs récepteurs de l'AMLS et du VIP serait nécessaire afin d'établir s'il y a une homologie entre ces deux aires. D'ailleurs, une caractéristique bien précise et particulière aux neurones du VIP pourrait permettre de renforcer l'homologie entre ces deux aires, si homologie il y a. Les champs récepteurs visuels des neurones du VIP ne sont pas organisés de façon rétinotopique, ils sont plutôt centrés par rapport à la tête de l'animal. C'est-à-dire que même si les yeux se déplacent, le champ récepteur visuel ne se déplace pas dans l'espace extracorporel, tant et aussi longtemps que la tête ne bouge pas (Colby, 1998; Goldberg et al., 1990; Duhamel, et al.,

1998). Évidemment, il est difficile de déterminer si cette même situation sévit parmi les neurones de l'AMLS puisque plus souvent qu'autrement l'électrophysiologie chez le chat est effectuée sur des animaux anesthésiés. Si cette caractéristique des champs récepteurs du VIP n'est pas un phénomène attentionnel, il serait possible d'établir si les neurones de l'AMLS ont les mêmes propriétés en variant la position des yeux tout en vérifiant si le champ récepteur se déplace à chaque nouvelle position oculaire. Si malheureusement l'attention a un rôle à jouer, seul une étude avec des chats éveillés pourrait réellement résoudre cette question.

RÉFÉRENCES

- Adelson, E. H. et Movshon, J. A. (1982). Phenomenal coherence of moving visual patterns. *Nature*, 300, 523-525.
- Albright, T. D. (1989). Centrifugal directional bias in the middle temporal visual area (MT) of the macaque. *Visual Neuroscience*, 2, 177-188.
- Albright, T. D. et Stoner, G. R. (1995). Visual motion perception. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 92, 2433-2440.
- Baizer, J. S., Ungerleider, L. G. et Desimone, R. (1991). Organization of visual inputs to the inferior temporal and posterior parietal cortex in macaques. *The Journal of Neuroscience*, 11 (1), 168-190.
- Benedek, G., Mucke, L., Norita, M., Albowitz, B. et Creutzfeldt, O. D. (1988). Anterior ectosylvian visual area (AEV) of the cat: physiological properties. *Progress in Brain Research*, 75, 245-255.
- Bremmer, F., Duhamel, J.-R., Ben Hamed, S. et Graf, W. (1997). The representation of movement in near extra-personal space in the macaque ventral intraparietal area (VIP). Dans P. Thier et O. Karnath (Éd.), *Contribution of the Parietal Lobe to Orientation in Three-Dimensional Space* (619-631). Berlin: Springer-Verlag.
- Brosseau-Lachaine, O., Faubert, J. et Casanova, C. (2001). Functional sub-regions for optic flow processing in the posteromedial lateral suprasylvian cortex of the cat. *Cerebral Cortex*, 11, 989-1001.
- Casanova, C., Freeman, R. D. et Nordmann, J. P. (1989). Monocular and binocular response properties of cells in the striate-recipient zone of the cat's lateral posterior-pulvinar complex. *Journal of Neurophysiology*, 62 (2), 544-557.
- Casanova, C., Merabet, L., Desautels, A. et Minville, K. (2001). Higher-order motion processing in the pulvinar. *Progress in Brain Research*, 134, 71-82.
- Casanova, C. et Savard, T. (1996). Responses to moving texture patterns of cells in the striate-recipient zone of the cat's lateral posterior-pulvinar complex. *Neuroscience*, 70 (2), 439-447.
- Casanova, C., Savard, T., Nordmann, J. P., Molotchnikoff, S. et Minville, K. (1995). Comparison of the responses to moving texture patterns of simple and complex cells in the cat's area 17. *Journal of Neurophysiology*, 74 (3), 1271-1286.
- Chalupa, L. M. et Abramson, B. P. (1989). Visual receptive fields in the striate-recipient zone of the lateral posterior-pulvinar complex. *The Journal of Neuroscience*, 9 (1), 347-357.

- Chalupa, L. M., Williams, R. W. et Hughes, M. J. (1983). Visual response properties in the tectorecipient zone of the cat's lateral posterior-pulvinar complex: A comparison with the superior colliculus. *The Journal of Neuroscience*, 3 (12), 2587-2596.
- Colby, C. L. (1998). Action-oriented spatial reference frames in cortex. *Neuron*, 20, 15-24.
- Colby, C. L., Duhamel, R.-R. et Golberg, M. E. (1993). Ventral intraparietal area of the macaque: Anatomic location and visual response properties. *Journal of Neurophysiology*, 69 (3), 902-914.
- Derrington, A. M. et Badcock, D. R. (1985). The low level motion system has both chromatic and luminance inputs. *Vision Research*, 25 (12), 1879-1884.
- Djavadian, R. L. et Harutiunian-Kozak, B. A. (1983). Retinotopic organization of the lateral suprasylvian area of the cat. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 43, 251-262.
- Dow, B. M. et Dubner, R. (1971). Single-unit responses to moving visual stimuli in middle suprasylvian gyrus of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 34, 47-55.
- Dubner, R. (1966). Single cell analysis of sensory interaction in anterior lateral and suprasylvian gyri of the cat cerebral cortex. *Experimental Neurology*, 15, 255-273.
- Duhamel, J.-R., Colby, C. L. et Goldberg, M. E. (1998). Ventral intraparietal area of the macaque: Congruent visual and somatic responses properties. *Journal of Neurophysiology*, 79 (1), 126-136.
- Dumbrava, D., Faubert, J. et Casanova, C. (2001). Global motion integration in the cat's lateral posterior-pulvinar complex. *European Journal of Neuroscience*, 13, 2218-2226.
- Fabre, M et Buser, P. (1981). Effects of lesioning the anterior suprasylvian cortex on visuo-motor guidance performance in the cat. *Experimental Brain Research*, 41, 81-88.
- Felleman, D. J. et Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex *Cerebral Cortex*, 1, 1-47.
- Gizzi, M. S., Katz, E. et Movshon, J. A. (1981). Orientation selectivity in the cat's lateral suprasylvian visual cortex. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, supp. 20, 149.
- Goldberg, M. E., Colby, C. L. et Duhamel, J.-R. (1990). Representation of visuomotor space in the parietal lobe of the monkey. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 55, 729-39.
- Goodale, M. A., Meenan, J. P., Bühlhoff, H. H., Nicolle, D. A., Murphy, K. J. et Racicot, C. I. (1994). Separate neural pathways for the visual analysis of object shape in perception and prehension. *Current Biology*, 11 (24), 604-610.
- Goodale, M. A. et Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neuroscience*, (1), 20-25.

- Graham, J. et Berman, N. (1981). Origins of the pretectal and tectal projections to the central lateral nucleus in the cat. *Neuroscience Letters*, 26, 209-214.
- Grant, S. et Shipp, S. (1991). Visuotopic organization of the lateral suprasylvian area and of an adjacent area of ectosylvian gyrus of cat cortex : A physiological and connectional study. *Visual Neuroscience*, 6, 315-338.
- Graybiel, A. M. (1972). Some ascending connections of the pulvinar and nucleus lateralis posterior of the thalamus in the cat. *The Journal of Neuroscience*, 3 (12), 2587-2596.
- Graybiel, A. M. et Berson, D. M. (1980). Histochemical identification and afferent connections of subdivisions in the lateralis posterior-pulvinar complex and related nuclei in the cat. *Neuroscience*, 5, 1175-1238.
- Guillery, R. W. (1995). Anatomical evidence concerning the role of the thalamus in corticocortical communication : a brief review. *Journal of Anatomy*, 187, 583-592.
- Hilgetag, C. C. et Grant, S. (2001). Uniformity and specificity of long-range corticocortical connections in the visual cortex of the cat. *Neurocomputing*, 38-40, 667-673.
- Hilgetag, C. C., O'Neill, M. A. et Young, M. P. (2000). Hierarchical organization of macaque and cat cortical sensory systems explored with a novel network processor. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B. Biological Sciences*, 355, 71-89.
- Imbert, M. (1983). La neurobiologie de l'image. *La Recherche*, 14 (144), 600-613.
- Itoh, K. et Mizuno, N. (1977). Topographical arrangement of thalamocortical neurons in the centrolateral nucleus (CL) of the cat, with special reference to a spino-thalamo-motor cortical path through the CL. *Experimental Brain Research*, 30, 471-480.
- Jones, E. G. et Burton, H. (1974). Cytoarchitecture and somatic sensory connectivity of thalamic nuclei other than the ventrobasal complex in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, 154, 39-432.
- Joseph, J. P et Giroud, P. (1986). Visuomotor properties of neurons of the anterior suprasylvian gyrus in the awake cat. *Experimental Brain Research*, 62, 355-362.
- Kawamura, K. et Naito, J. (1980). Corticocortical neurons projecting to the medial and lateral banks of the middle suprasylvian sulcus in the cat : An experimental study with the horseradish peroxidase method. *The Journal of Comparative Neurology*, 193, 1009-1022.
- Kim, J.-N., Mulligan, K. et Sherk, H. (1997). Simulated optic flow and extrastriate cortex. I. Optic flow versus texture. *Journal of Neurophysiology*, 77, 554-561.
- Kuffler, S. W. (1952). Neurons in the retina: organization, inhibition and excitation problems. *Cold Harbor Springs Symposia on Quantitative Biology*, 17, 281-292.

- Kuffler, S. W. (1953). Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *Journal of Neurophysiology*, 16, 37-68.
- Li, B., Li, B.-W., Chen, Y., Wang, L.-H. et Diao, Y.-C. (2000). Response properties of PMLS and PLLS neurons to simulated optic flow patterns. *European Journal of Neuroscience*, 12, 1534-1544.
- Lomber, S. G. (2001). Behavioral cartography of visual functions in cat parietal cortex: areal and laminar dissociations. *Progress in Brain Research*, 134, 265-284.
- Maioli, M. G., Domeniconi, R., Squatrito, S. et Sanseverino, E. R. (1992). Projections from cortical visual areas of the superior temporal sulcus to the superior colliculus, in macaque monkeys. *Archives Italiennes de Biologies*, 130, 157-166.
- Maunsell, J. H. R. et van Essen, D. C. (1983). The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey. *The Journal of Neuroscience*, 3 (12), 2563-2586.
- Merabet, L., Desautels, A., Minville, K. et Casanova, C. (1998). Motion integration in a thalamic visual nucleus. *Nature*, 396, 265-268.
- Merabet, L., Minville, K., Ptito, M., et Casanova, C. (2000). Responses of neurons in the cat posteromedial lateral suprasylvian cortex to moving texture patterns. *Neuroscience*, 97 (4), 611-623.
- Miceli, D., Repérant, J. et Ptito, M. (1985). Intracortical connections of the anterior ectosylvian and lateral suprasylvian visual areas in the cat. *Brain Research*, 347, 291-298.
- Mishkin, M., Ungerleider, L. G. et Macko, K. A. (1983). Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends in Neuroscience*, 6, 414-417.
- Movshon, J. A., Adelson, E. H., Gizzi, M. S. et Newsome, W. T. (1986). The analysis of moving visual patterns. Dans C. Chagas, R. Gattass et C. Gross (Éds.), *Pattern Recognition Mechanisms* (pp 148-164). New York: Springer Verlag.
- Movshon, J. A. et Newsome, W. T. (1996). Visual response properties of striate cortical neurons projecting to area MT in macaque monkeys. *The Journal of Neuroscience*, 16 (23), 7733-7741.
- Movshon, J. A., Thompson, I. D. et Tolhurst, D. J. (1978). Spatial summation in the receptive fields of simple cells in the cat's striate cortex. *Journal of Physiology*, 283, 53-77.
- Mucke, L., Norita, M., Benedek, G. et Creutzfeldt, O. (1982). Physiologic and anatomic investigation of a visual cortical area situated in the ventral bank of the anterior ectosylvian sulcus of the cat. *Experimental Brain Research*, 46, 1-11.

- Mulligan, K., Kim, J.-N. et Sherk, H. (1997). Simulated optic flow and extrastriate cortex. II. Responses to bar versus large-field stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 77, 562-570.
- Newsome, W. T., Britten, K. H., Salzman, C. D. et Movshon, J. A. (1990). Neuronal mechanisms of motion perception. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 55, 697-705.
- Newsome, W. T., Mikami, A. et Wurtz, R. H. (1986). Motion selectivity in macaque visual cortex. III. Psychophysics and physiology of apparent motion. *Journal of Neurophysiology*, 55 (6), 1340-1351.
- Norita, M., Kase, M., Hoshino, K., Meguro, R., Fanaki, S., Hirano, S. et McHaffie, J. G. (1996). Extrinsic and intrinsic connections of the cat's lateral suprasylvian visual area. *Progress in Brain Research*, 112, 231-250.
- Norita, M., Mucke, L., Benedek, G., Albowitz, B., Katoh, Y. et Creutzfeldt, O. D. (1986). Connections of the anterior ectosylvian visual area (AEV). *Experimental Brain Research*, 62, 225-240.
- Noseworthy, M. D. et Partlow, G. D. (1992). Ultrastructure of the ventral lateral geniculate nucleus (LGNv) receiving tectal afferents in the cat. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 52, 113-117.
- Nowlan, S. J. et Sejnowski, T. J. (1995). A selection model for motion processing in area MT of primates. *The Journal of Neuroscience*, 15 (2), 1195-1214.
- Olson, C. R. et Graybiel, A. M. (1987). Ectosylvian visual area of the cat: Location, retinotopic organization, and connections. *The Journal of Comparative Neurology*, 261, 277-294.
- Palmer, L. A., Rosenquist, A. C. et Tusa, R. J. (1978). The retinotopic organization of lateral suprasylvian visual areas in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, 177, 237-256.
- Payne, B. R. (1993). Evidence for visual cortical area homologs in cat and macaque monkey. *Cerebral Cortex*, 3, 1-25.
- Raczkowski, D. et Rosenquist, A. C. (1983). Connections of the multiple visual cortical areas with the lateral posterior-pulvinar complex and adjacent thalamic nuclei. *The Journal of Neuroscience*, 3 (10), 1912-1942.
- Reichardt, W. (1961). Autocorrelation, a principle for the evaluation of sensory information by the central nervous system. Dans W. Rosemblich (Éd.), *Sensory Communication* (pp. 303-317). New York: MIT Press.
- Reinoso-Suárez, F. et Roda, J. M. (1985). Topographical organization of the cortical afferent connections to the cortex of the anterior ectosylvian sulcus of the cat. *Experimental Brain Research*, 59, 313-324.

- Rodman, H. R. et Albright, T. D. (1989). Single-unit analysis of pattern-motion selective properties in the middle temporal visual area (MT). *Experimental Brain Research*, 75, 53-64.
- Rodmann, H. R., Gross, C. G. et Albright, T. D. (1990). Afferent bases of visual response properties in area MT of the macaque. II. Effects of superior colliculus removal. *The Journal of Neuroscience*, 10 (4), 1154-1164.
- Sanides, F. et Hoffmann, J. (1967). Cyto- and myeloarchitecture of the visual cortex of the cat and of the surrounding integration cortices. *Journal for Hirnforschung*, 9 (3), 225-252.
- Scannell, J. W., Blakemore, C. et Young, M. P. (1995). Analysis of connectivity in the cat cerebral cortex. *The Journal of Neuroscience*, 15 (2), 1463-1483.
- Scannell, J.W., Burns, G. A. P. C., Hilgetag, C. C., O'Neill, M. A. et Young, M. P. (1999). The connectional organization of the cortico-thalamic system of the cat. *Cerebral Cortex*, 9, 277-299.
- Scannell, J. W., Sengpiel, F., Tovée, M. J., Benson, P. J., Blakemore, C. et Young, M. P. (1996). Visual motion processing in the anterior ectosylvian sulcus of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 76 (2), 895-907.
- Schiller, P. H. (1996). On the specificity of neurons and visual areas. *Behavioural Brain Research*, 76, 21-35.
- Seltzer, B. et Pandya, D. N. (1980). Converging visual and somatic sensory cortical input to the intraparietal sulcus of the rhesus monkey. *Brain Research*, 192, 339-351.
- Sherk, H. (1986). Location and connections of visual cortical areas in the cat's suprasylvian sulcus. *The Journal of Comparative Neurology*, 247, 1-31.
- Sherk, H. (1988). Retinotopic order and functional organization in a region of suprasylvian visual cortex, the Clare-Bishop area. *Progress in Brain Research*, 75, 237-244.
- Sherk, H. et Mulligan, K. A. (1993). A reassessment of the lower visual field map in striate-recipient lateral suprasylvian cortex. *Visual Neuroscience*, 10, 131-158.
- Sherk, H., Mulligan, K. et Kim, J.-N. (1997). Neuronal responses in extrastriate cortex to objects in optic flow fields. *Visual neuroscience*, 14, 879-895.
- Shipp, S. et Grant, S. (1991). Organization of reciprocal connections between area 17 and the lateral suprasylvian area of cat visual cortex. *Visual Neuroscience*, 6, 339-355.
- Symonds, L. L. et Rosenquist, A. C. (1984a). Corticocortical connections among visual areas in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 229, 1-38.

- Symonds, L. L. et Rosenquist, A. C. (1984b). Laminar origins of visual corticocortical connections in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 229, 39-47.
- Symonds, L. L., Rosenquist, A. C., Edwards, S. B. et Palmer, L. A. (1981). Projections of the pulvinar-lateral posterior nucleus to visual cortical areas in the cat. *Neuroscience*, 6(10), 1995-2020.
- Toldi, J. et Fehér, O. (1984). The properties of acoustically responsive cells in the anterior suprasylvian gyrus of the cat. *Acta Physiologica Hungarica*, 63 (2), 111-117.
- Tong, L., Kalil, R. E. et Spear, P. D. (1982). Thalamic projections to visual areas of the middle suprasylvian sulcus in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 212, 103-117.
- Toyama, F., Fujii, K et Umetani, K. (1990). Functional differentiation between the anterior and posterior Clare-Bishop cortex of the cat. *Experimental Brain Research*, 81, 221-233.
- Updyke, B. V. (1981). Projections from visual areas of the middle suprasylvian sulcus onto the lateral posterior complex and adjacent thalamic nuclei in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 201, 477-506.
- Vaina, L. M. et Cowey, A. (1996). Impairment of the perception of second order motion but not first order motion in a patient with unilateral focal brain damage. *Proceedings of the Royal Society of London Series B; Biological Sciences*, 263, 1225-1232.
- van der Gucht, E., Vandesande, F. and Arckens, L. (2001). Neurofilament protein: a selective marker for the architectonic parcellation of the visual cortex in adult cat brain. *Journal of Comparative Neurology*, 441 (4), 345-368.
- Villeneuve, M. Y., and Casanova, C. (2001). Complex motion integration in cat PMLS cortex. *Society for neuroscience abstracts*, 27: prog. # 165.1.
- Welch, L. (1989). The perception of moving plaids reveals two motion-processing stages. *Nature*, 337, 34-736.
- Yaka, R., Notkin, N., Yinon, U., and Wollberg, Z. (2002). Visual, auditory and bimodal activity in the banks of the lateral suprasylvian sulcus of the cat. *Neurosci Behav Physiol*, 32 (1), 103-108.