

THÈSE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS-VI

Spécialité : BIOMATHÉMATIQUES

présentée par

Peggy SÉRIÈS

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS-VI

**Étude théorique des modulations centre/pourtour
des propriétés des champs récepteurs
du cortex visuel primaire :
circuits, dynamiques, et corrélats perceptifs.**

Soutenance prévue le 26 septembre 2002

devant le jury composé de :

Dr. Yves Frégnac	Directeur de thèse
Dr. Jean Lorenceau	Directeur de thèse
Dr. Yves Burnod	Rapporteur
Dr. Simon Thorpe	Rapporteur
Pr. Patrice Degoulet	Examineur
Dr. Michael Morgan	Examineur
Dr. Anthony Norcia	Examineur

THÈSE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS-VI

Spécialité : BIOMATHÉMATIQUES

présentée par

Peggy SÉRIÈS

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS-VI

**Étude théorique des modulations centre/pourtour
des propriétés des champs récepteurs
du cortex visuel primaire :
circuits, dynamiques, et corrélats perceptifs.**

Soutenance prévue le 26 septembre 2002

devant le jury composé de :

Dr. Yves Frégnac	Directeur de thèse
Dr. Jean Lorenceau	Directeur de thèse
Dr. Yves Burnod	Rapporteur
Dr. Simon Thorpe	Rapporteur
Pr. Patrice Degoulet	Examineur
Dr. Michael Morgan	Examineur
Dr. Anthony Norcia	Examineur

Résumé

Contrairement à ce qui est souvent supposé, les neurones du cortex visuel primaire (V1) ne sont pas insensibles à la stimulation du pourtour de leur champ récepteur : si celle-ci n'est pas suffisante pour entraîner des réponses significatives, elle conduit très fréquemment à une modulation facilitatrice ou suppressive de la réponse au stimulus présenté dans le champ récepteur.

L'observation de ces phénomènes - les "modulations centre / pourtour" - a conduit à une remise en cause de la notion de champ récepteur, et à une réévaluation du rôle fonctionnel possible de V1. En effet, la similarité de ces phénomènes avec certains aspects de la perception visuelle consciente suggère qu'ils pourraient sous-tendre certains processus de segmentation et d'intégration de contour, participant ainsi à la construction d'une analyse "globale" de la scène visuelle.

L'origine et le rôle fonctionnel de ces effets restent cependant peu compris. Fondé sur des méthodes de modélisation mathématique et de simulation informatique, le travail présenté dans cette thèse a été réalisé en interaction étroite avec les études psychophysiques et physiologiques menées au sein de notre laboratoire, et cherche à les mettre en relation. Après une revue des travaux physiologiques, anatomiques, psychophysiques et théoriques relatifs aux modulations centre / pourtour, nous nous intéressons principalement à deux questions :

- (i) Quels sont les *circuits* responsables de (la diversité de) ces effets ?

Nous cherchons à fournir des outils théoriques pour évaluer les modèles existants, tenter de les réconcilier au sein d'un même formalisme, et comprendre comment les diverses caractéristiques spatiales des modulations centre/ pourtour peuvent résulter des propriétés connues de l'architecture de V1. Nous proposons que la diversité des comportements observés expérimentalement résulte en partie des hétérogénéités existantes dans la connectivité locale, en relation avec la position du neurone considéré dans la carte d'orientation.

- (ii) Quelles devraient être les conséquences des *dynamiques* de ces effets sur les réponses neuronales et sur la perception visuelle ?

Nous proposons que les modulations des dynamiques de l'intégration des entrées ascendantes, induites par la propagation des entrées synaptiques horizontales, soient à l'origine de certaines "illusions" concernant la perception de la vitesse d'objets orientés. De manière plus générale, nos résultats théoriques, ainsi que les études psychophysiques et électrophysiologiques réalisées, suggèrent que les réponses des neurones de V1 et la perception des objets visuels dépendent non seulement du contexte spatial, mais aussi du contexte temporel dans lequel ces objets sont présentés. Ils prédisent en outre que la présentation d'un objet visuel se traduit dans le cortex par la propagation d'une "empreinte" spatiale sous-liminaire de la famille de contours ou de trajectoires dans lesquels cet objet pourrait être inscrit. Nous discutons la participation possible de ce mécanisme à d'autres phénomènes perceptifs et ses implications fonctionnelles pour l'analyse d'objets statiques ou en mouvement.

Table des matières

1	Introduction générale	1
1.1	Une perception globale	1
1.2	Champs récepteurs, voies visuelles, et modèle sériel hiérarchique	3
1.3	Modulations centre/ pourtour des propriétés des champs récepteurs de V1	7
1.4	Objet et structure de cette thèse	8
I	Contexte Bibliographique	11
2	Études physiologiques des modulations centre/ pourtour	13
2.1	Introduction	13
2.2	“Zoologie” des modulations contextuelles.	13
2.2.1	Modulations suppressives	13
2.2.2	Modulations facilitatrices aux “end-zones” à contraste faible	18
2.2.3	Facilitation en cross-orientation : détection de “T”	22
2.3	Conclusion	23
3	Substrat anatomique des modulations centre/ pourtour	29
3.1	Introduction	29
3.2	Connexions ascendantes.	30
3.3	Connexions descendantes	32
3.4	Connectivité interlaminaire	33
3.5	Connectivité locale.	34
3.6	Connectivité horizontale	35
3.6.1	Propriétés anatomiques de la connectivité horizontale excitatrice	35
3.6.2	Synapses des connexions horizontales excitatrices	40
3.6.3	Les connexions latérales inhibitrices	42
3.7	Conclusion	44
4	Etudes théoriques des modulations centre/ pourtour	47
4.1	Introduction	47

4.2	Modèles phénoménologiques	48
4.3	Modèles “anato-mo-fonctionnels”	52
4.3.1	Modélisation des phénomènes d’ “inversion” en fonction du contraste.	53
4.3.2	Modèles de facilitation en cross-orientation (détection de “T”)	56
4.4	Modèles inspirés de la théorie de l’information	61
4.5	Discussion et conclusion	63
4.6	Annexe A : modèles de sélectivité à l’orientation	65
4.6.1	Modèles “Feed-forward”	65
4.6.2	Modèles “Feedback”	68
4.7	Annexe B : Non-linéarités des réponses des cellules simples.	70
5	Corrélatifs perceptifs et rôles fonctionnels	73
5.1	Introduction	73
5.2	Interactions centre/ pourtour : analogies entre résultats psychophysiques et physiologiques	74
5.2.1	Modulation du contraste apparent par un large pourtour	74
5.2.2	Facilitation de la détection en présence de “masques” colinéaires	79
5.2.3	Saillance perceptive et intégration de contours	84
5.2.4	Conclusion	86
5.3	Mise en relation des résultats physiologiques et psychophysiques	89
5.3.1	Introduction	89
5.3.2	Modulations centre/pourtour de l’amplitude des réponses de V1	90
5.3.3	Hypothèses alternatives : à la recherche d’une nouvelle dimension	94
5.3.4	Quel est le rôle des activités de V1 dans la perception ?	99
5.4	Conclusion	105
II	Circuits	107
6	Diversité et micro-circuit(s)	109
6.1	Introduction	109
6.2	Diversité des afférents synaptiques en fonction de la position dans la carte d’orientation et implications fonctionnelles	110
6.2.1	Carte d’orientation	110
6.2.2	Connectivité locale	113
6.2.3	Conséquences fonctionnelles possibles	114
6.3	Résumés des travaux réalisés	117
6.3.1	Exploration d’un modèle détaillé.	117
6.3.2	Modèle simplifié.	120
7	Article 1 : Modèle Détaillé	123

8 Etude théorique : Modèle “minimal”	125
8.1 Introduction	127
8.2 Analyse d’un modèle simplifié	128
8.2.1 Solution générale	129
8.2.2 Situation 1 : les entrées latérales sont strictement excitatrices	130
8.2.3 Situation 2 : inclusion d’entrées latérales inhibitrices	135
8.3 Origine de L_e et L_i et influence du circuit local.	140
8.3.1 Origine de L_e et L_i	140
8.3.2 Influence du circuit local	141
8.4 Conclusion	143
9 Intégration et Segmentation	147
9.1 Introduction	147
9.2 Résumé des travaux réalisés	148
10 Article 2 : Intégration et accès aux terminaisons	151
III Dynamiques	153
11 Le temps des interactions latérales	155
11.1 Introduction	155
11.2 Motivations : le temps de la propagation horizontale	155
11.3 Résumé des travaux effectués	157
11.3.1 Psychophysique	157
11.3.2 Étude théorique et simulations	158
11.3.3 Physiologie	159
12 Article 1 : Étude psychophysique	161
13 Article 2 : Étude théorique	163
14 Discussion	165
14.1 Introduction	165
14.2 Validation expérimentale	165
14.2.1 Validation physiologique	166
14.2.2 Validation psychophysique	169
14.3 Relations avec les travaux existants, originalité	173
14.4 Participation à d’autres phénomènes	175
14.4.1 Intégration de contours statiques.	175
14.4.2 Effet dit du “flash lag”.	176
14.4.3 Effet dit du “line motion”.	177
14.4.4 Vagues de dominance en rivalité binoculaire	179

14.5 Le substrat des “Motion streaks” ?	180
14.6 Spéculations : réseaux de trajectoires, extrapolation du mouvement et cohérence spatio-temporelle	186
14.7 Conclusions	189

Introduction générale

“When we are presented with a number of stimuli, we do not as a rule experience “a number” of individual things, this one and that and that. Instead larger wholes separated from and related to one another are given in experience : their arrangements and division are concrete and definite. Do such arrangements and divisions follow definite principles ?”

Wertheimer (1923).

1.1 Une perception globale

Notre perception visuelle ne semble pas être le strict reflet des caractéristiques physiques des éléments présents dans la scène, mais plutôt le résultat de mécanismes complexes par lesquels notre cerveau cherche à l’interpréter. Celle-ci semble ainsi procéder d’une organisation, une structuration de la scène visuelle. Comme l’exprime la citation de Wertheimer ci-dessus, ce qui s’offre devant nos yeux, est beaucoup moins un ensemble de percepts isolés les uns des autres, qu’un ensemble organisé de *structures globales*, en relation les unes avec les autres, où la perception d’un élément particulier (sa visibilité, son orientation, sa taille, sa couleur etc...) dépend du contexte spatial dans lequel il s’inscrit.

Quelles sont les lois régissant la structuration de la scène visuelle ? Quels sont les mécanismes physiologiques responsables de ces lois ? Ces questions furent initialement posées par les psychologues de l’école de la *Gestalt*, Wertheimer, Koffka, Köhler, et leurs successeurs italiens, après guerre, dont le plus célèbre est Kanisza¹. En opposition au structuralisme, l’école de la *Gestalt* (“forme”) propose que les percepts ont une structure intrinsèque globale qui ne peut être réduite à la simple concaténation (ou somme) des parties. Ainsi par exemple, un ensemble de points (Figure 1.1) possède des propriétés émergentes, par exemple de longueur, de courbure, d’orientation, qui ne sont partagées par aucun des points de l’image. En revanche, la perception de chaque point peut être influencée par les lois de structuration du tout².

¹Voir par exemple Koffka (1935); Köhler (1947); Kanisza (1980).

²“There are entities where the behavior of the whole cannot be derived from its individual elements nor from the way these elements fit together; rather the opposite is true : the properties of any of the parts are determined by the intrinsic structural laws of the whole”. Wertheimer (1923).

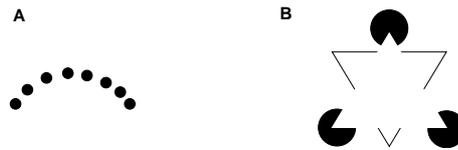


FIG. 1.1: A. L'ensemble de plusieurs points donne naissance à des propriétés émergentes, comme la longueur de l'objet résultant, sa courbure, son orientation, qui ne sont contenues dans aucun des points isolés. B. Triangle illusoire de Kanisza (1980). Ici, la configuration des éléments de l'image fait apparaître un triangle blanc (surface dit "anomale", formée de contours "illusoires") superposé à trois disques noirs (complétés de manière "amodale") et un triangle blanc aux contours noirs. Aucun de ces éléments n'existe s'il est considéré isolément.

Wertheimer (1923) propose un ensemble de lois psychophysiques qualitatives régissant l'articulation figure/fond et la segmentation de l'image visuelle. Selon ces principes, les éléments visuels tendent à être perceptivement groupés et rendus plus saillants s'ils sont (i) proches (*facteur de proximité*); (ii) similaires les uns aux autres (*principe de ressemblance*); (iii) s'ils forment un contour continu (*principe de bonne continuation* - Fig.1.1); (iv) ou clos (*principe de fermeture*); (v) ou si les éléments sont en mouvement dans une direction commune (*principe de destin commun*); (vi) d'autres propriétés, comme la *convexité* ou la *symétrie*, favorisent aussi le groupement perceptif. Plus généralement, le système visuel semble favoriser la "bonne forme" (principe de prégnance), c'est à dire la plus simple, la plus régulière, et celle qui assure la cohérence structurale, le caractère unitaire de l'ensemble. Wertheimer propose que ces principes résultent d'une internalisation, réalisée au cours de l'évolution et/ou de la vie, des régularités du monde.

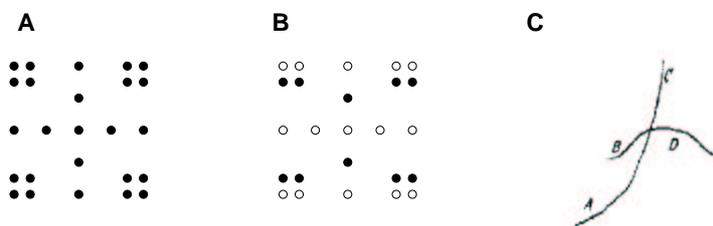


FIG. 1.2: A. Regroupement selon le principe de proximité. B. Le principe de similarité rivalise avec le principe de proximité. C. Le principe de bonne continuation. Pourquoi voit-on deux segments de lignes AC BD qui se coupent, plutôt que deux formes en V?

La psychologie était alors sous l'emprise de la tradition Fechnerienne ("Psychophysics is an exact discipline of the functional dependence and relationship between the mental and the physical - Fechner") ou avait suivi Watson dans le behaviorisme. Dans ce contexte, les psychologues de la Gestalt, et les efforts qu'ils firent pour découvrir les lois de l'organisation perceptive, souvent avec pour seul outil de recherche le recours au jugement subjectif de l'observateur, ne connurent qu'un succès limité. Le concept d'*isomorphisme*, énoncé par Khöler, selon lequel il existe une correspondance entre états mentaux et perception, était alors de manière évidente prématuré, étant donné les connaissances de l'époque sur l'anatomie et la physiologie corticale (Wertheimer, 1999).

Aujourd'hui, en revanche, avec les avancées de la recherche en neuroscience, on constate un regain d'intérêt pour ces questions. Des pistes encourageantes se dessinent dans la caractérisa-

tion des substrats anatomo-fonctionnels de la structuration perceptive et de la construction d'une perception "globale" de la scène visuelle.

1.2 Champs récepteurs, voies visuelles, et modèle sériel hiérarchique

Études pionnières de la rétine et définition du champ récepteur. Les travaux de E. A. Adrian (Prix Nobel de Médecine 1932) puis de H. Keffer Hartline (Prix Nobel de Médecine 1967) marquent le début de l'étude moderne des bases neuronales de la perception visuelle. En 1927, Adrian et Matthews enregistrent des trains de potentiels d'action dans le nerf optique du congre et remarquent que le taux de décharge augmente et que la latence des réponses décroît lorsque l'intensité lumineuse augmente. En 1938, Hartline isole des axones de cellules ganglionnaires dans le nerf optique du limule³, puis de la grenouille. Il baptise "*champ récepteur*", "*la région de la rétine qui doit être illuminée pour obtenir une réponse dans une fibre donnée*".

Le concept de champ récepteur, qui caractérise la transformation entre l'image visuelle et l'activité neuronale, allait devenir un outil central pour toute la neurophysiologie. On considérera le champ récepteur (CR) d'une cellule visuelle comme étant la région de l'espace visuel dans laquelle un stimulus approprié engendre des potentiels d'action, et on inclura dans la caractérisation du champ récepteur les propriétés de ce stimulus particulier. Par définition, lorsqu'un stimulus est présenté à l'extérieur du CR (le "pourtour"), la cellule enregistrée ne produit pas de réponses significatives.

Les travaux de Hartline (1938), ainsi que ceux de Kuffler (1953) chez le chat et de Barlow (1953) chez la grenouille, permirent la caractérisation précise des propriétés des CR des cellules ganglionnaires de la rétine. Kuffler montra que ceux-ci sont concentriques, avec une zone centrale (sélective à la lumière "ON", ou à l'obscurité "OFF") et une zone périphérique antagoniste ("OFF" ou "ON"), ce qui rend ces cellules particulièrement sensibles aux différences d'éclairement survenant à l'intérieur de leur champ récepteur (Figure 1.3A). Certains auteurs ont proposé que le rôle fonctionnel de ces CR était d'éliminer les redondances spatiales et temporelles de premier et second ordre contenues dans les images naturelles. Ce processus aboutirait à une (re-)codage optimal ("compact" ou "factoriel"), qui permettrait de compenser le "goulot d'étranglement" induit par la convergence massive des projections reliant, en particulier, les photorécepteurs et les cellules ganglionnaires (Atick and Redlich, 1990). Par la suite, et en particulier grâce aux travaux de Hubel et Wiesel (Prix Nobel de Médecine 1981), l'étude des champs récepteurs des cellules visuelles fut étendue à l'exploration du cortex.

Le cortex visuel primaire. Situé dans le lobe occipital, le *cortex visuel primaire (VI, aire 17 ou cortex strié)* est la première aire corticale qui traite les signaux visuels en provenance de la rétine, après leur passage dans le corps genouillé latéral (LGN)⁴. Hubel and Wiesel (1962, 1968)

³ou crabe "fer à cheval" ("horseshoe crab"), arthropode marin américain de la classe des Mérostomes.

⁴Les corps genouillés latéraux gauche et droit, situés dans la partie dorsale du thalamus, constituent en effet les cibles majeures de chaque tractus optique, et se projettent essentiellement sur le cortex visuel primaire. Parce que leurs cellules présentent des CR similaires à ceux des cellules ganglionnaires, le LGN est souvent considéré (de manière probablement extrêmement réductrice) comme un simple relais de l'information de la rétine vers le cortex.

montrèrent que V1 était caractérisé par deux grands types de cellules : les cellules simples et les cellules complexes. Celles-ci, contrairement aux cellules rétiniennes et genouillées, sont particulièrement sensibles à l'*orientation* d'un contraste de lumière situé dans une région localisée de l'espace (de l'ordre de moins d'un degré à quelques degrés d'angle visuel). Comme l'illustre la figure 1.3B, les cellules *simples* ont des CR orientés spatialement, et sont définis par une alternance de sous-régions allongées, sensibles à des stimuli clairs ou sombres. Cette structure spatiale est classiquement modélisée par des fonctions de Gabor (Jones and Palmer, 1987). On suppose généralement que la sélectivité des cellules simples résulte de l'organisation des afférents thalamo-corticaux (Hubel and Wiesel, 1962; Chapman et al., 1991; Reid and Alonso, 1995) et de processus intracorticaux d'amplification et/ou d'inhibition (Ferster and Miller, 2000). Les cellules *complexes* (Figure 1.3C) sont sensibles à la fois à des stimuli clairs ou sombres pour toutes les positions intérieures à leur CR. On suppose souvent que ces CR sont formés par la combinaison non-linéaire de sous-unités assimilables aux cellules simples (Hubel and Wiesel, 1962; Movshon et al., 1978; Emerson et al., 1992). Les cellules simples et complexes sont également sensibles, entre autres, à l'oeil stimulé, à la direction du mouvement, à sa vitesse, aux fréquences spatiale et temporelle et à la distance (profondeur) du stimulus présenté.

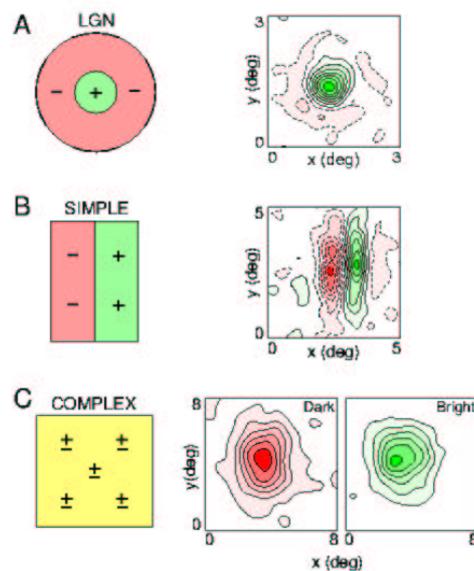


FIG. 1.3: Structure spatiale des champs récepteurs de la voie géniculocorticale. **A.** Profils schématiques (gauche) et expérimentaux (droite) du CR d'une cellule centre-ON du LGN du chat. Le CR peut être schématisé par une région centrale ON (+) qui est sensible à l'onset d'un stimulus clair, et une région périphérique OFF (-) sensible à l'onset d'un stimulus sombre (ou l'offset d'un stimulus clair). Le profil spatial 2-D (X-Y) du CR d'une cellule géniculée centre ON, mesuré par la technique de corrélation inverse. **B.** Cellule simple 2 zones de l'aire 17 du chat. **C.** Cellule complexe de l'aire 17 du chat. Parce que les zones sensibles à des stimuli clairs et sombres se recouvrent, elles sont représentées séparément. Tiré de DeAngelis, Ohzawa and Freeman (1995)

Au delà de V1. Au delà de V1 se trouve plus d'une trentaine d'aires corticales (chez le singe, Figure 1.4), qui diffèrent par leur architecture, leur connectivité, leur organisation topographique, et/ou leurs propriétés fonctionnelles (Felleman and Van Essen, 1991; DeYoe et al., 1996). Celles-ci ont en général été moins étudiées que V1 et leur participation à la perception est encore mal connue. Cependant, on distingue grossièrement deux grands systèmes corticaux de traitement de l'information (Schneider, 1969; Ungerleider and Mishkin, 1982; Goodale and Milner, 1992), l'un s'étendant vers le lobe pariétal (*voie dorsale*, "where" ou "how", spécialisée dans la perception du mouvement, de l'espace et la préparation de l'action, comprenant les aires V1, V2, MT, MST, LIP, VIP et PP), et l'autre se projetant vers le lobe temporal (*voie ventrale*, "what", spécialisée dans la perception des formes et des objets, comprenant les aires V1, V2, V4, PIT ou TEO et AIT ou TE). A mesure que l'on progresse dans la "hiérarchie" des aires visuelles selon chaque voie, on observe une augmentation de la taille des CR, et les cellules sont sensibles à des stimuli de complexité croissante (Maunsell and Newsome, 1987).

Ainsi, par exemple, dans la voie ventrale, les champs récepteurs des cellules de V2 semblent similaires à ceux de V1, bien que plus grands, mais on y trouve, de manière plus fréquente que dans V1, des cellules qui répondent à des contours illusoires (voir par ex. Von Der Heyt and Peterhans, 1984)⁵. L'aire V4 semble impliquée dans l'analyse des scènes complexes, l'analyse de la couleur (Shipp and Zeki, 1985), et dans certains processus attentionnels (Desimone and Duncan, 1995). A partir de PIT, les champs récepteurs ne sont plus organisés de manière rétinotopique. On trouve dans le cortex inférotemporal (AIT ou TEO et PIT ou TE) des cellules dont le CR couvre quasiment tout le champ visuel et qui répondent sélectivement à des objets complexes, des visages ou des mains (Tanaka, 1996). Parce que les réponses des neurones du cortex inférotemporal sont souvent corrélées avec l'interprétation "consciente" de l'image rétinienne, il a été proposé que son activité reflète la "représentation interne" des objets perçus (Sheinberg and Logothetis, 1997). IT projette sur le cortex préfrontal, et ces deux aires semblent participer à des phénomènes de mémoire visuelle de travail (Desimone, 1996).

Dans la voie dorsale, l'aire MT (V5) reçoit des entrées directes de V1, contient une large proportion de cellules sensibles à la direction d'un stimulus en mouvement, et à des indices de profondeur (DeAngelis and Newsome, 1999). L'aire MST, reçoit des entrées de MT ; ses cellules sont sensibles à des structures complexes du flux optique (rotation, contraction, expansion) et semblent impliquées dans la représentation de l'espace et du mouvement propre, et dans les comportements de poursuite oculaire. Elle projette sur les aires 7a, LIP et VIP qui participeraient à la préparation de l'action (par ex. planification des mouvements oculaires).

Modèle hiérarchique et rôle présumé de V1. Ces résultats suggèrent une étonnante *décomposition* des caractéristiques de la scène visuelle, une forte spécialisation de chaque aire corticale (*modularité*), ainsi qu'un traitement principalement *sériel*⁶ et *hiérarchique* de l'information vi-

⁵La sensibilité des cellules de V1 à des contours illusoires est une question actuellement très débattue (cf. par ex. Grosf et al., 1993; Lee and Nguyen, 2001).

⁶Plus précisément, on suppose alors qu'il existe une chaîne de traitement, allant de V1 aux aires supérieures, mais on n'exclut pas que le traitement est effectué en *parallèle*, le long des deux voies, d'une part, et au sein de chaque voie d'autre part, pour l'extraction de caractéristiques différentes en chaque point de l'espace visuel.

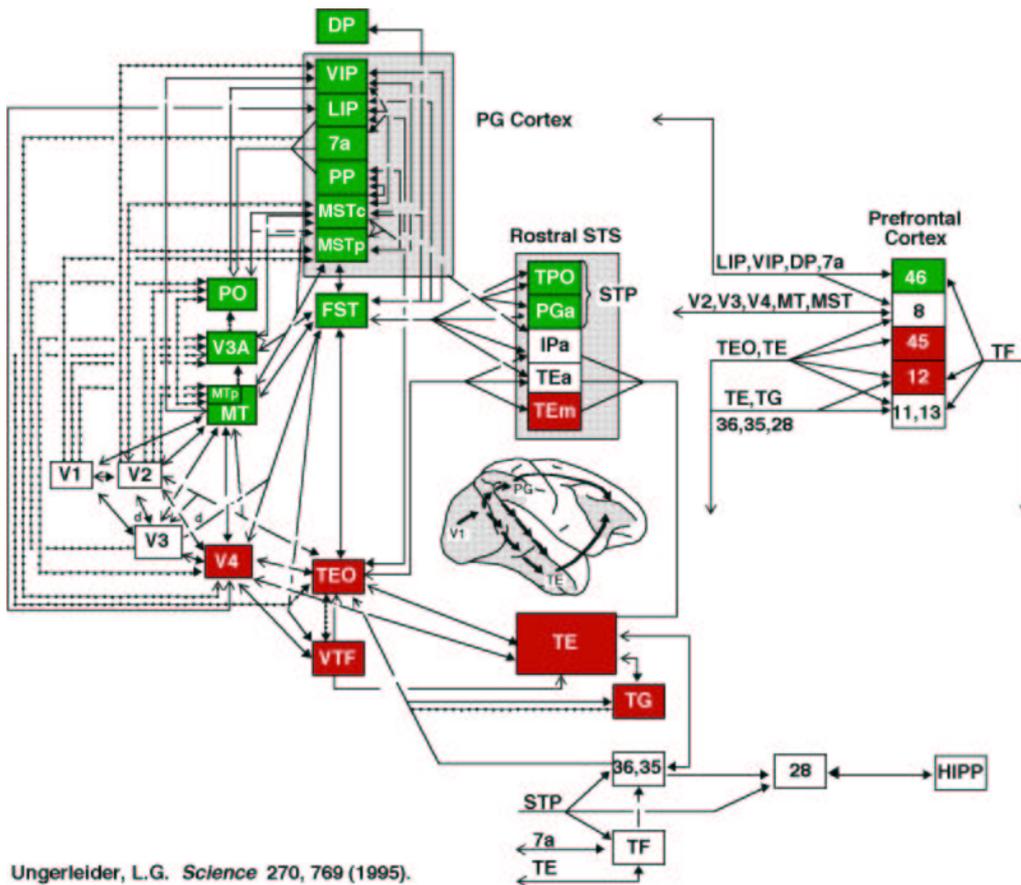


FIG. 1.4: Organisation schématique de la hiérarchie des aires visuelles et des connexions cortico-corticales chez le singe macaque. Les lignes solides représentent des connexions provenant de représentations centrales et périphériques du champ visuel, alors que les pointillés correspondent à des représentations périphériques uniquement. Les flèches solides sont des connexions “feed-forward”, les flèches ouvertes des connexions “feed-back”. Le diagramme montre la divergence des voies temporale et pariétale, et les sites potentiels d’interaction entre ces voies par le sulcus temporal supérieur (STS). Reproduit d’après Ungerleider (1995).

suelle le long de chaque voie, qui serait réduit à l’extraction de caractéristiques de bas niveau dans les aires primaires, pour aller vers des traitements plus complexes, liés à l’interprétation perceptive de la scène, dans les aires supérieures. Dans ce contexte, en raison de la taille de leur CR, et de leur sensibilité à des caractéristiques de “bas niveau”, les cellules de V1 ont souvent été assimilées à des “filtres” localisés et plus ou moins rigides, qui effectueraient un pré-traitement des entrées visuelles à partir duquel les aires supérieures pourraient extraire l’information perceptivement utile.

La construction d’une perception globale, cohérente et (ré-)unifiée, qui requiert une intégration des informations visuelles sur des larges régions de l’espace, serait alors principalement fondée sur la convergence des filtres de bas niveau sur des cellules situées dans les aires de niveau supérieur (par ex. V4, IT..).

Remise en question du modèle sériel hiérarchique. Ce modèle pose un certain nombre de problèmes théoriques et subit à l’heure actuelle de profondes remises en question (Bullier and

Nowak, 1995; Burr, 1999).

Tout d'abord, la perception cohérente d'un objet nécessite que les différentes propriétés, ou parties, de cet objet soient "liées". La nature possible de ce "liage" est un problème intensément débattu ("binding problem"). Une solution fondée sur la simple convergence de filtres de plus en plus complexes semble insuffisante, car elle est confrontée à un problème d'explosion combinatoire⁷.

De plus, ce modèle suggère que le traitement des caractéristiques visuelles locales *précède* le traitement des caractéristiques globales. De nombreuses expériences psychophysiques tendraient plutôt vers une conclusion inverse⁸ (cf. par ex. l'hypothèse de la "global precedence" de Navon, 1977) ou plus nuancée puisque, comme le montrent les travaux des psychologues de la Gestalt, la perception locale d'un objet dépend du contexte global dans lequel il est situé, ou même de la reconnaissance d'autres objets de l'image (Lee et al., 1998).

Enfin, ce modèle ne semble que très partiellement en accord avec les données anatomiques connues (Bullier and Nowak, 1995). Il apparaît en effet que les voies ventrale et dorsale sont reliées à de nombreuses étapes, et notamment par le STS rostral. De plus, on observe de très nombreuses connexions "descendantes" qui relient les aires visuelles dans une direction opposée à la progression hiérarchique mentionnée ci-dessus, par ex. IT → V4 → V2 → V1 (pour une revue, voir Salin and Bullier, 1995; Bullier et al., 2001). Enfin, il existe des connexions dites "horizontales à longue-distance" qui, au sein de chaque aire corticale (cf. par ex. V1, Gilbert et al., 1996; V2, Levitt et al., 1994; V4, Yoshioka et al., 1992; IT, Fujita and Fujita, 1996; PFC, Levitt et al. (1993); et Amir et al., 1993), relient des neurones de CR relativement éloignés dans l'espace cortical. Le rôle de ces connexions est encore mal identifié.

1.3 Modulations centre/ pourtour des propriétés des champs récepteurs de V1

Dans ce contexte, on assiste à une réévaluation du rôle fonctionnel possible des différentes aires corticales, et en particulier des aires visuelles précoces. Celle-ci est accompagnée d'une remise en question non moins remarquable puisqu'il s'agit du concept même sur lequel le modèle hiérarchique était fondé : le concept de champ récepteur.

La définition de celui-ci s'est en effet complexifiée au fil des années. Les données recueillies dans V1 indiquent qu'en réalité la taille des champs récepteurs et leurs sélectivités forment des entités dynamiques (sur plusieurs échelles temporelles), très dépendantes des caractéristiques du stimulus utilisé (DeAngelis, Anzai, Ohzawa and Freeman, 1995; Frégnac and Bringuier, 1996; Gilbert, 1998; Wörgötter and Eysel, 2000). De plus, si dans le cas général, la stimulation du pourtour du champ récepteur n'engendre pas de réponses supraliminaires significatives, de nombreuses données montrent que les neurones sont loin d'y être insensibles. En effet, la stimulation du pourtour

⁷Pour une revue concernant le problème du liage, voir Treisman (1999); Gray (1999); Shadlen and Movshon (1999); Riesenhuber and Poggio (1999).

⁸Pour une revue du débat concernant la préséance du traitement global sur le traitement local voir Palmer (1999), p. 354-361.

du champ récepteur mène très fréquemment, sinon toujours (Jones et al., 2001), à une *modulation* des réponses évoquées par le stimulus situé dans le champ récepteur.

Les phénomènes de modulations centre / pourtour sont connus, sous certaines formes, depuis les premières caractérisations des cellules de V1 - les propriétés “d’hypercomplexité” furent décrites par Hubel et Wiesel dès 1965, et voir Allman et al. (1985) - mais ce n’est que récemment que de nombreuses études se sont intéressées à leur description précise. Les données les plus récentes (pour une revue, voir Frégnac and Bringuier, 1996; Fitzpatrick, 2000 et §2) indiquent ainsi que la stimulation du pourtour du CR peut induire des suppressions ou des facilitations de la réponse au stimulus placé dans le CR : l’amplitude et le signe de ces modulations dépendent alors de manière complexe des caractéristiques spatiales de la configuration des stimuli placés à l’intérieur et à l’extérieur du CR, et en particulier de leur contraste, de leur orientation, de leur séparation et de leur alignement. Ces résultats suggèrent que les réponses des cellules de V1 dépendent du contexte spatial dans lequel un stimulus est présenté, et sont ainsi sensibles à une région de l’espace plus étendue qu’initialement supposé. Ils révèlent en outre qu’elles ne sont pas seulement sensibles aux caractéristiques locales “de bas niveau” des différents éléments de la scène, mais aussi à leurs relations géométriques.

Rien n’interdit alors de penser, comme beaucoup l’ont fait, que les réponses de V1 reflètent les premières étapes de l’organisation perceptive et une sensibilité à des caractéristiques “globales” de la scène visuelle. On observe en effet des corrélations encourageantes entre les propriétés des modulations centre/ pourtour observées en physiologie, et certains phénomènes perceptifs qui révèlent, par des méthodes psychophysiques modernes, mais dans la continuation de l’approche Gestaltiste, que la perception d’un objet (par ex. sa visibilité, son contraste apparent, son appartenance ou non à un objet plus vaste) dépend du contexte dans lequel il est situé (Hess and Field, 1999; Westheimer, 1999, §5).

1.4 Objet et structure de cette thèse

La mise en évidence de ces corrélations est relativement récente (les travaux les plus convaincants furent peut-être ceux de Kapadia et al., 1995)⁹. Elle a motivé un très grand nombre d’études physiologiques et psychophysiques ces dernières années. Cependant, si ces travaux ont conduit à un foisonnement de données décrivant ces phénomènes, l’origine et le rôle fonctionnel possible des modulations centre/ pourtour restent encore peu compris.

En effet, les résultats électrophysiologiques existants révèlent tout d’abord une grande diversité de phénomènes, dont la mise en relation est difficile. De plus, leur substrat anatomique est controversé. Deux types de projections intracorticales semblent être impliqués : les connexions en retour des aires supérieures (par ex. V2 et MT) et les connexions horizontales à longue-distance

⁹Cette étude, qui utilise des méthodes psychophysiques chez l’homme et électrophysiologiques chez le singe dans des conditions de stimulation visuelle comparables, a montré que (i) la facilitation de la détection d’une cible (barre) observée lorsque celle-ci est accompagnée d’une autre barre, colinéaire, et fortement contrastée et (ii) la facilitation des réponses de V1 observée lorsque le pourtour du CR contient une barre colinéaire à la barre placée dans le CR, présentaient une sensibilité similaire à la configuration géométrique des stimuli utilisés (distance, orientation, alignement). Voir aussi §2.2.2 et §5.2.2.

intrinsèques de V1, mais la nature de leur participation et leurs rôles respectifs sont encore mal élucidés. Enfin, les corrélations observées aux niveaux physiologique et psychophysique ont souvent été interprétées comme traduisant l'existence d'un "isomorphisme" entre le taux de décharge des cellules de V1 modulées par le pourtour, et la représentation neuronale de la propriété du stimulus qui fait l'objet de "l'illusion" (son contraste apparent, sa visibilité, etc.). Ce modèle est probablement extrêmement réducteur : la mise en relation des phénomènes de modulation centre/pourtour avec la perception visuelle soulève directement le problème de la nature du "codage" utilisé par le système visuel.

L'exploration de ces nombreuses interrogations semble ainsi constituer une voie précieuse pour l'étude de l'organisation perceptive, mais aussi plus généralement pour la compréhension de la relation entre les activités neuronales et le contenu perceptif.

Structure de cette thèse. Notre travail appartient au domaine récent des "Neurosciences Computationnelles¹⁰" (Churchland and Sejnowski, 1992; Koch and Segev, 1998; Dayan and Abbott, 2001). Fondé sur des outils de modélisation mathématique et des simulations informatiques, il a été réalisé en interaction étroite avec les études électrophysiologiques (Y. Frégnac) et psychophysiques (J. Lorenceau) menées au sein de notre laboratoire.

Dans une première partie (chapitres 2-5), nous proposons une **revue bibliographique** :

- des résultats électrophysiologiques concernant les modulations centre/ pourtour suppressives et facilitatrices observées dans V1 ;
- des réseaux de connectivité qui pourraient en former le substrat anatomique, avec un intérêt particulier pour la connectivité horizontale à longue-distance ;
- des modèles théoriques qui cherchent à les décrire et/ou à identifier les circuits qui les soutiennent ;
- de leurs "corrélats perceptifs" possibles, et leur participation aux effets "d'interactions latérales" observés en psychophysique visuelle.

Nous discutons enfin les hypothèses nécessaires à la mise en relation (i) de ces différents types d'approches (anatomiques, physiologiques, psychophysiques) et plus généralement (ii) des réponses neuronales et de la perception visuelle consciente.

La deuxième partie (chapitres 6-9) est consacrée à l'étude des **circuits** neuronaux impliqués dans les modulations centre/pourtour.

Nous cherchons à fournir des outils théoriques - un modèle détaillé de la connectivité des couches supragranulaires de V1 (Seriès et al., 2001) et un modèle simplifié - pour comprendre comment la diversité des modulations centre/pourtour observée en physiologie peut résulter des propriétés connues des circuits de V1. Nous étudions les conditions requises pour que ces modèles rendent compte des propriétés *spatiales* des modulations centre/ pourtour. Nous montrons que les

¹⁰"Computational neuroscience is an approach to understanding the information content of neural signals by modeling the nervous system at many different structural scales, including the biophysical, the circuit, and the systems levels". T. J. Sejnowski and T. A. Poggio.

modèles existants peuvent être décrits et réconciliés au sein d'une même architecture simplifiée. Nous proposons enfin que la diversité des comportements observés expérimentalement résulte en partie des hétérogénéités existantes dans la connectivité locale, en relation avec la position du neurone considéré dans la carte d'orientation.

Si, comme nous le proposons, plusieurs circuits coexistent, on peut s'interroger sur leurs interactions. Dans le contexte d'une étude psychophysique montrant que la perception du mouvement d'une ligne dépend du contexte spatial dans lequel elle est placée (Lorceau, Giersch and Seriès, 2002a,b), nous nous intéressons aux circuits impliqués dans les processus d'intégration et de segmentation des scènes visuelles et à leur interaction (chapitre 10). Un modèle fondé sur une compétition entre ces deux mécanismes permet de rendre compte des effets observés,

La troisième partie de cette thèse (chapitres 11-14) s'intéresse aux **dynamiques** temporelles des modulations centre/pourtour, et aux conséquences possibles de ces dynamiques sur la perception visuelle.

Nous présentons un ensemble de travaux psychophysiques réalisés au sein de notre laboratoire (Georges et al., 2002) qui révèlent une nouvelle "illusion" concernant l'estimation de la vitesse de séquences en mouvement apparent : pour des vitesses rapides, un élément orienté selon l'axe de sa trajectoire apparaît comme plus rapide qu'un élément orienté perpendiculairement. Nous proposons que ce phénomène soit lié aux dynamiques des modulations centre/ pourtour de V1, et plus précisément aux contraintes imposées par la propagation lente (Bringuier et al., 1999) de l'activité sous-liminaire véhiculée par la connectivité horizontale sur l'intégration des signaux thalamo-corticaux directs. Un modèle simplifié de V1-MT (Seriès et al., 2002), développé à partir de cette hypothèse, permet de rendre compte du biais perceptif observé, et fournit un ensemble de prédictions, dont certaines sont en cours de validation au laboratoire. Une étude électrophysiologique intracellulaire réalisée au sein de notre laboratoire, qui utilise le même stimulus qu'en psychophysique, conforte aussi nos prédictions (Lorceau, Baudot, Seriès, Georges, Chavane, Pananceau and Frégnac, 2002).

Nos résultats suggèrent qu'en plus du contexte spatial, le *contexte temporel* dans lequel un objet visuel s'inscrit influence les réponses des cellules de V1 et la perception visuelle. Nous discutons la participation de ce mécanisme à d'autres phénomènes perceptifs (par ex. "motion streaks", "flash-lag", "line-motion"), et son importance possible dans la perception d'objets statiques ou en mouvement.

Première partie

Contexte Bibliographique

Études physiologiques des modulations centre/ pourtour

2

“The concept of the (classical) receptive field, as useful as it is, does have some vexing limitations”.

Allman et al. (1985)

2.1 Introduction

Au sens classique du terme, le champ récepteur d’une cellule est défini comme la région du champ visuel (ou de la rétine) dont la stimulation provoque une décharge de la cellule (Fig. 2.1a). Autour de cette région se trouve le “pourtour” du champ récepteur. Par définition, la stimulation isolée du pourtour n’entraîne pas de réponse (supraliminaire) significative (Fig. 2.1b). En réalité, les cellules de V1 n’y sont pas insensibles : la stimulation du pourtour peut moduler la réponse à un stimulus placé dans le CR, rendant la sélectivité de ces cellules beaucoup plus riche qu’initialement supposé (Fig. 2.1c).

Les phénomènes de modulation “centre/pourtour” ou “modulations contextuelles” forment une famille de phénomènes complexe. Parmi ceux-ci figurent les phénomènes “d’end-stopping” (sélectivité à la longueur) et de “side-inhibition” (sélectivité à la largeur), de suppression par un pourtour annulaire, de facilitation pour des configurations centre/ pourtour colinéaires, ou pour des configurations en “T”. Leur origine et leur rôle fonctionnel restent mal connus.

Nous proposons dans ce chapitre une revue des principaux travaux électrophysiologiques concernant ces effets¹. Leur substrat anatomique possible fera l’objet du chapitre suivant.

2.2 “Zoologie” des modulations contextuelles.

2.2.1 Modulations suppressives

Les modulations centre / pourtour les plus fréquentes et les mieux documentées sont les modulations de nature suppressive, parmi lesquelles figurent les phénomènes “d’end-stopping” et de

¹Pour d’autres revues, voir Allman et al. (1985); Frégnac and Bringuier (1996); Fitzpatrick (2000) et Freeman, Ohzawa and Walker (2001).

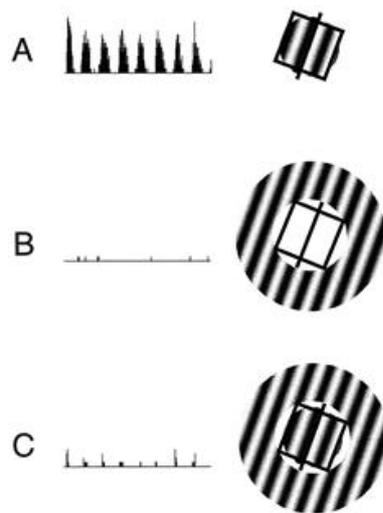


FIG. 2.1: Exemple de modulation centre/pourtour dans l'aire 17 du chat, reproduit à partir de Walker et al. (1999). Un réseau défilant central, d'orientation, de fréquence spatiale, de phase, et de taille (ici de diamètre=4°) optimales, provoque une réponse élevée (ici de l'ordre de 40 spikes /s) de la cellule enregistrée en extracellulaire (A). La stimulation du pourtour du champ récepteur ne suffit pas à évoquer de réponse significative (B), mais peut moduler (ici supprimer) la réponse au stimulus simultanément placé dans le champ récepteur (C).

“side-inhibition”.

“End-stopping” et “side-inhibition”. Hubel and Wiesel (1965) avaient observé que certaines cellules complexes des aires 18 et 19 du chat sont sélectives à la *longueur* d'une barre optimalement orientée. Pour ces cellules, l'augmentation de la longueur du stimulus utilisé induit dans un premier temps une augmentation du niveau de réponse, puis, lorsqu'une longueur optimale est dépassée, sa diminution. Hubel et Wiesel baptisèrent “*hypercomplexes*” les cellules présentant cette propriété. Des études ultérieures (Rose, 1974; Kato et al., 1978; Orban et al., 1979; Gilbert, 1977) ont montré que de nombreuses cellules de l'aire 17, qu'elles soient simples ou complexes, présentent une sélectivité similaire. Un effet analogue est observé lorsque la *largeur* du stimulus (ou, de manière équivalente, le nombre de cycles) est augmentée (Maffei and Fiorentini, 1976; De Valois et al., 1985; Foster et al., 1985; Born and Tootell, 1991; von der Heydt et al., 1992). On suppose que ces propriétés, maintenant surtout connues sous le nom de “*end-stopping*” et de “*side-inhibition*”, sont liées à la présence de régions inhibitrices situées en dehors du champ récepteur excitateur, le long de l'axe de l'orientation préférée (“*end-zones*”) ou sur ses côtés (“*side-bands*”). Après une période d'hésitation², elles sont aujourd'hui considérées comme faisant partie de la famille des modulations centre/ pourtour, dont elles forment sans doute les éléments les plus étudiés.

²Certains auteurs avaient proposé (par ex. DeAngelis et al., 1992; Nelson and Frost, 1978) que les phénomènes d' end-/side- stopping et de suppression par le pourtour forment des phénomènes qualitativement distincts (cf. aussi discussion dans Heeger, 1992b).

Modulations par un pourtour annulaire. Les études mentionnées ci-dessus utilisent une barre ou un réseau sinusoïdal rectangulaire et s'intéressent ainsi uniquement à des zones particulières du pourtour. D'autres travaux ont au contraire cherché à déterminer l'influence du pourtour dans son entier. Ces études révèlent que la plupart des cellules de V1 sont supprimées lorsque le pourtour est stimulé par un réseau annulaire entourant le CR, ou lorsqu'un large stimulus circulaire recouvre à la fois le pourtour et le CR. Ainsi par exemple, par enregistrements extracellulaires dans l'aire 17 du chat, Walker et al. (2000) observent que pour plus de la moitié des cellules enregistrées (56%, 153/271), la stimulation par un réseau (disque) s'étendant au delà du CR provoque une suppression des réponses d'au moins 10%. Pour ces cellules, la distribution des niveaux de suppression est à peu près uniforme entre 10 et 100%. Ces auteurs observent qu'environ 20% des cellules présentent une suppression supérieure à 70%, et environ 38% des cellules présentent une suppression supérieure à 40%. Pour les autres cellules, la modulation est faible, et seulement quelques cellules présentent une modulation facilitatrice. Les résultats de Sengpiel et al. (1997) indiquent eux-aussi une forte prévalence des modulations suppressives (dans cette étude, 86% des cellules enregistrées sont supprimées par un pourtour annulaire d'orientation variable). Chez le singe, Jones et al. (2001) observent que la quasi-totalité des cellules (94%) sont supprimées par un réseau uniforme s'étendant au delà du CR. La suppression moyenne est alors de 67%, et 40% des cellules présentent une suppression supérieure à 70%.

Des effets comparables sont observés lorsque sont utilisées des textures formées de barres (singe : Nothdurft et al., 1999; Knierim and Van Essen, 1992, chat : Kastner et al., 1997, 1999). Ainsi par exemple, Nothdurft et al. (1999) notent que pour 77% des cellules enregistrées dans V1 chez le singe anesthésié, la réponse à une barre orientée est supprimée de 42% en moyenne lorsque la périphérie du CR contient une texture de barres orientées. La suppression des réponses est plus forte (de 7%) lorsque les barres périphériques sont présentées avec la même orientation que la barre placée dans le CR.

Organisation spatiale du pourtour. La zone de l'espace visuel comprenant le CR et le pourtour modulateur est quelquefois définie comme le "champ d'intégration" (Li and Li, 1994). Sa taille a été estimée à 2-5 fois la taille du CR (Maffei and Fiorentini, 1976; Li and Li, 1994) lorsque sont utilisés de larges stimuli de pourtour, et quelquefois davantage pour des stimuli localisés (Mizobe et al., 2001, cf. §2.2.2). Plus précisément, Li and Li (1994) dénombrent 70% de cellules pour lesquelles la modulation est maximale lorsque la longueur ou la largeur d'un réseau rectangulaire étendu, centré sur le CR, est égale à 2-5 fois la longueur ou la largeur du CR, et un quart de cellules pour lesquelles cette étendue est supérieure à 5 fois le CR. Chez le singe macaque, Angelucci, Levitt, Walton, Hupé, Bullier and Lund (2002) ont récemment estimé que la taille du *champ modulateur* (suppresseur) correspondait en moyenne à 4 fois (mais quelquefois plus de 10 fois) la taille de l'aire de sommation spatiale mesurée avec un réseau fortement contrasté, soit encore 9 fois (jusqu'à 23 fois) la taille du champ minimum de décharge.

Une question importante est de déterminer si toutes les régions du pourtour exercent une modulation similaire, ou s'il existe une ou plusieurs zone(s) "préférée(s)" de l'espace visuel (par exemple les "end-zones" et "side-bands") qui aurai(en)t une plus forte influence modulatrice.

Comparant les réponses évoquées par un stimulus de pourtour annulaire à celles évoquées par un petit réseau placé à des régions variables de la périphérie, Walker et al. (1999) montrent, chez le chat, que pour toutes les cellules présentant des modulations centre/pourtour suppressives, les zones du pourtour les plus sensibles sont souvent distribuées de manière asymétrique par rapport au centre, et que la suppression est principalement évoquée par une région localisée de l'espace. La position de cette région est très variable selon les cellules considérées, et ne présente qu'une faible préférence pour les "end-zones". Les résultats de Jones et al. (2001), chez le singe, révèlent eux-aussi une asymétrie des zones suppressives pour certaines cellules (d'autres cellules présentent au contraire un pourtour supprimeur symétrique), et une distribution variée de la position des zones suppressives. Cependant, ces auteurs, contrairement à Walker et al. (1999), n'observent souvent qu'une faible corrélation entre l'amplitude des modulations induites par un large pourtour annulaire et celle induite par la stimulation de la région localisée la plus sensible. De plus, pour 58% des cellules présentant des modulations suppressives lors de la présentation d'un large pourtour annulaire, ces auteurs n'ont pu identifier de régions localisées qui seraient à elles-seules responsables d'une suppression significative, ce qui suggérerait une distribution plus uniforme de la suppression périphérique.

Cellules simples / complexes et dépendance laminaire. Comme mentionné ci-dessus, si Hubel et Wiesel (1965) n'avaient initialement observé "d'end-stopping" que pour des cellules complexes, des travaux plus récents ont montré que cette propriété s'applique aussi aux cellules simples (par ex. DeAngelis et al., 1994). Plus généralement, l'incidence et l'amplitude des modulations centre/pourtour ne semble pas différer significativement selon que les cellules enregistrées sont simples ou complexes (cf par ex. Walker et al., 2000).

De même, il semble que l'incidence et l'amplitude des effets de modulation par le pourtour varient peu selon la position laminaire des cellules enregistrées (Walker et al., 2000; Jones et al., 2001). Certaines différences ont néanmoins été observées. Ainsi par exemple, Walker et al. (2000), notent que dans la couche IV de V1 du chat, contrairement aux autres couches, la stimulation du pourtour paraît ne jamais provoquer une suppression totale des réponses. Chez le singe, Jones et al. (2000) observent que les cellules présentant les suppressions les plus fortes sont généralement situées dans les couches supragranulaires (la suppression moyenne est de 64% dans les couches II/III). Au contraire, les cellules des couches IV-VI sont caractérisées par des suppressions plus faibles (40%, 28%, 32% en moyenne pour les couches IV, V, et VI respectivement). DeAngelis et al. (1994) observent qu'une population de cellules de la couche VI, de CR allongé et de grande taille, est caractérisée par une absence "d'end-stopping" mais présente en revanche de fortes suppressions aux "side-bands".

Les modulations suppressives sont généralement maximales lorsque le pourtour présente des caractéristiques similaires à celles du centre. Les modulations centre/ pourtour sont très sensibles aux caractéristiques du stimulus utilisé. Les modulations par le pourtour sont sensibles à l'*orientation* et sont généralement plus importantes lorsque l'orientation du stimulus périphérique correspond à l'orientation préférée de la cellule (Knierim and Van Essen, 1992; DeAngelis et al.,

1994; Li and Li, 1994; Sillito et al., 1995; Sengpiel et al., 1997; Levitt and Lund, 1997; Walker et al., 1999). En règle générale, les effets sont plus faibles ou disparaissent lorsque les orientations diffèrent. Il existe cependant de nombreuses exceptions : ainsi, pour certaines cellules, ce sont les configurations obliques ou orthogonales qui induisent une suppression maximale (voir par ex. Levitt and Lund, 1997; Sengpiel et al., 1997; Polat et al., 1998; Kapadia et al., 2000). De même les modulations sont maximales lorsque la *fréquence spatiale* du pourtour (DeAngelis et al., 1994; Li and Li, 1994; Walker et al., 1999) et, dans le cas de réseaux glissants, la *vitesse* (Li and Li, 1994) sont similaires à la fréquence spatiale et à la vitesse préférées. La sélectivité du pourtour inhibiteur à l'orientation, à la fréquence spatiale et à la vitesse, est cependant plus faible que celle du centre (DeAngelis et al., 1994; Li and Li, 1994). Si les stimuli utilisés sont des réseaux défilants, certains auteurs observent que les modulations suppressives sont souvent maximales lorsque le pourtour se déplace dans la même *direction* que le centre (chez le singe : Levitt and Lund, 1997; Jones et al., 2001). Chez le chat, on observe au contraire que la suppression est bi-directionnelle ou peu sélective à la direction (Li and Li, 1994; DeAngelis et al., 1994; Walker et al., 1999). Les modulations centre/pourtour semblent enfin peu sensibles à la *phase spatiale* du stimulus de pourtour (DeAngelis et al., 1994; Levitt and Lund, 1997).

Les modulations centre/pourtour sont sensibles au contraste du pourtour. Les modulations suppressives augmentent de manière approximativement linéaire lorsque le contraste du pourtour augmente (DeAngelis et al., 1994; Walker et al., 1999).

Soustraction ou Division ? Les études mentionnées ci-dessus utilisent un stimulus central de contraste fixe, moyen ou fort (Li and Li, 1994 :0.2-0.5 ; Walker et al., 1999, 2000 :~0.35 ; Jones et al., 2001 :0.1-0.36). Certaines études (DeAngelis et al., 1994; Sengpiel et al., 1998) ont cherché à déterminer si les suppressions observées étaient de nature *soustractive* ou *divisive*. La méthode généralement utilisée pour répondre à cette question est d'étudier la courbe de réponse au stimulus central en fonction de son contraste (i) sans stimulus de pourtour, et (ii) pour un (par ex. Sengpiel et al., 1998) ou plusieurs (par ex. DeAngelis et al., 1994) niveaux de contrastes du pourtour. Les réponses sont en général ajustées par une fonction hyperbolique de Naka-Rushton, du type : $R(c) = R_{max} \cdot \frac{c^n}{c_{50} + c^n}$ où c désigne le contraste du stimulus. Les résultats obtenus sont cependant contradictoires. DeAngelis et al. (1994) observent que la courbe de réponse au contraste est caractérisée par une translation horizontale lorsque le contraste du pourtour augmente, soit une modification de C_{50} . Sengpiel et al. (1998) observent au contraire que les mécanismes de suppression contextuelle peuvent être décrits par une réduction de la réponse maximale R_{max} de la courbe de réponses, et/ou une modification de la pente de la courbe de réponse ("sensibilité"), ce qui correspond à une modification du facteur n .

Stimulation dichoptique. Les réponses à un stimulus central présenté à l'oeil dominant peuvent être modulées par un pourtour présenté à l'autre oeil (DeAngelis et al., 1994; Kapadia et al., 1995). DeAngelis et al. (1994) montrent que toutes les cellules binoculaires présentant une suppression par le pourtour en stimulation monoptique sont aussi supprimées lors d'une stimulation dichop-

tique. Pour de nombreuses cellules, la suppression évoquée est cependant beaucoup plus forte en stimulation monoptique.

2.2.2 Modulations facilitatrices aux “end-zones” à contraste faible

La stimulation du pourtour induit le plus souvent une suppression des réponses au stimulus central. Certaines études ont cependant révélé l’existence de modulations facilitatrices, qui apparaissent préférentiellement à contraste faible du stimulus central et pour des stimuli périphériques discrets, de taille limitée, et lorsqu’ils sont présentés aux “end-zones” du CR.

Influence du contraste du stimulus central. Des résultats expérimentaux récents (chat : Toth et al., 1996; Polat et al., 1998; Sengpiel et al., 1997, singe anesthésié : Levitt and Lund, 1997) ont montré que le *contraste du stimulus central* contrôlait la nature facilitatrice ou suppressive des modulations contextuelles : un même stimulus périphérique peut faciliter les réponses lorsque le contraste du stimulus central est faible, mais supprimer les réponses à fort contraste. Les modulations maximales, qu’elles soient facilitatrices (à faible contraste) ou suppressives (à fort contraste) sont alors principalement observées lorsque les stimuli central et périphérique sont *iso-orientés et alignés* (chat : Nelson and Frost, 1985; Polat et al., 1998; Chen et al., 2001, singe éveillé : Knierim and Van Essen, 1992; Kapadia et al., 1995, 2000).

Facilitation colinéaire dans V1 du singe. Chez le singe en comportement, Kapadia et al. (1995) montrent que 42% des cellules complexes enregistrées en extracellulaire présentent une facilitation des réponses à une barre centrale faiblement contrastée lorsque celle-ci est présentée simultanément à une seconde barre fortement contrastée, placée à l’extérieur du CR et colinéaire à la première. Les données recueillies présentent une grande variabilité intercellulaire. Cependant, pour la majorité des cellules, ces effets diminuent lorsqu’on éloigne la barre périphérique le long du grand axe (orientation préférée) de la cellule enregistrée (les effets disparaissent pour des distances de l’ordre de 80°-100°), lorsque leurs orientations diffèrent (une minorité de cellules présentent cependant une facilitation maximale pour un angle non nul), et lorsque la barre périphérique est déplacée latéralement par rapport à l’axe d’orientation. Dans ce dernier cas, la diminution des effets est rapide : une séparation de l’ordre de 20° suffit pour que l’effet disparaisse. Pour la moitié des cellules facilitées par une barre périphérique, les effets disparaissent lorsqu’on place une barre orthogonale entre les deux barres colinéaires. Enfin, si de multiples éléments sont placés de manière aléatoire dans le pourtour, on observe généralement une suppression des réponses au stimulus central. Cette suppression peut être éliminée par le déplacement de certains éléments du pourtour vers l’axe colinéaire.

Kapadia et al. (2000) ont cherché à cartographier les interactions évoquées par deux barres (“masques”) symétriquement positionnées autour d’une barre centrale (“cible”) située au centre du CR de la cellule enregistrée en extracellulaire (Figure 2.2). Les masques et la cible sont présentés à l’orientation optimale. Ils montrent que, dans ce cas, la carte des interactions peut être décrite par quatre lobes principaux : (i) deux lobes facilitateurs situés aux “end-zones”, et (ii) deux

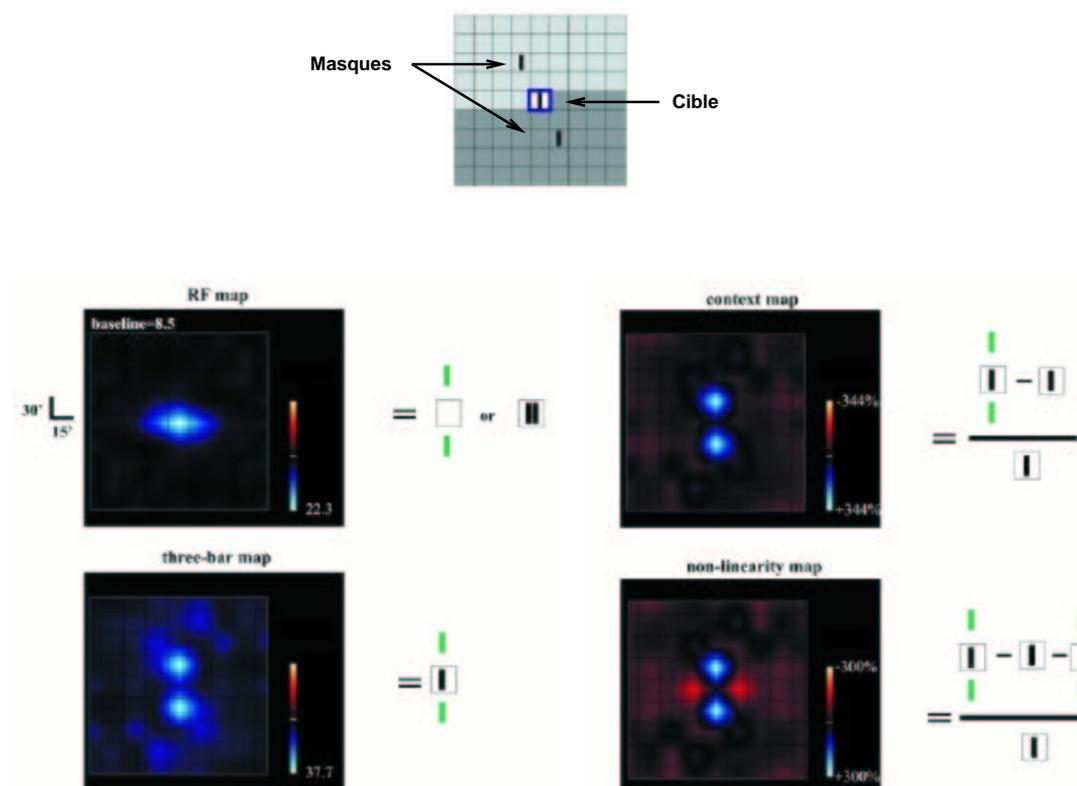


FIG. 2.2: Carte des modulations centre/pourtour observée par Kapadia et al. (2000), chez le singe éveillé. La carte de contexte illustre l'influence des masques à chaque position de la grille sur les réponses à la cible. La cible et les masques sont des barres iso-orientées. La carte des non linéarités est créée en soustrayant à la réponses de l'ensemble {cible+masque} à la fois la réponse de la cible et la réponse des masques. Cette carte met ainsi en relief les réponses qui ne peuvent être expliquées par la simple addition des réponses aux différentes composantes du stimulus. Tiré de Kapadia et al. (2000).

lobes supprimeurs situés aux “side-bands”. Ils montrent de plus que ces effets sont dépendants du contraste utilisé : à faible contraste de tous les stimuli, on observe de forts effets facilitateurs dans les configurations colinéaires et de faibles suppressions latérales ; à fort contraste, au contraire, les interactions suppressives dominant (Figure 2.3).

Notons que la distribution des zones périphériques les plus sensibles observée dans cette étude apparaît en contradiction avec les résultats de Walker et al. (1999) mentionnés précédemment.

Facilitation colinéaire dans l'aire 17 du chat. Polat et al. (1998) montrent par enregistrements extracellulaires dans l'aire 17 du chat anesthésié que pour un certain nombre de cellules, la réponse à un élément de Gabor (cible) est facilitée à contraste seuil mais supprimée à fort contraste, lorsque la cible est entourée de deux autres éléments de Gabor fortement contrastés et alignés (Figure 2.4). La proportion de cellules modulées par les éléments de pourtour (89% des cellules enregistrées) et présentant ce type de comportement, pour ce type de stimulus, est de l'ordre de 1/3 (Chen et al., 2001). La distribution de ces cellules ne semble pas dépendre de la position laminaire, et les cellules simples et complexes présentent des comportements similaires (Mizobe et

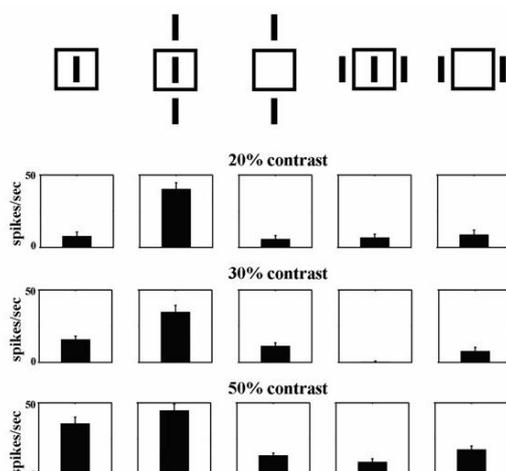


FIG. 2.3: Observations de Kapadia et al. (2000) sur l'influence du contraste dans les phénomènes de modulations contextuelles (un site d'enregistrement, chez le singe éveillé). Les masques et la cible sont ici présentés avec le même niveau de contraste (20%, 30% ou 50%). Lorsque le contraste augmente, les modulations facilitatrices diminuent, et le signe des modulations tend à s'inverser.

al., 2001). Les effets facilitateurs, comme les effets supprimeurs, sont observés pour des distances entre la cible et les masques allant jusqu'à 12° (Mizobe et al., 2001). Les effets facilitateurs disparaissent lorsque les masques sont présentés avec une orientation orthogonale à celle de la cible (Mizobe et al., 2001). Notons que ce qui détermine la nature de la modulation observée n'est pas le contraste physique du stimulus mais plutôt le contraste du stimulus relativement au contraste seuil des cellules individuelles (Mizobe et al., 2001). Chen et al. (2001) nuancent les résultats électrophysiologiques de Polat et al. (1998) en montrant que les modulations centre/pourtour en iso-orientation provoquées par ce type de stimulus ne se réduisent pas à des phénomènes facilitateurs à faible contraste, et inhibiteurs à fort contraste (cf. Figure 2.5). Ils identifient ainsi 4 classes de cellules pour lesquelles on observe soit (i) le comportement biphasique précédent (classe I, 37% des cellules) ; soit (ii) une facilitation dite "expansive" (croissante) en fonction du contraste (classe II, 29%), soit encore (iii) une suppression croissante en fonction du contraste (classe III, 10%), soit enfin (iv) un comportement biphasique inverse du précédent (suppression à faible contraste, facilitation à fort contraste, classe IV, 8%). Ils observent que, quel que soit l'effet observé à fort contraste, son amplitude augmente avec le contraste, ce qui suggère que l'interaction latérale agit avec un effet multiplicatif sur le contraste de la cible.

Implications pour la taille du champ récepteur. L'aire de sommation spatiale caractérisant le champ récepteur est contrainte par l'existence de zones périphériques suppressives ou facilitatrices. Ainsi, on peut considérer, comme l'ont proposé certaines études théoriques (par ex. Somers et al., 1998), que les phénomènes d'expansion (resp. contraction) de l'aire de sommation spatiale à faible (resp. fort) contraste (Sceniak et al., 1999; Kapadia et al., 1999, cf. figure 2.6), et le phénomène d'inversion du signe des modulations contextuelles en fonction du contraste observé lorsque le centre et le pourtour sont iso-orientés et alignés, ne sont que deux descriptions différentes d'un

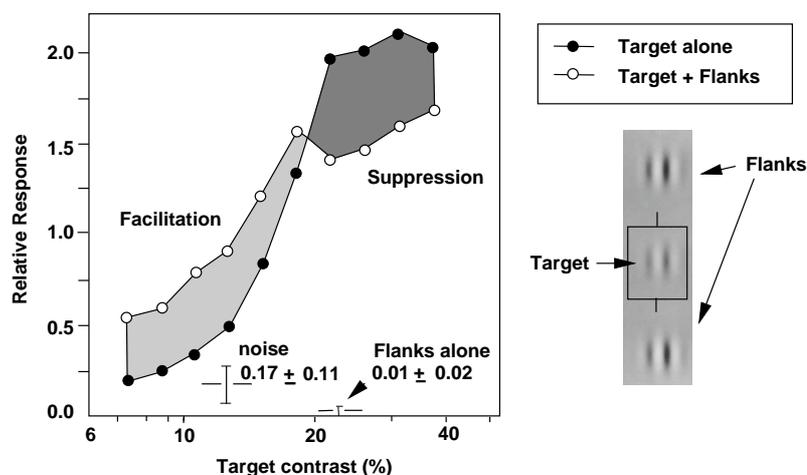


FIG. 2.4: Exemple d'une cellule enregistrée en extracellulaire par Polat et al. (1998) dans V1 chez le chat. Inversion du signe des modulations contextuelles en fonction du contraste de la cible. A faible contraste de la cible, les stimuli périphériques induisent une facilitation des réponses. A fort contraste, au contraire, ils provoquent une suppression des réponses.

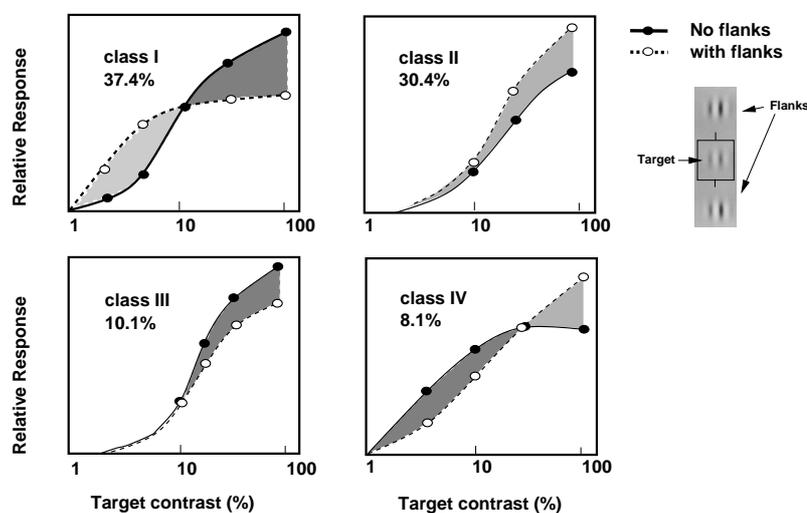


FIG. 2.5: Reproduction schématique des résultats de Chen et al. (2001) obtenus chez le chat anesthésié. Ceux-ci montrent que, selon les cellules enregistrées, l'influence de 2 masques périphériques colinéaires sur les réponses à un élément de Gabor central peut prendre 4 formes différentes : facilitation à faible contraste et suppression à fort contraste (classe I), facilitation croissante (classe II), suppression croissante (classe III), suppression à faible contraste et facilitation à fort contraste (classe IV). Notons qu'il existe une 5ème classe de cellules pour lesquelles on n'observe pas d'influence des stimuli périphériques sur le centre (15,2%).

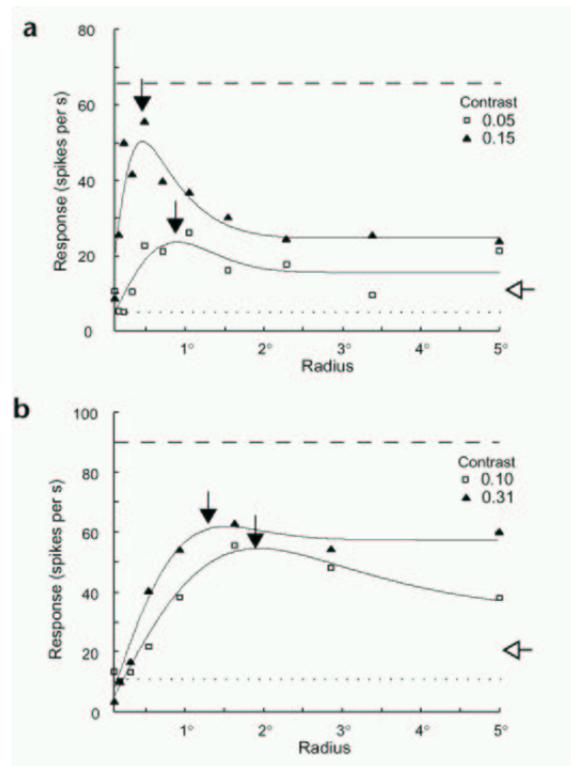


FIG. 2.6: La taille des CR corticaux diminue lorsque le contraste augmente. Exemples tirés de l'étude électrophysiologique extracellulaire de Sceniak et al. (1999), chez le singe anesthésié. Le stimulus utilisé est ici un réseau sinusoïdal circulaire défilant, de paramètres optimaux pour la cellule enregistrée. Propriétés de sommation spatiale (taux de décharge en fonction de la taille du réseau) en fonction du contraste du stimulus pour (a) une cellule complexe de la couche 4B; (b) une cellule complexe de la couche 6. Les flèches verticales indiquent la valeur optimale du rayon du stimulus au niveau de contraste considéré. Les courbes sont obtenues par optimisation des paramètres d'un modèle fondé sur une différence de deux gaussiennes (DOG, cf §4.1). Reproduit à partir de Sceniak et al. (1999).

même phénomène, et reposent sur un mécanisme identique ³.

2.2.3 Facilitation en cross-orientation : détection de "T"

Comme mentionné précédemment, un grand nombre d'études ont mis en évidence des effets suppresseurs d'amplitude maximale lorsque le stimulus périphérique et le stimulus central sont iso-orientés. Les effets suppresseurs sont en général plus faibles lorsque les stimuli sont cross-orientés : on observe ainsi dans ce cas une *facilitation relative* des réponses pour des configurations où les stimuli sont cross-orientés par rapport à la situation où ils sont iso-orientés.

Deux études expérimentales (Sillito et al., 1995, chez le singe et le chat, et pour un petit nombre de cellules, Levitt and Lund, 1997, chez le singe) ont montré que les configurations cross-orientées pouvaient induire non seulement ces effets de facilitation relative, mais aussi une réelle

³Il faut noter cependant que Kapadia et al. (1995) ont observé des effets facilitateurs induits par la présentation de stimuli différents dans le centre et le pourtour, lorsque le pourtour est placé au delà des régions de sommation spatiale, et même dans certains cas, dans une région qui produit une suppression ("end-stopping") lorsque le stimulus utilisé est une barre allongée.

amplification des réponses par rapport à la réponse centrale seule (*facilitation supra-optimale*). Plus précisément, ces deux études, qui utilisent des stimuli “bipartites”, révèlent des effets de sensibilité au contraste d’orientation lorsque le stimulus central est présenté à l’orientation préférée de la cellule enregistrée, qu’il est fortement contrasté (32% , Sillito et al., 1995), et que le stimulus périphérique est présenté avec une orientation orthogonale à celle du stimulus central.

Comme l’illustre la figure 2.7, les résultats de Sillito et al. (1995) indiquent que l’amplitude de ces effets peut être très forte : l’ajout de la périphérie conduit à une augmentation de plus de 200% du niveau de réponse dans cet exemple. L’étude de Levitt and Lund (1997), qui met en évidence des effets plus modestes, montre que ce phénomène dépend du contraste de stimulus utilisé : ces auteurs notent qu’à faible⁴ contraste du stimulus central, des effets inhibiteurs sont observés à toutes les orientations. A fort contraste du stimulus au contraire, les effets supprimeurs sont souvent limités à la configuration iso-orientée (Fig. 2.8).

Les effets observés semblent présents dans toutes les couches, et pour des cellules simples ou complexes (Sillito et al., 1995; Levitt and Lund, 1997). Ils sont sensibles au diamètre du stimulus central (égal au diamètre interne du réseau périphérique) : Sillito et al. (1995) note que les effets persistent, mais diminuent, lorsque la taille du stimulus central est augmentée (3 ° vs 1 ° , Sillito et al., 1995)⁵.

De manière plus surprenante, les résultats de Sillito révèlent en outre de très fortes facilitations lorsque le stimulus central est orthogonal à l’orientation préférée du CR de la cellule enregistrée, qu’il est fortement contrasté et que le stimulus de pourtour est orthogonal au stimulus central.

Il faut noter que ces résultats n’ont pas pu être reproduits chez le chat par Walker et al. (1999), qui utilisent dans leur étude des patchs centraux et périphériques localisés. Ils n’ont pas non plus été observés dans les autres études utilisant des stimuli bipartites. L’incidence réelle de ces effets est donc devenue une question controversée⁶.

2.3 Conclusion

Pour une réconciliation des données électrophysiologiques. Une explication possible à la diversité des effets observés provient sans doute de la diversité des stimuli utilisés. Deux paramètres sont, de manière évidente, impliqués dans le contrôle de la sélectivité des effets facilitateurs ou inhibiteurs : (i) la *position* et l’*étendue spatiale* des zones périphériques stimulées ; (ii) le niveau

⁴Le niveau de contraste dit “faible” dans cette étude est choisi pour être au milieu de l’intervalle dynamique des cellules enregistrées (de l’ordre de 10-30%) et correspond donc en réalité à un contraste intermédiaire entre le contraste seuil et le niveau de saturation. Le niveau de contraste dit “fort” est égal à 75%, ce qui correspond au contraste du stimulus périphérique.

⁵Sillito et al. (1995) notent que les effets observés sont souvent maximaux pour un diamètre central de l’ordre de 1 ° , taille qui correspond à l’aire de sommation spatiale optimale pour un stimulus central isolé. Dans Levitt and Lund (1997), le diamètre central est toujours choisi pour être égal à l’aire de sommation spatiale optimale pour la cellule considérée. Il correspond au diamètre interne du stimulus périphérique. Les auteurs notent qu’en général, sous ces conditions, le stimulus périphérique seul n’engendre pas de réponse. Dans le cas contraire, les auteurs précisent que le diamètre des stimuli a été augmenté pour éliminer les réponses résiduelles. Le diamètre externe du stimulus périphérique est égal à 13 ° . Celui-ci n’est pas précisé dans Sillito et al. (1995).

⁶Sillito et al. (1995) indiquaient dans leur étude que ces effets étaient observés pour une majorité de cellules (17/28 chez le singe, 8/13 chez le chat).

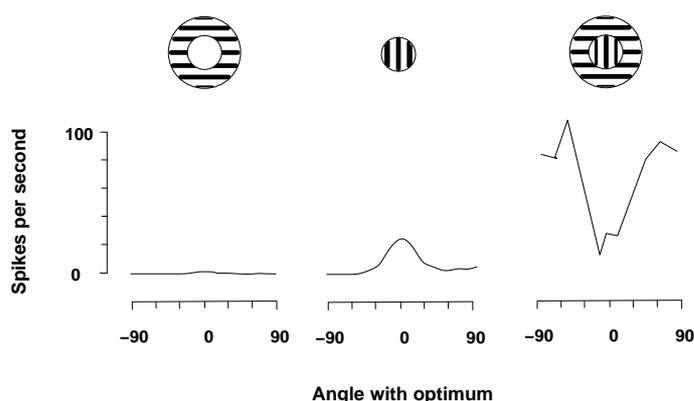


FIG. 2.7: *Facilitation en cross-orientation. Ces courbes d'accord illustrent la sensibilité à l'orientation des réponses d'une cellule simple de la couche IVB du singe macaque, en réponse à un réseau périphérique seul et à un réseau central seul, ainsi que l'influence de l'orientation du stimulus périphérique lorsque le stimulus central est présenté à l'orientation optimale (réponses moyennées sur 50 essais randomisés; contraste des réseaux : 36%; fréquence temporelle : 3Hz; fréquence spatiale : 2cpd; le diamètre interne du réseau périphérique est égal à 1°). Reproduit à partir de Sillito and Jones (1996).*

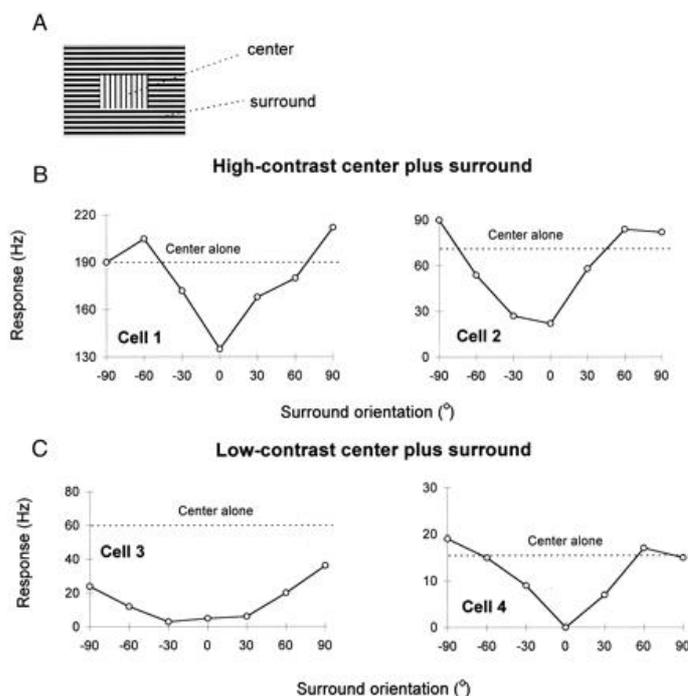


FIG. 2.8: *A. Le stimulus utilisé par Levitt and Lund (1997) est un stimulus "bipartite" comprenant un réseau sinusoïdal défilant recouvrant le CR, et un réseau périphérique de diamètre extérieur égal à 13°. B. Exemple de réponses d'une cellule de VI du singe, à un stimulus central optimal et fortement contrasté, apparié avec un réseau périphérique fortement contrasté, d'orientation variable. Les cellules 1 et 2 sont adaptées des Fig. 1, A et D, de Levitt and Lund (1997). C. Réponses à un stimulus central faiblement contrasté apparié avec un réseau périphérique fortement contrasté d'orientation variable. Les cellules 3 et 4 sont adaptées de Fig. 1, D et E, de Levitt and Lund (1997). Les lignes en pointillés indiquent la réponse au stimulus central optimal isolé.*

de contraste du stimulus central utilisé (qui n'était pas systématiquement étudié avant les données de Sengpiel et al., 1997; Levitt and Lund, 1997; Polat et al., 1998).

Il a aussi été proposé que certaines contradictions apparentes dans les données physiologiques publiées pourraient être liées à différentes conceptions de la *définition du champ récepteur*, et aux différentes techniques utilisées pour déterminer sa taille (Walker et al., 2000). En effet, l'estimation de la taille des CR "à la main" ou de manière plus quantitative à partir de la technique dite du "champ minimum de décharge"⁷ (CMD, Hubel and Wiesel, 1962, Barlow et al, 1967) fournit les mesures les plus petites et les plus variables. Les stimuli bruit-blanc, comme l'utilisent les méthodes de reverse-corrélation ("sparse noise") et m-sequences ("dense noise"), facilitent la détection de sous-champs plus faiblement activés, et produisent ainsi une estimation plus grande. Des mesures encore plus grandes peuvent être obtenues par utilisation de réseaux étendus, et en particulier lorsque le CR est défini comme étant la région de l'espace visuel dans laquelle l'augmentation de la taille du stimulus (généralement un réseau sinusoïdal) induit une augmentation du niveau de réponse ("aire de sommation spatiale"). En effet, dans ce cas le CR peut comprendre des zones qui n'évoqueraient pas de réponses supraliminaires si elles étaient présentées seules, mais qui produisent une modulation facilitatrice des réponses évoquées par des zones plus sensibles du champ (Kapadia et al., 1999; Walker et al., 2000; Fitzpatrick, 2000). Walker et al. (2000) soulignent ainsi la variabilité des tailles des CR estimées dans l'aire 17 du chat : alors qu'ils n'observent que 6% de cellules pour lesquelles le champ de sommation est inférieur à 2°, plusieurs études (par ex. Das and Gilbert, 1997, 1999) indiquent des tailles de l'ordre de 0.3-1° d'angle visuel⁸. De manière un peu provocante, ces auteurs laissent finalement entendre que si toute précaution est prise pour estimer précisément les frontières du CR, la nature des modulations centre/pourtour est toujours de nature suppressive. Notons que cette proposition ne semblerait pas suffire à rendre compte de toutes les différences observées. En effet, l'étude de Levitt and Lund (1997), par exemple, qui met en évidence une incidence relativement importante de modulations facilitatrices (~25%) à contraste moyen ou fort du stimulus central, utilise également l'aire de sommation spatiale pour définir la taille du CR. Enfin, d'autres études, bien qu'utilisant le CMD pour définir la taille du CR, indiquent des effets facilitateurs à contraste seuil pour des séparations entre les stimuli centraux et périphériques trop importantes pour être compatibles avec cette hypothèse (par ex. 12°, Mizobe et al., 2001).

Il est donc possible que la diversité des phénomènes observés dépende également d'autres facteurs. Premièrement, il n'est pas exclu qu'il existe des *différences inter-espèces* fondamentales, par ex. entre les circuits présents chez le chat et chez le singe. Il est en outre possible que l'*anesthésie*, l'*état de vigilance* et des *facteurs attentionnels* modifient ces phénomènes. En effet, il a été observé que l'anesthésie influe sur la variabilité des réponses évoquées, et sur la sensibilité des neurones à l'orientation, à la fréquence spatiale et au contraste (Ikeda and Wright, 1974). De plus, Wörgötter

⁷Cette technique utilise un stimulus de petite taille, généralement une barre sombre ou claire d'orientation optimale et cherche à délimiter la région de l'espace visuel qui conduit à des réponses supérieures à un certain niveau de réponse spontanée.

⁸La valeur médiane obtenue pour la taille des CR dans cette étude (chez le chat anesthésié) est de 4.65° pour les cellules simples (moyenne : 5.50° ± 3.22 SD) et de 4.80° pour les cellules complexes (moyenne : 5.40° ± 3.03 SD), pour une excentricité estimée à 5-8° de l'*area centralis*.

et al. (1998) ont récemment montré que la taille des CR diminuait lorsque l'EEG passait d'un état synchronisé (rythme β : état alerte, REM) à un état désynchronisé (rythme α : sommeil, assoupissement). En outre, après une période de controverses, il est maintenant clairement démontré que des facteurs attentionnels peuvent (i) moduler les réponses des cellules du cortex visuel primaire (Somers et al., 1999; Sengpiel and Hubener, 1999; Roelfsema et al., 1998) ; et (ii) influencer sur les modulations centre/pourtour (Ito and Gilbert, 1999). Enfin, nous avons proposé que la *position de la cellule enregistrée dans la carte d'orientation* explique une partie de la variabilité intercellulaire observée et certaines contradictions apparentes dans les données expérimentales publiées⁹.

Combien de mécanismes ? Si l'on conçoit que la diversité des phénomènes observés est présente au sein de la même espèce, pour un même état d'anesthésie, et en utilisant la même mesure de la taille du champ récepteur, il est légitime de se demander si ces phénomènes sont sous-tendus par un même mécanisme dont la dépendance paramétrique ne serait pas encore complètement éclaircie, ou différents mécanismes (et circuits) indépendants. Mizobe et al. (2001) ont ainsi proposé que les modulations centre/ pourtour soient sous-tendues par deux types de mécanismes superposés (Figure 2.9) : (i) un mécanisme facilitateur spécifique aux "end-zones" superposé à (ii) un mécanisme supprimeur moins sélectif à l'orientation et la fréquence spatiale et plus distribué autour du CR. L'équilibre dynamique entre ces deux mécanismes serait dépendant du contraste du stimulus central relativement au contraste seuil. Notons que si ce schéma permet grossièrement de décrire les phénomènes de suppression et de facilitation aux "end-zones" décrits ci-dessus, il inclut difficilement les phénomènes de facilitation en cross-orientation, ne rend pas compte des asymétries observées dans la localisation des zones suppressives, et est finalement probablement très réducteur au vu de la diversité et de la variabilité des comportements observés. Il suggère enfin que les mécanismes facilitateurs et supprimeurs sont sous-tendus par des circuits différents, ce qui va à l'encontre des modèles existants (cf chapitres 3 et 4).

En conclusion, les modulations centre/pourtour sont observées pour une majorité des cellules de V1 du chat et du singe, qu'elles soient simples ou complexes, et quelle que soit la couche dans laquelle elles se trouvent. Ces modulations sont fortement non-linéaires, et principalement suppressives. Le pourtour inhibiteur est de l'ordre de 2 à 5 fois plus large que le CR. Les modulations suppressives sont généralement maximales lorsque le stimulus périphérique présentent des caractéristiques (orientation, fréquence spatiale, vitesse) similaires à celles du stimulus central optimal. La localisation des zones périphériques susceptibles d'entraîner une modulation suppressive présente une forte variabilité intercellulaire ; celles-ci peuvent se situer à des positions variées autour du CR, qui ne se réduisent pas aux "end-zones" et "side-bands". Des phénomènes de modulations facilitatrices spécifiques aux end-zones ont été observés à contraste seuil chez le chat, et à contraste faible chez le singe. D'autres études ont mis en évidence des phénomènes de facilitation à fort contraste lorsque l'orientation d'un pourtour annulaire est orthogonale à celle d'un disque central, quelle que soit l'orientation du stimulus central.

Les résultats électrophysiologiques disponibles révèlent ainsi (i) une grande sensibilité des

⁹ voir partie II de cette thèse : "Circuits".

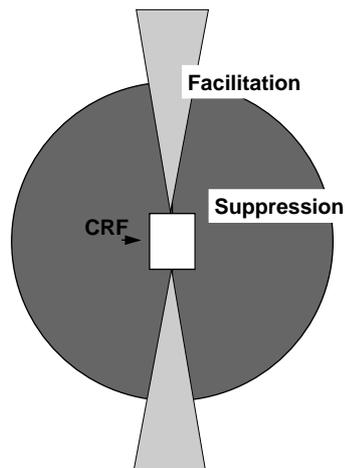


FIG. 2.9: *Modèle proposé par Mizobe et al. (2001) pour réconcilier les données électrophysiologiques concernant les modulations facilitatrices et suppressives évoquées par la stimulation du pourtour. Les mécanismes facilitateurs sont superposés aux mécanismes inhibiteurs le long du grand axe du CR. Les mécanismes supprimeurs sont moins sélectifs à l'orientation et à la fréquence spatiale, et sont distribués autour du CR. L'équilibre dynamique entre les deux mécanismes est dépendant du contraste du stimulus central relativement au contraste seuil. Le diamètre le plus large de ce champ modulateur peut atteindre 24° ou davantage (Mizobe et al. (2001)).*

modulations centre/pourtour au stimulus de pourtour utilisé ; (ii) une grande variabilité des phénomènes observés au sein d'une même étude, avec un même type de stimulus, qui ne semble pas pouvoir s'expliquer par des différences laminaires ou relatives aux propriétés simples/complexes des cellules étudiées ; (iii) une diversité de comportements, dont la mise en relation est difficile.

Substrat anatomique des modulations centre/ pourtour

3

3.1 Introduction

La conception classique de la connectivité corticale, dérivée des études de Golgi (Lorente de No, 1933), et dominante jusqu'au début des années 80, considérait que les axones des neurones corticaux s'étendaient essentiellement selon une direction perpendiculaire à la surface corticale, de couche en couche, avec relativement peu de dispersion dans la direction parallèle à la surface corticale. Les études physiologiques avaient conforté cette conception en mettant en évidence l'organisation rétinotopique de V1, et l'organisation modulaire en colonnes d'orientation et de dominance oculaire (Hubel and Wiesel, 1962, 1963). Il semblait logique que, pour ne pas perturber ces organisations, la connectivité corticale privilégie une dimension *verticale*, entre cellules de propriétés semblables. De même, la caractérisation des CR des différentes aires corticales, en révélant une complexité croissante le long des voies visuelles ventrale et dorsale, laissait penser que le traitement de l'information visuelle était effectué de manière *hiérarchisée et ascendante*, chaque aire corticale étant consacrée à l'extraction de caractéristiques définies du stimulus, et transmettant le résultat de cette extraction aux aires supérieures.

Les résultats électrophysiologiques présentés dans le chapitre précédent viennent bousculer ces conceptions. L'existence de modulations centre/pourtour implique en effet que les cellules de V1 reçoivent des *informations "latérales"*, provenant de neurones sensibles à des régions éloignées de l'espace visuel, véhiculées par des projections non strictement rétinotopiques. Quelles sont les voies anatomiques de ces informations ? La réponse à cette question n'est pas encore clairement élucidée. Nous décrivons dans ce chapitre les différents réseaux de connexions anatomiques qui pourraient potentiellement être impliqués dans ces phénomènes (projections extrinsèques : ascendantes et descendantes, et intrinsèques : interlaminaires, locales, et horizontales). Nous nous intéressons particulièrement au rôle potentiel de la connectivité horizontale intrinsèque à V1¹.

¹Pour des revues anatomiques plus "classiques" concernant les microcircuits du cortex visuel primaire (types cellulaires, organisation laminaire, propriétés des synapses) voir par ex. Gilbert and Wiesel, 1983; Douglas and Martin, 1990 (chat) et Lund, 1988; Callaway, 1998 (singe).

3.2 Connexions ascendantes.

Les projections thalamocorticales ont principalement pour cibles les cellules de la couche IV², bien qu'elles puissent contacter également, mais de manière moins fréquente, des cellules situées dans d'autres couches (en particulier les couches V et VI, et les blobs des couches II/III chez le singe (Gilbert and Wiesel, 1985; Callaway, 1998; Dantzker and Callaway, 2000)). Les cellules de la couche IV représentent alors les afférents les plus importants des cellules des couches II/III, correspondant aux couches II-IVB chez le singe (Callaway, 1998), dans lesquelles les effets de modulation centre/pourtour ont principalement été décrits et où ils semblent être plus marqués (Jones et al., 2001)³.

On pourrait d'abord supposer que les modulations centre/ pourtour observées dans VI reflètent des effets présents à un niveau inférieur de traitement (rétine, LGN) qui seraient alors directement transmis via ces connexions ascendantes. Il existe, en effet, des phénomènes d'interaction entre le centre et le pourtour du champ récepteur au niveau de la rétine et du LGN. Nous proposons un bref détour par la physiologie sous-corticale pour les décrire ci-dessous.

Simple reflet de modulations présentes au niveau de la rétine ou du LGN? Certains phénomènes de modulations centre/pourtour présents au niveau sous-cortical semblent propres à ces structures : ce sont "l'effet périphérique" et le "shift effect".

L'effet "périphérique" (McIlwain, 1964, McIlwain, 1966) désigne l'augmentation de l'excitabilité des cellules ganglionnaires et géniculées (c.à.d par exemple la facilitation de leur réponse à un spot central), observée lorsqu'un stimulus en mouvement continu est présenté dans la périphérie (jusqu'à 90°, mais généralement de l'ordre de 30-40°) de leur CR. L'amplitude de cet effet dépend de la distance de l'objet en mouvement par rapport au CR, et du nombre de bords en déplacement. McIlwain montra que cet effet était lié à des mécanismes rétiniens.

Le "shift effect" désigne le fait qu'un mouvement soudain d'un large réseau périphérique (incluant tout le champ visuel à l'exclusion du CR, ou par ex. un anneau de rayon intérieur égal à 15-20°, et de rayon extérieur : 70-100°) peut induire une réponse excitatrice transitoire des cellules ganglionnaires de la rétine et des cellules géniculées (Fisher et al, 1978), en l'absence de stimulus dans le CR. La latence du "shift effect" augmente graduellement avec l'excentricité du stimulus périphérique par rapport au centre du CR. Le signe des effets de "shift" peut basculer de facilitateur à supprimeur en fonction de l'illumination dans le CR (Fisher & Kruger, 1974). Ils

²Plus précisément, chez le chat, on observe des afférents géniculés X (resp. Y) dans la couche IVc (resp. IVab) et la moitié supérieure de la couche VI. Chez le singe, on observe des afférents P dans les couches IVc β (couche qui est non sélective à l'orientation), IVa et la moitié supérieure de la couche VI, et des afférents M dans les couches IVc α et la moitié inférieure de la couche VI (Gilbert and Wiesel, 1983). Les afférents thalamiques ne représentent finalement qu'une petite proportion des afférents reçus par les neurones de la couche IV, le reste correspondant à des synapses intracorticales (principalement en provenance des couches IV et VI (Gilbert and Wiesel, 1985)) : il a été estimé que les synapses thalamocorticales représentent entre 4% et 24% (LeVay, 1986; Peters and Payne, 1993; Ahmed et al., 1994) de toutes les synapses reçues par les neurones de la couche IV. Elles pourraient cependant être plus efficaces que les connexions intracorticales (Gil et al., 1999). Le nombre total de synapses reçues par les neurones de la couche IV a été estimé entre 3000 (Peters and Payne, 1993) et 6000 (Beaulieu and Colonnier, 1985; Anderson et al., 1994).

³Bien que, comme souligné dans le chapitre précédent, il semble à l'heure actuelle que les différences inter-laminaires concernant les phénomènes de modulations centre/pourtour sont faibles.

sont plus importants et plus phasiques pour les cellules Y que pour les cellules X. Il a été proposé que ces effets participent la perte de sensibilité caractéristique de la suppression saccadique. Rizzolatti and Camarda (1977) ont montré que les stimuli inducteurs du “shift effect” et de l’“effet périphériques” n’ont pas d’effet sur la décharge des neurones du cortex visuel primaire.

Par ailleurs, on observe au niveau du LGN des *interactions centre/pourtour suppressives* similaires à celles qui sont observées dans le cortex (Cleland et al., 1983; Sillito et al., 1993; Jones et al., 2001; Walker et al., 1999; Jones et al., 2000; Felisberti and Derrington, 1999, 2001). Jones et al. (2000) indiquent que, chez le singe macaque, quasiment toutes les cellules de leur échantillon présentent des modulations suppressives par le pourtour, d’une amplitude moyenne de 74%⁴. Chez le singe marmouset (ouistiti), Solomon et al. (2002) observent de plus des modifications des propriétés de sommation spatiale en fonction du contraste et une augmentation de la taille du CR à faible contraste (de l’ordre de 1.31 fois vs 2.3 fois dans le cortex). Il semble qu’il y ait au moins deux différences importantes entre les phénomènes présents au niveau du LGN et au niveau cortical. Premièrement, dans V1 du chat ou du singe, les effets observés sont quasiment toujours sensibles à l’orientation du stimulus de pourtour. Une telle dépendance semble aussi exister dans le LGN du chat, mais elle serait véhiculée par les connexions en retour du cortex primaire⁵. Dans le LGN du marmouset, en revanche, les effets modulateurs sont indépendants de l’orientation des stimuli (Solomon et al., 2002). Deuxièmement, alors qu’on observe dans V1 à la fois des effets facilitateurs et des effets supprimeurs, il semble que seuls existent des effets supprimeurs dans le LGN. La relation entre les effets observés dans le LGN et ceux observés dans le cortex n’est pas claire. Il a été proposé que les effets centre/pourtour observés dans le cortex correspondent à la combinaison d’un mécanisme facilitateur sensible à l’orientation et un mécanisme supprimeur insensible à l’orientation (Solomon et al., 2002). Sous cette hypothèse, le LGN pourrait être responsable des effets supprimeurs corticaux⁶. Le fait que les modulations suppressives soient maintenues en stimulation dichoptique (DeAngelis et al., 1994) constitue néanmoins un argument peu compatible avec cette hypothèse.

Convergence et divergence des afférents thalamocorticaux. Les modulations centre/ pourtour ne semblent pas pouvoir être expliquées par des entrées synaptiques en provenance de cellules géniculées directement sensibles au pourtour. En effet, dans l’aire 17 du chat, Salin et al. (1989) ont estimé que l’étendue thalamique à l’origine d’une projection en une même colonne ponctuelle du cortex (mesure de la convergence) est de l’ordre de 0,4 mm ; l’étendue corticale sur laquelle projette une région ponctuelle du LGN (mesure de la divergence) est, elle, de l’ordre de 2 mm. Il apparaît ainsi que les projections thalamo-corticales sont, de manière précise, rétinotopiquement organisées. Des résultats identiques ont été obtenus chez le singe (Perkel et al., 1986). Ils sont

⁴Ces auteurs observent que l’aire de sommation optimale moyenne pour les cellules du LGN (0.90°) est beaucoup plus faible que dans V1 (3.58°). Les cellules géniculées X et Y enregistrées dans cette étude présentent une légère différence quant à leur aire de sommation spatiale (0.81° pour les cellules X, 0.98° pour les cellules Y). En revanche, l’amplitude des suppressions évoquées par le pourtour ne diffère pas significativement dans ces deux groupes.

⁵qui semblent avoir pour cibles principalement des interneurons inhibiteurs (Sillito et al., 1993).

⁶qui devraient alors, comme dans le LGN, être plus prononcés pour les cellules magnocellulaires et koniocellulaires que pour les cellules parvocellulaires (Solomon et al., 2002).

de plus en accord avec les études de marquage anatomique des projections thalamo-corticales réalisées par Humphrey et al. (1985).

3.3 Connexions descendantes

Une autre possibilité est que les modulations centre/ pourtour de V1 reflètent le traitement plus élaboré ou plus “global” effectué par d’autres aires corticales. En effet, il est clairement établi que le cortex visuel primaire reçoit de très nombreuses connexions en retour d’aires dites “supérieures” dans la hiérarchie de la voie visuelle. Ces connexions peuvent provenir d’aires innervées par V1 (par ex. V2, MT) ou non (par ex. V4, TEO, TE) (Salin and Bullier, 1995). Elles semblent avoir majoritairement pour cibles des neurones pyramidaux (Johnson and Burkhalter, 1996), situés dans toutes les couches de V1, sauf la couche IV (Salin and Bullier, 1995), et exercer une influence principalement excitatrice sur le réseau (Shao and Burkhalter, 1996).

Les connexions en retour ne semblent pas suffisamment efficaces pour activer les neurones de manière supraliminaire en l’absence d’entrées ascendantes. Cependant, elles semblent jouer un rôle important dans la régulation du gain de leurs neurones cibles : on observe ainsi une forte diminution des réponses de V1 lorsque MT ou V2 sont inactivés. Le rôle fonctionnel de ces connexions reste largement inconnu. Elles représentent néanmoins un substrat anatomique possible des modulations centre/pourtour (Lamme et al., 1998; Bullier, 2001).

En effet, les neurones des aires V2 ou MT ont des CR plus grands que ceux de V1 et leurs projections en retour présentent une forte divergence spatiale. Contrairement aux connexions thalamo-corticales, les connexions en retour ont été décrites comme n’étant pas strictement rétinotopiques : une cellule de V1 reçoit des entrées provenant de neurones ayant des CR situés au-delà de celui de la cellule cible. Chez le singe, il a ainsi été estimé par exemple que les connexions en retour de V2 véhiculent une information correspondant à une région de l’espace visuel de l’ordre de 5 à 6 fois plus étendue que celle couverte par un CR de V1 (Angelucci, Levitt, Walton, Hupé, Bullier and Lund, 2002). Chez le chat, Salin et al. (1989) ont estimé que la convergence des projections de l’aire 18 sur l’aire 17 correspondait à la projection d’une région couvrant 15 ° d’angle visuel sur une population de neurones dont les CR cumulés couvrent 5 ° d’angle visuel.

La distribution spatiale des connexions en retour est peu connue, mais il existe des indications suggérant qu’elle pourrait être organisée de manière anisotrope dans l’espace visuel (Angelucci, Levitt, Walton, Hupé, Bullier and Lund, 2002). Son irrégularité (“patchiness”) suggère en outre que ces connexions pourraient être spécifiques par rapport à l’orientation.

Contrairement à ce qui a longtemps été supposé, on sait maintenant que l’influence des projections en retour peut être très rapide. En effet, les latences des réponses les plus précoces de V2 (45 ms) ne sont plus longues que de 10 ms par rapport à celles de V1 (35 ms - en moyenne), et plus rapides que celles des couches supragranulaires de V1 (Lamme et al., 1998). De plus, la vitesse de conduction de ces connexions est très rapide (autour de 3.5 m/s, Girard et al., 2001). Elles peuvent ainsi induire une facilitation des activités de V1 dès le début des réponses (Martinez-Conde et al., 1999; Hupé et al., 1998).

Les connexions en retour pourraient véhiculer une information concernant les traitements ef-

fectués par les CR des aires supérieures, plus “complexes” que ceux effectués par les CR de V1 (par ex. sensibilité à des structures plus globales de forme, ou de mouvement). Notons de plus que des phénomènes de modulations centre-pourtour existent dans V2 et MT. Les neurones de V2, qui - entre autre - peuvent être activés par des contours illusoires (von der Heydt et al., 1984), pourraient jouer un rôle essentiel dans les mécanismes d’intégration de contour, et de segmentation, avec une sensibilité aux indices stéréoscopiques absente dans V1 (Bakin et al., 2000, pour une revue voir Bradley, 2001). Dans MT, plusieurs études ont révélé l’existence de zones antagonistes à l’extérieur du CR, dont la stimulation induit une suppression des réponses à un stimulus en mouvement à l’intérieur du CR (cf par ex. Born and Tootell, 1992; Braddick, 1993; Xiao et al., 1995, 1997).

Enfin, les résultats de Hupé et al. (1998) obtenus par enregistrements extracellulaires dans V1, V2, et V3 chez le singe macaque après inactivation (refroidissement) de MT montrent que les connexions en retour de MT (i) facilitent les réponses des neurones de V1 à une barre en mouvement dans le CR, et (ii) participent aux phénomènes de suppression des réponses évoquées par une texture de fond en mouvement présentée en périphérie du CR, et ce, en particulier lorsque la barre en mouvement est peu saillante (c’est à dire lorsque c’est le mouvement qui permet de distinguer la figure du fond)⁷. Ces résultats suggèrent que les connexions en retour pourraient jouer un rôle important dans les mécanismes de ségrégation figure/fond. En revanche, l’inactivation de V2 ne semble pas avoir d’influence sur les modulations principalement suppressives et sélectives à l’orientation observées lorsqu’on présente simultanément une barre dans le CR, et un ensemble de barres iso-orientées ou orthogonales dans le pourtour (Hupé, James, Girard and Bullier, 2001).

3.4 Connectivité interlaminaire

Il a été proposé que les propriétés de “end-stopping” sont générées par des projections inhibitrices en provenance de neurones de la couche VI qui possèdent des CR allongés de grande taille (jusqu’à 8°, Bolz and Gilbert, 1986; Dobbins et al., 1987, 1989)⁸. Cette hypothèse fut initialement confortée par les résultats de Bolz and Gilbert (1986) qui ont observé que l’inactivation de la couche VI provoque la perte des propriétés de “end-stopping” des cellules des couches IV et II/III.

Plusieurs arguments vont néanmoins à l’encontre de cette hypothèse. Il faut d’abord noter que toutes les cellules de la couche VI n’ont pas un CR de si grande taille. Grieve and Sillito (1991a), qui ont mesuré la taille des CR de cellules de la couche VI chez le chat en utilisant

⁷Lorsque l’aire MT est inactivée (refroidie), les réponses à la barre en mouvement présentée dans le CR sont beaucoup moins supprimées par le fond en mouvement: la suppression moyenne passe de 68% à 17%. La décroissance de la suppression est beaucoup moins marquée à contraste moyen ou fort de la barre en mouvement. Les auteurs supposent que ceci est lié au fait qu’un stimulus faiblement contrasté est susceptible d’activer principalement MT et des aires voisines du sulcus temporal, alors qu’un stimulus fortement contrasté est susceptible d’activer de nombreuses aires supplémentaires.

⁸Bien que de manière générale, la couche VI fournisse relativement peu d’entrées directes aux neurones excitateurs et inhibiteurs des couches II/III (Dantzker and Callaway (2000), chez le rat), contrairement à la couche IV, bien sûr, mais également à la couche V.

des barres orientées estiment que 61% de ces cellules ont une largeur inférieure à 4° ⁹. L'étude de DeAngelis et al (1994) effectuée chez le chat en utilisant des réseaux, est en accord avec ces résultats. De plus, dans sa forme la plus simple, ce modèle prédirait une dépendance à la phase qui n'est pas observée par DeAngelis et al. (1994). En outre, les phénomènes d'"end-stopping" ne sont pas uniquement réservés aux couches IV et II/III mais apparaissent aussi dans la couche VI (Grieve and Sillito, 1991a). L'étude de DeAngelis et al. (1994) montre que quasiment toutes les cellules de la couche VI de grand CR, si elles ne présentent pas de "end-stopping", présentent en revanche une forte "side-inhibition", dont l'origine devrait alors être expliquée par un mécanisme distinct.

Enfin et surtout, Grieve and Sillito (1991a,b) qui ont répliqué l'étude de Bolz and Gilbert (1986) obtiennent des résultats conduisant à une interprétation différente. Grieve and Sillito (1991a,b) ont bloqué l'activité de la couche VI par application de GABA ou de muscimol (agoniste du GABA_A) et enregistré les réponses de cellules hypercomplexes des couches IV, et II/III. Ils observent que pour 29% des cellules, les réponses ne sont pas affectées par l'inactivation de la couche VI. Pour les autres cellules (71%), l'effet observé consiste en une diminution des réponses : la couche VI aurait ainsi un effet facilitateur sur les réponses des neurones des autres couches. Pour 37% des cellules, ils observent une réduction de la sélectivité à la taille. Cependant, celle-ci est alors liée à la réduction de la réponse lorsque la longueur du stimulus est optimale, et non à une diminution d'une contribution inhibitrice pour un stimulus de plus grande taille. Dans les autres cas, les réponses à un stimulus de taille préférée et les réponses à un stimulus de plus grande taille sont affectées de manière identique.

Ainsi, si les neurones de la couche VI participent aux réponses des neurones des couches IV et II/III, il ne semble pas qu'ils puissent être responsables des mécanismes supprimeurs à l'origine des champs hypercomplexes.

3.5 Connectivité locale.

La majorité des synapses reçues par les neurones de V1 sont vraisemblablement d'origine locale (provenant de neurones situés à moins de 1 mm parallèlement à la surface corticale). La portée anatomique et fonctionnelle exacte des connexions locales excitatrices et inhibitrices locales est controversée (en particulier leur portée relative). Néanmoins, au vu des travaux anatomiques et physiologiques existants (par ex. Malach et al., 1993; Weliky et al., 1995; Kisvárdy et al., 1997; Yousef et al., 1999, 2001; Das and Gilbert, 1999), on considère généralement que la connectivité excitatrice locale intrinsèque à V1 s'étend latéralement sur une distance de l'ordre de 500 μm . Il a de plus été estimé qu'environ 70% des connexions inhibitrices relient des neurones situés à moins de 1 mm (Albus et al., 1991). Les projections locales excitatrices et inhibitrices sont organisées de manière radialement symétrique, avec des boutons selon tous les axes, connectant des cellules d'orientations préférées variées (Malach et al., 1993; Fitzpatrick, 1996; Das and Gilbert, 1999). L'efficacité des connexions locales semble décroître linéairement avec la distance (Das and

⁹Selon cette étude, 24% des cellules de la couche VI possèdent un CR de longueur supérieure à 6° , 17% des cellules un CR de longueur supérieure à 8° et 61% une longueur inférieure à 4° .

Gilbert, 1999).

Sa portée spatiale étant limitée, il peut sembler à première vue que la connectivité locale est peu impliquée dans les modulations centre/pourtour. Cependant, comme le soulignent les modèles les plus récents (eg. Somers et al., 1998; Dragoi and Sur, 2000), l'équilibre excitation/inhibition caractérisant les afférents synaptiques de chaque neurone cortical est essentiellement contrôlé par la connectivité locale. Les modulations de cet équilibre induites par des entrées plus distales ne peuvent ainsi être correctement appréhendées qu'en fonction du réseau local dans lequel elles apparaissent (cf. §4, §6, §8).

Enfin, les connexions locales pourraient jouer un rôle différent selon la position des neurones interconnectés dans la carte d'orientation (Das and Gilbert, 1999; Dragoi and Sur, 2000, voir aussi Partie II). On sait en effet que les orientations préférées des neurones de V1 sont organisées, parallèlement à la surface corticale, suivant une carte quasi-périodique ordonnée, caractérisée par des zones d'iso-orientation distribuées "comme des pétales de fleurs" autour de centres d'orientation ou "pinwheels" (Bonhoeffer and Grinvald, 1991; Shmuel and Grinvald, 2000). Autour de ces structures, les zones d'iso-orientation "tournent" pour couvrir 180°, et en ces points, des neurones d'orientations orthogonales peuvent être voisins. Les résultats de Das and Gilbert (1997) suggèrent que l'organisation de la rétinotopie est corrélée avec celle relative à l'orientation préférée, les "sauts" en orientation de part et d'autre des pinwheels correspondant à des "sauts" de la position des CR dans l'espace visuel. Comme le suggèrent les résultats de Das and Gilbert (1999), ceci impliquerait qu'aux "pinwheels" les connexions locales ont une portée suffisante pour relier des neurones de CR distincts. Cette connectivité locale pourrait ainsi sous-tendre les effets de suppression observés dans leur étude lors de la présentation de barres cross-orientées.

3.6 Connectivité horizontale

3.6.1 Propriétés anatomiques de la connectivité horizontale excitatrice

L'existence d'un réseau de connexions parallèle à la surface corticale a d'abord été mis en évidence grâce à des techniques de dégénérescence suite à des lésions corticales focales (Fisken et al., 1975; Creutzfeld et al., 1977). Des études utilisant des techniques d'injection de HRP (enzyme peroxidase de raifort¹⁰) en intracellulaire chez le chat (Gilbert and Wiesel, 1979, 1983; Martin and Whitteridge, 1984), ainsi qu'en extracellulaire chez le tupaia (couche I-IIIa, Rockland and Lund, 1982) et le singe (couche II/III, Rockland and Lund, 1983) suivie d'une reconstruction tridimensionnelle des cellules marquées, ont ensuite montré que les connexions à longue-distance provenaient des cellules pyramidales de la même aire corticale et pouvaient relier des régions séparées de plusieurs millimètres, semblant ainsi "violier" l'organisation rétinotopique de V1. Il apparut qu'une caractéristique importante de ces connexions est la discontinuité des projections dans l'espace cortical. Plutôt que de contacter toutes les cellules présentes à l'intérieur d'un certain

¹⁰La peroxydase de raifort (HRP) est une enzyme qui compte parmi les traceurs neuronaux les plus utilisés. Injectée dans une structure nerveuse, elle est captée par les neurones au niveau du site d'injection et subit un transport axoplasmique rétrograde (de l'axone vers le corps cellulaire), antérograde (du corps cellulaire vers l'axone) et, selon le mode d'injection, la quantité de traceur et le temps de survie utilisés, trans-synaptique.

rayon, elles sont organisées en motifs morcelés et régulièrement espacés de 0.5 à 1 mm, avec une périodicité qui correspond à celles des colonnes corticales (Gilbert and Wiesel, 1979, 1983; Mitchison and Crick, 1982; Rockland and Lund, 1983). A partir des données de Rockland and Lund (1982) sur le caractère discontinu ("patchy") des zones marquées par injection intracellulaire de HRP dans le cortex visuel primaire du tupaia, et appuyant leur argumentation sur un modèle théorique, Mitchison and Crick (1982) ont proposé que la connectivité horizontale était organisée entre neurones d'orientations préférées similaires selon une direction particulière : cette direction serait orthogonale ou colinéaire à l'orientation préférée des neurones connectés, selon les propriétés du champ récepteur créé. Les propriétés de complexité ou d'inhibition aux zones terminales pourraient être véhiculées respectivement par une connectivité facilitatrice ou inhibitrice colinéaire, et les propriétés d'inhibition aux zones latérales ou d'élongation du champ récepteur par une connectivité orthogonale.

"Our proposal is, then, that the HRP pattern is created by axons joining cells of like orientations in a particular direction on the cortex. The relationship between this direction and the cell's orientation preference will depend upon the type of field being constructed, complex fields¹¹ giving one rule and elongated¹² simple cells another."

Les études réalisées ensuite, utilisant des techniques variées, eurent ainsi pour but de déterminer les lois régissant l'organisation des connexions à longue distance et en particulier :

- (i) la relation entre l'organisation de la connectivité horizontale et les cartes d'orientation et de dominance oculaire (Ts'o et al., 1986; Gilbert and Wiesel, 1989; Malach et al., 1993; Weliky et al., 1995; Kisvárdy et al., 1997; Fitzpatrick, 1996; Schmidt, Goebel, Löwel and Singer, 1997; Bosking et al., 1997).
- (ii) la relation entre l'organisation de la connectivité horizontale et la carte de l'espace visuel (Fitzpatrick, 1996; Bosking et al., 1997; Schmidt, Goebel, Löwel and Singer, 1997) ;
- (iii) les propriétés des connexions horizontales en fonction de la distance corticale parcourue (étendue, efficacité, vitesse de propagation (Grinvald et al., 1994; Bringuier et al., 1999) ;
- (iv) la nature excitatrice ou inhibitrice des interactions véhiculées par les connexions horizontales (Hirsh and Gilbert, 1991; McGuire et al., 1991; Weliky et al., 1995) et les propriétés de leurs synapses (Hirsh and Gilbert, 1991; Yoshimura et al., 2000).

Connectivité horizontale et cartes d'orientation. Ts'o et al. (1986) furent les premiers à explorer la relation entre l'orientation préférée de neurones séparés par une distance corticale comparable à l'étendue des connexions horizontales, et leur interaction fonctionnelle. Leur étude est fondée sur une analyse de corrélation croisée, chez le *chat*. Ils observent une forte corrélation des décharges lorsque les cellules enregistrées sont situées dans des colonnes de même orientation ($\pm 30^\circ$), et de même dominance oculaire. Ils notent qu'une large proportion de ces corrélations est due à des entrées communes, d'origine corticale.

¹¹(cas facilitateur) ou présentant une propriété de "side-inhibition" (cas inhibiteur).

¹²(cas facilitateur) ou présentant une propriété de "end-stopping" (cas inhibiteur).

L'étude anatomique de Gilbert and Wiesel (1989) confirme la relation entre l'organisation des projections horizontales et la périodicité des colonnes corticales suggérée par Ts'o et al. (1986). Leur étude est effectuée dans les couches II/III des aires 17 et 18 du *chat*, et fondée sur une technique de marquage des cellules isolées par transport rétrograde de rhodamine (traceur fluorescent), et visualisation de la carte d'orientation par marquage au 2-déoxyglucose¹³ (2-DG). Ils observent que les cellules marquées par la rhodamine n'apparaissent que dans les zones marquées au 2-DG de même orientation qu'au point d'injection de la rhodamine, indiquant que les projections horizontales relient des régions de même orientation préférée. En revanche, ils notent que toutes les zones marquées au 2-DG ne contiennent pas de cellules marquées à la rhodamine. L'iso-orientation apparaît donc comme un principe nécessaire pour l'organisation de la connectivité à longue-distance mais non suffisant.

Grâce à des techniques d'imagerie optique des signaux intrinsèques *in vivo* pour visualiser les domaines d'orientation et de dominance oculaire, et injection extracellulaire de biocytine comme traceur antérograde, Malach et al. (1993) ont exploré l'organisation de la connectivité horizontale en relation avec les cartes d'orientation et de dominance oculaire chez le *singe* macaque. Ils montrent que les connexions horizontales sont établies entre régions de même orientation préférée : moins de 15% des connexions sont établies entre régions orthogonales. Ils notent cependant que cette sélectivité n'est que partielle : $\simeq 30\% \pm 10\%$ des régions interconnectées contiennent des neurones d'orientations préférées différant d'au moins 45° .

Fitzpatrick (1996) et Bosking et al. (1997) ont étudié la relation entre la connectivité horizontale, la carte d'orientation et la carte de l'espace visuel dans les couches II/III du cortex visuel primaire du tupaia, en utilisant des techniques d'imagerie optique des signaux intrinsèques pour déterminer les cartes d'orientation et de l'espace visuel associées à des injections extracellulaires de biocytine et des enregistrements électrophysiologiques. L'alignement de l'image des boutons marqués avec les cartes optiques des orientations préférées révèle que les boutons marqués situés à plus de $500 \mu\text{m}$ du site d'injection sont toujours regroupés dans des zones où l'orientation préférée est similaire à celle du site d'injection. Quantitativement, leurs résultats indiquent que 57.6% des boutons contactent un site d'orientation préférée comprise dans un intervalle de $\pm 35^\circ$ autour de l'orientation préférée caractérisant le site d'injection.

Utilisant les mêmes techniques, Kisvárdy et al. (1997) ont cherché à quantifier plus précisément cette relation dans les couches superficielles des aires 17 et 18 du chat adulte¹⁴ : ils montrent de même que 53-59% des connexions excitatrices relient des zones iso-orientées ($\pm 30^\circ$) ; 30% relient des zones d'orientations obliques ($\pm [30^\circ - 60^\circ]$) ; et 11-17% des zones cross-orientées. Ainsi, ils remarquent que, bien que les projections excitatrices occupent principalement les zones iso-orientées, elles innervent aussi les régions "inter-patch" représentant la non iso-orientation (surtout pour des distances $< 1\text{mm}$). Ils soulignent finalement que la sélectivité à l'orientation de la connectivité à longue distance est faible¹⁵.

¹³Le 2-déoxyglucose radioactif est capté par les neurones actifs, via les transporteurs du glucose, mais n'est pas métabolisé. Il est visualisé par des techniques d'autoradiographie (détection par émulsion photographique (sur laquelle la tranche est placée) des radiations du traceur radioactif).

¹⁴Voir §3.5.3 pour les résultats de cette étude concernant les connexions inhibitrices.

¹⁵Ils notent : "the results suggest that in general the lateral connectivity system is *not* orientation-specific but shows

Schmidt, Goebel, Löwel and Singer (1997); Schmidt, Kim, Singer, Bonhoeffer and Löwel (1997) ont étudié la topographie des connexions horizontales chez le chat adulte par imagerie optiques des signaux intrinsèques pour visualiser la carte d'orientation, et traçage rétrograde par injection de micro-sphères de latex (traceurs fluorescents) dans des domaines d'orientation préférée et de dominance oculaire définis, et marquage par 2-DG. Ils notent que $58\% \pm 5\%$ des projections horizontales sont dirigées vers des zones de même orientation qu'au point d'injection.

Ainsi, les études mentionnées ci-dessus, réalisées chez différentes espèces animales (chat, singe, tupaia), à l'aide de techniques différentes, montrent de manière convaincante que les connexions horizontales à longue distance présumées excitatrices relient préférentiellement des neurones de même orientation préférée. Cette sélectivité n'apparaît cependant que partielle : environ 50%-60% des connexions à longue-distance sont réalisées entre neurones iso-orientés ($\pm 30^\circ$). Rappelons que cette sélectivité disparaît pour de courtes distances ($< 500-800 \mu\text{m}$, cf. §3.4).

Connectivité horizontale et dominance oculaire. Analysant la distribution des projections horizontales dans les couches II/III du macaque, Malach et al. (1993) ont observé une spécificité à la dominance oculaire, les injections effectuées dans des régions monoculaires conduisant principalement à un marquage d'autres régions monoculaires correspondant au même oeil préféré, et celles réalisées dans des régions binoculaires conduisant à un marquage d'autres régions binoculaires. Les régions des "tâches" révélées par la cytochrome oxydase ("blobs CO"¹⁶) étant principalement monoculaires, et les régions "inter-blobs" binoculaires, cette observation était cohérente avec les observations antérieures suggérant que les blobs sont connectés aux blobs et les interblobs aux interblobs (Livingstone and Hubel, 1984b). Il apparaît finalement que les choses ne sont pas si claires. Yoshioka et al. (1996) ont montré que, comme dans le cas de la spécificité par rapport à l'orientation, il existait de nombreuses exceptions à cette règle.

Différences laminaires. La connectivité horizontale a principalement été décrite dans les couches II/III. Chez le chat, il semble que la connectivité horizontale ait des propriétés très différentes dans la couche IV. Ainsi, Yousef et al. (1999) ont montré que les connexions excitatrices et inhibitrices à longue-distance dans la couche IV de l'aire 18 ne présentaient pas le caractère discontinu ("patchy") observé dans les couches supraliminaires et semblaient connecter de manière équivalente des zones de toutes orientations.

Étendue des connexions. L'étude anatomique de Gilbert and Wiesel (1989) (marquage de cellules par transport rétrograde) révèle que l'aire marquée par la rhodamine couvre une large région, de diamètre environ 6 - 8 mm. Ils en déduisent que :

"Individual cells potentially integrate information over an area of visual field that is an order of magnitude larger than their excitatory receptive field."

a moderate iso-orientation preference for excitation [...] and an even weaker iso-orientation preference for inhibition"

¹⁶Rappelons que les cellules des blobs sont sensibles à la longueur d'onde du stimulus, elles sont monoculaires, et peu sensibles à l'orientation. Elles répondent aux stimuli visuels comme les neurones de la couche IVC β et les couches coniocellulaires du LGN qui sont leurs sources majeures d'activation. Elles servent probablement à l'analyse de la couleur (Livingstone and Hubel, 1984a).

D'autres études effectuées chez le chat indiquent aussi une étendue de l'ordre de plusieurs millimètres (Gilbert and Wiesel, 1979; Martin and Whitteridge, 1984, Kisvárdy et al., 1997 : 3-4 mm, Gilbert and Wiesel, 1983 (injection intracellulaire de HRP) : 4 mm). Chez le tupaia, l'étendue de la connectivité horizontale selon l'axe de l'orientation préférée a pour médiane 1.7 mm (Bosking et al., 1997) mais peut atteindre 4 mm (de rayon), ce qui correspond à deux à trois fois la taille d'un CR de chaque côté¹⁷. Sincish and Blasdel (2001) observent chez le singe du nouveau monde une étendue de l'ordre de 1-2 mm, correspondant à la taille d'un champ récepteur de chaque côté. Chez le singe macaque, Angelucci, Levitt and Lund (2002), qui observent une étendue moyenne des connexions de 6 ± 0.7 mm (jusqu'à 9 mm), ont estimé que cette portée correspondait à environ 3 fois la taille du champ minimum de décharge, soit encore environ 2 fois la taille de l'aire de sommation spatiale à fort contraste (de leurs cellules d'origine), soit enfin une taille similaire à la celle du champ de sommation spatiale à faible contraste.

Connectivité horizontale et position dans la carte d'orientation. Il semble que l'étendue et l'organisation de la connectivité horizontale dépendent de la position des cellules par rapport à la carte d'orientation (cf. aussi §6). Yousef et al. (2001) ont utilisé des techniques d'imagerie optique des signaux intrinsèques pour cartographier la sélectivité à l'orientation, et traçage anatomique des connexions afférentes et efférentes aux "pinwheels" dans l'aire 17. Leurs résultats suggèrent que les cellules situées aux "pinwheels" sont connectées de manière réciproque à des cellules d'orientations préférées très diverses dans un rayon de l'ordre de 300-400 μm mais ne sont pas inscrites dans un réseau de connexions horizontales à longue-distance. Ils notent que l'étendue des connexions observées aux "pinwheels" est en effet de 1.6 mm en moyenne, alors que l'étendue des connexions observées dans les domaines d'orientation est de l'ordre de 3.5 mm (Gilbert and Wiesel, 1989; Kisvárdy et al., 1997).

Connectivité horizontale et carte de l'espace visuel : anisotropie et colinéarité. Dès les études pionnières, il était apparu que les arborisations axoniques des neurones individuels sont souvent allongées le long de la surface corticale, s'étendant sur de plus longues distances et donnant naissance à davantage de terminaisons le long d'un axe particulier de la carte corticale (Gilbert and Wiesel, 1983, 1989; McGuire et al., 1991; Malach et al., 1993; Grinvald et al., 1994). L'existence d'une relation entre cet axe préférentiel et l'organisation rétinotopique de la carte corticale avait été proposée sans pouvoir être vérifiée (eg. Mitchison and Crick, 1982; Gilbert and Wiesel, 1983, 1989). En outre, parce que l'anisotropie de la connectivité avait souvent été observée le long de l'axe vertical de la carte de l'espace visuel (McGuire et al., 1991; Malach et al., 1993; Grinvald et al., 1994), il était difficile de déterminer dans quelle mesure l'anisotropie observée n'était pas seulement liée au facteur de magnification corticale, plus important selon cet axe. Les premières études concernant l'anisotropie de la connectivité horizontale ont été réalisées par l'équipe de Fitzpatrick (Fitzpatrick, 1996; Bosking et al., 1997) dans les couches II/III du *tupaia*. Les auteurs décrivent une relation systématique entre l'orientation préférée des neurones et la dis-

¹⁷Ils notent : "these connections extend for up to 4 mm from the injection site - a distance that corresponds to $\sim 20^\circ$ of visual space - whereas the classically defined receptive field at this eccentricity extends for less than 5° ."

tribution de leurs terminaisons axoniques dans la carte corticale de l'espace visuel. Ils notent que les connexions horizontales dans les couches II/III s'étendent systématiquement sur des distances plus grandes (médiane 1.77 mm) et donnent naissance à un plus grand nombre de terminaisons (en moyenne 4 fois) le long d'un axe qui correspond à l'orientation préférée du neurone ($\pm 35^\circ$), que le long de l'axe orthogonal (médiane 1.16 mm). Il apparaît clairement que la relation systématique entre l'axe d'élongation et la préférence orientationnelle ne peut être expliquée par une propriété globale comme le facteur de magnification. Les résultats de Schmidt, Goebel, Löwel and Singer (1997); Schmidt, Kim, Singer, Bonhoeffer and Löwel (1997) confirment ce résultat chez le *chat*, en indiquant eux-aussi que les neurones possédant des CR iso-orientés et iso-alignés sont interconnectés plus fréquemment et sur de plus longues distances que les neurones iso-orientés mais de CR non alignés, bien que ceux-ci soient plus fréquemment connectés que les cellules d'orientations préférées différentes. Enfin, une telle anisotropie de la connectivité a récemment été révélée chez le *singe du nouveau monde* (owl monkey, squirrel monkey) : Sincich and Blasdel (2001) ont montré par imagerie optique des signaux intrinsèques, injection extracellulaire de biocytine et enregistrements électrophysiologiques, que les projections à longue distance dans la couche III étaient rétinotopiquement alignées avec l'orientation préférée. La différence moyenne observée entre l'orientation du champ récepteur et l'orientation des projections latérales est de 12° sur les 11 sites d'injection étudiés (mais elle est inférieure à 10° pour 7 sites sur 11). Notons cependant que cette anisotropie pourrait ne pas exister chez le *singe macaque* (Angelucci et al, 2002).

3.6.2 Synapses des connexions horizontales excitatrices

Propriétés anatomiques. McGuire et al. (1991) ont cherché à déterminer la nature excitatrice ou inhibitrice des connexions horizontales par examen de leurs contacts synaptiques. Leur étude est fondée sur la reconstruction 3D des terminaisons axoniques et dendritiques de deux cellules pyramidales de la couche III de V1 du singe macaque, étudiées par enregistrement électrophysiologique puis marquées par injection intracellulaire de HRP. Cette étude montre que les cibles les plus fréquentes ($\simeq 80\%$) des projections à courte et longue distance des cellules pyramidales des couches II/III sont des épines dendritiques d'autres cellules pyramidales. Les autres projections ($\simeq 20\%$) sont effectuées sur l'arbre dendritique de cellules identifiées comme étant des cellules étoilées lisses, supposées inhibitrices, et probablement du type cellule en panier de petite ou moyenne taille. Les interneurons inhibiteurs représentant environ 20% des neurones corticaux, cette étude suggère une absence de spécificité des connexions horizontales par rapport au neurone cible. Si les interneurons inhibiteurs forment des cibles moins fréquentes, de nombreux indices suggèrent que l'inhibition bi-synaptique ainsi véhiculée pourrait jouer un rôle essentiel (voir plus loin).

Propriétés physiologiques. Hirsh and Gilbert (1991) ont exploré les propriétés physiologiques des réponses post-synaptiques résultant de l'activation de la connectivité horizontale. Leur étude est effectuée chez le chat adulte, sur tranches *in vitro*, par enregistrements électrophysiologiques intracellulaires des réponses post-synaptiques des couches II/III à des chocs électriques (durant

50-150 μ sec, 1-100 V). Leurs résultats montrent que des stimulations intracolumnaires provoquent des composés de potentiels post-synaptiques excitateurs (PPSE) monosynaptiques parfois greffés de potentiels d'action, suivis par des PPSI GABA_A-ergiques rapides et des PPSI GABA_B-ergiques plus lents. En revanche, les stimulations intercolumnaires (distance latérale de 0.9 à 3 mm, soit 1-3 hypercolonne(s)) ne provoquent que des réponses sous-liminaire excitatrices à faible amplitude, ou accompagnés de PPSI GABA_A-ergiques rapides, et vraisemblablement d'origine locale, venant tronquer ou même dominer la réponse excitatrice à plus forte amplitude. La latence moyenne des PPSE évoqués à longue-distance est 3.5 ± 1.2 ms/mm, ce qui correspond à une vitesse de propagation de 0.28 m/s. Le délai temporel entre l'arrivée des PPSE et celle des PPSI est estimé à 2.6 ± 0.9 ms, ce qui suggère que l'inhibition est au moins bisynaptique. Ainsi, ces résultats confirment que les projections horizontales sont capables d'évoquer *à la fois des réponses excitatrices et des réponses inhibitrices* à longue-distance, et indiquent que la variation de l'amplitude de la stimulation peut modifier le signe des réponses évoquées.

L'étude de Hirsh and Gilbert (1991) révèle en outre que la dépendance des PPSE par rapport au potentiel de membrane est très forte : une dépolarisation de 15 mV du potentiel de membrane (technique de voltage imposé) peut provoquer des augmentations très importantes de la taille (de 2 mV au repos à 5 mV) et de l'aire (multipliée par 100) des PPSE évoqués. Notons que cette dépendance est opposée à la dépendance traditionnellement observée, qui correspond à une diminution de la taille des PPSE lorsque le potentiel de membrane devient de plus en plus proche du potentiel d'inversion. Les résultats de Hirsh and Gilbert (1991) suggèrent que ces phénomènes sont dus à la participation de canaux sodium persistants, et non à la contribution de récepteurs NMDA.

L'étude électrophysiologique *in vitro* de Yoshimura et al. (2000), chez le chaton, s'est intéressée plus précisément aux propriétés d'intégration des cellules pyramidales qui reçoivent à la fois des entrées horizontales et des entrées verticales. Leurs résultats sont fondés sur l'enregistrement en patch "cellule-entière" de cellules pyramidales des couches II/III après (i) l'activation focale d'une cellule pyramidale connectée de manière monosynaptique via des projections horizontales ("long-range horizontal", LH) à longue-distance (350-1200 μ m); ou (ii) l'activation de fibres situées dans la couche IV (entrée verticale); et/ou (iii) l'activation de cellules situées dans le voisinage de la cellule enregistrée ("short-range horizontal", SH). Leur étude révèle 3 résultats importants. Ils montrent tout d'abord que les PPSE unitaires évoqués par l'activation des connexions SH et LH ont une amplitude plus faible et un coefficient de variation (d'essai en essai) plus grand que ceux évoqués par la stimulation des entrées verticales¹⁸. Ils montrent ensuite que la stimulation successive des entrées SH ou LH ("paired-pulse") induit une *dépression du deuxième PPSE*, alors que l'activation des entrées verticales induit indifféremment une facilitation ou une dépression du deuxième PPSE. Ces phénomènes sont observés lorsque l'intervalle temporel entre deux stimulations successives du neurone présynaptique est inférieur à environ 150 msec. Dans le cas

¹⁸L'amplitude du pic des PPSE unitaires observée dans cette étude est de 3.6 ± 2.2 mV pour LH, 3.9 ± 2.2 pour SH, et 6.0 ± 2.8 pour V. Notons que ces valeurs sont supérieures aux valeurs publiées antérieurement (0.5 ± 0.5 mV pour des cellules des couches II/III selon Reyes et Sakmann (1999); 1.17 ± 0.23 mV pour des cellules de la couche V selon Markam and Tsodyks (1996)). Le temps de montée observé est de 3.9 ± 2.5 ms pour LH, 3.8 ± 2.3 pour SH, 5 ± 2.5 pour V. Le temps de descente à mi-hauteur observé est de 34.5 ± 19.9 ms pour LH, 43.6 ± 21.7 ms pour SH, et 50.0 ± 28.1 ms pour V.

des entrées SH et LH, le rapport entre l'amplitude maximale du second PPSE et celle du premier est alors de l'ordre de 0.7. Enfin, ils montrent que si les PPSE évoqués par l'activation simultanée des entrées LH et verticales se somment linéairement au potentiel de repos, leur sommation est non-linéaire (supralinéaire) lorsque la membrane est dépolarisée. Le même type d'interaction est observé en réponse à l'activation simultanée des entrées LH et SH¹⁹.

Cette *supralinéarité* de la sommation des réponses, qui rappelle la dépendance au voltage mise en évidence par Hirsh and Gilbert (1991), semble activée lorsque le potentiel de membrane dépasse une valeur seuil, au delà de laquelle elle est d'autant plus importante que la membrane est dépolarisée. Les résultats de Yoshimura et al. (2000) ne permettent pas d'identifier le mécanisme responsable de ce phénomène. Ils proposent qu'il soit lié à la participation de canaux Na^+ -persistant, comme le suggèrent Hirsh and Gilbert (1991), et/ou de récepteurs NMDA (Thomson and Deuchars, 1997).

3.6.3 Les connexions latérales inhibitrices

Les connexions latérales inhibitrices sont uniquement issues des grandes cellules en panier, dont les propriétés anatomiques (morphologie, relation entrée-sortie, etc..) sont les mieux connues des cellules GABAergiques (Kisvárdy and Eysel, 1993). La distribution des collatérales des interneurons inhibiteurs semble être organisée, non pas en motifs morcelés et répétés comme c'est le cas pour les connexions excitatrices à longue-distance, mais de manière plus uniforme dans un rayon qui peut atteindre 2.5 mm chez le chat (Albus et al., 1991; Kisvárdy and Eysel, 1993; Kisvárdy et al., 1993, 1994). Dans cette région, les cellules contactent à la fois des cellules pyramidales et d'autres interneurons, créant ainsi non seulement un champ d'inhibition relativement étendu, mais aussi un champ de désinhibition pouvant atteindre un diamètre de 4-5 mm (Kisvárdy et al., 1993). Il a été estimé qu'environ 30% des cellules inhibitrices forment des projections distales (1mm-2.5mm, dans les couches supragranulaires, Albus et al., 1991).

Relation avec la carte d'orientation. Contrairement aux projections excitatrices, les connexions inhibitrices semblent avoir pour cibles des cellules d'orientations variées. Ainsi par exemple, utilisant enregistrements électrophysiologiques dans l'aire 17 et traçage anatomique par injection de biocytine, Kisvárdy and Eysel (1993) ont étudié 5 cellules en panier de la couche III. Ils notent que le champ dendritique de ces cellules peut atteindre 800 μm de diamètre. Les projections axoniques sont fortement myélinisées, leur étendue varie selon les cellules considérées mais peut atteindre 2 mm. Par superposition des terminaisons axoniques des cellules marquées sur la carte d'orientation estimée électrophysiologiquement, ils n'observent pas de différence significative dans la densité des boutons sur les zones iso-orientées, cross-orientées ou obliques. Dans l'aire 18, Kisvárdy et al. (1994), utilisant des techniques supplémentaires d'imagerie des signaux

¹⁹Cette non linéarité est quantifiée par l'utilisation d'un index *SI* (amplitude maximale du PPSE évoqué par la stimulation combinée divisé par l'amplitude maximale de la somme arithmétique des 2 PPSE évoqués par l'activation isolée des deux voies d'entrée). Ils n'observent pas de différence dans l'amplitude de la supralinéarité (SI) de l'interaction LH+V par rapport à l'interaction LH+SH. L'indice SI est de l'ordre de 1.45 dans les deux cas, pour des potentiels de membrane de -62.5 mV en moyenne, alors qu'il est de l'ordre de 0.93 pour des potentiels de membrane de -73.7 mV en moyenne.

intrinsèques, montrent qu'en moyenne 43% des terminaisons sont effectuées sur des sites d'orientations similaires ($\pm 30^\circ$), 35% sur des sites d'orientations obliques ($\pm(30^\circ-60^\circ)$) et 22% sur des sites d'orientations cross-orientées. Ces auteurs ont cherché à comparer cette distribution avec la distance entre les cellules pré- et post- synaptiques. Ils observent qu'une cellule en panier peut potentiellement évoquer une inhibition iso-orientée si la séparation considérée est de 100-400 μm ou 800-120 μm , une forte inhibition cross-orientée entre 400-800 μm , et une forte inhibition oblique entre 300-500 μm et 700-900 μm . Le rôle fonctionnel des connexions inhibitrices pourrait ainsi dépendre de la séparation des cellules étudiées, et de leur position dans la carte d'orientation²⁰. Enfin, l'étude de Kisvárdy et al. (1997), effectuée dans les couches superficielles des aires 17 et 18 du chat adulte par enregistrements électrophysiologiques, indique que les connexions excitatrices et inhibitrices à longue-distance ont une relation significativement différente avec la carte d'orientation. Ces auteurs observent que 46-48% des connexions inhibitrices relient des neurones d'orientations préférées similaires ($\pm 30^\circ$); 28-39% des connexions inhibitrices relient des neurones d'orientations obliques ($\pm 30 - 60^\circ$) et 15-24% des neurones d'orientations perpendiculaires. Ils notent qu'il y a un recouvrement fort entre les réseaux de projections excitatrices et inhibitrices, mais que la sélectivité à l'orientation du réseau inhibiteur est plus faible que celle du réseau excitateur.

Mentionnons que les projections d'une cellule inhibitrice, bien que vraisemblablement peu biaisées en orientation, ne sont pas organisées de manière circulaire, mais présentent de l'ordre de 4 à 5 branches, dirigées dans certaines directions corticales.

Relation avec la carte rétinotopique. Kisvárdy et coll. considèrent que l'étendue des connexions inhibitrices horizontales correspond à une "unité spatiale" au sens de Albus (1975)²¹, et qu'elles sont susceptibles d'influencer des neurones d'orientations préférées variées mais de CR situés à la même position rétinotopique. Il est généralement considéré que seules les connexions horizontales excitatrices, plus étendues, plus nombreuses et mieux documentées, sont impliquées dans les phénomènes de modulations centre/ pourtour. Il faut cependant noter que le fait que des connexions GABA-ergiques participent à ces phénomènes n'est pas exclus. En effet, leur portée (quelquefois >2 mm chez le chat) pourrait suffire pour relier des CR voisins ou en léger recouvrement.

Rôle fonctionnel. Le rôle fonctionnel de ces connexions n'est pas clair. Cependant, au vu des résultats anatomiques établis, Kisvárdy, Crook, Eysel et collaborateurs (par ex. Kisvárdy et al., 1994) ont proposé que ces connexions participent à la *sélectivité à l'orientation* (principalement dans le cas où elles sont cross-orientées). Cette hypothèse est confortée par le fait qu'une application (iontophorétique) locale de GABA augmente la largeur de la courbe d'accord à l'orientation des cellules d'orientations différentes de celle du site d'injection (Crook et al., 1997)²². Ils ont

²⁰Ils notent : "The functional topography of large basket cell axons indicate that the same basket cell can mediate iso-, oblique- and cross-orientation inhibition at different sites. Hence, we assume that large basket cells serve a complex physiological role depending on the location of target cells in the orientation map" .

²¹Une unité spatiale au sens de Albus correspond au cylindre cortical représentant une sous-unité fonctionnelle de la projection rétinocorticale, définie par $M \cdot [(total\ radial\ scatter)^2 + (average\ RF\ diameter)^2]^{-1/2}$ où M est le facteur de magnification cortical.

²²mais elle est controversée par ailleurs, cf. Ferster and Miller (2000).

également suggéré qu'elles jouent un rôle dans *la sélectivité à la direction* (principalement dans le cas où elles sont iso-orientées). On observe en effet qu'une application locale de GABA réduit ou même abolit la sélectivité à la direction de neurones enregistrés à un site distant, situé à une distance de l'ordre de 0.7-1 mm du site d'inactivation, et d'orientation similaire à celui-ci (Eysel et al., 1988). Enfin, il a été proposé que ces connexions participent à l'établissement d'une *inhibition "non sélective"*, qui serait responsable de processus de *normalisation* des réponses (Heeger, 1992a, cf. §4.1).

Plus généralement, Kisvárdy et al. (1994) soulignent que l'efficacité fonctionnelle des projections horizontales issues des cellules en panier est probablement plus importante qu'on ne le considère généralement, leur nombre, qui n'est pas négligeable mais largement inférieur à celui des connexions excitatrices à longue-distance²³, devant être pondéré par le nombre de boutons qu'elles sont susceptibles de fournir et par la position de ceux-ci. Ils notent ainsi :

“ It is, however, the fine anatomy of basket cells that indicates a much stronger significance of basket cells than can be anticipated from the [relative number of inhibitory connexions]. We calculated that each basket cell and each pyramidal cell with patchy axon contacts about equal numbers of other neurons. Importantly, however, a basket cell provides 2-3 times more contacts onto the same target cell than a pyramidal cell. Hence, considering the difference in the number of contacts per cell, together with the notion that boutons of basket cells contact the perisomatic region of the target cells, a very influential location from a functional point of view, the two long-range systems might be much more competitive than previously thought.”

3.7 Conclusion

Parmi les réseaux de connexions que nous avons décrits, et en raison de leur portée et de leurs spécificités, les projections horizontales intrinsèques à V1 et les projections en retour semblent les plus aptes à véhiculer les informations concernant le pourtour du champ récepteur des cellules de V1. On peut penser que les connexions horizontales et les connexions en retour participent toutes deux, en interaction avec la connectivité locale, aux phénomènes de modulations centre/pourtour et il est à l'heure actuelle difficile de définir précisément leurs rôles respectifs. Dans l'attente de futures données expérimentales (d'inactivation, par exemple, à la manière de Hupé et al. (1998)) qui permettront de trancher de manière concluante, il faut mentionner que ces deux types de réseaux de connectivité semblent différer sur plusieurs points, qui peuvent d'ores et déjà aider à identifier leur contribution, ce sont leur sélectivité, leur portée, et leurs dynamiques :

- [i] *La sélectivité* de la connectivité horizontale est beaucoup mieux connue que celle des connexions “feedback”, surtout chez le chat. Elle semble particulièrement adap-

²³Ils notent : “Although pyramidal cells have been generally thought to be the chief source of long-range lateral connexions, recent anatomical studies using a combination of retrograde labelling and immunocytochemistry for GABA showed that ~15% of labelled somata found in remote patches were double-labelled (Albus et al. 1991). In another study, the soma and dendritic morphology of laterally projecting cells was revealed by intracellular labelling (Thejomayen and Matsubara, 1993). Of 109 cells, 15 were non-pyramidal cells whose morphology resembled identified basket cells.”

tée pour expliquer la préférence à l'iso-orientation et l'alignement observée dans les données physiologiques concernant les modulations centre/ pourtour facilitatrices ou suppressives (cf §2). Les données publiées ne permettent pas de déterminer si la préférence pour l'iso-orientation et l'iso-alignement caractéristique de la connectivité horizontale est partagée par la connectivité en retour ;

- [ii] Le fait que la *portée* des connexions horizontales (2-8 mm) soit suffisante pour expliquer la taille des zones périphériques modulatrices est controversé, en particulier pour ce qui est du cortex visuel primaire du singe, où le facteur de magnification cortical est élevé. Il a ainsi été proposé que les connexions horizontales forment le substrat des modulations par le pourtour proche, ainsi que des propriétés de sommation spatiale des CR (et leur dépendance par rapport au contraste du stimulus) ; la connectivité en retour serait en revanche responsable des modulations par le pourtour plus éloigné (Bullier, 2001; Angelucci, Levitt and Lund, 2002).
- [iii] Les connexions horizontales, étant faiblement myélinisées et de faible diamètre, sont caractérisées par de faibles *vitesses de conduction* (0.05-0.5 m/s), contrairement aux connexions en retour (autour de 3.5 m/s) qui semblent induire des modulations très précoces des réponses de V1 (Hupé, James, Girard, Lomber, Payne and Bullier, 2001). Dans ce contexte, il apparaît que les dynamiques des interactions centre/ pourtour observées en imagerie optique chez le singe (Grinvald et al., 1994) sont compatibles avec une propagation lente d'influences véhiculées par la connectivité horizontale. De même, les résultats de Bringuier et al. (1999), obtenus par enregistrements intracellulaires dans l'aire 17 du chat anesthésié, indiquent que la vitesse apparente de propagation de l'activité sous-liminaire évoquée par la stimulation du pourtour et parvenant au neurone cible est lente (~ 0.1 m/s), et du même ordre de grandeur que les vitesses de conduction des axones horizontaux non myélinisés mesurées *in vitro* et *in vivo* (cf. aussi partie III de cette thèse).

Dans cette thèse, nous nous intéressons particulièrement au rôle potentiel des connexions horizontales excitatrices dans les effets de modulations centre/ pourtour. A partir de leurs propriétés anatomiques connues et des dynamiques qui les caractérisent, nous cherchons à définir de manière théorique leur influence possible sur l'activité des réponses de V1 (Partie II, III) et sur la perception (§5, Partie III). Nous proposons en outre que la connectivité horizontale inhibitrice, qui a souvent été négligée dans les modèles récents, puisse jouer un rôle important pour certains phénomènes impliquant des mécanismes de désinhibition (Partie II).

Etudes théoriques des modulations centre/ pourtour

4

4.1 Introduction

Les mécanismes de modulations contextuelles sont vraisemblablement liés aux dynamiques de réseaux étendus et aux équilibres excitation/inhibition qui les caractérisent. Malgré les développements récents des techniques d'enregistrements intracellulaires d'une part (Bringuier et al., 1999; Anderson et al., 2001), et des techniques d'enregistrements multi-électrodes et d'imagerie optique d'autre part (par ex. Grinvald et al., 1994), ces dynamiques restent peu accessibles à l'expérimentation. Les phénomènes de modulation contextuelle apparaissent ainsi comme un domaine où l'étude théorique et la modélisation peuvent contribuer à l'avancée des connaissances.

De nombreux modèles concernant les modulations centre / pourtour ont vu le jour ces dernières années. Certains (Sceniak et al., 1999; Chen et al., 2001) cherchent principalement à fournir une description mathématique simplifiée des phénomènes observés expérimentalement¹ (modèles "phénoménologiques", §4.1). D'autres (par ex. Stemmler et al., 1995; Somers et al., 1998; Dragoi and Sur, 2000) cherchent à expliquer quels circuits et quels mécanismes pourraient rendre compte des résultats obtenus en électrophysiologie (modèles "anatomo-fonctionnels", §4.2). Ils sont alors souvent conçus comme des adaptations ou des extensions de modèles proposés pour les propriétés des CR de la rétine (le modèle DOG), ou de V1 (modèle de normalisation, extensions de modèles d'orientation). Enfin, un petit groupe de modèles (par ex. Rao and Ballard, 1999; Schwartz and Simoncelli, 2001) cherche à comprendre en quoi les modulations centre/ pourtour pourraient participer à la réalisation d'une représentation optimale des informations visuelles (modèles inspirés de la théorie de l'information, § 4.3).

Ces modèles forment ainsi une famille hétérogène, que ce soit dans les questions qu'ils posent, les données expérimentales qu'ils cherchent à expliquer, leur formalisme ou leur niveau de description, ce qui rend difficile leur comparaison. Nous essayons ici de décrire leurs principes fondateurs, en fonction des résultats physiologiques qu'ils cherchent à expliquer, ainsi que leurs limites, leurs incohérences et leurs apports.

¹"They are presented as mathematical abstractions, whose goal is to describe informational transformations rather than the details of the neuronal mechanisms that perform those transformations". Heeger et al. (1996).

4.2 Modèles phénoménologiques

Un modèle DOG cortical ? Pour rendre compte de leurs données concernant les mécanismes de sommation spatiale des CR de V1, Sceniak et al. (1999) proposent un modèle phénoménologique de champ récepteur “étendu”. Ce modèle, inspiré de la physiologie rétinienne, est formé d’une différence de deux gaussiennes (DOG, Figure 4.1), dont la première décrit la composante excitatrice du centre et peut être considérée comme l’enveloppe d’une fonction de Gabor qui représenterait la structure spatiale du CR classique (Jones and Palmer, 1987), et la deuxième la composante inhibitrice du pourtour. Alors qu’il est classiquement considéré que le champ récepteur excitateur classique et le pourtour sont des régions séparées dans l’espace visuel, l’originalité de ce modèle est de traiter les deux régions comme une seule entité, composée de deux mécanismes antagonistes en recouvrement². Sceniak et coll. utilisent ce modèle pour étudier les mécanismes de sommation spatiale. Que les régions excitatrices et inhibitrices interagissent de manière additive (Sceniak et al., 1999), ou multiplicative (Sceniak et al., 2001), ce modèle permet de fournir une description compacte et précise des courbes de sommation spatiale obtenues par enregistrement extracellulaire de neurones de V1 du singe. Les résultats expérimentaux de Sceniak et collaborateurs, comme ceux de Kapadia et al. (1999), indiquent que lorsque le contraste du stimulus augmente, l’aire de sommation spatiale se contracte d’un facteur 2 à 3 fois. Ils argumentent à partir de leur modèle théorique que cette contraction est due principalement à une diminution de la sensibilité du mécanisme excitateur central, qu’ils modélisent par une réduction de la constante d’espace de la gaussienne excitatrice, et non à une augmentation de la sensibilité du mécanisme supprimeur (voir plus bas pour une critique de ce modèle).

Sur le plan physiologique, Sceniak et coll. supposent ainsi qu’à faible contraste, les connexions horizontales entre neurones de CR voisins présentent une efficacité fonctionnelle forte, et soutiennent l’expansion des CR. Ils suggèrent une diminution de l’efficacité fonctionnelle de ces connexions à mesure que le contraste augmente, qui pourrait être due à des phénomènes de dépression synaptique (Thomson and Deuchars, 1997), ou au “shunt” des PPSE latéraux en présence d’une inhibition locale croissante (Borg-Graham et al., 1998; Hirsh et al., 1998). Ils remarquent que cette propriété dynamique des CR invite à étendre l’étude des mécanismes de contrôle de gain (Ohzawa et al., 1985) et d’adaptation corticale au pourtour du CR classique, et qu’elle pourrait, sur le plan fonctionnel, permettre au système visuel de réaliser un compromis entre des performances de localisation et de détection (“mieux vaut voir flou que pas du tout”) :

“Reduction of spatial integration at high contrast makes functional sense. A strong signal created by a high-contrast stimulus gives the cortex the ability to spatially localize image features. At low contrast, localization is sacrificed to achieve the high sensitivity and better detection capabilities provided by greater spatial summation”.

²Dans cette formulation, une influence contextuelle facilitatrice reflète les entrées en provenance de la “queue” de la gaussienne excitatrice centrale. De même, les influences contextuelles suppressives sont ici représentées par un mécanisme qui n’est pas restreint au pourtour mais peut être maximal au centre, comme le mécanisme excitateur.

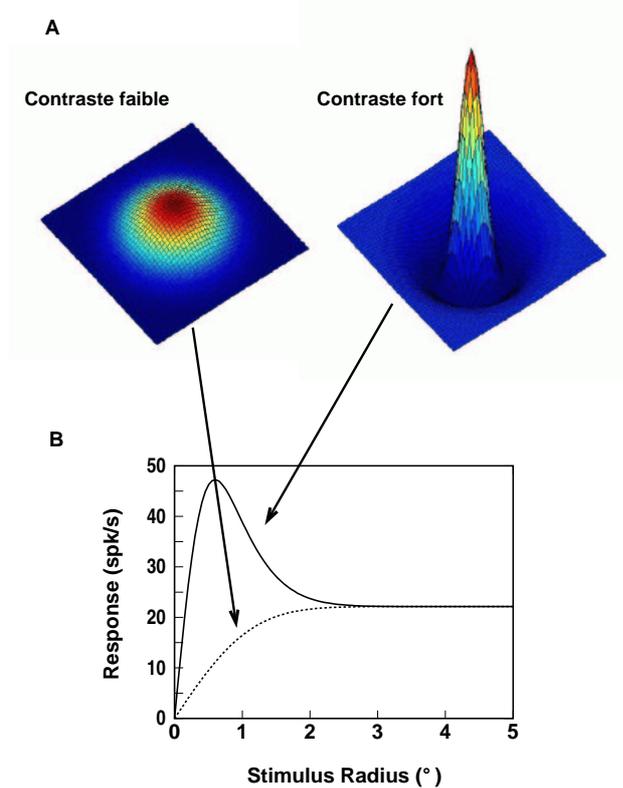


FIG. 4.1: **A.** Le modèle de champ récepteur étendu de Sceniak et al. (1999) est décrit par une différence de gaussiennes (DOG) dont la première décrit la composante excitatrice du centre, et la deuxième la composante inhibitrice du pourtour : $R = K_e \cdot e^{-(\frac{x}{a})^2} - K_i \cdot e^{-(\frac{x}{b})^2}$ où les paramètres a et b décrivent la constance d'espace de l'excitation et de l'inhibition et K_e et K_i les gains correspondants. **B.** Ce modèle ($R(s) = R_0 + \int_{-\frac{s}{2}}^{\frac{s}{2}} K_e \cdot e^{-(\frac{x}{a})^2} - \int_{-\frac{s}{2}}^{\frac{s}{2}} K_i \cdot e^{-(\frac{x}{b})^2}$) est utilisé pour ajuster les courbes expérimentales de sommation en fonction de la longueur du stimulus. Sceniak et al. (1999) montrent que la variation des courbes de sommation en fonction du contraste ne peut être décrite que par une variation du paramètre a , qui augmente de l'ordre de 2.5 fois lorsque le contraste diminue. Ils argumentent ainsi que la variation de la sommation spatiale en fonction du contraste est liée à la sensibilité du mécanisme excitateur, et non à celle du mécanisme supprimeur (qui resterait invariant). Paramètres utilisés pour réaliser cette illustration : $K_{e_{high}} = 50$; $K_{e_{low}} = 20$; $K_i = 15$; $a_{high} = 1$; $a_{low} = 2.5$; $b = 5$.

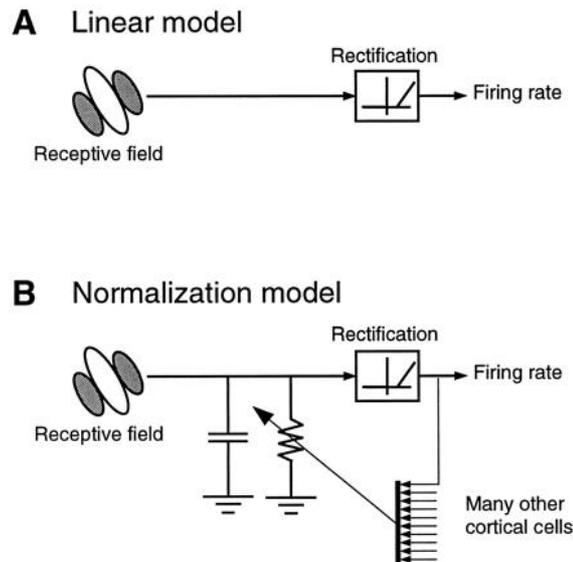


FIG. 4.2: *Modèle linéaire (A) et modèle dit “de normalisation” (B). Dans le modèle de normalisation, la réponse linéaire de chaque neurone est divisée par une quantité proportionnelle à l’activité combinée d’une population de neurones voisins (“pool de normalisation”). Ceci a pour effet de normaliser la réponse de chaque neurone en fonction du contraste du stimulus, de manière non-sélective (si l’on considère que les neurones ont des sélectivités (à l’orientation, à la fréquence spatiale etc...) variées). Ce modèle peut être adapté pour rendre compte des modulations centre/pourtour suppressives si l’on considère que des neurones sensibles à l’activation du pourtour participent au “pool de normalisation”.*

Adaptation du modèle de normalisation. Rappelons que le modèle linéaire classique suppose que les réponses de V1 (en particulier les cellules simples) peuvent être décrites comme des filtres spatio-temporels linéaires de l’intensité lumineuse. Les modèles de normalisation (Albrecht and Geisler, 1991; Heeger, 1992a) ont acquis une notoriété certaine, en fournissant, à l’aide d’une description très simple, une explication à la plupart des non-linéarités connues des propriétés des champs récepteurs de V1 (cf. Annexe B), dont le modèle linéaire ne pouvait rendre compte. Comme l’illustre la Figure 4.2, le modèle de normalisation suppose l’existence d’un étage supplémentaire au modèle linéaire, correspondant à une inhibition divisive. Plus précisément, on considère que la réponse linéaire est décrite par un filtrage linéaire des signaux afférents a_j qui est responsable de la sélectivité de la cellule :

$$L_i(t) = \sum_j w_{ij} a_j(t) \quad (4.1)$$

On considère ensuite une version rectifiée de cette réponse linéaire, l’énergie :

$$E_i(t) = [L_j(t)]^p \quad (4.2)$$

La réponse $R_i(t)$ du modèle correspond finalement à la normalisation de cette énergie par la somme des énergies locales ($\sum_j [L_j(t)]_+^2$, signal de normalisation).

$$R_i(t) = \frac{[L_j(t)]_+^p}{\sigma + \sum_j [L_j(t)]_+^p} \quad (4.3)$$

où σ est une constante, et p est souvent pris égal à 2. Notons que lorsqu'on ne s'intéresse qu'à la description de la réponse en fonction du contraste, on peut écrire l'équation 4.3 sous la forme (Xing and Heeger, 2001) :

$$R(C) = \frac{kC^p}{1 + aC^q} \quad (4.4)$$

Sur le plan physiologique, Carandini and Heeger (1994) ont proposé que le signal de normalisation soit fourni par une inhibition "shuntante" évoquée par les réponses des populations voisines formées de cellules d'orientations préférées et de fréquences spatiales préférées diverses. Cette inhibition serait indépendante de l'orientation mais augmenterait avec le contraste, provoquant l'augmentation de la conductance de la membrane à mesure que le contraste augmente. Ce mécanisme d'inhibition ayant pour effet d'abaisser la constante de temps de la membrane, et donc le temps d'intégration, ce modèle explique les effets d'avance de phase observés lorsque le contraste augmente (Carandini and Heeger, 1994; Carandini et al., 1997). Ce modèle permet aussi de rendre compte des suppressions observées lorsque deux stimuli cross-orientés sont présentés dans le CR (Bonds, 1989).

Certains auteurs ont récemment tenté d'adapter le modèle de normalisation pour rendre compte des effets de modulation centre/ pourtour (en physiologie: Chen et al., 2001; Simoncelli and Olshausen, 2001, mais de manière plus récurrente encore en psychophysique: Snowden and Hammett, 1998; Olzak and Laurinen, 1999; Xing and Heeger, 2001, cf. §5.2). Ces modèles supposent que l'on peut rendre compte des phénomènes de modulation suppressive en considérant que les cellules sensibles au pourtour participent au signal de normalisation³, et éventuellement des phénomènes de facilitation en considérant que l'activation du pourtour fournit un signal exciteur participant à l'expression du numérateur de l'équation 4.4. Les questions qui se posent sont alors de deux ordres: (i) quelle est la sélectivité de ces contributions ? Pour rendre compte des données expérimentales, il faut considérer que les cellules activées par le stimulus de pourtour et participant au "pool de normalisation" ont des orientations plus proches de celle de la cellule modélisée que les cellules locales participant au "pool de normalisation" (Heeger, 1992b; Xing and Heeger, 2001; Schwartz and Simoncelli, 2001); (ii) Ces contributions sont-elles *additives* ?, de la forme:

$$R(C) = \frac{kC_c^p + \beta C_s^p}{1 + aC_c^q + \gamma C_s^q} \quad (4.5)$$

où C_s et C_p représentent le contraste du stimulus central et du stimulus périphérique, et k, a, β, γ

³En réalité, cette hypothèse est déjà présente dans Heeger (1992b): "surround suppression could be explained by a center-surround" spatial organization, in which the normalization signal is averaged over a large spatial area (large compared to the size of the underlying linear operators)"

sont des constantes ; ou *multiplicatives* ?, de la forme:

$$R(C) = \frac{k(1 + \beta C_s^{p'}) C_c^p}{1 + a(1 + \gamma C_s^{q'}) C_c^q} \quad (4.6)$$

ou une combinaison des deux ? Le choix d'un de ces modèles est déterminé par la qualité de l'ajustement aux données. Chen et al. (2001) montrent qu'un modèle de normalisation où l'activation du pourtour a une influence multiplicative sur le numérateur et sur le dénominateur permet de rendre compte de leurs données électrophysiologiques (mais ces auteurs ne cherchent pas à évaluer de modèle alternatif). Ils utilisent un contraste de pourtour fixe. Dans ce cas, les réponses peuvent être écrites sous la forme :

$$R(C) = \frac{k(K_e C_c)^p}{1 + a(K_i C_c)^q} \quad (4.7)$$

où K_e et K_i sont égaux à 1 en l'absence de stimulus de pourtour. Les effets de facilitation (resp. suppression) observés expérimentalement peuvent alors être décrits par une augmentation de K_e (resp. K_i). Les effets de “cross-over” (resp. “reverse cross-over”) sont décrits par une augmentation (resp. diminution) des deux paramètres. L'influence du pourtour est donc dans ce cas analogue à une modulation de la sensibilité des opérateurs *linéaires*, c'est à dire, selon eux, qu'elle précède la normalisation⁴. Ils nomment ce modèle “modulation de la sensibilité”.

Notons que, malgré ces tentatives, on ne dispose pas encore d'un modèle de normalisation “étendu”, susceptible de rendre compte des données électrophysiologiques, tout en proposant un substrat anatomique et physiologique plausible.

4.3 Modèles “anatomo-fonctionnels”

Les modèles que nous baptisons ici “anatomo-fonctionnels” cherchent à déterminer les circuits anatomiques et les interactions neuronales pouvant être à l'origine des modulations centre/ pourtour. En règle générale, ils décrivent d'abord, de façon sommaire ou détaillée, les circuits impliqués dans les propriétés du CR classique, et l'équilibre excitation/ inhibition auquel ils conduisent, lorsque seul le stimulus central est présenté. Ils utilisent ainsi généralement les outils ou résultats fournis par les modèles de sélectivité à l'orientation (cf. Annexe A). Les modulations contextuelles peuvent alors être exprimées comme des modulations de cet équilibre, induites par des entrées subliminaires liées à l'activation de neurones présynaptiques sensibles au pourtour (Figure 4.3). La plupart des modèles existants (Stemmler et al., 1995; Somers et al., 1998; Stetter et al., 2000; Dragoi and Sur, 2000), ainsi que les modèles proposés dans cette thèse, considèrent que ces entrées sont sous-tendues par la connectivité horizontale à longue-distance. Un petit groupe de modèles supposent cependant que les modulations centre/ pourtour sont essentiellement véhiculées par la connectivité en retour (Neumann and Sepp, 1999; Kirkland and Gerstein, 1999).

⁴“It is suggested that the multiplicative effect (global context) provided by the flanking stimuli modulates the additive effect (local context) related to contrast normalization before it is subjected to non-linearities”.

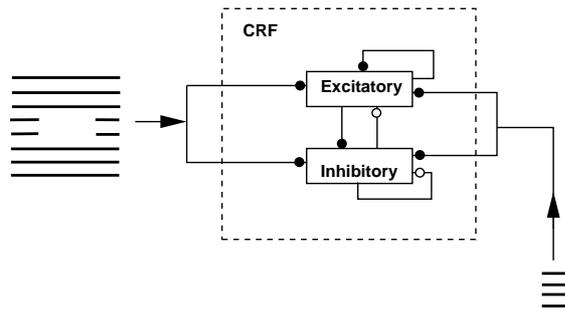


FIG. 4.3: Modélisation des phénomènes de modulation centre/pourtour. Les propriétés du CR classique peuvent être décrites comme le résultat de l'établissement d'un équilibre entre l'excitation et l'inhibition locales, évoqué par l'activation de la voie ascendante. Les stimuli présents dans le pourtour induisent alors une modulation de cet équilibre, par activation sous-liminaire des neurones excitateurs et inhibiteurs locaux. Schéma tiré de Dragoi and Sur (2000).

4.3.1 Modélisation des phénomènes d' "inversion" en fonction du contraste.

Les modèles détaillés de Stemmler et al. (1995) et de Somers et al. (1998) se sont intéressés au substrat anatomique potentiel des phénomènes d'inversion du signe des modulations contextuelles aux "end-zones" en fonction du contraste du stimulus central (§2.2.2). Pour expliquer ce phénomène, ils montrent qu'en raison des non-linéarités existantes au niveau du réseau local, l'influence d'entrées horizontales excitatrices évoquées par un stimulus de pourtour peut dépendre du niveau de contraste.

Plus précisément, ces modèles sont fondés sur l'hypothèse critique selon laquelle l'influence des circuits inhibiteurs locaux augmente plus rapidement que l'influence des circuits excitateurs locaux à mesure que l'intensité du stimulus augmente. Cette asymétrie peut être implémentée de différentes manières. Somers et al. (1998) proposent qu'il existe, entre neurones excitateurs et neurones inhibiteurs, une *asymétrie du gain et du seuil fonctionnel de décharge* : les neurones excitateurs auraient un seuil d'activation et un gain plus faible que les neurones inhibiteurs. L'asymétrie des gains pourrait être simplement due aux différentes caractéristiques de décharges de ces deux types de population ("regular spiking" vs "fast spiking", McCormick et al., 1985). L'asymétrie des seuils d'activation pourrait être liée à une différence entre l'efficacité de leurs afférents thalamiques respectifs (Somers et al., 1998), ou à une différence entre leurs activités spontanées (Stemmler et al., 1995). L'asymétrie des gains pourrait aussi être liée à des mécanismes de dépression des synapses $E \rightarrow E$, et de facilitation des synapses $E \rightarrow I$ locales (Thomson and Deuchars, 1997; Somers et al., 1998). Notons que ces asymétries fournissent une explication plausible au mécanisme de contrôle de gain⁵, responsable de la saturation (ou même supersaturation) des réponses excitatrices à un niveau très inférieur à celui imposé par leurs limites physiologiques. Ce modèle suppose ainsi que le contrôle de gain est lié aux propriétés dynamiques du réseau (et non à des propriétés cellulaires, ou une saturation des entrées) et que le cortex fonctionne en amplificateur pour de faibles intensités du stimulus, et en atténuateur pour de fortes intensités. Ces modèles utilisent ensuite le fait, démontré expérimentalement, que les connexions à longue distance ont

⁵dont des explications alternatives figurent en Annexe B.

pour cibles à la fois des neurones excitateurs et des neurones inhibiteurs (McGuire et al., 1991) et sont ainsi susceptibles de moduler l'équilibre excitation/inhibition local.

Ainsi, de manière schématique, le fonctionnement du modèle de Somers et al (1998) peut être décrit comme suit : (i) à faible contraste du stimulus central, seuls les neurones excitateurs du réseau sont activés et jouent un rôle d'amplification des signaux afférents ; le stimulus de pourtour, lorsqu'il est présent, facilite la réponse des excitateurs et participe à l'amplification locale, mais est insuffisant pour provoquer la réponse de neurones inhibiteurs ; (ii) à fort contraste du stimulus central, au contraire, la réponse des neurones excitateurs locaux sature, sous l'effet de la forte activation des neurones inhibiteurs ; les entrées excitatrices évoquées par l'activation du pourtour ne peuvent alors induire une forte facilitation des réponses excitatrices ; elles ont en revanche une forte influence sur la réponse des neurones inhibiteurs locaux, ce qui provoque, en retour, une suppression des réponses excitatrices.

Si le mécanisme proposé est simple, le modèle construit a le mérite de chercher à rendre compte au sein d'un même réseau des propriétés des champs récepteurs (sélectivité à l'orientation (reproduisant probablement seulement de manière partielle les résultats de Somers et al., 1995, cf. Stetter et al., 2000), saturation en fonction du contraste, propriétés de sommation) et des phénomènes de modulation centre/ pourtour suppresseurs et facilitateurs. La connectivité utilisée est en outre déployée dans un espace cortical (représentant une surface corticale de 3.5 mm sur 7 mm, $\simeq 20000$ neurones, et plus d'un million de synapses), structuré à partir d'une carte d'orientation mesurée expérimentalement, et non dans un espace orientationnel comme la totalité des modèles de sélectivité à l'orientation le supposaient. Comme le notent Somers et al., dans un tel circuit, "continûment connecté", l'identification de "modules fonctionnels" locaux, que l'on puisse isoler pour en définir précisément la relation entrée/sortie, analyser les dynamiques neuronales (supposées homogènes) et éventuellement en construire un modèle simplifié, pose problème. En effet, idéalement, un tel module doit être caractérisé par une homogénéité des activités des neurones qu'il contient (mais celles-ci dépendent de l'orientation préférée des neurones concernés) et inclure la source de l'inhibition locale reçue par ces neurones (mais le rayon supposé de celle-ci est de l'ordre de 500 μm). Les auteurs montrent que, dans leur modèle, si l'on cherche à réaliser un compromis entre ces deux contraintes, un tel module correspondrait à une région de $\sim 350 \mu\text{m}$ de rayon.

Le modèle proposé par Stemmler et al. (1995) est très similaire à celui de Somers et al, bien que moins détaillé. On y trouve une idée supplémentaire : Stemmler et al. (1995) proposent que des phénomènes de *résonance stochastique*⁶ participent aussi aux effets observés à faibles contrastes du stimulus central. En effet, lorsque les conditions nécessaires à la résonance stochastique sont réalisées, l'addition de signaux horizontaux de faible moyenne (même négative) mais de forte variance a pour résultat de linéariser la courbe de réponse, et de permettre au neurone cible de

⁶La résonance stochastique est un phénomène non-linéaire par lequel l'addition de bruit, sous certaines conditions, peut permettre la détection de faibles signaux (pour une revue voir par ex. Wiesenfeld and Moss, 1995. Cette théorie fut d'abord appliquée aux systèmes bistables : si un signal est trop faible pour permettre la transition d'un minimum à un autre, l'addition de bruit peut permettre de franchir cette barrière. Elle fut ensuite adaptée à l'étude théorique et à l'analyse de nombreux systèmes neuronaux (cf. par ex. Bulsara et al., 1991 ; Collins et al., 1995 ; Rudolph and Destexhe, 2001) .

décharger en réponse à un stimulus sous-liminaire.

Sommation spatiale et “end-stopping”. En supposant implicitement que les modulations contextuelles et les propriétés de sommation spatiale et de “length tuning” dépendent du même mécanisme, le modèle de Somers et al. (1998) permet de rendre compte des expansions/ contractions de l’aire de sommation spatiale en fonction du contraste (Kapadia et al., 1999; Sceniak et al., 1999, cf §2.2.2 et Fig. 2.6) et du phénomène de sélectivité à la taille (“length-tuning”, § 2.2.1). A faible contraste, l’extension spatiale du stimulus central provoque d’abord le recrutement de la connectivité excitatrice locale, ce qui induit une forte facilitation, puis de la connectivité excitatrice horizontale, ce qui induit une facilitation plus progressive. A fort contraste, l’extension spatiale du stimulus central entraîne d’abord le recrutement de la connectivité excitatrice locale, qui induit une facilitation des réponses, puis le recrutement de la connectivité horizontale qui provoque une suppression.

Limites et critiques. La première critique de ce type de modèle provient de l’étude électrophysiologique des mécanismes de sommation spatiale de Sceniak et al. (1999, 2001), chez le singe, qui montre que, contrairement aux prédictions du modèle de Somers, la contraction de l’aire de sommation spatiale semble indépendante des mécanismes de suppression présents à l’extérieur du CR, mais serait principalement liée à une modification des propriétés excitatrices du centre.

Cette critique doit cependant être nuancée par les résultats de Anderson et al. (2001), qui ont effectué, chez le chat, des enregistrements intracellulaires combinés avec des injections de courant pour mesurer l’influence de la taille du stimulus (réseaux rectangulaires défilants) sur le potentiel de membrane. Leurs résultats indiquent que la réponse du potentiel de membrane est sélective à la longueur, bien que de manière moins prononcée que la réponse supraliminaire (ce qui s’explique par un effet de seuil, l’effet “d’iceberg”). Ils montrent qu’un stimulus plus long que le stimulus optimal évoque à la fois une augmentation de la conductance inhibitrice, liée vraisemblablement à l’activation des zones suppressives extérieures au CR, et une diminution de la conductance excitatrice, probablement parce que les cellules qui fournissent cette excitation sont elles-mêmes “end-inhibées”. Ce dernier résultat est en accord avec les propositions de Somers et al. (1998), mais non avec le modèle DOG, qui prédit une augmentation puis une saturation de la conductance excitatrice, lorsque la longueur du stimulus augmente. Ils observent, comme Sceniak et al. (1999), un plus fort degré de “end-stopping” et une taille optimale plus faible à fort contraste, mais leurs résultats suggèrent que cette dépendance est liée à la fois à une sensibilité du mécanisme exciteur et à celle du mécanisme inhibiteur.

Une deuxième critique provient de l’étude expérimentale de Chen et al. (2001). Ces auteurs argumentent que le modèle de Somers ne peut expliquer les effets de la classe II (“expansive facilitation”, voir §2.2.2 et Fig. 2.5), pourtant largement représentés dans leur échantillon. En effet ce modèle, et en particulier le mécanisme choisi pour rendre compte du contrôle du gain, suppose que l’inhibition domine l’excitation à fort contraste. Pour rendre compte de la classe II, il faut cependant supposer que l’excitation domine l’inhibition à fort contraste. Les auteurs proposent que les effets “multiplicatifs” observés sont liés à des mécanismes de sommation non-linéaire des

signaux directs et horizontaux (Yoshimura et al., 2000). Notons que ces effets pourraient aussi être liés à des mécanismes de désinhibition (cf §7).

Une troisième critique, plus intéressante, provient de l'étude théorique de Stetter et al. (2000) qui montre que le mécanisme de contrôle de gain utilisé dans le modèle de Somers ne peut être concilié avec un mécanisme d'émergence de la *sélectivité à l'orientation invariante en fonction du contraste* (Sclar and Freeman, 1982; Skottun et al., 1987)⁷ sous l'hypothèse d'un modèle de type "feedback" (Ben-Yishai et al., 1995; Somers et al., 1995), cf Annexe A). En effet, à faible contraste, lorsque seuls les neurones excitateurs sont actifs, ce modèle prédit une augmentation de la largeur de la courbe d'accord lorsque le contraste augmente. Une sélectivité à l'orientation indépendante du contraste ne peut être obtenue qu'à partir du contraste seuil où les neurones inhibiteurs deviennent actifs. Pour permettre la coexistence des mécanismes de saturation au contraste et de l'invariance de la sélectivité à l'orientation, ils suggèrent qu'il existe une deuxième classe de neurones inhibiteurs à bas seuil (Bartsch et al., 2000).

Stetter et al. (2000) montrent aussi qu'un tel modèle fondé sur une connectivité à longue-distance strictement iso-orientée (et sur une connectivité locale principalement iso-orientée) prédit qu'à contraste fixe du stimulus central, quelle que soit leur orientation, des stimuli périphériques auront une influence de même signe (facilitateur ou supprimeur) sur les réponses au stimulus central (voir aussi Seriès et al., 2001). Ce modèle est donc inapte à rendre compte des phénomènes de facilitation sélective à la cross-orientation (Sillito et al., 1995; Levitt and Lund, 1997), qui ont été observés chez le chat et le singe (cf. section suivante).

4.3.2 Modèles de facilitation en cross-orientation (détection de "T")

Comme mentionné dans le chapitre 2 (§2.2.3), certaines études (Sillito et al., 1995; Levitt and Lund, 1997) ont révélé des modulations facilitatrices lorsque le stimulus central et le stimulus périphérique sont présentés avec des orientations orthogonales. En théorie, les phénomènes de facilitation en cross-orientation observés lorsque le stimulus central est présenté à l'orientation préférée pourraient être dus à un mécanisme facilitateur (excitation des excitateurs locaux) ou un mécanisme désinhibiteur (inhibition des inhibiteurs locaux).

Limites du modèle exciteur. Comme le notent Stetter et al. (2000), si le mécanisme responsable de ces effets est *facilitateur* (Figure 4.4), il doit être véhiculé : (i) soit par des connexions horizontales à longue-distance cross-orientées, ce qui ne semble pas en accord avec les données expérimentales (cf §3), (ii) soit, si la connectivité horizontale à longue-distance est iso-orientée, par des connexions $E \rightarrow E$ locales cross-orientées. Cette dernière hypothèse est cependant problématique : elle suppose en effet que les connexions à longue distance entre neurones distants d'orientation préférée $\theta + \frac{\pi}{2}$ et des neurones locaux d'orientation préférée $\theta + \frac{\pi}{2}$ provoquent une facilitation supraliminaire de ces derniers. Ceci signifie soit que ces neurones sont déjà activés par

⁷Sclar and Freeman (1982) n'explorent que quelques valeurs de contraste (10%, 20%, 40% et 80%). En revanche, les données de Skottun et al. (1987) indiquent une très forte stabilité de la largeur de la courbe d'accord sur un ensemble de 44 cellules, pour des niveaux de contraste compris entre 1% et 100%. Ces deux études ont été réalisées chez le chat anesthésié, et utilisent comme stimuli des réseaux sinusoïdaux défilants.

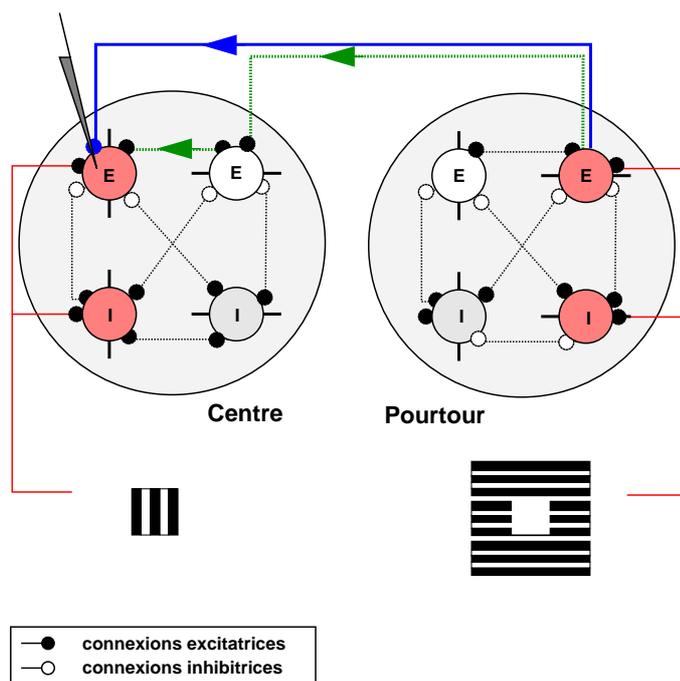


FIG. 4.4: Les populations neuronales excitatrices et inhibitrices maximales activées (en rouge, à gauche) par le stimulus central ont une orientation préférée égale à 90° . Les populations neuronales excitatrices et inhibitrices maximales activées (en rouge, à droite) par le stimulus périphérique ont une orientation préférée égale à 0° . Si le mécanisme responsable des effets de facilitation en cross-orientation est excitateur, il doit être véhiculé soit par des connexions horizontales à longue-distance cross-orientées ($-$), soit, si la connectivité horizontale à longue-distance est iso-orientée, par des connexions $E \rightarrow E$ locales cross-orientées ($-$).

le stimulus central (d'orientation θ), c'est à dire qu'ils sont très faiblement sélectifs à l'orientation, soit que la connectivité horizontale suffit à les activer de manière supraliminaire (et ne joue plus seulement un rôle modulateur). Leur activation provoquerait en retour, via des connexions locales cross-orientées (dont l'existence est controversée), une modulation des neurones excitateurs d'orientation préférée θ . Une dernière difficulté doit alors être mentionnée : le contraste du stimulus central étant fort, les réponses des neurones excitateurs d'orientation préférée θ sont vraisemblablement dans la zone de saturation de leur fonction de transfert. Dans ce cas, il est peu vraisemblable qu'une petite variation des entrées excitatrices produise une grande variation de l'amplitude de leur réponse.

Désinhibition et modèle de Dragoi and Sur (2000). Il semble donc plus plausible que ces phénomènes soient liés à un mécanisme de *désinhibition*. Dans ce cas, les inhibiteurs locaux les plus actifs (vraisemblablement d'orientation préférée θ) seraient inhibés par d'autres neurones inhibiteurs sensibles (directement ou indirectement) au stimulus de pourtour (d'orientation $\theta + \frac{\pi}{2}$). Où pourraient se situer ces neurones inhibiteurs présynaptiques ?

L'hypothèse la plus simple serait qu'ils soient localisés en périphérie et soient directement activés par le stimulus de pourtour. Ceci suppose cependant l'existence de connexions $I \rightarrow I$ à

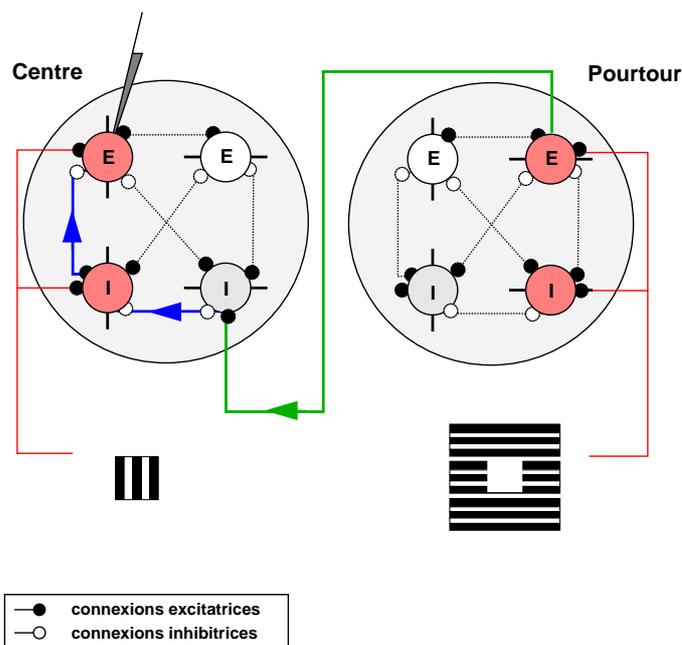


FIG. 4.5: Si le mécanisme responsable des effets de facilitation en cross-orientation est désinhibiteur, il peut être véhiculé par une excitation à longue-distance (—) des interneurons inhibiteurs cross-orientés locaux, lesquels inhiberaient les interneurons iso-orientés locaux, provoquant ainsi une désinhibition des excitateurs locaux (—).

longue distance cross-orientées ou iso-orientées mais moins sélectives que l'excitation à longue-distance (cf §7).

Une hypothèse alternative est que ces neurones inhibiteurs soient situés dans le voisinage de la cellule enregistrée et soient activés par des entrées excitatrices horizontales véhiculées par la connectivité horizontale (Figure 4.5). Il faut dans ce dernier scénario que la connectivité locale entre neurones inhibiteurs soit très peu sélective et qu'ils soient eux-mêmes très peu sélectifs à l'orientation. Ainsi les connexions $E \rightarrow I$ à longue distance activeraient les neurones inhibiteurs locaux d'orientation préférée $\theta + \frac{\pi}{2}$ et ceux-ci inhiberaient les neurones inhibiteurs locaux d'orientation préférée θ . Une telle hypothèse d'inhibition réciproque des neurones inhibiteurs cross-orientés peut être relâchée en considérant que (i) la connectivité horizontale $E \rightarrow I$ à longue-distance est faiblement sélective ; (ii) les connexions locales, en particulier $I \rightarrow I$ sont faiblement sélectives. Dans ce cas, on peut imaginer que les neurones excitateurs présynaptiques d'orientation préférée θ produisent par exemple une facilitation des neurones inhibiteurs locaux d'orientation préférée $\theta + \frac{\pi}{4}$ qui inhibent les neurones inhibiteurs locaux d'orientation préférée θ . Ce dernier schéma est grossièrement le mécanisme utilisé par Dragoi and Sur (2000).

Le modèle proposé par Dragoi and Sur (2000) est en effet fondé sur un mécanisme de *désinhibition* de la périphérie sur le centre lorsque la périphérie est cross-orientée. Il simule le comportement d'une hypercolonne (modèle de neurones à taux de décharge, "mean-rate model") recevant des entrées thalamocorticales et des entrées modulatrices horizontales. Il suppose que les neurones inhibiteurs présynaptiques fournissant la désinhibition des neurones inhibiteurs iso-orientés

(par rapport au stimulus central) se trouvent dans le voisinage de la cellule enregistrée, et sont activés par des entrées excitatrices horizontales véhiculées par la connectivité horizontale. Leur modèle est ainsi fondé sur les hypothèses suivantes : (i) les cellules excitatrices et inhibitrices reçoivent des entrées inhibitrices (provenant de neurones inhibiteurs situés dans la même hyper-colonne) assez faiblement sélectives en orientation : d'orientation $\pm 60^\circ$ (maximum à 0° , 10% à 60°); (ii) les connexions horizontales sont uniquement excitatrices et relativement peu sélectives en orientation : elles relient des neurones dont les orientations préférées peuvent différer de $\pm 60^\circ$ (maximum à 0° , 25% à 60°); (iii) les neurones inhibiteurs sont fortement interconnectés ; (iv) le gain des cellules inhibitrices est supérieur au gain des cellules excitatrices.

A fort contraste, lorsque la périphérie est iso-orientée (θ), les entrées excitatrices à longue distance provoquent une forte activation des neurones inhibiteurs (d'orientation préférée θ), induisant ainsi une suppression des réponses excitatrices. Lorsque la périphérie est cross-orientée ($\theta+60^\circ$), les entrées excitatrices induisent une forte activation des neurones inhibiteurs cross-orientés (d'orientation préférée $\theta+60^\circ$) locaux (qui doivent être actifs en réponse au stimulus central orienté à 0°). Ces neurones inhibent les neurones inhibiteurs iso-orientés (θ) locaux, induisant ainsi une facilitation des réponses excitatrices. A faible contraste, le recrutement des neurones inhibiteurs est plus faible. Ainsi, si une périphérie iso-orientée peut toujours induire une suppression des réponses, puisque les neurones inhibiteurs iso-orientés locaux sont actifs, une périphérie cross-orientée n'induit plus une forte activation des neurones inhibiteurs cross-orientés locaux, car ceux-ci ne sont pas ou peu actifs.

Ils proposent ainsi que les mécanismes qui sous-tendent l'émergence des réponses supra- et sub- optimales soient fondés sur une modulation contextuelle de l'*inhibition récurrente*. Le modèle rend compte des mécanismes de facilitation en cross-orientation⁸ et suppression en iso-orientation, et de l'affaiblissement de ces effets (vers des effets uniquement supprimeurs) lorsque le contraste diminue.

Limites. Ce modèle rencontre plusieurs types de critiques. Tout d'abord, il ne rend pas compte de mécanisme de facilitation en iso-orientation à faible contraste (Polat et al., 1998), des phénomènes d'inversion en fonction du contraste, et des phénomènes d'expansion/contraction de la taille des CR avec le contraste, pour lesquels les modèles précédents (Stemmler et al., 1995; Somers et al., 1998) avaient été proposés. Cette limitation s'explique probablement par le fait qu'ici les neurones inhibiteurs n'ont pas un seuil plus élevé que les neurones excitateurs et il n'existe pas de domaine où l'excitation locale domine (régime d'amplification). Les auteurs ne cherchant pas à confronter leur modèle aux précédents, il est ainsi difficile de comprendre, à partir de cette étude, si ces différents mécanismes sont compatibles au sein d'un même circuit, où s'ils supposent la cohabitation de différents circuits fondés, les uns principalement sur une excitation récurrente, et les autres, sur une inhibition récurrente. Les auteurs ne discutent pas non plus l'unicité de la solution qu'ils proposent pour rendre compte des phénomènes de facilitation en cross-orientation (cf §7). Notons enfin que contrairement au modèle de Somers et al. (1998), la connectivité est ici

⁸Notons cependant que lorsque le stimulus central est d'orientation optimale, l'orientation périphérique provoquant la plus grande facilitation est toujours de l'ordre de $\pm 60^\circ$ et non pas $\pm 90^\circ$ avec les paramètres choisis.

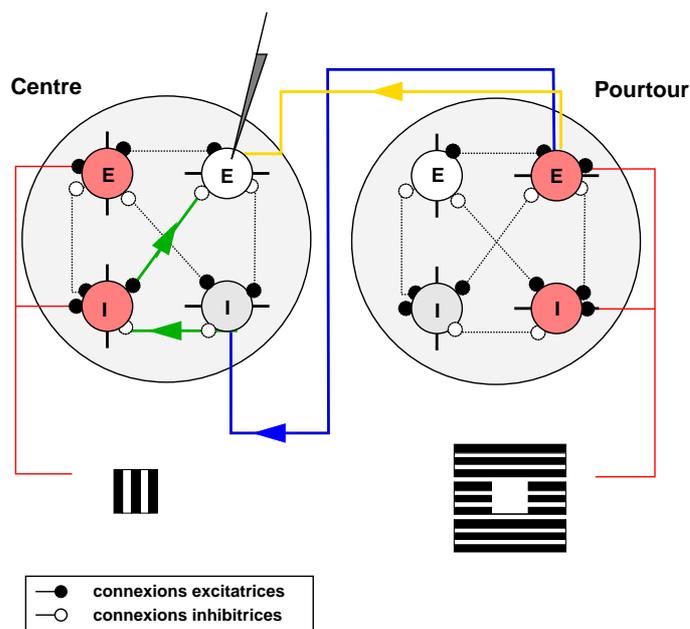


FIG. 4.6: Le stimulus central est non-optimal pour la cellule enregistrée. Le stimulus périphérique a une orientation perpendiculaire à celle du stimulus central. Des effets de facilitation dans cette situation peuvent être expliqués par des circuits facilitateurs (facilitation en iso-orientation (—)) ou désinhibiteurs (facilitation iso-orientées des interneurons locaux (—)).

distribuée dans un espace orientationnel et non cortical.

Ce modèle ne rend pas non plus compte de mécanismes de *facilitation en cross-orientation* lorsque le stimulus central est non-optimal (Sillito et al., 1995). Il faut néanmoins noter que ce phénomène est probablement lié à un mécanisme différent du précédent, puisque les entrées fournies par l'activation du pourtour sont ici iso-orientées par rapport à l'orientation préférée de la cellule enregistrée. Comme précédemment, on peut considérer que cet effet est dû soit à un mécanisme de facilitation, soit à un mécanisme de désinhibition (voir Figure 4.6). Notons qu'un effet de facilitation impliquerait l'existence d'entrées synaptiques iso-orientées (par rapport au champ récepteur) de forte amplitude (i.e. supraliminaire), qui pourraient être véhiculées par une connectivité à longue distance iso-orientée. Dans ce cas, il faudrait considérer que la connectivité à longue-distance joue un rôle d'activation plus qu'un rôle modulateur.

Enfin, le modèle de Dragoi and Sur (2000) suppose que les neurones inhibiteurs présentent une sélectivité à l'orientation relativement faible (un stimulus d'orientation 0° active de manière supraliminaire des neurones inhibiteurs d'orientation préférée 60°), ce qui reste à démontrer expérimentalement.

Modèle de Ernst et coll. Un modèle intéressant bien que non publié a été proposé par Ernst et al. (1997)⁹. Ces auteurs proposent que, sur un plan fonctionnel, le signe des synapses horizontales

⁹Ce modèle contient une couche bidimensionnelle de neurones (du type "mean rate") organisés selon une carte d'orientation réaliste, et trois types de connectivité : des projections afférentes faiblement sélectives (les neurones reçoivent de faibles entrées cross-orientées), des projections locales selon une structure en chapeau mexicain, et des

est dépendant de l'amplitude I du stimulus sur les neurones considérés, et de l'amplitude L de l'activité pré-synaptique évoquée en réponse au stimulus de pourtour. Si (I et L) sont faibles (ce qui dans leur étude correspond aux situation où le contraste du stimulus central est faible, ou bien où le stimulus central est cross-orienté, et le stimulus périphérique est cross-orienté ou iso-orienté mais faiblement contrasté), le signe des synapses horizontales w_l est positif. Dans le cas contraire, w_l est négatif (L est iso-orienté, par exemple). Ce modèle permet de rendre compte des phénomènes de facilitation en cross-orientation et des phénomènes de suppression en iso-orientation (et probablement des phénomènes de facilitation en iso-orientation à contraste seuil). De plus, ces auteurs montrent par simulation qu'en raison de la structure de la connectivité locale, des blobs d'activité se forment dans le réseau, dont la localisation est contrainte par la carte d'orientation. Ce modèle permet de rendre compte d'une certaine diversité intercellulaire des effets modulateurs, qui dépend de la position de la cellule considérée dans la carte d'orientation. Ils proposent que les phénomènes de facilitation en cross-orientation apparaissent préférentiellement dans des zones homogènes en orientation (cf. §7).

4.4 Modèles inspirés de la théorie de l'information

Une approche théorique de la vision, fondée sur la théorie de l'information¹⁰, consiste à supposer que *la représentation neuronale des images naturelles est optimale*, étant donné les contraintes dictées par l'anatomie et la physiologie des structures considérées. Le critère d'optimalité implique en général l'élimination des redondances statistiques entre les réponses neuronales, et l'augmentation de leur indépendance. Dans ce contexte, certains travaux cherchent à comprendre *pourquoi* les phénomènes de modulation centre/ pourtour existent, c'est à dire en quoi ils peuvent permettre une optimisation du codage des informations visuelles.

Modulations suppressives et indépendance statistique. Simoncelli and Schwartz (1999) et Schwartz and Simoncelli (2001) ont montré que si l'on cherche à décrire le traitement effectué par les aires visuelles les plus précoces par un ensemble de filtres linéaires, on ne peut parvenir à *une indépendance statistique* complète des réponses neuronales en réponse à des scènes naturelles (bien que les signaux soient décorrélés). L'indépendance statistique nécessite des traitements par des filtres non-linéaires, dont une solution simple correspond à un modèle de normalisation. Ils montrent qu'un modèle de normalisation dont les paramètres sont optimisés pour éliminer les dépendances résiduelles (après filtrage linéaire) des réponses à des scènes naturelles rend naturellement compte (entre autres) de phénomènes de modulations centre/ pourtour suppressives. Notons que dans ce modèle de normalisation, les signaux correspondants au "pourtour" participent au signal de normalisation (cf § 4.1), mais, contrairement au modèle standard, et du fait des statistiques des scènes présentées, cette participation dépend de leurs orientations relatives et est maximale en iso-orientation.

projections horizontales à longue-distance, iso-orientées d'efficacité w_l .

¹⁰pour une revue voir Simoncelli and Olshausen (2001).

Codage prédictif. Enfin, il a été proposé que l'existence des phénomènes de modulation centre/ pourtour reflètent une stratégie particulière de codage des informations visuelles : *le codage prédictif*.

Le codage prédictif est une proposition inspirée de l'application de la théorie de l'information au traitement sensoriel, qui suppose que les réseaux corticaux apprennent les régularités statistiques des scènes naturelles, et ne signalent que les déviations de ces régularités (l'inattendu) aux étapes supérieures du traitement. Tout ce qui est prédictible, donc redondant, n'est pas transmis.

Rao and Ballard (1999) suggèrent qu'une telle stratégie de codage pourrait expliquer l'émergence des phénomènes de modulation centre/pourtour. Pour explorer cette hypothèse, ils proposent un modèle formé d'une hiérarchie de niveaux de traitement, qui peuvent par exemple être assimilés aux différentes aires de la voie ventrale (V1, V2, V4 etc...). Le fonctionnement du modèle est le suivant : chaque niveau de la hiérarchie (ex. V2) essaie de prédire les réponses au niveau inférieur (V1), via les connexions en retour. *L'erreur entre cette prédiction et la réponse* est alors transmise en retour au niveau supérieur (V2), via les connexions ascendantes. Les niveaux les plus bas de la hiérarchie opèrent à une échelle spatiale faible, alors que les niveaux supérieurs opèrent à une échelle spatiale plus grande, en combinant les réponses de plusieurs modules du niveau inférieur.

Sur ce principe, ils effectuent un apprentissage du réseau conduisant à un modèle interne hiérarchique et optimal pour le codage des scènes naturelles (i.e. qui maximise la probabilité à posteriori de générer les données observées). Rao et Ballard montrent que les cellules du niveau inférieur (V1) acquièrent après apprentissage une structure de CR similaire à des fonctions de Gabor, mais aussi des propriétés d'"end-stopping" et autres phénomènes de modulation centre/pourtour. Ces propriétés dérivent des caractéristiques des images naturelles utilisées pendant la construction du modèle interne (pendant l'apprentissage), dans lesquelles les courts segments de lignes sont peu fréquents. Ainsi, après apprentissage, les cellules "s'attendent" à des segments de lignes allongés et le signalent au niveau inférieur de la hiérarchie. Lorsque le stimulus présenté est en accord avec cette prédiction (la ligne est plus longue que la longueur du CR), la cellule signale une erreur faible, c'est à dire une réponse faible ("end-stopping"). Si, au contraire, le segment de ligne est inférieur à la longueur du CR, l'erreur et la réponse sont importantes. Un tel modèle prédit aussi les phénomènes de sensibilité au contraste d'orientation. Les auteurs proposent enfin que les modulations centre/pourtour facilitatrices reflètent une stratégie bipolaire de l'encodage des signaux prédictifs : le cortex pourrait utiliser deux types de populations pour signaler les erreurs positives d'une part, et les erreurs négatives d'autre part.

Il faut noter qu'ici la vision classique selon laquelle les neurones jouent un rôle de détection de leur stimulus préféré est inversée en faveur d'une *représentation par l'absence de décharge*. Cette stratégie de codage paraît donc particulièrement économe pour le cerveau. Néanmoins, sa généralisation à l'ensemble des traitements n'est pas claire. Outre son caractère contre-intuitif, elle explique difficilement l'ensemble des données recueillies en imagerie fonctionnelle, ainsi que certaines études électrophysiologiques montrant que l'apprentissage favorise l'apparition de CR sélectifs aux objets appris (par ex. Kobatake et al, 1998).

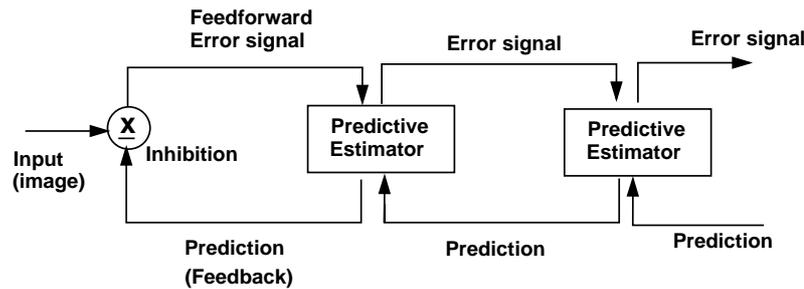


FIG. 4.7: Réseau hiérarchique implémentant un codage prédictif tel que proposé par Rao and Ballard (1999). A chaque niveau de la hiérarchie, les connexions en retour transmettent une prédiction de l'activité au niveau inférieur, alors que les connexions ascendantes transmettent les erreurs résiduelles entre les prédictions et l'activité neuronale évoquée. Ces erreurs sont utilisées par l'estimateur prédictif à chaque niveau pour corriger l'estimation courante des signaux d'entrées et générer une nouvelle prédiction.

4.5 Discussion et conclusion

La modélisation des phénomènes de modulation centre/ pourtour connaît à l'heure actuelle ses premiers développements. Les modèles existants sont ainsi probablement très simplistes au vue de la complexité de l'anatomie et des comportements neuronaux observés dans V1.

Au delà des propositions concrètes qu'ils émettent, ils permettent cependant déjà de préciser les questions posées par les phénomènes observés expérimentalement. En particulier, les modèles "anatomo-fonctionnels" décrits plus haut montrent que les phénomènes de modulations contextuelles peuvent être appréhendés comme des modulations de l'équilibre excitation / inhibition local par les entrées synaptiques évoquées par l'activation du pourtour. Il apparaît ainsi que les modulations observées ne peuvent être facilement dissociées des mécanismes impliqués dans l'établissement de l'équilibre excitation / inhibition local et sa dépendance par rapport aux caractéristiques du stimulus central (orientation, contraste, longueur, fréquence spatiale, direction etc....). Ces mécanismes sont encore peu connus, et l'on peut penser que les données électrophysiologiques intracellulaires d'une part (cf. par exemple Monier et al., 2002), et les données multicellulaires et d'imagerie optique d'autre part (par ex. Sharon and Grinvald, 2002) fourniront pour cela des informations précieuses.

Limites. Les modèles actuels sont ainsi particulièrement limités par le fait que les mécanismes responsables des propriétés du champ récepteur classique sont encore controversés. Ainsi, l'origine du contrôle du gain (saturation des réponses) n'est pas clairement élucidé (cf. Annexe B). De même, les mécanismes responsables de la sélectivité à l'orientation restent controversés (Ferster and Miller, 2000, cf Annexe A).

Il faut à ce propos souligner que l'émergence de la sélectivité à l'orientation a été principalement étudiée dans la couche IV alors que les modulations centre/ pourtour ont principalement été observées dans les couches II/III. Comme le suggère l'étude récente de Martinez et al. (2002), il n'est cependant pas exclus que la nature et la sélectivité des afférents synaptiques varient selon les

couches corticales¹¹. Le rôle fonctionnel de la connectivité interlaminaire reste aussi largement méconnu.

La relation entre la carte d'orientation et la carte rétinotopique, bien que fondamentale pour comprendre l'importance fonctionnelle possible de la connectivité latérale est elle aussi controversée (Das and Gilbert, 1997; Hetherington and Swindale, 1999). Un autre domaine méconnu est celui de l'inhibition : une meilleure compréhension des propriétés anatomiques, physiologiques et de la diversité (Gupta et al., 2000) des neurones inhibiteurs aidera à la construction de modèles plus réalistes.

Questions ouvertes. Les modèles mentionnés ci-dessus sont à l'heure actuelle très loin d'inclure la totalité des résultats anatomiques connus, et de rendre compte de la diversité des phénomènes observés.

Les modèles existants n'ont cherché qu'à rendre compte que des phénomènes de modulation du taux moyen de décharge des neurones de V1 en présence d'un stimulus de pourtour. Il faut cependant noter qu'il est possible que le "code" ne se situe pas dans l'amplitude moyenne des réponses particulières, mais au niveau de la population neuronale dans son ensemble (Pouget et al., 2000), dans les corrélations des activités, et/ou dans les dynamiques des réponses particulières (deCharms and Zador, 2000). Les modulations induites par le contexte pourraient ainsi concerner d'autres propriétés des activités neuronales que l'amplitude des réponses, comme leur variabilité (Kasamatsu et al., 2001)¹² ou leurs dynamiques (Seriès et al., 2002). L'influence possible des modulations centre/ pourtour sur la dynamique des réponses est l'objet de la Partie IV de cette thèse.

Enfin, il est intéressant de remarquer que les modèles présentés ci-dessus cherchent généralement à proposer un circuit "canonique" des modulations centre/ pourtour sous-tendu par la connectivité horizontale. La compatibilité des différents modèles proposés, ou leur complémentarité, n'est pas discutée. On peut penser que cette démarche est réductrice et que plusieurs circuits coexistent au sein de la population de neurones, qui sont à l'origine de la variabilité des comportements observés. Ces questions sont abordées dans la Partie III de cette thèse. Sur le plan fonctionnel, la diversité inter-cellulaire des comportements de modulation centre/pourtour observés soulève en certain nombre d'interrogations. En particulier, il est essentiel de comprendre si elle ne reflète que des "erreurs de câblage" par rapport à un modèle donné, ou bien représente un avantage pour l'optimisation de la représentation des informations visuelles, au niveau de la population neuronale dans son ensemble.

¹¹Martinez et al. (2002) montrent par enregistrements électrophysiologiques en "patch cellule-entière" chez le chat que la sélectivité orientationnelle des entrées synaptiques excitatrices et inhibitrices variait selon les couches. Dans les couches IV et 2/3, ils observent que les deux types d'entrées sont principalement iso-orientées. La largeur des courbes d'accord (HWHH) est de l'ordre de 50° pour ces deux types d'entrées (18-28° pour la réponse supraliminaire). Dans la couches V en revanche, ils observent une divergence des préférences orientationnelles des entrées excitatrices et inhibitrices : les entrées excitatrices demeurent principalement iso-orientées, mais les entrées inhibitrices sont maximales pour des orientations différentes de l'orientation préférée.

¹²Ces auteurs ont montré expérimentalement que la relation proportionnelle habituelle entre l'amplitude des réponses et sa variance n'est pas vérifiée lorsque les réponses sont facilitées par le pourtour : dans ce cas, l'amplitude de la réponse augmente sans être accompagnée par une augmentation proportionnelle de la variance. Ils proposent ainsi que la facilitation aux "end-zones" augmentent la "fiabilité" des réponses.

4.6 Annexe A : modèles de sélectivité à l'orientation

Les champs récepteurs des cellules du LGN sont, en première approximation, circulaires et symétriques : ces neurones répondent de manière identique quelle que soit l'orientation du stimulus. Dans V1 du chat ou du singe, au contraire, les neurones sont extrêmement sensibles à l'orientation (Hubel and Wiesel, 1962, 1968). Cette modification des propriétés spatiales des champs récepteurs qui a lieu entre le LGN et le cortex représente une transformation fondamentale de la représentation neuronale de l'image rétinienne. Les mécanismes qui la sous-tendent ont été le sujet de nombreuses études et débats et demeurent encore mal compris.

Deux grandes classes de modèles ont été proposés : (i) le premier type de modèle, issu du modèle initialement proposé par Hubel and Wiesel (1962) - dit modèle "*Feed-forward*" - suggère que la sélectivité à l'orientation dépend essentiellement de l'organisation spatiale des projections thalamo-corticales ; (ii) le second type de modèle - ou modèle "*Feedback*" suppose au contraire que la sélectivité à l'orientation "émerge" sous l'influence des connexions cortico-corticales et que le biais orientationnel lié à l'organisation des afférents thalamiques est faible. Ces modèles peuvent aussi être classés en deux autres catégories (Frégnac, 2002) : (i) les modèles qui supposent une amplification des signaux ascendants ("*amplifier models*") ; et (ii) les modèles dits "*overdamped*" ou encore "à états de hautes conductances" où l'inhibition domine.

De nombreuses études expérimentales et théoriques ont cherché à trancher entre ces hypothèses, et à déterminer quelles catégories d'entrées - thalamiques excitatrices, intracorticales excitatrices, intracorticales inhibitrices ou quelles combinaisons de ces trois types d'entrées donnent naissance à la sélectivité à l'orientation¹³. Nous présentons ici les éléments principaux de ce débat.

4.6.1 Modèles "*Feed-forward*"

Modèle initial de Hubel et Wiesel (1962). Le modèle proposé par Hubel and Wiesel (1962) suggère que la sélectivité à l'orientation résulte uniquement de l'organisation des entrées thalamiques sur les cellules de la couche IV. Il suppose qu'une région "ON" d'une cellule simple résulte d'entrées excitatrices de plusieurs cellules géniculées "centre ON", dont les CR sont situés selon l'axe du champ. De manière similaire, une région OFF résulte d'entrées de plusieurs cellules OFF. Le principe essentiel de ce modèle est donc un étage de *sommation linéaire* dans lequel les entrées (toutes excitatrices) provenant des cellules thalamiques présynaptiques sont sommées sur la membrane de la cellule simple post-synaptique, suivi par un étage de *rectification* non-linéaire dans lequel le seuil de décharge permet de rejeter les entrées synaptiques évoquées par des stimuli d'orientations inappropriées.

Sur le plan anatomique, des analyses de corrélation croisée des réponses corticales et thalamiques (Reid and Alonso, 1995) ont montré que les connexions thalamocorticales présentent effectivement une organisation spatiale précise, compatible avec ce schéma¹⁴. Sur le plan physio-

¹³pour une revue cf. Ferster and Miller (2000), Sompolinsky and Shapley (1997), Das (1996).

¹⁴La probabilité qu'il existe une connexion monosynaptique entre une cellule géniculée et une cellule simple est forte s'il y a un recouvrement du centre du CR de la cellule géniculée et d'un sous champ de même signature de la cellule simple (i.e. "ON" sur "ON" et "OFF" sur "OFF").

logique, le fait que les PPSE provenant de synapses thalamo-corticales et parvenant aux cellules de V1 soient sélectifs à l'orientation reste controversé (Pei et al., 1994; Ferster et al., 1996; Chung and Ferster, 1998).

Limites. La sélectivité à l'orientation des PPSE générés par les afférents thalamiques dépend, en plus de l'organisation géométrique des connexions thalamo-corticales, de la configuration spatio-temporelle du stimulus. Ainsi, en admettant le schéma de connectivité proposé par Hubel and Wiesel (1962), lorsque sont utilisées des barres allongées en mouvement ou des réseaux défilants, le groupe de cellules géniculées actif pendant le mouvement total du stimulus à travers le CR de la cellule simple est le même pour toutes les orientations : l'ordre de l'activation des différentes cellules est en revanche modifié. La modulation temporelle (composante "AC") des entrées thalamiques est sélective à l'orientation et pourrait ne produire qu'un signal faible à l'orientation nulle. Cependant la moyenne temporelle de toutes les entrées thalamiques (composante "DC") est identique quelle que soit l'orientation utilisée (Ferster, 1987). Ainsi, selon le modèle "feed-forward", on s'attend à ce que les entrées thalamocorticales fournissent un signal sélectif à l'orientation superposé à un signal indépendant de l'orientation (Figure 4.8B,D).

Ce modèle ne fournit pas de mécanisme susceptible de supprimer les entrées excitatrices générées par le LGN aux orientations orthogonales. Il prédit de plus un élargissement de la courbe d'accord lorsque le contraste augmente, et ne peut donc pas rendre compte de l'invariance de la sélectivité par rapport au contraste, observée expérimentalement (Sclar and Freeman, 1982; Skottun et al., 1987). Il faut donc émettre l'hypothèse d'un mécanisme supplémentaire qui serait susceptible d'extraire la composante AC sélective du signal et d'annuler la composante DC (qui croît avec le contraste). Une solution est que le stimulus évoque au niveau cortical une entrée inhibitrice qui augmente à mesure que le contraste augmente ("*push-pull inhibition*").

Modèle de Troyer et al : inhibition en anti-phase. Une forme d'inhibition "push-pull" possible est une inhibition en *anti-phase* plus forte que l'excitation. Une telle inhibition a été mise en évidence expérimentalement (Hirsh et al., 1998; Borg-Graham et al., 1998) : les cellules simples reçoivent effectivement de fortes inhibitions "OFF" dans les régions "ON", et de fortes inhibitions "ON" dans les régions "OFF". L'inhibition en anti-phase permet de rendre compte de la sélectivité à l'orientation des cellules simples, et son invariance par rapport au contraste : c'est ce que montre le modèle de Troyer et al. (1998), illustré Figure 4.9.

Ce modèle suppose que la sélectivité à l'orientation est essentiellement liée à l'organisation des afférents géniculés (que les auteurs modélisent par des fonctions de Gabor) et que les connexions intracorticales sont établies selon une règle de *corrélacion* des CR pré- et post-synaptiques. Les cellules fortement corrélées (dans ce cas : de même orientation et de même phase) sont reliées par des connexions excitatrices et les cellules fortement anticorrélées (de même orientation et de phase opposée) par des connexions inhibitrices. Il suppose enfin que l'inhibition est dominante dans le circuit, c'est à dire que la voie inhibitrice qu'ils nomment "ascendante" : $LGN \rightarrow I \rightarrow E$ a un gain total plus fort que la voie $LGN \rightarrow E$.

Troyer et al. (1998) montrent que ce modèle fournit un mécanisme capable d'éliminer les

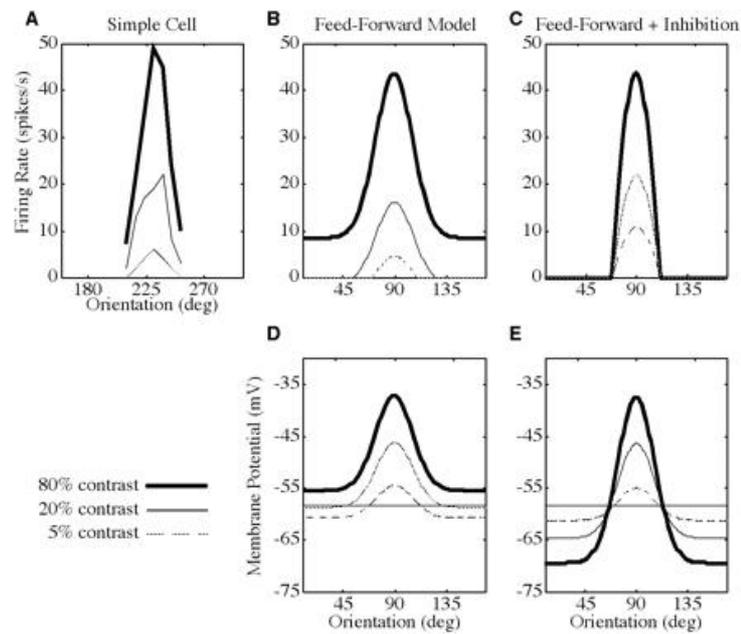


FIG. 4.8: A : Courbes d'accord à l'orientation d'une cellule simple obtenue avec des réseaux sinusoïdaux défilants (adapté de Sclar and Freeman, 1982). B et D : courbes d'accord schématiques du potentiel de membrane (B) et de la réponse supraliminaire (D) prédites par le modèle "feed-forward" : la composante "DC" augmente avec le contraste et le modèle prédit des réponses aux orientations orthogonales. C-E : courbes d'accord schématiques du potentiel de membrane (B) et de la réponse supraliminaire (D) prédites par le modèle "feed-forward" avec inhibition push-pull, comme suggéré par Troyer et al. (1998) : ici la composante DC diminue avec le contraste, et la sélectivité des réponses supraliminaires est indépendante du contraste. Figure reproduite d'après Ferster and Miller (2000).

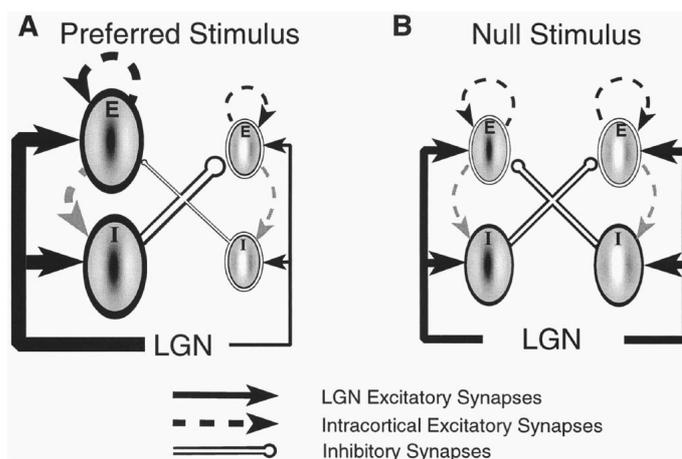


FIG. 4.9: Représentation simplifiée du modèle de Troyer et al. (1998). Tous les neurones reçoivent des connexions géniculées excitatrices selon une structure déterminée par des fonctions de Gabor, qui définit les sous-champs "ON" et "OFF". Les neurones de même orientation mais de phase opposée sont reliés par des connexions inhibitrices, alors que les neurones de même orientation et de même phase sont reliés par des connexions excitatrices ("correlation-based intracortical connectivity"). **A.** Représentation schématisée du comportement du modèle en réponse à un stimulus dont l'orientation est similaire à l'orientation préférée. Dans ce cas, les entrées géniculées sur l'unité excitatrice de phase optimale (gauche) sont maximales, alors que les entrées géniculées sur l'unité inhibitrice en antiphasse (droite) sont minimales. L'unité excitatrice de phase optimale décharge alors de manière soutenue. **B.** Représentation schématisée du comportement du modèle en réponse au stimulus d'orientation nulle. Ici les entrées géniculées sont similaires pour toutes les unités. L'inhibition domine l'excitation, toutes les cellules excitatrices sont rendues silencieuses par leur partenaire en antiphasse.

entrées orthogonales fournies par le LGN (cf Figure 4.9). Ce modèle prédit que les circuits de la couche IV sont fortement spécifiques par rapport à la phase et qu'ils sont localisés en orientation. Il prédit en outre que l'inhibition intracorticale domine l'excitation et qu'il existe des cellules simples inhibitrices sélectives à l'orientation mais présentant une réponse à l'orientation nulle augmentant avec le contraste, de manière similaire à l'entrée thalamique non compensée. Ces interneurons inhibiteurs ne seraient ainsi pas eux-même contraste -invariant, mais ils seraient à même de générer une invariance au contraste sur leurs voisins. Ce modèle prédit enfin que la composante DC des entrées géniculées devrait augmenter avec le contraste à toutes les orientations, alors que la composante DC des entrées "ascendantes" (LGN + inhibition intracorticale) devrait décroître avec le contraste à toutes les orientations.

4.6.2 Modèles "Feedback"

Contrairement aux modèles "feed-forward" dans lesquels les connexions intracorticales servent à aiguïser et rendre invariante par rapport au contraste une sélectivité à l'orientation spécifiée par les connexions ascendantes, les modèles "feedback" supposent que la connectivité intracorticale joue un rôle fondamental dans l'établissement de la sélectivité. Dans ces modèles, on suppose que les entrées géniculées sont de relativement faible amplitude et sélectivité. La sélectivité à l'orientation émerge des interconnexions entre neurones excitateurs d'orientations préférées simi-

lares et d'interconnexions inhibitrices entre neurones d'orientations préférées plus variées. Dans ce schéma, la représentation de l'efficacité et du signe des connexions en fonction de leur différence d'orientation préférée forme une fonction similaire à un chapeau mexicain (Somers et al., 1995; Sompolinsky and Shapley, 1997) : les cellules d'orientations préférées similaires s'excitent mutuellement, alors que les cellules d'orientations préférées dissemblables s'inhibent.

Ils montrent qu'une forte sélectivité à l'orientation invariante par rapport au contraste émerge si deux conditions sont remplies : (i) l'excitation locale domine l'inhibition à de très courtes distances dans l'espace orientationnel ; (ii) l'excitation récurrente est forte. Si ces deux conditions sont remplies, les boucles intracorticales amplifient fortement les entrées ascendantes supraliminaire et le cortex acquiert un pattern de réponses - une "bulle" d'activité, ou un "attracteur" au sens des systèmes dynamiques - dont la position est sélectionnée par les entrées géniculées, mais dont les propriétés, et en particulier la taille dans l'espace orientationnel, sont essentiellement dépendantes de la géométrie des connexions latérales locales. Ce régime est généralement appelé la "phase marginale" (Ben-Yishai et al., 1995).

Des modèles plus détaillés des dynamiques corticales, utilisant des neurones à potentiels d'action, ont montré que ces principes conduisaient aussi à l'émergence d'une sélectivité à l'orientation invariante au contraste (Somers et al., 1995). Un comportement similaire peut aussi être obtenu dans des modèles qui supposent que la sélectivité à l'orientation est générée entièrement au sein du cortex visuel primaire (Adorján et al., 1999). Le biais orientationnel initial est alors lié à l'anisotropie des connexions latérales (par opposition à une hypothèse d'une anisotropie des afférents).

Les modèles "feedback" peuvent rendre compte d'un certain nombre de données expérimentales : (i) l'invariance au contraste est ici expliquée par le fait que la largeur de la courbe d'accord est contrôlée par la structure de la connectivité ; (ii) comparés aux modèles purement feedforward, ces modèles semblent permettre de mieux rendre compte des dynamiques de la sélectivité à l'orientation (Pugh et al., 2000; McLaughlin et al., 1999) comme observés chez le singe par Ringach et al. (1997) que les modèles "feed-forward" (mais voir Sharon and Grinvald, 2002) ; (iii) ces modèles sont à peu près en accord avec la sélectivité des entrées excitatrices et inhibitrices sur les cellules simples (bien qu'ils nécessitent que les connexions inhibitrices soient plus étendues que les connexions excitatrices). Une forte inhibition à l'orientation préférée est nécessaire pour maintenir la stabilité de l'activité excitatrice, alors que seule une faible inhibition orthogonale est nécessaire pour contrecarrer une faible excitation orthogonale ; (iv) Ces modèles expliquent qu'une inactivation du circuit cortical avec injections de GABA puisse perturber la sélectivité à l'orientation quelques centaines de microns plus loin Eysel et al. (1990) ; (v) de la même façon, ces modèles fournissent une interprétation simple aux résultats montrant que les antagonistes du GABA perturbent la sélectivité à l'orientation (Sillito, 1975; Sillito et al., 1980; Bonds, 1989; Pfluger and Bonds, 1995) ; (vi) La tendance naturelle du cortex à amplifier de faibles entrées et converger vers des attracteurs stables rappelle les résultats de Arieli et al. (1995) qui montrent que, même en l'absence de stimulus, des vagues d'activité apparaissent et se propagent le long de la surface corticale.

Certaines expériences demeurent cependant mal expliquées par ces modèles, en particulier les expériences d'inactivation de Ferster et al. (1996) et Chung and Ferster (1998). De plus, dans leur

forme la plus simple, ces modèles proposent que la sélectivité à l'orientation émerge de manière indépendante des autres attributs du stimulus visuel. Il apparaît cependant, par exemple, que la sélectivité à l'orientation est plus étroite lorsque la fréquence spatiale du stimulus est plus grande. Ces modèles ne rendent pas compte des propriétés des réponses corticales à deux stimuli superposés (Carandini and Ringach, 1997). Enfin, ces modèles prédisent une fausse ("spurious") réponse à l'orientation orthogonale en présence de bruit.

Il a récemment été proposé que ces deux types de mécanismes ("feedforward" et "feedback") coexistent en réalité dans le cortex : leur expression pourrait dépendre de la position des neurones dans la carte d'orientation (Monier et al., 2002), ou de la position laminaire (Martinez et al., 2002).

4.7 Annexe B : Non-linéarités des réponses des cellules simples.

Le comportement des cellules simples présente un certain nombre de non-linéarités, qui sont un défi pour les modèles existants, en particulier :

- [i] Les réponses saturent lorsque le contraste augmente. Cette saturation n'intervient pas à un taux de décharge fixe et déterminé par les propriétés des cellules isolées, mais dépend du stimulus (Dean, 1981; Albrecht and Hamilton, 1982). Les réponses à des stimuli présentés à une orientation ou fréquence spatiale non-optimale saturent par exemple à un taux de décharge plus faible que les réponses à un stimulus optimal. Les réponses du LGN présentent aussi une saturation qui intervient pour des niveaux de contraste comparables (Sclar et al., 1990). La participation du cortex à ce phénomène n'est donc pas très claire. Cependant, les phénomènes d'adaptation au contraste (Albrecht et al., 1984; Ohzawa et al., 1985) suggèrent que le cortex peut établir un niveau de saturation indépendant du niveau de saturation des réponses des cellules géniculées.
- [ii] La phase temporelle (et la latence) des réponses à un réseau sinusoïdal avance dans le temps lorsque le contraste de ces réseaux augmente (Dean and Tolhurst, 1986; Albrecht, 1995; Carandini et al., 1997). L'avance relative lorsque sont comparés des réseaux de contraste 10% et 80% est de l'ordre de 45° (Dean and Tolhurst, 1986; Albrecht, 1995). Dans le LGN, les cellules X présentent une avance de phase de $\sim 25^\circ$, alors que les cellules Y présentent une avance de phase comparable ou supérieure à celle observée pour des cellules corticales. On peut considérer que les circuits corticaux sont responsables de l'avancée de phase existantes entre les réponses des cellules géniculées X (contribution géniculée majeure) et des cellules simples du cortex (Kaiser et al., 2001).
- [iii] Les réponses à un réseau dont la fréquence temporelle est élevée augmentent davantage lorsque le contraste augmente que les réponses à un réseau de fréquence temporelle plus faible. Ainsi, la courbe d'accord en fonction de la fréquence temporelle des cellules simples change avec le contraste (Albrecht, 1995).

- [iv] Les réponses à la superposition de deux stimuli sont souvent plus faibles que la somme des réponses à chacun des stimuli, même lorsqu'un de ces stimuli n'évoque pas de réponses : ainsi par exemple deux réseaux, l'un d'orientation préférée et l'autre d'orientation orthogonale, évoquent une réponse plus faible que le réseau optimal seul (Bonds, 1989; Sengpiel et al., 1998). Cet effet augmente avec le contraste du réseau d'orientation non-optimale.

Les modèles de normalisation (Heeger, 1992b; Carandini and Heeger, 1994; Carandini et al., 1997) peuvent permettre de bien approximer les réponses supraliminaires des cellules simples. Cependant, certaines de leurs prédictions ne semblent pas validées expérimentalement (augmentation de conductance indépendante de l'orientation¹⁵, constante de temps de la membrane¹⁶ cf. Ferster and Miller, 2000). Comme mentionné plus haut, certains modèles (Somers et al., 1998; Ernst et al., 1999; Stetter et al., 2000) proposent que la saturation des réponses en fonction du contraste repose sur l'existence de neurones inhibiteurs à seuil et gain élevés (comme observé par McCormick et al., 1985), qui seraient principalement activés à fort contraste. Des mécanismes alternatifs ou complémentaires fondés sur des phénomènes de dépression synaptique (Stratford et al., 1996; Markram and Tsodyks, 1996; Thomson and Deuchars, 1997) ont été proposés pour rendre compte de la saturation des réponses et de l'avance de phase à fort contraste (Abbott et al., 1997; Chance et al., 1998; Kayser et al., 2001), et des modifications de l'accord à la fréquence temporelle en fonction du contraste (Kayser et al., 2001). Enfin, on peut noter que le modèle "feed-forward" de Troyer et coll. peut aussi rendre compte du phénomène d'inhibition en cross-orientation et d'autres effets suppressifs (Lauritzen et al., 2001).

¹⁵Ces modèles prédisent tout d'abord de larges augmentations de conductance évoquées par le stimulus, qui ne dépendent que du contraste du stimulus et sont indépendantes de l'orientation. Il a été démontré (Borg-Graham et al., 1998), après une longue controverse, que les stimuli évoquent effectivement de fortes augmentations de conductance. Les données de Anderson et al. (2000) suggèrent que ces augmentations sont sélectives à l'orientation, et présentent une orientation préférée et une largeur similaire à celles des réponses du potentiel de membrane. Dans notre laboratoire, les données de Monier et al. (2002) nuancent cependant ces résultats.

¹⁶Ferster and Miller (2000) notent que les constantes de temps au repos sont de l'ordre de 20 msec. Le modèle de normalisation requièrent cependant une diminution de la constante de temps de l'ordre de 60 msec ou plus.

“We have here a fulfillment of Köhler’s premonition of isomorphism between perception and brain state - perceptually preferred forms contains elements that potentiate each other in psychophysical experiments and, when used as stimuli for single units in the visual cortex of the awake monkey, they facilitate such units’ responses.”

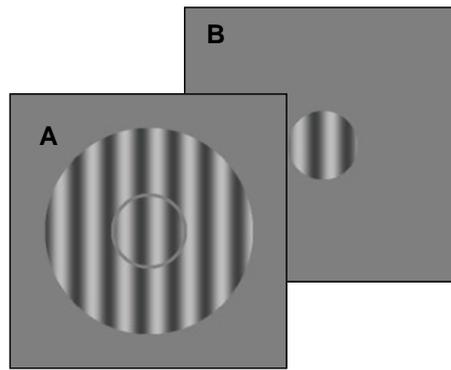
Westheimer (1999).

5.1 Introduction

La perception d’un objet et de ses caractéristiques (contraste, orientation, taille, couleur etc...) peut être influencée par le contexte spatial dans lequel cet objet est présenté. Tout se passe comme s’il existait des interactions spatiales “latérales” entre les différents éléments de la scène visuelle. De nombreuses études psychophysiques (voir Kovács, 1996; Polat, 1999; Dresch, 1999, et Hess and Field, 1999, pour une revue) se sont récemment intéressées à ces phénomènes et ont cherché à décrire quantitativement leur dépendance aux caractéristiques des stimuli utilisés. En raison du grand nombre de similarités entre les phénomènes perceptifs observés et les modulations centre/pourtour des CR de V1 (§2), il est fréquemment proposé que ces dernières forment le substrat physiologique des premiers.

Dans ce chapitre, nous proposons une revue de trois types de phénomènes observés en psychophysique :

- [i] les effets de *suppression du contraste apparent* d’un stimulus central par un stimulus pourtour (Ejima and Takahashi, 1985; Chubb et al., 1989; Cannon and Fullenkamp, 1991a, 1996; Solomon et al., 1993; Elleberg et al., 1998; Snowden, 1998; Olzak and Laurinen, 1999; Xing and Heeger, 2000; Yu and Levi, 2000) ;
- [ii] les effets de *facilitation de la détection d’une cible* lorsqu’elle est accompagnée de “masques” colinéaires (Polat and Sagi, 1993, 1994a; Zenger and Sagi, 1996; Polat and Norcia, 1998; Williams and Hess, 1998; Solomon et al., 1999; Solomon and Morgan, 2000) ;
- [iii] les mécanismes impliqués dans la *détection de contour* tels qu’observés par Field et al. (1993) (Field et al., 1993; Kovacs and Julesz, 1993; Hess and Dakin, 1997; Pettet



**Which has a higher contrast,
center of A, or B?**

FIG. 5.1: Exemple de stimulus utilisé dans l'étude des modulations du contraste apparent d'un stimulus central par un stimulus de pourtour. La méthode utilisée est un paradigme d'égalisation de niveaux de contraste avec choix forcé à deux alternatives temporelles. Le sujet doit indiquer dans quelle configuration (A ou B) le réseau central paraît le plus contrasté. Dans la configuration A, le contraste du réseau central est constant. On fait varier le contraste du réseau de B.

et al., 1998; Pettet, 1999; Hess and Dakin, 1999; Braun, 1999; Beadot and Mullen, 2001; Hess et al., 2001).

Pour ces trois classes de phénomènes, nous décrivons les analogies existantes entre les données recueillies en psychophysique et celles obtenues en physiologie humaine ou animale. Nous discutons les hypothèses selon lesquelles :

- [1] les phénomènes observés en psychophysique sont sous-tendus par un même mécanisme ;
- [2] les phénomènes observés en psychophysique ont pour substrat physiologique les phénomènes de modulations centre/ pourtour des CR de V1, et
 - [2.1] pour substrat anatomique la connectivité horizontale à longue-distance intrinsèque à V1.

Nous tentons de dégager les liens logiques qui s'imposent dans la mise en relation des résultats physiologiques et psychophysiques, et discutons leur plausibilité.

5.2 Interactions centre/ pourtour : analogies entre résultats psychophysiques et physiologiques

5.2.1 Modulation du contraste apparent par un large pourtour

Psychophysique

Le contraste apparent d'un objet visuel peut être influencé par la présence d'autres objets dans la scène visuelle (Ejima and Takahashi, 1985; Chubb et al., 1989; Cannon and Fullenkamp, 1991a,

1996; Solomon et al., 1993; Ellemberg et al., 1998; Snowden, 1998; Olzak and Laurinen, 1999; Xing and Heeger, 2000; Yu and Levi, 2000). Il a ainsi été observé en psychophysique¹ qu'un large stimulus périphérique (généralement un réseau annulaire fortement contrasté) pouvait provoquer une diminution du contraste apparent d'un stimulus central (généralement un réseau circulaire moyennement contrasté, Figure 5.1). Les propriétés de ce phénomène (que nous appelons dans la suite "interaction suppressive") sont les suivantes :

- [i] il augmente avec la *taille* du stimulus de pourtour dans une large région de l'espace (Cannon and Fullenkamp, 1991a; Xing and Heeger, 2001). Xing and Heeger (2001) observent par exemple que la suppression est supérieure pour un anneau périphérique de diamètre extérieur 12° que pour un anneau de diamètre extérieur 7° (et de diamètre intérieur égal au diamètre extérieur du stimulus central : 3.5°).
- [ii] il est observé pour des positions variées du stimulus de pourtour, sans préférence significative pour des zones particulières de l'espace (ex. "end-zones", "side-bands") (Cannon and Fullenkamp, 1991a; Xing and Heeger, 2000).
- [iii] il diminue fortement lorsque la *séparation* spatiale entre le stimulus central et stimulus périphérique augmente (Cannon and Fullenkamp, 1991a) ;
- [iv] il est sensible à l'*orientation* du stimulus périphérique. Les effets supprimeurs sont maximaux lorsque le stimulus central et le stimulus périphérique sont présentés avec la même orientation, quel que soit leur contraste relatif (Cannon and Fullenkamp, 1991b, 1996; Solomon et al., 1993; Ellemberg et al., 1998; Olzak and Laurinen, 1999; Xing and Heeger, 2000, 2001). Si les réseaux sont cross-orientés, on observe une suppression beaucoup plus faible (Cannon and Fullenkamp, 1991b; Solomon et al., 1993; Ellemberg et al., 1998; Xing and Heeger, 2000) dans la plupart des cas (mais voir Yu and Levi, 2000).
- [v] il apparaît pour toutes les *fréquences spatiales* testées et est maximal en iso-orientation lorsque les fréquences spatiales des stimuli centraux et périphériques sont identiques² (Chubb et al., 1989; Cannon and Fullenkamp, 1991a).
- [vi] il est fortement *non-linéaire* : les effets supprimeurs obtenus lorsqu'on utilise un stimulus périphérique donné ne peuvent être décrits par la simple sommation des effets inhibiteurs qui seraient observés en présence de composants de ce stimulus périphérique³ (Cannon and Fullenkamp, 1991a).

¹La méthode utilisée est un paradigme d'égalisation de niveaux de contraste avec choix forcé à 2 alternatives. On présente au sujet un réseau central entouré par un réseau périphérique (pendant par ex. 500 msec dans Xing and Heeger, 2001) puis, après un court délai (par ex. 300 msec), un réseau central isolé (par ex. 500 msec). L'ordre de présentation de ces deux types de stimuli est choisi aléatoirement. Le sujet doit indiquer quel réseau central paraît le plus contrasté. Le contraste du réseau central qui est entouré du stimulus périphérique est constant. On fait varier le contraste du réseau central isolé, en utilisant une procédure adaptative (par ex. double escalier dans Xing and Heeger, 2001), ou en choisissant dans une gamme prédéfinie de niveaux de contraste (méthode des constantes, Cannon and Fullenkamp, 1991a).

²en cross-orientation en revanche, les effets supprimeurs semblent peu dépendants d'une différence entre les fréquences spatiales.

³Ainsi par exemple, si l'on cherche à prédire l'effet d'un stimulus de type "disque" par la sommation des effets obtenus avec plusieurs stimuli annulaires ou en forme de "noeud-papillon" de surface totale équivalente, on commet une forte erreur de surestimation.

- [vii] il dépend des niveaux de *contraste* utilisés au centre et dans la périphérie. Les premières études avaient utilisé des contrastes fixes moyen à fort au centre et à la périphérie (ex. Cannon and Fullenkamp, 1991a : stimulus central : 25% ; stimulus périphérique : 50%). Les effets supprimeurs sont d'autant plus importants que le contraste du stimulus de pourtour est fort. On observe en particulier des effets principalement supprimeurs lorsque le contraste du pourtour est supérieur à celui du centre et des effets facilitateurs lorsque le contraste du pourtour est inférieur à celui du centre (Ejima and Takahashi, 1985; Xing and Heeger, 2000), plus marqués à faible contraste du centre (Ejima and Takahashi, 1985), et non sélectifs à l'orientation (Xing and Heeger, 2000), et à la colinéarité (Ejima and Takahashi, 1985) .
- [viii] il dépend de l'*excentricité* des stimuli : Xing and Heeger (2000) ont montré que les effets supprimeurs sont plus forts en périphérie qu'en fovéa. En périphérie, même des stimuli de pourtour faiblement contrastés induisent une suppression du centre. Lorsque le stimulus de pourtour est fortement contrasté, la suppression peut atteindre 90%, ce qui laisse penser qu'un stimulus présenté en périphérie peut être complètement dissimulé par un stimulus de pourtour. En fovéa, en revanche, la suppression maximale ne dépasse pas 40%. De plus, alors que les effets observés en fovéa sont sélectifs à l'orientation et à la fréquence spatiale, cette sélectivité disparaît en périphérie : des effets supprimeurs apparaissent même pour des stimuli cross-orientés et de fréquences spatiales différentes.
- [ix] il ne semblent pas dépendre de la *phase* des stimuli utilisés (Solomon et al., 1993; Xing and Heeger, 2001), mais ceci est controversé (Ejima and Takahashi, 1985). Il semble que la présence ou non d'un espace entre le stimulus central et le stimulus périphérique soit à l'origine des contradictions apparentes dans les données publiées (cf [xiii]).
- [x] Il semble que ces interactions ne soient *pas réciproques* : le pourtour entraîne une suppression du contraste apparent du stimulus central, mais le contraste apparent du pourtour n'est pas modifié par le stimulus central (Laurinen et al., 2000).
- [xi] Ces études révèlent souvent de fortes différences individuelles, et des effets facilitateurs sont observés pour certains sujets, en particulier lorsque le stimulus central est plus contrasté que le stimulus de pourtour (Ejima and Takahashi, 1985; Snowden, 1998; Xing and Heeger, 2000).
- [xii] Les effets observés semblent fortement dépendants de la présence ou non d'un *espace* entre le stimulus central et le stimulus périphérique : Yu et al. (2001) montrent que les effets supprimeurs sont dépendants de la phase des stimuli, en l'absence d'espace entre stimulus central et stimulus périphérique. C'est aussi dans cette situation que l'on peut observer des effets facilitateurs lorsque les stimuli centraux et périphériques sont cross-orientés, particulièrement à fort contraste du stimulus central. Si un espace est introduit entre les deux stimuli, comme dans Xing and Heeger (2001), les effets

faciliteurs diminuent ou disparaissent et les effets sont indépendants de la phase⁴.

Physiologie

De nombreuses études physiologiques chez le chat ou le singe ont montré que les réponses des cellules de V1 à un réseau sinusoïdal central étaient fréquemment supprimées par la présentation simultanée d'un stimulus de pourtour, placé à l'extérieur du CR (Maffei and Fiorentini, 1976; Knierim and Van Essen, 1992; DeAngelis et al., 1994; Li and Li, 1994; Sillito et al., 1995; Toth et al., 1996; Sengpiel et al., 1997; Levitt and Lund, 1997; Walker et al., 2000; Jones et al., 2001, §2.1). Ces phénomènes présentent de nombreuses analogies avec les résultats psychophysiques (Table 5.1) : dans les deux cas, les effets apparaissent ainsi préférentiellement lorsque les orientations et fréquences spatiales des stimuli central et périphérique sont similaires, l'effet est sensible au contraste du pourtour et ne requière pas que les phases des stimuli soient identiques. Ils sont observés pour des zones étendues de l'espace, sans préférence marquée pour les zones terminales ("end zones") ou latérales ("side bands"). Notons que sous l'hypothèse d'un isomorphisme entre les modulations centre/ pourtour des CR de V1 et les interactions latérales observées en psychophysique, les données manquantes pour un niveau d'étude peuvent être considérées comme des prédictions, qu'il serait intéressant de vérifier. Ainsi par exemple, lorsque le stimulus est composé de réseaux glissants, la suppression du contraste apparent devrait dépendre de la vitesse de ceux-ci ; la suppression du contraste apparent devrait être observée aussi en stimulation dichoptique ; les modulations centre/ pourtour suppressives des CR de V1 devraient être plus fortes en vision périphérique qu'en vision fovéale.

Rôle fonctionnel possible.

Il a été suggéré (par ex. Toth et al., 1997; Stemmler et al., 1995) que les modulations suppressives évoquées par les stimuli périphériques soient impliquées dans les phénomènes de "pop-out"⁵ (Treisman and Gelade, 1980; Bergen and Julesz, 1983; Nothdurft, 1991) et de segmentation (cf. par exemple Kapadia et al., 2000, Fig 12 et Li, 1999a,b), en effectuant une relative suppression de la représentation des zones homogènes (correspondant encore à une élimination de la redondance, cf. par ex. Schwartz and Simoncelli, 2001) et une mise en relief relative des zones de rupture ou de frontières.

⁴L'hypothèse de Yu et al. (2001) est qu'en l'absence de séparation spatiale entre stimulus central et stimulus périphérique, des effets supplémentaires de "brightness induction" apparaissent, qui engendrent une certaine confusion dans les résultats observés : "The darkness of the dark bars and the brightness of the light bars of the center grating are enhanced by abutting opposite-polarity bars of the out-of-phase surround grating and produce an overall contrast enhancement that offsets contrast suppression". Ils suggèrent qu'après exclusion des effets de "brightness induction", les modulations du contraste apparent correspondent à un mécanisme de deuxième ordre, indépendant de la phase, et peu ou pas sélectif par rapport à la fréquence spatiale.

⁵Le "pop-out", qui est considéré comme un phénomène pré-attentif, correspond au fait que certains objets de la scène visuelle ("cibles", par ex. une barre verticale), noyés au milieu d'objets différents (les "distracteurs", par ex. une texture formée de barres horizontales) sont perçus immédiatement (ils "sautent aux yeux"). Leur détection est effectuée avec des temps de réaction indépendants du nombre de distracteurs.

5- Corrélats perceptifs et rôles fonctionnels

PARAMÈTRE	PSYCHOPHYSIQUE	PHYSIOLOGIE
Portée	quelques degrés d'angle visuel.	3-5 fois le taille du champ de sommation spatiale (Li and Li, 1994; Maffei and Fiorentini, 1976)
Orientation	max. en <i>iso</i> ; plus faible en <i>cross</i> (ou facilitation)	max. en <i>iso</i> ; plus faible en <i>cross</i> (Knierim and Van Essen, 1992; DeAngelis et al., 1994; Sengpiel et al., 1997; Levitt and Lund, 1997; Walker et al., 1999) ou facilitation (Sillito et al., 1995)
Alignement	pas ou peu de dépendance.	pas ou peu de dépendance (Walker et al., 1999; Jones et al., 2001)
Fréquence spatiale	max en <i>iso</i> (Cannon and Fullenkamp, 1991a)	max en <i>iso</i> (Li and Li, 1994; DeAngelis et al., 1994; Walker et al., 1999)
Vitesse	*	max en <i>iso</i> (Li and Li, 1994)
Direction	*	max en <i>iso</i> (chez le singe : Levitt and Lund, 1997; Jones et al., 2001) mais controversé (chez le chat : DeAngelis et al., 1994; Walker et al., 1999)
Phase	pas de dépendance (Xing and Heeger, 2001, mais Ejima and Takahashi, 1985)	pas ou peu de dépendance (DeAngelis et al., 1994; Levitt and Lund, 1997)
Contraste du pourtour	suppression augmente avec le contraste du pourtour	suppression augmente avec le contraste du pourtour (DeAngelis et al., 1994; Walker et al., 1999)
Contraste du centre	contraste utilisé : moyen à fort	contraste utilisé : moyen à fort
Excentricité	effets plus forts en périphérie qu'en fovéa (Xing and Heeger, 2000)	*
Stimulation dichop-tique	*	effets subsistent, plus faibles (DeAngelis et al., 1994)

TAB. 5.1: Comparaison des dépendances paramétriques entre les phénomènes de suppression du contraste apparent observés en psychophysique (Ejima and Takahashi, 1985; Chubb et al., 1989; Cannon and Fullenkamp, 1991a, 1996; Solomon et al., 1993; ElleMBERG et al., 1998; Snowden, 1998; Olzak and Laurinen, 1999; Xing and Heeger, 2000; Yu and Levi, 2000) et les phénomènes de modulation suppressive induits par la présence d'un stimulus de pourtour sur les réponses des neurones de V1 à un stimulus central (§2.2.1).
Abbréviations : * : il n'existe pas, à notre connaissance, de données sur ce point.

5.2.2 Facilitation de la détection en présence de “masques” colinéaires

Psychophysique

Les études de Polat and Sagi (1993, 1994a) ont montré⁶ que le contraste seuil de visibilité d'un patch de Gabor pouvait être abaissé ou élevé par la présentation simultanée de deux autres patches de Gabor (“stimuli périphériques” ou “masques”), habituellement fortement contrastés, de même orientation et fréquence spatiale (Figure 5.2). Ce protocole a été repris par de nombreux auteurs. Il a ainsi été montré que ce phénomène (“*facilitation au seuil*”) :

- [i] est dépendant de l'*orientation* relative des éléments de Gabor et de leur *alignement*, les effets sont maximaux lorsque la configuration globale des trois éléments de Gabor est colinéaire, des effets de même signe mais plus faibles sont observés lorsque les Gabors sont parallèles (Polat and Sagi, 1993, 1994a; Yu et al., 2002).
- [ii] est dépendant de la *distance* entre les éléments de Gabor : des effets supprimeurs (élévation du seuil de détectabilité) sont observés pour de courtes distances ($< 2\lambda$, où λ est la longueur d'onde du stimulus, soit l'inverse de la fréquence spatiale), des effets maximalement facilitateurs (diminution du seuil) sont observés pour une distance de $2-3\lambda$ et ceux-ci décroissent progressivement jusqu'à $10-12\lambda$. A la plus faible fréquence spatiale testée ($\lambda = 0.3^\circ$), cela correspond à une distance maximale de $3^\circ-3.6^\circ$.
- [iii] est dépendant de la *phase* relative des éléments de Gabor. Cette question est controversée (Williams and Hess, 1998; Polat and Tyler, 1999). Bien que des effets de facilitation soient toujours observés dans certains cas lorsque les éléments sont placés en contre-phase, ils sont beaucoup plus faibles que lorsqu'ils sont placés en phase (Zenger and Sagi, 1996; Williams and Hess, 1998; Solomon et al., 1999).
- [iv] est peu dépendant du *contraste des stimuli périphériques* (Polat, 1999)⁷. Polat (1999) ont comparé l'effet de masques colinéaires de contraste légèrement supérieur au contraste seuil (10%) ou très élevé (75%). Ils montrent que les effets supprimeurs observés pour des séparations inférieures à 2λ disparaissent à faible contraste. Les effets facilitateurs observés à une distance de 2λ sont en revanche quasiment identiques.
- [v] est dépendant de l'*excentricité* et disparaît en périfovéa (3°) (Williams and Hess, 1998).
- [vi] est fortement dépendant du degré de *colinéarité* (Williams and Hess, 1998). Lorsque les éléments de Gabor sont placés, non plus sur un axe, mais tangentiellement à un cercle imaginaire de rayon variable, les effets facilitateurs diminuent graduellement avec le rayon de *courbure*, et sont absents pour des courbures supérieures à 20° .

⁶Il s'agit d'expériences de détection. Méthode : choix forcé à 2 alternatives temporelles. Chaque essai consiste en la présentation de deux stimuli présentés séquentiellement : l'un ne comporte que les masques (2 éléments de Gabor fortement contrastés), l'autre comporte les masques et la cible (un élément de Gabor à contraste légèrement inférieur ou supérieur au seuil de détection). Le sujet doit indiquer lequel de ces deux stimuli contient la cible. Le contraste de la cible est modifié grâce à une procédure adaptative (escalier psychophysique) ou la méthode constante.

⁷mais voir Yu et al. (2002) pour les configurations orthogonales.

- [vii] présente de fortes *non-linéarités*. L'effet est par exemple réduit ou annulé si des stimuli périphériques colinéaires sont présentés en même temps que des stimuli périphériques non colinéaires (Polat and Tyler, 1999; Solomon and Morgan, 2000). De même, il semble disparaître lorsqu'on remplace le stimulus de pourtour par un réseau annulaire⁸ (Yu et al., 2002). Il est enfin modifié de manière complexe à mesure que l'on augmente le nombre de stimuli périphériques le long de l'axe de colinéarité (Adini et al., 1997, cf §5.3.2).
- [viii] Les effets peuvent être réduits ou détruits par la présence simultanée de masques colinéaires et de masques "non colinéaires", mais ils peuvent être rétablis si le sujet porte son *attention* sur les "flanks" colinéaires (Freeman, Sagi and Driver, 2001; Zenger et al., 2000).

Des effets similaires ont été observés lorsque des *barres* sont entourées d'autres barres. Ainsi, Kapadia et al. (1995) montrent que lorsqu'une barre ("cible") est présentée simultanément à une autre barre fortement contrastée et colinéaire à la première, la cible est détectée pour des contrastes plus faibles qu'en l'absence de stimulus périphérique. Cette diminution du seuil peut atteindre 40% lorsque la cible et le masque sont proches (0-60') et décroît lorsque leur séparation le long de l'axe de colinéarité augmente. Lorsque le masque est déplacé dans la direction orthogonale à l'axe de son orientation, cet effet facilitateur décroît considérablement, et beaucoup plus rapidement que dans le cas d'une séparation équivalente le long de l'axe de colinéarité (dès 10'-20'). De plus, l'effet modulateur s'inverse chez deux sujets sur trois : pour une distance latérale supérieure à 20-30', on observe une augmentation du seuil de détection d'environ 25%. Les auteurs ont aussi testé la dépendance orientationnelle de ces effets. Ils observent que la réduction du seuil de détection est maximale lorsque les deux barres ont la même orientation et décroît lorsque l'orientation relative augmente. Lorsque le masque est remplacé par un "T", ce qui brise la "bonne continuation" de la configuration cible-masques, la réduction du seuil est significativement réduite⁹. Enfin, ces effets sont maintenus en vision dichoptique (cible présentée un oeil, masque à l'autre).

Notons que des effets similaires ont été observés pour des spots entourés de lignes ou de bords (Dresp, 1993; Morgan and Dresp, 1995), ou des lignes entourées de spots (Yu and Levi, 1997), ou des spots entourés de spots (cf. §15).

Corrélats physiologiques chez l'homme

Des phénomènes similaires ont été observés en physiologie humaine. Polat and Norcia (1996) ont analysé les *potentiels évoqués visuels* (PEV) enregistrés lors d'une stimulation très similaire à celle de Polat and Sagi (1993). Ils ont étudié l'amplitude et la phase des PEV évoqués par un élément de Gabor isolé ("cible") de contraste 4%, 8%, 16% ou 30%, lorsqu'il est entouré de 2 autres éléments de Gabor fortement contrastés (50%) de même fréquence spatiale (3 cpd) et de

⁸Dans cette étude, le réseau annulaire, et le réseau plus localisé avec lequel il est comparé, sont faiblement contrastés : 10%.

⁹mais elle peut être à nouveau observée si le T est statique et si les masques et la cible se déplacent de manière cohérente (M. Girelli, SFN, 2000).

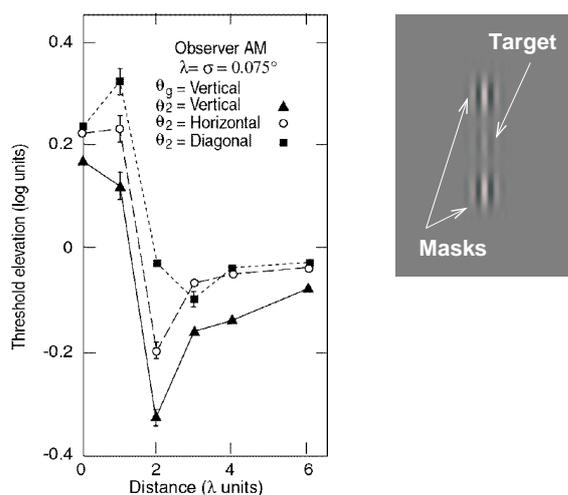


FIG. 5.2: Stimulus et résultats de Polat and Sagi (1993, 1994a). Influence de la distance entre la cible et les masques sur le seuil de détection de la cible pour un sujet. L'élévation du seuil est mesurée relativement au seuil de détection de la cible seule. L'orientation θ_g de la configuration globale est verticale, l'orientation locale θ_l des éléments de Gabor est verticale, diagonale, ou horizontale. D'après Polat and Sagi (1994a), Figure 2.

même phase (“cible + masques”), disposés selon une configuration colinéaire, orthogonale ou oblique, et séparés de la cible d'une distance égale à 2° (6λ)¹⁰. Cette étude révèle que :

- [i] dans la configuration colinéaire, l'amplitude des PEV observée en réponse à “cible + masques” est supérieure à la somme de la réponse “cible” et de la réponse “masques” (interaction *supralinéaire* - facilitation). La facilitation optimale est observée pour des contrastes faible (4%-16%). De plus, alors que l'amplitude de la réponse à la cible augmente linéairement avec le contraste, la réponse à “cible+masques” présente une forte pente pour les contrastes les plus faibles (4% et 8%), qui décroît graduellement lorsque le contraste augmente. Dans la configuration colinéaire, la *phase* (première harmonique) du PEV est *avancée* à tous les niveaux de contraste avec un optimum à 8%.
- [ii] Dans la configuration orthogonale, l'interaction est au contraire *sous-linéaire*, avec un optimum aux contrastes 8% et 16%. La phase de la réponse est en outre retardée pour un contraste de 8% et n'est pas modifiée pour les autres niveaux de contrastes.
- [iii] Les effets d'interaction ne sont pas significatifs pour des configurations parallèles ou obliques. Les effets demeurent pour des séparations entre la cible et les masques de 1° et 3° et disparaissent à partir de 4° .

Polat and Norcia (1998) ont effectué une étude similaire, centrée cette fois sur le rôle de la *taille* d'un stimulus sur sa visibilité. Le fait que la visibilité d'un réseau augmente lorsque sa taille augmente est généralement expliqué par un mécanisme dit de “somme de probabilités” des sorties de filtres spatiaux linéaires et indépendants. Ce modèle prédit une absence de sensibilité

¹⁰Dans tous les cas, les stimuli sont modulés temporellement en mode ON/OFF avec une fréquence de 4.1 Hz.

à la configuration spatiale du stimulus (mais uniquement à son aire). Pour tester cette prédiction, Polat and Norcia (1998) ont étudié les réponses évoquées par des éléments de Gabor circulaires, ou allongés d'aspect ratio variant de 1 :1 à 6 :1, et pour des configurations où l'orientation de la porteuse est identique à l'orientation des éléments de Gabor (configuration colinéaire), ou orthogonale à celle-ci (configuration parallèle). Ils montrent¹¹ que l'augmentation de la taille du stimulus produit une diminution du seuil de détection, qui dépend de la configuration du stimulus : l'allongement d'un réseau le long de son axe d'orientation (configuration colinéaire) produit une sommation plus importante que l'allongement selon un axe orthogonal (configuration parallèle). Pour une configuration colinéaire, ils observent des mécanismes de sommation jusqu'à un aspect ratio de 6 :1 (maximum testé) soit une distance équivalente à 12 cpd selon le plus grand axe. Pour une configuration parallèle, ils observent une diminution jusqu'à un aspect ratio de 3 :1 puis une saturation.

Corrélats physiologiques chez l'animal

Les auteurs qui ont utilisé en électrophysiologie animale (chat ou singe) des stimuli similaires à ceux utilisés en psychophysique observent des phénomènes de facilitation des réponses des neurones de V1 au stimulus cible lorsque celui-ci est présenté simultanément à des masques iso-orientés et alignés (§2.2). Ces phénomènes sont dépendants du contraste du stimulus cible, et n'apparaissent qu'à contraste faible ou à contraste seuil (Toth et al., 1996; Polat et al., 1998; Sengpiel et al., 1997; Kapadia et al., 1995, 2000). Comme en psychophysique, ces effets sont dépendants de l'alignement, de l'orientation relative, et de la distance. Dans l'aire 17 du chat, Polat et al. (1998) montrent par enregistrements extracellulaires que la réponse à un élément de Gabor (cible) est facilitée à contraste seuil, lorsque la cible est entourée de deux autres éléments de Gabor fortement contrastés et alignés. Dans ce cas, les effets facilitateurs sont observés pour des distances entre la cible et les masques allant jusqu'à 12° (Mizobe et al., 2001) et semblent accompagnés par une diminution de la variabilité des réponses (Kasamatsu et al., 2001). Les effets facilitateurs disparaissent lorsque les masques sont présentés avec une orientation orthogonale à celle de la cible (Mizobe et al., 2001). Chez le singe, les études de Kapadia et al. (1995, 2000) montrent que les réponses évoquées par une barre centrale sont facilitées lorsqu'une barre périphérique est présente. La dépendance de cet effet à l'orientation, l'alignement et la distance est très similaire à celle de la variation du seuil de détection observée en psychophysique avec le même stimulus. On peut trouver Table 5.2 un résumé des analogies observées aux niveaux psychophysiques et physiologiques.

Si en règle générale, on observe un accord dans les dépendances paramétriques des deux classes de phénomènes, il subsiste des zones d'ombre. En particulier, les études psychophysiques ont montré que la portée des interactions latérales dépendait de la fréquence spatiale utilisée. A la plus faible fréquence spatiale testée par Polat and Sagi (1993) ($\lambda = 0.3^\circ$), la portée des interactions latérales est de l'ordre de 1° (influence maximale) à 3° (portée maximale). La portée des

¹¹en utilisant les fonctions de réponses des PEV en fonction du contraste (pour des contrastes faibles 0.1%-10%) pour extrapoler les seuils de détection.

interactions observées en physiologie humaine (Polat and Norcia, 1996) est du même ordre ou même légèrement supérieure. Il n'y a pas, à notre connaissance, de données électrophysiologiques relatives à une dépendance à la fréquence spatiale de la portée des interactions. Notons en outre que les résultats observés en physiologie humaine révèlent des effets *temporels* (latence des PEV) qui pourraient être liés aux effets révélés au sein de notre laboratoire en psychophysique et en électrophysiologie animale (cf. §11-13).

PARAMÈTRE	PSYCHOPHYSIQUE	PHYSIOLOGIE
Portée	dépend de FS utilisée. Jusqu'à 10 λ : $\sim 3-4^\circ$ aux plus faibles FS. (Polat and Sagi, 1993, 1994b)	jusqu'à 12° (chat : Mizobe et al., 2001)
Orientation	max. en <i>iso</i> ; tend à disparaître en <i>cross</i> ; facilitation avec un anneau périphérique faiblement contrasté (Yu et al., 2002)	max. en <i>iso</i> ; tend à disparaître en <i>cross</i> ; facilitation avec un anneau périphérique <i>cross</i>
Alignement	très dépendant de colinéarité (Kapadia et al., 1995; Williams and Hess, 1998)	très dépendant de colinéarité (Kapadia et al., 1995)
Phase	max <i>en phase</i> , diminue ou disparaît <i>en contre-phase</i> (Solomon et al. (1999), Williams and Hess (1998))	toujours testé <i>en phase</i> .
Contraste du pourtour	peu dépendant (Polat, 1999)	pourtour fortement contrasté utilisé, effets semblent subsister à contraste faible (Kapadia et al., 2000)
Contraste du centre	observé à contraste seuil, pas de facilitation du contraste apparent à contraste supraliminaire (Williams and Hess, 1998)	observé à contraste seuil ou faible, tend à disparaître à fort contraste (Polat et al., 1998; Mizobe et al., 2001)
Excentricité	disparaît en périphérie (Williams and Hess, 1998)	*

TAB. 5.2: Analogies des dépendances paramétriques pour les effets perceptifs de facilitation de la détection d'une cible lorsqu'elle est entourée de masques colinéaires (Polat and Sagi, 1993, 1994a; Zenger and Sagi, 1996; Polat and Norcia, 1998; Williams and Hess, 1998; Solomon et al., 1999; Solomon and Morgan, 2000), et les résultats physiologiques concernant les effets de modulation facilitatrice des réponses de V1 lorsque des stimuli périphériques discrets sont présentés aux zones terminales du CR (§2.2.2). FS : fréquence spatiale.

Rôle fonctionnel proposé

Il a été proposé que ces effets soient impliqués dans des processus d'*intégration de contours* et de *complétion de lignes* dans des situations où par exemple les lignes de contours sont bruitées, interrompues, ou occluses.

5.2.3 Saillance perceptive et intégration de contours

Psychophysique

Certaines expériences de psychophysique se sont intéressées à l'influence de mécanismes de groupements à longue-distance sur la saillance perceptive. L'objet de ces études est de comprendre les mécanismes par lesquels, par exemple, un contour formé d'une chaîne d'éléments de Gabor orientés et noyé dans un ensemble d'éléments orientés (Fig. 5.3a), peut être détecté par le système visuel, bien que sa saillance ne puisse être expliquée par des indices locaux.

Field et al. (1993)¹² ont cherché à déterminer les règles régissant la capacité de détection d'une cible dans ce type de stimulus, en fonction de la disposition relative des éléments. Ils ont montré¹³ que la détectabilité de la cible dépendait en particulier :

- [i] des *orientations relatives* des éléments de contour, et de l'orientation des fonctions de Gabor *par rapport au chemin*. Les sujets sont capables de détecter le contour même pour une orientation relative allant jusqu'à 60° (ou $\pm 30^\circ$) par rapport à l'axe du chemin.
- [ii] et de la *distance* entre les fonctions de Gabor (comprise dans ces expériences entre 0.25° et 0.9°). Les résultats obtenus montrent que les sujets sont capables de détecter le contour même pour des distances importantes entre les éléments du contour (0.9°).
- [iii] Le facteur déterminant mis en évidence est le degré d'*alignement* des éléments par rapport au chemin. Ainsi, les performances sont nettement dégradées si les éléments sont de même orientation mais sont placés orthogonalement au chemin.
- [iv] Les effets ne semblent que très légèrement dépendants de la *phase* ou de la *polarité* (Hess et Dakin 1997).
- [v] En *vision périphérique* (10°), les effets diminuent très fortement (Hess and Dakin, 1997, 1999) et s'écroulent lorsque les éléments du chemin sont présentés en alternance de phase. Les performances sont constantes pour des excentricités supérieures à 10°. Les performances ne semblent cependant pas limitées exclusivement à la fovéa, puisque le stimulus classiquement utilisé s'étend en périfovéa.
- [vi] Les effets ne sont pas affectés si les éléments du stimulus sont présentés à des niveaux de *contraste* variés (Hess et al., 1998).

Pour rendre compte de ces effets, Field et al. proposent l'existence d'un "*champ d'association*" i.e. l'existence autour de chaque objet visuel d'une région dans laquelle d'autres éléments tendent à être perçus comme groupés, et extraits de la texture de fond. Ce champ d'association est défini

¹²pour une revue récente, voir Hess and Field (1999).

¹³Il s'agit d'expériences visant à mesurer les performances de détection d'un contour noyé dans une texture de fond. Méthode : choix forcé à deux alternatives temporelles. On présente au sujet un stimulus contenant une cible (10 éléments de Gabor disposés selon un contour - ou "chemin") noyée dans une texture d'éléments de Gabor d'orientations aléatoires, et un autre stimulus ne contenant que des éléments de Gabor d'orientations aléatoires. Le sujet doit indiquer dans quel intervalle temporel le stimulus contient un chemin. La courbure du contour est manipulée, ainsi que l'orientation locale des éléments par rapport au contour.

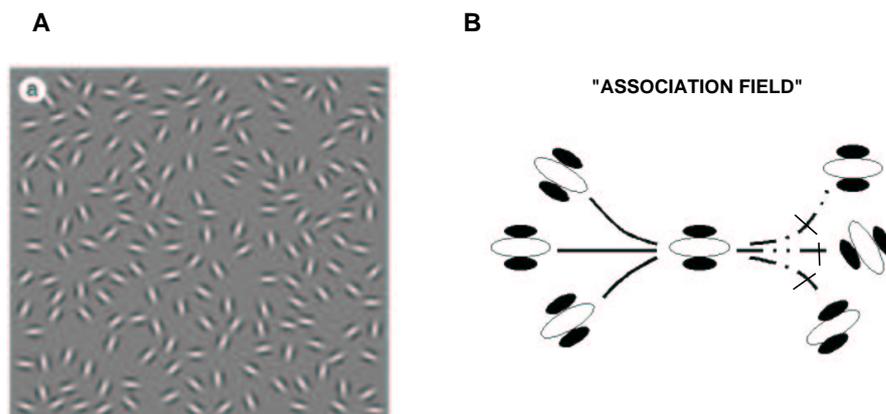


FIG. 5.3: **A.** Un exemple du type de stimulus utilisé par Field et al. (1993), où le chemin est présent. **B.** Architecture du “champ d’association” proposé par Field et al. (1993). Deux éléments sont susceptibles d’être associés et extraits de fond si leur configuration spatiale est conforme à des critères de colinéarité (à gauche, contrairement aux éléments de droite).

par des conditions conjointes de position et d’orientation. La forme du champ est illustrée figure 5.3(b).

D’autres expériences menées par Kovács (1996) suggèrent que le facteur critique dans la détection du contour est la *distance relative* entre les éléments du contour (entre eux) par rapport à celle des éléments du fond (entre eux). Si éléments du contour et éléments du fond sont identiques et non-orientés, le contour cible ne peut être détecté que si la séparation spatiale entre les éléments qui le forment est inférieure à celle des éléments du fond. En revanche, lorsque les éléments sont orientés, la détection reste possible pour des séparations entre éléments du contour allant jusqu’à 1.5 fois la séparation entre les éléments du fond.

Supériorité de la clôture, régularité et circularité. A partir d’un paradigme similaire et en cherchant à déterminer l’espacement maximal entre les éléments de Gabor à partir duquel la détection n’était plus réalisée, Kovacs and Julesz (1993, 1994) ont montré que les *contours fermés* sont plus saillants que les *contours ouverts* : pour un contour fermé, la distance maximale (Δ_c) entre les éléments du contour (définie comme celle pour laquelle la détection est assurée dans 75% des essais) est plus grande que pour un contour ouvert (Δ_o). De plus, alors que la saillance de contours ouverts augmente linéairement lorsque de nouveaux éléments séparés de Δ_o sont ajoutés, elle n’augmente que faiblement lors de l’addition de nouveaux éléments séparés de Δ_c , sauf si cette addition conduit à la fermeture du contour (auquel cas la détectabilité augmente de manière très importante). De même, ils ont montré que les performances de détection d’un contour circulaire chutent d’environ 16% lorsqu’un élément du contour est omis ; pour un contour ouvert, en revanche, l’omission d’un élément terminal ne provoque qu’une dégradation d’environ 1%. Cependant, Braun (1999) a montré que cet effet était moins fort que d’abord supposé, et Pettet et al. (1998) ont observé que, plus que les propriétés de fermeture, ce sont les propriétés de *régularité* et de *courbure* qui déterminent la détectabilité : les contours contenant des angles vifs

sont peu saillants, qu'ils soient ouverts ou fermés (Pettet et al., 1998). Les contours présentant des propriétés de *circularité*, au contraire, sont aisément détectables (Pettet, 1999).

Corrélats physiologiques

Il n'existe pas, à notre connaissance, d'étude physiologique ayant utilisé exactement ce type de stimulus chez l'homme ou l'animal. Néanmoins, on peut trouver dans Kapadia et al. (1995) une configuration très similaire : ces auteurs ont étudié l'influence d'une texture formée de barres orientées de manière aléatoire sur la réponse de cellules de V1 du singe à une barre optimalement orientée. Ils montrent que l'influence de la texture aléatoire est généralement suppressive, mais que si l'orientation de quelques éléments de la texture est modifiée de façon à ce qu'ils deviennent colinéaires à la cible, les effets supprimeurs diminuent ou disparaissent. Ils notent de plus que certaines cellules, dont les réponses n'étaient pas affectées par la texture aléatoire, deviennent facilitées sous ces conditions (voir Fig. 12 de Kapadia et al., 1995).

De même, les résultats des études électrophysiologiques qui se sont intéressées au processus de ségrégation figure/ fond et de "pop-out" (par ex. Nothdurft et al., 1999; Knierim and Van Essen, 1992) peuvent être interprétés comme traduisant des corrélats physiologiques possibles de la saillance ou de la détectabilité. On sait qu'une barre orientée noyée dans une texture de barres orthogonales est automatiquement détectée, sa saillance perceptive est telle qu'elle "pop-out" . Les études de Knierim and Van Essen (1992) et Nothdurft et al. (1999) montrent que, de manière analogue, la suppression des réponses des cellules de V1 du singe à une barre orientée est plus faible lorsque celle-ci est noyée dans une texture formée d'autres barres orthogonales, que si les barres périphériques sont (toutes) iso-orientées.

Importance fonctionnelle supposée

Les résultats psychophysiques ci-dessus ont été interprétés comme traduisant les lois régissant le *groupement perceptif* et *l'intégration de contours*, rappelant les lois de "Prägnanz" de la Gestalt (Wertheimer, 1923; Koffka, 1935) sous une forme quantitative, et mieux ancrée dans la compréhension actuelle du fonctionnement du système visuel.

5.2.4 Conclusion

En raison de leur dépendance commune à l'orientation, les trois types d'effets psychophysiques décrits dans cette partie (suppression du contraste apparent par un large pourtour, facilitation de la détection par des masques colinéaires, et influence de la géométrie du stimulus dans la détection de contours), et en particulier les deux derniers, ont quelquefois été associés comme représentant différentes descriptions d'un même mécanisme sensible à la colinéarité. Il apparaît pourtant que leur dépendance paramétrique n'est pas identique. Ainsi par exemple, les phénomènes de facilitation au seuil sont dépendants de la phase, alors que les autres ne le sont pas. La dépendance à la colinéarité diffère dans les trois cas, ainsi que la dépendance à l'excentricité. Ces différences, mises en évidence dans la Table 5.3, suggèrent que les mécanismes impliqués

pourraient être différents. Ainsi, pour Xing and Heeger (2001) et Williams and Hess (1998), il faut considérer que l'effet facilitateur mis en évidence par Polat and Sagi (1993) ne concerne que des éléments visuels présentés à contraste seuil, et n'a pas de conséquences sur le liage d'objets supraliminaires.

Finalement, bien que ces trois effets soient susceptibles de participer aux processus d'intégration de contour, de complétion de ligne et de segmentation des scènes visuelles, révélant ainsi l'importance potentielle de propriétés "de bas niveau" dans la construction d'une perception "globale", leurs rôles respectifs, et leurs parenté / complémentarité ne sont pas encore bien compris.

On observe en revanche une grande similarité des dépendances paramétriques mises en évidence dans les études psychophysiques et physiologiques qui ont utilisé le même type de stimulus¹⁴ (Tables 5.1 et 5.2). Ces analogies invitent à une mise en relation des deux niveaux d'analyse, dont la validité et les implications sont l'objet de la section suivante.

¹⁴On pourrait penser que seuls les résultats physiologiques concernant les modulations facilitatrices évoquées par un pourtour cross-orienté (Sillito et al., 1995; Levitt and Lund, 1997) n'ont pas d'équivalent psychophysique. En réalité, des études psychophysiques récentes révèlent des effets facilitateurs en cross-orientation, que ce soit dans des expériences de discrimination du contraste apparent (Ejima and Takahashi, 1985; Xing and Heeger, 2000), ou de détection (Yu et al., 2002). Dans le premier cas, ceux-ci n'apparaissent cependant que lorsque le contraste du réseau périphérique est plus faible que celui du réseau central (mais voir Yu et al., 2001). Pour ce qui est de la détection, Yu et al. (2002) montrent que lorsque le stimulus de pourtour (anneau, ou réseau localisé) est faiblement contrasté (10%), ce sont principalement les configurations *cross-orientées* qui induisent un effet facilitateur (le seuil de détection peut diminuer de 40%). Cet effet est très dépendant du contraste du pourtour : il n'apparaît que si celui-ci est faible, mais supraliminaire (c'est à dire dans un intervalle \sim [5%-20%]). Il est maximal lorsque la fréquence spatiale du centre et du pourtour sont similaires, mais il est peu sélectif en orientation et à la position spatiale du stimulus de pourtour, pourvu que l'orientation des deux réseaux soit significativement différente (l'effet n'est pas modifié pour des différences de 40° à 90°). Notons cependant que ces auteurs utilisent des stimuli de très petite taille, les diamètres intérieurs et extérieurs du réseau annulaire périphérique sont de 18' et 45' (vs 3.5° et 7° dans Xing and Heeger, 2000, par exemple).

5- Corrélats perceptifs et rôles fonctionnels

PARAMÈTRE	PSYCHOPHYSIQUE des modulations du contraste apparent	PSYCHOPHYSIQUE des facilitations aux zones terminales	PSYCHOPHYSIQUE de l'intégration de contour
Portée	quelques degrés d'angle visuel	dépend de la FS utilisée. Jusqu'à 10λ : $\sim 3-4^\circ$ aux plus faibles FS (Polat and Sagi, 1993, 1994a)	0.9° entre éléments du chemin
Orientation	max en <i>iso</i> , plus faible en cross mais controversé (cf. Yu et al., 2001)	max en <i>iso</i>	max en <i>iso</i>
Alignement	pas de dépendance (Cannon and Fullenkamp, 1991a; Xing and Heeger, 2001)	très dépendant de colinéarité, décroît entre 0° et 20° , disparaît $> 20^\circ$ (Williams and Hess, 1998)	dépendant de colinéarité, mais reste max $< 30^\circ$. (Williams and Hess, 1998)
Fréquence spatiale	max en <i>iso</i> mais controversé (Yu et al., 2001)	toujours testé en <i>iso</i>	toujours testé en <i>iso</i>
Phase	controversé Yu et al. (2001)	max en <i>phase</i> , diminue ou disparaît en <i>contre-phase</i> (Williams and Hess, 1998; Solomon et al., 1999)	très peu dépendant (Hess and Dakin, 1997)
Contraste du pourtour	forte dépendance. suppression augmente avec le contraste du pourtour	peu d'influence (Polat, 1999)	contraste supraliminaire utilisé, pas d'influence si contrastes aléatoires des éléments du fond (Hess et al., 1998)
Contraste du centre	forte dépendance.	contraste seuil, pas d'effet facilitateur à contraste supraliminaire (Williams and Hess, 1998)	contraste supraliminaire utilisé, pas d'influence si contrastes aléatoires des éléments du chemin (Hess et al., 1998)
Excentricité	effets plus forts en périphérie qu'en fovéa (Xing and Heeger, 2000)	disparaît en périphérie (Williams and Hess, 1998)	subsiste en périfovéa, forte diminution au delà de 10° (Hess and Dakin, 1997)

TAB. 5.3: Comparaison des dépendances paramétriques des effets observés en psychophysique : (i) suppression du contraste apparent d'un stimulus central par un stimulus pourtour (§5.1); (ii) facilitation de la détection en présence de masques colinéaires (§5.2); (iii) mécanismes impliqués dans la détection de contour tels qu'observés par Field et al. (1993) (§5.3).

5.3 Mise en relation des résultats physiologiques et psychophysiques

5.3.1 Introduction

Les phénomènes observés en psychophysique suggèrent que le contexte spatial dans lequel un objet est présenté influence le contenu de sa “représentation neuronale”.

Entre physiologie et psychophysique : le problème du codage. La compréhension des mécanismes physiologiques impliqués est donc directement liée à l’élucidation de la nature de la représentation des informations visuelles. Plus précisément :

- [A-1] Dans le cas des phénomènes de suppression, la présence du stimulus de pourtour induit une modulation de la représentation du *contraste* du stimulus. C’est donc indirectement la nature de cette dernière qu’il s’agit de comprendre.
- [A-2] Dans le cas des phénomènes de facilitation de la détection, ce que l’on recherche est un corrélat physiologique de la “*visibilité*”.
- [A-3] Dans le cas des phénomènes d’extraction de contour, le problème est plus complexe. Ce que l’on voudrait comprendre est l’origine et la nature de la différence entre la représentation d’un élément quelconque du chemin par rapport à un élément du fond, en supposant que c’est l’émergence de cette différence qui est à l’origine de la détectabilité du chemin. Ce problème peut être rapproché de celui du “binding” spatial (identité à travers l’espace). On peut considérer que le mécanisme responsable de la “*saillance*” du chemin est lié à une modulation des caractéristiques apparentes (ex. contraste) des éléments du chemin (resp. du fond), qui aurait pour conséquence de les rendre perceptivement différents des éléments du fond (resp. du chemin). La “*ségrégation figure/fond*” des éléments du stimulus se ferait automatiquement ou via un deuxième étage de traitement qui identifierait les éléments identiques comme faisant partie d’une même entité. On peut aussi considérer que les interactions latérales induisent, non pas forcément une modulation des caractéristiques locales des éléments du chemin, mais uniquement l’émergence d’une représentation de l’appartenance de chaque élément à une même entité (“*liage*”). La question peut alors être exprimée ainsi : “So what is the possible information that the visual system might use to identify “*connectiveness*” ?” (Hess et al., 1998).

De l’analogie à l’isomorphisme (et la causalité ?). En raison des nombreuses analogies observées entre la physiologie des modulations centre/ pourtour de l’amplitude des réponses des neurones de V1, et les résultats psychophysiques mentionnés ci-dessus, il est tentant d’interpréter les résultats physiologiques comme correspondant aux modulations de la représentation du contenu perceptif mis en évidence en psychophysique. De nombreux auteurs ont émis l’hypothèse d’un isomorphisme entre les deux types de phénomènes. En général, cette mise en relation est effectuée (plus ou moins explicitement) par le biais de certaines hypothèses, que l’on peut grossièrement décrire ainsi :

- [B-1] Le taux de décharge moyen des réponses évoquées par un objet visuel est corrélé avec (exprime ?) le contenu de la représentation neuronale de cet objet.
- [B-2] L'influence d'un objet sur la perception d'un autre objet est corrélée avec (due à ?) la modulation observée en physiologie du taux de décharge des neurones de V1 sensibles à cet objet, par l'activation du pourtour de leur champ récepteur. Ainsi par exemple, la suppression (resp. facilitation) du niveau de réponse des cellules de V1 correspond à une diminution (resp. facilitation) de la saillance du stimulus, ou de son contraste apparent.
- [B-2.1] Ces modulations pourraient être véhiculées par la connectivité horizontale intrinsèque à V1.

Ce raisonnement, ici délibérément caricaturé, soulève un certain nombre d'interrogations. Nous discutons dans la suite la validité de ces propositions, et des modèles qui en sont inspirés. Nous présentons ensuite les hypothèses alternatives qui ont été proposées ("collector units", synchronisations). Enfin, nous discutons de manière plus générale la signification possible de l'observation d'une corrélation entre réponses neuronales dans V1 et expérience perceptive.

5.3.2 Modulations centre/pourtour de l'amplitude des réponses de V1

L'idée selon laquelle les effets observés sont dus à une modulation de l'amplitude (taux de décharge moyen) des réponses des neurones de V1 lors de la stimulation du pourtour est justifiée par l'existence des nombreuses analogies entre les interactions latérales observées en psychophysiques et les modulations du taux moyen de décharge des réponses mesurées en électrophysiologie (Tables 1-3). Elle pose cependant un certain nombre de problèmes. En effet, il découle naturellement de [A1-3] et [B1] qu'il faut alors supposer que le taux de décharge des neurones individuels est corrélé avec la représentation du contraste apparent, de la visibilité et du "liage perceptif".

Amplitude des réponses et codage du contraste. Le fait que le taux de décharge des neurones soit corrélé avec la représentation du contraste apparent est cohérent avec un ensemble de données physiologiques montrant que le taux de décharge des cellules de V1 en réponse à un stimulus unique, présenté dans leur CR, est corrélé avec le contraste du stimulus (Tolhurst, 1989).

Cette hypothèse fournit une explication naturelle aux phénomènes de modulation suppressive. Elle peut expliquer les phénomènes de facilitation de la détection, si l'on suppose que la "visibilité" n'est qu'une conséquence du contraste apparent¹⁵, et que "visibilité" et contraste apparent partagent la même représentation neuronale. Elle peut aussi fournir une explication aux mécanismes d'extraction de contour si l'on considère que la saillance est une conséquence du contraste apparent : les éléments du chemin apparaîtraient comme étant plus contrastés que les éléments du fond, donc plus saillants que ceux-ci.

Hess et al. (1998) ont cherché à tester la validité de cette hypothèse. En supposant que le liage soit codé dans l'amplitude de la réponse, et que celle-ci soit corrélée avec le contraste apparent du

¹⁵c'est à dire si l'on suppose que l'élément de Gabor central devient visible lorsque son contraste apparent, supérieur à son contraste physique, dépasse un certain seuil, cf. par exemple Adini et al. (1997).

stimulus, on pourrait penser qu'il est important que les éléments du stimulus (chemin + fond) aient le même niveau de contraste physique. Leurs résultats montrent que les performances d'extraction de contour ne sont pas affectées lorsque le contraste des éléments (chemin + fond) est choisi aléatoirement autour de 50%, avec des variations comprises entre 0% et 40%. Enfin, et surtout, ils ont comparé le contraste apparent des éléments du fond et des éléments du chemin. Leurs résultats ne révèlent aucune différence significative.

Il a de plus été observé que, si l'on considère un élément de Gabor cible, présenté non pas à contraste seuil comme dans les expériences de Polat and Sagi (1993), mais à un niveau de contraste à peine supraliminaire¹⁶, la présence des éléments périphériques n'entraîne pas de modulation du contraste apparent de la cible (Williams and Hess, 1998).

Il semble ainsi que les phénomènes d'extraction de contour ne sont pas liés à des modulations du contraste apparent des éléments du chemin¹⁷. De tels mécanismes pourraient expliquer les phénomènes de facilitation de la détection, mais ils auraient alors pour particularité de n'opérer qu'à contraste seuil.

Participation de la connectivité horizontale. Il est fréquemment proposé que les *projections horizontales* à longue distance sont responsables des modulations d'amplitude des réponses de V1.

Ainsi, Adini et al. (1997) se sont intéressés aux mécanismes de détection d'une cible présentée simultanément à une "chaîne" composée de 2 à 12 masques fortement contrastés (30%), espacés de 2λ , de même orientation, formant soit une configuration parallèle lorsque les masques sont placés côte à côte, soit une configuration colinéaire lorsque les masques sont alignés. Les seuils de détection de la cible sont analysés en fonction du nombre de masques (ou longueur de la chaîne) et de leur configuration spatiale. La relation observée est non linéaire : pour de faible longueurs de chaîne (1-3 masques de part et d'autre de la cible), ils observent une facilitation de la détection, mais lorsque la longueur de la chaîne est augmentée, la facilitation décroît chez tous les sujets (les seuils de détection peuvent parfois revenir au niveau de base) puis réapparaît dans certains cas¹⁸. Les auteurs proposent un modèle (Figure 5.4) dans lequel ces phénomènes dérivent des interactions excitatrices et inhibitrices sous-tendues par les connexions horizontales à longue distance reliant les neurones sensibles à chaque élément du stimulus. Ici, l'élément de Gabor cible est considéré comme étant détecté lorsque les activités des neurones qui y sont sensibles dépassent un certain seuil. La stimulation du pourtour provoque des "vagues" d'excitation et d'inhibition qui entrent en compétition en se propageant le long de la connectivité horizontale, venant moduler les activités (des neurones sensibles à la cible *et* aux masques), et, par conséquent, les seuils de détection. La dépendance non linéaire du seuil de détection au nombre de masque est interprétée

¹⁶La cible a un contraste supérieur de +6dB au seuil de détection pour chaque sujet. Les masques sont des éléments de Gabor colinéaires, de contraste 40%, situés à une distance 3λ de la cible.

¹⁷soit parce que le "liage" n'est pas codé dans l'amplitude de la réponse, soit parce que l'identification de l'amplitude de la réponse et de la représentation du contraste apparent est erronée.

¹⁸On note en outre une influence importante de l'apprentissage dans ces phénomènes. L'effet de "*chain depression*" est ainsi dépendant de l'entraînement des sujets : plus prononcé dans la configuration parallèle au départ, il apparaît de manière similaire dans les deux types de configuration avec la pratique.

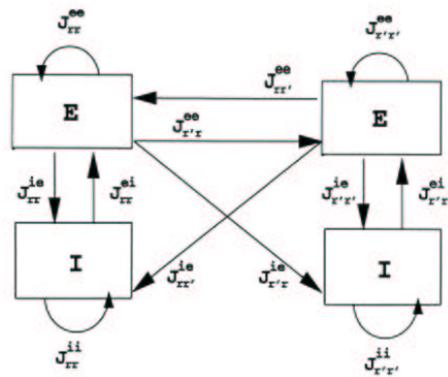


FIG. 5.4: Représentation schématique du Modèle de Adini et al. (1997). Chaque couple E-I correspond aux populations neuronales excitatrices (E) et inhibitrices (I) activées par un stimulus localisé (élément de Gabor). L'efficacité des connexions horizontales décroît avec la distance. Ce modèle est utilisé pour rendre compte des effets de diminution du seuil de détection d'une cible entourée de deux éléments de Gabor colinéaires (Polat and Sagi, 1993, 1994a), ou des variations nonlinéaires du seuil de détection en présence d'une chaîne d'éléments de Gabor colinéaires, avant et après apprentissage. Les auteurs supposent que la détection de la cible est assurée lorsque les activités des populations qui y sont sensibles dépassent un certain seuil. Dans la condition où les stimuli sont colinéaires, des vagues d'excitation et d'inhibition se propagent le long de la connectivité horizontale, et modulent les activités.

comme traduisant des processus de compétition entre les mécanismes excitateurs et inhibiteurs.

De même, les modèles de Z. Li (Li, 1998, 1999a, 2002) proposent qu'il existe une correspondance entre les taux de décharge des cellules de V1 et la saillance perceptive :

“the primary visual cortex (V1) provides a saliency map such that, for a given visual scene, firing rates of V1's output neurons increase monotonically with the saliency values of the visual input in the corresponding classical receptive fields” (Li, 2002) ;

et que la connectivité horizontale est responsable des modulations du comportement de la carte de saillance :

“horizontal intracortical interactions make each pyramidal cell's response dependent on both the input strength within its CRF and the contextual stimuli, thus mediating the computation of saliency”.

Ces modèles supposent que la connectivité horizontale induit une facilitation des réponses entre neurones de CR alignés et une suppression des réponses lorsque l'alignement n'est pas respecté (configuration parallèle). Cette suppression décroît lorsque l'orientation relative des éléments pré- et post- synaptiques augmente (pas ou peu de suppression entre éléments cross-orientés). L'efficacité des interactions facilitatrices décroît avec la distance, et la courbure. Le fonctionnement du modèle est le suivant : (i) l'équilibre entre les interactions horizontales facilitatrices en iso-orientation/ iso-alignement et suppressives en iso-orientation est tel que les zones homogènes sont globalement supprimées (Fig. 5.5b) ; (ii) si, dans une zone homogène, se trouve un élément contrastant avec la texture de fond, il est facilité (car il est moins affecté par les mécanismes de suppression en iso-orientation que ses voisins, Fig. 5.5c). Z. Li propose que ce phénomène explique

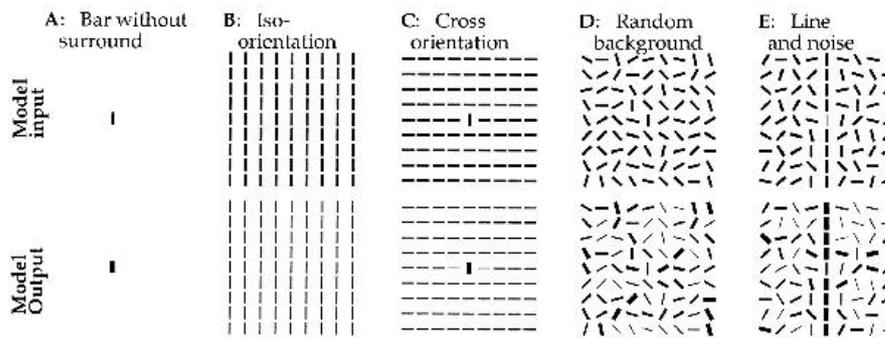


FIG. 5.5: Illustration du modèle de Z. Li. Influences contextuelles sur les réponses évoquées par une barre centrale verticale et sur sa perception. **A.** pas de stimulus contextuel. **B.** Lorsque la barre est placée dans une région homogène, les réponses sont supprimées car l'inhibition induite par les éléments iso-orientés domine l'excitation induite par les éléments colinéaires. **C.** "Pop out" : la barre est cross-orientée par rapport à la texture de fond, elle est facilitée car elle ne subit pas, contrairement à ses voisins, de suppression iso-orientée. **D-E.** Intégration de contour : lorsque la barre (ici faiblement contrastée) est placée au sein d'un contour noyé dans une texture aléatoire, l'excitation colinéaire domine et la réponse est facilitée. Figure 2 de Li (1999a).

le "pop-out" perceptif ; (iii) du fait des interactions horizontales excitatrices, les réponses des cellules répondant à une ligne de contour placée sur un fond texturé sont facilitées (Fig. 5.5d). Z. Li propose que ce phénomène explique les mécanismes d'intégration de contour ; (iv) De même, les réponses des neurones sensibles aux zones de frontière séparant deux régions sont facilitées, alors que les réponses des neurones sensibles aux zones intérieures des régions sont supprimées. Z. Li propose que ce dernier phénomène est impliqué dans la segmentation de l'image. Ce modèle est aussi utilisé pour rendre compte d'autres phénomènes de recherche visuelle et des asymétries qui les caractérisent¹⁹.

Implications pour l'organisation de la connectivité horizontale. Cette hypothèse conduit à un certain nombre de problèmes ou de prédictions sur l'organisation de la connectivité horizontale. Tout d'abord, pour qu'elle puisse expliquer la totalité des résultats psychophysiques, il faut que la portée de la connectivité horizontale soit similaire à l'étendue des interactions latérales, de l'ordre de quelques degrés d'angle visuel. En vision fovéale, pour relier des champs récepteurs distants de 3 degrés d'angle visuel, il faut - selon le facteur de magnification cortical considéré (de l'ordre de 3-10 mm/°) - que l'étendue des projections horizontales soit (très) supérieure à 10 mm (cf. aussi discussion §3.6). Qu'une telle portée soit compatible avec l'anatomie de V1 chez l'homme (et avant cela, chez le singe) reste à démontrer. De plus, comme nous l'avons mentionné

¹⁹Les tâches de recherche visuelle ont pour objet de trouver une cible au milieu de distracteurs. Lorsque cibles et distracteurs ne sont définis que par une caractéristique ("feature search"), la tâche est aisée. La cible "saute aux yeux", c'est le "pop-out". Lorsque la cible se distingue des distracteurs par une combinaison de caractéristiques, dont chacune est présente au niveau des distracteurs, la tâche est plus complexe et peut nécessiter une recherche sérielle de l'image ("conjunction search"). On mesure les temps de réaction, qui reflètent la difficulté de la tâche. On observe une asymétrie de la recherche si une cible *A* entre des distracteurs *B* et plus difficile à trouver qu'une cible *B* au milieu de distracteurs *A*. Z. Li suppose que les temps de réaction dépendent de la saillance du stimulus, c'est à dire, pour le modèle, de l'amplitude des réponses au stimulus considéré.

plus haut (§5.2.2), la portée des interactions latérales observées en psychophysique dépend de manière critique de la fréquence spatiale du stimulus utilisé. La portée de la connectivité horizontale dépendrait-elle alors de la fréquence spatiale préférée des neurones pré- et post-synaptiques ? Nous ne connaissons pas de données expérimentales relatives à cette question. En outre, certains phénomènes psychophysiques (“facilitation au seuil”) semblent dépendre de la phase des stimuli utilisés. Sous l’hypothèse d’un strict isomorphisme, ceci suggérerait que les connexions horizontales relient des cellules *simples* et de *même phase*. La validité de cette hypothèse n’a pas directement été testée expérimentalement, mais de nombreuses études ont montré que les cellules complexes et les cellules simples présentaient des phénomènes de modulation centre/ pourtour similaires (§2.2, que les modulations soient suppressives ou facilitatrices).

5.3.3 Hypothèses alternatives : à la recherche d’une nouvelle dimension

Plusieurs hypothèses alternatives ont été proposées. En règle générale, elles sont motivées par le fait qu’une représentation par une seule dimension (le taux moyen de décharge) ne semble pas suffisante pour expliquer les phénomènes observés en psychophysique (et sous-tendre en particulier à la fois le liage perceptif et la représentation du contraste apparent).

Nous mentionnons tout d’abord une hypothèse rencontrée dans la littérature psychophysique, conceptuellement très différente des suivantes, quoiqu’inspirée elle-aussi des données physiologiques : le modèle de “*collector units*”. Nous présentons ensuite l’hypothèse du liage par *synchronisation*, qui suppose généralement une participation de la connectivité horizontale. Enfin, revenant aux modulations centre/pourtour des réponses de V1, nous présentons les hypothèses de modulation de la *variabilité* des réponses, et de multiplexage temporel.

Collector Units

Une proposition théorique alternative souvent rencontrée dans la littérature psychophysique (Morgan and Hotopf, 1989; Moulden, 1994; Mussap and Levi, 1995; Morgan and Baldassi, 1997) est que les stimuli allongés sont traités par des unités collectrices (“collector” ou “collator” units), filtres (“de deuxième ordre”) allongés qui recevraient des entrées provenant d’un certain nombre de filtres (“de premier ordre”) plus limités spatialement, combinées de manière linéaire ou non-linéaire. Sur le plan physiologique, il est souvent proposé que ces unités correspondent aux champs récepteurs allongés et de grande taille observés dans la couche VI (jusqu’à environ 8 ° chez le chat, cf. §3.3), qui pourraient être contruits à partir de la convergence de cellules de la couche V de plus petits champs récepteurs et d’orientation similaire (Gilbert and Wiesel, 1985; Bolz and Gilbert, 1986; Schwartz and Bolz, 1991). Les rôles prêtés aux hypothétiques “collector units” varient selon les auteurs. Nous les résumons ainsi :

- [i] Dans l’implémentation proposée par Morgan et coll (Figure 5.6), le câblage entre filtres de premier ordre et collector unit n’est pas effectué de manière strictement discriminante : une unité collectrice peut recevoir des signaux²⁰ issus de filtres d’orienta-

²⁰uniquement excitateurs dans le modèle initial (Morgan et Hotopf, 1989) et excitateurs ou inhibiteurs dans le modèle le plus récent (Morgan and Baldassi (1997)).

tion locale légèrement différente de l'orientation résultante, ou de position légèrement décalée par rapport au champ récepteur résultant. Dans ce contexte, et par rapport au problème qui les intéresse, ces auteurs proposent que la fonction des unités collectrices soit de représenter l'orientation globale du stimulus (son enveloppe spatiale) :

“ *The function of such collector units would be to encode the orientation of lines in the image that are made of many components differing in sign of contrast and local orientation, for example the horizon*” (Morgan and Baldassi, 1997).

Parce que les unités collectrices peuvent être influencées par l'orientation locale des filtres afférents, ce modèle permet de rendre compte de certaines illusions dans lesquelles l'orientation des éléments locaux influence la perception de l'orientation de la texture globale (par ex. illusion de Fraser dite “de la corde torsadée”, Morgan and Baldassi, 1997).

- [ii] Le modèle des unités collectrices rappelle le concept de liage par convergence. Suivant une logique similaire à celle qui mena à l'hypothèse des “cellules grand-mères”, il a été suggéré que ces unités fonctionnent comme des “détecteurs” de contours partiels ou complets, ou de “la colinéarité” :

“*Pooling of non-linear sub units along their orientation axis may provide a CRF mechanism for detecting collinearity*” (Polat and Norcia, 1996).

C'est souvent sous cet angle qu'elles ont été proposées comme un substrat possible des interactions latérales facilitatrices au seuil observées en psychophysique ou en physiologie humaine (ex. Polat and Norcia, 1996, 1998; Polat and Tyler, 1999)²¹. La logique de la relation effectuée entre la détection de la colinéarité de la configuration des éléments visuels et la détection d'un élément particulier n'est néanmoins pas très claire. De telles unités sembleraient plus aptes à jouer un rôle dans les phénomènes d'intégration de contour proprement dits, ou la détection de cibles dans les expériences de type de Field et al. (1993). Il a été argumenté qu'une telle solution se heurterait à un problème d'*explosion combinatoire*, puisqu'il faudrait imaginer qu'il existe autant d'unités collectrices que de formes (courbure, longueur, etc..) de contours possibles.

- [iii] Notons cependant que ces unités, si elles existent, en dehors de leur statut possible de “détecteurs”, paraissent aptes à encoder des *interactions* spatiales entre CR distants, qui pourraient participer à la représentation de l'image. La différence majeure entre ce type de représentation et celle qui serait véhiculée par des connexions latérales, est qu'ici l'information locale et l'information relative aux interactions spatiales ont des représentations distinctes (chacune restant potentiellement accessible) alors que dans un modèle classique fondé sur la connectivité horizontale, les interactions spatiales sont susceptibles de perturber la représentation des éléments particuliers (par ex. leur contraste).

²¹“The present results are consistent either with specialized elongated non-linear CRF mechanisms that pool the outputs from several smaller filters in a configuration-specific fashion or with modulatory surround effects that occur when stimuli are placed outside of the CRF”. Polat and Norcia (1996).

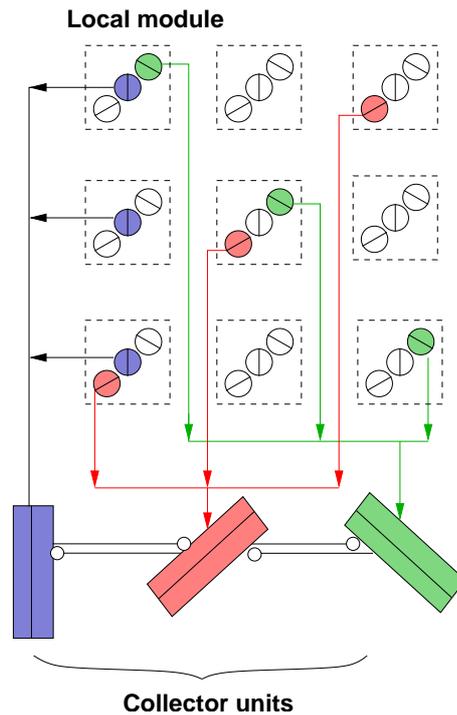


FIG. 5.6: Le modèle de “Collector Unit” de Morgan and Hotopf (1989). Les “collector units” reçoivent une somme pondérée ($\sum w_i o_i$) de signaux issus de filtres orientationnels “de premier ordre” (o_i). L’efficacité w_i de ces projections est maximale si les filtres de premier ordre sont topographiquement alignés et de même orientation que l’orientation de l’unité collectrice. Elle décroît de manière gaussienne lorsque la position des filtres de 1er ordre s’écarte de l’axe du champ récepteur de l’unité collectrice, ou si leur orientation individuelle par rapport à celle de l’unité collectrice augmente.

Synchronisations

Il a aussi été proposé que les effets observés en psychophysique soient dus à des mécanismes de synchronisation des dynamiques neuronales. On peut considérer que la détection d’un contour n’est possible que lorsqu’il est identifié par le système visuel comme un seul et unique objet. Cette identification nécessite la représentation d’une affiliation commune des éléments du contour à un même objet (identité spatiale). En ce sens, la détection est confrontée au problème du liage (“binding problem”). Pour résoudre ce problème, il a été proposé que les neurones répondant à différentes caractéristiques d’un même objet soit “étiquetés” par les corrélations temporelles de leurs activités (von der Malsburg, 1981; von der Malsburg and Schneider, 1986; Abeles, 1991). Une possibilité est que ces neurones oscillent en phase en réponse au stimulus, et en décalage de phase par rapport aux neurones sensibles à d’autres caractéristiques de l’image. Des oscillations dites γ (40-50 Hz) évoquées par le stimulus ont en effet été observées expérimentalement dans V1 du chat, par enregistrements électrophysiologiques multi-unitaires et potentiel de champ (pour une revue, voir : Engel et al., 1992; Singer and Gray, 1995). Il a souvent été proposé que les synchronisations des réponses participent au liage des différentes caractéristiques d’un même objet,

et à la segmentation des caractéristiques d'objets différents²². Un tel modèle pourrait fournir une explication à la supériorité de la clôture, dont il est difficile de rendre compte par un modèle fondé exclusivement sur l'amplitude des réponses :

“It might be speculated that reverberating circles of the Hebbian-type are behind closure superiority : propagation of a synchronous volley of neuronal firing might be arrested at the end of an open contour : however, when the contour is closed, and it is assumed that it has a “closed” projection in the visual cortex, activity might flow around for a long time (which can also be called short-term memory).” Kovács (1996).

Cette hypothèse est au centre du modèle de Yen and Finkel (1998). Celui-ci décrit ainsi un réseau de cellules sensibles à l'orientation et reliées par des connections horizontales facilitatrices ou inhibitrices, dont l'organisation spatiale rappelle le champ d'association proposé par Field et al. (1993). Les réponses des cellules fortement facilitées se synchronisent temporellement. La saillance perceptive est alors déterminée par la somme des activités des cellules synchronisées (oscillateurs couplés). Sous cette hypothèse, ce modèle rend compte d'un ensemble de résultats expérimentaux (Polat and Sagi, 1993; Field et al., 1993; Kapadia et al., 1995; Pettet et al., 1998). Comme suggéré par Kovács (1996), il fournit une explication à l'augmentation de la saillance des contours lisses et clos (Kovacs and Julesz, 1993, 1994) : en effet, on peut montrer que la synchronisation d'une chaîne d'oscillateurs couplés est facilitée lorsque la chaîne est fermée (Kopell and Ermentrout, 1986). La synchronisation des oscillateurs activés par un contour fermé peut être obtenue pour un couplage moins fort, c'est à dire dans le cadre du modèle, une distance plus grande entre les éléments activés ($\Delta_c > \Delta_o$, cf. §5.2.3), que lorsque le contour est ouvert. Ce modèle ne rend pas compte de l'influence du contraste dans ces interactions.

Modulation de la variabilité.

On considère fréquemment que les performances de détection sont limitées par le niveau de “bruit interne” du système visuel (Burgess et al., 1981; Pelli and Farell, 1999). On pourrait ainsi imaginer que les effets facilitateurs observés en psychophysique, s'ils reflètent une augmentation du rapport signal/bruit, correspondent davantage à une réduction du bruit interne, qu'à une augmentation du niveau du signal.

Dans ce contexte, et à la lumière de leurs résultats physiologiques, Kasamatsu et al. (2001) ont très récemment proposé que la présence des stimuli contextuels entraîne une réduction de la *variabilité* des réponses des neurones de V1 sensibles à la cible (d'essai en essai), et que ce soit cette diminution de la variabilité qui explique l'amélioration de la détection (ou de la visibilité). En physiologie, la réduction de la variabilité n'apparaît que lorsque les réponses sont facilitées, c'est à dire à contraste seuil dans la plupart des cas. Il a donc été suggéré que ce mécanisme soit réservé aux interactions observées à contraste seuil (Hess and Field, 1999). Sur le plan physiologique, comme sur le plan psychophysique, cette explication soulève en réalité un certain nombre d'in-

²²Nous n'entrerons pas ici dans le débat concernant la validité des preuves expérimentales concernant le codage par synchronisation, ni dans une discussion relative à l'intérêt théorique d'un tel codage : pour une réévaluation récente de cette hypothèse, voir Gray (1999) et Shadlen and Movshon (1999).

terrogations, pour lesquelles il existe encore peu d'éléments de réponse, par exemple : (i) de quoi dépend la variabilité des réponses et comment cette variabilité peut-elle être réduite ? (ii) comment expliquer que cette diminution de la variabilité dépende aussi de l'alignement, de la phase, de la distance etc... ? (iii) pourquoi le mécanisme influençant la variabilité au seuil n'influencerait-il pas la variabilité au dessus du seuil ? (iv) comment la variabilité des réponses individuelles influence-t-elle le traitement de l'information visuelle ?

Cette hypothèse demande à être approfondie, tant sur le plan expérimental que sur le plan théorique. Elle nous semble néanmoins intéressante car elle soulève, peut-être plus directement que l'hypothèse d'une représentation par le taux de décharge, le problème du "décodage" (extraction du signal présent dans un ensemble de neurones dans une situation de grande variabilité).

Multiplexage temporel.

Le fait que l'amplitude de la réponses des neurones de V1 "code" le contraste du stimulus est controversé. En effet, des résultats physiologiques récents ont montré que l'information relative au contraste du stimulus était principalement présente dans la partie initiale des réponses corticales ou la *latence* (Gawne et al., 1996; Gawne, 2000), l'amplitude de la réponse n'étant en revanche que faiblement affectée par la variation du contraste (pour des contrastes moyens ou forts)²³.

De plus, plusieurs études électrophysiologiques ont montré que l'influence du contexte spatial sur les réponses des neurones de V1 présentait des dynamiques particulières : les effets de suppression par le pourtour proche semblent très rapides, de l'ordre de quelques ms, et l'influence de l'orientation du pourtour est visible après environ 20 ms (Knierim and Van Essen, 1992). Lorsque le stimulus présenté est formé de surfaces texturées (figure/fond), les modulations apparaissent avec un plus long délai temporel, de l'ordre de 50 ms à 100 ms après le début de la réponse (Zipser et al., 1996). Enfin, il semble que les modulations attentionnelles sont encore plus tardives, et apparaissent environ 200 msec après le début de la réponse (Lamme et al., 2000).

Ces observations conduisent à l'hypothèse d'un multiplexage temporel, où différents aspects du stimulus seraient représentés à différents intervalles temporels de la réponse :

"V1 neurons thus express different aspects of visual processing at different times, ranging from simple receptive field based processing up to aspects of fully evolved perceptual organization." Lamme et al. (2000)

Il a ainsi été proposé (Hess et al., 1998) que la réponse transitoire initiale des neurones de V1 soit davantage liée aux entrées thalamiques et fournisse une information relative au contraste du stimulus, alors que les variations plus tardives de la réponse traduiraient une information liée à la présence du contexte. En réponse aux stimuli utilisés dans les études d'extraction de contour, la réponse initiale des neurones de V1 sensibles aux éléments du chemin et du fond serait identique, ce qui expliquerait que leur contraste apparent soit identique. La réponse plus tardive des neurones sensibles aux éléments du chemin différerait au contraire de celles des neurones sensibles aux éléments du fond, et cette différence correspondrait à un codage du "liage" des éléments, ou de la ségrégation figure/ fond.

²³mais fortement corrélée avec l'orientation du stimulus.

La validité de cette proposition n'est pas clairement établie. D'autres auteurs (Fries et al., 2001) ont proposé au contraire que la latence des réponses reflète déjà une information concernant le liage perceptif. En effet, Fries et al. (2001) ont montré par enregistrements multicellulaires et mesure du potentiel de champ chez le chat qu'en période d'activité γ , les activités spontanées et - par conséquent - la latence des réponses de neurones de CR voisins ou d'orientation similaires sont corrélées (voir aussi Tsodyks et al., 1999). Les auteurs proposent ainsi que l'activité spontanée (qui peut être modulée par des processus descendants) exprime de manière continue l'architecture fonctionnelle des connexions horizontales et joue un rôle dans les mécanismes de liage en favorisant une synchronisation immédiate des réponses de neurones voisins ou de propriétés semblables²⁴.

Notons que, mis à part le parti pris concernant le rôle fonctionnel de l'activité γ , cette proposition n'est peut-être pas incompatible avec la précédente. On peut imaginer que les interactions entre neurones relativement distants se développent de manière retardée par rapport à l'initiation des réponses, mais persistent sous la forme d'une activité "spontanée" et se propagent, venant influencer les dynamiques des réponses à des stimuli ultérieurs. Dans ce cas, la latence des réponses reflèterait non pas les interactions existantes entre les différents stimuli présents dans la scène, mais des informations concernant le stimulus présent dans le CR (par ex. contraste) et l'histoire de la stimulation et de l'activité du réseau (voir aussi partie III).

5.3.4 Quel est le rôle des activités de V1 dans la perception ?

Les modèles mentionnés ci-dessus supposent implicitement que les modulations centre/ pourtour observées dans V1 reflètent non seulement le contenu perceptif, mais aussi jouent un rôle fonctionnel dans ce qui sera la décision perceptive (ou les performances du sujet). En réalité, l'observation des corrélations entre les phénomènes physiologiques et les phénomènes psychophysiques n'est pas suffisante pour permettre cette mise en relation. Pour véritablement évaluer la nature de la relation entre les activités neuronales et la perception (et en particulier sa dimension *causale*), il faudrait pouvoir répondre à une série de questions²⁵, par exemple :

- [a] Les activités de V1 sont-elles *nécessaires* à la perception ? (soit dans notre cas, les modulations centre/pourtour des réponses de V1 sont-elles nécessaires pour que les phénomènes perceptifs d'interactions latérales apparaissent ?)
- [b] Les activités de V1 sont-elles *prédictives* du comportement du sujet ? Quels neurones ? Combien ? Comment les informations qu'elles véhiculent doivent-elles être combinées (Parker and Newsome, 1998) ?
- [c] Les activités des neurones de V1 sont-elles *suffisantes* pour générer un percept ? ("are we aware of activity in primary visual cortex ?" (Crick and Koch, 1995) ou encore font-elles partie d'un ensemble qui serait suffisant pour générer un percept ? (ou bien

²⁴"Spontaneous activity could thus serve to continuously translate the functional architecture of cortico-cortical association connections into coherent and column-specific excitability fluctuations. These, in turn, could bias the grouping of responses to afferent signals by adjusting their temporal coherence."

²⁵cf. aussi la définition des "criteria that should be fulfilled if we are to claim that some neuron or set of neurons plays a critical role in the generation of a perceptual event" de Parker and Newsome (1998).

l'on ne serait conscient que d'un "recodage" complet du résultat des opérations effectuées dans V1 ? (Crick and Koch, 1995). C'est la question posée par les récentes tentatives d'identification de "*Neural Correlates of Consciousness*"²⁶ (NCC, Crick and Koch, 1995, 1998) ou de "*Neural Correlates of visual awareness*" (NCVA, Lamme et al., 2000).

- [d] Si le contenu perceptif dépend d'un "recodage" de l'activité de V1 au niveau des aires supérieures (en particulier V2, V4, IT), de quelle forme est-il ? Observe-t'on de meilleures corrélations des activités avec le contenu perceptif ? Ces activités sont-elles prédictives ? Comment dépendent-elles des activités de V1 ?

Les activités de V1 sont-elles nécessaires à la perception ? On sait que lorsque V1 est lésé, les aires V2, V4 et IT sont essentiellement silencieuses (chez le singe) (Nowak & Bullier, 1997). Les cellules de MT conservent une activité, et des sélectivités quasiment non-affectées²⁷ (Rodman et al., 1989). Des sujets humains ayant subi une lésion unilatérale de V1 peuvent présenter des performances supérieures au niveau de chance lorsqu'on les force à deviner certains attributs du stimulus présenté à l'hémichamp aveugle (le phénomène de "blind sight" (Weiskrantz, 1996, Weiskrantz, 1974), mais ceux-ci se disent entièrement aveugles. Ainsi V1 (et/ou des zones corticales en amont de V1 dans la voie ventrale) semble(nt) *nécessaire(s)* pour la conscience perceptive normale (mais pas pour tous les comportements guidés par la vision).

Les modulations centre/pourtour des réponses de V1 sont-elles nécessaires pour générer au niveau perceptif les effets d'interactions latérales ? Il n'existe, à notre connaissance, encore aucune donnée expérimentale permettant d'affirmer que les activités de V1 participent réellement, pour ces "illusions", à la construction de contenu perceptif. Il existe des indications montrant que les modulations centre/ pourtour de V1 sont créées, au moins en partie, dans V1 (via la connectivité horizontale, cf par ex. Bringuier et al., 1999 et §3). Néanmoins, il est également proposé que la connectivité en retour (de V2, MT) participe à ces phénomènes (Bullier, 2001, cf. §3). Dans ce cas, le fait que les modulations centre/ pourtour soient impliquées dans la construction initiale du percept, qu'elles participent, après une première vague ascendante ("feedforward sweep"), à une analyse plus détaillée de la scène, ou encore qu'elles soient postérieures à un traitement lui-même suffisant pour générer le percept, n'est pas clair.

Les activités de V1 sont-elles prédictives du comportement du sujet ? Une manière d'approfondir l'étude des corrélations entre les activités de V1 et la perception serait de déterminer le caractère *prédictif* (d'un essai sur l'autre) des réponses de V1, dans un paradigme caractérisé par une variabilité des réponses comportementales en réponse à un même stimulus²⁸.

²⁶"A neural correlate of the contents of consciousness is a neural representational system N such that representation of a content in N directly correlates with representation of the content in consciousness". (Chalmers, 2000).

²⁷Les réponses sont alors probablement médiées par le colliculus supérieur (Rodman et al, 1990).

²⁸"Fluctuations in the firing of some set of the candidate neurons to the repeated presentation of identical external stimuli should be predictive of the observer's judgement on individual stimulus presentations". Parker & Newsome, 1998.

Idéalement, une telle étude, inspirée des travaux pionniers de Newsome et coll. (par ex. Newsome et al., 1989; Britten et al., 1992, 1996), nécessite que les activités neuronales soient enregistrées pendant que le sujet effectue une tâche rigoureusement contrôlée de détection ou de discrimination, c'est à dire que les données électrophysiologiques et psychophysiques soient recueillies simultanément sur le même animal.

On trouve de premières tentatives de ce type d'approche. Ainsi, Super et al. (2001b)²⁹ ont enregistré l'activité de neurones de V1 de singes macaques qui devaient signaler (en effectuant une saccade) la présence d'une figure (surface texturée) sur un fond texturé. Ils montrent que la réponse initiale ne diffère pas selon que la figure (qui est présente) est perçue ou non. En revanche, ils observent qu'une composante tardive de la réponse (>100 ms) est supprimée de manière sélective lorsque la figure n'est pas perçue (Figure 5.7). Cette composante tardive correspond aux modulations centre/pourtour observées pour ce type de stimuli, qui sont interprétées comme traduisant la relation figure/fond des objets présents dans la scène (Lamme, 1995). Ils montrent cependant qu'il ne faut pas en conclure que les modulations observées sont directement le reflet de la décision. En effet, lorsqu'on augmente le nombre d'essais où la figure est absente ("catch"), on observe un nombre croissant de situations où les modulations centre/pourtour apparaissent lorsque la figure est présente, mais où le singe ne la détecte pas. Pour expliquer ces résultats, les auteurs proposent que les modulations tardives reflètent une représentation intermédiaire sur laquelle sera fondée, dans une étape ultérieure, la décision.

"the modulation is neither a direct representation of the stimulus nor a direct reflection of the outcome of the decision process[...] rather it seems to reflect some internal representation of the stimulus that may function as an intermediate between strictly sensory and decision-related process".

Ils supposent que la décision perceptive dépend d'un critère décisionnel, lui-même sensible à un *a priori* sur la probabilité que la figure soit absente, qui augmente lorsque le nombre de "catch" augmente, et qui pourrait éventuellement être bruité. Ils montrent qu'un tel modèle permet de rendre compte de leurs résultats.

Notons que l'interprétation quantitative de ce genre de données soulève de nouvelles questions : il est difficile de concevoir qu'un seul neurone (celui qu'on enregistre) soit responsable du contenu perceptif et de la décision. L'information utile est vraisemblablement liée aux réponses d'une large population de neurones, qui a priori ne sont pas entièrement redondantes. Comment les informations présentes dans cette population sont-elles combinées pour participer à la construction du percept ? Peut-on considérer, par exemple, que les seuils perceptifs sont déterminés par les neurones qui ont les seuils les plus bas pour le stimulus utilisé (Barlow, 1996, "lower envelope model") ? La réponse perceptive est-elle au contraire liée à la combinaison (la moyenne ? une moyenne pondérée par la fiabilité des signaux ?) d'un ensemble (lequel ?) de neurones ("Pooling Models") ? Ce type de questions est intensément débattu sur le plan théorique (cf. par ex. Shadlen et al., 1996; Parker and Newsome, 1998; Pouget et al., 2000; deCharms and Zador, 2000). Il existe encore peu d'éléments de réponse sur le plan expérimental.

²⁹voir aussi Roelfsema & Spekreijse, 2001.

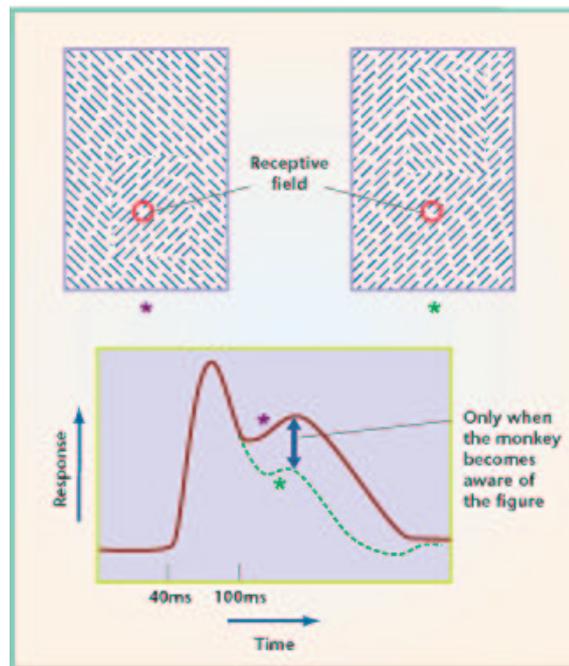


FIG. 5.7: Super et al. (2001b) ont entraîné des singes macaques à effectuer une tâche de détection d'une cible formée d'une surface texturée, placée sur un fond texturé (d'orientation orthogonale à la cible). La tâche du singe est de faire une saccade vers la cible lorsqu'il la détecte, ou de continuer à fixer le centre de l'écran dans le cas contraire. Dans certains essais ("catch"), la cible est absente. L'activité des neurones de V1 est enregistrée en extracellulaire, au moyen d'électrodes implantées de manière chronique et est analysée en fonction de la décision effectuée. Lorsque la figure est détectée, on observe des modulations tardives des réponses, qui pourraient refléter la relation figure/fond des stimuli présents dans la scène.

Interférer dans la séquence causale. Une autre façon de tester la relation (fonctionnelle) de causalité entre les réponses de V1 et la réponse perceptive est d'interférer directement dans la séquence causale, c'est à dire de perturber le système considéré, par exemple par microstimulation (Penfield, 1958; Romo et al., 1998; Salzman et al., 1990, 1992)³⁰ :

Une telle approche a été poursuivie avec succès par Salzman, Newsome et coll. (Salzman et al., 1992). Ceux-ci ont montré que la microstimulation électrique d'une colonne de MT ou MST du singe pouvait modifier sa décision perceptive (discrimination de direction), d'une manière prédictible à partir des propriétés physiologiques de la colonne stimulée, mettant en évidence de manière convaincante le rôle essentiel de l'activité de ces aires corticales pour la génération de la réponse décisionnelle.

A ce jour, à notre connaissance, aucune tentative de ce genre n'a été effectuée dans V1.

“Are we aware of activity in primary visual cortex ?” Le fait que V1 puisse ou non être *suffisant* pour générer une perception consciente est un problème controversé, pour lequel on dispose de peu de pistes de réponse.

³⁰“Direct interference with the firing patterns of some set of the candidate neurons (e.g. by electrical or chemical stimulation) should lead to some form of measurable change in the perceptual responses of the subject at the moment that the relevant external stimulus is delivered.” Parker & Newsome, 1998.

Crick and Koch (1995) ont postulé que seules les aires visuelles qui projettent directement sur les aires “frontales” qui “prévoient, planifient et exécutent les réponses motrices volontaires” peuvent participer directement à la conscience visuelle. Cette conjecture est fondée sur l’hypothèse selon laquelle l’information est recodée à chaque étape de la hiérarchie des voies visuelles, et que ce recodage, en isolant les neurones des aires visuelles précoces de l’espace exécutif, ne les autorise pas à participer à la conscience perceptive. Selon cette vue (controversée, cf. Pollen, 1999), V1 n’ayant pas de projections directes sur les aires “frontales”, il découle que l’on ne peut pas être directement conscient de l’activité de V1³¹.

Plusieurs expériences suggèrent en outre que V1 n’est pas *suffisant* pour induire une conscience perceptive. Par exemple, des lésions du lobe pariétal droit peuvent causer des syndromes de négligence (pour une revue : Pouget and Driver, 2002) ou d’extinction (Laberge, 1997). Dans ce cas, la partie de l’hémichamp ou des objets controlatéraux par rapport à la lésion ne sont pas perçus, ou sont ignorés si un stimulus ipsilatéral est présent. On attribue classiquement ces syndromes à des déficits attentionnels. Cette question est controversée, mais il semble en effet, bien que sa nature soit inconnue, qu’il existe une relation étroite entre la conscience visuelle et les processus attentionnels. D’autres expériences de lésions des aires non-visuelles (par ex. Nakamura and Mishkin, 1980), ou visuelles extra-striées, indiquent de la même façon que V1, ou la voie ventrale, ne sont pas suffisants pour produire une conscience perceptive. Cependant, cette approche localisationniste pose problème. Si ni V1, ni la voie ventrale, ni la voie dorsale (cf. plus haut, “blind-sight”) ne sont nécessaires et suffisants pour produire une conscience perceptive, il apparaît, comme le notent Lamme et al. (2000) qu’aucune aire visuelle n’est nécessaire et suffisante pour produire une conscience perceptive.

Les activités de V1 peuvent-elles faire partie de la conscience perceptive, si celle-ci est un phénomène “global” et non localisé dans une aire particulière ? Ces raisonnements suggèrent qu’il faut préférer à une approche localisationniste une approche plus “globale” de la conscience perceptive. Selon cette approche, les “NCC” ne sont pas reliés à une structure particulière, mais plutôt à un mode d’activité neuronal particulier.

Il a été proposé que les *oscillations* des activités neuronales dans l’intervalle γ correspondent au corrélat neuronal de l’organisation perceptive consciente (Singer and Gray, 1995) ou même de la conscience en générale (Crick, 1994, “the astonishing hypothesis”). Comme pour ce qui est du “liage perceptif”, cette proposition est controversée (Lamme et al., 2000; Gray, 1999; Shadlen and Movshon, 1999). Une proposition alternative (Pollen, 1999) est que ce soit une forme de “*consensus des activités neuronales à travers les voies ascendantes et descendantes* reliant les aires corticales qui sous-tendent l’expérience visuelle phénoménale et la reconnaissance des objets, ainsi que l’unité normale de l’expérience consciente”. Dans ce cadre, l’activité de V1 peut engendrer des percepts, mais uniquement lorsque les conflits dynamiques sont résolus au sein de chaque courant ascendant et descendant, et entre ceux-ci.

³¹“All we are hypothesizing is that the activity in V1 does not directly enter awareness. What does enter awareness, we believe, is some form of the neural activity in certain higher visual areas, since they do project directly to prefrontal areas” (Koch, 1996).

Enfin, il a été proposé que la conscience perceptive soit exprimée dans la seule variable dont on a montré qu'elle pouvait présenter des corrélations avec la perception³² : *le taux de décharge des neurones*³³ (Lamme et al., 2000). On considère implicitement dans ce cas qu'il existe un seuil d'activité (relatif ou absolu) à partir duquel les neurones peuvent être considérés comme des corrélats de la conscience perceptive (Palmer, 2000, p. 650). Il est alors argumenté que la corrélation des activités avec le contenu perceptif est une condition nécessaire pour que ces neurones soient des NCC. On considère encore que la décharge d'un neurone particulier n'est pas suffisante, cette activité doit être "coordonnée" au sein d'un groupe de neurones. Certains auteurs ont également émis l'hypothèse que la durée de ces activités, ou la contribution d'une mémoire à court terme des activités, soit un paramètre essentiel³⁴.

Même sous cette hypothèse, il est souvent considéré que les neurones de V1 ne sont pas directement impliqués dans la conscience perceptive. En effet, mis à part le fait que l'on n'observe pas d'activités persistantes dans V1 (mais voir Super et al., 2001a), il existe de nombreux cas où les activités de V1 ne prédisent pas la sensibilité du sujet. Il existe par exemple des caractéristiques des stimuli qui sont détectées par les neurones de V1, mais qui ne sont pas perçus (en particulier de très hautes fréquences spatiales ou temporelles, ex. "flicker" à haute fréquence³⁵). Dans d'autres cas, on observe de meilleures corrélations à des niveaux supérieurs de la voie visuelle, ce qui peut suggérer un "recodage" de l'activité de V1, vers des représentations de plus en plus proches du contenu perceptif. Ainsi, les expériences de Logothetis et coll. (électrophysiologie chez le singe macaque en comportement, Leopold and Logothetis, 1996, pour une revue voir Leopold and Logothetis, 1999) montrent que moins de 20% des neurones de V1 présentent des réponses corrélées avec le percept dominant lors d'expériences de rivalité binoculaire, contrairement à environ 40% dans V4 et MT, et 90% dans IT.

Bien sûr, le fait qu'un certain nombre de neurones de V1 ne soit pas corrélé avec la perception "n'exclut pas la possibilité que d'autres neurones de V1 présentent une activité corrélée avec la perception, qui serait suffisante pour ce percept" (Lamme et al., 2000)³⁶. Dans la situation où des corrélations sont effectivement observées, comme dans le cas qui nous intéresse, le fait que ces activités reflètent directement le contenu de la conscience perceptive reste inconnu. Certains

³²mis à part les données de Fries et al. (1997) qui montrent que les phénomènes de synchronisation dans l'aire 17 du chat éveillé reflètent le percept dominant dans un paradigme de rivalité binoculaire.

³³"A second type of global NCVA would be that visual awareness is expressed in the rate of firing of action potentials of neurons. This would be a correlate of awareness that has many similarities with the correlate of visual attention." Lamme et al. (2000).

³⁴On trouve ainsi dans la conjoncture de Crick & Koch : "Awareness results from the firing of a coordinated subset of cortical (and possible thalamic) that fire in some special manner for a certain length of time, probably for at least one- or two hundred milliseconds. This firing needs to activate some type of short-term memory by either strengthening certain synapses of maintaining an elevated firing rate or both" (Koch, 1996).

³⁵Des stimuli clignotant ("flicker") à haute fréquence (ex. 50Hz) évoquent des réponses dans V1, mais sont perçus comme étant d'une luminosité constante, la fréquence de fusion perceptive étant très inférieure à 50 Hz. De même des réseaux de très hautes fréquences spatiales sont perçus comme des surfaces grises uniformes bien que ces fréquences soient détectées par les réponses de V1.

³⁶En outre, l'on ne doit probablement pas attendre que toutes les réponses soient corrélées avec le percept : "We strongly expect the majority of neurons will be involved in carrying out computations, while only a much smaller number will express the results of these computations. It is probably only the latter that we become aware of" (Koch, 1996).

auteurs argumentent cependant qu'il ne faut pas exclure cette possibilité (Lamme et al., 2000)³⁷.

Enfin, il faut mentionner que les études concernant les modulations centre/pourtour ont centré leurs explorations dans V1 (quelques explorations dans V2, mais souvent avec des stimuli différents (ex. contours illusoire, von der Heydt et al., 1984; Lee and Nguyen, 2001)). Si le contenu perceptif dépend d'un "recodage" de l'activité de V1 au niveau des aires supérieures (en particulier V2, V4, IT), il serait intéressant de quantifier précisément la proportion de neurones de V1 et des aires extrastrées dont les décharges sont corrélées avec le percept, et étudier leur interdépendance (par ex. par inactivation, à la manière de Hupé et al., 1998). Enfin, on peut aussi penser qu'en accordant plus d'attention aux réponses de V1 qui ne sont *pas* corrélées avec la perception, on obtiendra des informations sur la nature des traitements qu'ils effectuent, qui pourraient être en partie responsables de l'émergence des corrélations observées entre les décharges des autres neurones et le percept.

5.4 Conclusion

La mise en relation de l'activité des cellules du système nerveux avec la perception sensorielle consciente et non consciente fait probablement partie des problèmes les plus importants et les plus difficiles des neurosciences.

Dans ce chapitre, nous avons d'abord étudié la dépendance paramétrique de trois types de phénomènes observés en psychophysique, susceptibles de révéler des mécanismes impliqués dans le "pop-out" perceptif, l'intégration et la segmentation des scènes visuelles : (i) les effets de suppression du contraste apparent d'un stimulus central par un stimulus pourtour ; (ii) les effets de facilitation à contraste seuil aux zones terminales ; (iii) les mécanismes impliqués dans la détection de contour tels qu'observés par Field et al. (1993). Au vu des différences observées dans la dépendance paramétrique de ces phénomènes, nous avons noté qu'il était probable que ces phénomènes ne partagent pas exactement le même substrat. En revanche, nous avons montré que dans ces trois cas, on observe des corrélations étroites entre l'influence du pourtour tel qu'il est mesuré dans les performances psychophysiques, et dans le taux moyen de décharge des neurones de V1. Ces corrélations ont quelquefois été interprétées comme traduisant l'existence d'un "isomorphisme" entre les activités neuronales et la perception.

Nous avons ensuite discuté les modèles proposés pour mettre en relation les phénomènes observés sur le plan physiologique et sur le plan psychophysique. Outre les modèles de "collector units" - "détecteurs" de la colinéarité, les modèles de "synchronisation" comme signature du liage perceptif, ces modèles proposent généralement que la saillance perceptive, ou le contraste apparent, soient représentés dans le taux moyen de décharge des neurones de V1, ou dans un certain intervalle temporel des réponses.

Ces modèles, encore incomplets, supposent généralement que les modulations centre/pourtour observées dans V1, potentiellement véhiculés par la connectivité horizontale à longue distance, jouent un rôle *fonctionnel* dans la construction du contenu perceptif. Cette dernière hypothèse

³⁷ "As long as we are far removed from an answer to "how the NCVA is mediated" as we are today, excluding V1 from the NCVA is premature and may in fact obscure the way towards an answer". Lamme et al, 1999.

ne peut être validée uniquement par l'observation de corrélations. Nous avons ainsi discuté des moyens possibles (nécessité, prédictabilité, interférence, suffisance) pour véritablement évaluer la nature de la relation entre les activités neuronales de V1 et la perception, et en particulier sa dimension causale.

Nous avons montré que de nombreuses interrogations demeurent, en particulier parce que la mise en relation du niveau psychophysique et physiologique est directement confrontée au problème de la nature des représentations, du codage des informations et de son décodage par le système nerveux, qui demeurent largement incompris.

Qu'elles soient ou non directement impliquées dans la conscience perceptive, et qu'elles ne soient ou non qu'une étape dans un traitement plus complexe impliquant de nombreuses autres aires corticales, on peut cependant penser que les corrélations observées traduisent le fait que V1 participe, de manière directe ou indirecte, à la construction du contenu perceptif pour ces phénomènes, et donc à la construction d'une *représentation "globale"* de la scène, et non pas seulement "locale" comme il avait été d'abord supposé. En ce sens, ces recherches ont conduit à une réévaluation de la nature des traitements effectués par V1.

Finalement, s'il faut probablement se méfier de la tentation d'un isomorphisme trop simplificateur, on peut penser que l'observation de corrélations entre les caractéristiques des modulations centre/pourtour observées en psychophysique et en physiologie, et l'exploration des nombreuses interrogations qu'elles suscitent, ouvrent une voie précieuse pour l'étude de la relation entre activités neuronales et contenu perceptif, ainsi que pour l'élucidation de la nature de la représentation des informations visuelles.

Deuxième partie

Circuits

Diversité et micro-circuit(s)

6.1 Introduction

Depuis les études pionnières d’Hubel et Wiesel, on suppose généralement que le cortex visuel primaire est organisé selon un ensemble de “modules” fonctionnels (“hypercolonnes” ou, selon les contextes, “micro-circuits”), identiques et répétés, chacun analysant une partie de l’espace visuel :

“The machinery may be roughly uniform over the whole striate cortex, the difference being in the inputs. A given region of the cortex simply digests what is brought to it, and the process is the same everywhere. It may be that there is a great developmental advantage in designing such a machinery once only, and repeating it over and over monotonously, like a crystal.” Hubel and Wiesel (1974).

Dans ce cadre, et comme l’illustre la citation ci-dessus, les études expérimentales et théoriques ont souvent privilégié les idées d’homogénéité et d’uniformité et la recherche d’un “micro-circuit canonique” (Douglas and Martin, 1992), au détriment des idées de diversité et de variabilité. Cette démarche, si elle a probablement été fructueuse pour la compréhension du système visuel, pose cependant un certain nombre de problèmes.

Ainsi par exemple, comme nous l’avons mentionné dans le chapitre 2, les phénomènes de modulations centre / pourtour sont caractérisés par une diversité de comportements et une variabilité inter-cellulaire dont l’origine est peu comprise. Celle-ci n’a pas été étudiée sur le plan théorique : les modèles existants ont cherché à rendre compte d’un phénomène donné par un “micro-circuit” adapté. Ainsi, les modèles de Stemmler et al. (1995) et Somers et al. (1998), cherchent à rendre compte des phénomènes d’inversion des modulations évoquées par un pourtour iso-orienté en fonction du contraste du stimulus central, et proposent un circuit fondé sur des mécanismes d’excitation récurrente. Le modèle de Dragoi and Sur (2000) cherche au contraire à rendre compte des modulations facilitatrices évoquées par un stimulus cross-orienté (Sillito et al., 1995; Levitt and Lund, 1997), et propose un circuit fondé sur des mécanismes d’inhibition récurrente. Curieusement, la compatibilité entre ces modèles n’a pas été explorée.

- Faut-il en déduire qu’il existe autant de types de micro-circuits et modules fonctionnels que de phénomènes de modulations centre/pourtour ?
- Peut-on au contraire imaginer un circuit unique qui contiendrait ces différents mécanismes ?

- Quelle serait alors l'origine de la diversité d'expression observée expérimentalement ?

Telles sont les questions que nous posons ici. Comme il sera détaillé dans la suite, nous suggérons que la diversité des comportements observés expérimentalement pourrait résulter en partie des inhomogénéités existantes dans la connectivité locale et l'équilibre excitation / inhibition qu'elle engendre, selon la position du neurone considéré dans la carte d'orientation.

Dans un premier temps (§6.3), nous proposons une brève revue concernant les cartes d'orientation dans V1, les inhomogénéités existantes dans les propriétés de la connectivité locale, et leurs implications fonctionnelles possibles. Nous résumons ensuite (§6.2) les travaux que nous avons réalisés, qui cherchent à étendre les modèles de modulation centre / pourtour existants, étudier leur compatibilité, et mettre en relation la diversité des comportements observés avec la position dans la carte d'orientation.

6.2 Diversité des afférents synaptiques en fonction de la position dans la carte d'orientation et implications fonctionnelles

6.2.1 Carte d'orientation

Rappelons que lorsqu'on étudie l'organisation des colonnes d'orientation parallèlement à la surface corticale, une carte d'orientation anisotrope émerge, qui contient deux types de structures topographiques (Bonhoeffer et al., 1995) :

- des domaines d'iso-orientation à l'intérieur desquels les orientations varient très graduellement ou restent très similaires sur des distances allant jusqu'à 500 μm (Das and Gilbert, 1999) ;
- des centres d'orientation, ou "pinwheels", autour desquels les domaines d'orientation "tournent" pour couvrir 180° .

Pour certains "pinwheels", la séquence des orientations évolue dans le sens horaire ; pour d'autres, la séquence des orientations évolue dans le sens anti-horaire. Les mouvements rapides d'orientation semblent être limités aux centres d'orientation, et de part et d'autre de ces points, ou en ces points précis, des neurones d'orientations orthogonales peuvent être voisins. Dans l'aire 17 du chat, la densité des "pinwheels" a été estimée à 2.1 / mm^2 (Bonhoeffer et al., 1995) et 2.4 ± 0.47 / mm^2 (Rao et al., 1997)¹. La séparation moyenne entre domaines d'iso-orientation est de l'ordre de 1.07 mm (Rao et al., 1997). Les propriétés physiologiques des cellules situées à proximité des "pinwheels" (sensibilité à l'orientation et taux de décharge) ne diffèrent pas significativement des cellules situées dans les domaines d'iso-orientation (Maldonado et al., 1997). On observe aussi des lignes de fractures, qui s'étendent entre les "pinwheels". Celles-ci sont cependant rares dans l'aire 17 du chat (relativement à l'aire 18 (Bonhoeffer et al., 1995), ou chez d'autres espèces, comme le furet (Rao et al., 1997)).

¹Ce qui correspond à une séparation entre pinwheels de l'ordre de 0.65 - 0.7 mm. La densité des pinwheels est nettement moins élevée dans l'aire 18 : 1.2 / mm^2 (Bonhoeffer et al., 1995).

Relation avec les autres cartes de caractéristiques préférées.

La carte d'orientation semble être superposée aux autres cartes de caractéristiques préférées (direction, dominance oculaire, fréquence spatiale, rétinotopie) de manière précise.

Les études de Shmuel and Grinvald (1996) et Kisvarday et al. (2001) ont montré qu'un domaine d'iso-orientation donné contient habituellement deux régions de *directions préférées* orthogonales à cette orientation. Ces deux régions se divisent approximativement au centre du domaine d'iso-orientation². On observe que les discontinuités en direction forment des lignes qui relient les centres d'orientation.

Il existe aussi une relation spatiale précise entre la carte d'orientation et les bandes de *dominance oculaire*³ : les centres d'orientation sont observés en général au milieu des colonnes de dominance oculaire, et les lignes d'orientation traversent les frontières des bandes de dominance oculaire à angle droit (chez le singe : Bartfeld and Grinvald, 1992; Blasdel et al., 1995 ; chez le chat Hubener et al., 1997).

Pour ce qui est de sa relation avec la carte de *fréquence spatiale* préférée, les choses sont moins claires, car la nature de cette dernière reste controversée (Maffei and Fiorentini, 1977; Tootell et al., 1981; Berardi et al., 1982; Tolhurst and Thompson, 1982; Bonhoeffer et al., 1995; Shoham et al., 1997)⁴. Néanmoins, Issa et al. (2000) ont récemment observé une co-localisation systématique des centres d'orientation avec les domaines de fréquences spatiales extrêmes, hautes ou basses⁵.

De manière plus directement liée à notre étude, il faut noter que la relation entre la carte d'orientation et la carte de la représentation topographique de *l'espace visuel* est encore mal connue. Das and Gilbert (1997) ont montré, par enregistrement électrophysiologique et imagerie optique dans l'aire 17 du chat anesthésié, que les CR enregistrés près des discontinuités en orientation se déplacent de manière non-uniforme dans l'espace visuel : ils présentent des sauts

²La sélectivité à la direction n'est donc pas maximale aux points où la sélectivité à l'orientation est maximale.

³Rappelons que la séparation des informations venant de l'oeil gauche et de l'oeil droit est préservée dans la couche IV chez le chat (IVc du primate). En pratiquant des coupes tangentiellement à la surface du cortex, on observe que les terminaisons correspondant à l'information issue de l'oeil gauche et de l'oeil droit sont alternativement disposées en bandes juxtaposées : ce sont les bandes de dominance oculaire.

⁴Il avait été proposé que les fréquences spatiales (FS) préférées sont distribuées selon des régions de FS "basses" (~ 0.2 c/°) et des régions de FS "hautes" (~ 0.8 c/°), une division qui correspondrait à la ségrégation des voies X et Y (Shoham et al., 1997), les cellules X ont des CR plus petits que les cellules Y et répondent préférentiellement à des FS plus élevées et des fréquences temporelles plus basses). L'étude la plus récente (Issa et al., 2000) révèle au contraire l'existence de domaines d'iso-SF de préférences variées, chacun répondant à une bande étroite de FS, très basse (0.2 c/°), très haute (>1 c/°) ou intermédiaires. Les FS préférées évoluent de manière graduelle, avec des zones de fracture (mais qui ne seraient pas organisées autour de pinwheels, comme le suggérait Everson et al. (1998)). Contrairement à la dominance oculaire et l'orientation, les domaines d'iso-FS seraient distribués de manière irrégulière. Issa et al. (2000) notent cependant qu'en moyenne la distance entre un point de la carte de FS préférée 0.2 c/° (plus basses FS) au point le plus proche de FS préférée 1.2 c/° (plus hautes FS donnant lieu à des zones d'iso-FS) est de 196.8 μm , et n'excède jamais 610 μm . Ils notent ainsi : "The hypercolumn notion (Hubel and Wiesel, 1974) that the dendrites of a cell in cortex need span only a short distance ($\sim \frac{3}{4}$ mm in the cat) to sample the entire range of stimuli represented in V1 thus appears to be as true for SF as for the other maps".

⁵Ils proposent que cette co-localisation soit liée à une contrainte de couverture uniforme :

"Centering these extrema of the SF map on the pinwheels ensures that all orientations are represented at those rarer spatial frequencies. Consider the alternative ; if these extremes of SF were represented away from the pinwheels, then they might well fall within a single orientation domain, causing those spatial frequencies to fail to be represented for other stimulus orientations in a portion of the visual field". Issa et al. (2000)

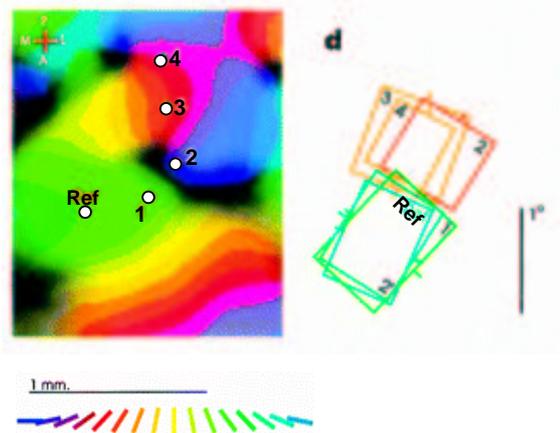


FIG. 6.1: *Das and Gilbert (1997) observent que le mouvement local des champs récepteurs est proportionnel au mouvement orientationnel le long de la surface corticale de V1. A gauche : carte d'orientation mesurée par imagerie optique. Les points numérotés indiquent les sites d'enregistrements, les champs récepteurs des cellules enregistrées sont illustrés à droite. On remarque que les sites 1 et 2, situés de part et d'autre d'un pinwheel, contrairement aux sites 2 et 3, ou Ref et 1, pourtant séparés d'une distance comparable, correspondent à des neurones de CR en non-recouvrement.*

rapides à travers les fractures et un recouvrement très fort dans les régions d'orientation uniforme. Leurs données suggèrent que le mouvement local des CR le long de la surface corticale est proportionnel au mouvement local en orientation, avec un coefficient de proportionnalité égal à 0.0106 diamètre de CR par degré de mouvement en orientation. Ceci équivaut à un déplacement d'environ 2 CR lorsqu'on parcourt un cycle de 180° pour atteindre un site de même orientation que l'orientation de départ (quelle que soit la direction du parcours). Ces résultats indiquent que les neurones situés de part et d'autre d'un "pinwheel" peuvent avoir des CR qui ne se recouvrent pas (Figure 6.1) et suggèrent que l'espace visuel pourrait ne pas être représenté de manière uniforme par toutes les orientations. Ces données demeurent controversées sur le plan expérimental (voir par ex. Hetherington and Swindale, 1999) et théorique (Swindale, 2000). Notons en particulier la critique (formulée par en particulier par Walker et al., 1999) concernant la méthode utilisée pour mesurer les champs récepteurs : mesurés "à la main", les CR observés dans cette étude correspondent au champ minimum de décharge, ils sont de plus petite taille (diamètre : $0.3^\circ - 1^\circ$) que ceux mesurés par des techniques de corrélation inverse ou d'aire de sommation spatiale (Walker et al., 1999) n'observent par exemple que 6% de cellules pour lesquelles le champ de sommation est inférieur à 2°).

Singularités : artefacts ? Au vu de ces résultats, et comme le notent Hubener et al. (1997), il est probablement plus juste de considérer le cortex visuel comme une "mosaïque" de domaines fonctionnels organisés de manière non-aléatoire, plutôt que comme une structure "cristalline" composée de modules identiques. L'existence et la structure des cartes corticales semblent s'expliquer par la nécessité d'une projection d'un espace N-dimensionnel⁶ sur un espace bidimensionnel,

⁶DeAngelis et al. (1999) montrent que les cellules de V1 sont groupées selon au moins 8 dimensions (orientation, fréquence spatiale, direction, latences, dominance oculaire, phase, rétinotopie, durée des réponses). Cependant, tous ces

probablement pour satisfaire au mieux des contraintes de continuité (des neurones voisins doivent avoir des caractéristiques similaires) et de complétude (toutes les combinaisons de tous les paramètres correspondant à une carte doivent être distribuées de manière uniforme dans l'espace visuel) (Obermayer et al., 1990; Erwin et al., 1995; Swindale et al., 2000). Ces contraintes ne sont probablement pas suivies de façon extrêmement rigide, et ne peuvent être, de toute manière, parfaitement satisfaites. Dans ce cadre, la complexité des cartes observées, et les singularités résultantes, laissent place à une certaine diversité et variabilité dans les relations de voisinage des neurones corticaux. Il est possible que l'évolution biologique en ait tiré parti : ainsi par exemple, les "pinwheels", étant à la croisée entre de multiples orientations préférées, pourraient jouer un rôle fonctionnel particulier.

6.2.2 Connectivité locale

Plusieurs études ont récemment proposé que les afférents d'un neurone particulier, et donc le traitement local de l'information visuelle, dépendent fortement de la position de ce neurone dans la carte d'orientation (Dragoi et al., 2001; Yousef et al., 2001; Das and Gilbert, 1999 ; et de manière plus indirecte : Monier et al., 2002).

En effet, les arborisations dendritiques et axoniques des neurones pyramidaux peuvent être grossièrement décrites comme étant circulairement symétriques, s'étendant latéralement sur une distance de 300-500 μm , indépendamment de la proximité de centres d'orientation (Malach et al., 1993) ou autres frontières fonctionnelles (Katz et al., 1989; Hubener and Bolz, 1992; Malach, 1992). Les neurones situés loin des singularités, dans des zones d'orientation uniforme, sont donc susceptibles d'être reliés anatomiquement à une population de cellules relativement homogènes, d'orientations préférées (et, si l'on en croit Das and Gilbert (1997), de champs récepteurs) similaires. En revanche, les neurones proches des "pinwheels" sont susceptibles de relier anatomiquement des neurones d'orientations préférées variées, et même orthogonales, situés dans les colonnes voisines.

Ce phénomène a fait l'objet de plusieurs études récentes. En mesurant les corrélations entre paires de neurones localisés dans la carte d'orientation (visualisée par imagerie optique), Das and Gilbert (1999) ont observé que l'efficacité fonctionnelle des connexions locales est une fonction monotone décroissante de la séparation spatiale dans le cortex (jusqu'à 500-800 μm) et que celles-ci sont distribuées de manière radialement symétrique, indépendamment des orientations relatives des neurones pré- et post-synaptiques. Yousef et al. (2001) ont utilisé des techniques d'imagerie optique pour cartographier la sélectivité à l'orientation, associées à un traçage anatomique des connexions afférentes et efférentes des cellules situées aux "pinwheels", dans les couches superficielles des aires 17 et 18 du chat. Leurs résultats montrent que les cellules situées aux "pinwheels"

paramètres ne sont pas également influents dans ce regroupement. Ils montrent que l'orientation et la fréquence spatiale conduisent au regroupement le plus fort, le regroupement est plus faible pour la fréquence temporelle, la latence, et la durée des réponses. Ils n'observent pas de regroupement des cellules simples en fonction de leur phase préférée. Cette variabilité locale dans la préférence de phase est responsable de la dissimilitude des CR de neurones voisins. DeAngelis et al. (1999) suggèrent que cette diversité pourrait être liée à la construction de cellules complexes à partir des réponses des cellules simples. Ils suggèrent en outre que le fait que les neurones de CR similaires tendent à avoir des réponses corrélées pourrait permettre une amélioration du rapport signal/ bruit.

sont connectées de manière réciproque à des cellules de toutes les orientations, via des connexions relativement courtes et distribuées de manière approximativement radiale, symétrique et uniforme dans l'espace cortical ("non-patchy"). La densité de ces connexions locales diminue rapidement à partir d'une distance de 300-400 μm . Leurs résultats suggèrent en outre que les cellules situées aux "pinwheels" ne sont pas inscrites dans un réseau de connexions horizontales à longue-distance de la même manière que les cellules situées dans les domaines d'iso-orientation : l'étendue des connexions observées aux pinwheels est en effet de 1.6 mm en moyenne, alors que l'étendue des connexions observées dans les domaines d'orientation est de l'ordre de 3.5 mm (Gilbert and Wiesel, 1989; Kisvárdy et al., 1997)⁷.

6.2.3 Conséquences fonctionnelles possibles

Si la nature des afférents synaptiques diffère entre les zones de "pinwheels" et les zones d'iso-orientation, il faut soit (i) imaginer que le cortex s'est adapté à ces hétérogénéités en utilisant des stratégies compensatoires permettant de rétablir une homogénéité des propriétés fonctionnelles au niveau supraliminaire - on verra que ce pourrait être le cas pour la sélectivité à l'orientation - , soit (ii) que les propriétés fonctionnelles de ces régions diffèrent, comme il l'a été proposé pour les phénomènes d'adaptation et de modulations centre/pourtour.

Sélectivité à l'orientation (étude de Monier et al., 2002).

Au vu des résultats anatomiques précédents, on pourrait être tenté de prédire que la sélectivité à l'orientation des cellules situées aux pinwheels est plus large que celle des neurones situés dans les zones d'iso-orientation. On sait que ce n'est pas le cas (Maldonado et al., 1997). Une possibilité est alors que la sélectivité à l'orientation aux zones de "pinwheels" ne résulte pas de la combinaison d'entrées synaptiques excitatrices et inhibitrices iso-orientées, comme c'est probablement le cas dans les zones d'orientation et comme le proposerait un modèle "feedforward" (Hubel and Wiesel, 1962; Troyer et al., 1998, §4), mais de combinaisons plus diverses incluant des entrées synaptiques (inhibitrices en particulier) cross-orientées, comme le proposerait davantage un modèle "feedback" (Somers et al., 1995; Sompolinsky and Shapley, 1997, §4).

L'étude électrophysiologique intracellulaire ("current-clamp" et "voltage-clamp") de Monier et al. (2002) révèle qu'en effet, la sélectivité à l'orientation observée au niveau supraliminaire peut résulter de combinaisons d'entrées synaptiques variées. Trois types d'interaction sont observés : (i) dans un premier groupe de cellules (62%), les entrées synaptiques excitatrices et inhibitrices sont maximales pour des orientations similaires à l'orientation préférée du neurone enregistré ; (ii) dans un deuxième groupe (19%), l'inhibition afférente est maximale pour des orientations orthogonales ; (iii) enfin, dans un troisième groupe (19%), les entrées excitatrices et inhibitrices

⁷On pourrait être tentés d'en déduire que les neurones situés aux "pinwheels" traitent une information provenant de zones plus restreintes de l'espace visuel que les neurones situés dans les zones d'iso-orientation. Bien que cette prédiction semble logique au vu de l'étendue des connexions observées, cela pourrait ne pas être le cas s'il existe, comme le suggère l'étude de Das and Gilbert (1997), de fortes inhomogénéités locales de la carte rétinotopique aux "pinwheels". Il est ainsi plausible, bien que cela reste à démontrer précisément, que les connexions relativement courtes aux "pinwheels" permettent de couvrir une aire visuelle comparable à celle couverte par les connexions à longue-distance observées dans les domaines d'iso-orientation.

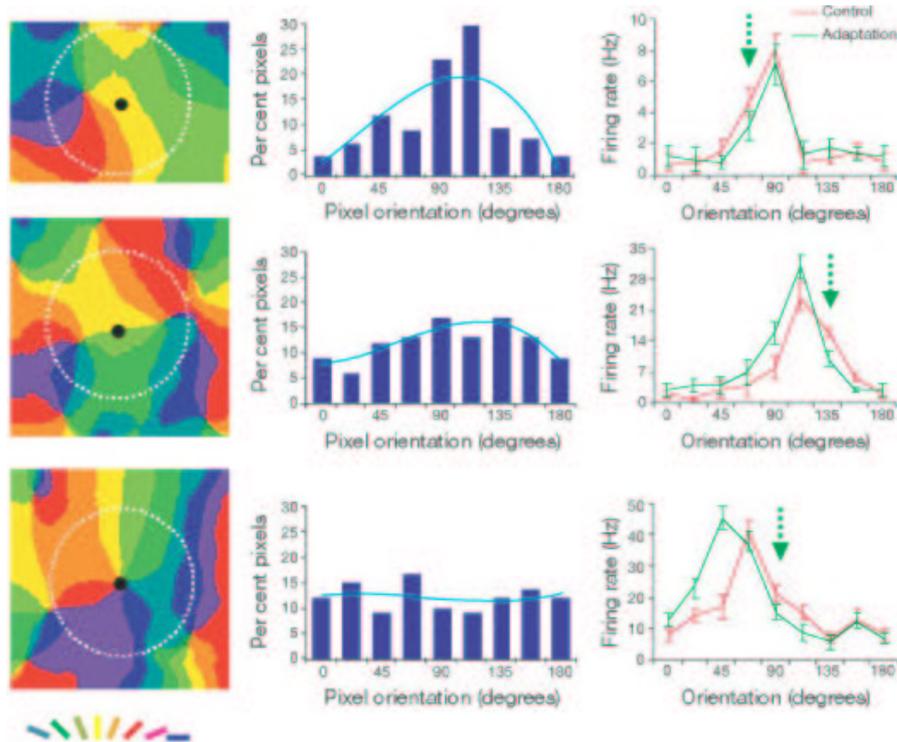


FIG. 6.2: **A** : Trois sites d'enregistrement utilisés par Dragoi et al. (2001) dans l'aire 17 du chat : au sein d'une zone d'iso-orientation (haut), entre deux "pinwheels" (milieu), et au centre d'un "pinwheel" (bas). Le cercle blanc indique le bassin (hypothétique) des entrées intracorticales locales ; son rayon est égal à $500\ \mu\text{m}$. **B** : Pourcentage des pixels de chaque orientation à l'intérieur de ce rayon de $500\ \mu\text{m}$, après regroupement des pixels selon 8 bins entre 0 et 180° . **C** : Influence d'une adaptation à un réseau (d'orientation θ indiquée par les flèches vertes) sur la courbe d'accord. Ces résultats suggèrent que la position des neurones dans la carte d'orientation (et plus précisément la nature de leur voisinage dans un rayon $\sim 500\ \mu\text{m}$ (cercle blanc)) explique les différences observées dans l'influence d'une adaptation.

sont toutes deux maximales pour des orientations orthogonales à l'orientation préférée du neurone enregistré. Bien que cela reste à démontrer précisément, "l'utilisation" d'entrées synaptiques cross-orientées dans les deux derniers groupes pourrait correspondre à une stratégie utilisée par le cortex aux zones de "pinwheels".

Phénomènes d'adaptation (étude de Dragoi et al., 2001).

Après adaptation (de l'ordre d'une fraction de seconde à quelques secondes) à un stimulus d'orientation θ , on observe généralement une suppression des réponses des neurones de V1 pour des orientations similaires à θ et une facilitation des autres orientations (soit encore un "shift" répulsif de la courbe d'accord loin de θ). Les mécanismes d'adaptation sont ainsi susceptibles d'entraîner une modification transitoire de la sélectivité à l'orientation.

Dragoi et al. (2001) ont étudié la relation entre les mécanismes d'adaptation (pendant 2 minutes) à un réseau orienté, et la position du neurone enregistré dans la carte d'orientation. Utilisant simultanément des techniques d'imagerie optique et d'enregistrements électrophysiologiques extracellulaires dans l'aire 17 du chat, ces auteurs montrent que la distribution des orientations

préférées dans un rayon de 500 μm autour du neurone enregistré⁸ est fortement corrélée avec le déplacement de la courbe d'accord et la modulation du taux de décharge après adaptation. Ils observent que dans les zones de fort gradient orientationnel ("pinwheels"), l'amplitude du "shift" est plus importante que dans les zones d'iso-orientation, et que cet effet est observé pour une gamme plus importante d'orientations du stimulus de test (autour de θ). Ces résultats sont illustrés Figure 6.2. Ils supposent ainsi que les phénomènes d'adaptation résultent de l'intégration des entrées synaptiques locales, et que l'hétérogénéité de celles-ci en fonction de la position du neurone enregistré dans la carte d'orientation explique les différences de comportements observés⁹. Ils proposent finalement qu'il existe une carte corticale de plasticité, liée à la carte d'orientation, et dans laquelle les "pinwheels" joueraient un rôle central :

"These data indicate the existence of a map or orientation plasticity, closely related to the map or orientation preference in which pinwheel centres constitute foci of plasticity across V1. One question arising from this is whether there are similar plasticity maps related to other functional maps, such as those for eye preference, spatial frequency, or direction. The map would allow dynamic short-term influences on neuronal responses at some locations while retaining invariant responses at other locations that would maintain a stable frame of reference".

Modulations centre/ pourtour (étude de Das and Gilbert, 1999).

Das and Gilbert (1999) ont étudié le rôle des connexions locales dans les modulations centre/pourtour, en relation avec la structure des cartes d'orientation de rétinotopie. Ils se sont principalement intéressés aux zones de "pinwheels", de part et d'autre desquelles - selon leurs résultats antérieurs (Das and Gilbert, 1997) - les connexions locales ont une portée suffisante pour relier des neurones de champs récepteurs en non-recouvrement.

Ils montrent que l'influence contextuelle d'une barre périphérique sur les réponses neuronales à une barre centrale varie selon la position des neurones activés dans la carte corticale. Les modulations observées dans cette étude sont de fortes modulations suppressives, en particulier lorsque le contraste de la barre périphérique est plus de 2 fois supérieur à celui de la barre centrale¹⁰, et que l'orientation de la barre périphérique est perpendiculaire à l'orientation de la barre centrale¹¹.

⁸"On the basis of anatomical and physiological data in V1, we postulated that local excitatory and inhibitory inputs to cortical cells originate from within a radius of about 500 μm around the cell body, and that adaptation is the result of integration of local inputs from a pool of neurons within this region. When the recording site is in the middle of an iso-orientation domain, neurons within a 500 μm radius have a preponderance of orientation preferences similar to the recorded neuron, whereas when the recording site is near a pinwheel center, local inputs arise from domains of all orientations."

⁹Les auteurs notent que des mécanismes d'hyperpolarisation des neurones à l'orientation θ dûs à des canaux potassiques Na^+ ou Ca^{2+} dépendants (Sanchez-Vives et al., 2000) ou à des phénomènes de dépression synaptique (Abbott et al., 1997) pourraient expliquer la suppression à l'orientation θ . Cependant, la facilitation des réponses aux orientations différentes de θ révèlent probablement une participation du réseau, excitatrice ou désinhibitrice.

¹⁰Les auteurs ne donnent pas plus d'indication que cela concernant l'influence du contraste dans les comportements observés.

¹¹Les auteurs donnent très peu d'indication sur les comportements observés en iso-orientation. En particulier, ils n'essaient jamais de reproduire les phénomènes de facilitation en iso-orientation aux "end-zones" observés pourtant par la même équipe (Kapadia et al. (1995, 2000), cf §2).

Ils montrent que ces modulations sont d'autant plus fortes que la distance (dans l'espace cortical) entre les neurones activés par le stimulus périphérique et le neurone enregistré est faible (Figure 6.3) : c'est à dire que ces modulations sont maximales pour les populations neuronales situées de part et d'autre d'un "pinwheel" lorsqu'elles sont optimalement activées par les stimuli. Ils proposent que ces effets soient simplement liés à l'étendue de la connectivité locale (excitatrice dans leur modèle) : les neurones situés de part et d'autre d'un "pinwheel" s'inhiberaient réciproquement de manière bisynaptique ; l'efficacité de cette interaction diminuerait avec la distance des neurones pré- et post-synaptiques.

De manière habile, malgré la nature suppressive des modulations observées, ils en déduisent que les neurones situés à proximité des pinwheels pourraient être spécialisés dans la détection de coins ou de figures en "T".

“neurons situated near orientation singularities could be engaged in local computations of visual features that are locally maximally dissimilar, through interactions with neighbouring orientation columns, and neurons in cortical regions of smoothly changing orientation could be engaged in computations of features that are maximally similar”

Notons que cette étude repose sur les résultats établis par Das and Gilbert (1997) (qu'elle reproduit). Ici encore, les champs récepteurs correspondent au champ minimum de décharge. Bien que les auteurs n'y fassent pas référence, le phénomène observé est alors probablement comparable aux mécanismes de suppression en cross-orientation observés lorsque deux stimuli perpendiculaires sont présentés dans le champ récepteur classique (Bonds, 1989).

Conclusion

En conclusion, s'il existe maintenant de nombreuses indications expérimentales en faveur d'une hétérogénéité des entrées synaptiques en fonction de la position des neurones dans la carte d'orientation, les conséquences fonctionnelles de ce phénomène sont encore peu comprises. L'étude de Das and Gilbert (1999) suggère que la position des neurones dans la carte d'orientation pourrait être une donnée essentielle pour la compréhension des phénomènes de modulation centre/pourtour. Néanmoins, l'absence d'exploration systématique de la dépendance paramétrique des phénomènes observés dans cette étude, et l'absence d'une mise en relation de leurs résultats avec la diversité des résultats antérieurs (facilitation aux "end-zones", suppression en iso-orientation, facilitation en cross-orientation, cf. §4) font que de nombreuses interrogations subsistent, qui ont motivé en partie les études que nous décrivons dans la suite.

6.3 Résumés des travaux réalisés

6.3.1 Exploration d'un modèle détaillé.

Dans un premier temps (Seriès et al., 2001), nous avons cherché à partir de la ré-implémentation du modèle existant qui nous semblait le plus satisfaisant sur le plan physiologique, le modèle dé-

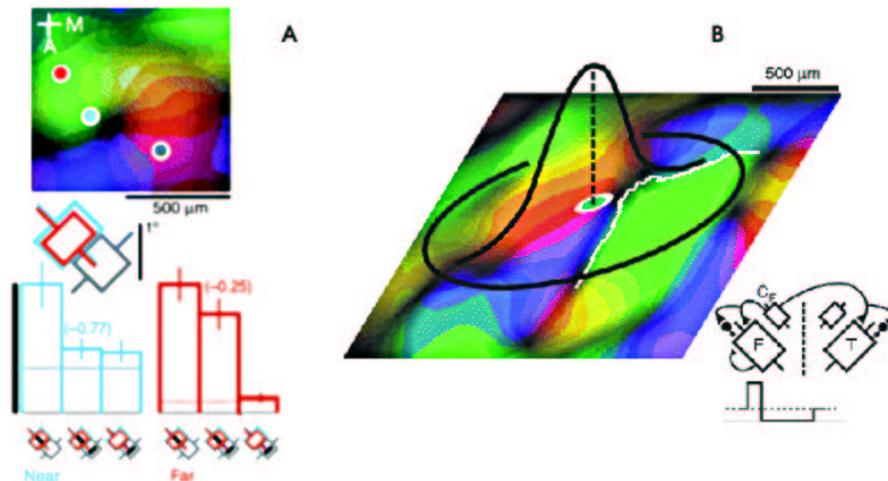


FIG. 6.3: Résultats de Das and Gilbert (1999). **A.** La barre périphérique est optimale pour le site d'enregistrement correspondant au point gris. La barre centrale est placée dans le CR des neurones situés aux points bleu et rouge. On observe que la réponse de la cellule située à proximité du pinwheel ("near", bleu) est supprimée par la barre périphérique (d'orientation perpendiculaire). Cette suppression est plus faible pour des neurones situés plus loin du centre d'orientation ("far", rouge). **B.** Le modèle explicatif proposé par Das and Gilbert (1999) est fondé sur l'étendue ("arborisation overlap") de la connectivité locale. Ce mécanisme est ici illustré pour un site d'enregistrement d'orientation préférée 45° . La frontière indiquée en blanc délimite une région d'orientation 135° , c'est à dire orthogonale à l'orientation préférée du neurone enregistré. Bas : modèle proposé : T et F représentent les sites d'enregistrement correspondant au stimulus central ("target") et au stimulus périphérique ("flank"). C_F représente d'autres neurones situés dans les colonnes activées par le "flank" qui fournissent une excitation directe (\blacktriangle) et une inhibition disynaptique (\bullet) à la fois à F et T. La corrélation temporelle observée entre les réponses de C et F est due à ces entrées communes, qui, au cours du temps, sont d'abord excitatrices puis inhibitrices, comme indiqué par l'histogramme présenté sous le circuit.

taillé de Somers et al. (1998), à explorer les limitations des mécanismes proposés.

Ce modèle contient (dans notre cas) $\sim 20\,000$ neurones à potentiel d'action ("conductance-based integrate & fire", 80% de neurones excitateurs, 20% de neurones inhibiteurs), organisés selon une carte d'orientation (voir ci-dessous) pour décrire une région du cortex visuel primaire d'environ 4 mm x 4 mm, et reliés par des connexions locales excitatrices et inhibitrices et horizontales à longue-distance excitatrices.

Nous avons testé la validité des comportements du modèle pour un ensemble plus vaste de paradigmes physiologiques ou psychophysiques (utilisation de différents types de stimuli de pourtour, influence de la séparation spatiale, de l'alignement, des dynamiques) qu'initialement étudié (orientation, contraste). Cette étude a tout d'abord mené à l'inclusion d'une description plus plausible de la connectivité horizontale : en particulier son anisotropie dans l'espace visuel (Schmidt, Goebel, Löwel and Singer, 1997), et la vitesse de propagation de l'activité sous-liminaire (Bringuier et al., 1999). Le comportement du modèle a été d'abord testé avec une architecture fondée une carte d'orientation obtenue par imagerie optique (dans notre cas, tirée de Hubener et al., 1997), puis sur une carte idéalisée, inspirée de McLaughlin et al. (1999). Bien que les comportements observés diffèrent peu dans ces deux cas, cette dernière option a permis de mener une exploration

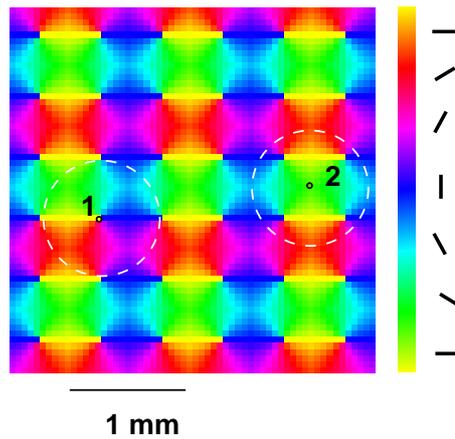


FIG. 6.4: Carte d'orientation théorique utilisée dans notre modèle détaillé, inspirée de McLaughlin et al. (1999). Cette carte contient, comme les cartes réelles visualisées par imagerie optique, des zones de rencontre de toutes les orientations (pinwheels, 1); et des zones où l'orientation préférée évolue graduellement (zone d'iso-orientation, 2). Les cercles blancs ont un rayon de $500 \mu\text{m}$, pour comparaison avec Dragoi et al. (2001).

systématique de l'influence possible de la position du neurone enregistré dans la carte d'orientation.

Le modèle obtenu rend compte d'un certain nombre de caractéristiques *spatiales* des effets modulateurs : dépendance à l'orientation, à l'alignement, à la séparation spatiale, et au contraste des stimuli présents à l'intérieur et à l'extérieur du CR classique, ainsi que d'une dépendance au contraste de l'aire de sommation des champs récepteurs modélisés. Il prédit en outre une dépendance à la taille des stimuli de pourtour utilisés, un stimulus de pourtour localisé induisant des effets modulateurs supprimeurs beaucoup plus faibles qu'un stimulus annulaire de grande taille. Ces effets sont cohérents avec un ensemble de résultats physiologiques (en particulier : Kapadia et al., 1995; Polat et al., 1998; Sceniak et al., 1999).

Il prédit de plus que les modulations centre/pourtour devraient être caractérisées par des *dynamiques* précises. En particulier, l'amplitude et la latence des réponses à un stimulus central devraient être modulées par un stimulus de pourtour présenté quelques dizaines de millisecondes auparavant, dans le pourtour du champ récepteur, et les modulations contextuelles devraient pouvoir être optimisées en contrôlant les latences relatives des activations évoquées par les voies thalamocorticales ascendantes et horizontales intracorticales (Fig. 6.5), effet que nous étudions dans le cadre d'un modèle simplifié dans la Partie III de cette thèse.

Le modèle rend enfin compte d'une certaine *variabilité* des comportements en fonction de la position dans la carte d'orientation. On observe en particulier une diminution ou une disparition des effets supprimeurs aux "pinwheels" à fort contraste du stimulus central. Cependant, ce phénomène est alors lié à une plus faible amplification (par les récurrences locales) des réponses à ces positions, et un recrutement plus faible de l'inhibition locale, qui ne semble pas en accord avec la similarité des comportements supraliminaire (en particulier du taux de décharge) observés expérimentalement dans les zones d'iso-orientation et les singularités (Maldonado et al., 1997). De plus,

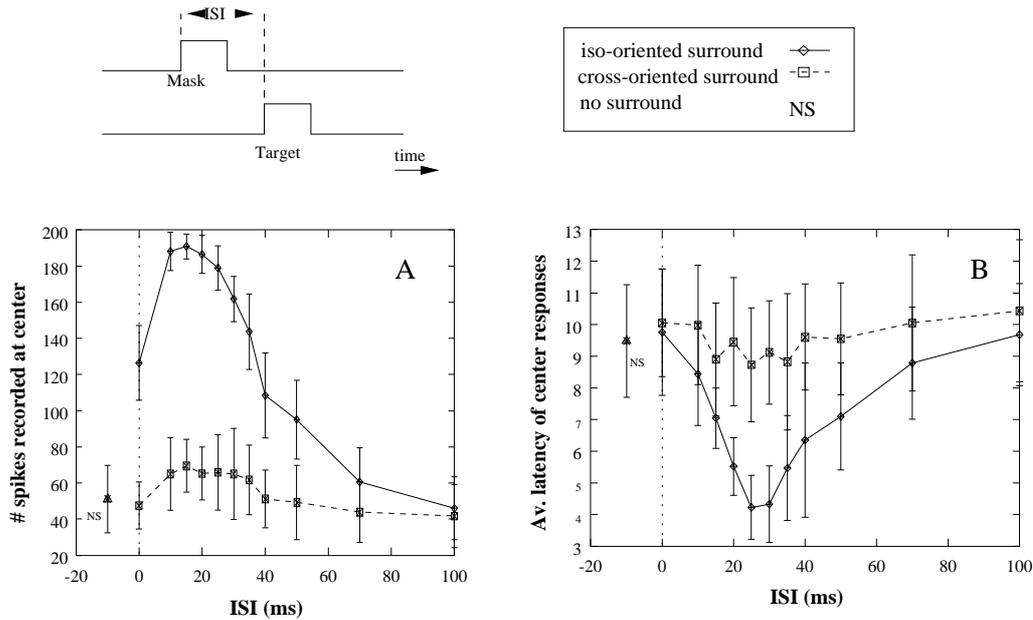


FIG. 6.5: Le modèle prédit que les réponses (amplitude, latence) à un stimulus central peuvent être modulées par la présentation antérieure (de quelques msec à quelques dizaines de msec) d'un stimulus de pourtour lorsque celui-ci est iso-orienté. Exemple de l'influence de l'introduction d'un délai temporel (ISI) entre la présentation du stimulus de pourtour (réseau annulaire, contraste=100%, temps de présentation=15 ms) et du stimulus central (de 15%, 15 ms). Moyenne (20 essais) des réponses d'un neurone optimalement activé par le stimulus central A. Nombre de potentiels d'action enregistrés en réponse au stimulus central. B. Latence moyenne de réponse (1er spike).

il s'agit davantage d'une variabilité dans l'amplitude des effets observés que de différences réelles de nature des effets observés : le modèle ne rend pas compte, par exemple, des effets fortement facilitateurs observés par certaines études lorsque le stimulus central et le stimulus périphérique sont cross-orientés (Sillito et al., 1995; Levitt and Lund, 1997). Notre modèle, et le modèle proposé par Somers et al. (1998), paraissent ainsi insuffisants pour rendre compte de la diversité des phénomènes observés expérimentalement.

6.3.2 Modèle simplifié.

Nous avons alors cherché à déterminer, au moyen d'un modèle minimal étudié analytiquement, les conditions requises pour rendre compte de l'ensemble des phénomènes observés, et en particulier des phénomènes de facilitation en cross-orientation (Sillito et al., 1995; Levitt and Lund, 1997).

Le modèle que nous avons développé nous a permis d'extraire les mécanismes essentiels des modèles détaillés proposés antérieurement et de les reproduire de manière simplifiée. Il nous a permis de plus d'explorer de manière systématique les différents équilibres excitation/ inhibition qui pourraient sous-tendre les phénomènes observés en physiologie. De cette étude, il apparaît que les phénomènes de facilitation aux zones terminales à contraste faible, les phénomènes de suppression aux zones terminales à contraste fort, et les phénomènes de cross-orientation à contraste fort sont compatibles, et peuvent être reproduits au sein d'un même réseau. Ces derniers phénomènes

nécessitent cependant que l'activation du pourtour évoque une inhibition cross-orientée des inhibiteurs locaux (désinhibition). Au vu des résultats anatomiques résumés plus haut, nous prédisons que ces effets devraient apparaître préférentiellement dans des zones où les entrées synaptiques ont des propriétés orientationnelles variées, c'est à dire probablement aux "pinwheels".

Article 1 : Modèle Détaillé

7

“A network view of the structure of center/surround modulations of V1
receptive field properties in visual and cortical spaces”

par :

P. Seriès, S. Georges, J. Lorenceau, et Y. Frégnac.

Neurocomputing 38-40 : 881-8.

Etude théorique : Modèle “minimal”

8

“Modèle minimal des modulations centre/ pourtour”

Modèle minimal des modulations centre/pourtour

8.1 Introduction

Bien que les phénomènes de modulation centre/ pourtour aient été intensément étudiés d'un point de vue expérimental et théorique, l'origine de la diversité des phénomènes observés est peu comprise et il n'est pas clair que tous les phénomènes observés (en particulier ceux pour lesquels des modèles ont été proposés) dépendent des mêmes mécanismes corticaux. L'objectif de l'étude présentée dans ce chapitre est :

- (i) d'explorer, à partir d'un modèle très simple, étudié analytiquement, les conditions minimales requises pour rendre compte des modulations centre/ pourtour ;
- (ii) de comparer les circuits minimaux obtenus aux mécanismes proposés dans la littérature (en particulier : Somers et al., 1998; Stemmler et al., 1995; Stetter et al., 2000; Dragoi and Sur, 2000, cf §4.2.1-2) et de montrer que ces derniers peuvent être reproduits au sein d'une architecture simplifiée ;
- (iii) de montrer que les architectures fondées sur une excitation récurrente (Somers et al., 1998; Stemmler et al., 1995; Stetter et al., 2000) et sur une inhibition récurrente (Dragoi and Sur, 2000), qui ont été proposées de manière séparée pour rendre compte de phénomènes différents ("inversion" du signe des modulations induites par un pourtour présenté aux zones terminales, Sengpiel et al., 1997; Toth et al., 1997; Polat et al., 1998, cf §2.2.2 ; et facilitation en cross-orientation, Sillito et al., 1995; Levitt and Lund, 1997, cf. §2.2.3) peuvent être réconciliées dans un cadre unifié ;
- (iv) de discuter tous les circuits corticaux possibles qui pourraient rendre compte des modulations observées et de montrer qu'ils sont plus variés qu'on ne le suppose généralement ;
- (v) de mettre en relation les modulations observées avec la position du neurone considéré dans la carte d'orientation.

8.2 Analyse d'un modèle simplifié

On considère un modèle d'une colonne corticale d'orientation θ , comprenant une population de cellules excitatrices (index ' e ') et une population de cellules inhibitrices (index ' i '). On suppose que tous les neurones de cette colonne ont des propriétés (champ récepteur, orientation préférée) similaires. Ces deux populations sont mutuellement connectées, et reçoivent chacune une combinaison d'entrées externes : des entrées thalamo-corticales directes évoquées par le stimulus placé dans leur champ récepteur de la colonne, et des entrées horizontales provenant de l'activation du pourtour du champ récepteur.

Dans le cadre d'une description simplifiée, la spécification détaillée de l'activité de chaque neurone peut être remplacée par l'activité moyenne de la population correspondante. L'évolution temporelle des activités excitatrices $m_e(t)$ et inhibitrices $m_i(t)$ moyennes est décrite par (Wilson and Cowan, 1972) :

$$\frac{dm_\alpha(t)}{dt} = -m_\alpha(t) + f_\alpha(h_\alpha) \quad \alpha = e, i \quad (8.1)$$

Les fonctions d'activation $f_\alpha(h)$, $\alpha = e, i$, sont définies par :

$$f_\alpha(h_\alpha) = \begin{cases} 0 & h < T_\alpha \\ \beta_\alpha(h_\alpha - T_\alpha) & h \geq T_\alpha \end{cases} \quad (8.2)$$

où T_α désigne le seuil d'activation. Elles correspondent à la proportion de cellules qui déchargent dans les deux populations pour un niveau d'activation h_α donné. Les entrées h_α sont définies par la somme des entrées récurrentes intrinsèques au circuit, et des entrées externes (directes et horizontales). Ces dernières sont notées $E(t)$ pour la population excitatrice, et $I(t)$ pour la population inhibitrice. On a ainsi :

$$\begin{cases} \tau \frac{dm_e(t)}{dt} = -m_e(t) + \beta_e [w_{ee}m_e(t) - w_{ei}m_i(t) + E(t) - T_e]_+ \\ \tau' \frac{dm_i(t)}{dt} = -m_i(t) + \beta_i [w_{ie}m_e(t) - w_{ii}m_i(t) + I(t) - T_i]_+ \end{cases} \quad (8.3)$$

où $[\cdot]_+$ dénote une opération de rectification, et $w_{\alpha\beta}$ représente l'efficacité des connexions fournies par la population β sur la population α .

Les entrées externes $E(t)$ et $I(t)$ sont décomposées comme suit : (i) on dénote $F_e(t)$ les entrées directes ; (ii) on dénote $L_e(t)$ les entrées horizontales excitatrices ; (iii) contrairement aux modèles existants (Ernst et al., 1999; Stetter et al., 2000; Somers et al., 1998) qui ne considèrent que des entrées horizontales excitatrices, on étudiera la situation où une partie des entrées horizontales sont inhibitrices ; celles-ci sont dénotées $L_i(t)$; (iv) pour simplifier, on suppose que l'amplitude des entrées reçues par la population inhibitrice peut toujours être décrite comme une fraction ($\delta, \varepsilon, \gamma$) des entrées reçues par la population excitatrice ; (v) enfin, on suppose que l'amplitude des entrées directes dépend de la différence entre l'orientation du stimulus central (θ_c) et l'orientation préférée de la colonne (θ), et que l'amplitude des entrées latérales dépend de la différence entre l'orientation du stimulus de pourtour (θ_s) et l'orientation préférée de la colonne. On a ainsi :

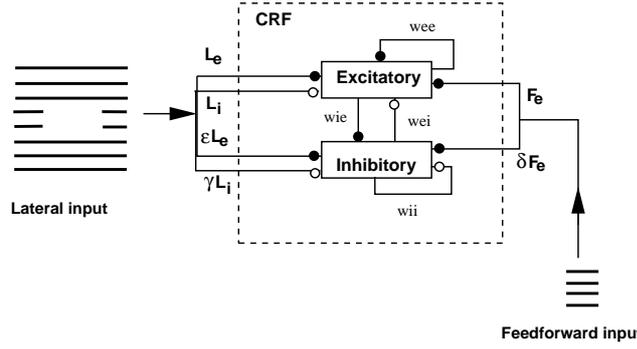


FIG. 8.1: Représentation schématique du modèle étudié. Celui-ci décrit les réponses d'une colonne de V1, formée d'une population de cellules excitatrices et une population de cellules inhibitrices. Ces deux populations interagissent. Elles reçoivent des entrées directes (F_e) si un stimulus est présenté dans le champ récepteur de la colonne, et des horizontales excitatrices (L_e) et/ou inhibitrices (L_i) si un stimulus est présent dans le pourtour. On suppose que les entrées reçues par la population inhibitrice sont toujours une fraction (δ, ϵ, γ) des entrées reçues par la population excitatrice.

$$\begin{cases} E(t) = F_e(t, \|\theta_c - \theta\|) + L_e(t, \|\theta_s - \theta\|) - L_i(t, \|\theta_s - \theta\|) \\ I(t) = \delta F_e(t, \|\theta_c - \theta\|) + \epsilon L_e(t, \|\theta_s - \theta\|) - \gamma L_i(t, \|\theta_s - \theta\|) \end{cases}$$

Ce modèle est illustré Figure 8.1.

8.2.1 Solution générale

Solutions stationnaires

Si les variations temporelles des entrées directes et latérales ne sont pas trop rapides, pour chaque combinaison de ces entrées, $m_e(t)$ et $m_i(t)$ évoluent vers un point fixe ($\frac{dm_e}{dt} = 0$; $\frac{dm_i}{dt} = 0$) qui peut être déterminé analytiquement (Ernst et al., 1999; Stetter et al., 2000; Tsodyks et al., 1997). Ces solutions stationnaires sont données par :

$$\begin{cases} m_e = \frac{\beta_e}{\lambda} [(1 + \beta_i w_{ii})(E - T_e) - \beta_i w_{ei}(I - T_i)] \\ m_i = \frac{\beta_i}{\lambda} [\beta_e w_{ie}(E - T_e)] + (1 - \beta_e w_{ee})(I - T_i) \end{cases} \quad (8.4)$$

avec :

$$\lambda = (1 - \beta_e w_{ee})(1 + \beta_i w_{ii}) + \beta_e \beta_i w_{ie} w_{ei}$$

Les équations 8.4 décrivent le cas général où les deux populations sont actives (**domaine S**). Elles sont réduites à une forme plus simple lorsqu'une des deux populations est silencieuse.

Domaine particulier où seule la population excitatrice est active (domaine A). Si E et I sont fixés, que le seuil fonctionnel de la population excitatrice est plus faible que celui de la population inhibitrice ($(e - T_e) > 0$ et $(i - T_i) < 0$) et que l'activité de la population excitatrice ne suffit pas à activer la population inhibitrice ($\frac{w_{ie}\beta_e}{\lambda}[e - T_e] < -(i - T_i)$), alors seule la population excitatrice est active. Dans ce domaine, les activités moyennes sont décrites par :

$$\begin{cases} m_e = \frac{\beta_e}{\lambda'} [e - T_e] \\ m_i = 0 \end{cases} \quad (8.5)$$

avec

$$\lambda' = 1 - \beta_e w_{ee} \quad (8.6)$$

Domaine particulier où seule la population inhibitrice est active. Si le seuil fonctionnel de la population inhibitrice est plus faible que celui de la population excitatrice : $(e - T_e) < 0$ et $(i - T_i) > 0$, seule la population inhibitrice est active. Dans ce domaine, les activités stationnaires sont décrites par :

$$\begin{cases} m_e = 0 \\ m_i = \frac{\beta_i}{\lambda''} [i - T_i] \end{cases} \quad (8.7)$$

avec

$$\lambda'' = 1 + \beta_i w_{ii} \quad (8.8)$$

Stabilité. Les points d'équilibre stationnaire seront stables si les deux valeurs propres λ_1, λ_2 de l'équation caractéristique ont une partie réelle négative.

$$\lambda_{1,2} = \frac{-[\frac{1-\beta_e w_{ee}}{\tau} + \frac{\beta_i w_{ii} + 1}{\tau'}] \pm \sqrt{\Delta}}{2}$$

$$\Delta = [\frac{\beta_e w_{ee} - 1}{\tau} + \frac{\beta_i w_{ii} + 1}{\tau'}]^2 - \frac{4w_{ei}w_{ie}\beta_e\beta_i}{\tau\tau'}$$

Si $\Delta < 0$, λ_1 et λ_2 sont des complexes conjugués, le point d'équilibre est un point spirale (ou foyer), qui est asymptotiquement stable si : $[\frac{1-\beta_e w_{ee}}{\tau} + \frac{\beta_i w_{ii} + 1}{\tau'}] > 0$. Cette condition est toujours vérifiée si $\beta_e w_{ee} < 1$. Sinon, et si $\tau \approx \tau'$, il faut que $\beta_i w_{ii}$ soit suffisamment grand. Si $\Delta > 0$, λ_1 et λ_2 sont réelles, le point d'équilibre est un noeud stable si $\lambda_1 < 0$ et $\lambda_2 < 0$. Il faut alors que : $-b \pm \sqrt{b^2 - 4c} < 0$ soit $b < 0$ et $c > 0$. Si $b = 0$, λ_1 et λ_2 sont imaginaires pures ($b = 0$), on obtient un centre (cycle limite).

8.2.2 Situation 1 : les entrées latérales sont strictement excitatrices

Nous utilisons les expressions analytiques décrites ci-dessus pour étudier les modulations de l'activité des populations excitatrices et inhibitrices de la colonne modélisée, lorsque celle-ci est activée par un stimulus central optimal, et reçoit des entrées latérales sous-limaires évoquées par l'activation de colonnes distales par un stimulus de pourtour. On étudie tout d'abord le cas où les entrées latérales évoquées par la stimulation du pourtour sont strictement excitatrices ($L_i = 0$).

Solutions analytiques du modèle. Les activités stationnaires dans le *domaine A* sont décrites par :

$$\begin{cases} m_e = \frac{\beta_e}{\lambda} [F_e + L_e - T_e] \\ m_i = 0; \end{cases} \quad (8.9)$$

Dans ce domaine, si $\lambda' > 0$, les entrées excitatrices horizontales induisent toujours une *facilitation* des réponses excitatrices.

Les activités stationnaires dans le *domaine S* sont décrites par :

$$\begin{cases} m_e = \frac{\beta_e \beta_i w_{ei}}{\lambda} [(a - \delta)F_e + (a - \varepsilon)L_e - aT_e + T_i] \\ m_i = \frac{\beta_i (1 - \beta_e w_{ee})}{\lambda} [(b + \delta)F_e + (b + \varepsilon)L_e - bT_e + T_i] \end{cases} \quad (8.10)$$

avec :

$$\begin{cases} a = \frac{1 + \beta_i w_{ii}}{\beta_i w_{ei}} \\ b = \frac{\beta_e w_{ie}}{1 - \beta_e w_{ee}} \\ \lambda = (1 - \beta_e w_{ee})(1 + \beta_i w_{ii}) + \beta_e \beta_i w_{ie} w_{ei} = \beta_e \beta_i w_{ie} w_{ei} \left(\frac{a}{b} + 1 \right) \end{cases}$$

Dans ce domaine, l'équation 8.10 indique que les entrées excitatrices horizontales peuvent avoir deux types d'influence :

- (i) si $(a - \varepsilon) > 0$, L_e a une influence *facilitatrice* sur les activités de la population excitatrice ;
- (ii) si $(a - \varepsilon) < 0$, L_e a une influence *suppressive* sur les activités de la population excitatrice.

Contraintes sur les paramètres. Bien que le modèle soit extrêmement simple, il comprend de nombreux paramètres libres, qui ne peuvent être directement contraints par la physiologie. On peut néanmoins les choisir pour que les comportements du modèle soient plausibles, en fixant les 3 contraintes suivantes :

- (i) Les données expérimentales indiquent que l'amplitude de la réponse augmente lorsque le contraste du stimulus (représenté par F_e) augmente (Albrecht, 1995). On doit ainsi avoir $(\frac{dm}{dF} > 0)$ dans le domaine (A) et le domaine (S) :

$$\begin{aligned} (A) : & \quad g_e w_{ee} < 1 \\ (B) : & \quad a = \frac{1 + \beta_i w_{ii}}{\beta_i w_{ei}} > \delta \end{aligned} \quad (8.11)$$

- (ii) Les données expérimentales indiquent que lorsque le contraste du stimulus visuel augmente au delà d'une certaine valeur, la réponse *sature* (Albrecht, 1995; Carandini et al., 1997), ou même diminue (supersaturation), ce qui s'exprime ici $(\frac{dm}{dF} \simeq 0)$:

$$\frac{1}{w_{ie} \left(\frac{a}{b} + 1 \right)} (a - \delta) \simeq 0 \quad (8.12)$$

avec $b = \beta_e w_{ie}$. Notons qu'on suppose implicitement ici que le mécanisme de contrôle de gain est lié à l'excitation de la population inhibitrice locale (Somers et al., 1998; Stetter et al., 2000).

- (iii) Enfin, les entrées latérales évoquées par la stimulation du pourtour doivent être sous-liminales. Ceci impose :

$$\begin{aligned} L_e - T_e &< 0 \\ \delta L_e - T_i &< 0 \end{aligned} \quad (8.13)$$

Modélisation des phénomènes d’inversion (“cross-over”) en fonction du contraste. On peut supposer que les entrées excitatrices L_e sont principalement évoquées par un stimulus périphérique d’orientation similaire à l’orientation préférée de la colonne. En effet, de nombreuses études ont montré que les connexions dites “horizontales à longue-distance”, issues principalement de cellules pyramidales (excitatrices), relient des neurones de champs récepteurs en non-recouvrement et d’orientation préférée similaire (cf §3, et plus loin). Dans ce cas, ce modèle peut rendre compte de la dépendance au contraste du signe des modulations contextuelles (Toth et al., 1996; Polat et al., 1998; Sengpiel et al., 1998; Ernst et al., 1999).

En effet, on peut contraindre le modèle pour que :

- (i) Le domaine d’amplification (A) existe, pour de faibles contrastes du stimulus central. Cette contrainte est satisfaite si, à faible contraste, le seuil fonctionnel de décharge des neurones excitateurs est plus faible que celui des neurones inhibiteurs, et que l’activation des neurones excitateurs ne provoque pas l’activation des neurones inhibiteurs, soit pour F_e faible :

$$\begin{aligned} F_e + L_e - T_e &> 0 \\ \delta F_e + \varepsilon L_e - T_i &< 0 \\ \frac{w_{ie}\beta_e}{\lambda'} [F_e + L_e - T_e] &< -(\delta F_e + \varepsilon L_e - T_i) \end{aligned} \quad (8.14)$$

- (ii) Le domaine de saturation (S) existe, pour de forts contrastes du stimulus central. Cette contrainte est satisfaite si l’inhibition est activée à partir d’une certaine intensité du stimulus, soit pour F_e fort :

$$w_{ie}m_e + \delta F_e + \varepsilon L_e - \gamma L_i - T_i > 0 \quad (8.15)$$

- (iii) Dans le domaine d’amplification (contraste faible du stimulus central), une augmentation des entrées latérales L_e provoque une facilitation des réponses. Cette condition est satisfaite si :

$$\alpha > 0$$

- (iv) Dans le domaine de saturation (contraste fort du stimulus central), une augmentation des entrées latérales L_e provoque une suppression des réponses. Cette contrainte est satisfaite si :

$$a - \varepsilon < 0$$

Si ces conditions sont remplies, on obtient le comportement suivant :

- à faible contraste du stimulus central, seuls les neurones excitateurs du réseau sont activés et jouent un rôle d'amplification des signaux afférents. Le stimulus de pourtour, lorsqu'il est présent, facilite la réponse des excitateurs et participe à l'amplification locale, mais est insuffisant pour provoquer la réponse de neurones inhibiteurs.
- A fort contraste du stimulus central, au contraire, la réponse des neurones excitateurs locaux sature, sous l'effet de la forte activation des neurones inhibiteurs. Les entrées excitatrices évoquées par l'activation du pourtour ne peuvent alors induire une forte facilitation des réponses excitatrices. Elles ont en revanche une forte influence sur la réponse des neurones inhibiteurs locaux, ce qui provoque, en retour, une suppression des réponses excitatrices.

Ce modèle permet donc de rendre compte des mécanismes de facilitation à faible contraste, et de suppression à fort contraste lorsque le stimulus de pourtour est iso-orienté (“*cross-over*”). Le mécanisme utilisé, très simple, est exactement celui qui est supposé dans les modèles détaillés de Stemmler et al. (1995) et Somers et al. (1998) (cf §4.2.1). Le comportement du modèle est illustré Figure 8.2A.

Autres comportements. Ce comportement n'est néanmoins pas le seul comportement possible du modèle. Ce n'est pas non plus le seul type de modulation centre/pourtour observé physiologiquement.

Ainsi, l'étude de Chen et al. (2001) a mis en évidence 4 types de comportements lorsque deux éléments de Gabor colinéaires sont présentés en périphérie du champ récepteur de la cellule enregistrée, stimulée avec un élément de Gabor optimal, de contraste variable (cf. §2.2). Si l'on cherche à simuler ces résultats avec notre modèle simplifié, on observe qu'il peut rendre compte des phénomènes de *facilitation* pour tous les niveaux de contraste du stimulus central (classe II) si l'excitation récurrente locale domine toujours l'inhibition locale, soit $\alpha > 0$ et $a > \varepsilon$ (Figure 8.2B). Il peut aussi rendre compte d'un comportement de *suppression* pour tous les niveaux de contraste (classe III) si (i) le domaine A n'existe pas, et si (ii) l'inhibition locale domine l'excitation locale, soit $a < \varepsilon$ (Figure 8.2C). Néanmoins, ce modèle n'est pas suffisant pour rendre compte de l'augmentation de l'amplitude de la facilitation ou de la suppression avec le contraste observée par Chen et al. (2001). Enfin, ce modèle ne permet pas de rendre compte de la classe IV (“*reverse cross-over*” : suppression à faible contraste et facilitation à fort contraste).

Intérêt et limites de ce modèle.

Ce modèle permet d'isoler le mécanisme essentiel des modèles de Somers et al. (1998) et Stemmler et al. (1995). Comme ceux-ci (cf §4.2), il est fondé sur une asymétrie des gains et des seuils fonctionnels des neurones excitateurs et inhibiteurs, et comme Somers et al. (1998), il suppose l'existence d'un domaine d'amplification où l'inhibition est silencieuse. Il propose en outre que le contrôle de gain soit une propriété émergente du réseau (cf §4). Il suppose enfin une très forte inhibition iso-orientée locale (nous reviendrons sur ce point §8.3).

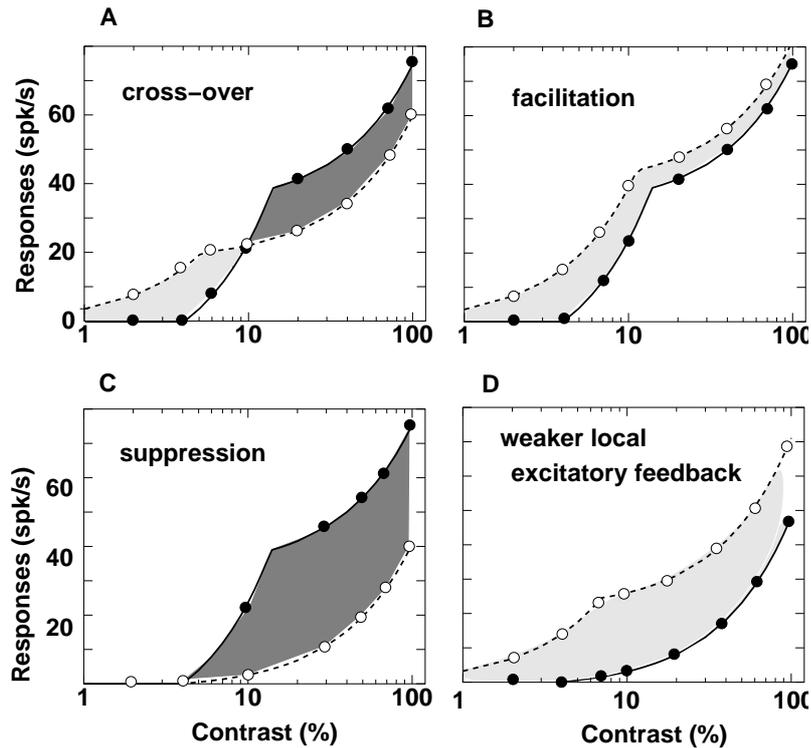


FIG. 8.2: Pour la colonne modélisée, la stimulation du pourtour provoque l'arrivée d'entrées excitatrices supplémentaires. **A.** Simulation du "cross-over" : facilitation des réponses à faible contraste du stimulus central, et suppression à fort contraste. Réponses moyennes de la population excitatrice au stimulus central lorsqu'il est présenté seul (●), ou simultanément à un stimulus de pourtour (○), en fonction du contraste du stimulus central. **B, C :** Autres comportements possibles. Seuls les paramètres liés à l'excitation horizontale sont modifiés. **B :** La connectivité horizontale n'a pour cible que les neurones excitateurs ($L_e = 3.9$, $\epsilon = 0$). **C.** La connectivité horizontale a majoritairement pour cible les neurones inhibiteurs ($L_e = 2$, $\epsilon = 4.5$). **D.** Les efficacités des connexions excitatrices locales w_{ee} et w_{ei} sont diminuées de 30%.

Ernst et al. (1999) ont proposé qu'un tel modèle fournisse une prédiction quant à l'influence de la position du neurone enregistré dans la carte d'orientation. Ils supposent que le feedback excitateur local (w_{ie} , w_{ee}) est plus fort dans les zones d'iso-orientation qu'au niveau des "pinwheels", puisque l'on trouve dans le voisinage des neurones situés dans ces régions, de nombreux neurones activés de manière similaire¹. Ils en déduisent que les zones d'iso-orientation devraient être plus sensibles aux contrastes d'orientation que les "pinwheels", où les effets modulateurs seraient plus faibles². En réalité, comme la figure 8.2D l'illustre de manière caricaturale, la diminution des efficacités excitatrices locales provoque non pas une diminution des effets modulateurs dans leur ensemble, mais la perte d'effets suppresseurs. C'est ce phénomène que nous observons dans le cadre de notre modèle détaillé (Serrière et al., 2001, §7). Notons que cela signifie que le seuil fonctionnel d'activation des neurones excitateurs est plus élevé, et que les réponses sont plus linéaires aux "pinwheels" que dans les domaines d'iso-orientation. Il existe peu de données comparant les réponses neuronales en fonction de la position du neurone enregistré dans la carte d'orientation, mais celles qui sont disponibles (par ex. Maldonado et al., 1997) indiquent que les fonctions de réponses sont très similaires dans ces deux types de régions³. L'hypothèse selon laquelle le comportement observé aux "pinwheels" peut être expliqué par une réduction de l'efficacité fonctionnelle des récurrences locales est donc probablement insuffisante.

Notons enfin que ce modèle décrit une colonne d'orientation. Il ne peut être assimilé à un modèle d'hypercolonne qu'en supposant que les entrées excitatrices et inhibitrices locales sont strictement iso-orientées (ce qui n'est probablement pas le cas aux "pinwheels", voir §6 et plus loin).

8.2.3 Situation 2 : inclusion d'entrées latérales inhibitrices

Nous considérons ici une extension du modèle précédent. On suppose que, pour la colonne modélisée, le résultat de l'activation du pourtour est de fournir non plus exclusivement des entrées latérales excitatrices comme précédemment, mais des entrées latérales inhibitrices ou une combinaison d'entrées excitatrices et inhibitrices. L'origine présynaptique et la sélectivité de ces afférents seront discutés plus loin (§8.3).

¹Ces auteurs n'expliquent pas pourquoi le feedback inhibiteur ne serait pas lui aussi différent (plus faible). En réalité, dans ce modèle, l'intensité du feedback inhibiteur reflète directement le niveau d'activation des neurones excitateurs. Ainsi implicitement, diminuer le niveau du feedback excitateur entraîne une diminution du feedback inhibiteur, sans qu'il soit nécessaire de l'incorporer a priori.

²"At homogeneous patches of similar orientation preference, local excitatory feedback (w_{ie} , w_{ee}) gets strong and non-classical receptive fields are more sensitive to orientation contrasts [...] In the vicinity of pinwheels and fractures, both excitatory feedback and activation within a small region of cortex is weaker. Therefore, additional long-range input has a much smaller modulatory effect on the activation levels of the population". Ernst et al. (1999).

³ce qui laisserait penser soit (i) qu'il y a suffisamment de neurones de caractéristiques similaires aux "pinwheels" pour que les neurones qui y sont situés reçoivent le même type de feedback local que les neurones situés dans les domaines d'iso-orientation, soit (ii) qu'en ces points, le feedback local est fourni par des neurones de caractéristiques plus variées (par ex. par des neurones d'orientations différentes, cf. Dragoi et al., 2001 ; Monier et al., 2002 ; §6).

Inhibition latérale seule.

On considère d'abord que les entrées latérales évoquées par le pourtour sont uniquement inhibitrices ($L_i > 0$ et $L_e = 0$). Dans le domaine A, les solutions stationnaires sont :

$$\begin{cases} m_e = \frac{\beta_e}{\lambda} [F_e - L_i - T_e] \\ m_i = 0; \end{cases} \quad (8.16)$$

Dans ce domaine, l'équation 8.16 indique que les entrées latérales inhibitrices provoquent toujours une suppression des réponses excitatrices locales. Dans le domaine S, on a :

$$\begin{cases} m_e = \frac{\beta_e \beta_i w_{ei}}{\lambda} [(a - \delta)F_e - (a - \gamma)L_i - aT_e + T_i] \\ m_i = \frac{\beta_i (1 - \beta_e w_{ee})}{\lambda} [(b + \delta)F_e - (b + \gamma)L_i - bT_e + T_i] \end{cases} \quad (8.17)$$

Dans ce domaine, l'équation 8.17 indique que les entrées inhibitrices peuvent avoir deux types d'influence :

- (i) si $(a - \gamma) > 0$ (et $\lambda > 0$), L_i a une influence *suppressive* sur la population excitatrice ;
- (ii) si $(a - \gamma) < 0$ et $(\lambda > 0)$, L_i a une influence *désinhibitrice* et l'on observe une augmentation des réponses excitatrices.

Ce modèle permet ainsi de rendre compte de phénomènes de facilitation à fort contraste (Fig. 8.3C), de suppression à faible contraste (Fig. 8.3B), ou une combinaison des deux, le "reverse cross-over" (Fig. 8.3A). Ce dernier type de comportement (classe IV) a été décrit par Chen et al. (2001) lorsque les stimuli centraux et périphériques sont colinéaires. Dans cette étude, il correspond néanmoins à un comportement marginal (8% des cellules enregistrées).

De manière plus intéressante, le comportement de "reverse cross-over" peut fournir une explication possible aux phénomènes observés par Sillito et al. (1995) et Levitt and Lund (1997), si l'on considère que les entrées horizontales inhibitrices sont principalement évoquées par des stimuli de pourtour d'orientation perpendiculaire à celle du stimulus central (voir plus loin). Ces auteurs observent en effet des effets facilitateurs à fort contraste en cross-orientation, et des effets généralement supprimeurs à contraste faible (Levitt and Lund, 1997).

Cas général : Excitation et inhibition latérales.

Enfin, nous étudions le cas général où la stimulation du pourtour provoque l'arrivée d'une combinaison d'entrées excitatrices L_e et inhibitrices L_i .

Dans ce cas, lorsque seule la population excitatrice est active (domaine A), le système est décrit par :

$$\begin{cases} m_e = \frac{\beta_e}{\lambda} [F_e + L_e - L_i - T_e] \\ m_i = 0; \end{cases} \quad (8.18)$$

Dans ce domaine, si $(L_e(\theta_s) - L_i(\theta_s))$ est positif, l'activité horizontale évoquée par le pourtour induit une facilitation des réponses. Dans le cas contraire, l'activité horizontale induit une sup-

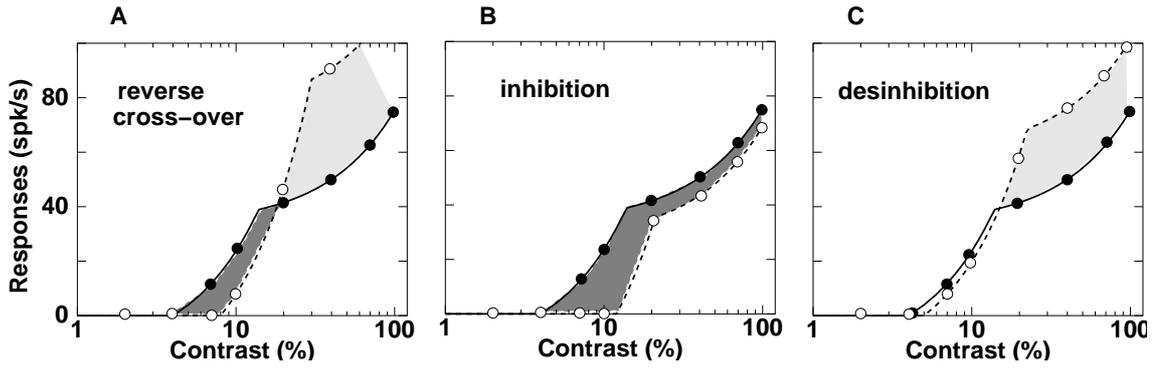


FIG. 8.3: Pour la colonne modélisée, la stimulation du pourtour correspond à l'arrivée d'entrées inhibitrices supplémentaires. Réponses moyennes de la population excitatrice au stimulus central lorsqu'il est présenté seul (\bullet), ou simultanément à un stimulus de pourtour (\circ), en fonction du contraste du stimulus central. **A.** "Reverse Cross-Over". Les entrées horizontales inhibitrices ont pour cibles à la fois les neurones excitateurs et les neurones inhibiteurs. $L_i = 4$; $\gamma = 3$. **B.** Inhibition. Les entrées horizontales inhibitrices ont majoritairement pour cibles les neurones excitateurs $L_i = 8$; $\gamma = 0.2$. **C.** Désinhibition. Les entrées horizontales inhibitrices ont majoritairement pour cible les neurones inhibiteurs. $L_i = 1$; $\gamma = 7$.

pression des réponses.

Lorsque les deux populations sont actives (domaine S), on a :

$$\begin{cases} m_e = \frac{\beta_e \beta_i w_{ei}}{\lambda} [(a - \delta)F_e + (a - \varepsilon)L_e - (a - \gamma)L_i - aT_e + T_i] \\ m_i = \frac{\beta_i (1 - \beta_e w_{ee})}{\lambda} [(b + \delta)F_e + (b + \varepsilon)L_e - (b + \gamma)L_i - bT_e + T_i] \end{cases} \quad (8.19)$$

Dans ce domaine, si $[(a - \varepsilon)L_e(\theta_s) - (a - \gamma)L_i(\theta_s)]$ est positif, l'activité horizontale évoquée par le pourtour induit une facilitation des réponses. Dans le cas contraire, l'activité horizontale induit une suppression des réponses.

Si un même stimulus de pourtour (par ex. iso-orienté) évoque une combinaison d'entrées excitatrices L_e et inhibitrices L_i , on peut ainsi observer :

- (i) soit une "coopération" de $L_e(\theta_s)$ et $L_i(\theta_s)$, si les deux types d'entrées ont toutes deux une influence facilitatrice ($a > \varepsilon$ et $a < \gamma$), ou suppressive ($a < \varepsilon$ et $a > \gamma$),
- (ii) soit une "compétition" de $L_e(\theta_s)$ et $L_i(\theta_s)$, si les deux types d'entrées ont une influence de signe opposé ($a < \varepsilon$ et $a < \gamma$ ou $a > \varepsilon$ et $a > \gamma$).

Coopération. Les entrées L_e et L_i peuvent coopérer pour faciliter les réponses ou les supprimer dans un même type de configuration. On observe une coopération facilitatrice (Figure 8.4A) si $a - \varepsilon > 0$ (excitation) et $a - \gamma < 0$ (désinhibition). Dans le cas contraire, si $a - \varepsilon < 0$ (suppression) et $a - \gamma > 0$ (inhibition), on obtient une coopération suppressive (Figure 8.4B). Dans ce cas, on peut remarquer que les effets modulateurs facilitateurs ou supprimeurs observés ont tendance à augmenter avec le contraste, de manière similaire aux données expérimentales (classes II et III) de Chen et al. (2001).

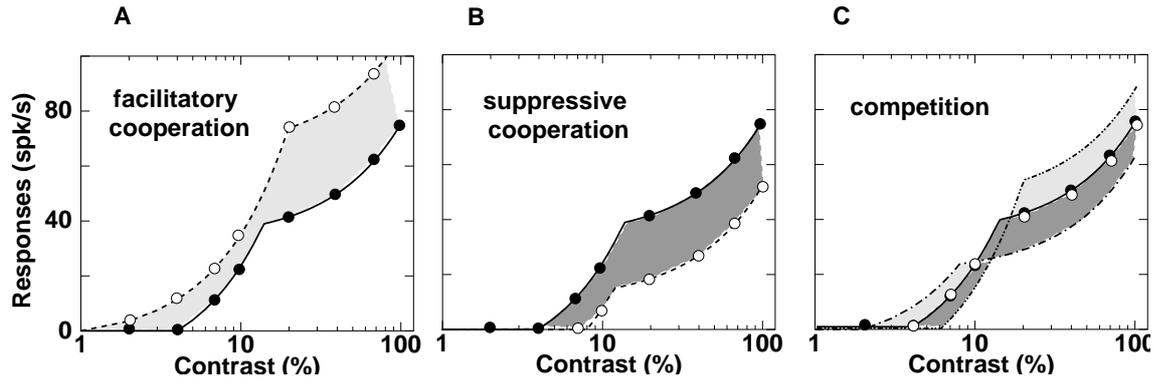


FIG. 8.4: Pour la colonne modélisée, la stimulation du pourtour correspond à l'arrivée d'entrées excitatrices et inhibitrices supplémentaires. Réponses moyennes de la population excitatrice au stimulus central lorsqu'il est présenté seul (\bullet), ou simultanément à un stimulus de pourtour (\circ), en fonction du contraste du stimulus central. **A.** Coopération facilitatrice. $L_e = 3.9$. $\varepsilon = 0$; $L_i = 1$; $\gamma = 7$. **B.** Coopération suppressive $L_e = 2.3$; $L_i = 6$; $\gamma = 0.3$. **C.** Annihilation apparente des effets modulateurs, lorsque les effets induits par L_e et L_i (illustrées par les courbes inférieures et supérieures) se compensent exactement. $L_e = 2$. $\varepsilon = 2$; $L_i = 2$; $\gamma = 2$.

Compétition. De même, les entrées L_e et L_i peuvent entrer en compétition. Si cette compétition est présente pour un même type de configuration de stimulation, elle peut induire une diminution, ou même une annihilation apparente (si $L_e = L_i$ et $\varepsilon = \gamma$) des effets modulateurs (Figure 8.4C).

Simulation des résultats de Polat et al. (1998) et de Sillito et al. (1995). Plutôt que de considérer que les influences excitatrices ou inhibitrices sont évoquées de manière conjointe par un même stimulus de pourtour, on peut supposer que certaines configurations du pourtour favorisent un type d'influence (L_e ou L_i).

Ainsi, ce modèle peut rendre compte simultanément des résultats de Polat et al. (1998) et de Sillito et al. (1995), si les entrées horizontales *excitatrices* ont une influence du type “*cross-over*” et dominant lorsque le stimulus de pourtour est iso-orienté par rapport au stimulus central ($\theta_s = \theta_c$) et si les entrées horizontales *inhibitrices* ont une influence du type “*reverse cross-over*” et dominant lorsque le stimulus de pourtour est cross-orienté par rapport au stimulus central ($\theta_s = \theta_c + \frac{\pi}{2}$).

Plus précisément, si $\theta_s = \theta_c = \theta$ et si le stimulus central est faiblement contrasté, il faut que les entrées latérales excitatrices L_e dominent (et produisent une facilitation) :

$$L_e(0) > L_i(0) \quad (8.20)$$

Si $\theta_s = \theta_c = \theta$ et si le stimulus central est fortement contrasté, il faut que les entrées latérales L_e dominent et produisent une suppression ($a - \varepsilon < 0$) :

$$[(a - \varepsilon)L_e(0) - (a - \gamma)L_i(0)] < 0 \quad (8.21)$$

Si $\theta_s = \theta_c + \frac{\pi}{2} = \theta + \frac{\pi}{2}$ et si le stimulus central est faiblement contrasté, il faut que les entrées

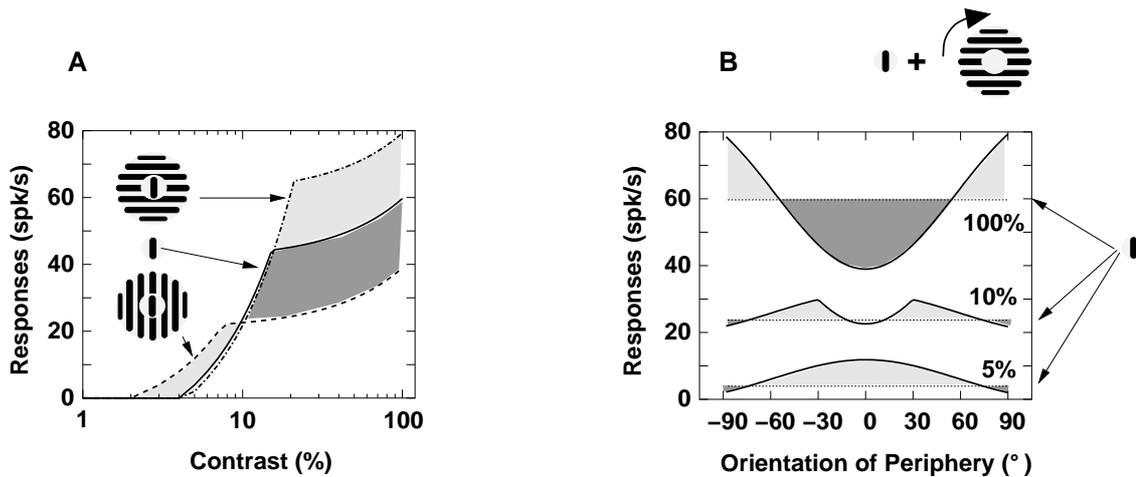


FIG. 8.5: **A.** Réponse de la population excitatrice en fonction du contraste du stimulus central (i) sans stimulus de pourtour; (ii) en présence d'un stimulus de pourtour iso-orienté; (iii) en présence d'un stimulus de pourtour cross-orienté. **B.** Réponse de la population excitatrice en fonction de l'orientation du stimulus de pourtour, pour 3 niveaux de contraste du stimulus central : 5%, 10%, 100%. Les lignes horizontales (pointillées) indiquent le niveau de réponse au stimulus central seul. Les entrées horizontales L_e et L_i sont distribuées de manière gaussienne en fonction de la différence entre θ_s et θ . Elles sont maximales en iso-orientation, mais L_i domine en cross-orientation ($\sigma_e = \frac{\pi}{2}$; $\sigma_i = \pi$). Paramètres : $\tau_e = 10$; $\tau_i = 10$; $\beta_e = 3$; $\beta_i = 7$; $w_{ee} = 0.08$; $w_{ie} = 0.14$; $w_{ei} = 0.55$; $w_{ii} = 0.016$; $T_e = 4$; $T_i = 10$; $L_e = 5$; $L_i = 3$; $\delta = 0.25$; $\varepsilon=4$; $\gamma= 5$;

latérales inhibitrices L_i dominant :

$$L_e\left(\frac{\pi}{2}\right) < L_i\left(\frac{\pi}{2}\right) \quad (8.22)$$

Si $\theta_s = \theta_c + \frac{\pi}{2} = \theta + \frac{\pi}{2}$ et si le stimulus central est fortement contrasté, il faut que les entrées latérales inhibitrices L_i dominant et produisent une désinhibition ($a - \delta < 0$) :

$$[(a - \varepsilon)L_e\left(\frac{\pi}{2}\right) - (a - \gamma)L_i\left(\frac{\pi}{2}\right)] > 0 \quad (8.23)$$

Ces conditions peuvent bien sûr être remplies si L_e est iso-orienté et L_i cross-orienté. Elles peuvent l'être aussi si L_e et L_i sont iso-orientées mais si L_i est moins sélective que L_e . La figure 8.5 illustre le résultat de la simulation du modèle dans cette situation. On retrouve le phénomène de “cross-over” pour un stimulus de pourtour iso-orienté, et une facilitation des réponses pour un stimulus cross-orienté, à fort contraste du stimulus (Figure 8.5A). La figure 8.5B présente l'activité de la population excitatrice en réponse à un stimulus composite (centre à l'orientation préférée + pourtour), en fonction de l'orientation du pourtour, pour plusieurs niveaux de contraste du stimulus central. Les résultats obtenus à contraste fort peuvent être comparés aux données expérimentales de Levitt and Lund (1997) présentées figure 2.7, et modélisées par Dragoi and Sur (2000) en faisant appel, comme ici, à des mécanismes d'inhibition récurrente.

Conclusion. Les modèles proposés (Somers et al., 1998; Stemmler et al., 1995; Stetter et al., 2000; Dragoi and Sur, 2000) sont théoriquement compatibles et peuvent être reproduits au sein d'un modèle minimal décrivant les modulations de l'équilibre excitation/inhibition de la colonne

d'orientation dans laquelle se trouve le neurone étudié. Les mécanismes d'inversion du signe des modulations contextuelles en fonction du contraste (Sengpiel et al., 1997; Toth et al., 1997; Polat et al., 1998; Kapadia et al., 2000) sont obtenus si un pourtour iso-orienté exerce une influence principalement excitatrice sur les neurones excitateurs et inhibiteurs locaux, et si l'inhibition locale est caractérisée par un gain et un seuil fonctionnel supérieurs à ceux de l'excitation locale. Les phénomènes de facilitation par un pourtour cross-orienté (Sillito et al., 1995; Levitt and Lund, 1997) sont obtenus si celui-ci exerce une influence principalement inhibitrice sur les neurones excitateurs et inhibiteurs locaux. Dans ce cas, il n'est pas nécessaire que l'inhibition évoquée par le pourtour soit strictement cross-orientée, il suffit qu'elle soit moins sélective que l'excitation.

Bien qu'extrêmement simplifié, ce modèle est le premier à décrire les deux types de comportements dans une même architecture. Dans la suite, nous discutons l'origine des entrées L_e et L_i et cherchons à préciser la description des circuits minimaux responsables des modulations centre/ pourtour au niveau du circuit local élargi à l'"hypercolonne" (par opposition à la "colonne" d'orientation).

8.3 Origine de L_e et L_i et influence du circuit local.

Jusqu'ici, nous avons supposé que, du point de vue d'une colonne d'orientation, on pouvait rendre compte de la diversité des modulations centre / pourtour observées en considérant celles-ci comme des modulations de l'équilibre excitation / inhibition local (caractérisant la "colonne"), dues à des entrées excitatrices L_e et inhibitrices L_i évoquées par le pourtour. D'où viennent ces entrées ? Par quel type de connexions peuvent-elles être véhiculées ?

8.3.1 Origine de L_e et L_i

Entrées horizontales excitatrices iso-orientées (L_e). Les entrées excitatrices L_e peuvent être véhiculées de manière monosynaptique par des projections horizontales à longue-distance provenant de cellules sensibles au stimulus de pourtour. Ces projections, principalement issues de cellules pyramidales, ont été observées par de très nombreuses études. Si elles ont majoritairement (80%) pour cibles des neurones excitateurs, on sait que les synapses qu'elles forment sur les neurones inhibiteurs (McGuire et al., 1991) pourraient être à l'origine de fortes suppressions distales (Hirsh and Gilbert, 1991). De plus, de nombreuses études (Gilbert and Wiesel, 1989; Malach et al., 1993; Fitzpatrick, 1996; Kisvárdy et al., 1997) ont montré que ces connexions sont préférentiellement établies entre neurones d'orientations préférées similaires. Si le circuit proposé ci-dessus, fondé sur une entrée horizontale excitatrice L_e à longue-distance iso-orientée, peut être contesté sur plusieurs points (seuil fonctionnel élevé des neurones inhibiteurs, contrôle de gain (Abbott et al., 1997), compatibilité avec des mécanismes de sélectivité à l'orientation invariante par rapport au contraste (Stetter et al., 2000)), il semble ainsi en accord avec les données anatomiques disponibles.

Entrées horizontales inhibitrices cross-orientées (L_i). En ce qui concerne la source possible d'une inhibition latérale (L_i) évoquée par le stimulus de pourtour, les choses sont moins claires. Bien que les neurones inhibiteurs en panier puissent émettre des projections horizontales de portée relativement grande (jusqu'à 2.5 mm chez le chat, Albus et al., 1991; Kisvárdy and Eysel, 1993; Kisvárdy et al., 1994), on suppose habituellement que ces connexions relient des neurones situés dans la même hypercolonne (voir par ex. Kisvárdy et al., 1994). Elles pourraient relier des neurones de sélectivités différentes (Eysel et al., 1988; Crook et al., 1997), mais participeraient peu aux interactions observées entre champs récepteurs distants (mais voir Das and Gilbert (1999) et commentaire de Eysel (1999)).

Dans ce cadre, il faut supposer qu'une inhibition latérale évoquée par le pourtour ne peut être générée que de manière disynaptique via des neurones inhibiteurs locaux (i.e. situés dans d'autres colonnes d'orientation de la même "hypercolonne"), qui seraient activés par des connexions horizontales excitatrices iso-orientées à longue-distance. Cette hypothèse est à la base du modèle de Dragoi and Sur (2000). Il est important de noter que cette solution suppose que les cellules inhibitrices reçoivent de fortes entrées locales inhibitrices $i \rightarrow i$ cross-orientées (ou oblique, si les connexions horizontales sont peu sélectives, Dragoi and Sur, 2000). Elle n'est donc pas compatible avec l'hypothèse d'une connectivité locale strictement iso-orientée telle qu'elle est suggérée par plusieurs études physiologiques (par ex. Anderson et al., 2000). Rappelons aussi que pour rendre compte des phénomènes d'inversion en fonction du contraste, il faut supposer que les neurones excitateurs reçoivent une forte inhibition $i \rightarrow e$ iso-orientée locale. Ainsi, dans ces deux cas, les modulations centre/pourtour sont fortement liées au schéma de connectivité du réseau local.

La sélectivité orientationnelle des réseaux locaux est un problème controversé. La sélectivité et l'étendue des connexions $i \rightarrow i$ sont peu connues, mais si l'on suppose qu'elles sont comparables à celles des connexions $i \rightarrow e$, beaucoup plus étudiées, cette solution doit faire face au débat actuel concernant la participation (Eysel et al., 1990; Crook et al., 1997; Monier et al., 2000) - ou non (Ferster, 1986; Ferster and Miller, 2000; Anderson et al., 2000) - d'une inhibition cross-orientée ou peu sélective dans l'émergence des propriétés fonctionnelles des réseaux corticaux. Plusieurs études récentes (Dragoi et al., 2001; Monier et al., 2000) suggèrent qu'une réconciliation des données existantes est possible, car la structure du réseau local présente de fortes inhomogénéités (§6). Nous prédisons que celles-ci contrôlent en partie le type de modulation centre/pourtour possible.

8.3.2 Influence du circuit local

Cette prédiction est fondée sur le raisonnement suivant :

A. Circuit local strictement iso-orienté. Imaginons une colonne d'orientation θ inscrite dans une connectivité locale strictement iso-orientée (les connexions $e \rightarrow e$, $e \rightarrow i$, $i \rightarrow e$, $i \rightarrow i$ locales ne relient que des neurones d'orientations préférées similaires à θ). Dans ce cas (Figure 8.7A), le circuit local peut être modélisé par le modèle de colonne d'orientation θ proposé ci-dessus (qui deviendrait alors un modèle de zone d'iso-orientation), qui reçoit uniquement des entrées excitatrices L_e . Un stimulus de pourtour d'orientation θ aura une influence excitatrice sur les excitateurs

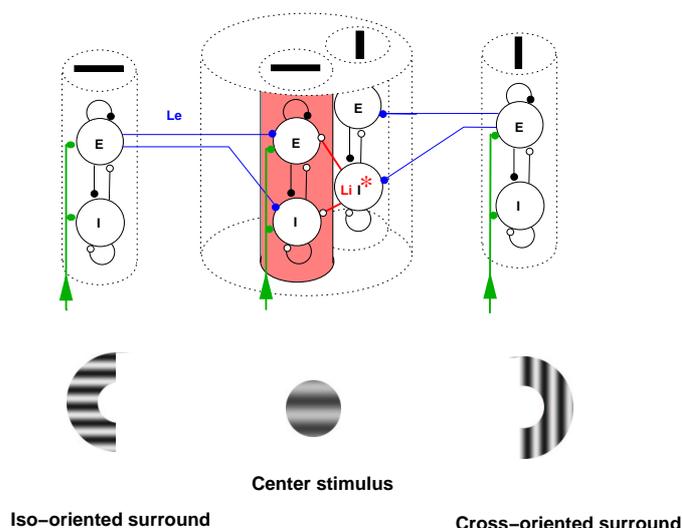


FIG. 8.6: Du point de vue d'une colonne d'orientation (par ex. d'orientation 0° , colonne rouge), un stimulus de pourtour d'orientation 0° (à gauche) peut fournir des entrées horizontales excitatrices sur les neurones excitateurs et inhibiteurs, via des connexions horizontales à longue-distance (—). De même, un stimulus de pourtour d'orientation $\pi/2$ (à droite) peut fournir une inhibition L_i (—), via l'activation par des connexions horizontales à longue-distance des neurones inhibiteurs locaux (situés dans la même hypercolonne, *) d'orientation préférée $\pi/2$.

et inhibiteurs locaux. En revanche, un pourtour d'orientation $\theta + \pi/2$, comme un stimulus central d'orientation $\theta + \pi/2$, n'évoquera pas d'entrées synaptiques intracorticales sur le circuit concerné. Les modulations centre/ pourtour possibles (facilitation, suppression, “cross-over”) sont celles qui sont illustrées Figure 8.2. Elles ne sont attendues que pour un pourtour d'orientation similaire à θ . Leur signe dépendra alors de l'efficacité relative des connexions horizontales sur les populations excitatrices et inhibitrices locales, et de celle des connexions inhibitrices locales.

B. Circuit local incluant une inhibition cross-orientée. Imaginons maintenant une colonne d'orientation préférée θ inscrite dans une connectivité locale qui inclue une inhibition cross-orientée (il existe des connexions $i \rightarrow e$, $i \rightarrow i$ cross-orientées). Les neurones inhibiteurs de la colonne d'orientation $\theta + \pi/2$ fournissant ces connexions peuvent être facilités par un stimulus de pourtour d'orientation $\theta + \pi/2$ via des connexions horizontales à longue-distance. Du point de vue de la colonne d'orientation θ , l'influence d'un pourtour d'orientation $\theta + \frac{\pi}{2}$ se traduit ainsi par l'addition d'entrées inhibitrices sur le circuit local. Un stimulus de pourtour d'orientation θ peut toujours se traduire par l'addition d'entrées excitatrices sur les excitateurs et inhibiteurs locaux. Le circuit local peut donc être modélisé comme précédemment, les entrées horizontales étant dans ce cas excitatrices iso-orientée L_e et/ou inhibitrices L_i cross-orientées. Les phénomènes de modulation centre/ pourtour possibles incluent alors les phénomènes de facilitation, suppression, “cross-over” illustrés Figure 8.2 lorsque le pourtour est iso-orienté, et les phénomènes d'inhibition, dés-

inhibition, reverse “cross-over” illustrés Figure 8.3, lorsque le pourtour est cross-orienté. Pour clarifier les contraintes exercées par la connectivité locale sur le type de modulation centre/pourtour possible, nous illustrons Figure 8.7 deux cas particuliers de ce scénario :

- B1.** Les connexions locales $i \rightarrow e$ sont principalement iso-orientées, les connexions $i \rightarrow i$ sont principalement cross-orientées. Dans ce cas, un pourtour d’orientation θ peut engendrer une modulation facilitatrice, suppressive, ou de type “cross-over”. Un pourtour d’orientation $\theta + \frac{\pi}{2}$ ne que provoquer une désinhibition des neurones excitateurs.
- B2.** Les connexions locales $i \rightarrow e$ sont principalement cross-orientées, les connexions $i \rightarrow i$ sont cross-orientées ou iso-orientées. Dans ce cas, un pourtour d’orientation θ ne peut engendrer qu’une facilitation des réponses excitatrices. Un pourtour d’orientation $\theta + \frac{\pi}{2}$ ne peut que provoquer une inhibition des neurones excitateurs.

8.4 Conclusion

Les phénomènes de modulation centre/ pourtour sont caractérisés par une diversité de comportements et une variabilité inter-cellulaire dont l’origine est peu comprise. Nous proposons que celles-ci dérivent en partie de la diversité des circuits locaux dans lesquels les neurones étudiés sont inscrits, et en particulier de l’hétérogénéité de la sélectivité à l’orientation de leurs afférents synaptiques (Monier et al., 2000).

Cette dernière pourrait être liée à la position laminaire des neurones considérés. Martinez et al. (2002) ont en effet proposé très récemment que les neurones des couches IV et II/III reçoivent principalement des afférents excitateurs et inhibiteurs iso-orientés et de sélectivité similaire, contrairement aux neurones des couches profondes qui recevraient des afférents excitateurs et inhibiteurs de sélectivités très différente. Notons cependant qu’aucune étude concernant les modulations centre/pourtour n’est parvenue à mettre en évidence de différences interlaminaires significatives dans les comportements observés (par ex. Sillito et al., 1995; Levitt and Lund, 1997; Walker et al., 2000; Jones et al., 2001; Mizobe et al., 2001).

Une proposition alternative, qui n’a pas encore été directement testée en électrophysiologie, est que cette hétérogénéité des afférents soit corrélée avec la position du neurone considéré dans la carte d’orientation (§6.2) : les neurones situés dans des zones d’iso-orientation seraient principalement connectés à des cellules d’orientations similaires, contrairement aux neurones situés aux “pinwheels” qui pourraient être reliés à des cellules de sélectivités très différentes, créant ainsi un circuit local incluant une inhibition peu sélective ou cross-orientée (Das and Gilbert, 1999; Dragoi et al., 2001). Sous cette hypothèse, notre modèle prédit (contrairement à la proposition de Ernst et al. (1997), cf §4.2.2) que les comportements de facilitation/ suppression en iso-orientation devraient être les comportements les plus fréquemment observés⁴, et devraient dominer dans les zones d’iso-orientation. Des comportements plus complexes, et en particulier les phénomènes de modulations facilitatrices pour un stimulus de pourtour cross-orienté, apparaîtraient dans des zones

⁴La majorité des neurones recevant des afférents excitateurs et inhibiteurs iso-orientés par rapport à l’orientation préférée du champ récepteur (Anderson et al. (2000); Monier et al. (2002)).

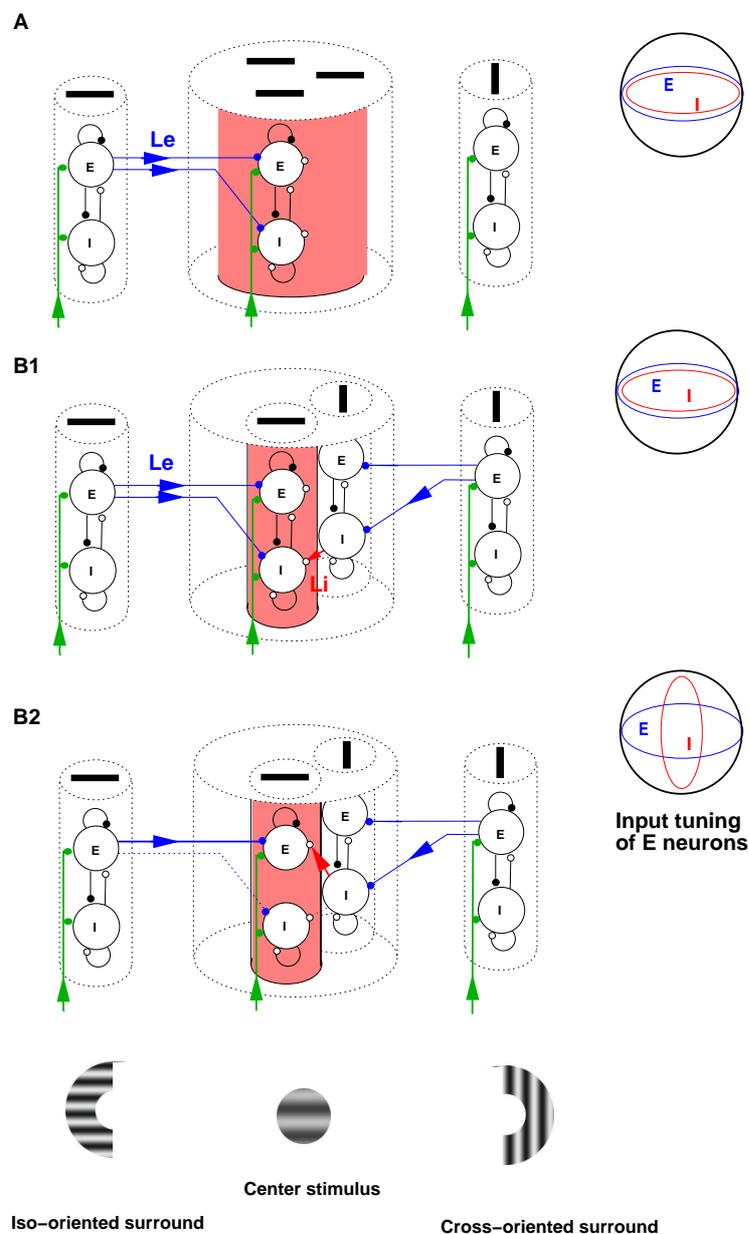


FIG. 8.7: **A.** On considère une colonne d'orientation (0°) inscrite dans une connectivité locale strictement iso-orientée (zone d'iso-orientation). Un pourtour d'orientation 0° peut engendrer une modulation facilitatrice, suppressive, ou de type "cross-over" (Figure 8.2). Un pourtour d'orientation 90° n'aura pas d'effet modulateur. **B.** On suppose que les connexions locales peuvent relier des neurones de sélectivités différentes (pinwheels?). **B1.** Les connexions locales $i \rightarrow e$ sont iso-orientées, les connexions $i \rightarrow i$ sont cross-orientées. Un pourtour d'orientation 0° peut engendrer une modulation facilitatrice, suppressive, ou de type "cross-over". Un pourtour d'orientation 90° ne peut que provoquer une désinhibition des neurones excitateurs. **B2.** Les connexions locales $i \rightarrow e$ sont cross-orientées, les connexions $i \rightarrow i$ sont cross-orientées ou iso-orientées. Un pourtour d'orientation 0° ne peut engendrer qu'une facilitation des réponses excitatrices. Un pourtour d'orientation 90° ne peut que provoquer une inhibition des neurones excitateurs.

de forte connectivité entre neurones inhibiteurs cross-orientés, c'est à dire probablement aux zones de "pinwheels". Cette prédiction pourrait être validée expérimentalement par utilisation conjointe de techniques d'imagerie optique et enregistrements électrophysiologiques extracellulaires (à la manière de Das and Gilbert, 1999; Dragoi et al., 2001), ou - idéalement - intracellulaires afin de quantifier précisément les propriétés des afférents synaptiques évoqués par l'activation du circuit local et par la stimulation du pourtour du CR.

Le modèle présenté dans cette partie est évidemment extrêmement simpliste. Il nous servira à mieux appréhender les dynamiques observées au sein d'architectures plus détaillées, comprendre leur dépendance par rapport à la structure des réseaux locaux, et identifier les conditions requises pour reproduire les modèles existants (Somers et al., 1998; Dragoi and Sur, 2000) et les différents phénomènes observés expérimentalement. Nous développons actuellement un modèle intermédiaire entre le modèle présenté §7 et celui-ci, représentant un large réseau de neurones excitateurs et inhibiteurs du type "mean-rate", organisés selon une carte d'orientation simplifiée (Figure 6.4). Ce modèle permettra d'analyser de manière systématique la compatibilité entre les différents modèles proposés et l'émergence d'une diversité des modulations centre/ pourtour en fonction de (i) la position des neurones étudiés dans la carte d'orientation ; (ii) la portée des connexions excitatrices et inhibitrices locales ; (iii) la portée et la distribution des connexions excitatrices et inhibitrices horizontales ; (iv) la relation possible entre la carte des orientations préférées et la carte rétinotopique (Das and Gilbert, 1997; Swindale et al., 2000, §6.2.1).

Si les prédictions de notre modèle "minimal" sont vérifiées, et comme cela a été proposé pour la sélectivité à l'orientation (Monier et al., 2000), il existerait alors, non pas *un* circuit canonique des modulations centre/ pourtour (bien que, comme on l'a vu, les différents circuits semblent en grande mesure compatibles) mais plusieurs, cohabitant au sein de la carte d'orientation. La comparaison entre le stimulus central et le stimulus de pourtour, et l'extraction des relations géométriques qu'ils entretiennent, seraient alors analysés par une *carte* de modulation centre/ pourtour (Das and Gilbert, 1999), dans laquelle différentes régions privilégieraient la détection de différentes configurations (par ex. détection de contour, détection de T).

Intégration et Segmentation

9.1 Introduction

Du point de vue fonctionnel, on prête fréquemment aux modulations centre/pourtour de V1 et de MT un rôle potentiel dans les mécanismes, apparemment antagonistes, de *liage* (ou d'*intégration*, de contours ou de mouvements) et de *segmentation* (de contours ou de mouvements, cf par ex. Braddick, 1993; Lamme et al., 1994; Gilbert et al., 1996).

Plus précisément, les mécanismes d'intégration de contours pourraient être sous-tendus par les phénomènes de facilitation des réponses de V1/MT lorsque un stimulus similaire au stimulus central (iso-orienté - iso-aligné - même direction de mouvement) est présenté dans le pourtour du CR (Kapadia et al., 1995, 2000, cf §1.2 et §5.2). Les mécanismes de segmentation seraient au contraire liés aux phénomènes de suppression par le pourtour lors de la présentation d'un stimulus périphérique similaire au stimulus central ("surround suppression", "end-stopping", Walker et al., 2000; Somers et al., 1998; Anderson et al., 2001, cf §1.1 et §5.1). Ces phénomènes pourraient avoir pour substrat anatomique la connectivité horizontale à longue-distance (cf par ex. Li, 1999b).

Sur le plan physiologique, ces hypothèses soulèvent de nombreuses interrogations, par exemple : Les cellules impliquées dans l'intégration de contours et dans leur segmentation forment-elles deux populations distinctes ? Si oui, implémentent-elles des mécanismes indépendants ? Comment ces mécanismes interagissent-ils ? Peut-on au contraire imaginer qu'il s'agit d'une seule population dont le rôle fonctionnel serait sélectionné par la tâche à effectuer ?

Dans MT, il semble que ces fonctions soient représentées par deux groupes de cellules distinctes¹ (Rodman and Albright, 1989). Leurs interactions sont encore peu connues. Dans V1, en revanche, il est, à notre connaissance, peu d'éléments de réponse.

L'étude présentée ici vise à répondre à des interrogations analogues par des méthodes psychophysiques. Nous cherchons à évaluer comment l'analyse des discontinuités de la scène visuelle,

¹On trouve d'une part des cellules dites à *antagonisme centre/pourtour*, qui sont supprimées lorsque les stimuli de pourtour se déplacent dans la même direction que le stimulus présenté dans le CR, et sont au contraire souvent maximale-ment activées lorsque le pourtour se déplace dans la direction opposée à celle du centre. Ces cellules pourraient participer à la segmentation du mouvement local et au traitement des discontinuités (Allman et al., 1985). On trouve d'autre part des cellules dites à *champ large* ("wide field"), qui répondent optimalement à des champs très larges de mouvement homogène, s'étendant au delà du CR classique. Des études combinant traçage anatomique par 2DG et enregistrements électrophysiologiques (Born and Tootell, 1992) ont montré que ces deux groupes de cellules sont ségréguées dans MT, formant des bandes parallèles à la surface corticale.

nécessaire à la segmentation, est affectée par la présentation de celles-ci au sein d'une configuration favorisant le liage perceptif. Nous proposons une interprétation "physiologique" des résultats obtenus.

9.2 Résumé des travaux réalisés

Psychophysique. Les expériences psychophysiques menées par J. Lorenceau et A. Giersch (Lorenceau, Giersch and Serié, 2002a,b) ont eu pour objet d'évaluer l'influence de la configuration contextuelle des fins de lignes (et en particulier, leur appartenance ou non à un contour) sur les performances de détection de la direction de leur mouvement.

Le stimulus utilisé contient deux segments verticaux colinéaires placés sur un fond gris, qui se déplacent de manière cohérente selon un mouvement de translation circulaire. La tâche du sujet est d'indiquer la direction du mouvement ("horaire" ou "anti-horaire"). Quatre situations sont étudiées : (i) Tout le stimulus est visible ("All line-ends", ALE) ; (ii) Les fins de lignes extérieures des deux segments sont masquées ("Inner line-ends", ILE) ; (iii) Les fins de lignes intérieures des deux segments sont masquées ("Outer line-ends", OLE) ; (iv) Toutes les fins de lignes sont masquées ("No line-ends", NLE). Dans ce dernier cas, et uniquement dans celui-là, le stimulus résultant ne contient plus d'information concernant le mouvement circulaire : l'information résiduelle est un mouvement de translation horizontale oscillant selon l'axe perpendiculaire à l'orientation des segments. Dans les autres cas, le traitement des fins de lignes visibles fournit une information, a priori non-ambiguë, concernant la direction du déplacement.

On observe cependant une *asymétrie* des performances pour ces deux conditions : les erreurs sont plus nombreuses (30% vs 10%), et les temps de réaction plus longs (800 ms vs 730 ms) lorsque seules les terminaisons internes sont visibles (ILE), relativement à la situation où seules les terminaisons externes sont visibles (OLE). Pour cette dernière condition, les performances sont très similaires à la situation où tout le stimulus est visible (ALE). Cette asymétrie des performances (erreurs, temps de réponse) est sensible à la *colinéarité* des deux segments. Elle diminue faiblement lorsqu'on introduit un offset latéral (0.03° - 0.32°) entre les deux segments, ou lorsque la séparation axiale des segments est augmentée. Elle disparaît lorsque l'orientation relative des deux segments est de 60° .

L'expérience est reproduite lorsque les sujets ont absorbé du Lorazépam², une benzodiazépine qui facilite la fixation du GABA sur les récepteurs GABA_A. Dans ce cas, on observe un allongement général des temps de réponse (de l'ordre de 1000-1400 ms vs 800 ms), et un plus grand nombre d'erreurs. Cet effet n'affecte néanmoins pas toutes les conditions de manière égale. Les erreurs commises pour la condition OLE augmentent, tandis qu'elles restent quasiment inchangées pour la condition ILE. De même, l'augmentation des temps de réaction est plus importante pour la condition OLE que pour ILE. Ces résultats suggèrent une amélioration relative des performances pour la configuration où seules les fins de lignes intérieures sont visibles.

²en moyenne 2.57 mg.

Modèle. Les conditions ILE et OLE ne diffèrent que par la position des fins de lignes, dont le traitement est nécessaire pour effectuer la tâche, ces résultats suggèrent que le traitement des fins de ligne diffère selon que celles-ci se situent à l'intérieur d'un contour (ILE), ou non (OLE). Nous proposons que ces résultats traduisent des phénomènes de *compétition* entre un mécanisme d'intégration de contour, et un mécanisme de segmentation.

Nous avons développé un modèle très simple à partir de cette proposition. Ce modèle comprend deux populations de cellules qui répondent préférentiellement à des stimuli se déplaçant selon une direction spécifique dans une région de l'espace (le champ récepteur) : (i) des cellules "d'intégration", qui possèdent un pourtour facilitateur sélectif à l'orientation et à l'alignement (et/ou la direction) ; et (ii) des cellules "de segmentation" (ou "end-stopped") qui signalent les discontinuités, en étant supprimées si les stimuli placés dans le CR et dans le pourtour sont iso-orientés et alignés (se déplacent dans la même direction). Nous proposons que les mécanismes d'intégration et les mécanismes de segmentation fonctionnent de manière interdépendante (les mécanismes d'intégration provoquent la suppression des cellules de segmentation) et compétitive (ces deux populations de cellules s'inhibent réciproquement)³.

Nous supposons enfin que la *décision* est fondée sur l'accumulation temporelle des données sensorielles (physiologie : Shadlen and Newsome, 2001 ; modélisation psychophysique : Usher and McClelland, 2001) fournies par les cellules de segmentation.

Ce modèle permet de rendre compte de l'augmentation des temps de réaction pour la configuration ILE par rapport à OLE : dans la configuration ILE, les cellules de segmentation sont supprimées par la présence du pourtour. Le signal disponible pour permettre la décision étant plus faible, les temps de réaction sont plus longs. Il fournit enfin une explication possible à l'amélioration relative des performances dans la configuration ILE sous Lorazépam. Le Lorazépam, en augmentant l'efficacité de l'inhibition dans le circuit, provoque une suppression des cellules d'intégration par les cellules de segmentation, et donc une désinhibition des cellules de segmentation.

Cette explication est cohérente avec les études psychophysiques précédentes qui suggèrent que le Lorazépam favorise le traitement visuel des fins de lignes, et induit une détérioration des processus d'intégration de contours statiques ou en mouvement (Giersch et al., 1995, 1996; Giersch and Lorenceau, 1999; Lorenceau et al., 1999).

Notre modèle prédit enfin une diminution des différences de performances pour les configurations OLE et ILE lorsque le contraste est diminué. Une étude psychophysique préliminaire conforte cette prédiction.

³Ces relations sont aussi à la base du modèle de Liden and Pack (1999).

Article 2 : Intégration et accès aux terminaisons

10

“Delayed access to moving discontinuities”

par :

J. Lorenceau, A. Giersch et P. Seriès.

En préparation.

Troisième partie

Dynamiques

11.1 Introduction

La plupart des études psychophysiques¹ concernant les modulations centre/pourtour ont centré leurs explorations dans le *domaine spatial*. Elles ont cherché à caractériser l'influence d'un stimulus sur la perception d'un autre, en fonction de la distance des stimuli entre eux, de leurs caractéristiques absolues (ex. contraste, taille, etc...) ainsi que de leurs propriétés et dispositions relatives (similarités de leur orientation, fréquence spatiale, phase, contraste, et co-axialité). Comme nous l'avons mentionné dans le chapitre 5, ces résultats suggèrent l'existence d'interactions latérales excitatrices et inhibitrices, de grande portée spatiale, sélectives à l'orientation et à la colinéarité. Il est souvent proposé que ces interactions participent à l'intégration des contours et à la segmentation des images *statiques*. En règle générale, ces études n'avaient pas pour objet l'exploration des propriétés temporelles des interactions latérales, qui demeurent ainsi peu connues. Comme nous le montrons dans la suite, le "temps" apparaît cependant comme un paramètre susceptible d'apporter de nouveaux éléments de compréhension dans ce domaine. La question qui nous intéresse ici est la suivante :

La perception d'un objet (dans le *présent*) peut-elle être influencée par la présentation antérieure d'un autre objet (dans le *passé récent*) situé à une position différente de l'espace ?

L'hypothèse que nous formulons est que la perception d'un objet dépend non seulement du contexte spatial dans lequel il est situé, mais aussi du *contexte temporel*, ou encore de l'*histoire* récente de la stimulation. L'objet de notre étude est d'explorer le décours temporel des interactions latérales et de comprendre ses implications possibles. L'échelle de temps qui nous intéresse est de l'ordre de quelques millisecondes à quelques dizaines de millisecondes.

11.2 Motivations : le temps de la propagation horizontale

Sous l'hypothèse d'une correspondance entre (i) les propriétés de la connectivité horizontale intrinsèque à V1 (§3), (ii) les modulations centre/pourtour observées en physiologie (§2) et (iii)

¹pour une revue voir chapitre 3, Partie II de cette thèse et Polat (1999); Hess and Field (1999); Dresch (1999).

les interactions latérales observées en psychophysique (§5.1), il est permis de postuler que les interactions latérales sont caractérisées par des dynamiques temporelles particulières.

En effet, des études récentes (Grinvald et al., 1994; Bringuier et al., 1999) ont montré que la propagation de l'activité le long de la connectivité horizontale était lente (0.05 - 0.5 m/s), beaucoup plus lente que celle transmise par les connexions en retour des aires supérieures (de l'ordre de 3.5 m/s, Nowak and Bullier, 1998; Bullier, 2001).

Plus précisément, Grinvald et al. (1994) ont utilisé des techniques d'imagerie optique en temps réel ("voltage-sensitive dyes") pour visualiser les modifications du potentiel de membrane des neurones de V1 du singe macaque, en réponse à un stimulus localisé. Ils montrent qu'à la suite des premières réponses, l'activité corticale se propage à partir du site rétinotopique d'initiation, pour couvrir, après plusieurs dizaines de msec, une aire 10 fois plus large que l'aire initialement activée. Cette étude a permis d'estimer que la vitesse de cette propagation d'activité est comprise entre 0.1 et 0.25 m/s.

Plus tard, et utilisant cette fois des techniques d'enregistrement intracellulaire *in vivo* à l'aide de pipettes fines, Bringuier et al. (1999) ont cherché à caractériser l'origine présynaptique et les propriétés temporelles des événements synaptiques influençant le potentiel de membrane des neurones de l'aire 17 du chat anesthésié, lors d'une stimulation visuelle. Les stimuli utilisés sont des impulsions bidimensionnelles, des barres ou des réseaux, présentés à l'intérieur ou à l'extérieur du champ minimum de décharge (CMD). Leurs résultats révèlent que les neurones corticaux reçoivent des entrées synaptiques dépolarisantes et hyperpolarisantes provenant d'une région de 2 à 5 fois plus étendue en moyenne que le CMD². La force des réponses dépolarisantes décroît graduellement avec l'excentricité du stimulus par rapport au centre du CMD, avec une pente de l'ordre de -20% par millimètre³. Bringuier et al. (1999) se sont également intéressés aux latences des réponses synaptiques, et ont montré que celles-ci augmentent graduellement en fonction de l'excentricité relative du stimulus par rapport au CMD⁴. Ils notent que les écarts de latence observés sont compatibles avec une hypothèse de propagation apparente d'une onde d'activation visuelle dans le plan des couches corticales, sous-tendue par des connexions "horizontales" monosynaptiques. En effet, à partir des contraintes spatio-temporelles formées par les bassins de latence, ces auteurs estiment que la vitesse de propagation apparente de l'activité sous-liminaire est distribuée entre 0.05 m/s et 0.6 m/s, avec un pic de la distribution autour de 0.1 m/s. Ces valeurs sont comparables aux vitesses de conduction des axones horizontaux non myélinisés mesurées *in vitro* et *in vivo* (0.06 - 0.6 m/s)⁵.

Sur la base de ces résultats, Bringuier et al. (1999) notent que les dynamiques spatio-temporelles

²Ils ont estimé les frontières du champ dépolarisant à $6.62 \pm 4.3^\circ$ avec des "pulses", $8.5 \pm 4.3^\circ$ avec des barres ; $14.6 \pm 8.6^\circ$ avec des réseaux. Ainsi, quelle que soit sa taille précise, l'étendue du champ dépolarisant est supérieure à celle du champ minimum de décharge ($2.74 \pm 2.3^\circ$ pour des pulses, $2.5 \pm 1.9^\circ$ pour des barres), d'un facteur dépendant du stimulus utilisé (x 2.5 pour des pulses, x 3.3 pour des barres, x 5.6 pour des réseaux).

³ $-24.3 \pm 15.9\%$ par degré en utilisant des "pulses", $-23.7 \pm 16.7\%$ avec des barres, et $-16.8 \pm 13.4\%$ avec des réseaux.

⁴La mesure de la latence est définie comme l'instant où la dérivée du potentiel de membrane moyen filtré (filtre gaussien passe-bas, $\sigma=5$ ms) présente une déviation significative (test du T, $p<0.005$).

⁵La vitesse de propagation des potentiels d'action le long des connexions horizontales a été estimée à 0.15-0.60 m/s par Murakoshi et al. (1993) ; 0.16 m/s par Nelson and Katz (1995) et 0.35 m/s par Hirsh and Gilbert (1991). Une estimation similaire a été donnée pour les connexions inhibitrices : 0.06-0.20 m/s selon Salin and Prince (1996).

de l'activité corticale peuvent être décrites de deux manières : (i) un stimulus focal évoque dans le cortex une vague d'activité qui se propage radialement dans le plan des couches corticales, avec une vitesse constante et sur un rayon de plus de 10 mm ; (ii) réciproquement, l'intégration fonctionnelle réalisée par les cellules corticales dépend de la sommation d'entrées évoquées par l'activation (passée) de sources intracorticales distantes. Ils formulent ainsi l'hypothèse centrale de notre travail :

“This [...] suggests that the processing of new visual information arising at the center of the classical discharge field could be highly influenced by contextual information which was present a few tens of ms earlier in the periphery”.

Il prédissent enfin que certaines configurations spatio-temporelles de la stimulation visuelle devraient permettre d'optimiser la sommation des signaux thalamo-corticaux directs et horizontaux :

“ A straightforward prediction of this model is that synaptic summation may be optimized by adjusting the relative latencies of activation evoked through the feedforward pathway and the peripheral intracortical connectivity.”

11.3 Résumé des travaux effectués

Nous avons ainsi suggéré que l'activité évoquée par la présentation d'un élément visuel et se propageant le long de la connectivité horizontale était susceptible de moduler les dynamiques (par ex. la latence) des réponses à un élément présenté quelques millisecondes à quelques dizaines de millisecondes plus tard, à une position voisine du champ visuel. Les connexions horizontales reliant préférentiellement des cellules dont les CR sont alignés, ces modulations affecteraient de manière sélective les séquences composées d'éléments colinéaires. Nous avons suggéré de plus que les modulations de latences produites au niveau des cellules de V1 pourraient biaiser les réponses de leurs cellules cibles de l'aire MT vers de plus grandes vitesses (pour des délais plus courts) ou de plus basses vitesses (pour des délais plus longs). Nous avons finalement prédit que, si tel était le cas, la modulation des dynamiques des réponses des cellules de V1 devrait - dans certaines situations - influencer la perception d'objets en mouvement, et en particulier leur vitesse.

Cette prédiction a été testée en parallèle (i) en psychophysique en utilisant un paradigme de discrimination de vitesse de séquences en mouvement apparent (Georges et al., 1999, 2000, 2002, §12) ; (ii) de manière théorique en utilisant une version simplifiée de notre modèle de V1 (Seriès et al., 2002, §13) ; (iii) par enregistrements électrophysiologiques intracellulaire dans l'aire 17 du chat (Baudot et al., 2000, Baudot et al. *en préparation*, §14).

11.3.1 Psychophysique

Les études psychophysiques réalisées (§12, Georges et al., 2000, 2002) ont montré que l'orientation d'un objet visuel par rapport à l'axe de son mouvement influençait la perception de sa vitesse. Ainsi, par exemple, des séquences rapides ($> 24^\circ/\text{s}$) composées d'éléments de Gabor colinéaires sont perçues comme étant plus rapides que des séquences de même vitesse composées

d'éléments non colinéaires. Cet effet est particulièrement important pour de très grandes vitesses (40-64-96 °/s), est maximal pour une vitesse de 64 °/s, décroît pour des vitesses intermédiaires (12-24 °/s) et disparaît aux vitesses basses (4 °/s). Ce biais perceptif décroît à mesure que l'angle relatif entre l'axe de mouvement et les éléments de Gabor augmente. Il demeure cependant important pour des trajectoires curvilinéaires, si l'orientation des éléments de Gabor reste tangente à la trajectoire. Des expériences contrôlées permettent de montrer que cet effet n'est pas dû à la durée ou à la longueur des séquences utilisées, ni à des stratégies de décision perceptive qui seraient fondées uniquement sur la séparation spatiale des éléments de Gabor présentés successivement.

11.3.2 Étude théorique et simulations

Nous avons proposé que ces phénomènes soient liés aux dynamiques des modulations centre / pourtour des champs récepteurs du cortex visuel primaire.

Pour explorer la validité de cette hypothèse et mettre en évidence ses implications, nous avons cherché à fournir un cadre conceptuel reliant la physiologie et la perception (Serrière et al., 2002). Nous avons ainsi développé un modèle comportant deux étages de traitement : Le premier étage (V1) rend compte des propriétés dynamiques essentielles des réponses des cellules de V1 et de la propagation de l'activité le long de la connectivité horizontale. Le deuxième étage (MT) effectue une estimation de la vitesse à partir d'une corrélation spatio-temporelle des réponses de V1. Il est suivi par une étape de décision, simulant la procédure de choix forcé à alternative temporelle, dont l'issue peut être directement comparée aux résultats obtenus en psychophysique.

Quelles sont les conséquences des propriétés dynamiques des signaux horizontaux sur la réponse des cellules visuelles à une séquence rapide d'éléments orientés ? Nous avons mené une étude analytique du comportement du modèle de V1 en réponse à des séquences de stimuli orientés, dont la vitesse est contrôlée par l'intervalle temporel, ou par l'intervalle spatial entre les stimuli successifs. Le modèle prédit des avancées de latences, qui apparaissent pour des configurations spatio-temporelles particulières, sensibles à (i) la vitesse des séquences utilisées, (ii) l'alignement des éléments des séquences utilisées, et (iii) leur contraste. Celles-ci reflètent alors les contraintes spatiales et temporelles imposées sur la sommation des signaux directs et horizontaux. Les contraintes temporelles dépendent principalement de la vitesse de propagation le long de la connectivité horizontale et de la durée des signaux horizontaux, alors que les contraintes spatiales sont dictées par l'architecture de la connectivité horizontale à longue distance (anisotropie, étendue et distribution dans l'espace cortical). Nous montrons par exemple que la gamme de vitesses pour laquelle le modèle prédit des modulations de latences est dans tous les cas bornée par la vitesse de propagation horizontale, ramenée dans l'espace visuel.

Simulations des effets observés en psychophysique. Notre modèle a été étendu pour inclure un étage de traitement assimilable à MT qui effectue une estimation de la vitesse sur la base de la corrélation spatio-temporelle des activations de populations voisines de V1, et incorpore un modèle de variabilité de cette estimation. La sortie du modèle fournit une estimation de la

vitesse apparente d'une séquence de vitesse physique donnée. Nous avons montré que ce modèle permettait de simuler les différents résultats psychophysiques de manière satisfaisante, dans un espace de paramètres plausibles, que nous décrivons, et fournit ainsi une explication possible à la dépendance des effets observés par rapport à l'orientation, à l'alignement et à la vitesse des séquences utilisées. Enfin, ce modèle permet de formuler un ensemble de prédictions relatives, entre autres, à l'amplitude des modulations de latences attendues, ainsi qu'à la sensibilité des effets observés par rapport au contraste, à la fréquence spatiale, et au nombre d'éléments composant les séquences. Certaines d'entre elles ont déjà été confirmées expérimentalement (Georges et al., 1999).

11.3.3 Physiologie

Des enregistrements intracellulaires (Baudot et al., 2000 ; Lorenceau, Baudot, Seriès, Georges, Chavane, Pananceau and Frégnac (2002) ; Baudot et al. en préparation) effectués dans l'aire 17 du chat au sein de notre laboratoire, pendant le décours de cette thèse, confortent aussi nos hypothèses. Comme en psychophysique, ces expériences utilisent des séquences rapides composées d'éléments de Gabor orientés. Ceux-ci sont flashés rapidement de la périphérie vers le centre du CR de la cellule enregistrée (configuration centripète), ou du centre du CR vers la périphérie (configuration centrifuge), suivant un axe parallèle (configuration colinéaire) ou perpendiculaire (configuration parallèle) à l'orientation préférée de la cellule enregistrée. Les résultats montrent que les séquences en mouvement centripète composées d'éléments colinéaires provoquent fréquemment une réduction de la latence de la réponse évoquée (cf. §14.2.1). L'amplitude de cette réduction (~10 msec en moyenne, mais jusqu'à 30 msec) est en accord avec les prédictions du modèle.

Article 1 : Étude psychophysique

12

“Orientation dependent modulation of apparent speed :
psychophysical findings”

par :

S. Georges, P. Seriès, Y. Frégnac et J. Lorenceau

Vision Research (sous presse)

Article 2 : Étude théorique

13

“Orientation dependent modulation of apparent speed :
a model based on the dynamics of V1 center/ surround interactions ”

par :

P. Seriès, S. Georges, J. Lorenceau, et Y. Frégnac.

Vision Research (sous presse)

Discussion

14.1 Introduction

L'ensemble de nos résultats suggère que le biais perceptif observé en psychophysique dans l'estimation de la vitesse de séquences en mouvement apparent reflète une modulation des dynamiques de l'intégration synaptique des entrées ascendantes par les neurones de V1, induite par les entrées synaptiques horizontales.

Ces résultats ont plusieurs implications : ils révèlent que la perception des objets visuels, comme les réponses des neurones de V1, pourraient dépendre non seulement du contexte spatial, mais aussi du contexte temporel (ou encore de "l'histoire" immédiate de la stimulation / l'activité des réseaux corticaux), dans lequel ces objets sont présentés. Ils suggèrent en outre qu'au niveau du cortex visuel primaire, la présentation d'un objet visuel évoque la propagation d'une "empreinte" spatiale sous-liminaire de la famille de contours (ou de trajectoires) dans lesquels cet objet pourrait être inscrit. Cette empreinte se propagerait lentement (de l'ordre de 0.1 - 0.5 m/s) et persisterait de l'ordre de 100-200 ms après extinction des activités évoquées par le stimulus. Le rôle fonctionnel de ce phénomène, s'il en existe un, n'est pas clair.

Dans la suite, nous proposons des moyens de valider plus avant nos hypothèses sur le plan expérimental (§14.2). Nous discutons de l'intérêt de ces résultats au vu des travaux physiologiques, psychophysiques et théoriques existants (§14.3). Nous étudions ensuite (§14.4-5) la participation éventuelle des mécanismes que nous décrivons dans d'autres phénomènes perceptifs (intégration de contours statiques, "flash-lag", "line-motion", vagues de dominance en rivalité binoculaire) avec un intérêt particulier pour les effets de "motion streaks" (Geisler, 1999) et de sensibilité à la direction le long d'un axe parallèle à l'orientation préférée (Wörgötter and Eysel, 1989). Nous proposons enfin des extensions possibles de ce travail.

14.2 Validation expérimentale

Sur le plan expérimental, le modèle fournit un certain nombre de prédictions qui peuvent être utilisées pour valider le mécanisme suggéré, et comprendre les limites de l'implémentation décrite.

14.2.1 Validation physiologique

Portée des interactions, vitesse de propagation.

Nous avons montré que le mécanisme que nous proposons permet de rendre compte quantitativement du biais observé dans la perception de la vitesse apparente, si (i) des interactions facilitatrices existent entre des stimuli séparés d'environ 3° d'angle visuel et sont spécifiques pour les configurations colinéaires, ce qui est en accord avec de nombreux résultats psychophysiques et physiologiques chez l'homme (Polat and Sagi, 1993; Polat and Norcia, 1996), et si (ii) la vitesse de propagation le long de la connectivité horizontale, exprimée dans l'espace visuel (ϖ) est de l'ordre de $[150^\circ/\text{s}, 200^\circ/\text{s}]$ ce qui est conforme à ce qui a été mesuré chez le chat en électrophysiologie intracellulaire (Bringuier et al., 1999).

Pour interpréter ces valeurs en terme d'étendue des connexions horizontales et de vitesse de propagation dans le cortex, une estimation du facteur de magnification cortical est nécessaire. Cette estimation est difficile, parce que, d'une part, il existe peu de données concernant V1 chez l'homme, et d'autre part, les stimuli n'étaient pas présentés à une excentricité fixe dans nos expériences psychophysiques : les séquences étaient généralement linéaires dans les expériences modélisées, de longueur variable, et les mouvements des yeux n'ont pas été contrôlés. Néanmoins, si l'on estime $M \simeq 3\text{mm}/^\circ$ en région périfovéale (Dow et al., 1981; Sereno et al., 1995), la vitesse de propagation dans le cortex est légèrement supérieure (0.45 m/s-0.6 m/s) à celle qui a été mesurée dans V1 du chat et du singe (0.05-0.5 m/s, Grinvald et al., 1994; Bringuier et al., 1999). L'étendue maximale des connexions horizontales requise pour rendre compte des effets observés est d'environ 9 mm, ce qui est en accord avec les observations effectuées dans V1 du chat et du singe (Gilbert et al., 1996; Angelucci, Levitt and Lund, 2002).

Avance de latences pour des séquences colinéaires en mouvement apparent rapide.

La prédiction majeure du modèle est que les dynamiques (et en particulier les latences) des réponses de V1 peuvent être modulées (avancées) par la sommation des entrées horizontales et directes.

Cette prédiction a été testée en électrophysiologie intracellulaire chez le chat anesthésié. Baudot et al. (2000) ont utilisé des séquences formées d'un élément de Gabor, flashé (17 ms) à 3 positions successives selon un axe parallèle (configuration colinéaire, ou ISO) ou perpendiculaire (configuration parallèle, ou PARA) à l'axe du champ récepteur de la cellule enregistrée. Les paramètres de la fonction de Gabor (orientation, fréquence spatiale, phase) sont choisis pour être optimaux pour la cellule enregistrée. Les séquences sont présentées soit selon une direction centripète: les deux premiers éléments sont flashés dans le pourtour du champ récepteur, le 3ème élément couvre le champ récepteur; soit selon une direction centrifuge: le premier élément couvre le champ récepteur, les deux autres sont présentés à des positions de plus en plus éloignées du pourtour. Un total de 23 cellules sont enregistrées. La distance centre-à-centre séparant deux éléments de Gabor est égale à 120% de la longueur maximale du champ minimum de décharge défini par un protocole de corrélation inverse utilisant des stimuli "sparse noise". Elle correspond

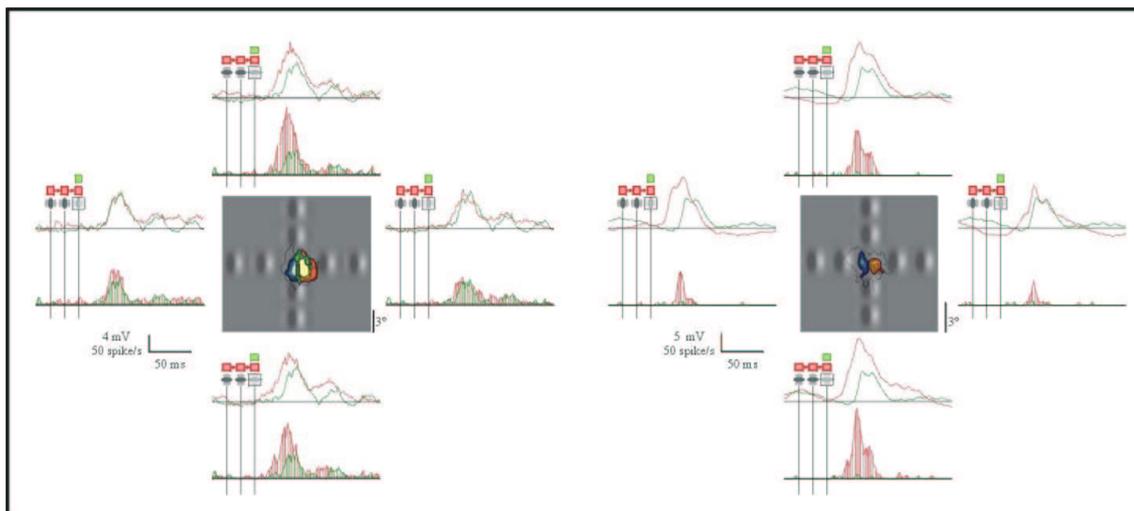


FIG. 14.1: Exemple de réponses de deux cellules enregistrées en intracellulaire chez le chat anesthésié par Baudot et al. (2000). La configuration de stimulation est centripète, suivant les 4 axes cardinaux du champ récepteur. En rouge : stimulation composite (centre + périphérie). En vert : centre seul. Pour chaque direction, la moyenne des réponses du potentiel de membrane (PSTW : traces supérieures) et des réponses supraliminaires (PSTH : traces inférieures) sont analysées. Les régions colorées au centre de la figure représentent le champ minimum de décharge déterminé par stimulation "sparse noise" (cartes Z-score, réponses "ON" en rouge, réponses "OFF" en bleu, réponse complexe en vert), et les limites "ON" et "OFF" du champ dépolarisant (ligne noire).

en moyenne à une distance de 5.9° . L'élément de Gabor présenté dans le CR est faiblement contrasté¹.

Baudot et al. (2000) montrent que:

- (i) des effets de *facilitation du niveau de réponse* sont observés dans toutes les configurations. Cette facilitation est néanmoins plus importante dans la configuration ISO que dans la configuration PARA (de l'ordre de 2.6 fois pour la réponse dépolarisante, de l'ordre de 2 fois pour la réponse supraliminaire). En moyenne, la facilitation est en outre légèrement plus importante pour les configurations centripètes que pour les configurations centrifuges (de l'ordre de +10% pour la réponse dépolarisante et de l'ordre de +20% pour la réponse supraliminaire). Le fait que même les configurations centrifuges évoquent des facilitations est conforme aux prédictions du modèle : la durée du signal horizontal (de l'ordre de 100 msec) est en effet supérieure à la somme de l'intervalle temporel entre les stimuli (17 msec et 35 msec) et la durée de propagation (de l'ordre de quelques msec à quelques dizaines de msec).
- (ii) Bien que les deux *stimuli périphériques* soient présentés dans le pourtour du champ récepteur classique (défini par un protocole de corrélation inverse), ils sont très souvent suffisants pour évoquer une réponse dépolarisante significative ou même supraliminaire de la cellule enregistrée, en l'absence de stimulation centrale. Ce résultat suggère que de telles séquences rapides forment un stimulus très efficace pour le

¹Le niveau de contraste est ajusté pour que la réponse dépolarisante soit environ égale à 1/3 de la réponse maximale en fonction du contraste. En moyenne, le niveau de contraste utilisé est égal à 25.2%.

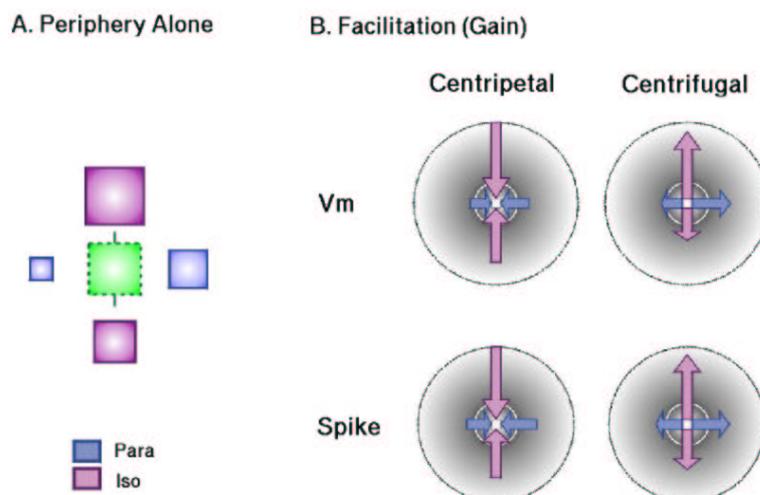


FIG. 14.2: **A.** Moyennes des réponses évoquées par la périphérie seule. Intégrale de la réponse dépolarisante évoquée par les stimuli périphériques seuls dans la condition centripète. L'aire des carrés est proportionnelle à la réponse dépolarisante normalisée par rapport à la réponse "centre seul" (représentée en vert au centre). On observe des résultats similaires pour la condition centrifuge. **B.** Gain. Intégrales de la réponse dépolarisante (en haut) et de la réponse supraliminaires (en bas) évoquées par le stimulus complet (périphérie + centre) normalisées par la réponse au centre seul. La taille des flèches est proportionnelle au gain, les cercles intérieurs représentant un gain de 1 (absence de modulation).

recrutement de la connectivité intracorticale et l'activation des cellules de V1. Les réponses dépolarisantes sont alors plus importantes dans la configuration ISO que dans la configuration PARA (de 2.6 fois en moyenne). Elles sont en outre plus précoces dans la configuration centripète colinéaire que dans la configuration parallèle (de 5.2 msec en moyenne).

- (iii) La *latence* des réponses au stimulus central peut être modulée lorsque celui-ci est présenté au sein d'une séquence rapide. Si la configuration de la séquence est centripète et colinéaire, on observe une réduction de latence en moyenne égale à $10.8 \text{ msec} \pm 1.6 \text{ msec}$ mais pouvant atteindre 30 msec. Les configurations centrifuges ou parallèles n'évoquent pas d'avancée de latence².

Autres prédictions.

Notre modèle suggère que ces modulations des dynamiques des réponses de V1 pourraient biaiser les réponses des populations neuronales directement impliquées dans l'estimation de la vitesse du stimulus, qui se trouvent probablement dans MT. Cette prédiction pourrait être testée expérimentalement (à la manière par ex. de Churchland and Lisberger, 2001).

²De manière inattendue, on observe en revanche de faibles retards pour les configurations centrifuges ($3.5 \text{ msec} \pm 1.4 \text{ msec}$ en moyenne) qui pourraient être liés à une inhibition rapide exercée par la périphérie sur le centre.

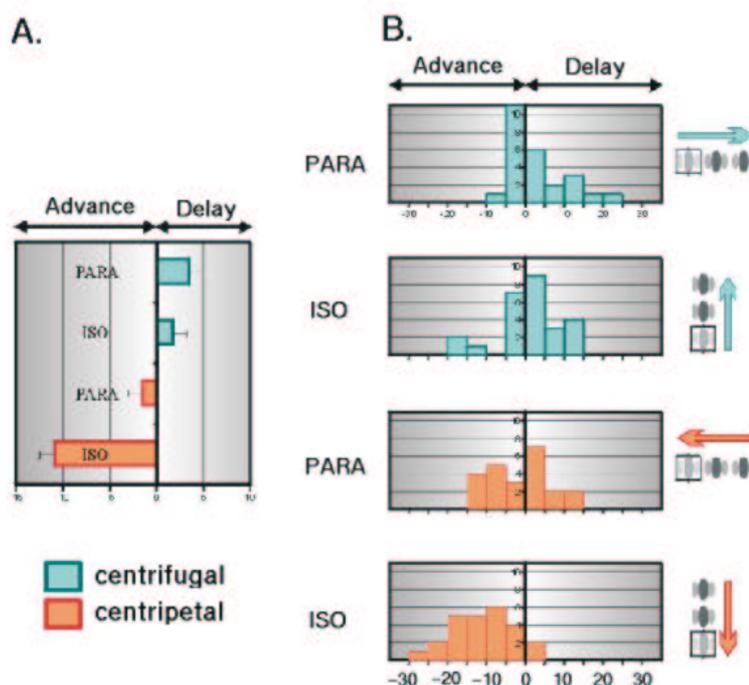


FIG. 14.3: Réduction de la latence des réponses supraliminaire. **A.** Réduction moyenne de la latence des réponses supraliminaire pour chaque type de condition (ISO, PARA, centripète (orange) et centrifuge (vert)). **B.** Distribution des réductions de latence pour chaque type de condition.

14.2.2 Validation psychophysique

Isoler les contraintes temporelles. En psychophysique, la vitesse des séquences est contrôlée par la variation de l'intervalle spatial entre les éléments de la séquence (Table 1 de Georges et al., 2002). Sous ces conditions, le modèle suggère que le biais observé reflète à la fois les contraintes spatiales (étendue et distribution de la connectivité horizontale en fonction de la distance) et les contraintes temporelles (temps de propagation, durée du signal horizontal) imposées par l'activité horizontale à longue distance sur l'intégration des entrées ascendantes. Pour isoler l'influence relative de chacune de ces contraintes, il faudrait pouvoir reproduire les expériences réalisées en contrôlant cette fois la vitesse par la variation de l'intervalle temporel entre les éléments (ce qui correspond au modèle FX, §13.2). Dans ce cas, les effets observés seraient indépendants des variations possibles de l'efficacité de la connectivité horizontale avec la séparation spatiale entre les neurones pré- et post-synaptiques. Il existe des difficultés techniques à la réalisation de cette expérience, puisque l'intervalle temporel entre les éléments ne peut être qu'un multiple de la durée d'une trame, et que celle-ci est contrainte par la fréquence de rafraîchissement de l'écran de stimulation (60 Hz dans nos expériences, soit 16.6 ms pour une trame). Rappelons que les gammes de vitesses et la vitesse optimale prédites sous ces conditions ne seront pas nécessairement égales aux valeurs observées sous FT et dépendront de la séparation spatiale fixée entre les éléments composant les séquences. Si le biais perceptif demeure dans cette situation, son analyse permettrait une meilleure estimation des valeurs physiologiques requises pour la propagation de l'activité

horizontale, et de la durée du signal horizontal sous notre hypothèse.

Influence du contraste. Le modèle prédit que le biais perceptif observé devrait dépendre du contraste du stimulus utilisé et que l'illusion perceptive devrait être plus importante à contraste faible. Ainsi par exemple une séquence composée d'éléments de Gabor faiblement contrastés devrait apparaître comme étant plus rapide qu'une séquence composée d'éléments de Gabor fortement contrastés. Des expériences préliminaires en psychophysique (Georges et al., 2000) montrent que cette prédiction est valide (Figure 14.4). Il est intéressant de noter que cet effet est en contradiction apparente avec les effets généralement observés du contraste sur la vitesse perçue (Stone and Thomson, 1992; Blakemore and Snowden, 1999). Stone and Thomson (1992) observent en effet que lorsque deux réseaux horizontaux, de contrastes différents (70% et 10%) et se déplaçant verticalement à la même vitesse ($2^\circ/s$), sont présentés simultanément, le réseau le moins contrasté semble plus lent, d'environ 30-50%. Cet effet semble dépendre du rapport entre les deux valeurs de contraste utilisées, et non des valeurs absolues de contraste. Il apparaît pour tous les types de stimuli testés (ex. disques, Patterns de Julesz). Il est plus marqué lorsque les stimuli sont présentés simultanément, plutôt que successivement, mais la différence est peut-être moins grande qu'initialement supposée (Stone and Thomson, 1992; Blakemore and Snowden, 1999). Ce phénomène dépend de la vitesse utilisée : il apparaît dans une gamme de vitesses plus lentes que celles que nous utilisons (et pour laquelle le modèle ne prédirait pas d'effet), et décroît (ou même s'inverse, cf. Fig. 1, sujet MRB, de Blakemore and Snowden, 1999) lorsque la vitesse utilisée augmente ($\geq 8^\circ/s$). Les résultats publiés ne sont donc pas incompatibles avec les nôtres et sont probablement liés à un mécanisme différent.

Notons que Weiss and Adelson (1998) et Weiss et al. (2002) ont récemment proposé un modèle bayésien qui rend compte (entre autres) des résultats de Stone and Thomson (1992). Ce modèle suppose que la diminution du contraste correspond pour le cortex à une augmentation de l'incertitude, et qu'en situation d'incertitude, le système visuel favorise le traitement des vitesses lentes au détriment des vitesses les plus rapides. Ce modèle permet de rendre compte d'un ensemble très large de résultats psychophysiques³ pour lesquels des modèles différents avaient été proposés (intersection de contraintes (IOC), moyenne des vitesses (VA), "feature tracking" etc...). Cependant, ce modèle ne peut rendre compte de l'inversion de ce phénomène avec la vitesse, ni de l'influence de l'orientation locale dans l'estimation de la vitesse que nous décrivons.

Influence de la fréquence spatiale. Plusieurs études psychophysiques ont montré que l'architecture spatiale des interactions latérales dépendait de la fréquence spatiale du stimulus utilisé (Polat and Sagi, 1993, §5.2.2) : les interactions sont maximales pour une distance d'environ 3λ , puis décroissent linéairement jusqu'à environ 10λ . On pourrait expliquer ce phénomène en supposant que l'étendue et la distribution spatiale des connexions horizontales intrinsèques à V1

³Perception de la direction d'un rhombus ; influence du contraste sur la vitesse perçue (Thompson et al., 1996) ; influence du contraste sur la direction perçue d'un plaid (Stone et al., 1990), influence du contraste sur la perception de la direction d'une ligne (Lorenceanu et al., 1993) ; Plaids de type I vs type II (Yo and Wilson, 1992) ; influence de la configuration sur la perception des plaids de type II (Burke and Wenderoth, 1993) ; influence de la vitesse sur les plaids de type II (Bowns, 1996).

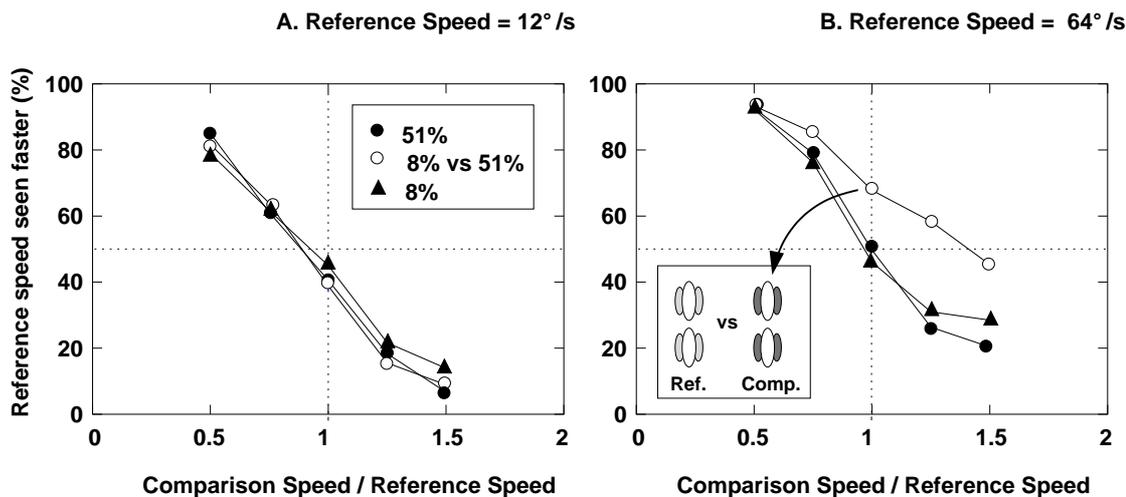


FIG. 14.4: Conformément aux prédictions du modèle, à vitesse élevée, une séquence colinéaire faiblement contrastée est perçue comme étant plus rapide qu’une séquence colinéaire fortement contrastée (Georges et al., 2000). Comparaison de la vitesse apparente de séquences colinéaires de même contraste (8% (▲) ou 51% (○)) ou de contrastes différents (le contraste de la séquence de référence est égal à 8%; celui de la séquence de comparaison est égal à 51% (●)). La vitesse de la séquence de référence est égale à 12°/s (A) ou 64°/s (B). La vitesse de la séquence de comparaison varie entre -60% et +60% de la vitesse de la séquence de référence. Résultats moyennés sur 6 sujets.

dépend de la fréquence spatiale préférée des cellules pré- et post- synaptiques (cf. §5.3.2) : celles-ci s’étendraient sur une plus grande distance entre cellules sensibles à des fréquences spatiales basses. Dans ce cas, le modèle prédit qu’en raison des contraintes spatiales de la connectivité, la vitesse optimale et l’intervalle de vitesses dans lequel le biais perceptif est observé, devraient se déplacer vers de plus basses vitesses lorsqu’une fréquence spatiale plus grande est utilisée. En effet, si les contraintes spatiales dominent et si l’architecture de la connectivité horizontale est dépendante de la fréquence spatiale (f) avec, par exemple, un maximum à 3λ et une décroissance linéaire jusqu’à 10λ , l’intervalle de vitesses pour lequel le signal horizontal existe est donné (pour le modèle “FT”) par : $SR(f) = [0; \frac{10 \cdot 10^3}{f \cdot \Delta t}]$. La vitesse correspondant à l’amplitude maximale des interactions latérales⁴ est donnée par $\hat{v}_s(f) = \frac{3 \cdot 10^3}{f \Delta t}$. Une série d’expériences psychophysiques où l’on fait varier (i) la fréquence spatiale des stimuli et (ii) la séparation des éléments, exprimée en unités λ , est actuellement en cours. Les prédictions du modèle sont illustrées Figure 14.5.

Interactions latérales entre stimuli non-orientés. Les interactions latérales observées en psychophysique étant très fortement sensibles à l’orientation relative entre les éléments du stimulus, les études concernant ces phénomènes ont toujours utilisé des stimuli orientés. Cependant, si l’on exclut la participation d’interactions suppressives entre éléments parallèles, notre modèle suppose qu’il existe des interactions facilitatrices entre éléments non-orientés (blobs gaussiens). Celles-

⁴En prenant $\Delta t = 16$ ms (séquence de 2 éléments, 60 Hz) ; ceci correspond à 120°/s pour $f = 1.5$ cpd ; 375°/s pour $f = 0.5$ cpd ; 63°/s pour $f = 3$ cpd ; 15°/s pour $f = 12$ cpd. Une déviation forte par rapport à ces valeurs indiquera que les contraintes spatiales responsables des effets observés ne dépendent pas de la fréquence spatiale de la même façon que dans Polat and Sagi (1993), et/ou que la vitesse optimale est principalement contrôlée par la réalisation de contraintes temporelles (voir Seriès et al. (2002) pour les valeurs prédites par les contraintes temporelles seules).

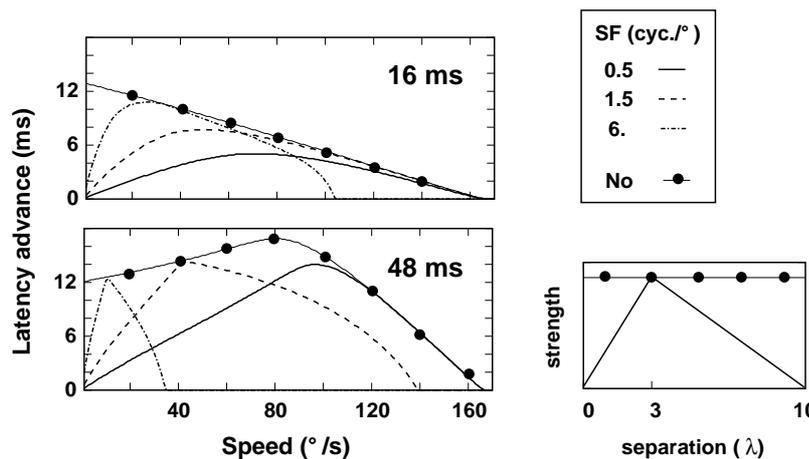


FIG. 14.5: Prédiction du modèle concernant la sensibilité des effets observés à la fréquence spatiale du stimulus utilisé. On suppose que la portée des interactions latérales dépend de la fréquence spatiale : l'efficacité des connexions horizontales est maximale pour une séparation de 3λ puis décroît jusqu'à 10λ (Polat and Sagi, 1993, inset à droite). Simulations des avancées de latence de la réponse au deuxième élément d'une séquence de 2 éléments, la vitesse étant contrôlée par la variation de Δx , Δt est constant, égal à 16 ms (haut) ou 48 ms (bas). Sous ces conditions, la vitesse optimale et l'intervalle de vitesses dans lequel le biais perceptif est observé devraient se déplacer vers de plus basses vitesses lorsque la fréquence spatiale augmente, dans les limites imposées par les contraintes temporelles seules (●), décrites dans Serié et al. (2002).

ci devraient être détectées par des paradigmes classiquement utilisés en psychophysique pour l'étude des interactions latérales. Des données préliminaires (Figure 14.6) recueillies au laboratoire indiquent qu'on observe en effet une diminution du seuil de détection d'un blob gaussien lorsqu'il est entouré d'autres blobs gaussiens. Cette diminution dépend de la séparation entre les blobs, et est plus forte à fort contraste des masques. Bien que les seuils de détection dépendent du temps de présentation des stimuli, le rapport entre les seuils observés pour la configuration {cible+masques} et {cible seule} n'en dépend pas. L'amplitude de la diminution des seuils est légèrement inférieure mais comparable à celle qui est observée pour des éléments orientés dans Polat and Sagi (1993, 1994a)⁵.

Ce résultat nous semble important car (i) il invite à considérer que les interactions latérales concernent en réalité l'ensemble des objets visuels ; (ii) plus particulièrement, il suggère que ces phénomènes apparaissent aussi dans les nombreuses expériences utilisant des points circulaires ou gaussiens (par ex. "random dots"). Nous pensons en particulier aux expériences s'intéressant aux mécanismes d'intégration de mouvement, en physiologie (par ex. Jancke, 2000; Geisler et al., 2001) ou en psychophysique : Watamaniuk et al., 1995; Grzywacz et al., 1995; Geisler, 1999; Verghese et al., 2000, voir plus loin).

⁵La diminution maximale observée par ces auteurs est égale à ~ 0.3 . Elle correspond à une configuration où la cible et les masques sont colinéaires, et lorsque les masques et la cible sont séparés de 3λ .

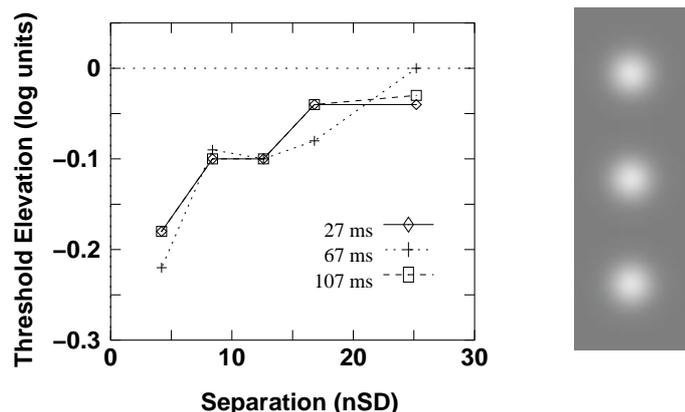


FIG. 14.6: Expériences préliminaires menées avec David Alais. Lorsqu'un blob gaussien ($SD = \sigma = 0.2^\circ$) est présenté pendant une durée de 27, 67, ou 107 ms au centre de deux autres blobs gaussiens, le contraste seuil à partir duquel il est détecté (dans 75% des essais) diminue. Cette diminution dépend de la séparation entre la cible et les masques, mais ne dépend pas du temps de présentation (bien que les seuils en dépendent). Les distances sont ici exprimées en fonction de l'écart-type de la gaussienne bidimensionnelle définissant les blobs. Données moyennées sur 6 sujets. Les ordonnées expriment $\log\left(\frac{C_{thres}(target+flanks)}{C_{thres}(target)}\right)$ comme dans Polat and Sagi (1993, 1994a).

14.3 Relations avec les travaux existants, originalité

Dynamiques des interactions latérales en psychophysique. En psychophysique, la plupart des études qui se sont intéressées à l'importance d'un paramètre temporel dans les phénomènes d'interactions latérales se situent généralement dans deux contextes particuliers : (i) le problème du liage ("binding problem") en relation avec l'hypothèse de la synchronisation des activités neuronales (Leonards et al., 1996; Usher and Donnelly, 1998; Ziebell and Nothdurft, 1999; Beaudot, 2002)⁶ ; (ii) l'effet de l'apprentissage (induit par un sur-entraînement) sur la perception de caractéristiques de bas niveau (par ex. Polat and Sagi, 1994b; Adini et al., 1997)⁷. Les résultats de ces approches sont ainsi peu comparables aux nôtres.

Un lien de parenté plus fort peut être observé entre notre étude et celle de Tanaka and Sagi (1998). Ceux-ci se sont intéressés aux dynamiques des seuils de détectabilité observés dans le paradigme de masquage latéral par un élément de Gabor (Polat and Sagi, 1993, cf. 5.2). Ils ont pour cela mesuré les seuils de détection d'un élément de Gabor central présenté brièvement (36

⁶A partir de l'hypothèse (discutable) selon laquelle l'introduction de synchronisations / désynchronisations dans le stimulus est susceptible de faciliter l'émergence de synchronisations / désynchronisations des activités neuronales, de nombreuses études ont cherché à évaluer cette proposition en psychophysique. Certaines études suggèrent ainsi que l'introduction d'une asynchronie (sous la forme d'une modulation temporelle) entre présentation de la figure et du fond facilite la ségrégation figure/fond (Ziebell and Nothdurft, 1999; Usher and Donnelly, 1998; Leonards et al., 1996). L'interprétation de ces résultats demeure cependant controversée (cf. par exemple Beaudot, 2002).

⁷Sur une échelle temporelle très longue, plusieurs études (Polat and Sagi, 1994b; Adini et al., 1997) ont montré que les interactions latérales sont sensibles à des phénomènes d'apprentissage, ce qui suggère que le substrat physiologique est doté d'un degré important de plasticité. Polat and Sagi (1994b) montrent ainsi que les phénomènes de diminution du seuil de détection observés dans le paradigme utilisé par Polat and Sagi (1993) s'accroissent au fur et à mesure de l'apprentissage, avec une augmentation de la portée des interactions d'un facteur supérieur à 3. Les phénomènes d'apprentissage ne sont observés que pour les configurations colinéaires ; et lorsque l'apprentissage est effectué en utilisant un intervalle continu de séparations entre cible et masques. Les effets observés sont spécifiques à l'orientation, la fréquence spatiale, la position rétinotopique, et l'oeil stimulé.

msec), lorsqu'il est précédé par la présentation (90 msec) de deux masques fortement contrastés, avec une asynchronie (SOA) variant entre 0 et 16 sec. Ils observent que la diminution du seuil initialement observée pour une présentation simultanée de la cible et des masques persiste pour des SOA de *plusieurs secondes*⁸, et jusqu'à plus de 16 secondes pour des séparations optimales (3λ). Les auteurs concluent ainsi que les filtres spatiaux conservent une trace mnésique des entrées visuelles bien au delà de l'intervalle d'intégration perceptive, qui pourrait être utilisée pour la consolidation des activités des filtres en mémoire à long-terme. Ces résultats sont troublants⁹ et ne peuvent en aucun cas être expliqués par un modèle comme le nôtre, fondé sur la simple sommation temporelle des signaux horizontaux et directs. Ils suggéreraient l'existence d'une dynamique des interactions latérales plus lente (caractérisée par une constante de temps comparable à celle de l'adaptation lente), superposée à celle que nous décrivons.

Enfin, Beadot and Mullen (2001) montrent que *les temps de réaction* nécessaires à la détection d'un chemin (cible) formé d'éléments de Gabor noyé dans une texture aléatoire d'éléments de Gabor (stimulus utilisé par Field et al., 1993) augmentent (de l'ordre de 50-100 ms) lorsque la courbure du chemin augmente. De manière similaire, Hess et al. (2001) montrent que *les temps de présentation*¹⁰, requis pour que la cible puisse être détectée, augmentent (de l'ordre de 150-200 ms) à mesure que la courbure augmente. Hess et al. (2001) suggèrent que ces résultats reflètent la dynamique propre des interactions neuronales¹¹. Il n'est néanmoins pas clair que ces effets ne puissent être simplement expliqués par des facteurs spatiaux, liés à une diminution de l'efficacité spatiale des interactions latérales avec la courbure.

Influence de l'orientation sur la perception du mouvement apparent en psychophysique. Si de nombreuses études se sont intéressées à l'influence de paramètres de forme sur la perception du mouvement (cf par ex. Lorenceau and Alais, 2001; Burr, 2000, 1999, et §10), il existe peu de données concernant l'influence de l'orientation dans la perception de la vitesse. Il est important de mentionner que les études existantes (Castet et al., 1993; Scott-Brown and Heeley, 2001) ont révélé un effet inverse à celui que nous décrivons : une ligne inclinée par rapport à l'axe de son mouvement semble se déplacer plus lentement qu'une ligne perpendiculaire à l'axe de son mouvement, et ce d'autant plus qu'elle est inclinée (de manière maximale lorsque l'axe du mouvement est égal à son orientation). Il faut néanmoins remarquer que la vitesse utilisée ($\sim 2^\circ/s$) dans ces études est inférieure à la gamme de vitesses que nous étudions et que notre modèle ne prédirait pas d'effet à cette vitesse. Ces résultats ne sont donc pas incompatibles avec les nôtres, et reposent vraisemblablement sur des mécanismes très différents.

⁸Ils observent une diminution du seuil de 0.25 (resp. 0.11) log units pour un SOA de 0 msec (présentation simultanée) et de 0.17 log (resp. 0.14) units pour un SOA de 2.7 sec.

⁹En psychophysique, deux essais sont rarement séparés de 16 sec. Ces résultats suggéreraient l'existence d'un biais systématique d'un essai sur l'autre dans la grande majorité des études utilisant des stimuli de ce type...

¹⁰uniquement si le stimulus est suivi d'un masque. Les temps de présentation nécessaires à la détection de la cible sont également étudiés en manipulant la fréquence temporelle du stimulus.

¹¹"this finding suggests that path detection could result from a dynamic process, intrinsically tuned to straight paths (curvature of 0°) and evolving temporally to a curvature tuning matching the spatial properties of the path. Such a process may depend on intra- and extra-cortical feedback [...]"

Dynamiques des modulations centre/ pourtour en physiologie. En physiologie, les études de Grinvald et al. (1994) et Bringuier et al. (1999) avaient montré que la propagation de l'activité sous-liminaire évoquée par la stimulation du pourtour était lente. En outre, de nombreuses études ont observé que l'influence du pourtour sur les réponses à un stimulus central apparaît de manière tardive par rapport à l'initiation de la réponse (les effets suppressifs sont visibles après quelques ms (Knierim and Van Essen, 1992), l'orientation du pourtour après environ 20 ms (Knierim and Van Essen, 1992), et les modulations apparaissent après 50-100 ms lorsque le stimulus est formé de surfaces texturées (figure/fond) (Zipser et al., 1996)). A notre connaissance, il n'existe pas d'études ayant cherché à manipuler les temps de présentation des stimuli central et périphériques pour réaliser une sommation des signaux directs et horizontaux, ni à mettre en relation ces dynamiques avec un phénomène perceptif (à l'exclusion de Hess et al., 1998, cf §5).

14.4 Participation à d'autres phénomènes

Il est possible que les dynamiques des modulations centre/pourtour jouent un rôle dans d'autres phénomènes perceptifs, dont les propriétés, ou les mécanismes possibles, présentent certaines parentés avec ceux que nous décrivons.

14.4.1 Intégration de contours statiques.

Une série d'expériences menées par le groupe de S. Thorpe, où le sujet doit décider si une image flashée très rapidement (par ex. 20 ms) contient ou non une catégorie donnée (ex. animal, nourriture) a mis en évidence de sévères contraintes temporelles pour le fonctionnement du système visuel. Chez l'homme, les temps de réponses sont inférieurs à 400 ms, mais les traitements visuels sous-jacents (analysés par l'étude des potentiels évoqués) semblent être effectués en moins de 150 ms (Thorpe et al., 1996). Ce temps est probablement encore plus court chez le singe (Fabre-Thorpe et al., 1998) et n'est pas affecté par la familiarité du stimulus (Fabre-Thorpe et al., 2001).

En supposant que l'information transite par toutes les aires visuelles et en ne considérant que 10 ms par niveau d'intégration, les travaux de cette équipe proposent que certaines formes de traitement visuel soient effectuées en un seul volet d'activation traversant le système visuel de manière ascendante, avec probablement pas plus d'un spike par neurone entre deux étapes successives. L'information serait principalement encodée dans la latence relative d'activation des neurones (cf par ex. Thorpe et al., 2001).

Un modèle récent (VanRullen et al., 2001) montre que cette hypothèse pourrait ne pas être incompatible avec des processus d'intégration de contour, bien que ceux-ci soient généralement considérés comme résultant de fortes récurrences intracorticales. En effet, on sait que les neurones de la rétine et du LGN déchargent de manière asynchrone : l'étalement temporel des latences de réponses des neurones de V1 est par exemple de l'ordre de 40 ms dans les couches supragranulaires chez le singe (Bullier and Nowak, 1995). Ce modèle propose que les neurones qui déchargent de manière précoce influencent leurs voisins - via la connectivité horizontale - pendant qu'ils intègrent

l'information provenant du LGN. Notre modèle pourrait aisément être étendu pour rendre compte de cette proposition.

Dans ce cas, la propagation de l'activité horizontale, servirait à “accélérer” le traitement des éléments des contours par rapport aux autres éléments de l'image. Cette avance temporelle leur donnerait un statut perceptif (une saillance) privilégié(e) (“Saliency translates into latency”).

14.4.2 Effet dit du “flash lag”.

L'effet de “flash-lag” est une illusion dans laquelle on présente un objet en mouvement et un flash à la même position de l'espace : l'objet en mouvement semble avoir dépassé le flash au moment où celui-ci est présenté (Figure 14.7). Différents types d'explication ont été proposés pour ce phénomène.

Une première explication (*extrapolation du mouvement*) propose que le système visuel est *prédictif*, et extrapole la trajectoire d'un stimulus en mouvement dans le futur afin de compenser les délais nécessaires au traitement de l'information par le système visuel (Nijhawan, 1994). En d'autres termes, à l'issue du traitement de l'information relative à la position x d'un objet en mouvement à un instant t , il se sera écoulé un temps dt , et l'objet se sera déplacé à une nouvelle position $x + vdt$. L'hypothèse d'extrapolation du mouvement suppose que le système visuel au temps t prend en compte ces délais en extrapolant la position $x + vdt$ des objets en mouvement dans le futur.

Une deuxième explication possible (*différence de latences*) est que le système visuel traite les objets en mouvement de manière plus rapide (avec une latence plus faible) que les objets flashés : ainsi, lorsque le flash est finalement perçu, le système a eu le temps de traiter l'objet en mouvement à une position ultérieure (Whitney et al., 2000). Cette hypothèse suppose tacitement, comme la nôtre, que la perception (ce que le sujet indique) est un phénomène “en-ligne”. Ce mécanisme, contrairement au précédent permet de rendre compte de l'influence d'une inversion de mouvement sur le “flash-lag”.

Notons enfin qu'Eagleman and Sejnowski (2000) ont récemment proposé une troisième alternative pour expliquer le “flash-lag” (*Interpolation du mouvement et Postdiction*, controversée : cf. Science 289 :1107) : la conscience perceptive (“visual awareness”) n'est ni prédictive ni “en-ligne” mais *post-dictive* : le percept attribué à l'instant du flash dépend des événements apparus dans les ~80 ms qui ont suivis le flash¹².

Notre modèle prédit que la latence des réponses à un élément d'une séquence colinéaire rapide (soit une barre en mouvement apparent le long de l'axe de son orientation) est inférieure à celle d'un élément isolé (qui serait par ex. présenté au même moment). Il pourrait ainsi fournir un substrat physiologique possible à l'interprétation de différence de latences proposée pour rendre compte de l'effet du “flash-lag”. Cherchant à expliquer les phénomènes observés, mais sans faire

¹²Les auteurs ont proposé un modèle bayésien, fondé non sur des opérations de filtrage temporel (qui correspond à estimer une valeur courante en fonction des valeurs passées) mais de lissage (qui correspond à estimer une valeur courante, en tenant compte aussi des valeurs futures) (Rao et al., 2001). Ils notent de plus qu'un tel mécanisme pourrait expliquer les phénomènes de “backward masking” (où la présentation d'un 2ème stimulus peut modifier ou bloquer la perception d'un 1er stimulus) et de “color-phi” (2 points colorés présentés séquentiellement semblent changer de couleur au cours de leur trajectoire).

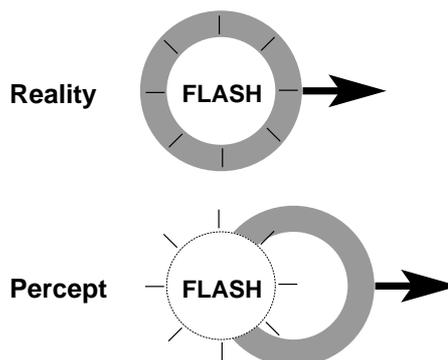


FIG. 14.7: Lorsqu'on présente un objet en mouvement (ici un disque évidé) et un flash à la même position de l'espace, l'objet en mouvement semble avoir dépassé le flash au moment où celui-ci est présenté : c'est l'effet dit du "flash-lag". Une explication possible est que le système visuel traite les objets en mouvement de manière plus rapide (avec une latence plus faible) que les objets flashés.

explicitement référence à la connectivité horizontale ou des effets de modulations centre/ pourtour, Whitney et al. (2000) postulent l'existence d'un tel mécanisme :

"The underlying mechanism for the rapide response to moving stimuli could take the form of facilitatory connections to receptive fields that lie along the trajectory of motion, i.e. paths that are defined by highly correlated patterns of firing."

Il faut cependant remarquer qu'il a été estimé que les différences de latences nécessaires pour rendre compte des effets de "flash-lag" sont de l'ordre de 45 ms (Whitney et al., 2000)¹³. De plus, les vitesses utilisées pour les expériences de "flash-lag" sont généralement inférieures (mais pas excessivement eg. Eagleman : 12.5°/s) à celles que nous utilisons et le mouvement plus continu. Les stimuli utilisés sont des barres ou un anneau. A notre connaissance, la dépendance de ces effets à des paramètres orientationnels, ou à la vitesse de l'objet en mouvement n'a pas été explorée.

Enfin, nous ne pouvons exclure la possibilité d'une "post-diction" (Eagleman and Sejnowski, 2000), ou d'un processus de "reconstruction" a posteriori de la séquence événementielle dans les effets que nous décrivons, mais sa nature et son substrat demeurent alors énigmatiques.

14.4.3 Effet dit du "line motion".

Lorsqu'un spot lumineux (inducteur) est flashé avant une ligne ou une barre, la ligne semble croître du voisinage de l'inducteur vers l'autre extrémité (Hikosaka et al., 1993, Figure 14.8). Il a été suggéré que cette illusion de mouvement de la barre (*line motion*) soit due à un "gradient attentionnel", qui provoquerait un traitement accéléré (avec une avance temporelle de l'ordre de 14-19

¹³Dans les expériences menées par ces auteurs, l'objet en mouvement (une barre) change de direction ou de vitesse au cours de sa trajectoire. On observe que le flash doit précéder la présentation de la barre de 45 ms pour paraître aligné avec celle-ci.

ms (von Grünau et al., 1996)¹⁴ ; 30-70 msec (Hikosaka et al., 1993)¹⁵) des régions proches du spot par rapport aux régions éloignées, et, en conséquence de ce décalage temporel, une activation des détecteurs de mouvement (Hikosaka et al., 1993).

Hikosaka et al. (1993) ont étudié l'influence de l'intervalle temporel Δt entre la présentation de l'inducteur (spot lumineux maintenu, ou flash) et la ligne. Lorsque l'inducteur est maintenu, ils montrent que (i) l'amplitude de l'effet perceptif augmente lorsque Δt devient supérieur à 20 msec, jusqu'à parvenir à un plateau autour de 100 msec ; (ii) l'effet demeure pour des Δt supérieurs, jusqu'à 5 sec. Lorsque l'inducteur est flashé, l'effet atteint un maximum à 100 ms, puis décroît jusqu'au niveau de chance pour $\Delta t = 1$ sec. Les auteurs identifient ainsi deux composantes dans les effets observés, l'une, transitoire (< 100 ms), et l'autre, soutenue.

Faubert and von Grünau (1995) ont étendu l'étude de cette illusion à une classe plus vaste de phénomènes qu'ils ont appelés "induction de mouvement" (*motion induction*). En manipulant les caractéristiques et le nombre des inducteurs, ils mettent en évidence la contribution de caractéristiques de bas niveau, comme la couleur ou la luminance, sur la direction du mouvement perçu.

Il semble ainsi aujourd'hui (voir par ex. von Grünau et al., 1996) que ces phénomènes impliquent, selon les conditions précises de l'expérience réalisée : (i) la participation d'un mécanisme pré-attentionnel ascendant (*bottom-up*) rapide et de portée relativement limitée, plus présent dans les expériences comportant deux inducteurs, qui fournirait la composante transitoire (< 100 msec) des dynamiques du "line-motion" ; et (ii) d'un mécanisme attentionnel descendant (*top-down*) plus lent, persistant pendant plusieurs secondes, et de plus grande portée.

Il est possible que la connectivité horizontale participe - seule, ou en conjonction avec des mécanismes descendants - au "gradient de dépolarisation", s'établissant autour de la région correspondant au spot initial, en particulier pour ce qui est de la composante transitoire de ce phénomène, mais peut-être pas uniquement¹⁶. En effet, notre modèle prédit un effet de "line-motion" qui serait sensible (i) à la composante orientationnelle des stimuli utilisés, (ii) à l'intervalle temporel entre les présentations de l'inducteur et de la barre : l'effet disparaîtrait pour un intervalle supérieur à la somme du temps de propagation et de la durée du signal horizontal (de l'ordre de 100 ms) après extinction de la décharge correspondant au stimulus inducteur. Notons que cette dernière pourrait être amplifiée ou maintenue par des processus attentionnels. De plus, dans un deuxième temps, si les neurones répondant à l'extrémité de la barre proche du spot initial déchargent de manière plus précoce que les neurones sensibles aux autres points de la barre, ils pourraient à leur tour provoquer une activation de la connectivité horizontale, et accélérer, de proche en proche, le traitement effectué par leurs voisins (selon un mécanisme similaire à celui proposé plus haut pour l'intégration de contours statiques). Notons que ce modèle ne prédit *pas* une relation simple entre la vitesse apparente de la croissance de la barre (dont une estimation à partir de von Grünau et

¹⁴Il s'agit d'une estimation très indirecte à partir d'une expérience où les auteurs "annulent" le "line-motion" en utilisant une barre caractérisée par un gradient de luminance qui, seul, produit un effet de "line-motion" dans le sens opposé. La mesure de l'avancée temporelle est déduite à partir des temps de réaction nécessaires pour permettre la détection des niveaux de contrastes présents aux extrémités de la barre.

¹⁵Ici les auteurs ont cherché à mesurer dans quelles conditions deux stimuli semblent être présentés de manière simultanée, lorsque l'un est précédé d'un inducteur et l'autre non. Ils observent que le stimulus "attendu" doit être retardé de 30-70 msec pour être perçu comme étant présenté au même instant que le stimulus non attendu.

¹⁶voir Suder (2000) pour une proposition similaire.

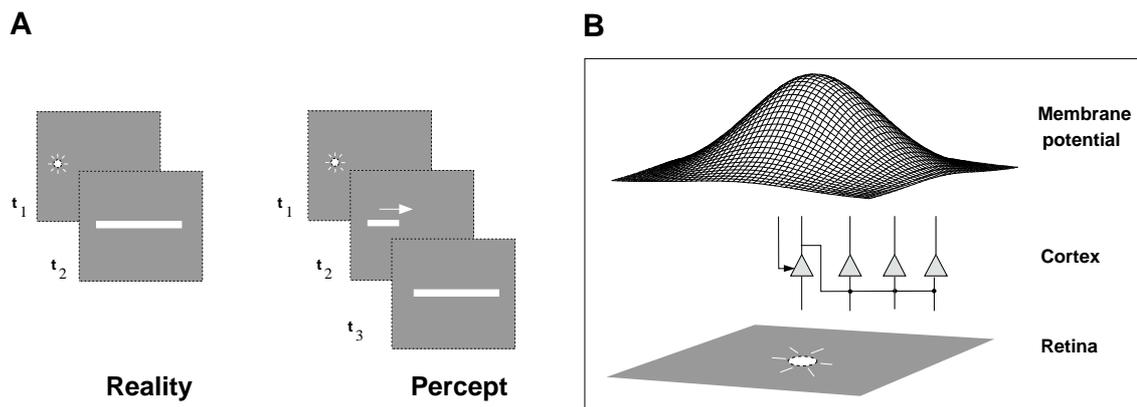


FIG. 14.8: Effet du “line motion”. **A.** Lorsqu’une ligne est flashée après un spot lumineux, ou autre type de stimulus localisé (inducteur), elle semble être tracée de manière dynamique depuis l’inducteur jusqu’à l’extrémité de la ligne. **B.** Une explication possible est que l’inducteur évoque un gradient de dépolarisation du potentiel de membrane des neurones sensibles aux régions voisines. Cette dépolarisation, qui pourrait être véhiculée par la connectivité horizontale, en interaction avec des mécanismes attentionnels, provoquerait une accélération du traitement de l’extrémité de la barre située dans cette région.

al. (1996) serait de l’ordre de de l’ordre de $300^\circ/s$) et la vitesse de propagation dans le cortex. Celle-ci dépendrait probablement davantage de la structure spatiale du gradient de dépolarisation établi autour de la région activée par l’inducteur.

14.4.4 Vagues de dominance en rivalité binoculaire

Wilson et al. (2001) ont mesuré la vitesse de propagation des vagues de dominance oculaire, lorsqu’on présente à un oeil un réseau annulaire en forme de spirale (S), fortement contrasté, et à l’autre un réseau (T) radial ou concentrique (contour colinéaire) faiblement contrasté¹⁷ (voir Figure 14.9). Ils observent que la propagation de la dominance est deux fois plus rapide pour un réseau concentrique ($9.6^\circ/s$) que pour un réseau radial ($3.65^\circ/s$), ce qui suggère des effets de facilitation pour la configuration colinéaire¹⁸. Les auteurs proposent un modèle dans lequel : (i) deux couches de neurones sont représentées, qui sont sensibles respectivement à S et à T ; (ii) ces deux couches rivalisent par le biais d’interneurones inhibiteurs ; c’est la portée spatiale de cette inhibition qui est responsable des vagues de dominance¹⁹ ; (iii) la facilitation colinéaire est modélisée par l’inclusion de connexions horizontale excitatrices entre neurones voisins au sein de chaque couche, (iv) les neurones excitateurs présentent des propriétés d’adaptation, permettant

¹⁷Lorsque le réseau fortement contrasté domine complètement, le sujet abaisse un levier. L’expérimentateur provoque une augmentation du contraste d’un des 8 points cardinaux du réseau faiblement contrasté, pendant 100 ms, ce qui a pour conséquence d’induire une dominance immédiate de ce point. La dominance se propage le long du réseau annulaire faiblement contrasté. Le sujet doit relever le levier lorsqu’une position prédéfinie de ce réseau devient dominante.

¹⁸Ils observent en outre que la vitesse de propagation augmente avec l’excentricité, mais d’un facteur qui semble égal à celui prédit par le facteur de magnification cortical. La vitesse semble donc constante dans le cortex, de l’ordre de 2.24 cm/s pour des réseaux radiaux.

¹⁹Les vagues de dominance sont liées à un mécanisme de désinhibition. Lorsque une position de T devient dominante, elle inhibe les points voisins de S, qui “perdent” à leur tour la compétition, et la dominance se propage de proche en proche.

l'alternance de la dominance²⁰.

Ces phénomènes présentent ainsi des similarités importantes avec ceux que nous décrivons : ils mettent en effet en évidence, comme les nôtres, des processus de facilitation pour des configurations colinéaires, qui influent sur l'intégration des signaux ascendants, et donc sur les dynamiques des traitements visuels.

Cependant, il faut noter qu'ici les mécanismes impliqués dans les dynamiques observées sont très différents de ceux que nous décrivons. La vitesse de propagation apparente ne correspond pas dans ce cas à la signature *temporelle* de la propagation de l'activité le long de la connectivité horizontale. C'est sa portée *spatiale* qui importe : en fournissant des entrées excitatrices supplémentaires, elle ne fait que moduler les dynamiques de la propagation de la dominance, lesquelles sont essentiellement liées aux mécanismes (inhibiteurs) de compétition entre les représentations de chaque couche.

14.5 Le substrat des "Motion streaks" ?

Résultats psychophysiques de Geisler (1999). Sachant que le système visuel effectue une intégration temporelle des informations lui parvenant, Geisler (1999) postule que le déplacement rapide d'un objet devrait créer²¹ des "lignes de traînées" ("*motion streaks*") spatiales, orientées selon la direction du mouvement :

"When a localized image feature moves fast enough, it should become smeared in space owing to temporal integration in the visual system, creating a spatial signal - a "motion streak" - oriented in the direction of the motion."

Ces lignes de traînée, si elles existent, devraient correspondre à une forte activation de neurones de V1 d'orientation préférée alignée avec la direction du mouvement. Pour tester cette hypothèse, Geisler a mesuré les seuils de luminance à partir desquels les sujets détectent un point gaussien en mouvement, en fonction de sa taille et de sa vitesse, en présence de masques composés de lignes aléatoires parallèles²² ou perpendiculaires à l'axe du mouvement du point (Figure 14.10A). L'hypothèse sous-jacente de ce travail est que le masque est d'autant plus efficace (provoque une plus forte élévation des seuils) qu'il active les neurones les plus sensibles au mouvement du point.

Geisler montre qu'en deçà d'une vitesse critique v_c , l'influence des masques parallèle et perpendiculaire est identique. Au delà de v_c , en revanche, le masque parallèle devient plus efficace. Ces résultats suggèrent ainsi que le mouvement rapide d'un spot active davantage les neurones d'orientation préférée alignée avec l'axe du mouvement que les neurones d'orientation préférée perpendiculaire à l'axe du mouvement. Il estime la vitesse critique v_c à 10-12 fois la largeur du point par seconde²³.

²⁰Il est intéressant de noter que les auteurs suggèrent ainsi que les activités de V1 sont corrélées avec le percept, ce qui est controversé (Leopold and Logothetis, 1999).

²¹pour le cortex : le fait que ces lignes devraient ou non être effectivement perçues n'est pas clair.

²²Notons que ce que Geisler nomme "parallèle" correspond à notre "colinéaire", son "perpendiculaire" correspondant à notre "parallèle".

²³Dans une deuxième expérience (non illustrée), il observe que des masques d'orientation intermédiaire produisent des niveaux intermédiaires d'élévation du seuil. L'auteur propose finalement une expérience d'adaptation à l'orientation

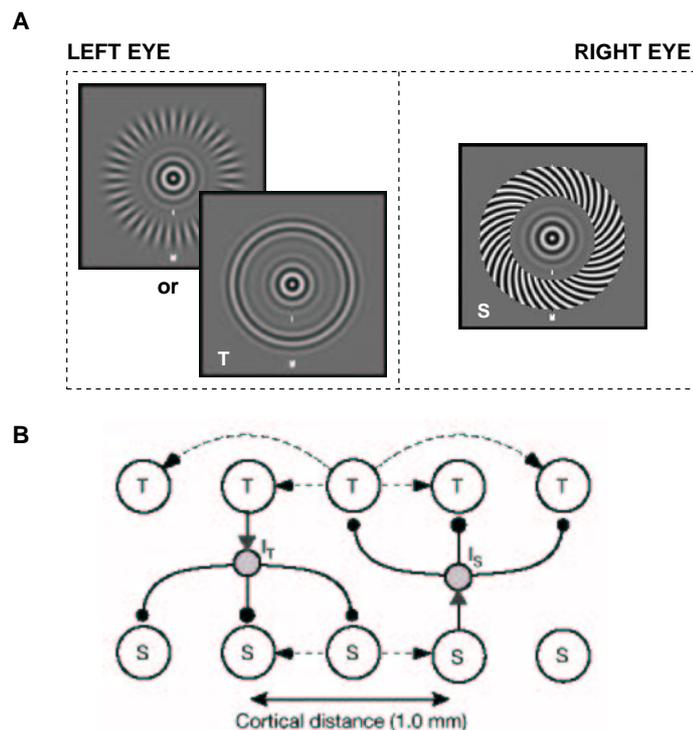


FIG. 14.9: Vagues de dominance en rivalité binoculaire (Wilson et al., 2001). **A.** Lorsque l'on présente un stimulus à un oeil (un réseau annulaire radial ou un réseau concentrique), et un stimulus différent à l'autre oeil (un réseau annulaire "en spirale"), ces stimuli rivalisent, et dominent la perception en alternance. De plus, lorsqu'un point d'un des deux stimuli devient dominant, la dominance se propage graduellement, de proche en proche, à tout le stimulus. Wilson et al. (2001) montrent que cette propagation est plus rapide pour un réseau concentrique que pour un réseau radial, ce qui suggère un mécanisme de facilitation spécifique à la colinéarité. **B.** Ils proposent un modèle dans lequel (i) les activités correspondant à chacun des stimuli (T et S) rivalisent via des interneurons inhibiteurs, responsables des phénomènes de dominance et de la propagation de cette dominance ; (ii) La connectivité horizontale reliant les neurones iso-orientés, alignés, sensibles à des positions voisines d'un même stimulus induit une modulation des dynamiques de la propagation.

Geisler propose que le cortex visuel utilise cette information "spatiale" relative au mouvement. Il suggère qu'il existe des détecteurs de direction qui combinent de manière multiplicative les réponses (i) d'une cellule orientée, non directionnelle au sens classique, mais sensible à un mouvement parallèle à son orientation préférée ; (ii) d'une cellule orientée, d'orientation perpendiculaire à la précédente, et directionnelle au sens classique, c'est à dire de direction préférée perpendiculaire à l'orientation préférée (Figure 14.10B). Il argumente et montre par simulation numérique que ce détecteur permet une estimation de la direction du mouvement de stimuli localisés qui est meilleure, et plus stable, que celle qui serait fournie par des cellules directionnelles classiques. Ceci est lié, dans ses simulations, au fait que les cellules directionnelles classiques (modélisées comme des "motion energy filters") fournissent une estimation de plus en plus éloignée de la di-

("tilt after-effect"). La tâche des sujets est d'ajuster la direction apparente d'un point ($12'$, de vitesse $2.5^\circ/s \sim v_c$, ou $10^\circ/s > v_c$) en mouvement, placé sur un fond noir, jusqu'à ce qu'il semble se déplacer selon un axe vertical, après une adaptation à une réseau (4 cpd) orienté verticalement, ou incliné de 10° vers la gauche ou vers la droite. Ils montrent que les effets de l'adaptation sont plus forts lorsque le point se déplace à $10^\circ/s$, vitesse pour laquelle on s'attend à des effets de "motion streaks".

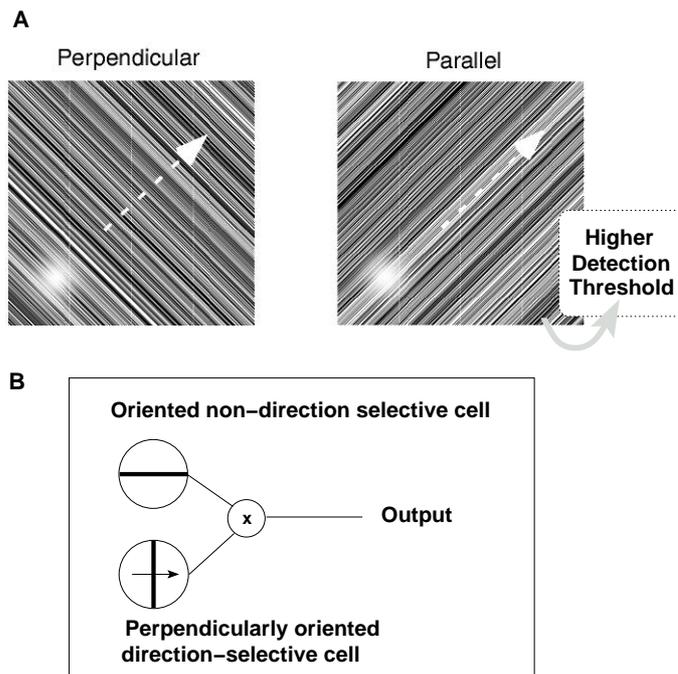


FIG. 14.10: **A.** Geisler (1999) montre qu'à vitesse élevée, un masque formé de lignes parallèles à la direction du mouvement perturbe davantage la détection d'un spot en mouvement qu'un masque formé de lignes perpendiculaires. **B.** Geisler suppose ainsi que l'estimation de la direction du mouvement repose sur deux mécanismes : (i) un mécanisme "classique" véhiculé par des cellules sensibles à la direction perpendiculaire à leur axe d'orientation; et (ii) un mécanisme véhiculé par des cellules sensibles à la direction parallèle à leur axe d'orientation. Ces deux mécanismes fonctionneraient en interaction, pour former des détecteurs adaptés à une gamme de vitesses très large.

rection réelle du mouvement à mesure que la vitesse augmente. Geisler propose finalement que les signaux spatiaux fournis par les "motion streaks" soient utilisés pour l'encodage des objets en mouvement : ce mécanisme prendrait la relève des mécanismes classiques à vitesse élevée, lorsque ces derniers perdent leur fiabilité²⁴.

A la suite de cette étude, Ross et al. (2000) et Burr & Ross (2002) ont montré que de faux "motion streaks" artificiellement introduits dans le stimulus pouvaient perturber l'estimation de la direction du mouvement. Enfin, Burr (2000) note l'omniprésence de "lignes de traînées" ou "lignes de vitesses" dans les bandes dessinées. Cette technique, utilisée pour évoquer le mouvement, fournit une information précise sur sa trajectoire et une indication sur sa vitesse, de manière immédiate et sans équivoque (Figure 14.11). L'efficacité de cette technique pourrait-elle être liée au fait que le cortex visuel y "reconnait" les "motion streaks" normalement induits par le mouvement ?

Sensibilité à la direction le long de l'axe de l'orientation préférée. Cherchant à identifier le substrat physiologique possible des effets décrits ci-dessus, l'étude électrophysiologique de

²⁴"[these] data show that motion blur produces substantial responses in orientation-selective mechanisms, even at low speeds, and that these spatial signals are used for encoding moving objects [...] An advantage of this scheme is that the two approaches for estimating motion direction are complementary : as speed increases, estimates of velocity components become less reliable, while the estima of the orientation of motion streaks becomes more reliable." Geisler (1999).

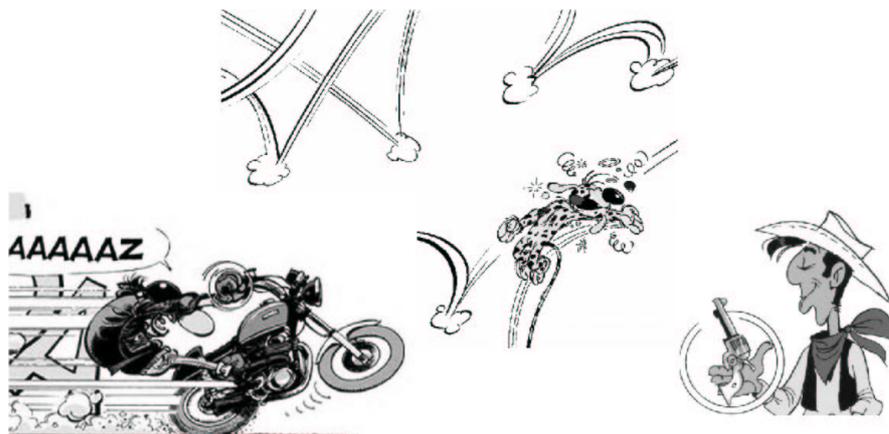


FIG. 14.11: Les “lignes de traînée” sont couramment utilisées par les dessinateurs de bande dessinées, et même de dessins animés, pour évoquer le mouvement et en particulier le mouvement rapide, quelle que soit sa trajectoire. Elles furent introduites par Rudolph Dirks dans les “Katzenjammer Kids” au début du 20ème siècle. Correspondraient-elles à un mécanisme effectivement utilisé par le cortex visuel pour la détection du mouvement ?

Geisler et al. (2001) explore la sélectivité à la direction de cellules de V1 chez le singe et le chat, en réponse à un spot lumineux en mouvement. Au dessous d’une certaine vitesse, ces cellules présentent une sélectivité à la direction classique, c’est à dire qu’elles répondent maximale-ment à un spot en mouvement selon l’axe perpendiculaire à l’axe de leur orientation préférée. Cependant, au delà de cette vitesse, ces cellules sont maximale-ment activées par un mouvement parallèle à l’axe de leur orientation préférée²⁵. La vitesse critique d’inversion de la direction préférée est de l’ordre de 25 largeurs du point par sec²⁶. Les auteurs en déduisent que ces résultats confirment, au niveau physiologique, l’existence des “motion streaks”. Geisler suppose, sans le montrer, que ces résultats sont indépendants du type de stimulus utilisé.

Des études précédentes (Wörgötter and Eysel, 1989; Crook et al., 1994) avaient décrit ce phénomène. Wörgötter and Eysel (1989) avaient montré que l’axe directionnel préféré des réponses à un spot en mouvement était fréquemment orthogonal à celui qui est observé en réponse à une (longue) barre. Crook et al. (1994) ont montré que ce résultat était valide pour toutes les vitesses testées ($0.8^\circ/s$ - $53^\circ/s$), mais que la sensibilité de la réponse à un spot en mouvement parallèle à l’orientation préférée était plus importante à vitesse élevée²⁷. La vitesse préférée pour un spot (de l’ordre de $25^\circ/s$) est ainsi très supérieure à la vitesse préférée pour une barre²⁸.

²⁵Il s’agit d’enregistrements extracellulaires de 14 cellules : 9 chez le chat, 5 chez le singe. Geisler et al. (2001) montrent que le rapport R_{pll}/R_{perp} des réponses pour un mouvement parallèle à l’orientation préférée sur les réponses pour un mouvement perpendiculaire à l’orientation préférée est négatif en deçà de v_c , puis augmente linéairement jusqu’à être supérieur à 2 pour une vitesse de 50 largeurs/s. Ils ne donnent aucune valeur concernant l’amplitude des réponses pour chacune de ces conditions ni n’expliquent comment cette valeur est déterminée.

²⁶La largeur du point est choisie égale à la période de la fréquence spatiale optimale. Geisler et al. (2001) ne montrent pas dans ce cas que cette relation est maintenue pour différentes largeur du point, ni ne donnent quantitativement la valeur utilisée pour la largeur du point. Ils n’indiquent pas non plus comment est contrôlée la variation de la vitesse du spot.

²⁷Ici encore il ne s’agit pas vraiment de sélectivité à la direction, mais de sélectivité à l’axe du mouvement : l’amplitude des réponses est similaire quelle que soit la direction du mouvement selon cet axe.

²⁸Crook et al. (1994) ne présentent que deux cellules, mais dans les deux cas, l’on observe une nette diminution de

Relation entre notre travail et ces études psychophysiques et physiologiques. Tout d’abord, mentionnons que les stimuli utilisés par Geisler sont bien des séquences de mouvement *apparent*, probablement comparables aux séquences composées de blobs gaussiens que nous utilisons (pour lesquelles le modèle prédit des effets facilitateurs). En psychophysique, les points qu’il utilise sont de très petite taille (4’-24’ de largeur). En physiologie, la taille des points est choisie pour être égale à la période de la fréquence spatiale préférée du neurone enregistré, soit $1/f = \lambda$. On peut penser que la fréquence spatiale préférée des neurones corticaux enregistrés chez le chat est de l’ordre de 0.2-3 cpd (Issa et al. (2000)). La largeur du point utilisé serait dans ce cas égale à $0.3-5^\circ$. Geisler ne précise pas comment il fait varier la vitesse, mais on peut supposer que, comme nous l’avons fait, la vitesse est contrôlée par la variation de Δx . Si l’on suppose que ses résultats psychophysiques sont maintenus pour une taille de point égale à 1° , ce qui est comparable à ce que nous utilisons, on note que $v_c = 12^\circ/s$, ce qui est comparable à la vitesse critique à partir de laquelle les effets que nous observons apparaissent.

Les effets que nous observons pourraient-ils être dûs à des effets de “motion streaks” ? Geisler suppose que les “motion streaks” fournissent un signal robuste pour l’estimation de la *direction* du mouvement. Si l’on suppose que, dans notre cas, les séquences colinéaires induisent de plus forts “motion streaks” que les séquences parallèles, cela pourrait signifier que le système visuel dispose de davantage d’information (une information moins bruitée) concernant le mouvement de séquences colinéaires, que concernant celui des séquences parallèles. La relation avec la vitesse apparente n’est pas claire. Cependant, l’on peut noter qu’un modèle du type Weiss and Adelson (1998), qui suppose qu’en situation de grande variabilité, les estimations sont biaisées en faveur des vitesses lentes, adapté pour rendre compte d’une telle différence de variabilité, prédirait une surestimation de la vitesses des séquences colinéaires. La réciproque de cette question nous intéresse davantage : la propagation horizontale d’une activité sous-liminaire, véhiculée par exemple par la connectivité horizontale à longue-distance, pourrait-elle être le substrat des “motion streaks” ?

La connectivité horizontale comme substrat des “motion streaks”. Nous suggérons que la connectivité horizontale participe à l’émergence de la sensibilité à la direction le long de l’axe de l’orientation préférée. En effet, notre modèle prédit l’existence de ce phénomène (Figure 14.12). A vitesse élevée, la vague d’activité sous-liminaire se propageant le long de la connectivité horizontale peut moduler la réponse à un mouvement parallèle à l’orientation préférée. Un tel mouvement induit ainsi une réponse plus rapide (Fig 14.12B), et plus forte (Fig 14.12C) qu’un mouvement perpendiculaire à l’orientation préférée. L’amplitude de ces deux types de modulation dépend du recouvrement temporel des signaux horizontaux et directs, et est par conséquent très sensible à la vitesse du stimulus (Seriès et al., 2002). A vitesse élevée, l’axe directionnel préféré de ces cellules est ainsi égal à l’axe de leur orientation. Si la connectivité horizontale est parfaitement symétrique, l’amplitude des réponses est indépendante du sens du déplacement le long de cet axe (Fig 14.12D, conformément aux cellules hypothétiques de Geisler et aux données de Crook et al. (1994)²⁹).

l’amplitude des réponses au delà de cette vitesse préférée.

²⁹Geisler et al. (2001) ne précisent pas ce point dans leur étude.

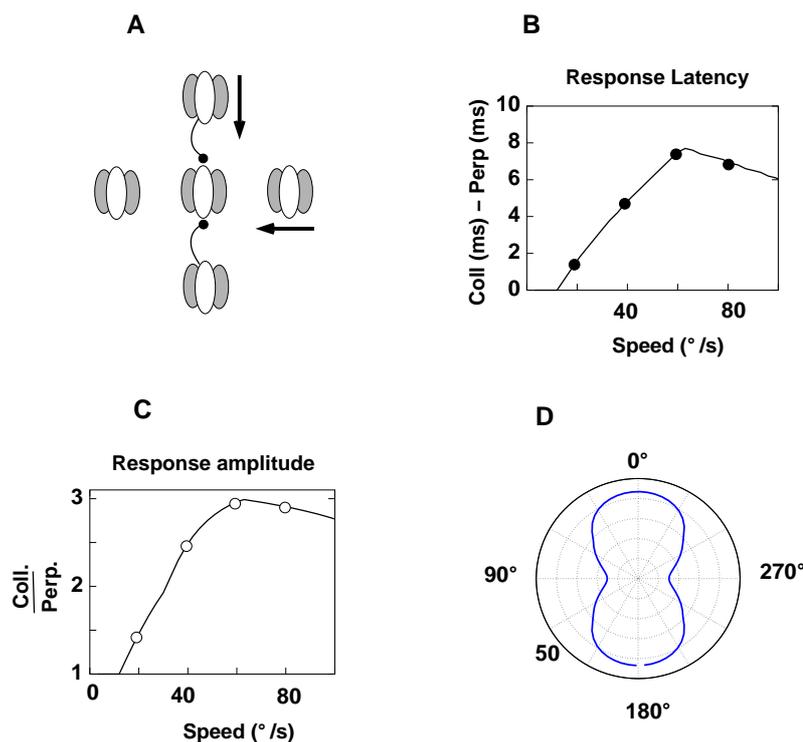


FIG. 14.12: Prédiction de notre modèle. **A.** Les cellules modélisées ne sont pas sélectives à la direction (au sens classique du terme). Les cellules iso-orientées et de CR alignés sont reliées par des connexions horizontales excitatrices. **B, C.** Lorsque la vitesse du stimulus est telle que l'interaction temporelle des signaux ascendants et horizontaux est possible, les réponses à un mouvement parallèle à l'orientation préférée sont plus rapides (**B**) et plus fortes (**C**) que les réponses à un mouvement perpendiculaire à l'orientation préférée. La figure C peut être comparée à la figure 4 de Geisler et al. (2001). **D.** A vitesse élevée (ici 50°/s), ces cellules sont ainsi caractérisées par un axe préféré parallèle à l'orientation préférée. Si la connectivité horizontale est symétrique, elles sont activées de manière similaire par un mouvement ascendant ou descendant. La description et les paramètres de cette simulation sont donnés en Annexe de ce chapitre.

Les résultats recueillis en électrophysiologie intracellulaire au laboratoire, dans l'aire 17 du chat anesthésié, confortent aussi cette hypothèse (Baudot et al., 2000). L'utilisation des séquences rapides d'éléments de Gabor flashés rapidement de la périphérie vers le centre du CR de la cellule enregistrée provoque non seulement une réduction de la latence de la réponse évoquée, mais aussi une facilitation du niveau de réponse. Cette facilitation est forte pour des séquences colinéaires et beaucoup plus faible pour des séquences en mouvement perpendiculaire à l'axe d'orientation. Notons qu'ici, le CR de la cellule enregistrée n'est activé directement que par un élément de la séquence de mouvement apparent, les autres présentations étant confinées au pourtour éloigné du CR. Le modèle de Wörgötter and Holt (1991), qui propose que ce soient des mécanismes de sommation *au sein des sous-champs du CR* classique qui soient responsables de l'émergence de la sensibilité à la direction le long de l'axe d'orientation, ne pourrait donc rendre compte des effets observés.

Prédictions. Nous supposons ainsi que lorsque la vitesse est trop rapide pour que les mécanismes de sélectivité à la direction classique soient recrutés (par ex. dans le cas du mouvement

apparent, parce que le CR n'est pas directement activé par au moins deux présentations successives du stimulus), le recouvrement temporel des signaux horizontaux et des signaux ascendants provoque l'émergence d'un nouvel axe préféré parallèle à l'orientation préférée. Ce modèle prédit que la sensibilité à un mouvement parallèle à l'orientation préférée :

- [i] devrait apparaître à partir d'une vitesse critique qui dépend des caractéristiques de la stimulation, en particulier de la séparation spatiale (Δx) et temporelle (Δt) entre les différentes présentations du stimulus et éventuellement de la fréquence spatiale du stimulus utilisé ;
- [ii] devrait décroître pour des vitesses très élevées (ce qui apparaît dans les données de Crook et al., 1994) ;
- [iii] devrait être plus forte à contraste faible du stimulus ;
- [iii] devrait être sensible à la composante orientationnelle du stimulus, et être d'autant plus forte que la connectivité horizontale est recrutée, c'est à dire pour des stimuli de même orientation que l'orientation préférée (par ex. des barres).

A première vue, cette dernière prédiction, et les données électrophysiologiques recueillies au laboratoire, ne semblent pas conformes à l'opposition entre axe directionnel préféré des réponses à des barres vs à des spots, suggérée par les données de Wörgötter and Eysel (1989) et Crook et al. (1994). Néanmoins, il semble que dans les résultats de Wörgötter and Eysel (1989) et Crook et al. (1994), ce soit moins la composante orientationnelle qui contrôle l'axe préféré que *la longueur du stimulus utilisé* : Wörgötter and Eysel (1989) montrent ainsi que lorsqu'on diminue la longueur de la barre en mouvement, on observe une rotation graduelle de l'axe directionnel préféré, qui de perpendiculaire devient parallèle à l'axe d'orientation. L'axe directionnel préféré classique est préférentiellement observé pour de très longues barres (4.4-9° dans Wörgötter and Eysel (1989) qui utilisent des vitesses de 4-10°/s, 20° dans Crook et al. (1994), qui utilisent des vitesses de 0.8°-53.3°/s). Pour des barres de plus faible longueur, on observe, pour une même vitesse, une coexistence de deux axes préférés approximativement perpendiculaires. L'axe directionnel parallèle à l'orientation préférée domine pour des longueurs de 1.2°, même pour des vitesses qui ne sont vraisemblablement pas optimales (4-10°/s, cf. figure 2 in Wörgötter and Eysel, 1989).

Nous pensons ainsi que la mise en relation plus précise de la dynamique de la connectivité horizontale (Serriès et al., 2002) avec les effets perceptifs de "motion streaks" (Geisler, 1999; Ross et al., 2000; Burr and Ross, 2002) et les phénomènes physiologiques de sélectivité à la direction (Wörgötter and Eysel, 1989; Wörgötter and Holt, 1991; Crook et al., 1994; Geisler et al., 2001) pourrait constituer une extension importante de notre travail, au niveau expérimental comme au niveau théorique.

14.6 Spéculations : réseaux de trajectoires, extrapolation du mouvement et cohérence spatio-temporelle

Plus généralement, nos résultats suggèrent qu'au niveau du cortex visuel primaire, la présentation d'un objet visuel évoque la propagation d'une empreinte spatiale sous-liminaire de la famille

de contours ou de trajectoires dans lesquels cet objet pourrait être inscrit. Cette empreinte se propagerait relativement lentement (de l'ordre de 0.1 - 0.5 m/s) et persisterait de l'ordre de 100-200 ms après extinction des réponses supraliminaires évoquées par le stimulus. Il est possible que ce mécanisme joue un rôle fonctionnel précis d'extrapolation de contours et de trajectoires (Ramachandran and Anstis, 1983), qu'il permette une meilleure extraction du signal (Watamaniuk et al., 1995), ou même implémente un principe d'inférence bayésienne (Koechlin et al., 1999). Nous mentionnons ci-dessous quelques résultats concernant la perception du mouvement, dont la relation avec les phénomènes physiologiques que nous décrivons sera l'objet d'études théoriques (et - nous l'espérons - expérimentales) futures.

Tout d'abord, il a été montré en psychophysique qu'en situation d'incertitude, le système visuel semblait privilégier des trajectoires continues, poursuivant dans la direction empruntée dans le passé (Ramachandran and Anstis, 1983, cf. Figure 14.13). Ces résultats suggèrent que l'interprétation d'un mouvement local est fortement biaisée par le contexte temporel / la séquence passée de mouvements locaux. Ramachandran and Anstis (1983) notent :

“Our findings imply that the interactions of a pair of dots seen in sequence are influenced by the history of their past interactions with earlier dots. It may be that neurons responding to motion are directionally coupled to allow “feedforward” facilitation in a way that promotes the perception of unidirectional movement.”

Ces auteurs proposent que ces “interactions” constituent un mécanisme de prédiction ou d'extrapolation qui permettrait d'alléger le problème de “correspondance”³⁰.

D'une manière similaire, Watamaniuk et al. (1995) ont montré que l'on pouvait facilement détecter un point (signal) en mouvement apparent suivant une trajectoire régulière (linéaire ou circulaire) lorsqu'il noyé dans une texture composée d'autre points identiques en mouvement aléatoire. De très bonnes performances sont possibles bien que, lorsqu'on considère deux trames consécutives, les caractéristiques spatiales et temporelles du signal sont identiques à celles des points du fond³¹. Watamaniuk et al. (1995) proposent que ces effets s'expliquent par un mécanisme d'interaction entre détecteurs de mouvement. Ils notent :

“A mechanism that mediates the detection of trajectory motion through a network of interconnected motion detectors might account for our data. Motion detectors could have local connections to adjacent, similarly-tuned motion detectors. When a motion detector is stimulated, it sends facilitatory signals in the direction of the motion, to detectors to which it is connected. If the detector receiving this facilitatory signal is also stimulated within a short time, its signal is enhanced and it sends another facilitatory signal forward, and so on. Essentially, this trajectory network is a directionally-selective temporal and spatial integrator.”

³⁰Le problème de la correspondance est de déterminer - au cours du mouvement - quelle région de l'image dans la trame i correspond à une région de l'image dans la trame $i + 1$.

³¹Le saut spatial entre deux points successifs est de $\simeq 0.24^\circ$, le taux de rafraîchissement est de 50Hz, ce qui correspond à une vitesse de $12^\circ/s$. La taille des points est égale à 0.07° . La densité des points varie selon les expériences entre 1.7 et 2 points/ $^\circ^2$.

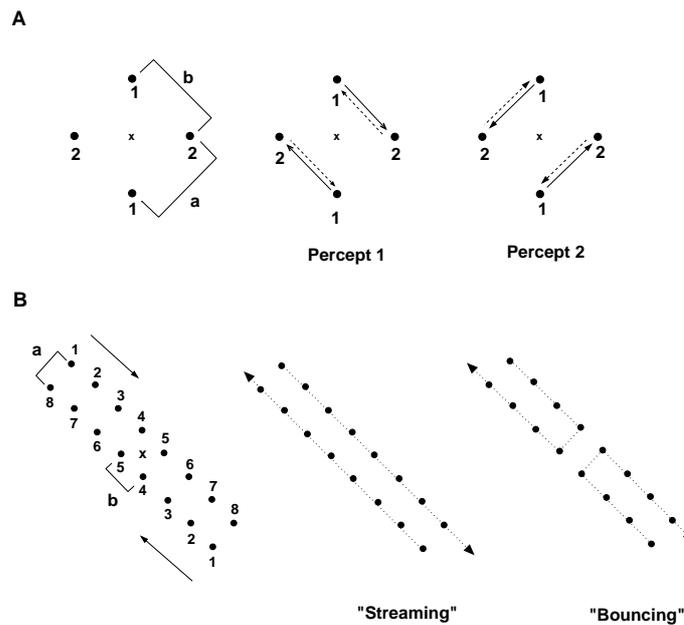


FIG. 14.13: Ramachandran and Anstis (1983) montrent que si un point se déplace dans une direction donnée avant de rencontrer une situation où la direction du mouvement est ambiguë, l'ambiguïté est résolue en faveur d'une continuité par rapport à la trajectoire passée. **A.** Lorsqu'on présente successivement les 2 points marqués (1), puis les deux points marqués (2), si les distances a et b sont identiques, deux percepts de mouvement apparent ("Percept 1" et "Percept 2") sont possibles, qui apparaissent avec la même probabilité. **B.** En revanche, si ce même stimulus est placé au sein d'une séquence (les points (1) sont flashés, puis (2), puis (3) etc...), bien que deux percepts soient théoriquement possibles ("Streaming" et "Bouncing"), seul le percept "Streaming" est perçu. Le percept "Bouncing" réapparaît si la distance a est très inférieure à la distance b (par ex $a \sim 0.6^\circ$; $b = 1^\circ$).

Les auteurs remarquent en outre la similarité de cette proposition et celle du champ d'association proposé par Field et al. (1993) pour des contours statiques. Ils proposent que le rôle de ce "réseau de trajectoires" soit (i) d'augmenter le rapport signal/bruit et (ii) de fournir un signal de "liage" favorisant les trajectoires cohérentes (continuant selon la même direction).

D'autres auteurs ont proposé qu'il existe, sur le plan fonctionnel, des détecteurs de mouvement "de deuxième ordre" *allongés* dans la direction du mouvement³², qui pourraient émerger de la coopération ou facilitation entre les détecteurs de mouvements locaux dans la direction du mouvement (Ramachandran and Anstis, 1983; Vergheze et al., 2000). Cette coopération pourrait expliquer, par exemple, que la détection de points en déplacement cohérent (parmi en ensemble de points en mouvement aléatoire), ou la discrimination de leur vitesse, soit facilitée lorsque le signal est étendu dans la direction du mouvement (van Doorn and Koenderink, 1984; Fredericksen et al., 1994; Vergheze and Stone, 1997; Vergheze et al., 2000; Vreven and Vergheze, 2002).

Enfin, une autre manière de décrire le rôle fonctionnel possible des mécanismes que nous proposons est d'imaginer qu'ils implémentent un principe d'inférence bayésienne, selon le schéma proposé par exemple par Koechlin et al. (1999) pour l'aire MT :

"Our basic assumption is that the local cortical circuits in area MT implement a Baye-

³²Les détecteurs de mouvement "de premier ordre" seraient au contraire circulaires (Anderson and Burr, 1991; Watson and Turano, 1995; Georgeson and Scott-Samuel, 2000).

sian inference principle such that the response of each neuron is enhanced or reduced depending upon whether the actual visual information conveyed by the feedforward connections is consistent with the information conveyed from lateral, intracortical inputs.”

La propagation de l’activité sous-liminaire refléterait alors l’émission d’“hypothèses” concernant les entrées visuelles ambiguës ou futures, suivant un principe de cohérence spatiale et temporelle (Grzywacz et al., 1995).

14.7 Conclusions

Les résultats psychophysiques et électrophysiologiques présentés dans cette partie, ainsi que le modèle que nous avons développé, suggèrent que le biais perceptif observé dans l’estimation de la vitesse de séquences en mouvement apparent reflète une modulation des dynamiques de l’intégration synaptique des entrées ascendantes par les neurones de V1, induite par les entrées synaptiques horizontales. Nous avons montré que notre modèle fournit un certain nombre de prédictions pour la psychophysique ou l’électrophysiologie, dont certaines sont actuellement en cours de validation au sein de notre laboratoire.

Cette étude multidisciplinaire relie pour la première fois la vitesse de propagation le long de la connectivité horizontale, les dynamiques des modulations centre/pourtour dans V1, et la perception. Elle suggère que le contexte temporel, en plus du contexte spatial, influence les réponses des neurones de V1 et la perception visuelle. Nous pensons ainsi qu’elle offre de nouveaux éléments pour la compréhension des phénomènes impliquant les modulations centre/pourtour de V1 et leurs “corrélats perceptifs”, mais aussi la “mémoire” perceptive à très court-terme, ou l’activité “en cours” (“ongoing activity”, Arieli et al., 1996) des réseaux corticaux.

Notre étude suggère en outre que les modulations centre / pourtour des réponses de V1 pourraient influencer les réponses des neurones appartenant à des aires corticales “supérieures”, comme MT. Bien que, dans ce cas, il puisse subsister des incertitudes quant à la localisation précise des phénomènes observés, cela signifierait que, sur le plan perceptif, ces phénomènes pourraient être détectés par le biais de paradigmes différents de ceux qui sont classiquement utilisés pour l’étude des interactions latérales (cf §5). Ces phénomènes pourraient en outre être un moyen par lequel les caractéristiques de forme influencent la perception du mouvement.

Notre modèle propose qu’au niveau du cortex visuel primaire, la présentation d’un objet visuel évoque la propagation d’une empreinte spatiale sous-liminaire de la famille de contours (ou de trajectoires) dans lesquels cet objet pourrait être inscrit. Cette empreinte se propagerait lentement (de l’ordre de 0.1 - 0.5 m/s) et persisterait de l’ordre de 100-200 ms après extinction des réponses supraliminaires évoquées par le stimulus. Le rôle fonctionnel de ce phénomène n’est pas clair. Il pourrait cependant participer à un processus de prédiction, d’anticipation, ou de préparation du réseau cortical pour une détection optimale des stimuli futurs les plus probables. Nous avons en outre proposé qu’il joue un rôle dans d’autres phénomènes perceptifs que celui que nous décrivons (par ex. intégration de contour, “flash-lag”, “line-motion”) pour lesquels la participation des mod-

ulations centre/pourtour, ou leurs propriétés dynamiques n'ont pas toujours été envisagées.

De nombreuses extensions de ce travail sont possibles. Nous proposons en particulier d'explorer de manière plus précise l'interaction entre les dynamiques propres au pourtour du CR et celles caractérisant le CR classique, par exemple dans les mécanismes de sélectivité à la direction, en relation avec l'hypothèse des "motion streaks" proposée par Geisler (1999). En effet, si la relation entre les mécanismes que nous décrivons (les dynamiques de la sommation des entrées horizontales et directes) et la sélectivité directionnelle parallèle à l'axe de l'orientation préférée était confirmée, ceux-ci pourraient correspondre au substrat physiologique d'une stratégie utilisée par le système visuel pour la détection du mouvement.

Annexe

Les simulations illustrées Figure 14.12 ont été obtenues en considérant 3 unités identiques à celles utilisées dans Seriès et al. (2002), maximalement activées par des séquences formées de 3 éléments, colinéaires ou parallèles. Seules les unités dont les CR sont alignés sont reliées par des connexions horizontales. Par souci de simplicité, on ne considère que les signaux horizontaux parvenant à l'unité centrale, sensible au 2ème élément de la séquence (cf. Figure 14.12). Le potentiel de membrane de cette cellule résulte de l'intégration des signaux direct et horizontaux (modélisée par des fonction α d'amplitude A , de constante de temps τ et parvenant à la cellule cible lorsque $t = \xi$, cf eq. 17, 18 en Annexe de Seriès et al., 2002) :

$$v(t) = g_f(t - \xi_f, A_f, \tau_f) + g_{h_1}(t - \xi_{h_1}, A_h, \tau_h) + g_{h_2}(t - \xi_{h_2}, A_h, \tau_h) \quad (14.1)$$

$$g(t, A, \tau) = \begin{cases} A \cdot \frac{\tau \cdot e^{-\frac{t}{RC}} - (\tau + (1 - \frac{\tau}{RC}) \cdot t) \cdot e^{-\frac{t}{\tau}}}{(1 - \frac{\tau}{RC})^2} & \text{si } t \geq 0 \\ 0 & \text{sinon} \end{cases} \quad (14.2)$$

où $g_f(t)$ représente le signal supraliminaire évoqué par l'activation de la voie ascendante et $g_{h_1}(t)$ et $g_{h_2}(t)$ correspondent aux signaux horizontaux évoqués par l'activation des cellules sensibles au 1er et 3ème éléments de la séquence. Les temps d'arrivée ξ_{h_1} et ξ_{h_2} des signaux horizontaux dépendent de la configuration du stimulus (contraste, vitesse ($\Delta x_s, \Delta t_s$)), de la vitesse de propagation dans le cortex (ϖ), et des constantes d'intégration des cellules présynaptiques (R, C, V_T). Le taux de décharge est ici une fonction g non-linéaire du potentiel de membrane rectifié:

$$R(t) = g[v(t) - v_T]_+ \quad (14.3)$$

$$g(u) = \alpha \frac{u^2}{\sigma + u^2} \quad (14.4)$$

où $\alpha = 50$, $\sigma = 10$. On obtient des effets similaires en prenant une fonction linéaire non-saturante $g(u) = \alpha(u)$. Les paramètres utilisés sont identiques à ceux de Seriès et al. (2002) : $R=50$; $C=1$; $V_i = 10$ mV; $A_f = 2.1$; $\tau_f = 8.29$; $A_h = 2.8$; $\tau_h = 1.3$; $\varpi = 194^\circ/s$. La vitesse est contrôlée par la variation de Δx_s avec $\Delta t_s = 16$ ms. L'efficacité de la connectivité horizontale dépend de la distance entre les CR des cellules pré- et post-synaptiques. Elle est nulle en dessous de 0.16° , augmente linéairement pour atteindre A_h à 1° , puis décroît linéairement jusqu'à être nulle à 3.3° .

Les figures 14.12C et D illustrent l'amplitude du *pic* de la réponse. Des effets plus importants (c'est à dire nécessitant un signal horizontal moins fort), et pour une gamme de vitesse plus large seraient obtenus en considérant l'*aire* de la réponse³³. Notons enfin que dans ce cas, l'intervalle de vitesse pour lequel le modèle prédit une modulation de l'amplitude de la réponse ne correspond pas exactement à l'intervalle de vitesse pour lequel l'on prédit une modulation de latence (puisque par ex. un signal horizontal tardif (vitesse très rapide) n'influe pas sur la latence de la réponse, mais participe à l'aire de la réponse).

³³Geisler et al. (2001) ne précisent pas comment est obtenue l'amplitude de la réponse dans leur figure 4.

Bibliographie

- Abbott, L. F., Sen, K., Varela, J. A. and Nelson, S. B. (1997). Synaptic depression and cortical gain control, *Science* **275** : 220–224.
- Abeles, M. (1991). *CORTICONICS : Neural circuits of the cerebral cortex*, Cambridge university Press, Cambridge.
- Adini, Y., Sagi, D. and Tsodyks, M. (1997). Excitatory-inhibitory network in the visual cortex : psychophysical evidence, *Proc Natl Acad Sci USA* **94** : 10426–10431.
- Adorján, P., Levitt, J. B., Lund, J. S. and Obermayer, K. (1999). A model for the intracortical origin of orientation preference and tuning in macaque striate cortex, *Vis Neurosci* **16** : 318.
- Ahmed, B., Anderson, J. C., Douglas, R. J., Martin, K. A. and Nelson, J. C. (1994). Polyeuronal innervation of spiny stellate neurons in cat visual cortex, *J Comp Neurol* **341**(1) : 39–49.
- Albrecht, D. (1995). Visual cortex neurons in monkey and cat : effect of contrast on the spatial and temporal phase transfer functions, *Vis Neurosci* **12** : 1191–1210.
- Albrecht, D. G. and Geisler, W. S. (1991). Motion selectivity and the contrast-response function of simple cells in the visual cortex, *Vis Neurosci* **7**(6) : 531–46.
- Albrecht, D. G. and Hamilton, D. B. (1982). Striate cortex of monkey and cat : contrast response function, *J Neurophysiol* **48** : 237.
- Albrecht, D. G., Farrar, S. B. and Hamilton, D. B. (1984). Spatial contrast adaptation characteristics of neurones recorded in the cat's visual cortex., *J. Physiol.* **347** : 739.
- Albus, K., Wahle, P., Lubke, J. and Matute, C. (1991). The contribution of GABA-ergic neurons to horizontal intrinsic connections in upper layers of the cat's striate cortex, *Exp Brain Res* **85**(1) : 235–9.
- Allman, J., Mierzon, F. and McGuinness, E. (1985). Stimulus specific responses from beyond the classical receptive field : neurophysiological mechanisms for global-local comparisons in visual neurons, *Ann. Rev. Neurosci.* **8** : 407–430.
- Amir, Y., Harel, M. and Malach, R. (1993). Cortical hierarchy reflected in the organization of intrinsic connections in macaque monkey visual cortex, *J Comp Neurol* **334** : 19–46.
- Anderson, J. C., Douglas, R. J., Martin, K. A. and Nelson, J. C. (1994). Map of the synapses formed with the dendrites of spiny stellate neurons of cat visual cortex, *J Comp Neurol* **341**(1) : 25–38.

- Anderson, J. S., Carandini, M. and Ferster, D. (2000). Orientation tuning of input conductance, excitation, and inhibition in cat primary visual cortex., *J Neurophysiol* **84**(2) : 909–26.
- Anderson, J. S., Lampl, I., Gillespie, D. C. and Ferster, D. (2001). Membrane potential and conductance changes underlying length tuning of cells in cat primary visual cortex, *J Neurosci* **21**(6) : 2104–12.
- Anderson, S. J. and Burr, D. C. (1991). Spatial summation properties of directionally selective mechanisms in human vision, *J Opt Soc Am A* **8**(8) : 1330–9.
- Angelucci, A., Levitt, J. B. and Lund, J. S. (2002). Anatomical origins of the classical receptive field and modulatory surround field of single neurons in macaque visual cortical area V1, *Prog Brain Res* **136** : 373–88.
- Angelucci, A., Levitt, J. B., Walton, E. J. S., Hupé, J.-M., Bullier, J. and Lund, J. (2002). Circuits for local and global signal integration in visual cortex, *J Neurosci*.
- Arieli, A., Shoham, D., Hildesheim, R. and Grinvald, A. (1995). Coherent spatiotemporal patterns of ongoing activity revealed by real-time optical imaging coupled with single-unit recording in the cat visual cortex, *J Neurophysiol* **73**(5) : 2072–2093.
- Arieli, A., Sterkin, A., Grinvald, A. and Aertsen, A. (1996). Dynamics of ongoing activity : explanation of the large variability in evoked cortical responses, *Science* **273** : 1868–1871.
- Atick, J. J. and Redlich, A. N. (1990). Towards a theory of early visual processing, *Neural Computation* **2** : 308–320.
- Bakin, J. S., Nakayama, K. and Gilbert, C. D. (2000). Visual responses in monkey areas V1 and V2 to three-dimensional surface configurations, *J Neurosci* **20**(21) : 8188–98.
- Barlow, H. B. (1953). Summation and inhibition in the frog's retina, *J Physiol* **119** : 69–88.
- Bartfeld, E. and Grinvald, A. (1992). Relationships between orientation-preference pinwheels, cytochrome oxidase blobs, and ocular-dominance columns in primate striate cortex, *Proc Natl Acad Sci U S A* **89**(24) : 11905–9.
- Bartsch, H., Stetter, M., and Obermayer, K. (2000). The influence of threshold variability on the response of visual cortical neurons, *Neurocomputing* **32-33** : 37–43.
- Baudot, P., Chavane, F., Pananceau, M., Edet, V., Gutkin, B., Lorenceau, J., Grant, K. and Frégnac, Y. (2000). Cellular correlates of apparent motion in the association field of cat area 17 neurons, *Society for Neuroscience abstracts*.
- Beaudot, W. H. (2002). Role of onset asynchrony in contour integration, *Vision Res* **42**(1) : 1–9.
- Beaudot, W. H. and Mullen, K. T. (2001). Processing time of contour integration : the role of colour, contrast, and curvature, *Perception* **30**(7) : 833–53.
- Beaulieu, C. and Colonnier, M. (1985). A laminar analysis of the number of round-asymmetrical and flat-symmetrical synapses on spines, dendritic trunks, and cell bodies in area 17 of the cat, *J Comp Neurol* **231**(2) : 180–9.
- Ben-Yishai, R., Bar-Or, R. and Sompolinsky, H. (1995). Theory of orientation tuning in visual cortex, *Proc Natl Acad Sci USA* **92** : 3844–3848.

- Berardi, N., Bisti, S., Cattaneo, A., Fiorentini, A. and Maffei, L. (1982). Correlation between the preferred orientation and spatial frequency of neurones in visual areas 17 and 18 of the cat, *J Physiol* **323** : 603–18.
- Bergen, J. R. and Julesz, B. (1983). Parallel versus serial processing in rapid pattern discrimination, *Nature* **303**(5919) : 696–8.
- Blakemore, M. and Snowden, R. (1999). The effect of contrast upon perceived speed : a general phenomenon ?, *Perception* **28**(1) : 33–48.
- Blasdel, G., Obermayer, K. and Kiorpes, L. (1995). Organization of ocular dominance and orientation columns in the striate cortex of neonatal macaque monkeys, *Vis Neurosci* **12**(3) : 589–603.
- Bolz, J. and Gilbert, C. D. (1986). Generation of end-inhibition in the visual cortex via interlaminar connections, *Nature* **320**(6060) : 362–5.
- Bonds, A. B. (1989). Role of inhibition in the specification of orientation selectivity of cells in the cat striate cortex, *Vis Neurosci* **2**(1) : 41–55.
- Bonhoeffer, T. and Grinvald, A. (1991). Iso-orientation domains in cat visual cortex are arranged in pinwheel-like patterns, *Nature* **353** : 429–431.
- Bonhoeffer, T., Kim, D., Malonek, D., Shoham, D. and Grinvald, A. (1995). Optical imaging of the layout of functional domains in area 17 and across the area 17/18 border in cat visual cortex, *Eur J Neurosci* **7** : 1973–1988.
- Borg-Graham, L. J., Monier, C. and Fregnac, Y. (1998). Visual input evokes transient and strong shunting inhibition in visual cortical neurons, *Nature* **393**(6683) : 369–73.
- Born, R. T. and Tootell, R. B. (1991). Single-unit and 2-deoxyglucose studies of side inhibition in macaque striate cortex, *Proc Natl Acad Sci U S A* **88**(16) : 7071–5.
- Born, R. T. and Tootell, R. B. (1992). Segregation of global and local motion processing in primate middle temporal visual area, *Nature* **357**(6378) : 497–9.
- Bosking, W. H., Zhang, Y., Schofield, B. and Fitzpatrick, D. (1997). Orientation selectivity and the arrangement of horizontal connections in tree shrew striate cortex, *J Neurosci* **17**(6) : 2112–27.
- Bowns, L. (1996). Evidence for a feature tracking explanation of why type II plaids move in the vector sum direction at short durations, *Vision Res* **36**(22) : 3685–94.
- Braddick, O. (1993). Segmentation versus integration in visual motion processing, *Trends Neurosci* **16**(7) : 263–8.
- Bradley, D. (2001). Early visual cortex : smarter than you think, *Curr Biol* **11**(3) : R95–8.
- Braun, J. (1999). On the detection of salient contours, *Spat Vis* **12**(2) : 211–25.
- Bringuier, V., Chavane, F., Glaeser, L. and Fregnac, Y. (1999). Horizontal propagation of visual activity in the synaptic integration field of area 17 neurons, *Science* **283**(5402) : 695–9.
- Britten, K. H., Newsome, W. T., Shadlen, M. N., Celebrini, S. and Movshon, J. A. (1996). A relationship between behavioral choice and the visual responses of neurons in macaque MT, *Vis Neurosci* **13**(1) : 87–100.

- Britten, K. H., Shadlen, M. N., Newsome, W. T. and Movshon, J. A. (1992). The analysis of visual motion : a comparison of neuronal and psychophysical performance, *J Neurosci* **12**(12) : 4745–65.
- Bullier, J. (2001). Integrated model of visual processing, *Brain Res Brain Res Rev* **36**(2-3) : 96–107.
- Bullier, J. and Nowak, L. G. (1995). Parallel versus serial processing : new vistas on the distributed organization of the visual system, *Curr Opin Neurobiol* **5**(4) : 497–503.
- Bullier, J., Hupe, J. M., James, A. C. and Girard, P. (2001). The role of feedback connections in shaping the responses of visual cortical neurons, *Prog Brain Res* **134** : 193–204.
- Bulsara, A., Jacobs, E. W., Zhou, T., Moss, F. and Kiss, L. (1991). Stochastic resonance in a single neuron model : theory and analog simulation, *J Theor Biol* **152**(4) : 531–55.
- Burgess, A. E., Wagner, R. F., Jennings, R. J. and Barlow, H. B. (1981). Efficiency of human visual signal discrimination, *Science* **214**(4516) : 93–4.
- Burke, D. and Wenderoth, P. (1993). The effect of interactions between one-dimensional component gratings on two-dimensional motion perception, *Vision Res* **33**(3) : 343–50.
- Burr, D. (1999). Vision : modular analysis—or not ?, *Curr Biol* **9**(3) : R90–2.
- Burr, D. (2000). Motion vision : are 'speed lines' used in human visual motion ?, *Curr Biol* **10**(12) : R440–3.
- Callaway, E. M. (1998). Local circuits in primary visual cortex of the macaque monkey, *Annu Rev Neurosci* **21** : 47–74.
- Cannon, M. W. and Fullenkamp, S. C. (1991a). Spatial interactions in apparent contrast : Inhibitory effects among grating patterns, different spatial frequencies, spatial positions and orientations, *Vision Res* **31** : 1985–1998.
- Cannon, M. W. and Fullenkamp, S. C. (1991b). A transducer model for contrast perception, *Vision Res* **31**(6) : 983–98.
- Cannon, M. W. and Fullenkamp, S. C. (1996). A model for inhibitory lateral interaction effects in perceived contrast, *Vision Res* **36**(8) : 1115–25.
- Carandini, M. and Heeger, D. (1994). Summation and division in primate visual cortex, *Science* **264** : 1333–1336.
- Carandini, M. and Ringach, D. (1997). Predictions of a recurrent model of orientation selectivity, *Vision Res* **37** : 3071.
- Carandini, M., Heeger, D. and Movshon, J. (1997). Linearity and normalization in simple cells of the macaque primary visual cortex, *Vis Neurosci* **17**(21) : 8621–8644.
- Castet, E., Lorenceau, J., Shiffrar, M. and Bonnet, C. (1993). Perceived speed of moving lines depends on orientation, length, speed and luminance, *Vision Res* **33**(14) : 1921–36.
- Chance, F. S., Nelson, S. B. and Abbott, L. F. (1998). Synaptic depression and the temporal response characteristics of v1 cells, *J Neurosci* **18**(12) : 4785–4799.

- Chapman, B., Zahs, K. R. and Stryker, M. P. (1991). Relation of cortical cell orientation selectivity to alignment of receptive fields of the geniculocortical afferents that arborize within a single orientation column in ferret visual cortex, *J Neurosci* **11**(5) : 1347–58.
- Chen, C. C., Kasamatsu, T., Polat, U. and Norcia, A. M. (2001). Contrast response characteristics of long-range lateral interactions in cat striate cortex, *Neuroreport* **12**(4) : 655–61.
- Chubb, C., Sperling, G. and Solomon, J. (1989). Texture interactions determine perceived contrast, *Proc Natl Acad Sci USA* **86** : 9631–9635.
- Chung, S. and Ferster, D. (1998). Strength and orientation tuning of the thalamic input to simple cells revealed by electrically evoked cortical suppression, *Neuron* **20** : 89.
- Churchland, M. M. and Lisberger, S. G. (2001). Shifts in the population response in the middle temporal visual area parallel perceptual and motor illusions produced by apparent motion, *J Neurosci* **21**(23) : 9387–402.
- Churchland, P. S. and Sejnowski, T. J. (1992). *The Computational Brain*, MIT Press.
- Cleland, B. G., Lee, B. B. and Vidyasagar, T. R. (1983). Response of neurons in the cat's lateral geniculate nucleus to moving bars of different length, *J Neurosci* **3**(1) : 108–16.
- Collins, J. J., Chow, C. C. and Imhoff, T. T. (1995). Stochastic resonance without tuning, *Nature* **376**(6537) : 236–8.
- Creutzfeld, O., Garey, L., Kuroda, R. and Wolff, J.-R. (1977). The distribution of degenerating axons after small lesions in the intact and isolated visual cortex of the cat, *Exp Brain Res* **27** : 419–440.
- Crick, F. and Koch, C. (1995). Are we aware of neural activity in primary visual cortex ?, *Nature* **375**(6527) : 121–3.
- Crick, F. and Koch, C. (1998). Consciousness and neuroscience, *Cereb Cortex* **8**(2) : 97–107.
- Crook, J. M., Kisvarday, Z. F. and Eysel, U. T. (1997). GABA-induced inactivation of functionally characterized sites in cat striate cortex : effects on orientation tuning and direction selectivity, *Vis Neurosci* **14**(1) : 141–58.
- Crook, J. M., Wörgötter, F. and Eysel, U. T. (1994). Velocity invariance of preferred axis of motion for single spot stimuli in simple cells of cat striate cortex, *Exp Brain Res* **102**(1) : 175–80.
- Dantzker, J. and Callaway, E. M. (2000). Laminar sources of synaptic input to cortical inhibitory interneurons and pyramidal neurons, *Nature Neurosci* **3**(7) : 701–707.
- Das, A. (1996). Orientation in visual cortex : a simple mechanism emerges, *Neuron* **16** : 477–480.
- Das, A. and Gilbert, C. D. (1997). Distortions of visuotopic map match orientation singularities in primary visual cortex, *Nature* **387**(6633) : 594–8.
- Das, A. and Gilbert, C. D. (1999). Topography of contextual modulations mediated by short-range interactions in primary visual cortex, *Nature* **399**(6737) : 655–61.
- Dayan, P. and Abbott, L. (2001). *Theoretical Neuroscience : computational and mathematical modelling of neural systems*, MIT Press.

- De Valois, R. L., Thorell, L. G. and Albrecht, D. G. (1985). Periodicity of striate-cortex-cell receptive fields, *J Opt Soc Am A* **2**(7) : 1115–23.
- Dean, A. F. (1981). The relationship between response amplitude and contrast for cat striate cortical neurons, *J Physiol* **318** : 427.
- Dean, A. F. and Tolhurst, D. J. (1986). Factors influencing the temporal phase of response to bar and grating stimuli for simple cells in the cat striate cortex, *Exp Brain Res* **62** : 151.
- DeAngelis, G. C. and Newsome, W. T. (1999). Organization of disparity-selective neurons in macaque area MT, *J Neurosci* **19**(4) : 1398–415.
- DeAngelis, G. C., Anzai, A., Ohzawa, I. and Freeman, R. D. (1995). Receptive field structure in the visual cortex : does selective stimulation induce plasticity ?, *Proc Natl Acad Sci U S A* **92**(21) : 9682–6.
- DeAngelis, G. C., Robson, J. G., Ohzawa, I. and Freeman, R. D. (1992). Organization of suppression in receptive fields of neurons in cat visual cortex, *J Neurophysiol* **68**(1) : 144–63.
- DeAngelis, G., Freeman, R. and Ohzawa, I. (1994). Length and width tuning of neurons in the cat's primary visual cortex, *J Neurophysiol* **71**(1) : 347–374.
- DeAngelis, G., Ghose, G., Freeman, R. and Ohzawa, I. (1999). Functional micro-organization of primary visual cortex : receptive field analysis of nearby neurons, *J Neurosci* **19**(9) : 4046–4064.
- DeAngelis, G., Ohzawa, I. and Freeman, R. (1995). Receptive-field dynamics in the central visual pathways, *Trends Neurosci* **18**(10) : 451–458.
- deCharms, R. C. and Zador, A. (2000). Neural representation and the cortical code, *Annu Rev Neurosci* **23** : 613–47.
- Desimone, R. (1996). Neural mechanisms for visual memory and their role in attention, *Proc Natl Acad Sci U S A* **93**(24) : 13494–9.
- Desimone, R. and Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention, *Annu Rev Neurosci* **18** : 193–222.
- DeYoe, E. A., Carman, G. J., Bandettini, P., Glickman, S., Wieser, J., Cox, R., Miller, D. and Neitz, J. (1996). Mapping striate and extrastriate visual areas in human cerebral cortex, *Proc Natl Acad Sci U S A* **93**(6) : 2382–6.
- Dobbins, A., Zucker, S. W. and Cynader, M. S. (1987). Endstopped neurons in the visual cortex as a substrate for calculating curvature, *Nature* **329**(6138) : 438–41.
- Dobbins, A., Zucker, S. W. and Cynader, M. S. (1989). Endstopping and curvature, *Vision Res* **29**(10) : 1371–87.
- Douglas, R. J. and Martin, K. A. C. (1990). Neocortex, in G. Shepherd (ed.), *The synaptic organization of the brain*, Oxford University Press, chapter 12, pp. 389–438.
- Douglas, R. J. and Martin, K. A. C. (1992). *The visual system from Genesis to Maturity*, chapter In search of the canonical microcircuits of Neocortex, pp. 213–232.

- Dow, B. M., Snyder, A. Z., Vautin, R. G. and Bauer, R. (1981). Magnification factor and receptive field size in foveal striate cortex of the monkey, *Exp Brain Res* **44** : 213–228.
- Dragoi, V. and Sur, M. (2000). Dynamic properties of recurrent inhibition in primary visual cortex : Contrast and orientation dependence of contextual effects, *J Neurophysiol* **83** : 1019–1030.
- Dragoi, V., Rivadulla, C. and Sur, M. (2001). Foci of orientation plasticity in visual cortex, *Nature* **411** : 80–86.
- Dresp, B. (1993). Bright lines and edges facilitate the detection of small light targets, *Spat Vis* **7**(3) : 213–25.
- Dresp, B. (1999). Dynamic characteristics of spatial mechanisms coding contour structure, *Spat. Vis.*
- Eagleman, D. M. and Sejnowski, T. J. (2000). Motion integration and postdiction in visual awareness, *Science* **287**(5460) : 2036–8.
- Ejima, Y. and Takahashi, S. (1985). Apparent contrast of a sinusoidal grating in the simultaneous presence of peripheral gratings, *Vision Res* **25**(9) : 1223–1232.
- Elleberg, D., Wilkinson, F., Wilson, H. R. and Arsenault, A. S. (1998). Apparent contrast and spatial frequency of local texture elements, *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* **15**(7) : 1733–9.
- Emerson, R. C., Korenberg, M. J. and Citron, M. C. (1992). Identification of complex-cell intensive nonlinearities in a cascade model of cat visual cortex, *Biol Cybern* **66**(4) : 291–300.
- Engel, A., König, P., Kreiter, A., Schillen, T. and Singer, W. (1992). Temporal coding in the visual cortex : new vistas on integration in the nervous system, *Trends Neurosci* **15** : 218–226.
- Ernst, U., Pawelzik, K., Wolf, F. and Geisel, T. (1997). Geometry of orientation preference map determines nonclassical receptive field properties, in W. Gerstner, A. Germond, M. Hasler and J.-D. Nicoud (eds), *Lecture Notes in Computer Science 1327 : Artificial Neural Networks - ICANN 1997*, Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg, pp. 231–236.
- Ernst, U., Pawelzik, K., Wolf, F. and Geisel, T. (1999). Theory of non-classical receptive field phenomena in the visual cortex, *Neurocomputing* **26-27** : 367–374.
- Erwin, E., Obermayer, K. and Schulten, K. (1995). Models of orientation and ocular dominance columns in the visual cortex : a critical comparison, *Neural Comput* **7**(3) : 425–68.
- Everson, R. M., Prashanth, A. K., Gabbay, M., Knight, B. W., Sirovich, L. and Kaplan, E. (1998). Representation of spatial frequency and orientation in the visual cortex, *Proc Natl Acad Sci U S A* **95**(14) : 8334–8.
- Eysel, U. (1999). Turning a corner in vision research, *Nature* **399**(6737) : 641, 643–4.
- Eysel, U. T., Crook, J. M. and Machemer, H. F. (1990). GABA-induced remote inactivation reveals cross-orientation inhibition in the cat striate cortex., *Exp Brain Res* **80**(3) : 626–30.
- Eysel, U. T., Mücke, T. and Worgotter, F. (1988). Lateral interactions at direction-selective striate neurones in the cat demonstrated by local cortical inactivation, *J Physiol* **399** : 657–75.
- Fabre-Thorpe, M., Delorme, A., Marlot, C. and Thorpe, S. (2001). A limit to the speed of processing in ultra-rapid visual categorization of novel natural scenes, *J Cogn Neurosci* **13**(2) : 171–80.

- Fabre-Thorpe, M., Richard, G. and Thorpe, S. J. (1998). Rapid categorization of natural images by rhesus monkeys, *Neuroreport* **9**(2) : 303–8.
- Faubert, J. and von Grünau, M. (1995). The influence of two spatially distinct primers and attribute priming on motion induction, *Vision Res* **35** : 3319–310.
- Felisberti, F. and Derrington, A. M. (1999). Long-range interactions modulate the contrast gain in the lateral geniculate nucleus of cats, *Vis Neurosci* **16**(5) : 943–56.
- Felisberti, F. and Derrington, A. M. (2001). Long-range interactions in the lateral geniculate nucleus of the New-World monkey, *Callithrix jacchus*, *Vis Neurosci* **18**(2) : 209–18.
- Felleman, D. J. and Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex, *Cereb Cortex* **1**(1) : 1–47.
- Ferster, D. (1986). Orientation selectivity of synaptic potentials in neurons of cat primary visual cortex, *J Neurosci* **6**(5) : 1284–301.
- Ferster, D. (1987). Origin of orientation-selective epsps in simple cells of cat visual cortex, *J Neurosci* **7**(6) : 1780–1791.
- Ferster, D. and Miller, K. D. (2000). Neural mechanisms of orientation selectivity in the visual cortex, *Annu Rev Neurosci* **23** : 441–71.
- Ferster, D., Chung, S. and Wheat, H. (1996). Orientation selectivity of thalamic input to simple cells of cat visual cortex, *Nature* **380** : 252.
- Field, D. J., Hayes, A. and Hess, R. (1993). Contour integration by the human visual system : evidence for a local “association field”, *Vision Res* **33** : 173–193.
- Fisken, R., Garey, L. and Powell, T. (1975). The intrinsic, association and commissural connections of area 17 of the visual cortex, *Phil Trans R Soc Lond B* **272** : 487–536.
- Fitzpatrick, D. (1996). The functional organization of local circuits in visual cortex : insights from the study of tree shrew striate cortex, *Cereb Cortex* **6** : 329–341.
- Fitzpatrick, D. (2000). Seeing beyond the receptive field in primary visual cortex, *Curr Opin Neurobiol* **10**(4) : 438–43.
- Foster, K. H., Gaska, J. P., Nagler, M. and Pollen, D. A. (1985). Spatial and temporal frequency selectivity of neurones in visual cortical areas V1 and V2 of the macaque monkey, *J Physiol* **365** : 331–63.
- Fredericksen, R. E., Verstraten, F. A. and van de Grind, W. A. (1994). Spatial summation and its interaction with the temporal integration mechanism in human motion perception, *Vision Res* **34**(23) : 3171–88.
- Freeman, E., Sagi, D. and Driver, J. (2001). Lateral interactions between targets and flankers in low-level vision depend on attention to the flankers, *Nat Neurosci* **4**(10) : 1032–6.
- Freeman, R. D., Ohzawa, I. and Walker, G. (2001). Beyond the classical receptive field in the visual cortex, *Prog Brain Res* **134** : 157–70.
- Frégnac, Y. and Bringuier, V. (1996). Spatio-temporal dynamics of synaptic integration in cat visual cortical receptive fields, in A. Aertsen and V. Braitenberg (eds), *Brain Theory - Biological and Computational Principles*, Elsevier, pp. 143–199.

- Fries, P., Neuenschwander, S., Engel, A. K., Goebel, R. and Singer, W. (2001). Rapid feature selective neuronal synchronization through correlated latency shifting, *Nat Neurosci* **4**(2) : 194–200.
- Fries, P., Roelfsema, P. R., Engel, A. K., Konig, P. and Singer, W. (1997). Synchronization of oscillatory responses in visual cortex correlates with perception in interocular rivalry, *Proc Natl Acad Sci U S A* **94**(23) : 12699–704.
- Fujita, I. and Fujita, T. (1996). Intrinsic Connections in the macaque inferior temporal cortex, *J Comp Neurol* **368**(4) : 467–86.
- Gawne, T. J. (2000). The simultaneous coding of orientation and contrast in the responses of v1 complex neurons, *Exp Brain Res* **133** : 293–302.
- Gawne, T. J., Kjaer, T. W. and Richmond, B. J. (1996). Latency : Another potential code for feature binding in striate cortex, *J Neurophysiol* **76**(2) : 1356–1360.
- Geisler, W. S. (1999). Motion streaks provide a spatial code for motion direction, *Nature* **400**(6739) : 65–9.
- Geisler, W. S., Albrecht, D. G., Crane, A. M. and Stern, L. (2001). Motion direction signals in the primary visual cortex of cat and monkey, *Vis Neurosci* **18**(4) : 501–16.
- Georges, S., Seriès, P., Alais, D. and Lorenceau, J. (1999). Overestimation of apparent speed reveals dynamics of long-range lateral interactions, *Perception (supp.)*.
- Georges, S., Seriès, P. and Lorenceau, J. (2000). Contrast dependency of high speed apparent motion, *Perception (supp.)*.
- Georges, S., Seriès, P., Y. Frégnac and Lorenceau, J. (2002). Orientation dependent modulation of apparent speed : psychophysical evidence, *Vision Res*.
- Georgeson, M. A. and Scott-Samuel, N. E. (2000). Spatial resolution and receptive field height of motion sensors in human vision, *Vision Res* **40**(7) : 745–58.
- Giersch, A. and Lorenceau, J. (1999). Effects of a benzodiazepine, lorazepam, on motion integration and segmentation : an effect on the processing of line-ends ?, *Vision Res* **39**(11) : 2017–25.
- Giersch, A., Boucart, M., Danion, J. M., Vidailhet, P. and Legrand, F. (1995). Effects of lorazepam on perceptual integration of visual forms in healthy volunteers, *Psychopharmacology (Berl)* **119**(1) : 105–14.
- Giersch, A., Boucart, M., Speeg-Schatz, C., Muller-Kauffmann, F. and Danion, J. M. (1996). Lorazepam impairs perceptual integration of visual forms : a central effect, *Psychopharmacology (Berl)* **126**(3) : 260–70.
- Gil, Z., Connors, B. W. and Amitai, Y. (1999). Efficacy of thalamocortical and intracortical synaptic connections : quanta, innervation, and reliability, *Neuron* **23**(2) : 385–97.
- Gilbert, C. D. (1977). Laminar differences in receptive field properties of cells in cat primary visual cortex, *J Physiol* **268**(2) : 391–421.
- Gilbert, C. D. (1998). Adult cortical dynamics, *Physiol Rev* **78**(2) : 467–85.

- Gilbert, C. D. and Wiesel, T. (1989). Columnar specificity of intrinsic horizontal and corticocortical connections in visual cortex, *J Neurosci* **9** : 2432–2442.
- Gilbert, C. D. and Wiesel, T. N. (1979). Morphology and intracortical projections of functionally characterised neurones in the cat visual cortex, *Nature* **280** : 120–125.
- Gilbert, C. D. and Wiesel, T. N. (1983). Clustered intrinsic connections in cat visual cortex, *J Neurosci* **3**(5) : 1116–33.
- Gilbert, C. D. and Wiesel, T. N. (1985). Intrinsic connectivity and receptive field properties in visual cortex, *Vision Res* **25**(3) : 365–74.
- Gilbert, C. D., Das, A., Ito, M., Kapadia, M. and Westheimer, G. (1996). Spatial integration and cortical dynamics, *Proc Natl Acad Sci U S A* **93**(2) : 615–22.
- Girard, P., Hupe, J. M. and Bullier, J. (2001). Feedforward and feedback connections between areas V1 and V2 of the monkey have similar rapid conduction velocities, *J Neurophysiol* **85**(3) : 1328–31.
- Goodale, M. A. and Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action., *Trends Neurosci* **15**(1) : 20–5.
- Gray, C. M. (1999). The temporal correlation hypothesis of visual feature integration : still alive and well, *Neuron* **24**(1) : 31–47, 111–25.
- Grieve, K. L. and Sillito, A. M. (1991a). The length summation properties of layer VI cells in the visual cortex and hypercomplex cell end zone inhibition, *Exp Brain Res* **84**(2) : 319–25.
- Grieve, K. L. and Sillito, A. M. (1991b). A re-appraisal of the role of layer VI of the visual cortex in the generation of cortical end inhibition, *Exp Brain Res* **87**(3) : 521–9.
- Grinvald, A., Lieke, E. E., Frostig, R. D. and Hildesheim, R. (1994). Cortical point-spread function and long-range lateral interactions revealed by real-time optical imaging of macaque monkey primary visual cortex, *J Neurosci* **14**(5) : 2545–2568.
- Grosovsky, D., Shapley, R. and Hawken, M. (1993). Macaque V1 neurons can signal "illusory" contours, *Nature* **365** : 550–552.
- Grzywacz, N. M., Watamaniuk, S. N. and McKee, S. P. (1995). Temporal coherence theory for the detection and measurement of visual motion, *Vision Res* **35**(22) : 3183–203.
- Gupta, A., Wang, Y. and Markram, H. (2000). Organizing principle for a diversity of GABAergic interneurons and synapses in the neocortex, *Science* **287** : 273–278.
- Hartline, H. K. (1938). The response of single optic nerve fibers of the vertebrate eye to illumination of the retina, *American Journal of Physiology* **121** : 400–415.
- Heeger, D. J. (1992a). Half-squaring in responses of cat striate cortex, *Vis Neurosci* **9** : 427–443.
- Heeger, D. J. (1992b). Normalization of cell responses in cat striate cortex, *Vis Neurosci* **9** : 181–197.
- Heeger, D. J., Simoncelli, E. P. and Movshon, J. A. (1996). Computational models of cortical visual processing, *Proc Natl Acad Sci U S A* **93**(2) : 623–7.

- Hess, R. and Field, D. (1999). Integration of contours : new insights, *Trends Cogn Sci* **3**(12) : 480–486.
- Hess, R., Beaudot, K. H. A. and Mullen, K. T. (2001). Dynamics of contour integration, *Vision Res* **41** : 1023–1037.
- Hess, R., Dakin, S. and Field, D. (1998). The role of “contrast enhancement” in the detection and appearance of visual contours, *Vision Res* **38**(6) : 783–787.
- Hess, R. F. and Dakin, S. C. (1997). Absence of contour linking in peripheral vision, *Nature* **390**(6660) : 602–4.
- Hess, R. F. and Dakin, S. C. (1999). Contour integration in the peripheral field, *Vision Res* **39**(5) : 947–59.
- Hetherington, P. A. and Swindale, N. V. (1999). Receptive field and orientation scatter studied by tetrode recordings in cat area 17, *Vis Neurosci* **16**(4) : 637–52.
- Hikosaka, O., Miyauchi, S. and Shimojo, S. (1993). Focal visual attention produces illusory temporal order and motion sensation, *Vision Res* **33** : 1219–1240.
- Hirsh, J. A., Alonso, J.-M., Reid, R. C. and Martinez, L. M. (1998). Synaptic integration in striate cortical cells, *J Neurosci* **18**(22) : 9517–9528.
- Hirsh, J. A. and Gilbert, C. D. (1991). Synaptic physiology of horizontal connections in the cat’s visual cortex, *J Neurosci* **11**(6) : 1800–1809.
- Hubel, D. and Wiesel, T. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat’s visual cortex, *J Physiol (London)* **160** : 106–154.
- Hubel, D. and Wiesel, T. (1963). Shape and arrangement of columns in cat’s striate cortex, *J Physiol (London)* **165** : 559–568.
- Hubel, D. and Wiesel, T. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex, *J Physiol (London)* **195** : 215–243.
- Hubel, D. and Wiesel, T. (1974). Uniformity of monkey visual cortex : a parallel relationship between field size, scatter, and magnification factor, *J Physiol (London)* **168** : 295–305.
- Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. (1965). Receptive fields and functional architecture in two non-striate visual areas (18 and 19) of the cat, *J Neurophysiol* **28** : 229–289.
- Hubener, M. and Bolz, J. (1992). Relationships between dendritic morphology and cytochrome oxidase compartments in monkey striate cortex, *J Comp Neurol* **324**(1) : 67–80.
- Hubener, M., Shoham, D., Grinvald, A. and Bonhoeffer, T. (1997). Spatial relationships among three columnar systems in cat area 17, *J Neurosci* **17**(23) : 9270–9284.
- Humphrey, A. L., Sur, M., Uhlich, D. J. and Sherman, S. M. (1985). 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**(2) : 159–89.
- Hupé, J. M., James, A. C., Girard, P. and Bullier, J. (2001). Response modulations by static texture surround in area V1 of the macaque monkey do not depend on feedback connections from V2, *J Neurophysiol* **85**(1) : 146–63.

- Hupé, J. M., James, A. C., Girard, P., Lomber, S. G., Payne, B. R. and Bullier, J. (2001). Feedback connections act on the early part of the responses in monkey visual cortex, *J Neurophysiol* **85**(1) : 134–45.
- Hupé, J. M., James, A. C., Payne, B. R., Lomber, S. G., Girard, P. and Bullier, J. (1998). Cortical feedback improves discrimination between figure and background by V1, V2 and V3 neurons, *Nature* **394**(6695) : 784–7.
- Ikeda, H. and Wright, M. J. (1974). Effect of halothane-nitrous oxide anaesthesia on the behaviour of 'sustained' and 'transient' visual cortical neurones, *J Physiol* **237**(2) : 20P–21P.
- Issa, N., Trepel, C. and Stryker, M. (2000). Spatial frequency maps in cat visual cortex, *J Neurosci* **20**(22) : 8504–8514.
- Ito, M. and Gilbert, C. D. (1999). Attention modulates contextual influences in the primary visual cortex of alert monkeys., *Neuron* **22**(3) : 593–604.
- Jancke, D. (2000). Orientation formed by a spot's trajectory : a two-dimensional population approach in primary visual cortex, *J Neurosci* **20**(14) : RC86.
- Johnson, R. R. and Burkhalter, A. (1996). Microcircuitry of forward and feedback connections within rat visual cortex, *J Comp Neurol* **368**(3) : 383–98.
- Jones, H. E., Andolina, I. M., Oakely, N. M., Murphy, P. C. and Sillito, A. M. (2000). Spatial summation in lateral geniculate nucleus and visual cortex, *Exp Brain Res* **135**(2) : 279–84.
- Jones, H. E., Grieve, K. L., Wang, W. and Sillito, A. M. (2001). Surround suppression in primate V1, *J Neurophysiol* **86**(4) : 2011–28.
- Jones, J. and Palmer, L. (1987). An evaluation of the two-dimensional Gabor filter model of simple receptive fields in cat striate cortex, *J Neurophysiol* **58** : 1233–58.
- Kanisza, G. (1980). *Grammatica del vedere*, Società editrice il mulino.
- Kapadia, M. K., Ito, M., Gilbert, C. D. and Westheimer, G. (1995). Improvement in visual sensitivity by changes in local context : parallel studies in human observers and in V1 of alert monkeys, *Neuron* **15**(4) : 843–56.
- Kapadia, M. K., Westheimer, G. and Gilbert, C. D. (1999). Dynamics of spatial summation in primary visual cortex of alert monkeys, *Proc Natl Acad Sci U S A* **96**(21) : 12073–8.
- Kapadia, M. K., Westheimer, G. and Gilbert, C. D. (2000). Spatial distribution of contextual interactions in primary visual cortex and in visual perception, *J Neurophysiol* **84**(4) : 2048–62.
- Kasamatsu, T., Polat, U., Pettet, M. W. and Norcia, A. M. (2001). Colinear facilitation promotes reliability of single-cell responses in cat striate cortex, *Exp Brain Res* **138**(2) : 163–72.
- Kastner, S., Nothdurft, H. C. and Pigarev, I. N. (1997). Neuronal correlates of pop-out in cat striate cortex, *Vision Res* **37**(4) : 371–6.
- Kastner, S., Nothdurft, H. C. and Pigarev, I. N. (1999). Neuronal responses to orientation and motion contrast in cat striate cortex, *Vis Neurosci* **16**(3) : 587–600.

- Kato, H., Bishop, P. O. and Orban, G. A. (1978). Hypercomplex and simple/complex cell classifications in cat striate cortex, *J Neurophysiol* **41**(5) : 1071–95.
- Katz, L. C., Gilbert, C. D. and Wiesel, T. N. (1989). Local circuits and ocular dominance columns in monkey striate cortex, *J Neurosci* **9**(4) : 1389–99.
- Kayser, A., Priebe, N. J. and Miller, K. D. (2001). Contrast-dependent nonlinearities arise locally in a model of contrast-invariant orientation tuning, *J Neurophysiol* **85**(5) : 2130–49.
- Kirkland, K. L. and Gerstein, G. L. (1999). A feedback model of attention and context dependence in visual cortical networks, *J Comput Neurosci* **7**(3) : 255–67.
- Kisvárday, Z. F. and Eysel, U. T. (1993). Functional and structural topography of horizontal inhibitory connections in cat visual cortex, *Eur J Neurosci* **5** : 1558–1572.
- Kisvárday, Z. F., Beaulieu, C. and Eysel, U. T. (1993). Network of gabaergic large basket cells in cat visual cortex (area 18) : implication for lateral disinhibition, *J. Comp. Neurol.* **5** : 1558–1572.
- Kisvárday, Z. F., Buzas, P. and Eysel, U. T. (2001). Calculating direction maps from intrinsic signals revealed by optical imaging, *Cereb Cortex* **11**(7) : 636–47.
- Kisvárday, Z. F., Kim, D., Eysel, U. T. and Bonhoeffer, T. (1994). Relationship between lateral inhibitory connections and the topography of the orientation map in cat visual cortex, *Eur J Neurosci* **6** : 1619–1632.
- Kisvárday, Z. F., Toth, E., Rausch, M. and Eysel, U. T. (1997). Orientation-specific relationship between populations of excitatory and inhibitory lateral connections in the visual cortex of the cat, *Cereb. Cortex* **7** : 605–618.
- Knierim, J. J. and Van Essen, D. C. (1992). Neuronal responses to static texture patterns in area V1 of the alert macaque monkey, *J Neurophysiol* **67**(4) : 961–970.
- Koch, C. and Segev, I. (1998). *Methods in Neuronal Modeling (second edition)*, MIT Press.
- Koehler, E., Anton, J. L. and Burnod, Y. (1999). Bayesian inference in populations of cortical neurons : a model of motion integration and segmentation in area MT, *Biol Cybern* **80**(1) : 25–44.
- Koffka, K. (1935). *Principles of gestalt Psychology*, Brace and Co.
- Köhler, W. (1947). *Gestalt Psychology*, Liveright.
- Kopell, N. and Ermentrout, B. (1986). Symmetry and phase-locking in chains of weakly coupled oscillators, *Commun Pure Appl Math* **39** : 623–660.
- Kovács, I. (1996). Gestalten of today : Early processing of visual contours and surfaces, *Behav Brain Res* **81**(1) : 1–11.
- Kovacs, I. and Julesz, B. (1993). A closed curve is much more than an incomplete one : effect of closure in figure-ground segmentation, *Proc Natl Acad Sci U S A* **90**(16) : 7495–7.
- Kovacs, I. and Julesz, B. (1994). Perceptual sensitivity maps within globally defined visual shapes, *Nature* **370**(6491) : 644–6.
- Kuffler, S. W. (1953). Discharge patterns and functional organisation of mammalian retina, *J. Neurophysiol* **16** : 37–68.

- Lamme, V. A. (1995). The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex, *J Neurosci* **15**(2) : 1605–15.
- Lamme, V. A., Super, H. and Spekreijse, H. (1998). Feedforward, horizontal, and feedback processing in the visual cortex, *Curr Opin Neurobiol* **8**(4) : 529–35.
- Lamme, V. A., Super, H., Landman, R., Roelfsema, P. R. and Spekreijse, H. (2000). The role of primary visual cortex (V1) in visual awareness, *Vision Res* **40**(10-12) : 1507–21.
- Lamme, V. A., Van Dijk, B. W. and Spekreijse, H. (1994). Organization of contour from motion processing in primate visual cortex, *Vision Res* **34**(6) : 721–35.
- Laurinen, P. I., Saarela, T. and Olzak, L. A. (2000). Contextual modulation of lateral interactions in contrast gain control, *Perception* **41** : 29s.
- Lauritzen, T. Z., Krukowski, A. E. and Miller, K. D. (2001). Local correlation-based circuitry can account for responses to multi-grating stimuli in a model of cat V1, *J Neurophysiol* **86**(4) : 1803–15.
- Lee, T. S. and Nguyen, M. (2001). Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex, *Proc Natl Acad Sci USA* **98** : 1907–1911.
- Lee, T. S., Mumford, D., Romero, R. and Lamme, V. A. (1998). The role of the primary visual cortex in higher level vision, *Vision Res* **38**(15-16) : 2429–54.
- Leonards, U., Singer, W. and Fahle, M. (1996). The influence of temporal phase differences on texture segmentation., *Vision Res* **36**(17) : 2689–97.
- Leopold, D. A. and Logothetis, N. K. (1996). Activity changes in early visual cortex reflect monkeys' percepts during binocular rivalry, *Nature* **379**(6565) : 549–53.
- Leopold, D. A. and Logothetis, N. K. (1999). Multistable phenomena : changing views in perception, *Trends Cogn Sci* **3**(7) : 254–264.
- LeVay, S. (1986). Synaptic organization of claustral and geniculate afferents to the visual cortex of the cat, *J Neurosci* **6**(12) : 3564–75.
- Levitt, J. B. and Lund, J. S. (1997). Contrast dependence of contextual effects in primate visual cortex, *Nature* **387** : 73–76.
- Levitt, J. B., Lewis, D. A., Yoshioka, T. and Lund, J. S. (1993). Topography of pyramidal neuron intrinsic connections in macaque monkey prefrontal cortex (areas 9 and 46), *J Comp Neurol* **338**(3) : 360–76.
- Levitt, J. B., Yoshioka, T. and Lund, J. S. (1994). Intrinsic cortical connections in macaque visual area V2 : evidence for interaction between different functional streams, *J Comp Neurol* **342**(4) : 551–70.
- Li, C. and Li, W. (1994). Extensive integration field beyond the classical receptive field of cat's striate cortical neurons - classification and tuning properties, *Vision Res* **38** : 73–76.
- Li, Z. (1998). A neural model of contour integration in the primary visual cortex, *Neural Computation* **10** : 903–940.
- Li, Z. (1999a). Contextual influences in V1 as a basis for pop out and asymmetry in visual search, *Proc Natl Acad Sci USA* **96** : 10530–10535.

- Li, Z. (1999b). Visual segmentation by contextual influences via intracortical interactions in primary visual cortex, *Network : Computation in Neural Systems* **10**(2) : 187–212.
- Li, Z. (2002). A saliency map in primary visual cortex, *Trends Cogn Sci* **6**(1) : 9–16.
- Liden, L. and Pack, C. (1999). The role of terminators and occlusion cues in motion integration and segmentation : a neural network model, *Vision Res* **39**(19) : 3301–20.
- Livingstone, M. S. and Hubel, D. H. (1984a). Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex, *J Neurosci* **4**(1) : 309–56.
- Livingstone, M. S. and Hubel, D. H. (1984b). Specificity of intrinsic connections in primate primary visual cortex, *J Neurosci* **4**(11) : 2830–5.
- Lorenceanu, J. and Alais, D. (2001). Form constraints in motion binding, *Nat Neurosci* **4**(7) : 745–51.
- Lorenceanu, J., Baudot, P., Seriès, P., Georges, S., Chavane, F., Pananceau, M. and Frégnac, Y. (2002). Probing horizontal connectivity with apparent speed, *in preparation*.
- Lorenceanu, J., Giersch, A. and Seriès, P. (2002a). Delayed access to moving singularities, *In preparation*.
- Lorenceanu, J., Giersch, A. and Seriès, P. (2002b). Dynamics of contour integration and segmentation, *Vision Sciences Society abstracts (VSS)*.
- Lorenceanu, J., Seriès, P., Georges, S. and Frégnac, Y. (1999). Apparent motion of Gabor patches : collinear faster than parallel, *Investigative Ophthalmology and Vision Science (supp)*.
- Lorenceanu, J., Shiffrar, M., Wells, N. and Castet, E. (1993). Different motion sensitive units are involved in recovering the direction of moving lines, *Vision Res* **33**(9) : 1207–17.
- Lorente de No, R. (1933). Studies on the structure of the cerebral cortex, *J Psychol Neurol* **45** : 382–438.
- Lund, J. S. (1988). Anatomical organization of macaque monkey striate visual cortex, *Annu Rev Neurosci* **11** : 253–88.
- Maffei, L. and Fiorentini, A. (1976). The unresponsive regions of visual cortical receptive fields, *Vision Res* **16**(10) : 1131–9.
- Maffei, L. and Fiorentini, A. (1977). Spatial frequency rows in the striate visual cortex, *Vision Res* **17**(2) : 257–64.
- Malach, R. (1992). Dendritic sampling across processing streams in monkey striate cortex, *J Comp Neurol* **315**(3) : 303–12.
- Malach, R., Amir, Y., Harel, M. and Grinvald, A. (1993). Relationship between intrinsic connections and functional architecture revealed by optical imaging and in vivo targeted biocytin injections in primate striate cortex, *Proc Natl Acad Sci USA* **90** : 10469–10473.
- Maldonado, P., Gödecke, I., Gray, C. M. and Bonhoeffer, T. (1997). Orientation selectivity in pinwheel centers in cat striate cortex, *Science* **276** : 1551–1555.
- Markram, H. and Tsodyks, M. (1996). Redistribution of synaptic efficacy between neocortical pyramidal neurons, *Nature* **382** : 810.

- Martin, K. and Whitteridge, D. (1984). Form, function and intracortical projections of spiny neurones in the striate visual cortex of the cat, *J Physiol (London)* **353** : 463–504.
- Martinez-Conde, S., Cudeiron, J., Grieve, K., Rodriguez, R., Rivudalla, C. and na, C. A. (1999). Effects of feedback projections from area 18 layers 2/3 to area 17 layers 2/3 in the cat visual cortex, *J Neurophysiol* **82** : 2667–2675.
- Martinez, L. M., Alonso, J. M., Reid, R. C. and Hirsch, J. A. (2002). Laminar processing of stimulus orientation in cat visual cortex, *J Physiol* **540**(1) : 321–33.
- Maunsell, J. and Newsome, W. (1987). Visual processing in monkey extrastriate cortex, *Annual Review of Neuroscience* **10** : 363–401.
- McCormick, D. A., Connors, B. W., Lighthall, J. and Prince, D. A. (1985). Comparative electrophysiology of pyramidal and sparsely spiny stellate neurons of the neocortex, *J Neurophysiol* **54**(4) : 782–806.
- McGuire, B., Gilbert, C., Rivlin, P. and Wiesel, T. (1991). Target of horizontal connections in macaque primary visual cortex, *J Comp Neurol* **305** : 370–392.
- McIlwain, J. T. (1966). Some evidence concerning the physiological basis of the periphery effect in the cat's retina, *Exp Brain Res* **1**(3) : 265–71.
- McLaughlin, D., Shapley, R., Shelley, M. and Wielaard, D. (1999). A neuronal network model of macaque primary visual cortex (V1) : orientation tuning and dynamics in the input layer 4c α , *Proc Natl Acad Sci USA*.
- Mitchison, G. and Crick, F. (1982). Long axons within the striate cortex : their distribution, orientation, and patterns of connection, *Proc Natl Acad Sci U S A* **79**(11) : 3661–5.
- Mizobe, K., Polat, U., Pettet, M. W. and Kasamatsu, T. (2001). Facilitation and suppression of single striate-cell activity by spatially discrete pattern stimuli presented beyond the receptive field, *Vis Neurosci* **18**(3) : 377–91.
- Monier, C., Chavane, F., Baudot, P., Borg-Graham, L. and Frégnac, Y. (2000). Direct evidence for a role of inhibition in orientation and direction selectivity in V1 neurons, *Soc Neurosci Abstr*.
- Monier, C., Chavane, F., Beaudot, P., Graham, L. and Frégnac, Y. (2002). Orientation and direction selectivity of excitatory and inhibitory inputs in visual cortical neurons : a diversity of combinations produces spike tuning, *Neuron*.
- Morgan, M. J. and Baldassi, S. (1997). How the human visual system encodes the orientation of a texture, and why it makes mistakes, *Curr Biol* **7**(12) : 999–1002.
- Morgan, M. J. and Dresp, B. (1995). Contrast detection facilitation by spatially separated targets and inducers, *Vision Res* **35**(8) : 1019–24.
- Morgan, M. J. and Hotopf, W. H. (1989). Perceived diagonals in grids and lattices, *Vision Res* **29**(8) : 1005–15.
- Moulden, B. (1994). Collator units : second-stage orientational filters, *Ciba Found Symp* **184** : 170–84; discussion 184–92, 269–71.

- Movshon, J. A., Thompson, I. D. and Tolhurst, D. J. (1978). Receptive field organization of complex cells in the cat's striate cortex, *J Physiol* **283** : 79–99.
- Murakoshi, T., Guo, J. Z. and Ichinose, T. (1993). Electrophysiological identification of horizontal synaptic connections in rat visual cortex in vitro, *Neurosci Lett* **163**(2) : 211–4.
- Mussap, A. J. and Levi, D. M. (1995). Binocular processes in vernier acuity, *J Opt Soc Am A* **12**(2) : 225–33.
- Nakamura, R. K. and Mishkin, M. (1980). Blindness in monkeys following non-visual cortical lesions, *Brain Res* **188**(2) : 572–7.
- Navon, D. (1977). Forest before trees : The precedence of global features in visual perception, *Cognitive Psychology* **9** : 353–383.
- Nelson, D. A. and Katz, L. C. (1995). Emergence of functional circuits in ferret visual cortex visualized by optical imaging, *Neuron* **15**(1) : 23–34.
- Nelson, J. I. and Frost, B. J. (1978). Orientation-selective inhibition from beyond the classic visual receptive field, *Brain Res* **139**(2) : 359–65.
- Nelson, J. I. and Frost, B. J. (1985). Intracortical facilitation among co-oriented, co-axially aligned simple cells in cat striate cortex, *Exp Brain Res* **61**(1) : 54–61.
- Neumann, H. and Sepp, W. (1999). Recurrent V1-V2 interaction in early visual boundary processing, *Biol Cybern* **81**(5-6) : 425–44.
- Newsome, W. T., Britten, K. H. and Movshon, J. A. (1989). Neuronal correlates of a perceptual decision., *Nature* **341**(6237) : 52–4.
- Nijhawan, R. (1994). Motion extrapolation in catching, *Nature* **370**(6487) : 256–7.
- Nothdurft, H. (1991). Texture segmentation and pop out from orientation contrast, *Vision Res* **31**(6) : 1073–1078.
- Nothdurft, H., Gallant, J. and Essen, D. V. (1999). Response modulation by texture surround primate area in v1 : Correlates of “pop out” under anesthesia, *Vis Neurosci*.
- Nowak, L. and Bullier, J. (1998). The timing of information transfer in the visual system, in J. Kaas, K. Rockland and A.Peters (eds), *Cerebral Cortex*, Plenum, New York, pp. 205–41.
- Obermayer, K., Ritter, H. and Schulten, K. (1990). A principle for the formation of the spatial structure of cortical feature maps, *Proc Natl Acad Sci U S A* **87**(21) : 8345–9.
- Ohzawa, I., Sclar, G. and Freeman, R. D. (1985). Contrast gain control in the cat's visual system, *J Neurophysiol* **54**(3) : 651–67.
- Olzak, L. A. and Laurinen, P. I. (1999). Multiple gain control processes in contrast-contrast phenomena, *Vision Res* **39**(24) : 3983–7.
- Orban, G., Kato, H. and Bishop, P. (1979). Dimensions and properties of end-zone inhibitory areas in receptive fields of hypercomplex cells in cat striate cortex, *J Neurophysiol*.
- Palmer, S. E. (1999). *Vision Science : From photons to phenomenology*, MIT Press, Cambridge, MA.

- Parker, A. J. and Newsome, W. T. (1998). Sense and the single neuron : probing the physiology of perception, *Annu Rev Neurosci* **21** : 227–77.
- Pei, X., Vidyasagar, T. R., Volgushev, M. and Creutzfeldt, O. D. (1994). Receptive field analysis and orientation selectivity of postsynaptic potentials of simple cells in cat visual cortex, *J Neurosci* **14** : 7140.
- Pelli, D. G. and Farell, B. (1999). Why use noise ?, *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* **16**(3) : 647–53.
- Penfield, W. (1958). *The Excitable Cortex in Conscious Man*, Charles C. Thomas.
- Perkel, D. J., Bullier, J. and Kennedy, H. (1986). Topography of the afferent connectivity of area 17 in the macaque monkey : a double-labelling study., *J Comp Neurol* **253**(3) : 374–402.
- Peters, A. and Payne, B. R. (1993). Numerical relationships between geniculocortical afferents and pyramidal cell modules in cat primary visual cortex, *Cereb Cortex* **3**(1) : 69–78.
- Pettet, M., McKee, S. P. and Grzywacz, N. (1998). Constraints on long-range interactions, *Vision Res* **38**(6) : 865–879.
- Pettet, M. W. (1999). Shape and contour detection, *Vision Res* **39**(3) : 551–7.
- Pflugger, B. and Bonds, A. B. (1995). Dynamic differentiation of gabaa-sensitive influences on orientation selectivity of complex cells in the cat visual cortex, *Exp Brain Res* **104** : 88.
- Polat, U. (1999). Functional architecture of long-range perceptual interactions, *Spat Vis* **12**(2) : 143–62.
- Polat, U. and Norcia, A. M. (1996). Neurophysiological evidence for contrast dependent long-range facilitation and suppression in the human visual cortex, *Vision Res* **36**(14) : 2099–109.
- Polat, U. and Norcia, A. M. (1998). Elongated physiological summation pools in the human visual cortex, *Vision Res* **38**(23) : 3735–41.
- Polat, U. and Sagi, D. (1993). Lateral interactions between spatial channels : suppression and facilitation revealed by lateral masking experiments, *Vision Res* **33**(7) : 993–9.
- Polat, U. and Sagi, D. (1994a). The architecture of perceptual spatial interactions, *Vision Res* **34**(1) : 73–8.
- Polat, U. and Sagi, D. (1994b). Spatial interactions in human vision : from near to far via experience-dependent cascades of connections, *Proc Natl Acad Sci U S A* **91**(4) : 1206–9.
- Polat, U. and Tyler, C. (1999). What pattern the eye sees best, *Vision Res* **39** : 887–895.
- Polat, U., Mizobe, K., Pettet, M. W., Kasamatsu, T. and Norcia, A. M. (1998). Collinear stimuli regulate visual responses depending on cell's contrast threshold, *Nature* **391**(6667) : 580–4.
- Pollen, D. A. (1999). On the neural correlates of visual perception, *Cereb Cortex* **9**(1) : 4–19.
- Pouget, A. and Driver, J. (2002). *MIT Encyclopedia of Cognitive Sciences*, MIT Press, chapter Visual Neglect.
- Pouget, A., Dayan, P. and Zemel, R. (2000). Information processing with population codes, *Nature Rev Neurosci* **1** : 125–132.

- Pugh, M., Ringach, D., Shapley, R. and Shelley, M. (2000). Computational modeling of orientation tuning dynamics in monkey primary visual cortex, *J. Comput. Neurosci.* **8** : 143–59.
- Ramachandran, V. S. and Anstis, S. M. (1983). Extrapolation of motion path in human visual perception, *Vision Res* **23**(1) : 83–5.
- Rao, R. P. and Ballard, D. H. (1999). Predictive coding in the visual cortex : a functional interpretation of some extra-classical receptive-field effects, *Nat Neurosci* **2**(1) : 79–87.
- Rao, R. P., Eagleman, D. M. and Sejnowski, T. J. (2001). Optimal smoothing in visual motion perception, *Neural Comput* **13**(6) : 1243–53.
- Rao, S. C., Toth, L. J. and Sur, M. (1997). Optically imaged maps of orientation preference in primary visual cortex of cats and ferrets, *J Comp Neurol* **387** : 358–370.
- Reid, R. C. and Alonso, J.-M. (1995). Specificity of monosynaptic connections from thalamus to visual cortex, *Nature* **378** : 281–284.
- Riesenhuber, M. and Poggio, T. (1999). Are cortical models really bound by the "binding problem" ?, *Neuron* **24**(1) : 87–93, 111–25.
- Ringach, D. L., Hawken, M. J. and Shapley, R. (1997). Dynamics of orientation tuning in macaque primary visual cortex, *Nature* **387** : 281–284.
- Rizzolatti, G. and Camarda, R. (1977). Influence of the presentation of remote visual stimuli on visual responses of cat area 17 and lateral suprasylvian area, *Exp Brain Res* **29**(1) : 107–22.
- Rockland, K. and Lund, J. (1982). Widespread periodic intrinsic connections in the tree shrew visual cortex, *Science* **215** : 1532–1534.
- Rockland, K. and Lund, J. (1983). Intrinsic laminar lattice connections in primate visual cortex, *J Comp Neurol* **216** : 303–18.
- Rodman, H. R., Gross, C. G. and Albright, T. D. (1989). Afferent basis of visual response properties in area MT of the macaque. I. Effects of striate cortex removal, *J Neurosci* **9**(6) : 2033–50.
- Roelfsema, P. R., Lamme, V. A. and Spekreijse, H. (1998). Object-based attention in the primary visual cortex of the macaque monkey., *Nature* **395**(6700) : 376–81.
- Romo, R., Hernandez, A., Zainos, A. and Salinas, E. (1998). Somatosensory discrimination based on cortical microstimulation, *Nature* **392**(6674) : 387–90.
- Rose, D. (1974). Proceedings : The hypercomplex cell classification in the cat's striate cortex, *J Physiol* **242**(2) : 123P–125P.
- Ross, J., Badcock, D. R. and Hayes, A. (2000). Coherent global motion in the absence of coherent velocity signals, *Curr Biol* **10**(11) : 679–82.
- Rudolph, M. and Destexhe, A. (2001). Do neocortical pyramidal neurons display stochastic resonance ?, *J Comput Neurosci* **11**(1) : 19–42.
- Salin, P. A. and Bullier, J. (1995). Corticocortical connections in the visual system : structure and function, *Physiol Rev* **75**(1) : 107–54.

- Salin, P. A. and Prince, D. A. (1996). Electrophysiological mapping of GABAA receptor-mediated inhibition in adult rat somatosensory cortex, *J Neurophysiol* **75**(4) : 1589–600.
- Salin, P. A., Bullier, J. and Kennedy, H. (1989). Convergence and divergence in the afferent projections to cat area 17, *J Comp Neurol* **283**(4) : 486–512.
- Salzman, C. D., Britten, K. H. and Newsome, W. T. (1990). Cortical microstimulation influences perceptual judgements of motion direction, *Nature* **346**(6280) : 174–7.
- Salzman, C. D., Murasugi, C. M., Britten, K. H. and Newsome, W. T. (1992). Microstimulation in visual area MT : effects on direction discrimination performance, *J Neurosci* **12**(6) : 2331–55.
- Sanchez-Vives, M. V., Nowak, L. G. and McCormick, D. A. (2000). Cellular mechanisms of long-lasting adaptation in visual cortical neurons in vitro, *J Neurosci* **20**(11) : 4286–99.
- Sceniak, M. P., Hawken, M. and Shapley, R. (2001). Visual spatial characteristics of V1 macaque neurons, *J Neurophysiol* **85** : 1873–1887.
- Sceniak, M., Ringach, D., Hawken, M. and Shapley, R. (1999). Contrast's effect on spatial summation by macaque v1 neurons, *Nature Neurosci* **2**(8) : 733–739.
- Schmidt, K. E., Kim, D.-S., Singer, W., Bonhoeffer, T. and Löwel, S. (1997). Functional specificity of long-range intrinsic and interhemispheric connections in the visual cortex of strabismic cats, *J Neurosci* **17** : 5480–5492.
- Schmidt, K., Goebel, R., Löwel, S. and Singer, W. (1997). The perceptual grouping criterion of colinearity is reflected by anisotropies of connections in the primary visual cortex, *Eur J Neurosci* **9** : 1083–1089.
- Schneider, G. E. (1969). Two visual systems : brain mechanisms for localization and discrimination are dissociated by tectal and cortical lesions, *Science* **163** : 895–902.
- Schwartz, C. and Bolz, J. (1991). Functional specificity of a long-range horizontal connection in cat visual cortex : a cross-correlation study, *J Neurosci* **11** : 2995–3007.
- Schwartz, O. and Simoncelli, E. P. (2001). Natural signal statistics and sensory gain control, *Nat Neurosci* **4**(8) : 819–25.
- Sclar, G. and Freeman, R. D. (1982). Orientation selectivity in the cat's striate cortex is invariant with stimulus contrast., *Exp Brain Res* **46**(3) : 457–61.
- Sclar, G., Maunsell, J. and Lennie, P. (1990). Coding of image contrast in central visual pathways of the macaque monkey, *Vision Res* **30**(1) : 1–10.
- Scott-Brown, K. C. and Heeley, D. W. (2001). The effect of the spatial arrangement of target lines on perceived speed, *Vision Res* **41**(13) : 1669–82.
- Sengpiel, F. and Hubener, M. (1999). Visual attention : spotlight on the primary visual cortex., *Curr Biol* **9**(9) : R318–21.
- Sengpiel, F., Baddeley, R., T.C.B.Freeman, Harrad, R. and Blakemore, C. (1998). Different mechanisms underlie three inhibitory phenomena in cat area 17, *Vision Res* **38** : 2067–2080.

- Sengpiel, F., Sen, A. and Blakemore, C. (1997). Characteristics of surround inhibition in cat area 17, *Exp Brain Res* **116** : 216–238.
- Sereno, M. I., Dale, A. M., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Belliveau, J. W., Brady, T. J., Rosen, B. R. and Tootell, R. B. H. (1995). Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging, *Science* **268** : 889–893.
- Seriès, P., Georges, S., Lorenceau, J. and Frégnac, Y. (2001). A network view of the structure of center/surround modulations of V1 receptive field properties in visual and cortical spaces, *Neurocomputing* **38-40** : 881–888.
- Seriès, P., Georges, S., Lorenceau, J. and Frégnac, Y. (2002). Orientation dependent modulation of apparent speed : a model based on the dynamics of feedforward and horizontal connectivity in V1 cortex, *Vision Res.*
- Shadlen, M. N. and Movshon, J. A. (1999). Synchrony unbound : a critical evaluation of the temporal binding hypothesis, *Neuron* **24**(1) : 67–77, 111–25.
- Shadlen, M. N. and Newsome, W. T. (2001). Neural basis of a perceptual decision in the parietal cortex (area LIP) of the rhesus monkey, *J Neurophysiol* **86**(4) : 1916–36.
- Shadlen, M. N., Britten, K. H., Newsome, W. T. and Movshon, J. A. (1996). A computational analysis of the relationship between neuronal and behavioral responses to visual motion, *J Neurosci* **16**(4) : 1486–510.
- Shao, Z. and Burkhalter, A. (1996). Different balance of excitation and inhibition in forward and feedback circuits in rat visual cortex, *J Neurosci* **16**(22) : 7353–7365.
- Sharon, D. and Grinvald, A. (2002). Dynamics and constancy in cortical spatiotemporal patterns of orientation processing., *Science* **295**(5554) : 512–5.
- Sheinberg, D. L. and Logothetis, N. K. (1997). The role of temporal cortical areas in perceptual organization, *Proc Natl Acad Sci U S A* **94**(7) : 3408–13.
- Shipp, S. and Zeki, S. (1985). Segregation of pathways leading from area V2 to areas V4 and V5 of macaque monkey visual cortex, *Nature* **315**(6017) : 322–5.
- Shmuel, A. and Grinvald, A. (1996). Functional organization for direction of motion and its relationship to orientation maps in cat area 18, *J Neurosci* **16**(21) : 6945–64.
- Shmuel, A. and Grinvald, A. (2000). Coexistence of linear zones and pinwheels within orientation maps in visual cortex, *Proc Natl Acad Sci USA* **97**(10) : 5568–5573.
- Shoham, D., Hubener, M., Schulze, S., Grinvald, A. and Bonhoeffer, T. (1997). Spatio-temporal frequency domains and their relation to cytochrome oxidase staining in cat visual cortex, *Nature* **385**(6616) : 529–33.
- Sillito, A. M. (1975). The contribution of inhibitory mechanisms to the receptive field properties of neurones in the striate cortex of the cat, *J. Physiol* **250** : 329.
- Sillito, A. M. and Jones, H. E. (1996). Context-dependent interactions and visual processing in V1, *J Physiol Paris* **90**(3-4) : 205–9.

- Sillito, A. M., Cudeiro, J. and Murphy, P. C. (1993). Orientation sensitive elements in the corticofugal influence on centre-surround interactions in the dorsal lateral geniculate nucleus, *Exp Brain Res* **93**(1) : 6–16.
- Sillito, A. M., Grieve, K. L., Jones, H. E., Cudeiro, J. and Davis, J. (1995). Visual cortical mechanisms detecting focal orientation discontinuities, *Nature* **378**(6556) : 492–6.
- Sillito, A. M., Kemp, J. A., Milson, J. A. and Berardi, N. (1980). A re-evaluation of the mechanisms underlying simple cell orientation selectivity, *Brain Res.* **194** : 520.
- Simoncelli, E. P. and Olshausen, B. A. (2001). Natural image statistics and neural representation, *Ann. Rev. Neurosci.*
- Simoncelli, E. P. and Schwartz, O. (1999). Modeling surround suppression in V1 neurons with a statistically-derived normalization model, *Adv Neural Information Processing Systems (NIPS*1998)*.
- Sincish, L. C. and Blasdel, G. G. (2001). Oriented axon projections in primary visual cortex of the monkey, *J Neurosci* **21**(12) : 4416–4426.
- Singer, W. and Gray, C. M. (1995). Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis, *Annu Rev Neurosci* **18** : 555–86.
- Skottun, B. C., Bradley, A., Sclar, G., Ohzawa, I. and Freeman, R. D. (1987). The effects of contrast on visual orientation and spatial frequency discrimination : a comparison of single cells and behavior, *J Neurophysiol* **57**(3) : 773–86.
- Snowden, R. J. (1998). Shifts in perceived position following adaptation to visual motion, *Curr Biol* **8**(24) : 1343–5.
- Snowden, R. J. and Hammett, S. T. (1998). The effects of surround contrast on contrast thresholds, perceived contrast and contrast discrimination, *Vision Res* **38**(13) : 1935–45.
- Solomon, J. A. and Morgan, M. J. (2000). Facilitation from collinear flanks is cancelled by non-collinear flanks, *Vision Res* **40**(3) : 279–86.
- Solomon, J. A., Sperling, G. and Chubb, C. (1993). The lateral inhibition of perceived contrast is indifferent to on-center/off-center segregation, but specific to orientation, *Vision Res* **33**(18) : 2671–83.
- Solomon, J., Watson, A. B. and Morgan, M. (1999). Transducer model produces facilitation from opposite-sign flanks, *Vision Res* **39** : 987–992.
- Solomon, S. G., While, A. and Martin, P. (2002). Extraclassical receptive field properties of parvocellular, magnocellular and koniocellular cells in the primate lateral geniculate nucleus, *J Neurosci* **22**(1) : 338–349.
- Somers, D. C., Dale, A. M., Seiffert, A. E. and Tootell, R. B. (1999). Functional MRI reveals spatially specific attentional modulation in human primary visual cortex., *Proc Natl Acad Sci U S A* **96**(4) : 1663–8.
- Somers, D. C., Todorov, E., Siapas, A. G., Toth, L. J., Kim, D. and Sur, M. (1998). A local circuit approach to understanding integration of long-range inputs in primary visual cortex, *Cereb. Cortex* **8** : 204–217.

- Somers, D., Nelson, S. B. and Sur, M. (1995). An emergent model of orientation selectivity in cat visual cortex, *J Neurosci* **15** : 5448–5465.
- Sompolinsky, H. and Shapley, R. (1997). New perspectives on the mechanisms for orientation selectivity, *Curr Opin Neurobiol* **7** : 514–522.
- Stemmler, M., Usher, M. and Niebur, E. (1995). Lateral interactions in primary visual cortex : a model bridging physiology and psychophysics, *Science* **269** : 1877–1880.
- Stetter, M., Bartsh, H. and Obermayer, K. (2000). A mean field model for orientation tuning, contrast saturation and contextual effects in the primary visual cortex, *Biol Cybern* **82**(4) : 291–304.
- Stone, L. and Thomson, P. (1992). Human speed perception is contrast dependent, *Vision Res* **32** : 1535–1549.
- Stone, L. S., Watson, A. B. and Mulligan, J. B. (1990). Effect of contrast on the perceived direction of a moving plaid, *Vis. Res.* **30**(7) : 1049–1067.
- Stratford, K. J., Tarczy-Hornoch, K., Martin, K. A. C., Bannister, N. and Jack, J. J. B. (1996). Excitatory synaptic inputs to spiny stellate cells in cat visual cortex, *Nature* **382** : 258–261.
- Suder, K. (2000). *State-Dependent Information Processing in the Early Visual System - PhD Dissertation*, Shaker Verlag, Germany.
- Super, H., Spekreijse, H. and Lamme, V. A. (2001a). A neural correlate of working memory in the monkey primary visual cortex, *Science* **293**(5527) : 120–4.
- Super, H., Spekreijse, H. and Lamme, V. A. (2001b). Two distinct modes of sensory processing observed in monkey primary visual cortex (V1), *Nat Neurosci* **4**(3) : 304–10.
- Swindale, N. V. (2000). How many maps are there in visual cortex ?, *Cereb Cortex* **10**(7) : 633–43.
- Swindale, N. V., Shoham, D., Grinvald, A., Bonhoeffer, T. and Hubener, M. (2000). Visual cortex maps are optimized for uniform coverage, *Nat Neurosci* **3**(8) : 822–6.
- Tanaka, K. (1996). Inferotemporal cortex and object vision, *Annu Rev Neurosci* **19** : 109–39.
- Tanaka, Y. and Sagi, D. (1998). Long-lasting, long-range detection facilitation, *Vision Res* **38** : 2591–2599.
- Thompson, P., Stone, L. S. and Swash, S. (1996). Speed estimates from grating patches are not contrast-normalized, *Vision Res* **36**(5) : 667–74.
- Thomson, A. M. and Deuchars, J. (1997). Synaptic interactions in neocortical local circuits : dual intracellular recordings in vitro, *Cereb Cortex* **7** : 510–522.
- Thorpe, S., Delorme, A. and Van Rullen, R. (2001). Spike-based strategies for rapid processing, *Neural Netw* **14**(6-7) : 715–25.
- Thorpe, S., Fize, D. and Marlot, C. (1996). Speed of processing in the human visual system, *Nature* **381**(6582) : 520–2.
- Tolhurst, D. J. (1989). The amount of information transmitted about contrast by neurones in the cat's visual cortex, *Vis Neurosci* **2**(4) : 409–13.

- Tolhurst, D. J. and Thompson, I. D. (1982). Organization of neurones preferring similar spatial frequencies in cat striate cortex, *Exp Brain Res* **48**(2) : 217–27.
- Tootell, R. B., Silverman, M. S. and De Valois, R. L. (1981). Spatial frequency columns in primary visual cortex, *Science* **214**(4522) : 813–5.
- Toth, L. J., Kim, D. S., Rao, S. C. and Sur, M. (1997). Integration of local inputs in visual cortex, *Cereb Cortex* **7** : 703–710.
- Toth, L. J., Rao, S. C., Kim, D. S., Somers, D. and Sur, M. (1996). Subthreshold facilitation and suppression in primary visual cortex revealed by intrinsic signal imaging, *Proc Natl Acad Sci USA* **93** : 9869–9874.
- Treisman, A. (1999). Solutions to the binding problem : progress through controversy and convergence, *Neuron* **24**(1) : 105–10, 111–25.
- Treisman, A. M. and Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention, *Cognit Psychol* **12**(1) : 97–136.
- Troyer, T. W., Krukowski, A. E., Priebe, N. J. and Miller, K. D. (1998). Contrast-invariant orientation tuning in cat visual cortex : thalamocortical input tuning and correlation-based intracortical connectivity, *J Neurosci* **18**(15) : 5908–27.
- Ts'o, D., Gilbert, C. and Wiesel, T. W. (1986). Relationships between horizontal interactions and functional architecture in cat striate cortex as revealed by cross-correlation analysis., *J Neurosci* **6**(4) : 1160–1170.
- Tsodyks, M., Kenet, T., Grinvald, A. and Arieli, A. (1999). Linking spontaneous activity of single cortical neurons and the underlying functional architecture, *Science* **286**(5446) : 1943–6.
- Tsodyks, M., Skaggs, W. E., Sejnowski, T. J. and McNaughton, B. (1997). Paradoxical effects of external modulation of inhibitory interneurons, *J Neurosci* **17**(11) : 4382–4388.
- Ungerleider, L. G. (1995). Functional brain imaging studies of cortical mechanisms for memory, *Science* **270**(5237) : 769–75.
- Ungerleider, L. G. and Mishkin, M. (1982). *Analysis of visual behaviour*, MIT Press, chapter Two cortical visual systems, pp. 549–86.
- Usher, M. and Donnelly, N. (1998). Visual synchrony affects binding and segmentation in perception, *Nature* **394**(6689) : 179–82.
- Usher, M. and McClelland, J. L. (2001). The time course of perceptual choice : the leaky, competing accumulator model, *Psychol Rev* **108**(3) : 550–92.
- van Doorn, A. J. and Koenderink, J. J. (1984). Spatiotemporal integration in the detection of coherent motion, *Vision Res* **24**(1) : 47–53.
- VanRullen, R., Delorme, A. and Thorpe, S. (2001). Feed-forward contour integration in primary visual cortex based on asynchronous spike propagation, *Neurocomputing* **38-40** : 1003–1009.
- Vergheze, P. and Stone, L. S. (1997). Spatial layout affects speed discrimination, *Vision Res* **37**(4) : 397–406.
- Vergheze, P., McKee, S. P. and Grzywacz, N. M. (2000). Stimulus configuration determines the detectability of motion signals in noise, *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* **17**(9) : 1525–34.

- von der Heydt, R., Peterhans, E. and Baumgartner, G. (1984). Illusory contours and cortical neuron responses, *Science* **224**(4654) : 1260–2.
- von der Heydt, R., Peterhans, E. and Dursteler, M. R. (1992). Periodic-pattern-selective cells in monkey visual cortex, *J Neurosci* **12**(4) : 1416–34.
- Von Der Heyt, R. and Peterhans, E. (1984). Mechanism of contour perception in monkey visual cortex. i lines of pattern discontinuity, *J Neurosci*.
- von der Malsburg, C. (1981). A correlation theory of brain function, *Internal Report Max Plank Institute for Biophysical Research* **81**(2) : 1–26.
- von der Malsburg, C. and Schneider, W. (1986). A neural cocktail-party processor, *Biological Cybernetics* **54** : 29–40.
- von Grünau, M., Racette, L. and Kwas, M. (1996). Measuring the attentional speed-up in the motion induction effect, *Vision Res* **36**(16) : 2433–2446.
- Vreven, D. and Verghese, P. (2002). Integration of speed signals in the direction of motion, *Perception & Psychophysics*.
- Walker, G., Ohzawa, I. and Freeman, R. (1999). Asymmetric suppression outside the classical receptive field of the visual cortex, *J Neurosci* **19**(23) : 10536–10553.
- Walker, G., Ohzawa, I. and Freeman, R. (2000). Suppression outside the classical receptive field, *Vis Neurosci* **17** : 369–379.
- Watamaniuk, S. N., McKee, S. P. and Grzywacz, N. M. (1995). Detecting a trajectory embedded in random-direction motion noise, *Vision Res* **35**(1) : 65–77.
- Watson, A. B. and Turano, K. (1995). The optimal motion stimulus, *Vision Res* **35**(3) : 325–36.
- Weiskrantz, L. (1996). Blindsight revisited, *Curr Opin Neurobiol* **6**(2) : 215–20.
- Weiss, Y. and Adelson, E. H. (1998). Slow and smooth : A bayesian theory for the combination of local motion signals in human vision, *Technical Report AIM-1624*.
- Weiss, Y., Simoncelli, E. P. and Adelson, E. H. (2002). Motion illusions as optimal percepts, *Nat Neurosci* **5**(6) : 598–604.
- Weliky, M., Kandler, K., Fitzpatrick, D. and Katz, L. C. (1995). Patterns of excitation and inhibition evoked by horizontal connections in visual cortex share a common relationship to orientation columns, *Neuron* **15**(3) : 541–52.
- Wertheimer, M. (1923). Untersuchungen zur Lehre von der Gestalt, *Psychologische Forschung* **4** : 301–50.
- Westheimer, G. (1999). Gestalt theory reconfigured : Max wertheimer’s anticipation of recent developments in visual neuroscience, *Perception* **28** : 5–15.
- Whitney, D., Murakami, I. and Cavanagh, P. (2000). Illusory spatial offset of a flash relative to a moving stimulus is caused by differential latencies for moving and flashed stimuli, *Vision Res* **40**(2) : 137–49.
- Wiesenfeld, K. and Moss, F. (1995). Stochastic resonance and the benefits of noise : from ice ages to crayfish and SQUIDS., *Nature* **373**(6509) : 33–6.

- Williams, C. and Hess, R. (1998). Relationship between facilitation at threshold and suprathreshold contour integration, *J Opt Soc Am* **15** : 2046–2051.
- Wilson, H. and Cowan, J. (1972). Excitatory and inhibitory interactions in localized populations of model neurons, *Biophysical Journal* **12** : 1–24.
- Wilson, H. R., Blake, R. and Lee, S.-H. (2001). Dynamics of travelling waves in visual perception, *Nature* **412** : 907–910.
- Wörgötter, F. and Eysel, U. T. (1989). Axis of preferred motion is a function of bar length in visual cortical receptive fields, *Exp Brain Res* **76**(2) : 307–14.
- Wörgötter, F. and Eysel, U. T. (2000). Context, state and the receptive fields of striatal cortex cells, *Trends Neurosci* **23**(10) : 497.
- Wörgötter, F. and Holt, G. (1991). Spatiotemporal mechanisms in receptive fields of visual cortical simple cells : a model, *J Neurophysiol* **65**(3) : 494–510.
- Wörgötter, F., Suder, K., Zao, Y., Kersher, N., Eysel, U. T. and Funke, K. (1998). State-dependent receptive-field restructuring in the visual cortex, *Nature* **396** : 165–168.
- Xiao, D. K., Raiguel, S., Marcar, V. and Orban, G. A. (1997). The spatial distribution of the antagonistic surround of MT/V5 neurons, *Cereb Cortex* **7**(7) : 662–77.
- Xiao, D. K., Raiguel, S., Marcar, V., Koenderink, J. and Orban, G. A. (1995). Spatial heterogeneity of inhibitory surrounds in the middle temporal visual area, *Proc Natl Acad Sci U S A* **92**(24) : 11303–6.
- Xing, J. and Heeger, D. J. (2000). Center-surround interactions in foveal and peripheral vision, *Vision Res* **40** : 3065–3072.
- Xing, J. and Heeger, D. J. (2001). Measurement and modeling of center-surround suppression and enhancement, *Vision Res* **41** : 571–583.
- Yen, S. C. and Finkel, L. H. (1998). Extraction of perceptually salient contours by striate cortical networks, *Vision Res* **38**(5) : 719–41.
- Yo, C. and Wilson, H. R. (1992). Perceived direction of moving two-dimensional patterns depends on duration, contrast and eccentricity, *Vision Res* **32**(1) : 135–47.
- Yoshimura, Y., Sato, H., Imamura, K. and Watanabe, Y. (2000). Properties of horizontal and vertical inputs to pyramidal cells in the superficial layers of the cat visual cortex, *J Neurosci* **20**(5) : 1931–1940.
- Yoshioka, T., Blasdel, G. G., Levitt, J. B. and Lund, J. S. (1996). Relation between patterns of intrinsic lateral connectivity, ocular dominance, and cytochrome oxidase-reactive regions in macaque monkey striate cortex, *Cereb Cortex* **6**(2) : 297–310.
- Yoshioka, T., Levitt, J. B. and Lund, J. S. (1992). Intrinsic lattice connections of macaque monkey visual cortical area V4, *J Neurosci* **12**(7) : 2785–802.
- Yousef, T., Bonhoeffer, T., Kim, D.-S., Eysel, U. T., Tóth, E. and Kisvárdy, Z. F. (1999). Orientation topography of layer 4 lateral networks revealed by optical imaging in cat visual cortex, *Eur J Neurosci* **11** : 4291–4308.

- Yousef, T., Toth, E., Raush, M., Eysel, U. T. and Kisvárdy, Z. F. (2001). Topography of orientation centre connections in the primary visual cortex of the cat, *Neuroreport* **12**(8) : 1693–1699.
- Yu, C. and Levi, D. M. (1997). End stopping and length tuning in psychophysical spatial filters, *J Opt Soc Am A* **14**(9) : 2346–54.
- Yu, C. and Levi, D. M. (2000). Surround modulation in human vision unmasked by masking experiments, *Nature Neuroscience* **3**(7) : 724–728.
- Yu, C., Klein, S. A. and Levi, D. M. (2002). Facilitation of contrast detection by cross-oriented surround stimuli and its psychophysical mechanisms, *J Vision* **2** : 243–255.
- Yu, C., Levi, D. M. and Klein, S. A. (2001). Surround modulation of perceived contrast and the role of brightness induction, *J Vision* **1** : 18–33.
- Zenger, B. and Sagi, D. (1996). Isolating excitatory and inhibitory nonlinear spatial interactions involved in contrast detection, *Vision Res* **36**(16) : 2497–513.
- Zenger, B., Braun, J. and Koch, C. (2000). Attentional effects on contrast detection in the presence of surround masks, *Vision Res* **40** : 3717–3724.
- Ziebell, . and Nothdurft, H.-C. (1999). Cueing and pop out, *Vision Res* **39** : 2113–2125.
- Zipser, K., Lamme, V. A. and Schiller, P. H. (1996). Contextual modulation in primary visual cortex, *J Neurosci* **16**(22) : 7376–89.