

Université de Montréal

**Caractérisation des réponses du PMLS au mouvement de deuxième ordre (modulé par le
contraste)**

par Laurent Bussières

**Unité académique Département de Physiologie, École d'Optométrie,
Faculté de Médecine**

Mémoire présenté à la Faculté de Médecine en vue de
l'obtention du grade de Maîtrise en Science Neurologiques

Février 2014

© Laurent Bussières 2014

Résumé

La perception visuelle ne se résume pas à la simple perception des variations de la quantité de lumière qui atteint la rétine. L'image naturelle est en effet composée de variation de contraste et de texture que l'on qualifie d'information de deuxième ordre (en opposition à l'information de premier ordre : luminance). Il a été démontré chez plusieurs espèces qu'un mouvement de deuxième ordre (variation spatiotemporelle du contraste ou de la texture) est aisément détecté. Les modèles de détection du mouvement tel le modèle d'énergie d'Adelson et Bergen ne permettent pas d'expliquer ces résultats, car le mouvement de deuxième ordre n'implique aucune variation de la luminance. Il existe trois modèles expliquant la détection du mouvement de deuxième ordre : la présence d'une circuiterie de type *filter-rectify-filter*, un mécanisme de *feature-tracking* ou simplement l'existence de non-linéarités précoces dans le traitement visuel. Par ailleurs, il a été proposé que l'information visuelle de deuxième ordre soit traitée par une circuiterie neuronale distincte de celle qui traite du premier ordre. Bon nombre d'études réfutent cependant cette théorie et s'entendent sur le fait qu'il n'y aurait qu'une séparation partielle à bas niveau. Les études électrophysiologiques sur la perception du mouvement de deuxième ordre ont principalement été effectuées chez le singe et le chat. Chez le chat, toutefois, seules les aires visuelles primaires (17 et 18) ont été extensivement étudiées. L'implication dans le traitement du deuxième ordre de l'aire dédiée à la perception du mouvement, le Sulcus syrasylvien postéro-médian latéral (PMLS), n'est pas encore connue. Pour ce faire, nous avons étudié les profils de réponse des neurones du PMLS évoqués par des stimuli dont la composante dynamique était de deuxième ordre. Les profils de réponses au mouvement de deuxième ordre sont très similaires au premier ordre, bien que moins sensibles. Nos données suggèrent que la perception du mouvement par le PMLS serait de type *form-cue*

invariant. En somme, les résultats démontrent que le PMLS permet un traitement plus complexe du mouvement du deuxième ordre et sont en accord avec son rôle privilégié dans la perception du mouvement.

Mots clés : Vision, électrophysiologie, deuxième ordre, mouvement, PMLS, form-cue invariant

Summary

Visual perception is not limited to the perception of the quantity of light that reaches the retina. The natural scene is in fact composed of contrast and texture variations which are classified as second-order information (in opposition to first-order for luminance). Moreover, second-order motion (spatiotemporal variation of contrast or texture) can easily be detected in several different species even though it cannot be explained by motion detection mechanisms such as the energy model (Adelson and Bergen). Indeed, second-order motion does not involve any luminance variation and cannot be detected by a classical receptor field based on an energy model. Three models are proposed for second-order detection: a filter-rectify-filter circuit, feature-tracking mechanisms or the presence of early non-linearity in the visual system. It was suggested that first- and second-order decoding are performed by distinct pathways. This theory is still debated, but it is generally accepted that they may be partially separated in the early stages of the visual systems. The majority of electrophysiological studies on second-order perception were performed on monkeys and cats. However, even if the cat's area 17 and 18 responses were greatly studied, the motion dedicated region, the Posteromedial lateral suprasylvian sulcus (PMLS), is still to be evaluated. We performed extracellular recordings in the PMLS to measure the response profiles of its composing neurons to second-order motion. PMLS first- and second-order profiles are similar, but second-order tunings are less selective. Our data suggest that the PMLS performs form-cue invariant processing and accomplishes a more complex decoding of second-order motion.

Keywords: Vision, electrophysiology, second-order, motion, PMLS, form-cue invariant

Table des matières

Résumé.....	i
Summary.....	iii
Table des matières.....	iv
Liste des figures.....	vi
Liste des sigles et abréviations.....	viii
Remerciements.....	ix
Introduction.....	1
1. Hiérarchie du système visuel.....	2
1.1 Vue d'ensemble.....	2
1.2 Voies des cellules X et Y.....	4
1.3 Hiérarchie plexiforme.....	7
2. Connectivité du PMLS.....	11
3. Champs récepteurs classiques (premier-ordre).....	13
4. Perception du mouvement.....	17
5. Mouvement de deuxième-ordre.....	21
5.1 Circuiteries distinctes.....	24
5.2 Modèles de traitement.....	25
But de l'étude et hypothèses.....	29
Article.....	30
Abstract.....	31
Introduction.....	32
Methods.....	34
Animal preparation.....	34
Cellular recording and visual stimulation.....	35
Data analysis.....	36
Results.....	38
First and second order response characteristics of PMLS neurons.....	39
Spatiotemporal profile of first- and second-order responses.....	41
Selectivity to carrier components of second-order stimuli.....	41

Local-field potentials.....	42
Discussion.....	43
Anatomical substrate for second-order motion decoding.....	45
Detection mechanisms and separate pathways.....	46
Figures.....	48
Bibliography.....	52
Discussion.....	55
1. Form-cue invariant.....	55
2. Voie des cellules Y.....	57
3. Experiences futures.....	59
Conclusion.....	62
Bibliographie.....	63
Annexe.....	70
Considérations méthodologiques.....	70
Analyse des données électrophysiologiques.....	70
Cryoloop.....	75

Liste des figures

Introduction

Figure 1. Illustration simplifiée des voies cellules X et Y.	6
Figure 2. Carte hiérarchique optimale en fonction des projections	9
Figure 3. Voie rétino-thalamo-corticale en direction du PMLS	12
Figure 4. Champs récepteurs classiques.....	14
Figure 5. Modèle d'énergie d'Adelson et Bergen.....	19
Figure 6. Stimulus de type enveloppe	23
Figure 7. Modèle <i>Filter-Rectify-Filter</i>	27

Article

Figure 1. Responses to first and second-order motion stimuli.....	48
Figure 2. First- and second-order response profiles of PMLS neurons	49
Figure 3. PMLS does not decode carrier properties.....	50
Figure 4. Low-gamma band power is correlated with neuronal responses.....	51

Annexe

Figure 1. Coefficients de décomposition en ondelettes	72
Figure 2. Spike Sorting	73
Figure 3. Interface d'analyse des enregistrements	74
Figure 4. Inactivation de 18 (cryoloop).....	76

Liste des sigles et abréviations

BW	Bande passante (Bandwidth)
CV	Variance circulaire (Circular variance)
CGL	Corps géniculé latéral (Lateral geniculate nucleus)
MT	Medial temporal area
fMRI	Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (Functional magnetic resonance imaging)
PMLS	Sulcus suprasylvien postéro-médian latéral (Posteromedial lateral suprasylvian sulcus)
RDK	Random dot kinematogram
CR	Champ récepteur (Receptor field)
SF	Fréquence spatiale (Spatial frequency)
TF	Fréquence temporelle (Temporal frequency)

Remerciements

Merci

Évidemment, je ne m'arrêterai pas là, bien que je croie que c'est le meilleur abstract que je n'ai jamais écrit.

Christian, je sais que d'accepter des étudiants qui disparaissent en cours de route est très loin d'être la chose la plus aimée pour un laboratoire. Je suis vraiment reconnaissant de la confiance qui m'a été donnée et de l'expérience que j'aie vécue au laboratoire. Je m'estime très chanceux d'avoir été accueilli dans un laboratoire où j'ai pu considérer mon directeur comme une figure paternelle; quelqu'un qu'on ne veut surtout pas mettre en colère, mais qui donne le goût de se dépasser. Je peux avouer sans retenue que je vais me souvenir toute ma vie du bruit d'une cellule, que ce soit du haut-parleur ou l'imitation faite par mon directeur.

Geneviève, c'est bien difficile de résumer tout ce que tu fais dans le lab et je crois que tu pourrais pratiquement écrire wonder woman dans ton cv. Il faut absolument que quelqu'un te le dise un jour, mais tout ce que tu as entendu sur les semaines où tu n'étais pas là, c'est faux. Et bien oui, il n'y a plus rien qui fonctionne, en tout cas, plus aussi bien. Je crois aussi que tu as le meilleur réseau d'information de l'école d'opto. Ça a toujours été un plaisir de venir faire mes pauses d'expériences au bureau et apprendre tout ce qu'il se passe dans le microcosme du 2^e étage.

Sébastien, je me répète, mais c'est dommage que tu ne sois pas arrivé au laboratoire plus tôt. Merci beaucoup pour toute ton aide et ton support, qu'ils aient été scientifique ou moral. Je ne te considère pas seulement comme le mini-boss, mais aussi comme un ami. J'espère pouvoir un jour avoir un aussi bon esprit critique, savoir remettre en question de manière aussi structurée. Même si mon passage au lab n'a pas toujours été facile, tu as toujours été là pour m'aider. Merci Seb.

Bruno, je vais te faire le cadeau de m'abstenir de faire une de mes jokes plates. Je sais que ça va te manquer. Bonne chance pour le in-vivo et je suis vraiment content que tu aies eu le projet que tu voulais, même si maintenant tu es rendu dans la secte du optical imaging.

Marianne, je crois bien qu'on avait les meilleures places dans le bureau étudiant. Difficile de ne pas regarder par la fenêtre quand il se passe toujours autant d'incidents fascinants en face de l'école d'optométrie.

Merci aussi à tous les gens du lab que j'ai côtoyés de proche ou de loin, Matthieu, Nawal, Reza, Jimmy, Azadeh et aussi Jean-François.

Alex, tu vas devoir m'endurer encore longtemps.

Ce n'est pas seulement la destination qui compte, mais aussi le chemin.

Introduction

La scène visuelle naturelle est très complexe et la perception de celle-ci ne se réduit pas seulement à la détection de la variation de la quantité de lumière (variation de luminance) par les photorécepteurs de la rétine. Il existe une certaine «qualité» dans la scène perçue qui ne s'exprime pas par une variation de la luminance (information de premier-ordre) et cette dimension est qualifiée d'information de deuxième ordre. Le deuxième-ordre correspond aux variations du contraste et de la texture au sein d'une image. De plus, la scène visuelle naturelle est continuellement en mouvement et nous sommes en mesure de détecter les variations spatiotemporelles du contraste et de la texture. Le mouvement de deuxième ordre est ainsi perçu par le système visuel et les premières expériences d'Albright (Albright, 1992) sur la perception de la variation de la texture démontrent que l'aire MT, aire dédiée à la perception du mouvement chez le singe, répond à une variation spatiotemporelle qui n'implique pas la luminance. Cependant, bien que de nombreuses études ont mesuré les réponses au mouvement de deuxième ordre des aires 17 et 18 chez le chat, les réponses du sulcus suprasylvien postéro-médian latéral ou PMLS (*posteromedial lateral suprasylvian sulcus*) n'ont pas encore été étudiées. Le PMLS est une aire corticale extrastriée dédiée à la perception du mouvement et considérée comme l'homologue de l'aire MT/V5. L'étude des profils de réponse du PMLS aux variations spatiotemporelles du contraste ou de la texture permettra d'évaluer l'implication de l'aire dédiée au mouvement dans la perception du deuxième ordre.

1. Hiérarchie du système visuel

1.1 Vue d'ensemble

Nos connaissances et notre compréhension du système visuel proviennent majoritairement des études faites chez le singe et le chat. L'extrapolation de l'animal à l'humain nous a été possible grâce au fait que de nombreux aspects anatomiques, physiologiques et fonctionnels sont conservés entre ces différentes espèces. On ne peut passer sous silence les travaux de Hubel et Wiesel qui ont permis d'établir la théorie des champs récepteurs classiques que l'on retrouve à la fois chez le singe, le chat, ainsi que chez l'humain (revue: Hubel and Wiesel, 1998). De plus, leurs travaux constituent la base des notions de l'organisation des aires visuelles primaires chez les trois espèces. Selon la théorie des champs récepteurs classiques, la scène visuelle est perçue suite à un traitement séquentiel de la lumière captée au niveau des photorécepteurs. L'image projetée au niveau de la rétine est analysée au travers de populations neuronales traitant d'aspects de plus en plus complexes de la scène visuelle (Werner and Chalupa, 2004).

Le traitement par étapes implique une organisation hiérarchique du système visuel. Si l'on trace un portrait global des différentes étapes, le traitement débute par la transduction de la lumière au niveau des photorécepteurs. Ceux-ci font synapse avec les cellules bipolaires, qui à leur tour activent les cellules ganglionnaires. La circuiterie fine de la rétine comprend aussi les cellules horizontales et amacrines se situant au niveau des couches plexiformes externes et internes respectivement. Celles-ci permettent des interactions latérales complexes entre les populations neuronales avoisinantes (Werner and Chalupa, 2004, Purves, 2011). Les cellules horizontales permettraient le maintien de la sensibilité au contraste et les cellules amacrines

moduleraient la réponse des cellules bipolaires envoyée vers les cellules ganglionnaires. Les cellules ganglionnaires intègrent l'activité rétinienne globale puis projette vers l'extérieur de l'œil par le biais du nerf optique en direction de l'encéphale. Suite au chiasma, le nerf optique se dirige vers le thalamus, important noyau de relais des informations sensorielles. Les axones ganglionnaires font alors synapse au niveau de plusieurs noyaux dont le corps géniculé latéral (CGL). Selon le modèle classique, le CGL envoie alors l'information visuelle au cortex visuel primaire, appelé V1 chez le singe et l'aire 17 chez le chat. Les résultats d'études de lésions au niveau du lobe temporal inférieur ainsi qu'au niveau du lobe pariétal postérieur ont démontré qu'il existe deux grandes voies de traitements de l'information visuelle (Pohl, 1973). La voie dorsale (voie du «où») traite de l'emplacement spatial des objets dans la scène visuelle et la voie ventrale (voie du «quoi») s'occupe de la reconnaissance des objets, de l'analyse de leurs caractéristiques et de leur discrimination (Lomber, 2001, Mishkin and Ungerleider, 1982). Le PMLS se situe au niveau de la voie dorsale puisque la perception du mouvement implique l'intégration de la variation de la position spatiale d'un objet dans le temps. L'homologue du PMLS chez l'homme et le singe se nomme l'aire MT/V5 (Burke et al., 1998, Payne, 1993).

La voie dorsale et ventrale proprement dites prennent naissance au niveau de l'aire visuelle primaire, se dirigent ensuite vers l'aire visuelle secondaire (V2 chez le singe et aire 18 chez le chat), puis se séparent en direction d'aires plus spécialisées. Cependant cette dichotomie est observable bien plus tôt que l'aire visuelle primaire. Elle est en effet présente dès les cellules ganglionnaires rétinienne lesquelles donnent naissance aux voies des cellules X et Y.

1.2 Voies des cellules X et Y

Les premiers résultats concernant la dichotomie des voies visuelles correspondent à la découverte de deux populations distinctes de cellules ganglionnaires chez le chat. La première population, nommée cellules X, démontrait une sommation linéaire des éléments tombant dans son champ récepteur alors que la deuxième, nommée cellules Y, effectuaient une sommation non-linéaire (Enroth-Cugell and Robson, 1966, Fukada and Saito, 1971). Chez le singe, deux populations ganglionnaires distinctes ont aussi été trouvées dans les mêmes années (Gouras, 1968). La première population (parvocellulaire) possédait un profil de réponse tonique alors que la deuxième (magnocellulaire) répondait de manière phasique. Ce n'est qu'un peu plus tard que l'homologie parvo/X et magno/Y entre les deux espèces a été établie lors de l'étude du CGL chez le singe (Sherman et al., 1976).

L'étude plus approfondie des propriétés des cellules X et Y a démontré de grandes différences concernant leurs profils de réponse (Ikeda and Wright, 1972). Les cellules X possèdent un champ récepteur plus petit dont les régions excitatrices et inhibitrices sont bien circonscrites. Elles sont ainsi très sensibles aux forts contrastes et à la netteté de l'image (focus). Elles répondent fortement aux stimuli fixes et possèdent des axones à conduction lente. D'un autre côté, les cellules Y sont caractérisées par un champ récepteur beaucoup plus large, mais moins bien défini. Elles répondent plus fortement aux stimuli en mouvement et sont moins sensibles à la netteté du contraste. Elles possèdent quant à elles des axones à conduction rapide. Les grandes différences entre ces deux populations ont amené les chercheurs à associer les cellules X à la voie ventrale pour la détection de la forme et les cellules Y à la voie dorsale pour la perception du mouvement. Il existe aussi un troisième type de cellules ganglionnaires qui a été découvert plus tardivement. La distinction quantitative entre les cellules W (voie

koniocellulaire) chez le singe (Irvin et al., 1986)) et X-Y concerne la conductivité axonale plus lente des cellules W. Leurs différences en termes de champ récepteur (similaire en taille à celui des cellules Y, mais beaucoup plus variable) et de profil de réponse (tonique et phasique) sont davantage de nature qualitative (Stone and Fukuda, 1974).

La dichotomie du système visuel commence donc au niveau de la rétine et est conservée au niveau du CGL (Figure 1). Les cellules ganglionnaires Y font uniquement synapse auprès des cellules géniculées Y et les cellules ganglionnaires X uniquement auprès des cellules géniculées X. De plus, la différence de vitesse de conduction entre les deux types cellulaires est aussi conservée au niveau des neurones du CGL (Hoffmann et al., 1972). Par ailleurs, les cellules X et Y du CGL sont désormais partiellement séparées au niveau du CGL. Les corps cellulaires sont en effet séparés en trois couches au niveau du CGL. Les cellules X se retrouvent principalement dans la couche A alors que les cellules Y dans les couches A-A1 et C. Les projections des cellules X et Y en direction des aires corticales démontrent aussi une ségrégation au niveau de la couche granulaire. Les cellules X font synapse au niveau de la sous-couche 4b et les cellules Y au niveau de la sous-couche 4a (Humphrey et al., 1985a). Le système visuel ne se résume cependant pas à un traitement séquentiel de l'information séparée en voies X/ventrale et Y/dorsale. Les interconnexions des différentes régions corticales et sous-corticales forment un vrai réseau plexiforme.

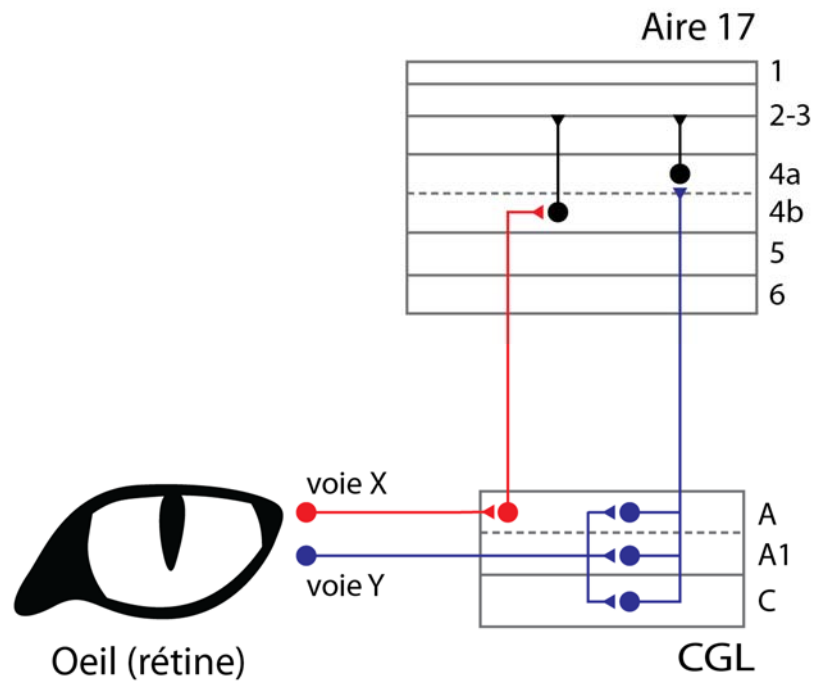


Figure 1. Illustration simplifiée des voies cellules X et Y. Les cellules ganglionnaires X font synapse auprès des cellules géniculées X au niveau de la couche A du CGL qui à leur tour font synapse auprès ces cellules corticales au niveau de la couche 4b. Les cellules ganglionnaires Y font synapse auprès des cellules géniculées du CGL au niveau des couches A-A1 et C qui à leur tour font synapse auprès des cellules corticales au niveau de la couche 4a. L'aire 17 est ici utilisée à titre d'exemple.

1.3 Hiérarchie plexiforme

Le système visuel suit une certaine hiérarchie dans son traitement de l'information. Cependant, les multiples interconnexions entre les différentes aires permettent un traitement qui n'est pas purement séquentiel. La nature plexiforme des connexions commence dès le CGL. Chez le chat, les neurones géniculés projettent non seulement vers l'aire 17, mais aussi vers l'aire 18, le PMLS et bien d'autres régions qui ne seront pas abordées dans ce mémoire (Humphrey et al., 1985b, Niimi and Sprague, 1970). Par ailleurs, un modèle de traitement hiérarchique stricte ne pourrait expliquer la persistance de réponses au niveau de l'aire 18 lors de l'inactivation de l'aire 17 (Casanova et al., 1992). Il ne faut pas cependant rejeter toute notion de hiérarchisation. Le modèle hiérarchique le plus accepté se base sur les relations entre les différentes aires en fonction du type de connexion. Il existe ainsi deux grands types de connexions : les connexions directes (feedforward) et les connexions rétrogrades (feedback).

Les connexions directes sont celles qui dirigent/gouvernent (driver) l'activité neuronale des populations avec lesquelles elles font synapse (Sherman and Guillery, 1998). Les premières évidences de l'existence de types de projections fonctionnellement différentes ont été obtenues par l'étude de l'origine laminaire des projections au niveau du cortex. Il a en effet été trouvé que les projections directes originaient des couches supragranulaires (couches 2 et 3) puis faisaient synapse au niveau de la couche granulaire (couche 4), alors que les projections rétrogrades originaient des couches infragranulaires (notamment de la couche 5) et se terminaient au niveau de la couche 1 (Rockland and Pandya, 1979, Shipp and Grant, 1991). De cette façon, les projections du CGL vers l'aire 17 se terminent au niveau de la couche 4, laquelle communique alors vers les couches 2 et 3 et celles-ci envoient à leur tour leurs axones vers la couche 4 d'une aire de plus haut niveau (driver). En ce qui concerne les projections rétrogrades, la couche 4

communiquent aussi avec les couches 5 et 6 qui projettent vers la couche 1 d'aires de plus bas niveau (modulation) (Mignard and Malpeli, 1991). Ainsi, les projections directes se font toujours en direction d'une aire dite de plus haut niveau, alors que les projections rétrogrades sont envoyées vers une aire de plus bas niveau (Maunsell and van Essen, 1983). Il est aussi possible que deux aires soient considérées de même niveau lorsque celles-ci reçoivent à la fois des projections directes et rétrogrades l'une de l'autre. L'aire 19 et le PMLS en sont un exemple. À l'aide des résultats des études sur les différentes projections entre les aires visuelles, il a été possible de générer mathématiquement les cartes optimales de la hiérarchie du système visuel (figure 2) (Hilgetag et al., 2000).

Les expériences électrophysiologiques viennent appuyer les notions de driver et modulateur concernant les connexions directes et les connexions rétrogrades (Sherman and Guillery, 1998). Concernant les connexions directes, l'inactivation réversible de l'aire 17 entraîne une forte réduction des réponses au niveau de l'aire 18, ainsi qu'une baisse de leur sélectivité pour les stimuli ayant une faible vitesse (Sherk, 1978). De plus, il a aussi été rapporté que l'inactivation de l'aire 17 entraîne la modification des profils de sélectivité à l'orientation des neurones de l'aire 18 (Chabli et al., 1998). Ces résultats sont encore plus intéressants lorsque l'on regarde le profil de projection des cellules X et Y du CGL vers les aires 17 et 18. Les cellules X projettent majoritairement vers l'aire 17 alors que les cellules Y projettent en majorité vers l'aire 18 (Hollander and Vanegas, 1977). De plus, les cellules X répondent à des stimuli ayant de plus faibles vitesses que les cellules Y (Ikeda and Wright, 1972). L'aire 18 perd donc beaucoup d'information véhiculée par les cellules X lors de l'inactivation de l'aire 17. Finalement, les neurones de l'aire 18 possèdent des champs récepteurs chevauchant ceux des

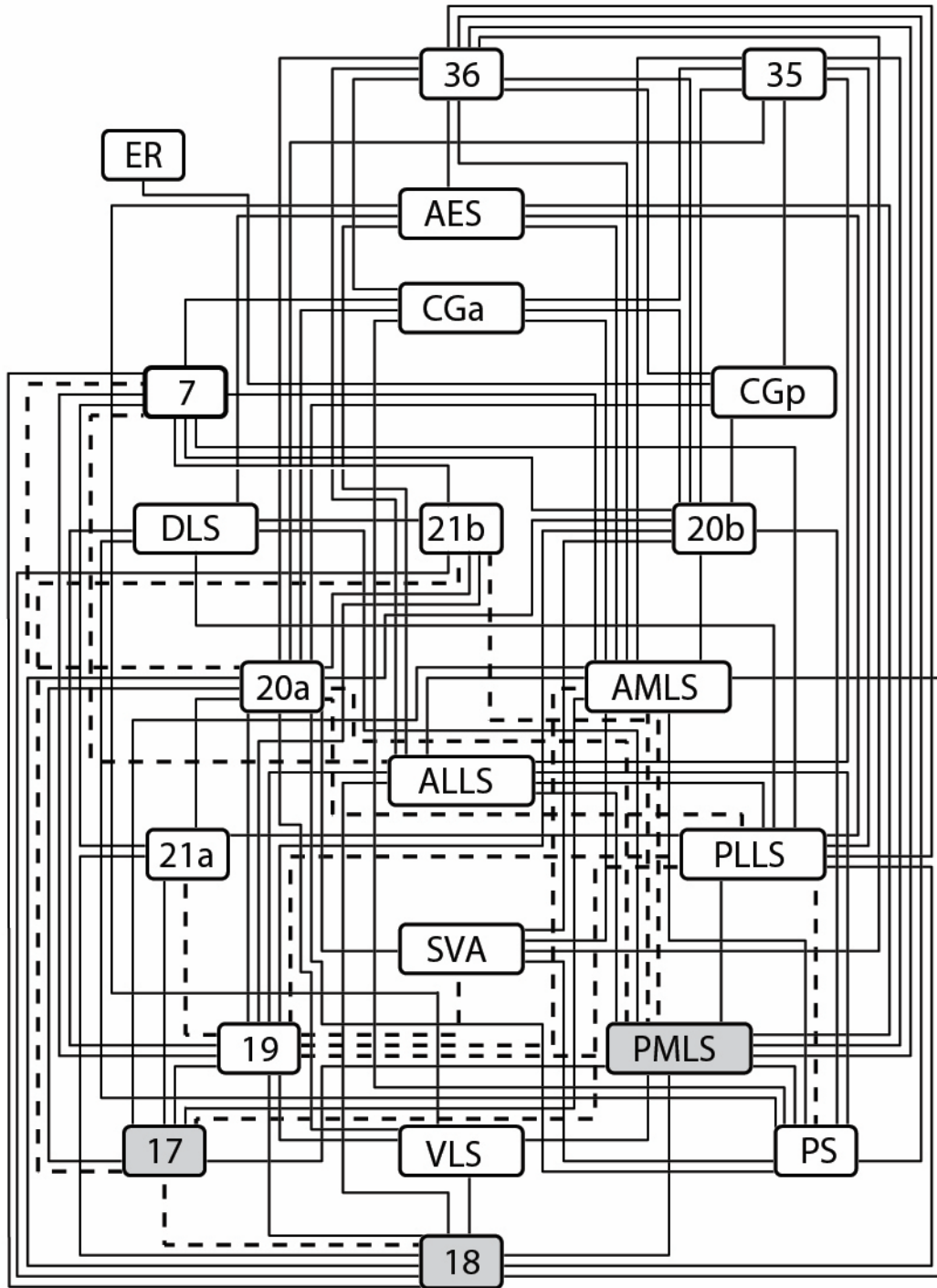


Figure 2. Carte hiérarchique optimale de minimisation du coût des projections. Les aires 17, 18 et le PMLS ont été mis en évidence. Les lignes pointillées représentent les ruptures entre la fonction minimisation du coût et des contraintes hiérarchiques imposées (tiré de Hilgetag et al., 2000)

neurones de l'aire 17 dont ils reçoivent des projections directes (Bullier et al., 1988). Ceci est aussi retrouvé chez le singe et l'humain (champ récepteur au niveau de $V1 < V2 < V3 < V4 < V5/MT$) (Werner and Chalupa, 2004). En ce qui concerne les projections rétrogrades, l'inactivation de l'aire 18 n'entraîne qu'une faible baisse du taux de réponse des neurones de l'aire 17 (Sherk, 1978). Les connexions rétrogrades de l'aire 18 vers l'aire 17 ont par la suite été qualifiées de facilitatrices (Mignard and Malpeli, 1991) et permettraient un contrôle du gain des réponses de l'aire 17 (Werner and Chalupa, 2004). Ainsi, bien que les connexions directes et les connexions rétrogrades soient toutes deux de nature excitatrice, elles ne possèdent pas le même impact sur leurs cellules cibles. Les connexions directes possèdent des effets fonctionnellement plus marqués (Vanduffel et al., 1997).

2. Connectivité du PMLS

Le PMLS étant l'objet de cette étude, il est impératif de décrire ses différentes connexions. Le PMLS reçoit des projections directes (driver) de l'aire 17 ainsi que de l'aire 18 (figure 3) (Einstein and Fitzpatrick, 1991, Grant and Hilgetag, 2005, Shipp and Grant, 1991, Symonds and Rosenquist, 1984a). En effet, les neurones des aires 17 et 18 envoyant leurs axones vers le PMLS se situent majoritairement dans la couche supragranulaire (2 et 3) et font synapse au niveau de la couche granulaire (4) du PMLS (Grant and Hilgetag, 2005, Symonds and Rosenquist, 1984b). De plus, les afférences provenant de l'aire 18 font partie de la voie des cellules Y à laquelle on attribue la perception du mouvement (Shipp and Grant, 1991). De son côté, le PMLS renvoie des projections rétrogrades (modulateur) vers les aires 17 et 18 (Shipp and Grant, 1991, Symonds and Rosenquist, 1984a).

Bien que les afférences directes du PMLS proviennent en grande partie des aires 17 et 18, la lésion de ces dernières n'entraîne pas la perte des réponses au niveau du PMLS. Seule une perte de la sélectivité à la direction est observée (Guido et al., 1990, Spear, 1988). Le PMLS reçoit donc des projections directes par une seconde voie. Il a ainsi été rapporté que des cellules géniculées, principalement de la couche C (voie des cellules Y), envoient des projections directes vers le PMLS (Berson, 1985, Raczkowski and Rosenquist, 1983, Wilson, 1968). Le PMLS reçoit aussi d'autres afférences en provenance du thalamus. Deux types de projections passent ainsi par le complexe LP-pulvinar : projections rétino-thalamo-corticales et cortico-thalamo-corticales (Norita et al., 1996, Rauschecker et al., 1987, Tong et al., 1982).

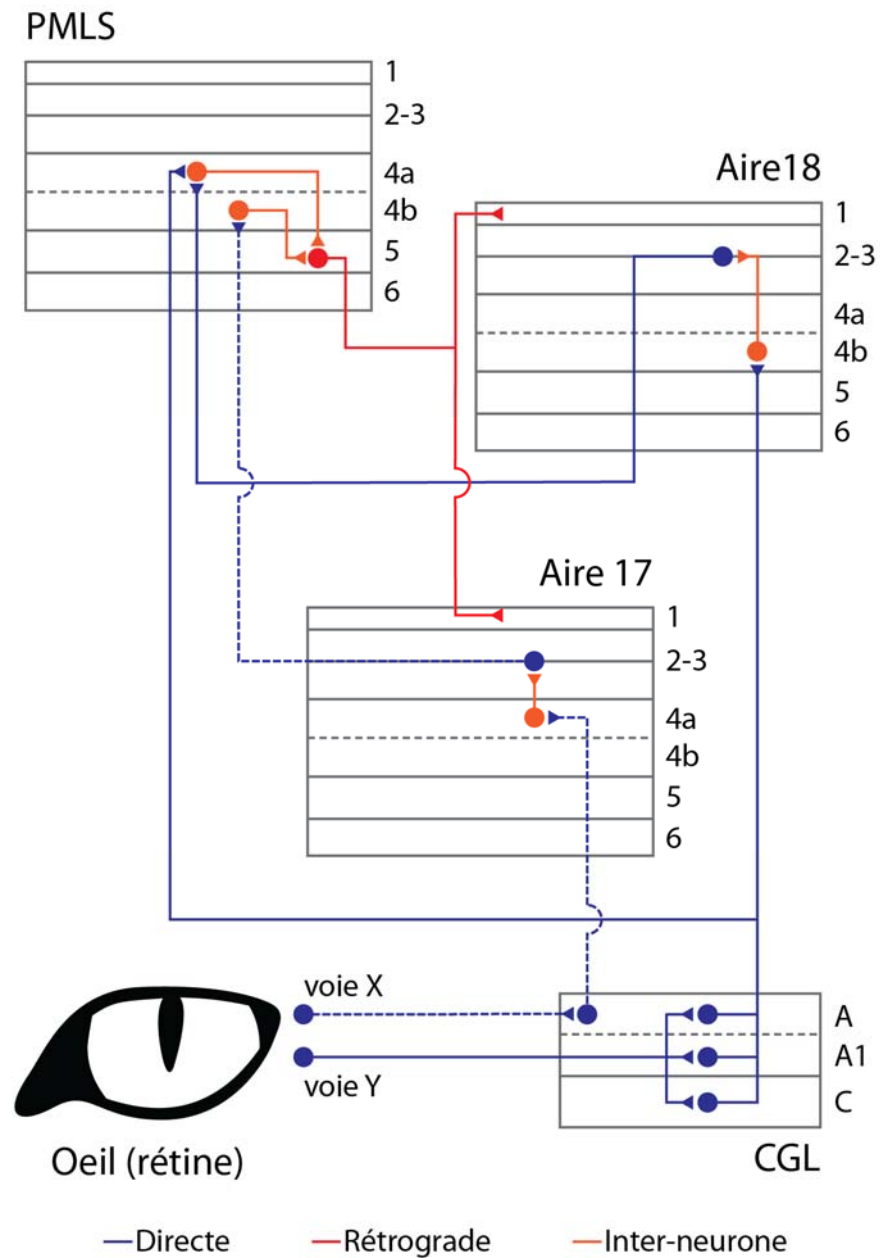


Figure 3. Illustration simplifiée de la voie rétino-thalamo-corticale en direction du PMLS. La ségrégation des voies X et Y s’observe dès la rétine et se poursuit jusqu’à la couche granulaire (couche 4). La voie X est illustrée à l’aide de lignes pointillées et la voie Y à l’aide de lignes pleines. Les connexions rétine-CGL, CGL-17/18, CGL-PMLS et 17/18-PMLS sont de type direct (feedforward) tandis que celles partant du PMLS vers les aires 17-18 sont de type rétrograde (feedback).

3. Champs récepteurs classiques (premier-ordre)

La notion de champ récepteur (CR) est la fondation de notre compréhension du fonctionnement du système visuel. Les premiers champs récepteurs proprement dits du système visuel sont observés au niveau des cellules ganglionnaires de la rétine (figure 4). Le champ récepteur ganglionnaire classique est composé de deux zones concentriques et peut être de deux types : centre ON – pourtour OFF ou centre OFF – pourtour ON (figure 4A) (Hubel and Wiesel, 1961). La formation de champs récepteurs centre-pourtour serait permise par les interactions latérales (inhibitrices), lesquelles sont réalisées par les cellules horizontales au niveau de la rétine (Dacey et al., 2000, Mangel and Miller, 1987). Un champ récepteur ayant un centre ON sera activé par la présence de lumière tandis qu'un CR ayant un centre OFF sera activé en l'absence de lumière (noirceur). Le pourtour est toujours de nature antagoniste au centre et son activation est de type inhibitrice. Ainsi, la réponse d'un neurone dépendra de la sommation spatiale de la quantité de lumière tombant dans le centre et le pourtour du CR. Au niveau du CGL, les champs récepteurs classiques sont aussi de type centre-pourtour et possèdent un diamètre semblable aux champs récepteurs ganglionnaires. De plus, chaque champ récepteur du CGL ne reçoit que quelques fibres ganglionnaires et parfois une seule (Hoffmann et al., 1972). La relation centre-ON ou centre-OFF est aussi conservée (Cleland et al., 1973). Il est intéressant de noter que les champs récepteurs du CGL sont plus sensibles aux gradients de lumière à cause de l'effet inhibiteur plus important de leur pourtour (Hubel and Wiesel, 1961). Au même titre que les champs récepteurs ganglionnaires, les champs récepteurs ON-OFF du CGL ne détectent pas l'orientation ni la direction du mouvement (Kozak et al., 1965).

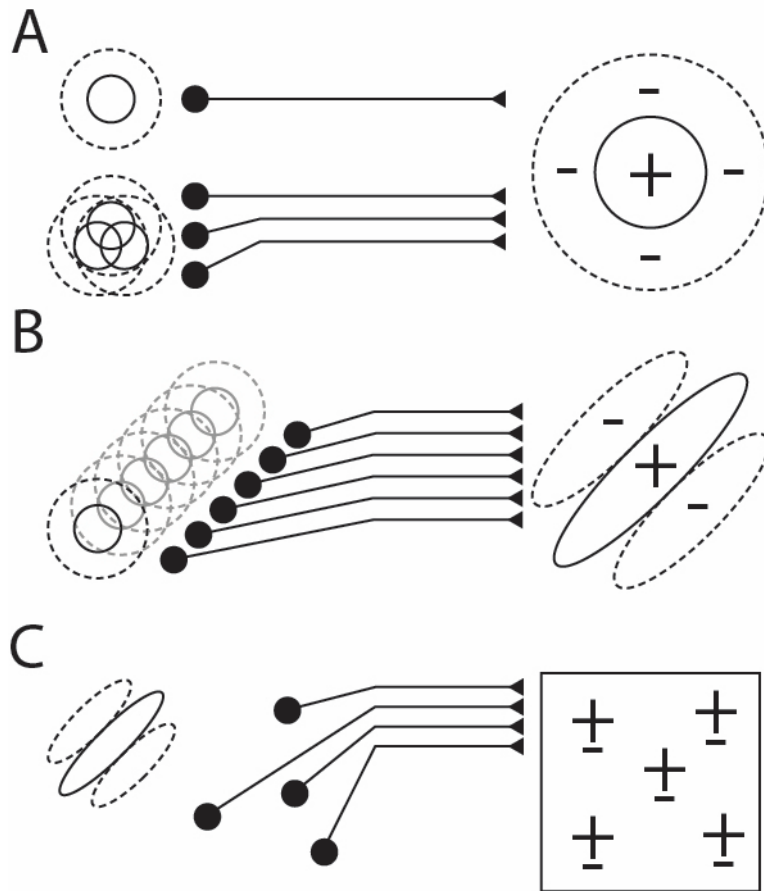


Figure 4. Représentation schématique des champs récepteurs classiques. A) Champ récepteur type à centre ON du CGL construit à partir d'une ou plusieurs cellules ganglionnaires rétiniennes. B) Champs récepteur simple retrouvé au niveau du cortex visuel primaire formé à partir de champs récepteurs du CGL alignés. Il est possible d'observer l'apparition de la sélectivité à l'orientation (axe long du champ récepteur). C) Champ récepteur complexe généralement retrouvé dans les aires extrastriées formé à partir de champs récepteurs simples.

Le modèle des champs récepteurs proposé par Hubel et Wiesel se poursuit au niveau du cortex visuel primaire. À ce niveau, les neurones corticaux intègrent les réponses de plusieurs champs circulaires ON-OFF du CGL (figure 4B). De plus, les centres excitateurs ON (ou OFF) se chevauchent et s'alignent, créant ainsi un champ récepteur simple allongé (Hubel and Wiesel, 1959, Alonso et al., 2001). C'est grâce à la nature allongée de ces champs récepteurs que naît la sélectivité à l'orientation au niveau des neurones corticaux. Une barre lumineuse ayant la même orientation que l'axe long de la zone excitatrice entraînera une forte décharge du neurone, alors qu'une barre d'orientation différente stimulera les zones excitatrices et inhibitrices entraînant une réponse faible. Les diverses expériences de caractérisation des réponses des différentes aires visuelles ont démontré qu'il existe plusieurs types de champs récepteurs. Ceci a amené la notion de cellules simples, complexes et hypercomplexes. Les cellules simples possèdent des champs récepteurs plus petits composés de zones excitatrices et inhibitrices adjacentes (Hubel and Wiesel, 1959). Ces cellules répondent à des stimuli stationnaires dans une gamme d'orientations restreinte (Hammond et al., 1975, Hubel and Wiesel, 1959). Elles sont aussi sélective à la direction du mouvement (Bishop et al., 1971) et possèdent une préférence pour les stimuli de faible vitesse (Movshon, 1975). Finalement, ces cellules simples démontrent une sommation spatiale linéaire lorsqu'elles sont stimulées par un gradient, stimulus composé de bandes claires et foncées successives (Movshon et al., 1978b). La notion de sommation spatiale linéaire implique que la réponse est en phase avec le déplacement du gradient. Les cellules complexes (figure 4C) ne répondent que très faiblement à un stimulus stationnaire et possèdent un plus grand champ récepteur (Hubel and Wiesel, 1962). De plus, elles possèdent des zones excitatrices et inhibitrices superposées et préfèrent des vitesses plus élevées (Movshon, 1975). Finalement, elles répondent à une gamme plus large de directions (Watkins and Berkley, 1974).

Les cellules complexes ne produisent cependant pas de sommation spatiale linéaire lorsque stimulées avec un gradient, ce qui leur confère une réponse soutenue (non-linéaire) (Movshon et al., 1978a). Hubel et Wiesel ont créé une troisième catégorie, les cellules hypercomplexes (end-stopped), afin de regrouper les cellules présentant des sélectivités très précises et plus complexes. Par exemple, celles-ci sont sensibles à la longueur du stimulus et une barre plus longue que leur champ récepteur entraîne des réponses plus faibles (Hubel and Wiesel, 1965). En somme, selon un modèle hiérarchique, l'intégration de champs récepteurs du CGL forment les CR simples qui à leur tour forment les CR complexes qui finalement forment les CR hypercomplexes.

Les champs récepteurs sont ainsi présents de la rétine jusqu'aux aires visuelles de haut niveau tel le PMLS, mais ceux-ci évoluent et se complexifient au travers de la hiérarchie du système visuel. Par exemple, une augmentation de la taille des champs récepteurs est observée (CR : CGL < 17 < 18 < PMLS) (Hubel and Wiesel, 1959, Price et al., 1994, Villeneuve et al., 2006). La notion de champ récepteur classique décrite par Hubel et Wiesel se limite aux réponses neuronales de premier ordre (luminance), mais constitue la base de notre compréhension du système visuel. Les notions du traitement non-linéaire permettant la perception du deuxième ordre seront abordées plus loin (section 5.2).

4. Perception du mouvement

La scène visuelle naturelle n'est pas une scène statique, mais bien un environnement dynamique changeant, et la détection du mouvement est une tâche capitale du système visuel. Tel que déjà mentionné, l'aire dédiée à la perception du mouvement chez le chat se situe au niveau du sulcus sylvien postéro-médian latéral. Les études lésionnelles ont démontré l'importance du PMLS pour la discrimination de la direction et vitesse du mouvement, la ségrégation de textures ayant un mouvement différent et la ségrégation du mouvement masqué par du bruit (Huxlin and Pasternak, 2004, Lomber, 2001, Lomber et al., 1994, Pasternak et al., 1989). Ces études supportent ainsi les études de connectivité qui placent le PMLS au niveau de la voie dorsale du système visuel. Les études électrophysiologiques démontrent bien que le PMLS répond au mouvement dans le plan fronto-parallèle. Le plan fronto-parallèle correspond au plan frontal passant par le point de fixation. De manière générale, les neurones du PMLS possèdent des champs récepteurs ayant des zones excitatrices ON et OFF superposées et possèdent une préférence pour les réseaux ayant de basses résolutions spatiales (0.1 à 1 cycle/degré) et de hautes fréquences temporelles (3 à 10 Hz) (Minville and Casanova, 1998, Morrone et al., 1986). De plus, les études ont démontré que le PMLS répond aux textures en mouvement (visual-noise) (Merabet et al., 2000), intègre le mouvement global (random dot kinematogram, RDK) (Villeneuve et al., 2006) et traite aussi le flux optique (Brosseau-Lachaine et al., 2001). Le flux optique correspond au déplacement radial des éléments de la scène visuelle causé par un déplacement avant/arrière dans l'environnement. Bien qu'il soit considéré comme une catégorie distincte du mouvement fronto-parallèle il est important de mentionner qu'il peut être simulé sur un plan frontal (2D). Des études comportementales ont démontré qu'une lésion

du PMLS engendre une détérioration des tâches impliquées dans la locomotion (Sherk and Fowler, 2002).

Le mouvement se définit par un déplacement dans le temps, le champ récepteur classique décrit dans la section précédente n'est qu'un filtre spatial. Il est ainsi nécessaire d'introduire une dimension temporelle afin de permettre la détection du mouvement. Un des modèles d'analyse du mouvement est le modèle d'énergie d'Adelson et Bergen (Adelson and Bergen, 1985), lequel modifie le champ récepteur classique en un filtre spatiotemporel. Afin de simplifier l'explication, prenons l'exemple d'une séquence vidéo. Une séquence vidéo n'est en fait que la présentation successive d'images statiques $I(x,y)$ dans le temps (t), mais ce déroulement d'images permet de générer une sensation de «mouvement» – qualifié plus précisément de mouvement apparent. C'est avec l'ajout d'une dimension temporelle (t) à la carte spatiale $CR(x,y)$ du champ récepteur qui fait que celui-ci est en mesure de percevoir le mouvement. La réponse du neurone dans le temps $R(t)$ peut être calculée grâce à l'équation suivante :

$$I(x,y,t) \rightarrow CR(x,y,t) \rightarrow R(t)$$

où $I(x,y,t)$ est la séquence temporelle d'images et $CR(x,y,t)$ l'intégration temporelle de ce qui tombe dans la carte spatiale du champ récepteur.

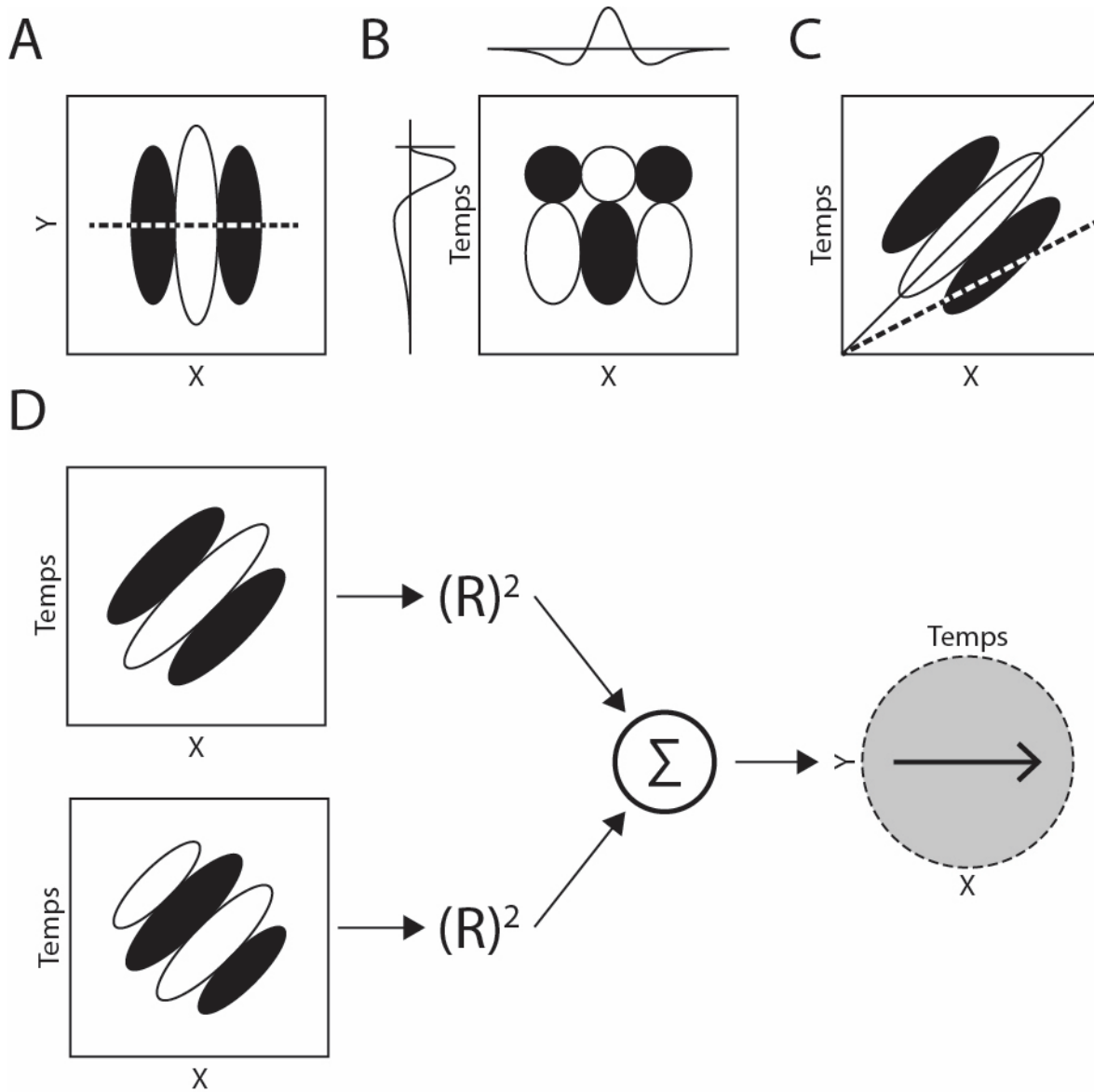


Figure 5. Modèle d'énergie d'Adelson et Bergen. A) Champ récepteur classique correspondant à un filtre spatial seulement. La ligne pointillée indique la portion utilisée pour la construction des filtres subséquents. B) Filtre spatiotemporel bidimensionnel (x,temps) séparable. La courbe du haut représente la réponse spatiale (ligne pointillée en A) et la courbe de gauche la réponse temporelle. L'image au centre correspond au produit des deux courbes. C) Filtre inséparable sélectif à la direction et à la vitesse. La ligne noire oblique représente la vitesse optimale et la ligne pointillée une vitesse sous-optimale. D) Formation d'un filtre indépendant de la phase par une paire de filtre en quadrature. La réponse des deux filtres est d'abord élevée au carré puis additionnée. (Adapté à partir d'Adelson et Bergen 1985)

La figure 5 illustre le modèle d'énergie, lequel explique comment les neurones du système visuel agissent en tant que filtres spatiotemporels. Un champ récepteur classique simple est représenté dans le panneau A et il est important de noter que seule la dimension traversée par la ligne pointillée sera utilisée pour la construction des filtres subséquents. Le panneau B représente l'aspect du champ récepteur lorsque sa dimension temporelle est ajoutée. Une représentation réelle du filtre spatiotemporel serait tridimensionnelle (x,y,t), mais les ordonnées ne sont pas représentées afin de permettre une meilleure visualisation. L'ajout de la dimension temporelle permet d'observer une réponse biphasique entraînant un changement de signe des différentes zones. Ceci n'est qu'un exemple et les profils temporels monophasiques et triphasiques sont aussi possibles (DeAngelis et al., 1995). Ce modèle de champs récepteur présente cependant un grand défaut, il ne peut pas distinguer entre un mouvement vers la droite ou vers la gauche. La réponse serait identique dans les deux cas (voir la courbe du haut). Afin de permettre la sélectivité à la direction, Adelson et Bergen suggèrent que les champs récepteurs auraient une carte spatiale qui varie dans le temps. Le panneau C illustre donc un filtre dont les différentes zones se déplacent dans le temps vers la droite. Il est important de ne pas confondre le champ récepteur (x,y) illustré en A et le filtre du panneau C (x,temps). La ligne noire oblique définie la vitesse optimale de déplacement d'un objet vers la droite qui entraînerait la réponse maximale du champ récepteur. Une vitesse différente (ligne pointillée) tomberait dans la zone antagoniste. Le filtre représenté au panneau C est encore limité puisqu'il est dépendant de la phase du signal. Adelson et Bergen proposent alors que la réponse de deux filtres déphasés de 90 degrés (en quadrature) serait nécessaire. Ceci se base sur le principe trigonométrique que $\sin(\theta)^2 + \cos(\theta)^2 = 1$. Ainsi, en additionnant la réponse élevée au carré des deux filtres, il est alors possible d'obtenir un filtre final sélectif à la direction pour une vitesse donnée et qui n'est

pas affecté par la phase du stimulus (panneau C). La cartographie des cartes spatio-temporelles des neurones du système visuel a permis d'appuyer les notions introduites par le modèle d'énergie (DeAngelis et al., 1995).

5. Mouvement de deuxième-ordre

Tel que vu dans la section précédente, lorsqu'un objet bouge, la lumière qu'il réfléchit (ou émet) se déplace sur la rétine et l'intégration de la variation spatio-temporelle de l'activité permet la perception du mouvement. Le mouvement perçu par le déplacement du profil de luminance est qualifié de mouvement de premier ordre. Le système visuel est cependant en mesure de détecter du mouvement sans qu'il y ait une variation du profil de luminance que l'on qualifie mouvement de deuxième ordre. Au début, le mouvement de deuxième ordre était défini comme tout mouvement n'impliquant pas de variation spatio-temporelle de la luminance ou de la couleur (Cavanagh and Mather, 1989). La définition est désormais plus précise et attribue le mouvement de deuxième ordre à la variation spatio-temporelle du contraste ou de la texture (Baker and Mareschal, 2001). Le deuxième ordre est considéré comme étant un mouvement non-Fourier ou «drift-balanced» (Chubb and Sperling, 1988). Une analyse du domaine fréquentiel ne permet pas d'en déterminer la direction de mouvement étant donné que les puissances s'équivalent dans toutes les directions.

Les premiers résultats de réponses neuronales au mouvement de deuxième ordre ont été obtenus chez le singe au niveau de l'aire MT (Albright, 1992). Il a été observé qu'une multitude de neurones de MT possédait une sélectivité similaire pour la direction du mouvement de textures en bruit dynamique (dynamic noise) que pour les réseaux de luminance. Cette capacité

à détecter le mouvement sans être affecté par la nature de l'objet (form-cue invariant) a été jugée fonctionnellement très appropriée. En effet, un modèle nécessitant un filtre spécifique pour chaque type d'objet serait inutilement complexe. Depuis, de nombreux stimuli ont été utilisés afin d'examiner les réponses au mouvement de deuxième ordre. Les différentes études ont principalement été réalisées chez le chat et le singe à l'aide de «textures temporelles» (temporal texture : texture ayant une régularité spatiotemporelle), de formes définies par la texture, de contours illusoire et de stimuli de type enveloppe (contrast-modulated) (Baker and Mareschal, 2001, Chaudhuri and Albright, 1997, El-Shamayleh and Movshon, 2011, O'Keefe and Movshon, 1998). Le stimulus de type enveloppe ou «modulé par le contraste» a été l'outil le plus utilisé dans l'étude du mouvement de deuxième ordre chez le chat (Baker, 1999, Li and Baker, 2012, Mareschal and Baker, 1999, Mareschal and Baker, 1998b, Mareschal and Baker, 1998a, Zhou and Baker, 1994). A des fins de comparaison et d'uniformité, ce stimulus a été choisi dans notre étude pour évaluer les réponses au mouvement de deuxième ordre du PMLS. Un stimulus de type enveloppe correspond à un réseau en luminance statique de haute fréquence spatiale (*carrier*) dont le contraste est modulé par un réseau de basse fréquence spatiale en mouvement (enveloppe) (Mareschal and Baker, 1999). Un exemple de stimulus de type enveloppe est illustré à la figure 6. Cependant, la fréquence spatiale du *carrier* tombe à l'extérieur du seuil de détection du champ récepteur et la sommation spatiale est identique pour les trois zones du champs. Ainsi, l'enveloppe n'étant définie par aucune variation de luminance, elle est invisible selon la théorie des champs récepteurs classiques. Cependant, les études chez l'homme démontrent bel et bien que nous sommes en mesure de percevoir le mouvement deuxième ordre (Allard and Faubert, 2013, Nishida, 2011). De plus, bien que de manière générale les réponses soient moins fortes, de nombreuses aires telles que 17 et 18 chez le chat,

V1, V2 et MT chez le singe répondent aux stimuli de deuxième ordre (Albright, 1992, Chaudhuri and Albright, 1997, Ledgeway et al., 2005, Li and Baker, 2012, Mareschal and Baker, 1999, Mareschal and Baker, 1998b, O'Keefe and Movshon, 1998, Zhou and Baker, 1994).

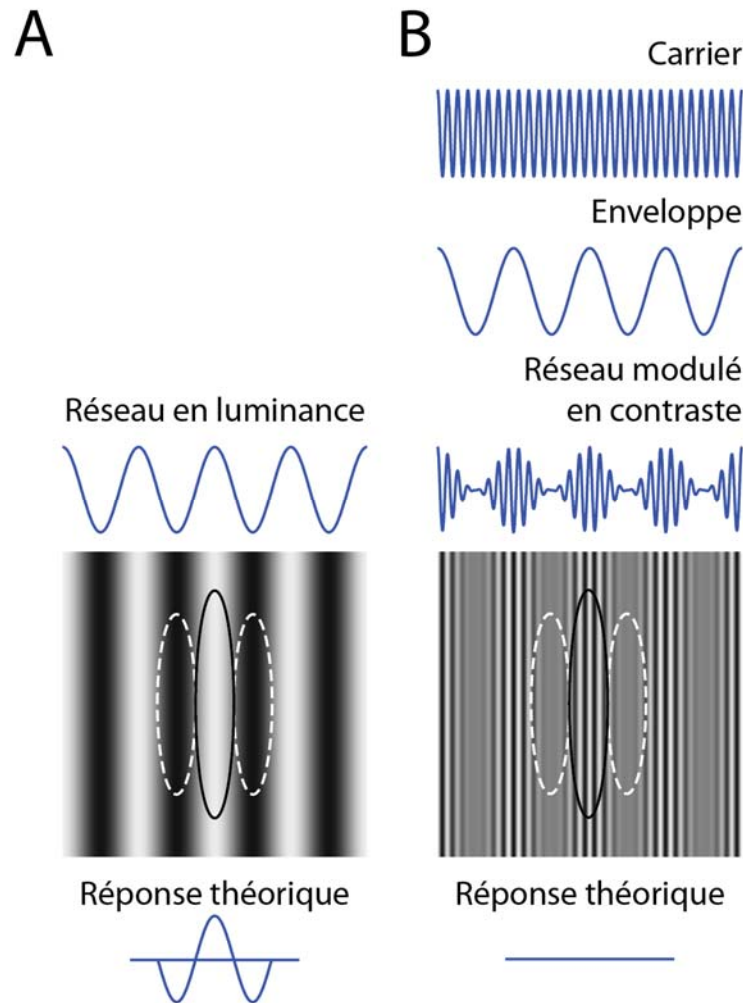


Figure 6. Comparaison du stimulus de deuxième-ordre de type enveloppe avec un réseau de premier ordre classique. A) réseau sinusoïdal de premier ordre. La courbe représente la variation de la luminance le long des abscisses. Un champ récepteur à centre ON classique a été superposé sur le réseau et sa réponse théorique est illustré en bas. B) La construction d'un stimulus de type enveloppe. Le contraste d'un réseau en luminance de haute fréquence spatiale est modulé par une enveloppe de basse fréquence spatiale. L'enveloppe possède la même fréquence spatiale que le réseau illustré en A, mais ce type de stimulus ne peut être détecté par un champ récepteur classique. La sommation spatiale est identique pour les trois zones.

5.1 Circuiteries distinctes

Il a été proposé que les mouvements de premier et deuxième ordre sont traités par des réseaux neuronaux distincts (Baker and Mareschal, 2001). En effet, une circuiterie unique ne saurait expliquer comment des neurones pourraient présenter des profils de sélectivité à la direction, la fréquence spatiale et la fréquence temporelle, différents pour les deux types de mouvement. De plus, l'observation d'un déficit dans la perception du deuxième ordre sans aucune atteinte aux mécanismes de premier ordre chez certains patients ayant une atteinte neurologique vient appuyer cette hypothèse (Braun et al., 1998, Vaina and Soloviev, 2004). Il a été démontré à l'aide de l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (fMRI) que les aires V1, V2, V3/VP, V5/MT répondent au mouvement de deuxième ordre (Smith et al., 1998). Cependant, les différentes aires ne possèdent pas le même taux de réponse pour le mouvement de premier et deuxième ordre. V1 et V2 répondent d'avantage au premier ordre, V5/MT possède des réponses équivalentes (et fortes) aux deux types de mouvement et V3/VP présente une plus grande spécificité au mouvement de deuxième ordre. Bien que les auteurs concluent que le traitement du mouvement de deuxième ordre apparaîtrait à partir de V3/VP, ils n'ont su démontrer la présence de circuiteries distinctes. Une seconde étude en fMRI plus récente a révélé une activation plus forte du lobe pariétal latéral lors de la présentation de stimuli de deuxième ordre et une activation plus forte de V1 et V2 pour le premier ordre (Dumoulin et al., 2003). Ces résultats restent en ligne avec l'hypothèse de l'apparition plus tardive de la sélectivité au deuxième ordre et l'implication d'aires de plus hauts niveaux. Les résultats d'autres études démontrent cependant que les différentes aires répondent de manière similaire aux mouvements de premier et deuxième ordre (Dupont et al., 2003, Seiffert et al., 2003).

Une autre approche a aussi été utilisée afin d'évaluer s'il existe bel et bien deux circuiteries. Plusieurs groupes ont mesuré le taux d'interaction des éléments de premier et deuxième ordre lors de la détection du mouvement. Une phase d'adaptation (présentation d'un stimulus en mouvement) permet d'abaisser le seuil de détection lors d'une présentation subséquente. Une facilitation est présente lorsque le stimulus d'adaptation et le stimulus test sont de même type. Cependant, il n'y aurait aucune facilitation croisée ou seulement un effet minime lorsque le stimulus d'adaptation est de premier ordre et le stimulus test est de deuxième ordre et vice-versa (Nishida et al., 1997, Schofield and Georgeson, 1999). Il a aussi été rapporté que le mouvement de deuxième ordre ne cause aucune illusion de mouvement statique (static motion aftereffect) (Nishida and Sato, 1992). Il est cependant possible de causer un effet consécutif de mouvement (flicker motion aftereffect) à l'aide d'une stimulation au deuxième ordre. Par contre, seul un faible effet consécutif peut être créé en modalité croisée (Pavan et al., 2009, Schofield et al., 2007). Ainsi, compte tenu que l'effet consécutif de mouvement reflète un traitement de plus haut niveau (Nishida and Sato, 1995), il y aurait une séparation de la circuiterie de traitement du mouvement de premier et deuxième ordre à bas niveau, puis une intégration à plus haut niveau (Allard and Faubert, 2008). En conclusion, bien que l'hypothèse d'une circuiterie distincte soit encore controversée, il est généralement accepté que les deux voies sont partiellement séparées.

5.2 Modèles de traitement

Tel que mentionné précédemment, le mouvement de deuxième ordre est invisible à un champ récepteur classique puisqu'il ne perçoit que les variations de luminance (premier ordre).

Plusieurs modèles de traitement ont été proposés. Le modèle le plus mis de l'avant est le modèle *Filter-Rectify-Filter* (FRF) et, tel qu'illustré à la figure 7, celui-ci est composé de deux étapes de filtration entre lesquels s'insère une modification non-linéaire du signal (Baker and Mareschal, 2001, Chubb and Sperling, 1988, Nishida, 2011). La première étape de filtration implique des champs récepteurs de haute fréquence spatiale qui, dans le cas d'un réseau de type enveloppe, seront sélectifs au *carrier*. La seconde étape ne saurait être en mesure de détecter le déplacement de l'enveloppe si la sortie de la première étape n'est pas rectifiée (*half-wave rectification*). En effet, l'intégration globale ne donnerait aucune perception de mouvement net étant donné que la sommation spatiale est uniforme (signal symétrique). La rectification du signal (positive ou négative) permet l'introduction d'un biais dans les sorties et un filtre de basse fréquence spatiale serait alors en mesure de détecter le mouvement de l'enveloppe. Les résultats démontrant que la variation des paramètres du *carrier* n'affecte pas la sélectivité pour l'enveloppe supporte un modèle composé de deux filtres (Zhou and Baker, 1996). Il a été proposé que le premier filtre pourrait se situer à deux endroits dans la hiérarchie du système visuel. Le premier filtre pourrait être un champ récepteur du CGL dont les champs récepteurs circulaires sont de dimensions adéquates pour répondre au *carrier*, ou être un champ récepteur simple cortical. Cependant, les résultats démontrant la présence d'une sélectivité à l'orientation du *carrier* chez l'humain, (Dakin and Mareschal, 2000, Langley et al., 1996) que l'on retrouve aussi au niveau des aires 17 et 18 chez le chat (Adelson and Bergen, 1985, Mareschal and Baker, 1999, Zhou and Baker, 1994), suggèrent que le deuxième filtre se situerait au niveau cortical.

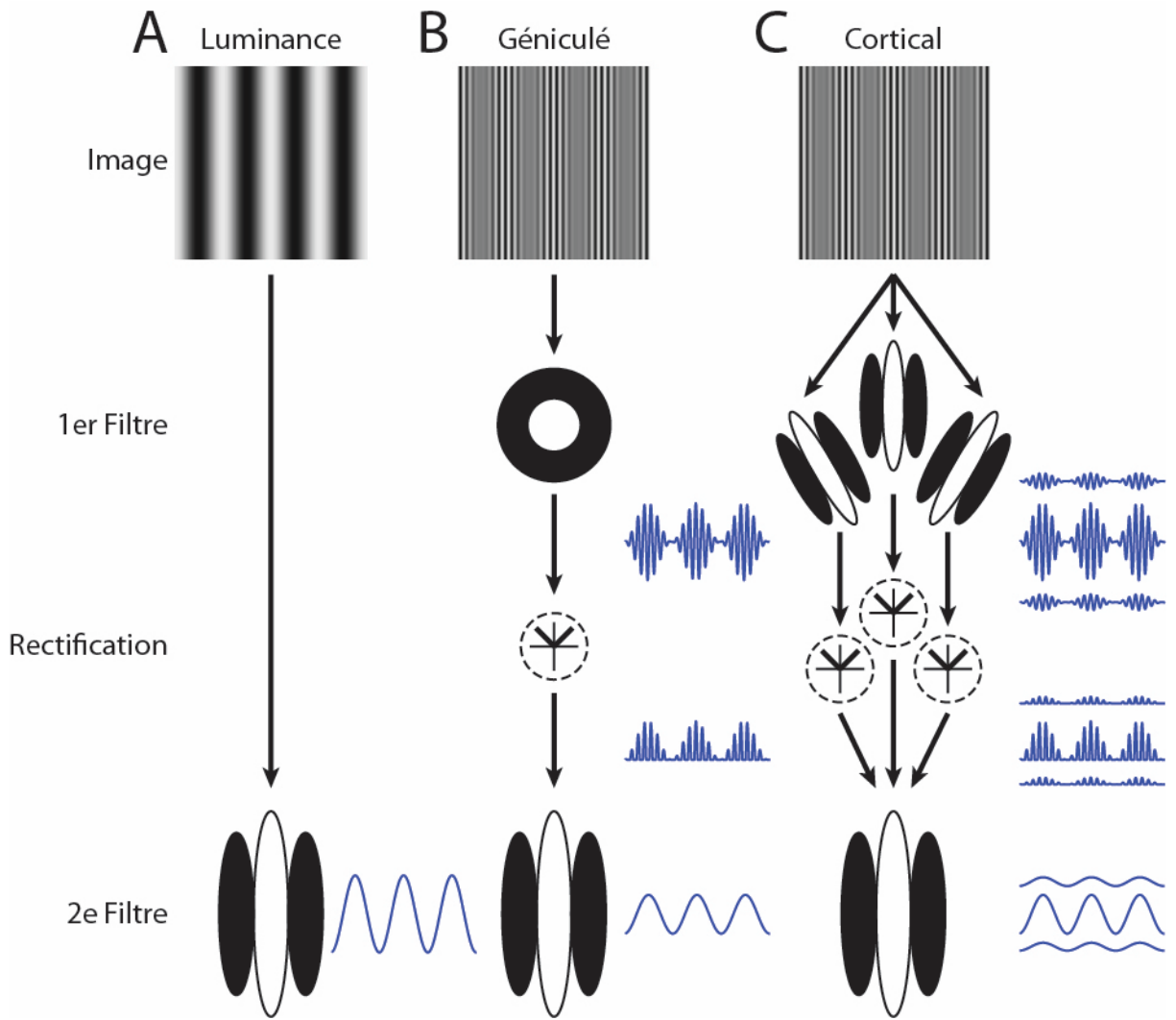


Figure 7. Modèle *Filter-Rectify-Filter* (FRF) pour la perception du mouvement de deuxième ordre. A) Un seul filtre (champ récepteur classique) est nécessaire afin de détecter le mouvement d'un réseau en luminance. B) Première variante du FRF où le premier filtre de haute fréquence spatiale serait situé au niveau du corps géniculé latéral (CGL), lequel serait suivi d'une étape de rectification (half-wave rectification) et un deuxième filtre de basse fréquence spatiale permettrait de détecter le mouvement de l'enveloppe. Les courbes bleues représentent le signal perçu à chaque étape. C) La deuxième variante du FRF situe le premier filtre au niveau du cortex. Les réponses des multiples filtres sélectifs à l'orientation passeraient par l'étape de rectification puis seraient intégrées au niveau du deuxième filtre de basse fréquence spatiale. Les courbes bleues représentent le signal perçu à chaque étape. La variante corticale implique l'intégration de la réponse des multiples filtres orientés. (Adapté de Mareschal et Baker 1999)

Un second mécanisme proposé est un mécanisme de traitement de plus haut niveau effectuant un suivi (du mouvement) des caractéristiques saillantes de l'image/objet. Ce mécanisme est appelé «*feature-tracking*» et implique un rôle important de l'attention. De plus, il existerait deux types de *feature-tracking* qui se distinguent par leur utilisation de l'attention. Dans le premier type, des mécanismes classiques de perception du mouvement détecteraient les déplacements au sein d'une carte de saillance de l'image perçue (Lu and Sperling, 2001). De plus, ce serait au niveau de la saillance des objets (gain de la carte) que l'attention entrerait en action (Lu and Sperling, 1995). Le second type de *feature-tracking* implique quant à lui un rôle actif de l'attention (Cavanagh, 1992). Il y aurait ainsi un déplacement actif de l'attention en phase avec l'objet et ce serait ce «shift» attentionnel qui générerait la perception du mouvement. Il semblerait cependant que le *feature-tracking* agirait de pair avec un mécanisme de détection de plus bas niveau (ex : filter-rectify-filter). En effet, le *feature-tracking* serait limité à la détection lors de basses vitesses (<3Hz) (Lu and Sperling, 2001, Seiffert and Cavanagh, 1998, Seiffert and Cavanagh, 1999).

Un troisième mécanisme de détection du mouvement de deuxième ordre implique la présence de non-linéarité précoce dans le traitement de l'information visuelle. Cette non-linéarité produirait des distorsions dans le signal entraînant un gain différent pour les zones de noirceur et de clarté (Burton, 1973, Taub et al., 1997). Il a été proposé que ce serait au niveau des photorécepteurs que ces distorsions seraient présentes (Scott-Samuel and Georgeson, 1999). Ceci permettrait d'expliquer le traitement du mouvement de premier et deuxième ordre à l'aide d'une seule circuiterie. Cependant, plusieurs études démontrent que de telles distorsions sont faibles et ne permettraient la détection du mouvement de deuxième ordre qu'à forts contrastes (>40%) et hautes fréquences temporelles (~8Hz) (Holliday and Anderson, 1994, Lu and

Sperling, 2001, Scott-Samuel and Georgeson, 1999). De plus, étant très petites, ces distorsions ne pourraient expliquer la présence de profils de réponses similaires aux mouvements de premier et deuxième ordre chez un même neurone.

But de l'étude et hypothèses

La détection du mouvement de deuxième ordre a été étudiée chez le singe, le chat ainsi que l'humain à l'aide de multiples types de stimuli tels les textures temporelles, la forme définie par la texture ainsi que le mouvement modulé par le contraste (Albright, 1992, Chaudhuri and Albright, 1997, El-Shamayleh and Movshon, 2011, Nishida, 2011, O'Keefe and Movshon, 1998). Bien que chez le singe et l'humain, les aires visuelles primaires et secondaires ainsi que MT/V5 aient été étudiées, seules les aires 17 et 18 ont fait l'objet d'étude sur le mouvement de deuxième ordre chez le chat. Les réponses au mouvement de deuxième ordre du PMLS, aire dédié à la détection du mouvement considérée l'homologue de MT/V5, reste encore à être évaluées. Cette étude a donc pour but de déterminer si le PMLS répond au mouvement de deuxième ordre à l'aide de stimuli de type enveloppe et le cas échéant d'en évaluer les différences par rapports aux réponses obtenues au niveau des aires 17 et 18.

Compte tenu des résultats chez le singe et l'humain, le PMLS devrait être en mesure de répondre au mouvement de deuxième ordre. Les réponses enregistrées devraient aussi être différentes de celles des aires 17 et 18 puisque le PMLS est une aire de plus haut niveau impliquant ainsi une complexification du traitement de l'information visuelle comme ce que l'on peut observer pour les réponses au mouvement de premier ordre. Finalement, si l'on transpose les résultats obtenus au niveau de l'aire MT, le PMLS devrait répondre de manière

« form-cue invariant ». Le PMLS serait ainsi capable de détecter le mouvement et sa direction sans être influencé par les caractéristiques physique de l'objet en mouvement.

Article

Comparison of PMLS neuronal response profiles to first- and second-order (contrast-modulated) motion stimuli.

L. Bussièrès^{1,2}, S. Thomas¹, C. Casanova¹

¹École d'Optométrie, Université de Montréal

²Département de Physiologie, Faculté de Médecine, Université de Montréal

Manuscrit à être déposé au *Journal of vision* (jov)

Abstract

Movement detection is a key feature of the visual system. While movement produced by spatiotemporal changes in luminance (first-order) can be perceived, second-order motion can also be easily detected. Second-order motion is produced by the spatiotemporal variation of texture or contrast. Second-order responses have been recorded in several cortical areas of mammals, including the medio-temporal (MT) of the monkey. In cats, contrast-modulated motion responses have been described in the primary visual cortex. In this study, we determined if such second-order responses are present in the posteromedial lateral suprasylvian (PMLS), a cat motion area, and how these responses compared to those in areas 17 and 18. The stimuli consisted of luminance-based sine-wave gratings (first-order) envelope stimuli (second-order), which consisted of a high spatial-frequency carrier whose contrast was modulated by a low spatial-frequency envelope. Almost all neurons had a well-defined second-order profile. Moreover, 85% of the cells had the same preferred direction for first and second-order motion stimuli (± 30 degrees). However, response spike rates to second-order stimuli were on average 38% lower than for first-order gratings. Furthermore, carrier orientation had no influence on PMLS neuronal responses. In conclusion, PMLS neurons exhibit similar first and second-order profiles and are not tuned for carrier orientation. Hence, our data suggest that the PMLS cortex performs form-cue invariant motion processing.

Introduction

The visual natural scene cannot solely be described as variations of luminance, named first-order information, as there is another level of complexity categorised as second-order. Second-order information corresponds to the variations of texture and contrast present in an image. Furthermore the natural scene is constantly in movement. Psychophysics experiments have demonstrated that human observers can easily detect motion exclusively produced by the variation of second-order cues (Nishida, 2011). In primates, neuronal responses to second-order motion were first observed in area MT (Albright, 1992). Responses to temporal textures showed similar profiles to first-order stimuli and it was thus proposed that MT could perform “form-cue invariant” processing, i.e. direction of motion is detected without being dependant of the physical feature of the object. Multiple areas including V1 and V2 were later studied and neurons in those areas responded to second-order motion using stimuli such as temporal texture, texture-defined form and contrast-modulated carrier (Albright, 1992, Chaudhuri and Albright, 1997, El-Shamayleh and Movshon, 2011, O'Keefe and Movshon, 1998). It is generally considered that second-order motion processing occurs as early as V1, that these responses are weaker than those evoked by first-order stimuli and that cells do not respond solely to second-order motion.

In the cat, Baker and colleagues investigated second-order responsiveness of neurons in areas 17 and 18 using contrast-modulated carrier (envelope) (Li and Baker, 2012, Mareschal and Baker, 1998b, Mareschal and Baker, 1999, Zhou and Baker, 1994). An envelope stimulus consists of a static high spatial frequency texture called the carrier whose contrast is modulated by a lower frequency grating known as the envelope (Mareschal and Baker, 1999). Second-

order motion is elicited by the drifting of the modulating envelope. Baker's group reported that cells in areas 17 and 18 responded to the envelope stimuli. These responses were less robust than those of luminance gratings but the preferred direction remained similar for both stimuli. In both cortical areas, envelope tuning showed lower preferred spatial and temporal frequencies.

The cat also possess a motion dedicated area phylogenetically considered to be the homologue of monkey's area MT called the posteromedial lateral suprasylvian sulcus (PMLS) (Burke et al., 1998, Payne, 1993). The PMLS responds to simple (Morrone et al., 1986) and global motion stimuli such as optic flow (Li et al., 2000), texture patterns (Merabet et al., 2000) and random dot kinematograms (RDKs) (Villeneuve et al., 2006). Neurons in PMLS can code the veridical detection of motion of plaid patterns (Merabet et al, 1998) and lesions of this extrastriate area induce permanent deficits in motion integration (Rudolph and Pasternak, 1996), emphasizing its role in higher-order motion. Based on these findings and on the presence of feedforward inputs from areas 17 and 18 (Grant and Shipp, 1991, Symonds and Rosenquist, 1984, Grant and Hilgetag, 2005), it is likely that neurons in PMLS would detect the motion of contrast envelope stimuli.

The aim of this study was thus to determine whether second-order motion revealed by contrast-modulated envelope stimuli could be signalled in the PMLS and to what extent the responses properties differed from those in areas 17 and 18. The response profiles induced by classical drifting luminance gratings (first-order) and moving contrast envelope stimuli (second-order) were also compared to reveal if the PMLS performs "form-cue invariant" processing similar to the monkey's area MT.

Methods

Animal preparation

Experiments were performed on five adult cats (3.0-4.6 kg). The animals were treated according to the guidelines of the Canadian Council on Animal Care and the experimental protocol was accepted by the Animal Ethics Committee of the Université de Montréal. All efforts were made to minimize any discomfort of the animals. Prior to surgery, animals were premedicated by a subcutaneous injection of atropine (0.04mg/kg) and Atravet[®] (0.5mg/kg). General anaesthesia was induced by inhalation of a gas mixture of oxygen and nitrous oxide (1:1 ratio) with isoflurane. The latter was maintained at 2% during surgical procedures. Then isoflurane was turned off and halothane (0.5-0.7%) was used during recordings to ensure a higher neuronal activity (Villeneuve and Casanova, 2003). Lidocaine hydrochloride (2%) was subcutaneously injected at incision and pressure points. Animals were artificially ventilated with a mixture of oxygen and nitrous oxide (30% / 70%). Respiration rate and volume were adapted to maintain optimal CO₂ levels (35-40 mmHg). Animals were immobilized with gallamine triethiodide (10 mg/kg/hr) in a lactated Ringer solution administered through the cannulated cephalic vein. Electrocardiogram (ECG) and electroencephalogram (EEG) were monitored during experiments and core temperature was maintained at ~37.5°C with a feed-back controlled electrical blanket. Animals were placed in a stereotaxic apparatus, pupils were dilated using atropine drops (1%) and nictitating membranes were retracted with phenylephrine hydrochloride drops (2.5%). Contact lenses of appropriate refractive power were applied on the cornea.

After each experiments, animals were euthanized by the i.v. administration of Euthanil[©] and perfused with a 4% paraformaldehyde solution. The brains were extracted, treated and cut in coronal sections to confirm the positioning of the recording electrode.

Cellular recording and visual stimulation

Extracellular single spikes were recorded using varnished tungsten microelectrodes (H-J Winston, Clemmons, North Carolina, U.S.A., 2.0-2.3 M Ω) and fed to an Alphalab Pro data acquisition system (Alpha Omega Inc, v4.11, Nazareth, Israel). A craniotomy was performed at Horsley-Clarke coordinates -2 to +2 along the anterior-posterior axis and +12 to +16 laterally. The electrode was then lowered in the PMLS cortex with an angle of about 40 degrees from vertical. Spikes were recorded at a sampling rate of 25 kHz and band-pass filtered between 300Hz and 6kHz. The response to each stimulus condition was recorded as a post-stimulus time histogram (PSTH - bin width of 20 ms). Recording for a single trial occurred over a 2 s period (pre- and post-stimulus blank presentations of 250ms surrounding the visual stimulation). Mean firing frequency was averaged over 10 presentations. Local field potentials (LFPs) were sampled at 800Hz and band-pass filtered between 1Hz and 300Hz.

For each neuron, the receptive field was hand mapped on a tangent screen located 57 cm from the animal eyes. Visual stimuli were displayed on a CRT screen (ViewSonic Graphic series G220fb, 40.5 x 30cm) placed 21.5 cm in front of the animal and then subtending 81 x 60 degrees of visual field. Receptive fields were centered on the CRT. Gamma correction ensured that no luminance artifacts contaminated the contrast envelope stimuli. All visual stimuli were generated with the VPixx software interfaced with DATAPixx (VPixx Technologies Inc) and

were presented pseudo-randomly. First-order stimuli consisted of classical drifting luminance sine-wave gratings. For second-order tuning, contrast-modulated carrier stimuli (envelope) were used (Mareschal and Baker, 1999). The envelope stimulus consisted in a stationary high spatial-frequency grating (carrier) whose contrast is modulated by a drifting low-frequency grating (envelope). The orientation, spatial and temporal frequencies of the modulating envelope were varied to match the receptive-field preferences (in average, range of 0.1-0.5 c/deg for SF). The orientation of the carrier was also varied. The carrier spatial frequency was set to be 3 octaves higher than the envelope's frequency to avoid any luminance artifacts. Both luminance and envelope stimuli were set to have a maximum contrast of 70% to ensure that no first-order artefacts could contaminate the envelope stimuli (Scott-Samuel and Georgeson, 1999).

Data analysis

Neuronal responses were analyzed using custom Matlab routines (The MathWorks Inc, R2012b, Natick, Massachusetts, U.S.A). A threshold window was used for spike detection, and subsequent spike sorting was performed using discrete wavelet decomposition. The variability of the different decomposition coefficients was assessed to identify the ones exhibiting the greatest potential to differentiate spikes (Letelier and Weber, 2000). The tuning curves and responses properties to first-order stimuli were compared to those evoked by second-order stimuli. The low-gamma (30-57Hz) power spectrum of the LFPs was also analyzed as an indicator of synaptic input strength (Jia and Kohn, 2011). The mean power values were normalized by the baseline.

The direction-selectivity of each cells was assessed by computing a direction index (DI):

$$DI = 1 - \frac{\text{response in the non-preferred direction} - \text{spontaneous activity}}{\text{response in the preferred direction} - \text{spontaneous activity}} \quad \text{eq. 1}$$

Neurons with a $DI > 0.5$ were considered direction-selective. Bandwidth for direction tuning was calculated as the full-width at half-height of the tuning function.

The percentage of overlap between the first- and second-order bandwidths was calculated as follows:

$$O = \frac{\text{overlap}}{\max(BW2:BW1) - \min(BW2:BW1)} \times 100 \quad \text{eq. 2}$$

Where BW1 and BW2 are the bandwidth, in degrees, of the first- and second-order direction tuning functions, respectively.

To describe the tuning of neurons taking into consideration the responses across all 360 degrees of direction, a circular variance index was calculated as follows:

$$CV = 1 - \frac{|\sum_k R_k \exp(i2\theta_k)|}{\sum_k R_k} \quad \text{eq. 3}$$

R_k is the response strength for the given direction θ_k (in radians). Circular variance values range from 0 to 1, where 1 represents equal responsiveness across all directions (180 deg bandwidth), and 0 indicates responsiveness to only one direction (Adapted from: Mareschal and Baker, 1999).

Statistical analyses were performed using the Statistical toolbox in Matlab (The MathWorks Inc, R2012b, Natick, Massachusetts, U.S.A). Linear and logarithmic regressions were used to evaluate the correlations between first- and second-order responses. Statistical data

comparisons were made using Student's paired *t*-tests when the data was normally distributed, otherwise Wilcoxon signed rank tests were employed. K-means clustering was used to evaluate the presence of sub-populations and calculate scatter. Kolmogorov-Smirnov test (kstest) was used to test the data against a normal distribution and chi-squared test was used to test the data against a normal distribution

Results

First- and second-order responses properties were measured and compared for 54 PMLS neurons. For each neuron, the preferred direction, optimal spatial and temporal frequencies were evaluated for luminance (fig 1A) and contrast-modulated gratings (fig 1B). Almost all PMLS neurons responded to second-order stimuli (50 out of 54; 92%). Three of these neurons were excluded from our analysis due to incomplete measurements; hence the following analyses were made with data from the 47 remaining cells.

One of the defining features of a visual neuron is its selectivity for the direction of movement. Figure 1 (C, D) shows the response profiles of two representative PMLS neurons to first- and second-order stimuli presented at different directions. Both neurons were orientation selective, but while the neuron shown in panel C responded for both directions of motion (non-direction selective), the cell in panel B only responded to one direction and was thus highly direction-selective. For both neurons, the response profiles to first and second order stimuli were highly similar, albeit with an overall reduced response strength for second-order stimuli.

Subsequent analysis focused on differences and similarities between first- and second-order response profiles of the population of PMLS neurons recorded.

First and second order response characteristics of PMLS neurons

The relative sensitivity of PMLS to first and second-order motion stimuli was compared. For most neurons (41/47, 89%), responses to envelope stimuli were equal to or lower (in average, a 38% lower) than those to luminance gratings. The remaining seven cells exhibited higher discharges for second-order stimuli (in average, a 26% increase). To compare response strength evoked by optimal direction stimuli, the maximum spike rate for second-order motion was plotted against that for first-order motion (Fig 2A). Most values are below the line of unity, clearly indicating that second-order motion responses were weaker than those evoked by first-order stimuli (38.0% average reduction, $p < 0.01$, Student's paired t -test). As aforementioned, PMLS neurons exhibited similar preferred direction for first- and second-order stimuli. As illustrated in panel B of Fig 2, first and second-order stimulus directions differed by 30 degrees or less for most cells (45 cells, 96%). In one case, it reached 60 degrees. The remaining two cells exhibited opposite preferred directions for their first and second-order profiles. The first cell became direction selective for its second-order profile (direction index for first-order: 0.08, second-order: 0.45). The second cell was direction selective for both profiles (direction index for first-order: 0.72, second-order: 0.78), but exhibited a 150 degrees difference in both preferred directions. Nevertheless, when all values are considered, no difference in directionality was found between the two stimulus types (mean DIs: first-order: 0.59 ± 0.05 , second-order: 0.63 ± 0.04 , $p > 0.05$, Student's paired t -test).

First- and second-order response profiles showed very similar bandwidths. When plotting the bandwidth values of both stimulus type against each other, data points were distributed equally on each side of the unity line (panel C). First and second-order bandwidth values (mean of 45.1 and 44.0 deg, respectively) were not statistically different ($p > 0.05$, Student's paired t -test). To further quantify the similitude between direction selectivity profiles, the degree of overlap between first- and second-order tuning bandwidths was evaluated (see Methods). A total of 40 (85%) neurons had an overlap of at least 50% of their bandwidth and most of them ($n = 25$ or 55%) showed an overlap of 70% or more (fig2D). These overlap measurements indicate how much of the cell band-pass detects motion defined by either first- or second-order modulations. Two neurons showed no overlap and correspond to the two cells having opposite preferred direction between first- and second-order tuning (see above and panel B).

While the previous analysis provides reliable information about tuning properties, it has some limitations. The bandwidth corresponds to the width at half height, and to be computed, the response curve needs to have values equal to or lower than half of its highest peak. Measuring such values is not possible for cells with little or no direction selectivity. The circular variance is an alternate measurement to describe a neurone response profile in a circular form (Mareschal and Baker, 1999). It can be used to evaluate globally and holistically a neuron's direction-selectivity profile as it sums response vectors over all directions tested (Mardia, 1972). CV values for both stimuli are plotted against each other in panel E; most data points are located on the left of the line of unity. Thus, the vast majority of PMLS neurons (43/47, 91%) exhibited higher circular variance values for second-order stimulation (average CV for first-order: 0.46,

second-order: 0.63), indicating coarser direction tuning for this stimulus type ($p < 0.01$, Student's paired t -test).

Spatiotemporal profile of first- and second-order responses

The preferred spatial (SF) and temporal frequency (TF) values for first- and second-order stimuli were also measured for every neuron. A total of 25 out of 47 cells had the same preferred SF (mean of 0.3 c/deg) for both stimuli, 11 exhibit a preferred lower SF for the envelope (by 0.73 octaves) while the remaining 11 unit responded to higher SF for the envelope (by 0.71 octaves, data not shown). For TF, 24 out of 47 cells had the same preferred frequency for the luminance grating and the envelope (3.15 and 3.13 Hz, respectively). 14 units had a lower preferred TF (by 0.49 octaves) for their second-order responses and 9 units had higher TF (by 0.78, data not shown). Spatial and temporal frequencies preferences were simultaneously tested with pseudo-random combinations and thus allowed us to determine the cells' velocity preferences (Fig 2F). Even though the envelope preferred velocity values tended to be lower (mean for luminance grating: 12.4 deg/s, and for envelope: 11 deg/s), the difference was not significant ($p > 0.05$, Wilcoxon signed rank test, both median values of 10 deg/s).

Selectivity to carrier components of second-order stimuli

It was previously reported that the detection of the envelope stimuli in cat areas 17 and 18 depends on the orientation and spatial frequency of the carrier (Mareschal and Baker, 1999, Mareschal and Baker, 1998a). We thus investigated whether the carrier features influence second-order responses in PMLS. The optimal spatial frequency of the carrier was in average

3.7 octaves higher than that of the envelope (Fig3A). The distribution of cells as a function of the offset between the carrier's and envelope's preferred orientation is illustrated in panel B. Values are distributed throughout and no clear tendency was observed regarding the orientation offset between both stimulus components. The data doesn't fit a uniform distribution (chi-squared $p=0.47$) and the nul hypothesis of the data being a normal distribution was rejected (ktest $p<0.01$). No orientation bandwidth could be calculated for 20 cells (43%). The remaining cells (27/47) were broadly tuned (mean of 71 ± 6 deg, panel C). Circular variance values were also high (data not shown) with an average of 0.86 and a median of 0.89. The absence of selectivity to carrier properties indicates that the PMLS detects the envelope characteristics independently of the carrier.

Local-field potentials

Local field potentials (LFPs) correspond to the extracellular electric potential of synchronised dendritic activity (Destexhe et al., 1999, Okun et al., 2010) and are considered to reflect input activity. Because first- and second-order may originate from separate pathways, we examined the differences between the LFPs' profiles of luminance gratings and envelopes. To obtain the spectral power distribution of our data, average spectrograms were generated (Fig4A). The most prominent first-order stimulus-dependent increase in power occurred in the low-gamma range (30-57 Hz, panel A, left). A similar, but reduced increase was also observed during second-order stimulation (right spectrogram). This increase in spectral power also coincided with increases in spiking activity as seen in the peristimulus time histograms of panel B. Population data is presented in panel C where multi-unit activity (mean spike rate) is plotted

against the mean increase in the low-gamma band-limited power (BLP). Cluster analysis of the data, using k-means clustering and pairwise Euclidian distances, indicated that first- and second-order responses are indistinguishable. The best fit identified two clusters, with one containing solely outlier data points (identified by an x). We next compared first- and second-order stimulus-induced increases in low-gamma BLP. For most neurons (89%, 42/47) the increase of the low-gamma BLP was smaller when presented with second-order motion stimuli. As seen in panel D, a logarithmic relationship was found between 1st and 2nd order BLP increases. These data indicate that low-gamma BLP increases induced by 2nd order stimuli has a much smaller activation range compared to that of 1st order stimuli.

Discussion

The PMLS is considered as a key motion area in the cat. For instance, destruction of PMLS yields direction discrimination deficits (Rudolph & Pasternak, 1996) and its comprising neurons respond to simple and complex motion cues (Kim et al., 1997; Villeneuve et al., 2006). Here, we present for the first time evidence that the vast majority of PMLS neurons detect contrast-modulated motion with high selectivity. Our results indicate that first- and second-order tunings are very similar in terms of direction selectivity, direction bandwidth and velocity preferences. Furthermore, our results show the second-order responses of PMLS neurons do not depend on carrier properties.

The PMLS receives direct functional inputs from areas 17 and 18 which respond to the envelope stimulus (Ledgeway et al., 2005, Mareschal and Baker, 1998b, Mareschal and Baker, 1999, Zhou and Baker, 1994). The proportion of cells selective for second-order motion is

significantly higher in the PMLS than in area 18 where only half were selective (Mareschal and Baker, 1998b) and in area 17 where only some cells responded (Zhou and Baker, 1994). The increased number of selective neurons in PMLS is consistent with the fact that this area is involved in complex motion processing. As previously reported in cat and monkey (Elleberg et al., 2003, El-Shamayleh and Movshon, 2011, Li and Baker, 2012, Mareschal and Baker, 1998b, O'Keefe and Movshon, 1998), second-order motion produces weaker responses than first-order motion, but the orientation selectivity is, however, stimulus independent. We found that two thirds of the neurons had the same preferred direction of motion for both stimulation types and the vast majority had a difference of 30 degrees or less. Furthermore, both first- and second-order profiles have a similar width of response (bandwidth) around their preferred direction. In their study of area 18 responses to contrast-modulated stimuli, Baker's group used the circular variance value as a substitute to the bandwidth to measure how the neuron responds to directions of motion outside its preferred one. Their results revealed that area 18 has a broader tuning to second-order (0.48) than to first-order (0.26) motion (Mareschal and Baker, 1999). Similarly, PMLS cells also possess higher circular variance values for second-order tuning. However, PMLS responses to second-order are broader than that computed in area 18. This difference in tuning was also observed between the two regions for first-order responses (Morrone et al., 1986). We also found that PMLS cells has similar preferences for first- and second-order velocities, as found in area 18 (Mareschal and Baker, 1998b).

In parallel to our single cell recordings, LFPs were also measured as an indicator of input activity. In agreement with single cell recordings observations, LFPs showed a lower increase in power in the low-gamma range in response to second-order motion. The generally weaker responses for second-order is likely to come from the weaker "effective contrast" of this

stimulus, resulting in a weaker stimulation (Mareschal and Baker, 1998b). One may question why these differences were not seen at the level of multi-unit responses. Since PMLS neurons are broadly tuned for the envelope, a greater number of cells may respond to a given stimulus resulting in a higher multiunit spiking activity, comparable in strength to that evoked by first-order stimuli.

A noteworthy difference was found between PMLS and primary cortical areas 17 and 18. In contrast to the later areas (Mareschal and Baker, 1999, Mareschal and Baker, 1998b, Zhou and Baker, 1994), PMLS cortex does not decode carrier properties. In areas 17 and 18, despite the fact that no fixed relationship between the optimal carrier and envelope spatial frequencies or orientations was found, neurons were tuned to the carrier orientation, suggesting that the source of nonlinear input is cortical. Our data also demonstrate no relationship between the orientations of the envelope and carrier. However, in PMLS, carrier profiles are not tuned to a specific orientation. Indeed, carrier circular variance values were very high, indicating weak, if any, orientation selectivity tuning for the carrier. Consequently, our results suggest that the envelope detection in PMLS cortex is not dependant on the carrier's orientation. Being able to discern motion without being influenced by the properties of the moving object would be a functionally relevant property for the PMLS whose prime purpose is the detection of motion. In sum, the PMLS would performs "form-cue invariant" processing, as proposed for the monkey area MT (Albright, 1992, O'Keefe and Movshon, 1998), a feature absent in areas 17 and 18.

Anatomical substrate for second-order motion decoding

The hierarchical organization of the visual system is a largely accepted and used concept (Grant and Hilgetag, 2005, Scannell et al., 1995). It is also accepted visual information is not

only processed in a serial manner but also in parallel. According the hierarchical model, PMLS decoding features build on inputs from areas 17 and 18. Given that neurons in these areas respond to contrast-modulated motion stimuli, it is likely that they would contribute to the establishment of the second-order properties reported here. However it has been shown that the pathway from the primary visual cortex to PMLS is not functionally critical. Indeed, PMLS neurons retain their basic response properties even after the loss of input from the primary visual cortex (Guido et al., 1990, Spear, 1988). It is thus possible that they also retain their selectivity for contrast-modulated motion. Beside the cortical pathways, a robust direct LGN projection from Y cells innervates the PMLS (Berson, 1985, Burke et al., 1998). Y cells also projects to area 18 but not to area 17. This thalamic input may be necessary for second-order motion in the primary visual cortex and especially in area 18 where contrast-modulated motion responses are more prominent. Moreover area 18 cells' second-order responses are strongly correlated to Y cells activity (Rosenberg and Issa, 2011). It is thus also probable that Y cells are the driving input of PMLS second-order decoding, that may, in turn, perform feed-back modulation on 17 and 18 second-order responses like that observed for first-order direction maps (Shen et al., 2006, Galuske et al., 2002).

Detection mechanisms and separate pathways

The detection of second-order motion which is devoid of luminance variation in time cannot be explained by the classical receptive-field theory. Several mechanisms have been proposed. One makes use of position tracking which consists of a high-level feature-tracking mechanism largely modulated by attention (Seiffert and Cavanagh, 1998). An alternative model

referred as the “filter-rectify-filter” model is comprised of two filtering stages separated by a non-linear processing step (Malik and Perona, 1990, Baker, 1999, Baker and Mareschal, 2001). It is also debated whether second-order motion is decoded via separate pathways. With evidences pointing in both ways, (Allard and Faubert, 2013, Vaina and Soloviev, 2004), non-linearity has to be accounted for whether as a rectifying stage (Baker and Mareschal, 2001) or as a preprocessing stage (Allard and Faubert, 2013). The fact that all neurons in PMLS cortex that responded to contrast-modulated motion also responded to motion driven by luminance suggest that first and second-order are processed through the same pathway at this hierarchical level.

Acknowledgements: This work was supported by a CIHR grant (MOP-14825) to C.C. LB was supported by a scholarships from FRQ-S and the FRQ-R Vision Health Network. The authors thank Sebastien Thomas for his help during the experiments.

Figures

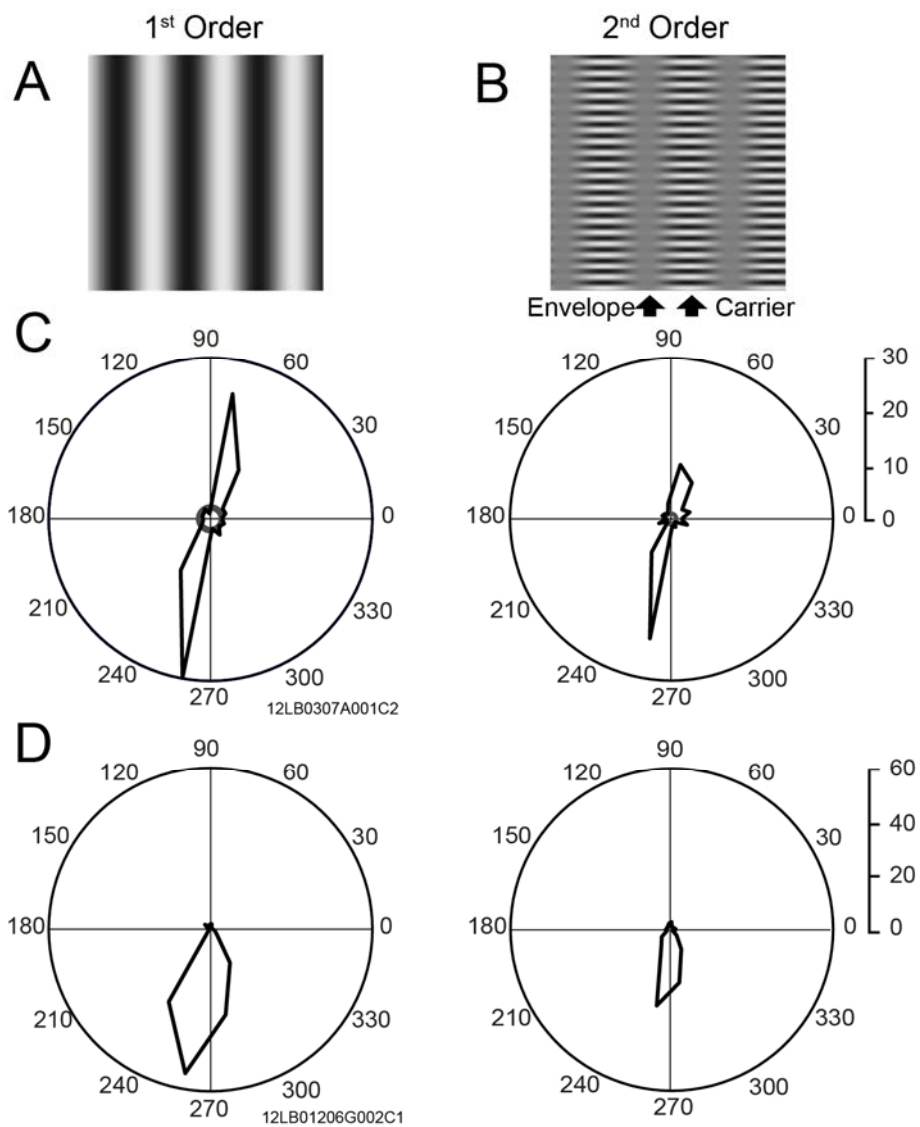


Figure 1. Responses to first and second-order motion stimuli. A) Luminance based sine-wave grating (first order). B) Static high spatial frequency carrier whose contrast is modulated by a moving low-frequency envelope (second-order). C) Polar plots of a non-direction selective cell for first (left) and second order motion (right). D) Same as in C but for a direction selective cell. The inner circle represents baseline activity.

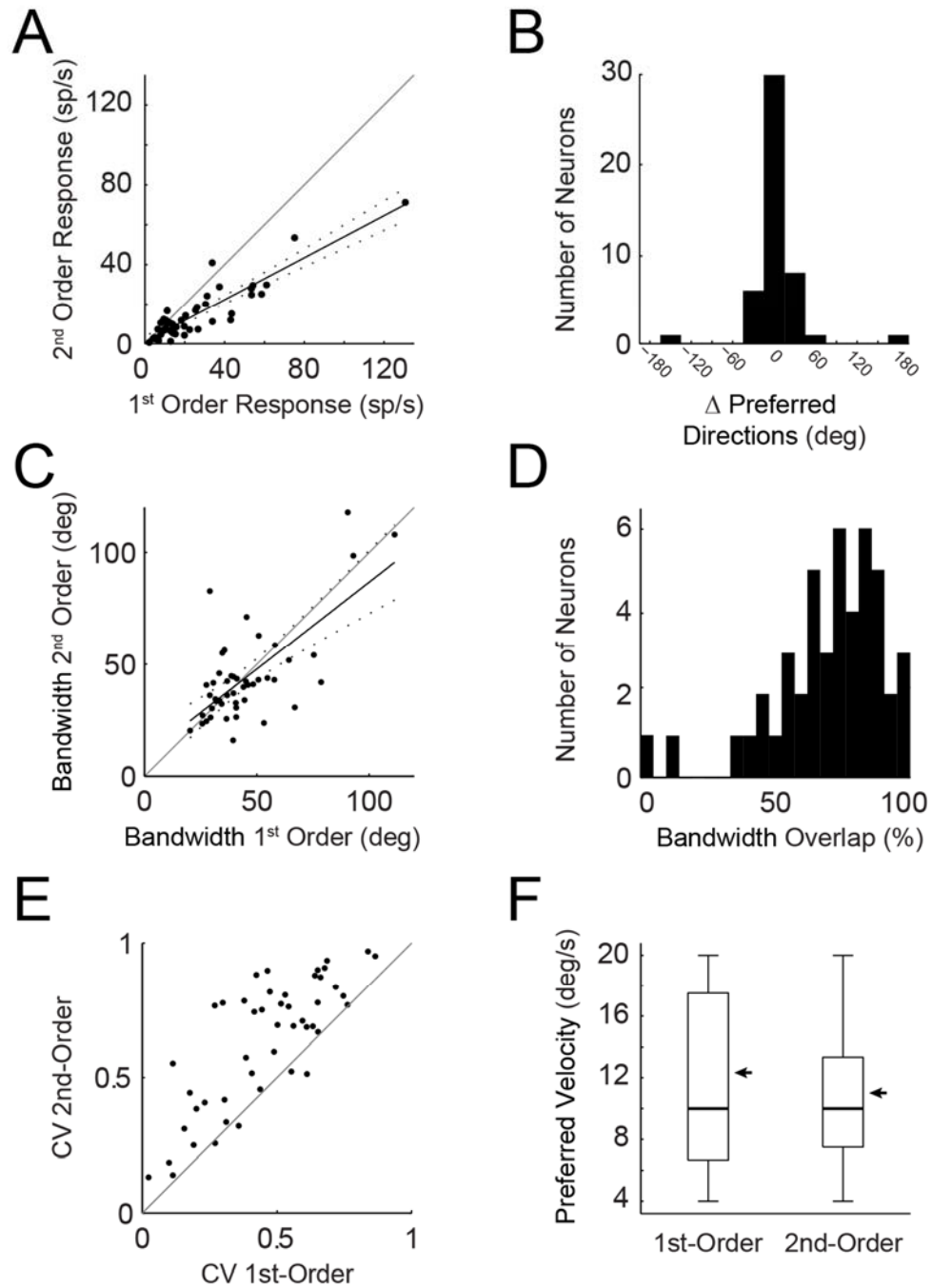


Figure 2. First- and second-order response profiles from PMLS neurons are highly similar. For A, C, E and F graphs, the grey line is the line of unity and the solid black line for A, C and F graphs is a linear regression of the data with its confidence interval (dotted line). A) Strength of responses to the preferred direction of second-order motion compared to the preferred first-order motion direction. B) Difference in degrees between first- and second-order (envelope) preferred direction. C) Comparison between first- and second-order direction bandwidth. D) Histogram of the percentage of bandwidth overlap between first- and second-order response tuning. E) Higher circular variance (CV) values for second-order direction tuning (43/47) imply that responses to second-order are more broadly tuned. F) Preferred velocity (degrees/s) between first- and second-order tuning.

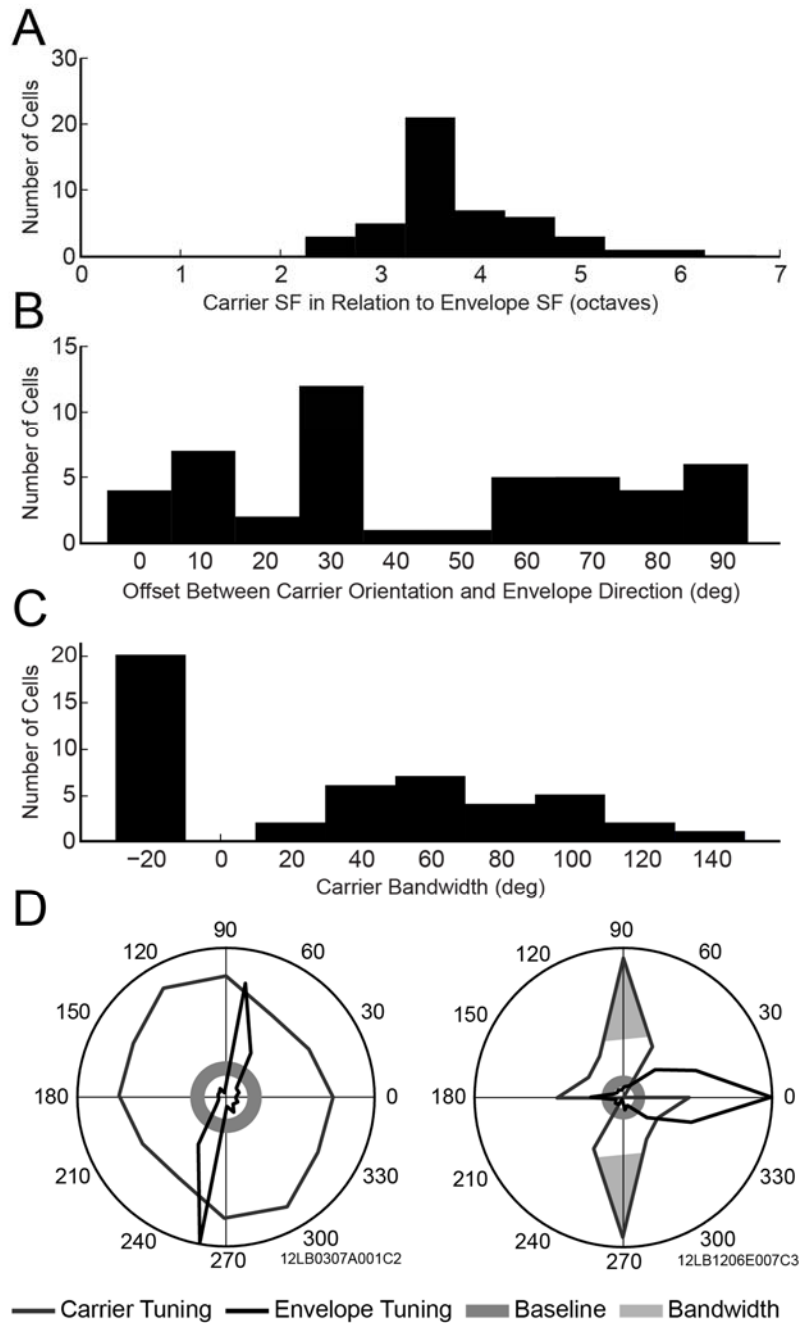


Figure 3. PMLS does not decode carrier properties. A) Difference in octaves between the preferred spatial frequency (SF) of the carrier and the preferred SF of its envelope ($\log(F2/F1)$). B) Histogram of the offset between the preferred carrier orientation and the preferred direction of its envelope. Note that the distribution mode is found at 30 degrees. C) Carrier bandwidth. No tuning bandwidth could be calculated for 20 cells (column 0). The remaining cells had a mean bandwidth of 71 degrees. D) Tuning for a carrier with no bandwidth (circular variance: 0.97) on the left and with a bandwidth of 43 degrees (circular variance: 0.69) on the right (shaded blue region). The inner circle corresponds to the baseline. The corresponding envelope tuning is shown in grey.

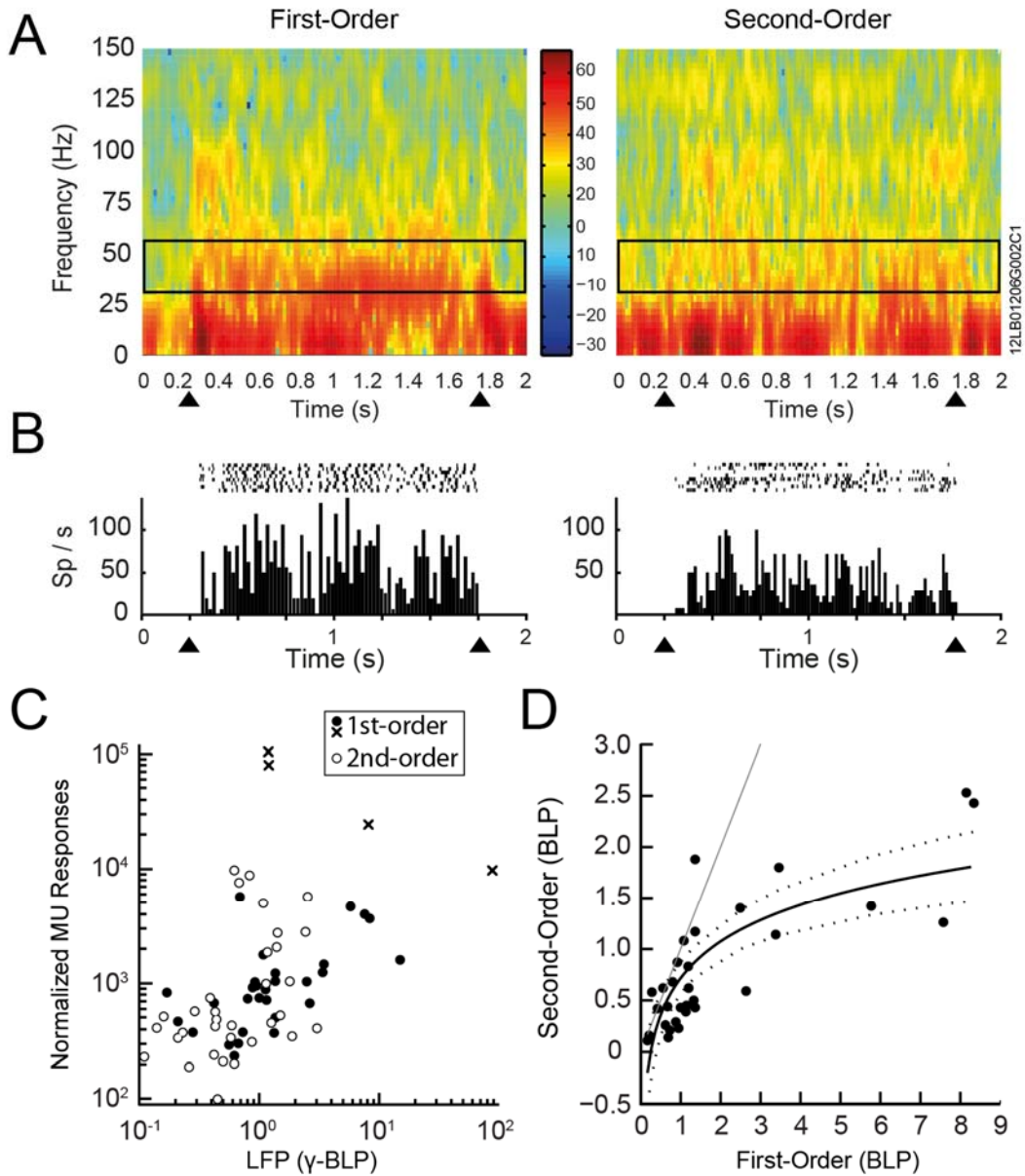


Figure 4. Low-gamma band power is correlated with neuronal responses. A) Spectrogram of the local-field potential recorded simultaneously with action potentials. The boxes correspond to the low-gamma band (30-57 Hz). B) Raster plot and peristimulus time histogram of a single neuron in response to first- and second-order motion. C) Comparison of the multi-unit recordings (spikes per second in function of baseline activity) in relation to low-gamma band-limited power (BLP) of first- and second-order responses. First- and second-order data greatly overlap and outlier points, determined by k-means clustering, are marked by an X. D) Comparison of first and second-order stimulation-induced increases in low-gamma BLP. The blue line is the line of unity and the red line is a logarithmic regression (r -squared: 0.61, $p < 0.01$) with the corresponding 95 % confidence intervals (dotted red lines). A higher variability can be seen for first-order LFPs.

Bibliography

- ALBRIGHT, T. D. 1992. Form-cue invariant motion processing in primate visual cortex. *Science*, 255, 1141-3.
- ALLARD, R. & FAUBERT, J. 2013. No dedicated second-order motion system. *J Vis*, 13.
- BAKER, C. L., JR. 1999. Central neural mechanisms for detecting second-order motion. *Curr Opin Neurobiol*, 9, 461-6.
- BAKER, C. L., JR. & MARESCHAL, I. 2001. Processing of second-order stimuli in the visual cortex. *Prog Brain Res*, 134, 171-91.
- BERSON, D. M. 1985. Cat lateral suprasylvian cortex: Y-cell inputs and corticotectal projection. *J Neurophysiol*, 53, 544-56.
- BURKE, W., DREHER, B. & WANG, C. 1998. Selective block of conduction in Y optic nerve fibres: significance for the concept of parallel processing. *Eur J Neurosci*, 10, 8-19.
- CHAUDHURI, A. & ALBRIGHT, T. D. 1997. Neuronal responses to edges defined by luminance vs. temporal texture in macaque area V1. *Vis Neurosci*, 14, 949-62.
- DEMB, J. B., HAARSMA, L., FREED, M. A. & STERLING, P. 1999. Functional circuitry of the retinal ganglion cell's nonlinear receptive field. *J Neurosci*, 19, 9756-67.
- DEMB, J. B., ZAGHLOUL, K., HAARSMA, L. & STERLING, P. 2001a. Bipolar cells contribute to nonlinear spatial summation in the brisk-transient (Y) ganglion cell in mammalian retina. *J Neurosci*, 21, 7447-54.
- DEMB, J. B., ZAGHLOUL, K. & STERLING, P. 2001b. Cellular basis for the response to second-order motion cues in Y retinal ganglion cells. *Neuron*, 32, 711-21.
- DESTEXHE, A., CONTRERAS, D. & STERIADE, M. 1999. Spatiotemporal analysis of local field potentials and unit discharges in cat cerebral cortex during natural wake and sleep states. *J Neurosci*, 19, 4595-608.
- EL-SHAMAYLEH, Y. & MOVSHON, J. A. 2011. Neuronal responses to texture-defined form in macaque visual area V2. *J Neurosci*, 31, 8543-55.
- ELLEMBERG, D., LAVOIE, K., LEWIS, T. L., MAURER, D., LEPORE, F. & GUILLEMOT, J. P. 2003. Longer VEP latencies and slower reaction times to the onset of second-order motion than to the onset of first-order motion. *Vision Res*, 43, 651-8.
- GALUSKE, R. A., SCHMIDT, K. E., GOEBEL, R., LOMBER, S. G. & PAYNE, B. R. 2002. The role of feedback in shaping neural representations in cat visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 99, 17083-8.
- GRANT, S. & HILGETAG, C. C. 2005. Graded classes of cortical connections: quantitative analyses of laminar projections to motion areas of cat extrastriate cortex. *Eur J Neurosci*, 22, 681-96.

- GRANT, S. & 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 Neurosci*, 6, 315-38.
- GUIDO, W., TONG, L. & SPEAR, P. D. 1990. Afferent bases of spatial- and temporal-frequency processing by neurons in the cat's posteromedial lateral suprasylvian cortex: effects of removing areas 17, 18, and 19. *J Neurophysiol*, 64, 1636-51.
- JIA, X. & KOHN, A. 2011. Gamma rhythms in the brain. *PLoS Biol*, 9, e1001045.
- LEDGEWAY, T., ZHAN, C., JOHNSON, A. P., SONG, Y. & BAKER, C. L., JR. 2005. The direction-selective contrast response of area 18 neurons is different for first- and second-order motion. *Vis Neurosci*, 22, 87-99.
- LETELIER, J. C. & WEBER, P. P. 2000. Spike sorting based on discrete wavelet transform coefficients. *J Neurosci Methods*, 101, 93-106.
- LI, B., LI, B. W., CHEN, Y., WANG, L. H. & DIAO, Y. C. 2000. Response properties of PMLS and PLLS neurons to simulated optic flow patterns. *Eur J Neurosci*, 12, 1534-44.
- LI, G. & BAKER, C. L. 2012. Functional Organization of Envelope-Responsive Neurons in Early Visual Cortex: Organization of Carrier Tuning Properties. *Journal of Neuroscience*, 32, 7538-7549.
- MALIK, J. & PERONA, P. 1990. Preattentive texture discrimination with early vision mechanisms. *J Opt Soc Am A*, 7, 923-32.
- MARDIA, K. V. 1972. *Statistics of directional data*, London, Academic Press.
- MARESCHAL, I. & BAKER, C. L., JR. 1998a. A cortical locus for the processing of contrast-defined contours. *Nat Neurosci*, 1, 150-4.
- MARESCHAL, I. & BAKER, C. L., JR. 1998b. Temporal and spatial response to second-order stimuli in cat area 18. *J Neurophysiol*, 80, 2811-23.
- MARESCHAL, I. & BAKER, C. L., JR. 1999. Cortical processing of second-order motion. *Vis Neurosci*, 16, 527-40.
- MERABET L, DESAUTELS A, MINVILLE K, CASANOVA C. 1998. Motion integration in a thalamic visual nucleus. *Nature*, 396(6708), 265-8.
- MERABET, L., MINVILLE, K., PTITO, M. & CASANOVA, C. 2000. Responses of neurons in the cat posteromedial lateral suprasylvian cortex to moving texture patterns. *Neuroscience*, 97, 611-23.
- MORRONE, M. C., DI STEFANO, M. & BURR, D. C. 1986. Spatial and temporal properties of neurons of the lateral suprasylvian cortex of the cat. *J Neurophysiol*, 56, 969-86.
- NISHIDA, S. 2011. Advancement of motion psychophysics: review 2001-2010. *J Vis*, 11, 11.
- O'KEEFE, L. P. & MOVSHON, J. A. 1998. Processing of first- and second-order motion signals by neurons in area MT of the macaque monkey. *Vis Neurosci*, 15, 305-17.

- OKUN, M., NAIM, A. & LAMPL, I. 2010. The subthreshold relation between cortical local field potential and neuronal firing unveiled by intracellular recordings in awake rats. *J Neurosci*, 30, 4440-8.
- PAYNE, B. R. 1993. Evidence for visual cortical area homologs in cat and macaque monkey. *Cereb Cortex*, 3, 1-25.
- ROSENBERG, A. & ISSA, NAOUM P. 2011. The Y Cell Visual Pathway Implements a Demodulating Nonlinearity. *Neuron*, 71, 348-361.
- RUDOLPH, K. K. & PASTERNAK, T. 1996. Lesions in cat lateral suprasylvian cortex affect the perception of complex motion. *Cereb Cortex*, 6, 814-22.
- SCANNELL, J. W., BLAKEMORE, C. & YOUNG, M. P. 1995. Analysis of connectivity in the cat cerebral cortex. *J Neurosci*, 15, 1463-83.
- SCOTT-SAMUEL, N. E. & GEORGESON, M. A. 1999. Does early non-linearity account for second-order motion? *Vision Res*, 39, 2853-65.
- SEIFFERT, A. E. & CAVANAGH, P. 1998. Position displacement, not velocity, is the cue to motion detection of second-order stimuli. *Vision Res*, 38, 3569-82.
- SHEN, W., LIANG, Z., CHEN, X. & SHOU, T. 2006. Posteromedial lateral suprasylvian motion area modulates direction but not orientation preference in area 17 of cats. *Neuroscience*, 142, 905-16.
- SPEAR, P. D. 1988. Influence of areas 17, 18, and 19 on receptive-field properties of neurons in the cat's posteromedial lateral suprasylvian visual cortex. *Prog Brain Res*, 75, 197-210.
- SYMONDS, L. L. & ROSENQUIST, A. C. 1984. Corticocortical connections among visual areas in the cat. *J Comp Neurol*, 229, 1-38.
- VAINA, L. M. & SOLOVIEV, S. 2004. First-order and second-order motion: neurological evidence for neuroanatomically distinct systems. *Prog Brain Res*, 144, 197-212.
- VILLENEUVE, M. Y. & CASANOVA, C. 2003. On the use of isoflurane versus halothane in the study of visual response properties of single cells in the primary visual cortex. *Journal of Neuroscience Methods*, 129, 19-31.
- VILLENEUVE, M. Y., PTITO, M. & CASANOVA, C. 2006. Global motion integration in the postero-medial part of the lateral suprasylvian cortex in the cat. *Exp Brain Res*, 172, 485-97.
- ZHOU, Y. X. & BAKER, C. L., JR. 1994. Envelope-responsive neurons in areas 17 and 18 of cat. *J Neurophysiol*, 72, 2134-50.

Discussion

L'étude présentée ci-dessus avait pour objectif la caractérisation des réponses du PMLS au mouvement de deuxième ordre, ou plus précisément au mouvement engendré par la modulation du contraste (stimulus de type enveloppe). Cette étude se situe dans un contexte où de nombreuses études, par Baker et collègues, ont quantifié les réponses au mouvement modulé par le contraste au niveau des aires 17 et 18 chez le chat (Mareschal and Baker, 1999, Mareschal and Baker, 1998b, Zhou and Baker, 1994, Zhou and Baker, 1996). Cependant, bien que ces études portent sur la perception du mouvement, les profils de réponse au niveau du PMLS, aire dédiée à la perception du mouvement considérée comme l'homologue de MT (Burke et al., 1998, Payne, 1993), n'avaient pas été évalués. De plus, les réponses au mouvement de deuxième ordre au niveau de MT ont démontré que l'aire dédiée au mouvement chez le singe n'est pas affectée par la nature de l'objet (form-cue invariant) afin de détecter son déplacement dans le temps (Albright, 1992). Cette caractéristique a ainsi motivé la comparaison des profils de réponse aux mouvements de premier et deuxième ordre au niveau du PMLS.

1. Form-cue invariant

L'étude de comparaison des réponses du PMLS aux mouvements de premier et deuxième ordre démontre que le PMLS décode le mouvement sans être affecté par la nature de l'objet (form-cue invariant). En effet, la comparaison des profils de réponse indique que 79% des neurones présentent la même sélectivité à la direction (± 20 degrés) pour le mouvement de premier et deuxième ordre. De plus, aucune différence significative n'a été calculée en ce qui concerne la sélectivité à la vitesse. Les seules différences observées entre les deux profils de

réponse se rapportent à la force de la réponse (taux de décharge par seconde) et au taux de variance circulaire. De manière générale, les réponses au mouvement de deuxième ordre sont moins fortes et possèdent un profil moins spécifique à une seule direction. Ceci n'est cependant pas contradictoire à une perception «form-cue invariant». En effet, les caractéristiques importantes d'un mouvement sont sa direction et sa vitesse et un même neurone du PMLS peut détecter ces deux éléments lorsque le stimulus est un gradient en luminance ou un gradient modulé par le contraste. Un aspect très important concernant la nature du stimulus de type enveloppe démontre que le PMLS n'est pas affecté par la nature de l'objet. Le stimulus de type enveloppe est construit à partir d'un réseau statique (carrier) possédant une orientation indépendante de la direction du mouvement de deuxième ordre. Les résultats obtenus démontrent que le PMLS n'est pas sélectif à l'orientation du carrier. Les valeurs de variance circulaire étaient effectivement très hautes, ce qui démontre peu de variation dans le taux de réponse entre les différentes orientations. La perception indépendante à la nature de l'objet commence ainsi au niveau du PMLS et n'est donc pas présente au niveau des aires 17 et 18 qui possèdent une sélectivité à l'orientation du carrier et une préférence à de plus basses vitesses pour le mouvement de deuxième ordre (Mareschal and Baker, 1999, Mareschal and Baker, 1998b, Zhou and Baker, 1994). La notion de perception indépendante de la nature de l'objet présente un grand avantage fonctionnel. En effet, le cas contraire nécessiterait un nombre excessif de neurones afin de détecter le mouvement de tous les objets rencontrés dans la nature. La notion de perception «form-cue invariant» par le PMLS concorde avec les résultats obtenus chez le singe (Albright, 1992). En effet, le PMLS est en mesure de détecter la direction du mouvement indépendamment de la texture du stimulus (orientation du carrier).

2. Voie des cellules Y

La caractérisation des réponses du PMLS au mouvement de deuxième ordre représente une étape de préparation dans l'analyse de la circuiterie de traitement du deuxième ordre. Les profils de réponse obtenus concordent avec la notion d'une hiérarchisation du traitement de l'information visuelle (Grant and Hilgetag, 2005, Scannell et al., 1995). On observe en effet une complexification des réponses avec l'absence de sélectivité pour le carrier ainsi qu'une augmentation des cellules sélectives au mouvement de deuxième ordre (92%). Cependant, tel que décrit dans l'introduction, le PMLS ne reçoit pas seulement des projections provenant des aires 17 et 18, mais est aussi fortement innervé par la voie des cellules Y provenant directement du CGL (Berson, 1985, Burke et al., 1998). Cette voie est d'autant plus importante étant donné que les cellules Y du CGL répondraient au mouvement de deuxième ordre, alors qu'aucune réponse n'est observable au niveau des cellules X du CGL. Toutefois, les cellules Y du CGL ne sont pas sélectives à l'orientation ni à la direction du carrier (expérience avec carrier statique et dynamique) (Rosenberg et al., 2010, Rosenberg and Issa, 2011). La terminologie utilisée dans les études de Rosenberg et collègues est toutefois différente de ce qui a été présenté jusqu'à présent, mais les concepts sont essentiellement les mêmes. Les stimuli utilisés sont qualifiés de patrons d'interférence (interference pattern) et se basent sur la notion d'interférence causée par la rencontre de deux ondes sinusoïdales de fréquences différentes. Bien que les principes mathématiques sous-jacents diffèrent, les stimuli construits s'apparentent aux réseaux de type enveloppe. La notion d'interférence est très présente en ce qui a trait à la radio et le mécanisme permettant de détecter la fréquence de l'enveloppe (dans les ondes AM par exemple) s'appelle la démodulation. La démodulation est un processus non-linéaire et correspond à un mécanisme de type filter-rectify-filter. Les études de Rosenberg et collègues chez le chat démontrent que la

voie des cellules Y constitue une voie spécialisée véhiculant l'information de deuxième ordre (démodulée). En effet, les enregistrements simultanés de l'activité du CGL et des aires 17 et 18, ont révélé que les réponses au deuxième ordre de l'aire 18 sont corrélées avec l'activité des cellules Y géniculées et ne proviendraient pas de l'aire 17. L'aire 17 reçoit quant à elle beaucoup moins d'afférences de la voie Y, ce qui expliquerait sa plus faible population neuronale sélective au mouvement de deuxième ordre (Zhou and Baker, 1994, Zhou and Baker, 1996). Selon les travaux de Demb et collègues, l'étape non-linéaire (rectification) nécessaire au traitement de l'information de deuxième ordre se situerait au niveau des cellules bipolaires et amacrines rétiniennes (Demb et al., 2001b). En effet, les cellules ganglionnaires Y répondent au deuxième ordre (fréquence de l'enveloppe) et la rectification doit donc être en amont. La rectification de la réponse des cônes est maximale à haute fréquence temporelle (>8 Hz) (Scott-Samuel and Georgeson, 1999) et est négligeable à bas contraste ($<40\%$) (He and MacLeod, 1998). Demb et collègues ont été en mesure d'obtenir des réponses robustes à basse fréquence temporelle (1-4 Hz) et à faible contraste (18%). La rectification ne proviendrait donc pas des photorécepteurs. Les cellules ganglionnaires Y intègreraient ainsi l'information rectifiée des cellules bipolaires (excitatrices) et amacrines (inhibitrices) (Demb et al., 1999, Demb et al., 2001a, Demb et al., 2001b). Ces résultats nous indiquent que l'étape non-linéaire nécessaire à la détection du deuxième-ordre se situe au niveau de la rétine. De plus, selon ces résultats, l'information de premier et de deuxième ordre ne seraient pas traités par des voies distinctes, l'information de deuxième ordre se font ainsi au à celle de premier ordre au niveau de la voie Y. Certains résultats semblent cependant difficilement explicables selon un traitement par une voie unique. Des études de lésions ont observé que certains patients présentaient des troubles de perception plus marqués pour le mouvement de deuxième ordre (Braun et al., 1998). Cependant, ces patients

présentaient des lésions au niveau du cortex pariétal postérieur, lequel est connu pour jouer un rôle important dans l'attention {Behrmann, 2004 #513}, entraînant ainsi des déficits dans les mécanismes de «*feature-tracking*» qui seraient impliqués dans la détection du deuxième ordre.

3. Expériences futures

Le PMLS reçoit de nombreuses projections directes des cellules Y du CGL (Berson, 1985, Burke et al., 1998), ainsi que des aires 17 et 18 (Grant and Hilgetag, 2005, Symonds and Rosenquist, 1984a). Par contre, le PMLS conserve ses profils de réponse (en premier ordre) malgré la lésion des aires 17 et 18 (Guido et al., 1990, Spear, 1988, Ouellette et al., 2007). Il serait donc intéressant dans un premier temps d'évaluer l'importance des projections directes provenant des cellules géniculées Y dans le traitement du mouvement de deuxième ordre au niveau du PMLS. Pour ce faire, il serait nécessaire de bloquer les afférences corticales de la voie Y en inactivant l'aire 18 et/ou les projections Y provenant du CGL. Mon hypothèse est que la sélectivité du PMLS au deuxième ordre proviendrait majoritairement des projections géniculées. En effet, tel que décrit plus haut, l'inactivation des afférences corticales n'entraîne pas la perte des réponses de premier ordre au niveau du PMLS, ce qui illustre l'importance des projections géniculées.

D'autre part, le PMLS envoie des projections rétrogrades vers les aires 18 et 17. De plus, l'inactivation du PMLS entraîne une perte des cartes de sélectivité à la direction du mouvement de premier ordre au niveau des aires 17 et 18 (Shen et al., 2006, Galuske et al., 2002). L'inactivation du PMLS permettrait ainsi d'évaluer son rôle modulateur sur les réponses au mouvement de deuxième ordre de l'aire 18. Ces deux expériences proposées pourraient entre

autres être réalisées à l'aide d'inactivations réversibles soit pharmacologiques ou par le froid. Les méthodes pharmacologiques, telle l'injection d'acide gamma-aminobutyrique (GABA) (Casanova et al., 1992, Crook et al., 1996), permettent d'avoir des zones d'inactivation précises et d'atteindre des structures profondes avec un minimum de dommages (Lomber, 1999). Cependant, l'inactivation par le froid (cryoloop) (Lomber et al., 1999, Sherk, 1978) serait plus appropriée aux expériences suggérées (voir annexe). L'utilisation d'une cryoloop permet l'inactivation d'une plus grande région en entraînant très peu de détérioration des tissus, alors que plusieurs injections (lésions) seraient nécessaires avec une inactivation pharmacologique. De plus, le temps d'inactivation peut être contrôlé et le temps de récupération est rapide, contrairement aux méthodes pharmacologiques qui dépendent du temps d'élimination du produit (Lomber, 1999). Finalement, l'inactivation à l'aide d'une cryoloop entraîne des blocages uniformes et reproductibles et serait bien adaptée à l'inactivation de l'aire 18 et du PMLS qui sont des structures corticales (en surface).

D'un autre côté, il serait aussi envisageable de tester l'hypothèse de Rosenberg et collègues concernant la spécialisation de la voie Y pour le traitement du mouvement de deuxième ordre. Il a été rapporté que lors de l'inactivation sélective des axones à conduction rapide (axones de la voie Y) au niveau du nerf optique, plusieurs propriétés des champs récepteurs du PMLS sont conservées (Wang et al., 1997). En effet, les projections persistantes de la voie X, provenant notamment de 17 (Einstein and Fitzpatrick, 1991, Shipp and Grant, 1991), expliqueraient la persistance des champs récepteurs et des indices de sélectivité à l'orientation et à la direction. Une stimulation du PMLS par un mouvement de deuxième ordre lors de l'inactivation mécanique (par pression) de la voie Y permettrait de vérifier s'il y a bel et bien disparition des profils de réponse au deuxième ordre.

Les projections thalamiques vers le PMLS ne se limitent cependant pas au corps géniculé latéral (CGL), le complexe LP-pulvinar projette également vers la couche 4 du PMLS (Norita et al., 1996, Rauschecker et al., 1987, Tong et al., 1982). De plus, il a été démontré que le LP-pulvinar intègre des stimuli complexes tels les «plais» et les RDK (Casanova et al., 2001, Villeneuve et al., 2006). Ces résultats sont aussi obtenus chez l'humain (Villeneuve et al., 2012). Cependant, l'inactivation de LP n'entraîne qu'une baisse de la réponse (taux de décharge) sans affecter la sélectivité des neurones du PMLS (Minville and Casanova, 1998). Ainsi, bien que les profils spatiotemporels de réponse de LP soient similaires aux profils du PMLS (Piche et al., 2013), les afférences du complexe LP-pulvinar vers le PMLS ne devraient pas être de type driver. En effet, tel que mentionné plus haut, la majorité des neurones du PMLS ne sont pas affecté par l'inactivation de LP (Minville and Casanova, 1998). L'étude de l'inactivation pharmacologique du LP-pulvinar (structure profonde) sur les réponses au mouvement de deuxième ordre du PMLS permettrait d'en établir son rôle.

Conclusion

Cette étude a su démontrer les capacités du PMLS à décoder le mouvement de deuxième ordre. Les profils de réponse des neurones du PMLS sont similaires pour le mouvement de premier et de deuxième ordre démontrant ainsi une évolution du traitement visuel par rapport aux aires 17 et 18 tel que connu pour le mouvement de premier ordre. De plus, étant en mesure de détecter la direction du mouvement sans être affecté par les propriétés de texture de l'objet (carrier), le traitement visuel du PMLS serait de nature « form-cue invariant » tel que décrit au niveau de l'aire MT. Cette propriété du traitement du PMLS est fonctionnellement importante et s'accorde bien avec la notion que le PMLS est l'aire dédiée à la détection du mouvement chez le chat. D'autre part, plusieurs études démontrent une importance majeure de la voie des cellules Y dans le traitement de l'information de deuxième ordre. La voie Y envoie de nombreuses projections directes vers le PMLS via le noyau géniculé du thalamus. Elle pourrait ainsi être à l'origine des réponses au mouvement de deuxième ordre du PMLS.

Bibliographie

- ADELSON, E. H. & BERGEN, J. R. 1985. Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *J Opt Soc Am A*, 2, 284-99.
- ALBRIGHT, T. D. 1992. Form-cue invariant motion processing in primate visual cortex. *Science*, 255, 1141-3.
- ALLARD, R. & FAUBERT, J. 2008. First- and second-order motion mechanisms are distinct at low but common at high temporal frequencies. *J Vis*, 8, 12 1-17.
- ALLARD, R. & FAUBERT, J. 2013. No dedicated second-order motion system. *J Vis*, 13.
- ALONSO, J. M., USREY, W. M. & REID, R. C. 2001. Rules of connectivity between geniculate cells and simple cells in cat primary visual cortex. *J Neurosci*, 21, 4002-15.
- BAKER, C. L., JR. 1999. Central neural mechanisms for detecting second-order motion. *Curr Opin Neurobiol*, 9, 461-6.
- BAKER, C. L., JR. & MARESCHAL, I. 2001. Processing of second-order stimuli in the visual cortex. *Prog Brain Res*, 134, 171-91.
- BERSON, D. M. 1985. Cat lateral suprasylvian cortex: Y-cell inputs and corticotectal projection. *J Neurophysiol*, 53, 544-56.
- BISHOP, P. O., COOMBS, J. S. & HENRY, G. H. 1971. Responses to visual contours: spatio-temporal aspects of excitation in the receptive fields of simple striate neurones. *J Physiol*, 219, 625-57.
- BRAUN, D., PETERSEN, D., SCHONLE, P. & FAHLE, M. 1998. Deficits and recovery of first- and second-order motion perception in patients with unilateral cortical lesions. *Eur J Neurosci*, 10, 2117-28.
- BROSSEAU-LACHAINE, O., FAUBERT, J. & CASANOVA, C. 2001. Functional sub-regions for optic flow processing in the posteromedial lateral suprasylvian cortex of the cat. *Cereb Cortex*, 11, 989-1001.
- BULLIER, J., MCCOURT, M. E. & HENRY, G. H. 1988. Physiological studies on the feedback connection to the striate cortex from cortical areas 18 and 19 of the cat. *Exp Brain Res*, 70, 90-8.
- BURKE, W., DREHER, B. & WANG, C. 1998. Selective block of conduction in Y optic nerve fibres: significance for the concept of parallel processing. *Eur J Neurosci*, 10, 8-19.
- BURTON, G. J. 1973. Evidence for non-linear response processes in the human visual system from measurements on the thresholds of spatial beat frequencies. *Vision Res*, 13, 1211-25.
- CASANOVA, C., MERABET, L., DESAUTELS, A. & MINVILLE, K. 2001. Higher-order motion processing in the pulvinar. *Prog Brain Res*, 134, 71-82.
- CASANOVA, C., MICHAUD, Y., MORIN, C., MCKINLEY, P. A. & MOLOTCHNIKOFF, S. 1992. Visual responsiveness and direction selectivity of cells in area 18 during local reversible inactivation of area 17 in cats. *Vis Neurosci*, 9, 581-93.
- CAVANAGH, P. 1992. Attention-based motion perception. *Science*, 257, 1563-5.
- CAVANAGH, P. & MATHER, G. 1989. Motion: the long and short of it. *Spat Vis*, 4, 103-29.

- CHABLI, A., RUAN, D. Y. & MOLOTCHNIKOFF, S. 1998. Influences of area 17 on neuronal activity of simple and complex cells of area 18 in cats. *Neuroscience*, 84, 685-98.
- CHAUDHURI, A. & ALBRIGHT, T. D. 1997. Neuronal responses to edges defined by luminance vs. temporal texture in macaque area V1. *Vis Neurosci*, 14, 949-62.
- CHUBB, C. & SPERLING, G. 1988. Drift-balanced random stimuli: a general basis for studying non-Fourier motion perception. *J Opt Soc Am A*, 5, 1986-2007.
- CLELAND, B. G., LEVICK, W. R. & SANDERSON, K. J. 1973. Properties of sustained and transient ganglion cells in the cat retina. *J Physiol*, 228, 649-80.
- CROOK, J. M., KISVARDAY, Z. F. & EYSEL, U. T. 1996. GABA-induced inactivation of functionally characterized sites in cat visual cortex (area 18): effects on direction selectivity. *J Neurophysiol*, 75, 2071-88.
- DACEY, D., PACKER, O. S., DILLER, L., BRAINARD, D., PETERSON, B. & LEE, B. 2000. Center surround receptive field structure of cone bipolar cells in primate retina. *Vision Res*, 40, 1801-11.
- DAKIN, S. C. & MARESCHAL, I. 2000. Sensitivity to contrast modulation depends on carrier spatial frequency and orientation. *Vision Res*, 40, 311-29.
- DEANGELIS, G. C., OHZAWA, I. & FREEMAN, R. D. 1995. Receptive-field dynamics in the central visual pathways. *Trends Neurosci*, 18, 451-8.
- DEMB, J. B., HAARSMA, L., FREED, M. A. & STERLING, P. 1999. Functional circuitry of the retinal ganglion cell's nonlinear receptive field. *J Neurosci*, 19, 9756-67.
- DEMB, J. B., ZAGHLOUL, K., HAARSMA, L. & STERLING, P. 2001a. Bipolar cells contribute to nonlinear spatial summation in the brisk-transient (Y) ganglion cell in mammalian retina. *J Neurosci*, 21, 7447-54.
- DEMB, J. B., ZAGHLOUL, K. & STERLING, P. 2001b. Cellular basis for the response to second-order motion cues in Y retinal ganglion cells. *Neuron*, 32, 711-21.
- DUMOULIN, S. O., BAKER, C. L., JR., HESS, R. F. & EVANS, A. C. 2003. Cortical specialization for processing first- and second-order motion. *Cereb Cortex*, 13, 1375-85.
- DUPONT, P., SARY, G., PEUSKENS, H. & ORBAN, G. A. 2003. Cerebral regions processing first- and higher-order motion in an opposed-direction discrimination task. *Eur J Neurosci*, 17, 1509-17.
- EINSTEIN, G. & FITZPATRICK, D. 1991. Distribution and morphology of area 17 neurons that project to the cat's extrastriate cortex. *J Comp Neurol*, 303, 132-49.
- EL-SHAMAYLEH, Y. & MOVSHON, J. A. 2011. Neuronal responses to texture-defined form in macaque visual area V2. *J Neurosci*, 31, 8543-55.
- ENROTH-CUGELL, C. & ROBSON, J. G. 1966. The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *J Physiol*, 187, 517-52.
- FUKADA, Y. & SAITO, H. 1971. The relationship between response characteristics to flicker stimulation and receptive field organization in the cat's optic nerve fibers. *Vision Res*, 11, 227-40.
- GOURAS, P. 1968. Identification of cone mechanisms in monkey ganglion cells. *J Physiol*, 199, 533-47.

- GRANT, S. & HILGETAG, C. C. 2005. Graded classes of cortical connections: quantitative analyses of laminar projections to motion areas of cat extrastriate cortex. *Eur J Neurosci*, 22, 681-96.
- GUIDO, W., TONG, L. & SPEAR, P. D. 1990. Afferent bases of spatial- and temporal-frequency processing by neurons in the cat's posteromedial lateral suprasylvian cortex: effects of removing areas 17, 18, and 19. *J Neurophysiol*, 64, 1636-51.
- HAMMOND, P., ANDREWS, D. P. & JAMES, C. R. 1975. Invariance of orientational and directional tuning in visual cortical cells of the adult cat. *Brain Res*, 96, 56-9.
- HE, S. & MACLEOD, D. I. 1998. Local nonlinearity in S-cones and their estimated light-collecting apertures. *Vision Res*, 38, 1001-6.
- HILGETAG, C. C., O'NEILL, M. A. & YOUNG, M. P. 2000. Hierarchical organization of macaque and cat cortical sensory systems explored with a novel network processor. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 355, 71-89.
- HOFFMANN, K. P., STONE, J. & SHERMAN, S. M. 1972. Relay of receptive-field properties in dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. *J Neurophysiol*, 35, 518-31.
- HOLLANDER, H. & VANEGAS, H. 1977. The projection from the lateral geniculate nucleus onto the visual cortex in the cat. A quantitative study with horseradish-peroxidase. *J Comp Neurol*, 173, 519-36.
- HOLLIDAY, I. E. & ANDERSON, S. J. 1994. Different processes underlie the detection of second order motion at low and high temporal frequencies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 257, 165-173.
- HUBEL, D. H. & WIESEL, T. N. 1959. Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *J Physiol*, 148, 574-91.
- HUBEL, D. H. & WIESEL, T. N. 1961. Integrative action in the cat's lateral geniculate body. *J Physiol*, 155, 385-98.
- HUBEL, D. H. & WIESEL, T. N. 1962. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol*, 160, 106-54.
- HUBEL, D. H. & WIESEL, T. N. 1965. Receptive Fields and Functional Architecture in Two Nonstriate Visual Areas (18 and 19) of the Cat. *J Neurophysiol*, 28, 229-89.
- HUBEL, D. H. & WIESEL, T. N. 1998. Early exploration of the visual cortex. *Neuron*, 20, 401-12.
- HUMPHREY, A. L., SUR, M., UHLRICH, D. J. & SHERMAN, S. M. 1985a. Projection patterns of individual X- and Y-cell axons from the lateral geniculate nucleus to cortical area 17 in the cat. *J Comp Neurol*, 233, 159-89.
- HUMPHREY, A. L., SUR, M., UHLRICH, D. J. & SHERMAN, S. M. 1985b. Termination patterns of individual X- and Y-cell axons in the visual cortex of the cat: projections to area 18, to the 17/18 border region, and to both areas 17 and 18. *J Comp Neurol*, 233, 190-212.
- HUXLIN, K. R. & PASTERNAK, T. 2004. Training-induced recovery of visual motion perception after extrastriate cortical damage in the adult cat. *Cereb Cortex*, 14, 81-90.
- IKEDA, H. & WRIGHT, M. J. 1972. Receptive field organization of 'sustained' and 'transient' retinal ganglion cells which subserve different function roles. *J Physiol*, 227, 769-800.
- IRVIN, G. E., NORTON, T. T., SESMA, M. A. & CASAGRANDE, V. A. 1986. W-like response properties of interlaminar zone cells in the lateral geniculate nucleus of a primate (*Galago crassicaudatus*). *Brain Res*, 362, 254-70.

- KOZAK, W., RODIECK, R. W. & BISHOP, P. O. 1965. Responses of Single Units in Lateral Geniculate Nucleus of Cat to Moving Visual Patterns. *J Neurophysiol*, 28, 19-47.
- LANGLEY, K., FLEET, D. J. & HIBBARD, P. B. 1996. Linear filtering precedes nonlinear processing in early vision. *Curr Biol*, 6, 891-6.
- LEDGEWAY, T., ZHAN, C., JOHNSON, A. P., SONG, Y. & BAKER, C. L., JR. 2005. The direction-selective contrast response of area 18 neurons is different for first- and second-order motion. *Vis Neurosci*, 22, 87-99.
- LETÉLIER, J. C. & WEBER, P. P. 2000. Spike sorting based on discrete wavelet transform coefficients. *J Neurosci Methods*, 101, 93-106.
- LEWICKI, M. S. 1998. A review of methods for spike sorting: the detection and classification of neural action potentials. *Network*, 9, R53-78.
- LI, G. & BAKER, C. L. 2012. Functional Organization of Envelope-Responsive Neurons in Early Visual Cortex: Organization of Carrier Tuning Properties. *Journal of Neuroscience*, 32, 7538-7549.
- LOMBER, S. G. 1999. The advantages and limitations of permanent or reversible deactivation techniques in the assessment of neural function. *J Neurosci Methods*, 86, 109-17.
- LOMBER, S. G. 2001. Behavioral cartography of visual functions in cat parietal cortex: areal and laminar dissociations. *Prog Brain Res*, 134, 265-84.
- LOMBER, S. G., CORNWELL, P., SUN, J. S., MACNEIL, M. A. & PAYNE, B. R. 1994. Reversible inactivation of visual processing operations in middle suprasylvian cortex of the behaving cat. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 91, 2999-3003.
- LOMBER, S. G., PAYNE, B. R. & HOREL, J. A. 1999. The cryoloop: an adaptable reversible cooling deactivation method for behavioral or electrophysiological assessment of neural function. *J Neurosci Methods*, 86, 179-94.
- LU, Z. L. & SPERLING, G. 1995. Attention-generated apparent motion. *Nature*, 377, 237-9.
- LU, Z. L. & SPERLING, G. 2001. Three-systems theory of human visual motion perception: review and update. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, 18, 2331-70.
- MANGEL, S. C. & MILLER, R. F. 1987. Horizontal cells contribute to the receptive field surround of ganglion cells in the rabbit retina. *Brain Res*, 414, 182-6.
- MARESCHAL, I. & BAKER, C. L., JR. 1998a. A cortical locus for the processing of contrast-defined contours. *Nat Neurosci*, 1, 150-4.
- MARESCHAL, I. & BAKER, C. L., JR. 1998b. Temporal and spatial response to second-order stimuli in cat area 18. *J Neurophysiol*, 80, 2811-23.
- MARESCHAL, I. & BAKER, C. L., JR. 1999. Cortical processing of second-order motion. *Vis Neurosci*, 16, 527-40.
- MAUNSELL, J. H. & 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. *J Neurosci*, 3, 2563-86.
- MERABET, L., MINVILLE, K., PTITO, M. & CASANOVA, C. 2000. Responses of neurons in the cat posteromedial lateral suprasylvian cortex to moving texture patterns. *Neuroscience*, 97, 611-23.
- MIGNARD, M. & MALPELI, J. G. 1991. Paths of information flow through visual cortex. *Science*, 251, 1249-51.

- MINVILLE, K. & CASANOVA, C. 1998. Spatial frequency processing in posteromedial lateral suprasylvian cortex does not depend on the projections from the striate-recipient zone of the cat's lateral posterior-pulvinar complex. *Neuroscience*, 84, 699-711.
- MISHKIN, M. & UNGERLEIDER, L. G. 1982. Contribution of striate inputs to the visuospatial functions of parieto-preoccipital cortex in monkeys. *Behav Brain Res*, 6, 57-77.
- MORRONE, M. C., DI STEFANO, M. & BURR, D. C. 1986. Spatial and temporal properties of neurons of the lateral suprasylvian cortex of the cat. *J Neurophysiol*, 56, 969-86.
- MOVSHON, J. A. 1975. The velocity tuning of single units in cat striate cortex. *J Physiol*, 249, 445-68.
- MOVSHON, J. A., THOMPSON, I. D. & TOLHURST, D. J. 1978a. Receptive field organization of complex cells in the cat's striate cortex. *J Physiol*, 283, 79-99.
- MOVSHON, J. A., THOMPSON, I. D. & TOLHURST, D. J. 1978b. Spatial summation in the receptive fields of simple cells in the cat's striate cortex. *J Physiol*, 283, 53-77.
- NIIMI, K. & SPRAGUE, J. M. 1970. Thalamo-cortical organization of the visual system in the cat. *J Comp Neurol*, 138, 219-50.
- NISHIDA, S. 2011. Advancement of motion psychophysics: review 2001-2010. *J Vis*, 11, 11.
- NISHIDA, S., LEDGEWAY, T. & EDWARDS, M. 1997. Dual multiple-scale processing for motion in the human visual system. *Vision Res*, 37, 2685-98.
- NISHIDA, S. & SATO, T. 1992. Positive motion after-effect induced by bandpass-filtered random-dot kinematograms. *Vision Res*, 32, 1635-46.
- NISHIDA, S. & SATO, T. 1995. Motion aftereffect with flickering test patterns reveals higher stages of motion processing. *Vision Res*, 35, 477-90.
- NORITA, M., KASE, M., HOSHINO, K., MEGURO, R., FUNAKI, S., HIRANO, S. & MCHAFFIE, J. G. 1996. Extrinsic and intrinsic connections of the cat's lateral suprasylvian visual area. *Prog Brain Res*, 112, 231-50.
- O'KEEFE, L. P. & MOVSHON, J. A. 1998. Processing of first- and second-order motion signals by neurons in area MT of the macaque monkey. *Vis Neurosci*, 15, 305-17.
- OUELLETTE, B. G., MINVILLE, K., BOIRE, D., PTITO, M. & CASANOVA, C. 2007. Complex motion selectivity in PMLS cortex following early lesions of primary visual cortex in the cat. *Vis Neurosci*, 24, 53-64.
- PASTERNAK, T., HORN, K. M. & MAUNSELL, J. H. 1989. Deficits in speed discrimination following lesions of the lateral suprasylvian cortex in the cat. *Vis Neurosci*, 3, 365-75.
- PAVAN, A., CAMPANA, G., GUERRESCHI, M., MANASSI, M. & CASCO, C. 2009. Separate motion-detecting mechanisms for first- and second-order patterns revealed by rapid forms of visual motion priming and motion aftereffect. *J Vis*, 9, 27 1-16.
- PAYNE, B. R. 1993. Evidence for visual cortical area homologs in cat and macaque monkey. *Cereb Cortex*, 3, 1-25.
- PICHE, M., THOMAS, S. & CASANOVA, C. 2013. Spatiotemporal profiles of neurons receptive fields in the cat posteromedial lateral suprasylvian cortex. *Neuroscience*, 248C, 319-332.
- POHL, W. 1973. Dissociation of spatial discrimination deficits following frontal and parietal lesions in monkeys. *J Comp Physiol Psychol*, 82, 227-39.

- PRICE, D. J., FERRER, J. M., BLAKEMORE, C. & KATO, N. 1994. Functional organization of corticocortical projections from area 17 to area 18 in the cat's visual cortex. *J Neurosci*, 14, 2732-46.
- PURVES, D. 2011. *Neurosciences*, Bruxelles, De Boeck.
- RACZKOWSKI, D. & 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, 1912-42.
- RAUSCHECKER, J. P., VON GRUNAU, M. W. & POULIN, C. 1987. Thalamo-cortical connections and their correlation with receptive field properties in the cat's lateral suprasylvian visual cortex. *Exp Brain Res*, 67, 100-12.
- ROCKLAND, K. S. & PANDYA, D. N. 1979. Laminar origins and terminations of cortical connections of the occipital lobe in the rhesus monkey. *Brain Res*, 179, 3-20.
- ROSENBERG, A., HUSSON, T. R. & ISSA, N. P. 2010. Subcortical representation of non-Fourier image features. *J Neurosci*, 30, 1985-93.
- ROSENBERG, A. & ISSA, NAOUM P. 2011. The Y Cell Visual Pathway Implements a Demodulating Nonlinearity. *Neuron*, 71, 348-361.
- SCANNELL, J. W., BLAKEMORE, C. & YOUNG, M. P. 1995. Analysis of connectivity in the cat cerebral cortex. *J Neurosci*, 15, 1463-83.
- SCHOFIELD, A. J. & GEORGESON, M. A. 1999. Sensitivity to modulations of luminance and contrast in visual white noise: separate mechanisms with similar behaviour. *Vision Res*, 39, 2697-716.
- SCHOFIELD, A. J., LEDGEWAY, T. & HUTCHINSON, C. V. 2007. Asymmetric transfer of the dynamic motion aftereffect between first- and second-order cues and among different second-order cues. *J Vis*, 7, 1.
- SCOTT-SAMUEL, N. E. & GEORGESON, M. A. 1999. Does early non-linearity account for second-order motion? *Vision Res*, 39, 2853-65.
- SEIFFERT, A. E. & CAVANAGH, P. 1998. Position displacement, not velocity, is the cue to motion detection of second-order stimuli. *Vision Res*, 38, 3569-82.
- SEIFFERT, A. E. & CAVANAGH, P. 1999. Position-based motion perception for color and texture stimuli: effects of contrast and speed. *Vision Res*, 39, 4172-85.
- SEIFFERT, A. E., SOMERS, D. C., DALE, A. M. & TOOTELL, R. B. 2003. Functional MRI studies of human visual motion perception: texture, luminance, attention and after-effects. *Cereb Cortex*, 13, 340-9.
- SHERK, H. 1978. Area 18 cell responses in cat during reversible inactivation of area 17. *J Neurophysiol*, 41, 204-15.
- SHERK, H. & FOWLER, G. A. 2002. Lesions of extrastriate cortex and consequences for visual guidance during locomotion. *Exp Brain Res*, 144, 159-71.
- SHERMAN, S. M. & GUILLERY, R. W. 1998. On the actions that one nerve cell can have on another: distinguishing "drivers" from "modulators". *Proc Natl Acad Sci U S A*, 95, 7121-6.
- SHERMAN, S. M., WILSON, J. R., KAAS, J. H. & WEBB, S. V. 1976. X- and Y-cells in the dorsal lateral geniculate nucleus of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*). *Science*, 192, 475-7.

- SHIPP, S. & GRANT, S. 1991. Organization of reciprocal connections between area 17 and the lateral suprasylvian area of cat visual cortex. *Vis Neurosci*, 6, 339-55.
- SMITH, A. T., GREENLEE, M. W., SINGH, K. D., KRAEMER, F. M. & HENNIG, J. 1998. The processing of first- and second-order motion in human visual cortex assessed by functional magnetic resonance imaging (fMRI). *J Neurosci*, 18, 3816-30.
- SPEAR, P. D. 1988. Influence of areas 17, 18, and 19 on receptive-field properties of neurons in the cat's posteromedial lateral suprasylvian visual cortex. *Prog Brain Res*, 75, 197-210.
- STONE, J. & FUKUDA, Y. 1974. Properties of cat retinal ganglion cells: a comparison of W-cells with X- and Y-cells. *J Neurophysiol*, 37, 722-48.
- SYMONDS, L. L. & ROSENQUIST, A. C. 1984a. Corticocortical connections among visual areas in the cat. *J Comp Neurol*, 229, 1-38.
- SYMONDS, L. L. & ROSENQUIST, A. C. 1984b. Laminar origins of visual corticocortical connections in the cat. *J Comp Neurol*, 229, 39-47.
- TAUB, E., VICTOR, J. D. & CONTE, M. M. 1997. Nonlinear preprocessing in short-range motion. *Vision Res*, 37, 1459-77.
- TONG, L., KALIL, R. E. & SPEAR, P. D. 1982. Thalamic projections to visual areas of the middle suprasylvian sulcus in the cat. *J Comp Neurol*, 212, 103-17.
- VAINA, L. M. & SOLOVIEV, S. 2004. First-order and second-order motion: neurological evidence for neuroanatomically distinct systems. *Prog Brain Res*, 144, 197-212.
- VANDUFFEL, W., PAYNE, B. R., LOMBER, S. G. & ORBAN, G. A. 1997. Functional impact of cerebral connections. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 94, 7617-20.
- VILLENEUVE, M. Y., PTITO, M. & CASANOVA, C. 2006. Global motion integration in the posteromedial part of the lateral suprasylvian cortex in the cat. *Exp Brain Res*, 172, 485-97.
- VILLENEUVE, M. Y., THOMPSON, B., HESS, R. F. & CASANOVA, C. 2012. Pattern-motion selective responses in MT, MST and the pulvinar of humans. *Eur J Neurosci*, 36, 2849-58.
- WANG, C., DREHER, B., HUXLIN, K. R. & BURKE, W. 1997. Excitatory convergence of Y and non-Y information channels on single neurons in the PMLS area, a motion area of the cat visual cortex. *Eur J Neurosci*, 9, 921-33.
- WATKINS, D. W. & BERKLEY, M. A. 1974. The orientation selectivity of single neurons in cat striate cortex. *Exp Brain Res*, 19, 433-46.
- WERNER, J. S. & CHALUPA, L. M. 2004. *The visual neurosciences*, Cambridge, Mass., MIT Press.
- WILSON, M. E. 1968. Cortico-cortical connexions of the cat visual areas. *J Anat*, 102, 375-86.
- ZHOU, Y. X. & BAKER, C. L., JR. 1994. Envelope-responsive neurons in areas 17 and 18 of cat. *J Neurophysiol*, 72, 2134-50.
- ZHOU, Y. X. & BAKER, C. L., JR. 1996. Spatial properties of envelope-responsive cells in area 17 and 18 neurons of the cat. *J Neurophysiol*, 75, 1038-50.

Annexe

Considérations méthodologiques

La variance circulaire (CV) est une mesure de la variation du taux de réponse entre les différentes orientations/directions. Ainsi, chaque point d'une courbe de sélectivité à l'orientation/direction possède un angle et un module (vecteur) et la CV se calcule en évaluant le vecteur résultant de l'addition de chaque vecteur de réponse. La CV a précédemment été utilisée comme une mesure alternative à la bande passante (bandwidth, BW) (Mareschal and Baker, 1999). Le BW se définit comme étant la largeur mesurée à la moitié de la réponse maximale (full width at half height), mais cette mesure n'est cependant pas tout le temps mesurable. En effet, ceci se produit lorsque la réponse d'un neurone ne descend jamais en bas de la moitié de sa réponse maximale. Il est cependant nécessaire de préciser que ces deux mesures ne décrivent pas les mêmes caractéristiques. Alors que le BW donne de l'information sur les orientations/directions avoisinant la réponse maximale, la CV donne de l'information sur le profil global de réponse. C'est pourquoi il a été jugé important de présenter les deux mesures dans cette étude.

Analyse des données électrophysiologiques

Au cours de ma maîtrise, j'ai été amené à connaître l'environnement *Matlab* (The MathWorks Inc, R2012b, Natick, Massachusetts, U.S.A). La totalité des analyses de mes résultats a été effectuée à l'aide de scripts Matlab dont je suis l'auteur. Tel qu'indiqué dans la section *Methods* de l'article, les enregistrements électrophysiologiques ont été effectués à l'aide du système Alphaslab Pro (Alpha Omega Inc, v4.11, Nazareth, Israel) et les stimuli visuels ont été générés à l'aide du logiciel VPixx et de l'interface DATAPixx (VPixx Technologies Inc). Je

tiens cependant à souligner le travail d'Alexandre Borowczyk, étudiant à la Polytechnique, qui s'est chargé des scripts d'association entre les données d'enregistrements et les séquences de stimulation. C'est donc à partir de ses scripts, établissant la structure fondamentale, que j'ai été en mesure de développer un environnement d'analyse pour mes résultats. Cette section donne un bref aperçu de mes travaux au sein de l'environnement Matlab.

La première étape fut la détection et le triage des décharges neuronales (spike sorting). Chaque neurone possède une décharge (potentiel électrique enregistré) qui lui est propre et il est important de les différencier lors d'enregistrements multi-unitaires. Le domaine de l'analyse des signaux est un monde excessivement complexe et de nombreuses méthodes existent afin de séparer et grouper (clustering) des signaux selon leurs ressemblances. Une méthode souvent utilisée est l'analyse des composantes principales (principal component analysis, PCA). De manière globale, le PCA permet de décrire un signal selon une collection de vecteurs orthogonaux. Il est ensuite possible de départir les décharges en fonction des vecteurs qui représentent le mieux la plus grande variation de celles-ci (Lewicki, 1998). Cependant, au cours de discussions et présentations, j'ai été amené à connaître une méthode de spike sorting qui se veut plus robuste : le triage selon les coefficients de décomposition en ondelettes (wavelet) discrètes (Letelier and Weber, 2000). La décomposition en ondelettes s'apparente à la transformée de Fourier, mais celle-ci décompose le signal selon une série de petites oscillations. Dans le même ordre d'idée que le PCA, les différentes décharges peuvent être séparées/regroupées selon leurs coefficients de décomposition. Ces coefficients déterminent le taux d'agrandissement des ondelettes définissant le signal. Par la suite, il est possible de faire ressortir les différents groupes (clusters) sur un graphique de nuages de points (figure 1). Les différents amas de points sont alors délimités et chaque regroupement de décharges (cluster)

représente alors l'activité d'une seule cellule. La figure 2 représente l'interface que j'ai développée afin de pouvoir sélectionner les différents groupes de décharges – il est possible de voir les décharges isolées de trois cellules.

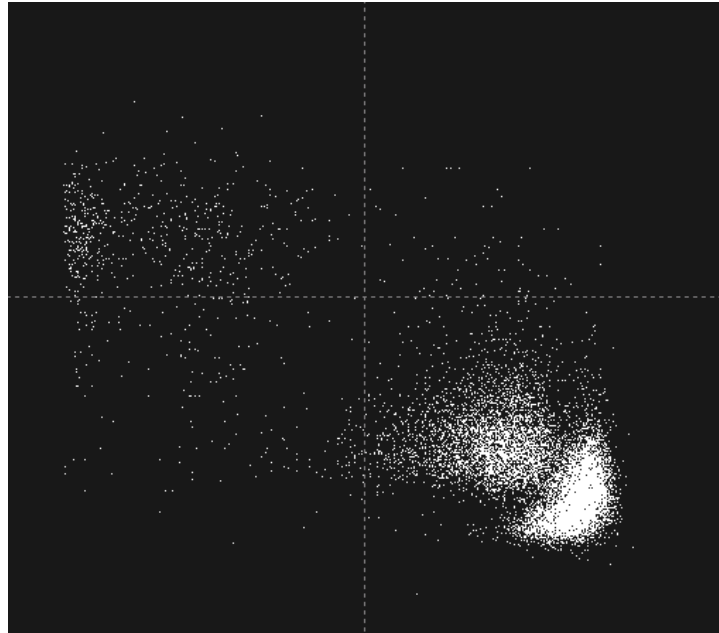


Figure 1. Graphique de nuages de points selon les deux coefficients de décomposition en ondelettes les plus représentatifs des décharges enregistrées.

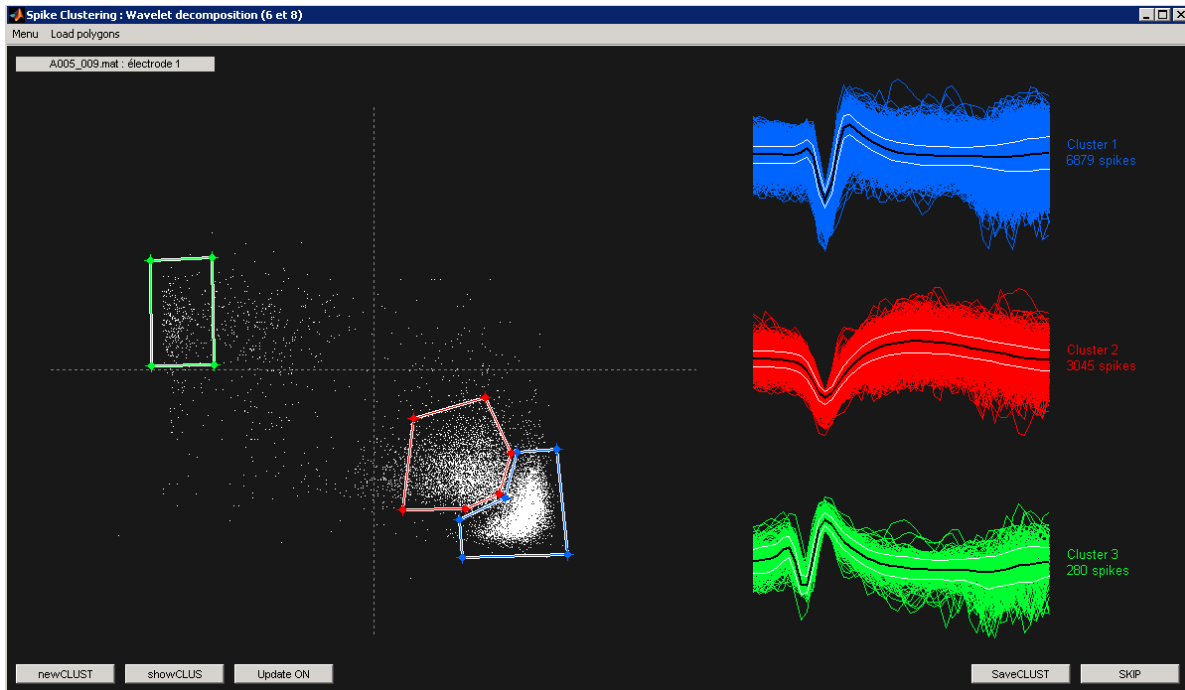


Figure 2. Interface de sélection des différents groupes de décharges. Pour chaque groupe délimité sur le graphique de nuages de points à gauche, les décharges correspondantes sont illustrées à droite. Il est possible de constater que les formes des décharges sont différentes pour chaque groupe.

La figure 3 correspond à l'interface permettant ensuite de représenter les réponses enregistrées en fonction des différentes conditions de stimulation. Il est dans ce cas possible d'observer le profil de réponse d'une cellule en fonction des différentes directions de mouvement. Cette interface permet la sélection rapide des fichiers d'enregistrements provenant d'Alphalab (smr), lesquels sont alors convertis en format Matlab (mat). Les fichiers CLUS correspondent aux séquences d'enregistrement dont les décharges ont été groupées.

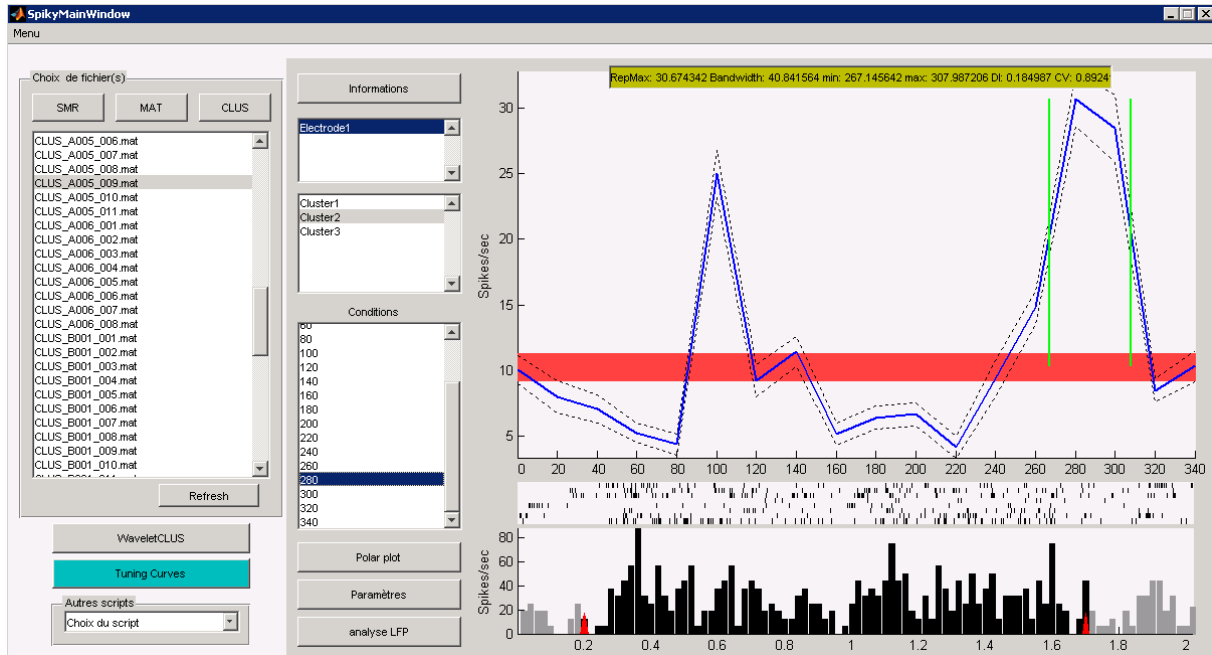


Figure 3. Interface de visualisation des réponses neuronales en fonction des différentes conditions de stimulation. À gauche : menu de sélection des fichiers d'enregistrement en format brut (SMR), converti (MAT) ou trié (CLUS). Lorsqu'un fichier est sélectionné, il est alors possible d'afficher les réponses en fonction de l'électrode et du cluster. Le choix de la condition permet d'observer le *peristimulus time histogram* (PSTH) correspondant à celle-ci en bas à droite. La majeure portion de cette interface est occupée par le graphique illustrant la courbe de réponse en bleu, l'erreur type (SEM) en pointillé, le niveau d'activité basal en rouge et la bande passante délimitée par les lignes vertes. Les temps du début et de fin de la stimulation peuvent être modifiés au niveau des paramètres, mais ils peuvent être aussi modifiés en déplaçant les flèches rouges au niveau du PSTH. Ceci permet donc d'ajuster l'intervalle de compilation des réponses. Cette fenêtre permet aussi le transfert des données vers d'autres scripts d'analyse.

Cryoloop

Après avoir caractérisé les réponses du PMLS au mouvement de deuxième ordre, j'ai décidé de caractériser les profils de réponses en l'absence des afférences provenant de l'aire 18. Afin d'éliminer l'activité 18, la technique d'inactivation par le froid (cryoloop) a été choisie. Ces expériences impliquaient le positionnement de la cryoloop au niveau de la surface de l'aire 18, puis la descente d'électrodes au niveau de 18 et du PMLS. Ces expériences comportaient de nombreux défis techniques dont le plus important était d'assurer le bon fonctionnement de toutes les facettes des manipulations en même temps. Isoler des cellules au niveau du PMLS et de 18 dont les champs récepteurs se chevauchent et ensuite s'assurer du bon fonctionnement de la cryoloop sans qu'elle ne cause de bruit dans le système est une tâche ardue. Conséquemment, je n'ai pu amasser assez de résultats pour en tirer des conclusions valables. La figure 4 représente le profil de réponse d'un neurone du PMLS à un réseau de premier ordre lors de l'inactivation de 18 par le froid. On observe une perte totale des réponses de 18 durant l'activation de la cryoloop, puis une récupération des réponses lors de l'arrêt de celle-ci. Au niveau du PMLS, le profil de réponse est persiste durant l'inactivation de 18 (Guido et al., 1990, Spear, 1988, Ouellette et al., 2007). Il est aussi possible d'observer une augmentation de l'activité au niveau des deux aires lors de la récupération.

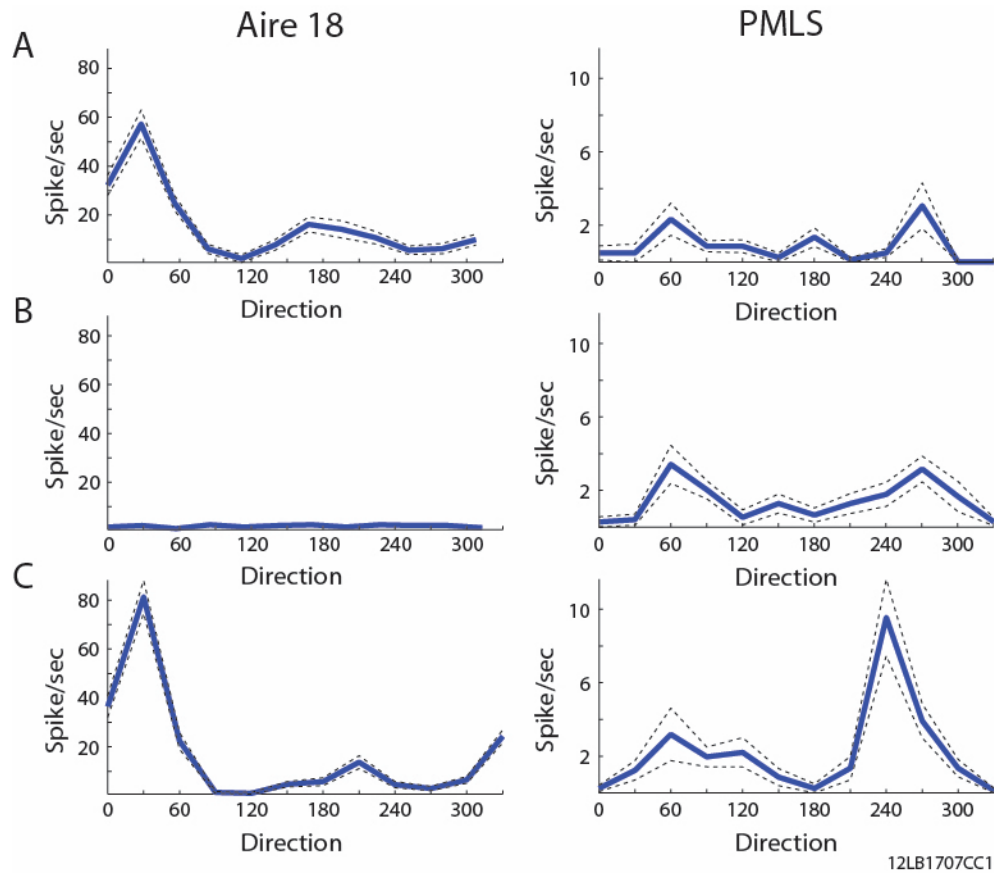


Figure 4. Réponse au mouvement de premier ordre d'un neurone du PMLS lors de l'inactivation réversible par le froid de l'aire 18. Les courbes de gauche représentent les profils de sélectivité à la direction d'un neurone de 18 avant (A), pendant (B) et après (C) la mise en marche de la cryoloop. Les courbes de droites correspondent aux profils de sélectivité à la direction d'un neurone du PMLS ayant un champ récepteur chevauchant celui de du neurone de 18.