



HAL
open science

Traitement cortical de l'espace visuel tridimensionnel dans l'aire visuelle primaire du singe vigile

Jean-Baptiste Durand

► **To cite this version:**

Jean-Baptiste Durand. Traitement cortical de l'espace visuel tridimensionnel dans l'aire visuelle primaire du singe vigile. Neurosciences [q-bio.NC]. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2004. Français. NNT: . tel-00125420

HAL Id: tel-00125420

<https://theses.hal.science/tel-00125420v1>

Submitted on 19 Jan 2007

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE TOULOUSE III – PAUL SABATIER

U.F.R. Sciences de la Vie et de la Terre

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE TOULOUSE III

Discipline : Neurosciences

présentée et soutenue le 15 janvier 2004 par

Jean-Baptiste DURAND

**Traitement cortical de
l'espace visuel tridimensionnel
dans l'aire visuelle primaire
du singe vigile**

JURY :

Monsieur le Docteur Jean-René DUHAMEL (Rapporteur)

Monsieur le Docteur Yves FREGNAC (Examineur)

Monsieur le Professeur Martin GIURFA (Examineur)

Monsieur le Professeur Francisco GONZALEZ (Rapporteur)

Monsieur le Professeur Guy ORBAN (Examineur)

Monsieur le Docteur Yves TROTTER (Directeur de thèse)

*A Susy, à Manta, à Boris et à Jim :
acteurs anonymes et essentiels de la Science.
Tournée générale de bananes !*

Je tiens à remercier l'équipe CERCO, dans son ensemble, pour l'accueil chaleureux et stimulant qu'ils offrent aux étudiants. Les résultats y circulent, les idées s'y débattent et les étudiants mûrissent aux lumières des aînés.

Mes pensées vont tout particulièrement au directeur de ce laboratoire, le docteur Jean Bullier, qui est à la fois un modèle d'Homme de Science, de Courage et d'Humanité. Tous mes vœux de guérison !

*Je voudrais remercier le docteur Yves Trotter de m'avoir transmis la passion, réservée aux mélomanes, des neurones qui 'crépitent'. Merci pour ta confiance, ta patience, tes conseils et ta disponibilité.
Un grand et affectueux merci au docteur Simona Celebrini, pour m'avoir offert son soutien et ses lumières à tous les instants.*

Je voudrais saluer tous les « non chercheurs » qui font vivre le laboratoire ; Claire, le phare du laboratoire ; Carmen, dont la patience devant les machines capricieuses (et leurs maîtres) est tout simplement prodigieuse ; Rose-Marie, capable de programmer d'une main tout en soudant de l'autre ; Sébastien, le rappeur râleur... (dont les singes connaissent l'œuvre par cœur) ; et le p'tit Luc, un ami de taille !

J'adresse mes plus vifs remerciements aux membres du Jury de cette thèse : Messieurs les Docteurs Jean-René Duhamel et Yves Frégnac, Messieurs les Professeurs Martin Giurfa, Francisco Gonzalez et Guy Orban.

Les travaux présentés dans ce mémoire ont été rendus possible grâce au soutien financier du programme HFSP (équipe du Docteur Yves Trotter et du docteur Simona Celebrini).

Mes pensées affectueuses vont...

A Pierre Durand et à Sohan. Leurs sourires sont au cœur de toutes mes joies.

A Josette et à Jacques, qui m'ont donné la Vie, et le goût de la vivre.

A Emmanuelle et à Julien, dont je suis Grandement fier d'être le Grand frère.

*A Vanessa, ma Princesse... **

(il y a énormément d'Amour, de Tendresse et d'Admiration qui se cachent derrière ces trois petits points)*

et bien sûr à Vicky qui, elle aussi, écrit un livre !

Table des matières

Introduction	6
<u>Chapitre 1 Vision Binoculaire et Disparités Positionnelles</u>	13
<u>A. Aspects Géométriques</u>	14
<u>A.1. Paramètres de la fixation binoculaire</u>	14
<u>A.2. Disparités positionnelles horizontales et verticales</u>	15
A.2.1. Définition.....	15
A.2.2. Quantification	15
A.2.3. Source géométrique	18
A.2.3.1. Horoptère	18
A.2.3.2. Disparités horizontales en dehors de l'horoptère.....	19
A.2.3.3. Disparités verticales en dehors de l'horoptère	20
A.2.3.4. Disparités horizontales et verticales en dehors de l'horoptère.....	20
A.2.4. Source oculomotrice	21
<u>B. Aspects Psychophysiques</u>	23
<u>B.1. Disparités positionnelles et fusion binoculaire</u>	23
B.1.1. Fusion motrice.....	23
B.1.2. Fusion sensorielle	24
<u>B.2. Disparités positionnelles et vision stéréoscopique</u>	25
B.2.1. Mise en évidence de la vision stéréoscopique.....	25
B.2.2. Disparités positionnelles horizontales et verticales et percept stéréoscopique.....	27
B.2.3. Disparités verticales et effet induit	29
B.2.4. Modèles théoriques	30
B.2.4.1. Modèles où disparités horizontales et verticales sont dissociées	30
B.2.4.2. Modèles où disparités horizontales et verticales ne sont pas dissociées.....	31
B.2.5. Données psychophysiques	32
B.2.6. Ancrage physiologique.....	33
<u>C. Aspects Neurophysiologiques</u>	35
<u>C.1. Mise en évidence des neurones binoculaires détecteurs de disparité</u>	35
C.1.1. Neurones binoculaires	35
C.1.2. Neurones détecteurs de disparité positionnelle	35
<u>C.2. Mécanismes d'encodage des disparités positionnelles</u>	37
C.2.1. Cellules simples	37
C.2.1.1. Cellules simples et intégration binoculaire	37

<u>C.2.1.2. Cellules simples et encodage des disparités positionnelles</u>	39
<u>C.2.2. Cellules complexes</u>	41
<u>C.2.2.1. Cellules complexes et modèle d'énergie binoculaire</u>	41
<u>C.2.2.2. Modèle d'énergie binoculaire chez le primate</u>	45
<u>C.3. Encodage des disparités positionnelles dans l'aire V1 du primate</u>	47
<u>C.3.1. Encodage de la disparité horizontale</u>	47
<u>C.3.2. Encodage de la disparité verticale</u>	49
<u>C.3.3. Existe-t-il un réel encodage des disparités verticales ?</u>	49
<u>C.3.4. L'aire V1 est-elle un filtre sensoriel fonctionnellement organisé ?</u>	50

Chapitre 2 Méthodologie Générale51

A. Préparation des Animaux 52

<u>A.1. Phase d'acclimatation</u>	52
<u>A.2. Première chirurgie : casquette de fixation et bobines oculaires</u>	52
<u>A.3. Conditionnement comportemental : tâche de fixation binoculaire</u>	53
<u>A.4. Deuxième chirurgie : chambre d'enregistrement</u>	53

B. Enregistrements Cellulaires 54

<u>B.1. De la préparation à l'isolement d'un signal unitaire</u>	54
<u>B.2. Champs récepteurs et réponses neuronales</u>	54

C. Stimuli visuels 55

<u>C.1. Présentation dichoptique</u>	55
<u>C.2. Réseaux carrés de luminance et orientation</u>	56
<u>C.3. Stéréogrammes de points aléatoires dynamiques et disparité</u>	56

D. Recueil et Traitement des Données..... 57

<u>D.1. Signal de position des yeux</u>	57
<u>D.2. Réponses neuronales</u>	57
<u>D.3. Présentation graphique et traitement statistique des réponses neuronales</u>	58
<u>D.3.1. Présentation graphique</u>	58
<u>D.3.1.1. Rasters</u>	58
<u>D.3.1.2. Profils de réponse (courbes de sélectivité)</u>	58
<u>D.3.2. Traitement statistique</u>	59
<u>D.3.2.1. Neurone visuel ? Neurone sélectif ?</u>	59
<u>D.3.2.2. Ajustement statistique des profils de réponse</u>	60

Chapitre 3 Etude I Caractéristiques d'Encodage des Disparités Horizontales et Verticales dans l'Aire V1 Centrale et Périphérique.....63

A. Présentation de l'étude 64

B. Aspects méthodologiques 67

<u>B.1. Sujets</u>	67
<u>B.2. Stimuli</u>	67
<u>B.3. Traitement des données</u>	68
<u>B.3.1. Détermination des classes de détecteurs : une nouvelle méthode</u>	68
<u>B.3.2. Méthode de quantification des disparités de phase et de position</u>	70
<u>C. Résultats</u>	72
<u>C.1. Résultats généraux</u>	72
<u>C.1.1. Régions d'enregistrements</u>	72
<u>C.1.2. Population d'étude</u>	73
<u>C.1.3. Sélectivité à la disparité positionnelle</u>	74
<u>C.2. Classes de détecteurs</u>	75
<u>C.2.1. Description des classes de détecteurs</u>	75
<u>C.2.2. Classes de détecteurs dans V1 central et périphérique</u>	77
<u>C.2.3. Classes de détecteurs dans V2 périphérique</u>	79
<u>C.3. Rangs d'encodage</u>	80
<u>C.3.1. Rangs d'encodage dans l'aire V1</u>	80
<u>C.3.2. Rangs d'encodage dans l'aire V2 périphérique</u>	86
<u>C.4. Contribution des disparités de phase et de position aux rangs d'encodages</u>	87
<u>C.4.1. Illustrations et correction de la méthode de quantification</u>	87
<u>C.4.2. Comparaison générale des contributions respectives</u>	88
<u>C.5. Interactions des disparités horizontales et verticales</u>	92
<u>D. Discussion</u>	95
<u>D.1. Synthèse des principaux résultats</u>	95
<u>D.2. Encodage des disparités et fusion sensorielle</u>	96
<u>D.3. Encodage des disparités et contrôle oculomoteur</u>	98
<u>D.3.1. Alignement binoculaire</u>	98
<u>D.3.2. Vergence oculaire</u>	99
<u>D.4. Encodage des disparités et vision stéréoscopique</u>	100
<u>D.4.1. Vision stéréoscopique en région centrale</u>	100
<u>D.4.2. Vision stéréoscopique en région périphérique</u>	101
<u>D.4.2.1. Vision stéréoscopique périphérique et disparités horizontales</u>	101
<u>D.4.2.2. Vision stéréoscopique périphérique et disparités verticales</u>	102
<u>Chapitre 4 Etude II Liens entre Encodages de l'Orientat</u> <u>Disparité dans l'Aire V1</u>	103
<u>A. Présentation de l'étude</u>	104
<u>B. Aspects méthodologiques</u>	107
<u>B.1. Sujets</u>	107
<u>B.2. Stimuli</u>	107
<u>B.3. Traitement des données</u>	107
<u>C. Résultats</u>	109
<u>C.1. Résultats généraux</u>	109

C.1.1. Population d'étude	109
C.1.2. Sélectivité à l'orientation dans V1 central et V1 périphérique.....	109
C.1.3. Sélectivité à l'orientation des détecteurs de disparité dans V1 central et V1 périphérique.....	110
C.2. Lien entre surface de réponse à la disparité et orientation préférée.....	111
C.2.1. Méthode de détermination de l'axe de disparité	111
C.2.2. Lien entre axe de disparité et axe d'orientation	113
C.3. Orientation des détecteurs de disparité dans V1 central et V1 périphérique.....	117
D. Discussion	119
D.1. Synthèse des principaux résultats.....	119
D.2. Sélectivité à la disparité et à l'orientation.....	119
D.3. Lien entre orientation préférée et surface de réponse à la disparité	123
D.3.1. Comparaison des approches méthodologiques	123
D.3.2. Hypothèse du pooling horizontal : dissociation des axes d'élongation et de modulation	125
D.4. Distribution des orientations préférées.....	127
D.4.1. Biais vertical en région centrale.....	127
D.4.2. Biais radial en région périphérique	128

Chapitre 5 Etude III Effets de la Direction du Regard sur l'Activité Visuelle dans l'Aire V1 Centrale et Périphérique : Intervention de la Disparité Verticale 130

<u>A. Présentation de l'étude</u>	131
<u>B. Méthodologie</u>	134
B.1. Sujets.....	134
B.2. Protocole	134
B.3. Analyse des données.....	134
B.3.1. Influence des variables disparité et direction du regard sur la réponse neuronale	134
B.3.2. Vérification de la condition contrôle.....	135
B.3.3. Test et quantification de l'effet gain.....	135
B.3.4. Quantification de la distance entre les formes de deux profils de réponse	135
B.3.5. Différences de disparité préférée	136
<u>C. Résultats</u>	137
C.1. Résultats généraux.....	137
C.1.1. Population d'étude	137
C.1.2. Sélectivité à la disparité horizontale, à la direction du regard et leur interaction.....	137
C.1.2.1. Sélectivité à la disparité horizontale.....	137
C.1.2.2. Effet de la direction du regard.....	137
C.1.2.3. Interaction entre disparité horizontale et direction du regard.....	137
C.2. Effets de la direction du regard sur l'activité neuronale.....	139
C.2.1. Effet gain sur l'activité spontanée.....	139
C.2.2. Effet gain sur l'activité visuelle	139
C.3. Effets du regard sur l'encodage de la disparité horizontale	142
C.3.1. Description des types d'effet	142
C.3.1.1. Emergence de la sélectivité	142
C.3.1.2. Effet gain sur le pic de sélectivité.....	142
C.3.1.3. Changement de disparité préférée.....	142

C.3.2. Emergence de la sélectivité à la disparité horizontale.....	144
C.3.3. Différence de forme des profils de réponse.....	144
C.3.4. Changement de disparité préférée.....	145
C.4. Rôles de la disparité verticale.....	148
C.4.1. Mise en évidence directe.....	150
C.4.1.1. Exemple d'effet gain du regard expliqué par la disparité verticale.....	150
C.4.1.2. Exemple d'effet gain du regard non expliqué par la disparité verticale.....	151
D. Discussion.....	153
D.1. Synthèse des principaux résultats.....	153
D.1.1. Similitudes entre représentations centrale et périphérique.....	153
D.1.2. Différences entre représentations centrale et périphérique.....	153
D.2. Effet gain et représentation implicite de l'espace visuel.....	154
D.2.1.1. Effet gain sur l'activité spontanée et distance de fixation.....	154
D.2.1.2. Effet gain sur l'activité visuelle et paramètres de la fixation (distance et direction).....	154
D.3. Effets du regard sur l'encodage de la disparité horizontale.....	155
D.3.1. Emergence de la sélectivité.....	155
D.3.2. Formes des profils de réponse et disparités préférées.....	156
D.4. Origine(s) des effets du regard dans V1.....	156
<u>Chapitre 6 Synthèse des Résultats et Conclusions Organisation</u>	
<u>Fonctionnelle pour la Vision Stéréoscopique dans l'Aire V1.....</u>	159
<u>A. Intérêts de l'étude.....</u>	160
<u>B. Organisation des détecteurs de disparité de l'aire V1.....</u>	161
B.1. Organisation fonctionnelle des détecteurs de disparité centraux.....	161
B.2. Organisation fonctionnelle des détecteurs de disparité périphériques.....	162
<u>C. Rôle « bas-niveau » des disparités verticales.....</u>	162
C.1. Détecteurs de disparité verticaux et obliques.....	162
C.2. Effet géométrique et effet induit.....	164
<u>D. Effets de direction du regard.....</u>	167
<u>E. Perspectives.....</u>	168
Bibliographie.....	165

Introduction

Une présentation de la vision binoculaire...

Si vous avez la chance de posséder deux yeux pour lire ce mémoire, la tâche, quoique ardue, en sera grandement facilitée¹. Lorsqu'ils se déplaceront de façon incroyablement rapide, précise, et coordonnée le long de ces lignes, leur travail de double échantillonnage fera que chaque lettre sera plus facilement discriminée qu'avec un seul œil. Si la pénombre gagne votre bureau sans que vous puissiez vous arracher à ces feuilles pour allumer la lumière, vos deux yeux permettront encore une meilleure détection des caractères malgré la faible luminosité ambiante. L'amélioration des performances en détection et en discrimination visuelle avec deux yeux est connue sous le nom de **sommation binoculaire** (Blake et Fox, 1973; Blake et al., 1981).

La **vision binoculaire** peut être définie comme **l'asservissement de deux yeux à l'analyse visuelle d'une même région de l'environnement**. Elle améliore significativement cette analyse mais elle s'accompagne, en contrepartie, d'une réduction du champ de vue provoquée par le recouvrement binoculaire.

Sans conteste, l'avantage principal à posséder deux yeux qui apprécient le même décor est que chacun d'eux y porte un « regard » légèrement différent. L'écartement entre les yeux génère des **disparités binoculaires** (des différences entre les images rétiniennes de l'œil gauche et de l'œil droit) qui sont exploitées, *via* la **vision stéréoscopique**, pour reconstruire la troisième dimension (la profondeur) à partir d'images rétiniennes planes (Wheatstone, 1838; Howard, 2002).

Pour saisir la tasse de café posée sur votre bureau, le contrôle visuel binoculaire permet d'estimer précisément à la fois sa structure tridimensionnelle et la distance qui la sépare de la main. Ce geste est bien sûr possible -quoique risqué- en fermant un œil, car la scène visuelle contient un éventail d'indices spatiaux exploitables avec un seul œil (tailles relatives, perspectives, ombrages, etc.). Il sera cependant toujours moins précis et moins rapide que si les deux yeux interviennent (Servos et al., 1992; Servos et Goodale, 1994; Servos, 2000).

¹ La plupart des tâches visuo-motrices complexes sont exécutées plus efficacement avec deux yeux qu'avec un seul (Jones et Lee, 1981; Sheedy et al., 1986).

On trouve une vision stéréoscopique chez la plupart des primates, mais aussi chez certains insectes, amphibiens, reptiles, oiseaux, et autres mammifères (Howard et Rogers, 2002). Chez les primates, elle pourrait s'être mise en place avec le développement de la coordination visuo-motrice (Hughes, 1977) et/ou un mode de vie arboricole, pour lequel l'estimation précise des distances est nécessaire lors des déplacements (Collins, 1922).

Si les disparités binoculaires jouent un rôle fonctionnel important dans la vision binoculaire, elles compliquent néanmoins considérablement le travail d'**appariement** des éléments correspondants sur les deux rétines (Marr et Poggio, 1979). La tasse de café, qui forme des images légèrement différentes dans votre œil droit et votre œil gauche, doit être fusionnée par le système visuel pour former une représentation binoculaire en évitant, tant que faire se peut, les mauvais appariements (avec les images d'autres objets, ou des parties différentes du même objet).

A première vue, ce problème ne semble pas en être un : le cerveau n'a qu'à traiter indépendamment les images de l'œil droit et de l'œil gauche pour reconnaître, dans toutes deux, une tasse ; puis il n'a qu'à appairer les deux représentations monoculaires et enfin en extraire les disparités binoculaires pour la vision stéréoscopique. Si la recette semble bonne, et a même longtemps été considérée comme évidente (Sherrington, 1904; Helmholtz, 1910), les choses se passent de toute autre manière dans le système visuel.

Les mécanismes à l'œuvre...

La fusion des images rétiniennes s'opère, en effet, bien avant qu'un traitement de la scène visuelle conduisant à l'identification des éléments qui la compose ait été opérée. Elle intervient dans le traitement visuel précoce, juste après que les images rétiniennes aient été morcelées par les photorécepteurs qui tapissent le fond des yeux et que les signaux générés par ces photorécepteurs aient été transmis, sous forme d'impulsions électriques, jusqu'au cerveau. Pour imaginer le degré de décomposition que subit une image au niveau de la rétine, il suffit de savoir que chacune est composée de quelques 105 millions de photorécepteurs (plus de 70% des récepteurs sensoriels que compte notre corps sont dans les rétines ! (Howard, 2002)).

En quittant la rétine via les nerfs optiques, les signaux générés par ces photorécepteurs sont aiguillés sur une structure thalamique, le corps genouillé latéral (CGL). L'aiguillage dirige les signaux en provenance des moitiés gauches de chaque rétine vers le CGL droit et les signaux en provenance des moitiés droites de chaque rétine vers le CGL gauche. Cette organisation du routage s'appelle **l'hémi-décussation** (Newton, 1704; voir Crone, 1992). Elle est spécifique à la vision binoculaire². Son but est le rapprochement géographique des signaux générés sur chaque rétine par une même région de l'espace visuel.

Mais malgré ce rapprochement, les signaux monoculaires restent soigneusement séparés dans le CGL. Des interactions binoculaires inhibitrices ou facilitatrices y surviennent (Suzuki et Kato, 1966; Singer, 1970; Marrocco et McClurkin, 1979; Rodieck et Dreher, 1979; Schroeder et al., 1990), mais rien qui ne puisse encore s'apparenter à un processus de fusion binoculaire, et encore moins d'extraction des disparités binoculaires (Xue et al., 1987). Pour cela, il faut attendre que ces signaux quittent le CGL et atteignent le cerveau *via* les radiations optiques.

Nous sommes au début du traitement visuel cortical, dans **l'aire visuelle primaire**. Les images formées dans chaque œil y arrivent morcelées et encore ségréguées : il y a toujours deux tasses de café monoculaires et légèrement disparates. Si la tasse est à votre gauche (et que vos yeux sont rivés à ces lignes), l'hémi-décussation dirige les projections rétiniennes de cette tasse dans l'œil droit et l'œil gauche vers l'hémisphère cérébral droit. La préservation de la **rétinotopie** tout au long de la voie **réтино-thalamo-corticale** permet, de plus, aux éléments correspondants dans les deux images rétiniennes de se projeter dans des régions corticales proches.

C'est dans l'aire visuelle primaire que sont trouvés les premiers **neurones binoculaires**, qui reçoivent des afférences en provenance de régions correspondantes sur les deux rétines (Hubel et Wiesel, 1959, 1962). Ces neurones possèdent deux fenêtres sur l'environnement visuel, leurs champs récepteurs, qui sont des filtres spatiaux aux caractéristiques très

² Chez les mammifères possédant une vision binoculaire, le degré d'hémi-décussation est proportionnel à l'étendue du recouvrement binoculaire (loi de *Newton-Müller-Gudden*). Ainsi, la proportion des axones du nerf optique qui *ne croisent pas* est de 1:8 chez le cheval, 1:4 chez le chien, 1:3 chez le chat et 1:2 chez les primates, dont l'homme (Walls, 1963).

similaires pour les deux yeux. C'est grâce à cette similarité que des bouts d'images correspondants (même localisation rétinienne, même orientation, même fréquence spatiale) peuvent être fusionnés.

Mais, outre l'appariement d'éléments correspondants, une partie de ces neurones est aussi en charge de l'extraction des **disparités positionnelles** qui peuvent leur être associées (c'est-à-dire que les bouts d'images peuvent avoir la même orientation et la même fréquence spatiale, mais des localisations rétiniennes légèrement disparates). Ce processus est réalisé grâce à l'action combinée de connexions hautement spécifiques et de différences légères entre les champs récepteurs droit et gauche de certains neurones binoculaires (Barlow et al., 1967; Ohzawa et al., 1990).

De nombreux travaux de psychophysique et de modélisation ont cherché à comprendre comment le système visuel produit un percept stéréoscopique à partir des disparités binoculaires (Howard et Rogers, 2002). Dans une moindre mesure, les caractéristiques neurophysiologiques des **détecteurs de disparité positionnelle**, dont on suppose l'implication dans la vision stéréoscopique (Poggio, 1995), ont aussi été étudiées. Les mécanismes neuronaux responsables de l'encodage des disparités positionnelles et l'organisation fonctionnelle de cet encodage sont aujourd'hui mieux connus mais posent encore de nombreuses questions (Gonzalez et Perez, 1998a, pour revue).

Les interrogations...

Si des zones d'ombre subsistent quant à l'organisation et aux rôles des détecteurs de disparité dans l'aire visuelle primaire, c'est en partie parce que la majorité des travaux portant sur les bases neuronales de la vision stéréoscopique s'est focalisée sur l'encodage des **disparités horizontales** dans la **représentation centrale du champ visuel** (Poggio, 1995; Gonzalez et Perez, 1998a).

La raison de cette focalisation sur la composante horizontale des disparités positionnelles est qu'elle rend compte de variations locales de profondeur et peut induire, à elle seule, une forte impression de profondeur stéréoscopique (Julesz, 1971). En contraste, la **disparité verticale**³ est peu sensible aux variations de profondeur et elle ne produit généralement aucun percept stéréoscopique lorsqu'elle est présentée seule (Julesz, 1971). Les disparités verticales ont, cependant, un double visage puisqu'elles peuvent dans certains cas perturber le percept stéréoscopique généré à partir de la disparité horizontale (Ogle, 1955; Nielsen et Poggio, 1984) et dans d'autres cas participer à la construction de ce percept (Ogle, 1938).

Il apparaît donc primordial d'étudier comment disparités horizontales et verticales sont encodées au niveau de l'aire visuelle primaire pour comprendre comment un percept stéréoscopique naît (ou pas) de leur interaction. Pour aborder cette question, il est nécessaire de considérer une variable importante dans cette interaction: l'excentricité rétinienne. En effet, c'est pour de larges stimuli, s'étendant dans la périphérie, que les disparités verticales semblent participer le plus sensiblement à la construction du percept stéréoscopique (Rogers et Bradshaw, 1993; Kaneko et Howard, 1996, 1997a). Cette observation suggère que les détecteurs de disparité dans les représentations centrale et périphérique de l'aire visuelle primaire pourraient avoir une organisation différente.

A l'heure où nos travaux étaient initiés, seule une étude s'était intéressée à l'encodage des disparités verticales dans la représentation centrale de l'aire visuelle primaire du singe (Gonzalez et al., 1993a). Dans la représentation périphérique du champ visuel, où la stéréoacuité est faible (Rawlings et Shipley, 1969; McKee, 1983), aucune étude neurophysiologique n'a porté sur l'encodage des disparités positionnelles. La région calcarine de l'aire visuelle primaire, en charge de cette représentation périphérique chez le singe, n'a été explorée que pour y étudier la sensibilité à l'orientation et au mouvement (Orban et al., 1986; Battaglini et al., 1993).

Pour ces raisons, nous avons décidé d'étendre l'étude sur les caractéristiques d'encodage des disparités positionnelles dans l'aire visuelle primaire à la **disparité verticale** et à la **représentation périphérique** du champ visuel.

La première étude que nous avons réalisée s'est attachée à quantifier et à comparer les caractéristiques d'encodage des disparités positionnelles, dans les dimensions horizontale et

³ Les disparités horizontales et verticales correspondent à la distinction généralement opérée entre composantes horizontales et verticales des disparités positionnelles.

verticale, et dans les représentations, centrale et périphérique, de l'aire visuelle primaire chez un même singe (3 au total).

La deuxième étude a porté sur une analyse approfondie de la nature des interactions entre disparités horizontales et verticales au niveau de leur encodage. Notamment, nous avons testé si un lien existe entre l'orientation préférée d'un neurone et la façon dont il encode les disparités positionnelles. Le **modèle d'énergie binoculaire** (Ohzawa et al., 1990) fournit une prédiction précise quant à cette relation, mais de nombreuses études n'ont pu la démontrer clairement (Prince et al., 2002b) et d'autres l'ont même infirmée (Cumming, 2002; Gonzalez et al., 2003). Au-delà de la validité du modèle, nous avons voulu revisiter cette question dans le cadre d'une comparaison de l'organisation des détecteurs de disparité dans les représentations centrale et périphérique de l'aire visuelle primaire.

La troisième étude a été menée pour comparer, toujours entre représentations centrale et périphérique, la nature des **effets de la direction du regard** sur l'activité neuronale dans l'aire visuelle primaire. La présence d'une influence modulatrice de la direction du regard dans la représentation centrale de l'aire visuelle primaire a été démontrée par Trotter et Celebrini (1999). Elle s'explique en partie par l'action d'un signal extra-rétinien de position des yeux dans leur orbite (proprioceptif ou copie motrice efférente). Mais la disparité verticale, au moins à des excentricités périphériques, varie sensiblement avec la direction du regard. Nous avons donc analysé comment ce signal pourrait rendre compte d'une partie des effets de direction du regard.

Nous espérons, avec les résultats présentés dans ce mémoire, apporter quelques éclaircissements sur la façon dont disparités horizontales et disparités verticales interagissent au niveau de leur encodage (central et périphérique), et sur la façon dont cet encodage, avec un signal extra-rétinien de position de yeux, pourrait rendre compte d'une reconstruction précoce de l'espace visuel tridimensionnel.

Chapitre 1

VISION BINOCULAIRE ET DISPARITES POSITIONNELLES

Ce premier chapitre, composé de trois parties, constitue les apports théoriques de nos travaux. La *première partie* présente la géométrie de la vision binoculaire et les disparités positionnelles qu'elle occasionne. Nous verrons que ces dernières peuvent être décomposées en disparités horizontales et verticales. Le cadre utilisé pour les quantifier et les conditions dans lesquelles elles surviennent naturellement sont présentés. Dans la *deuxième partie*, sont abordés le problème de leur tolérance par le système visuel ainsi que leurs rôles fonctionnels connus ou supposés. Sont notamment présentés les différents modèles proposés pour rendre compte de leur(s) action(s) dans la vision stéréoscopique. La *troisième partie* s'intéresse à l'envers du décor, c'est-à-dire à la manière dont les disparités horizontales et verticales sont encodées par les neurones binoculaires dans l'aire visuelle primaire. La validité du modèle d'énergie binoculaire, avancé pour expliquer cet encodage, est discutée au vu de différents résultats expérimentaux obtenus chez le singe. L'accent est mis dans cette troisième partie sur la connaissance des caractéristiques d'encodage des disparités horizontales *et* verticales dans l'aire visuelle primaire et sur une possible organisation fonctionnelle de cet encodage.

A. ASPECTS GEOMETRIQUES

A.1. PARAMETRES DE LA FIXATION BINOCULAIRE

La localisation crâniocentrée d'un point dans l'espace visuel est complètement spécifiée par la position des yeux dans leur orbite. Cette position permet de recouvrer les paramètres de la fixation binoculaire, à savoir **distance de fixation** et **direction du regard**.

Nous développons ici cette idée pour un regard dans le plan horizontal (contenant le point nodal⁴ de chaque œil et le point de fixation). Dans la figure 1-1, un observateur fixe un point P , excentré vers la gauche. La position de chaque œil dans son orbite peut être résumée à un angle de rotation par rapport à la direction primaire, droit devant. De cet angle de rotation horizontale pour les deux yeux (f_g pour l'œil gauche et f_d pour l'œil droit), deux autres angles sont dérivables : un angle de **vergence** (μ) et un angle de **version** (λ). Ce dernier correspond à la direction du regard, c'est-à-dire à la direction du point P par rapport à un point situé à mi-distance entre les yeux sur l'axe interoculaire (a). Pour cette direction du regard, la distance de fixation, est spécifiée par l'angle de vergence (Carpenter, 1988).

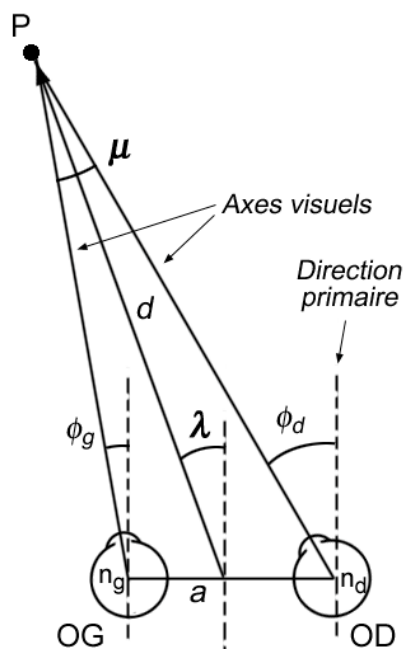


Figure 1-1

Représentation d'une situation de vue binoculaire. L'œil gauche (OG) et l'œil droit (OD) fixent le point P .

Les axes visuels relient le point de fixation au point nodal de chaque œil (n_g pour l'œil gauche et n_d pour l'œil droit).

Voir texte pour détails.

La connaissance de la position des yeux dans leur orbite suffit donc à localiser un point fixé par le regard dans l'espace égocentré. Théoriquement, tous les autres éléments dans la scène visuelle peuvent aussi être localisés, soit en déplaçant le regard vers eux, soit en

⁴ Le point nodal d'un œil, en avant de son centre de rotation, est la région où toutes les lignes visuelles (reliant les objets à leur image rétinienne) se croisent.

utilisant les disparités positionnelles générées par l'écartement entre les yeux pour recouvrer leur position relative par rapport au point de fixation : disparités positionnelles et position des yeux dans leur orbite permettent théoriquement de reconstruire totalement l'espace visuel (Foley, 1980; Garding et al., 1995).

Pour comprendre comment les disparités positionnelles sont utilisées par le système visuel, il convient de les définir plus précisément et de présenter comment elles sont quantifiées et surviennent naturellement.

A.2. DISPARITES POSITIONNELLES HORIZONTALES ET VERTICALES

A.2.1. Définition

Par **disparité binoculaire**, nous entendons toute différence entre les images rétiniennes droite et gauche provoquées par la différence de point de vue de nos deux yeux. Ces disparités binoculaires englobent ainsi des différences de position, d'occlusion, d'orientation, de taille, de perspective ou encore de déformation entre éléments correspondants sur les deux rétines.

Les disparités de position, ou **disparités positionnelles**, sont une manifestation élémentaire des disparités binoculaires ; elles correspondent à des **différences de localisation d'éléments correspondants sur les deux rétines**.

Pour deux raisons principales, nous nous intéressons plus spécifiquement à ces disparités positionnelles. La première raison est que les disparités positionnelles sont des **disparités élémentaires** à partir desquelles peuvent être reconstruites des disparités binoculaires plus complexes (qu'elles soient de taille, de perspective ou encore de déformation). Si les éléments rétiniens associés à ces disparités complexes sont décomposés point par point, chacun de ces points de taille négligeable ne peut être associé qu'à une disparité positionnelle. La deuxième raison est que ce sont les disparités positionnelles qui sont encodées dans l'aire visuelle primaire, par des neurones dont les champs récepteurs sont de petite taille et dont le travail pourrait -très approximativement- s'apparenter à une comparaison point par point des images rétiniennes.

A.2.2. Quantification

Les disparités positionnelles étant des différences de position rétiniennes, il faut pouvoir quantifier puis comparer la position d'éléments correspondants sur les deux rétines.

Reprenons l'observateur de la figure 1-1 en plaçant le point de fixation, P , droit devant, et un autre point, A , dans le quadrant supérieur droit du champ visuel. La dimension verticale est cette fois-ci prise en compte, comme représenté dans la figure 1-2. Un système de coordonnées cartésiennes à deux axes est placé sur chacune des rétines. L'origine du repère est positionné sur le centre de la rétine (la fovéa), l'axe X est parallèle à l'axe interoculaire

(horizontal pour une tête droite) et l'axe Y est perpendiculaire à ce dernier (vertical pour une tête droite)⁵.

Le point P se projette sur la fovéa de chaque rétine : il occupe les coordonnées (0;0) dans chacun des repères monoculaires⁶. Par définition, sa disparité positionnelle est donc nulle. Le point A se projette quant à lui aux coordonnées $(x_{Ag}; y_{Ag})$ sur la rétine gauche et aux coordonnées $(x_{Ad}; y_{Ad})$ sur la rétine droite. La disparité positionnelle horizontale associée au point A est :

$$\Delta H_A = x_{Ag} - x_{Ad} ;$$

et sa disparité positionnelle verticale est :

$$\Delta V_A = y_{Ag} - y_{Ad} .$$

Mais n'ayant généralement pas la possibilité de mesurer directement la position qu'occupe un point sur les rétines, les disparités positionnelles sont quantifiées en terme de différences angulaires de projection vers les deux yeux.

Pour chaque œil, l'axe de projection du point fixé forme l'axe visuel, et les axes de projection d'autres points dans la scène sont des lignes visuelles. Axe visuel et ligne visuelle se croisent au niveau du point nodal de l'œil. Ainsi, la position rétinienne de la projection de A par rapport à celle de P (ou par rapport à la fovéa) est approximée⁷ par les angles d'**azimut** (\mathbf{a}_A) et d'**élévation** (\mathbf{b}_A) que définissent la ligne visuelle par rapport à l'axe visuel au niveau du point nodal (figure 1-2). Dans ce cas, la disparité positionnelle horizontale associée au point A est :

$$DH_A = \mathbf{a}_{Ag} - \mathbf{a}_{Ad} ;$$

et sa disparité positionnelle verticale est :

$$DV_A = \mathbf{b}_{Ag} - \mathbf{b}_{Ad} .$$

⁵ En considérant que l'état de cyclovergence des yeux (leur rotation autour de l'axe visuel) est nul.

⁶ Si les yeux sont parfaitement alignés sur le point P .

⁷ L'approximation tient au fait que la qualité optique de l'oeil et la forme de la rétine ne sont pas considérées.

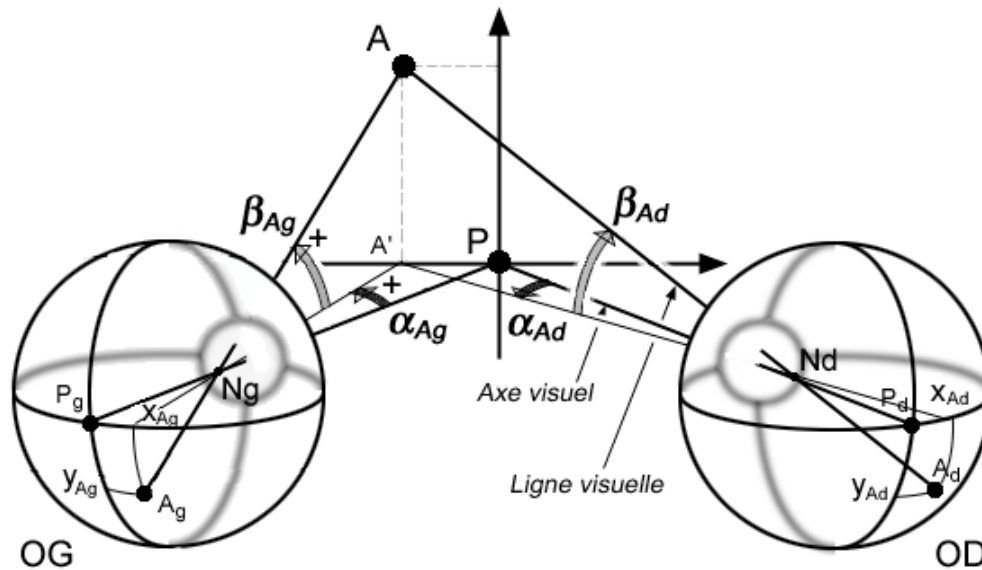


Figure 1-2

Représentation d'une situation de vue binoculaire. L'œil gauche (OG) et l'œil droit (OD) sont fixés sur le point P , situé droit devant dans le plan médian de la tête. Un autre point, A , est présent dans le plan de fixation et se projette vers les deux yeux associé à de la disparité positionnelle.

Les angles d'azimut (α) et d'élévation (β) sont déterminés ici dans un système « gun-turret ». L'azimut est l'angle formé au niveau du point nodal entre le point de fixation P et la projection du point A dans le plan du regard (A'). Le signe de l'azimut est positif pour les objets situés dans l'hémi-champ visuel gauche, il s'inverse dans l'hémi-champ visuel droit. L'élévation est l'angle formé au niveau du point nodal entre A' et le point A . Le signe de l'élévation est positif pour les objets situés dans l'hémi-champ visuel supérieur, il s'inverse dans l'hémi-champ visuel inférieur.

Les disparités positionnelles mesurées de cette manière (par rapport à la fovéa ou à l'axe visuel) sont dites **absolues** et elles sont dépendantes de la cible fixée par le regard et de la précision de l'alignement des yeux (cf. partie A.2.4.). Ainsi, si le regard passe du point P au point A , ce dernier, dont les images se trouvaient dans le quadrant inférieur droit de chaque rétine, se retrouve projeté au niveau de leur fovéa respective, et devient donc associé à une disparité positionnelle nulle. Formulé autrement, les angles d'azimut et d'élévation que les lignes visuelles du point A formaient avec les axes visuels pour chacun des yeux deviennent nuls, parce que les lignes visuelles *deviennent* les axes visuels.

La **disparité positionnelle relative** entre deux points correspond à la différence entre leurs disparités positionnelles absolues respectives, et elle est indépendante de l'axe du regard. Dans la figure 1-2, que le point A , le point P , ou aucun des deux ne soient fixés, les lignes visuelles qui leur sont associées se croisent toujours avec les mêmes angles d'azimut et d'élévation : la disparité relative entre A et P est donc constante.

Ce sont les disparités absolues qui sont encodées au niveau de l'aire visuelle primaire (Cumming et Parker, 1999). Elles surviennent naturellement en vision binoculaire et peuvent être générées par deux sources distinctes : la **source géométrique**, c'est-à-dire l'écartement horizontal entre les deux yeux alignés sur un point de fixation (cf. partie A.2.3.) et la **source oculomotrice**, c'est-à-dire les erreurs d'alignement des yeux sur ce point de fixation (cf. partie A.2.4.). Pour la partie qui suit, les yeux sont donc considérés en parfait alignement sur le point de fixation.

A.2.3. Source géométrique

Du fait de la séparation horizontale entre nos yeux, la plupart des éléments présents dans l'environnement visuel génèrent une disparité positionnelle absolue. Il y a cependant certaines localisations pour lesquelles un point peut se présenter à nos deux yeux sans disparité positionnelle (comme le point de fixation). L'ensemble de ces localisations particulières de l'espace visuel, pour une position du regard donnée, spécifie une région connue sous le nom d'horoptère⁸.

A.2.3.1. Horoptère

L'horoptère qui nous intéresse ici est l'**horoptère de points**, qui correspond à l'ensemble des régions de l'espace visuel pour lequel un point/objet se projette sans disparité positionnelle vers nos deux yeux ($\mathbf{a}_g = \mathbf{a}_d$ et $\mathbf{b}_g = \mathbf{b}_d$).

Deux représentations de l'horoptère sont données dans la figure 1-3, en rouge pour un regard symétrique vers F , et en bleu pour un regard oblique vers A . Pierre Prévost (1804), semble avoir été le premier à le définir pour un regard symétrique, et c'est à Helmholtz que l'on doit sa généralisation pour des directions obliques du regard (Helmholtz, 1910; Shipley et Rawlings, 1970a, b; Tyler, 1983).

Pour un regard symétrique (en rouge), l'horoptère est constitué de deux éléments : le premier est un cercle passant par le point de fixation et le point nodal de chaque œil (appelé cercle de Vieth-Müller ou horoptère horizontal) et le second est une ligne verticale passant par le point de fixation (appelé horoptère vertical). La forme de l'horoptère associée à un regard symétrique demeure inchangée pour un glissement purement horizontal du regard le long du cercle de Vieth-Müller (vers B) ou un glissement purement vertical le long de l'horoptère vertical (vers C). Pour un regard oblique (vers A , en bleu), l'horoptère peut être décrit par une équation du troisième degré, asymptotique de l'horoptère vertical dans les parties inférieure et supérieure du champ visuel, et formant une boucle unique passant par le point nodal de chaque œil et le point de fixation.

Sans trop détailler, soulignons que ces horoptères sont des constructions géométriques. Différentes méthodes ont été développées pour les déterminer empiriquement (Howard et

⁸ Ce terme a été introduit par François d'Aguillon, en 1613. Son interprétation actuelle est légèrement différente de celle qui lui avait été donné alors, mais sa signification littérale (« limite de l'observateur ») souligne bien l'aspect nuisible que l'on a prêté aux disparités positionnelles jusqu'en 1838, date à laquelle Wheatstone révèle la vision stéréoscopique.

Rogers, 2002). L'horoptère empirique diffère de son pendant théorique du fait des hypothèses simplificatrices faites dans les modèles géométriques. Dans sa dimension horizontale, l'horoptère empirique n'a pas la même courbure que le cercle de Vieth-Müller au voisinage du point de fixation ; elle est généralement moins importante, ce qui le place entre le cercle de Vieth-Müller et le plan de fixation (déviation de Hering-Hillebrand ; (Shipley et Rawlings, 1970a, b). L'horoptère vertical empirique est quant à lui incliné par rapport à la verticale, s'approchant de l'observateur dans la région inférieure de l'espace visuel et s'éloignant dans la région supérieure (Nakayama, 1977; Cogan, 1979).

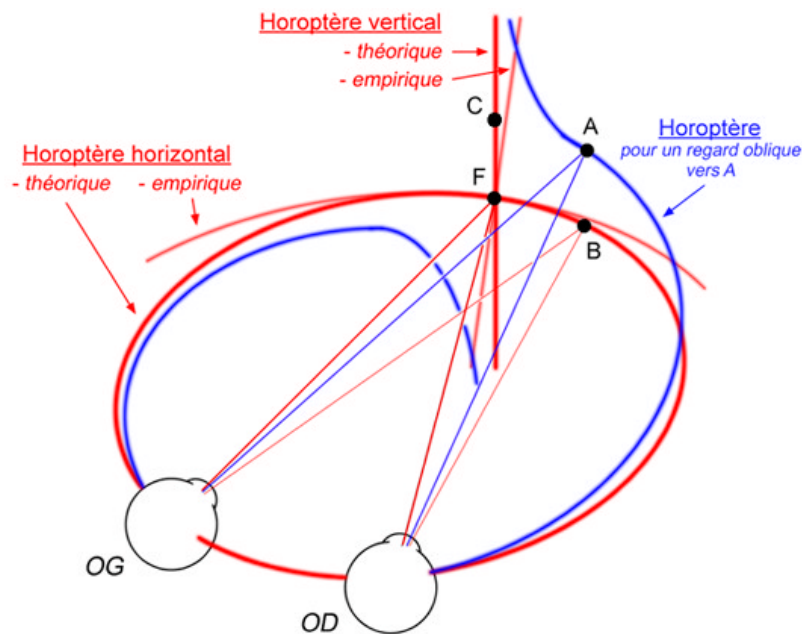


Figure 1-3

Représentation d'une situation de vue binoculaire. L'horoptère en rouge est pour une fixation vers F, B ou C. L'horoptère en bleu est pour une fixation oblique vers A.

Les points situés sur l'horoptère se projettent donc sans disparité positionnelle et ceux situés en dehors de cet horoptère sont associés à une certaine disparité positionnelle absolue, horizontale et/ou verticale. Disparités horizontales et verticales surviennent hors de l'horoptère pour différentes raisons qui en font des signaux portant des informations distinctes.

A.2.3.2. Disparités horizontales en dehors de l'horoptère

Tout point situé à l'intérieur du cercle de Vieth-Müller (ou à ce qui ressemble à ce cercle dans le cas d'une fixation oblique) se projette avec une disparité horizontale croisée (car ses lignes visuelles, en partant des yeux, ont déjà croisé lorsqu'elles atteignent l'horoptère). La

disparité horizontale croisée correspond, dans le système de coordonnées que nous utilisons (cf. partie A.2.2.), à une valeur angulaire négative ($\mathbf{a}_g < \mathbf{a}_d$). Tout point situé à l'extérieur de l'horoptère se projette avec une disparité horizontale non croisée (parce que les lignes visuelles se croisent cette fois-ci derrière l'horoptère), qui correspond à une valeur angulaire positive ($\mathbf{a}_g > \mathbf{a}_d$).

Le signe croisée (négatif) ou non croisée (positif) de la disparité horizontale associée à un point dépend donc de la position de ce dernier en avant ou en arrière du cercle de Vieth-Müller.

La **quantité** de disparité horizontale générée par ce point sera d'autant plus importante que sa distance au cercle de Vieth-Müller est importante. Par contre, si ce point et le point de fixation demeurent fixes mais que l'observateur s'en éloigne, la quantité de disparité horizontale associée à ce point diminue progressivement avec l'éloignement de l'observateur (avec la distance de fixation). La disparité horizontale absolue associée à un point proche du point de fixation, dans le plan médian de la tête, est inversement proportionnelle au carré de sa distance absolue, une relation connue sous le nom de **loi du carré inverse** (Kries, 1911). La quantité de disparité horizontale associée à un point sera, par contre, insensible à son élévation par rapport au plan du regard : seule sa **distance horizontale** au cercle de Vieth-Müller importe.

A.2.3.3. Disparités verticales en dehors de l'horoptère

Aucune disparité verticale n'est générée par des points situés dans le plan du regard ou dans le plan médian de la tête, même s'ils sont en avant ou en arrière du cercle de Vieth-Müller. Les points situés dans le plan du regard (passant par le point nodal de chaque œil et le point de fixation) ne présentent pas de disparité verticale car ils se projettent vers les deux yeux avec un angle d'élévation toujours nul ($\mathbf{b}_g = \mathbf{b}_d = 0^\circ$). Pour les points situés dans le plan médian, c'est l'équidistance aux deux yeux qui entraînent une égalité des angles d'élévation.

Le signe de la disparité verticale est dépendant de la position d'un point par rapport au plan médian de la tête et au plan du regard (Westheimer et Pettet, 1992). Dans les quadrants supérieur gauche ou inférieur droit définis par le croisement de ces plans, la disparité verticale est positive ($\mathbf{b}_g > \mathbf{b}_d$). Dans les quadrants supérieur droit et inférieur gauche, la disparité verticale est négative ($\mathbf{b}_g < \mathbf{b}_d$).

La **quantité** de disparité verticale associée à un point est d'autant plus grande que sa distance au plan médian de la tête et/ou au plan du regard augmente. Pour un point hors de ces plans, la disparité verticale est d'autant plus grande que sa distance absolue est faible (Helmholtz, 1910).

A.2.3.4. Disparités horizontales et verticales en dehors de l'horoptère

La plupart des points se présentent néanmoins aux deux yeux avec une disparité à la fois horizontale **et** une verticale. Si cette page est résumée à une surface plane fixée en son milieu, les lettres qui se trouvent dans la partie supérieure gauche, par exemple, sont en dehors du cercle de Vieth-Müller, mais aussi en dehors du plans médian de la tête et du plan du regard.

Chaque lettre est donc associée à de la disparité positionnelle absolue horizontale et verticale. La lettre la plus disparate est celle qui débute cette page (la plus excentrée). Cette dernière se projette avec une disparité horizontale non croisée (positive) et une disparité verticale positive.

La distinction opérée entre disparités horizontales et verticales est due au fait que, la rétine étant une surface, les disparités positionnelles sont bidimensionnelles et nécessitent donc deux paramètres pour être spécifiées. Nous aurions aussi pu choisir un système polaire pour les caractériser par une direction et une amplitude (Weinshall, 1990; Liu et al., 1994). Cependant, le fait que les yeux soient séparés dans la dimension horizontale confère des caractéristiques différentes aux composantes horizontales et verticales des disparités positionnelles, ce qui justifie la distinction opérée entre composantes horizontales et verticales de ces disparités. Nous verrons, de plus, que disparités horizontales et verticales sont tolérées différemment par le système visuel et remplissent des fonctions bien distinctes.

Par ailleurs, nous pouvons souligner la différence entre les **rangs** de disparité verticale et de disparité horizontale qui peuvent survenir dans la région centrale du champ visuel lorsque le regard est droit devant ou faiblement excentré. La double proximité du plan médian de la tête et du plan du regard fait que **les disparités verticales sont nulles ou quasi-nulles dans cette région centrale**. Par contre, du fait que des disparités horizontales sont générées par la position d'un point en avant ou en arrière du cercle de Vieth-Müller, **un large rang de disparités horizontales peut naturellement survenir dans cette même région centrale**.

A.2.4. Source oculomotrice

La deuxième source pouvant générer des disparités positionnelles est oculomotrice, et ne dépend plus cette fois de la position des éléments dans l'espace visuel.

Lorsque les deux yeux ne sont pas parfaitement alignés verticalement sur le point de fixation, ce dernier se projette un peu au dessus d'une fovéa et un peu au dessous de l'autre fovéa. Bien que le point soit fixé, il génère une certaine quantité de disparité verticale (positive dans ce cas) qui est proportionnelle à l'erreur d'alignement vertical. Comme la totalité de l'image rétinienne subit cette erreur d'alignement, la quantité de disparité verticale ajoutée au point de fixation est aussi ajoutée à tous les autres éléments correspondants sur les deux rétines.

De même, un mauvais alignement horizontal des yeux aura aussi un effet global en ajoutant une certaine quantité de disparité horizontale à tous les éléments correspondants sur les deux rétines.

Il faut souligner ici que nous parlons de disparités absolues (cf. partie A.2.2.) et que les disparités relatives sont elles insensibles à ces mauvais alignements oculaires. En effet, puisque la disparité relative entre deux points est égale à la différence entre leurs disparités absolues, et puisque le mauvais alignement provoque l'ajout d'un terme constant à ces disparités absolues, leur différence reste donc constante.

Il existe encore une autre source oculomotrice de disparités positionnelles, mais qui n'est pas liée cette fois-ci à un mauvais alignement des yeux. Lorsque les yeux fixent un point vers le haut ou le bas, principalement pour des distances courtes, ils subissent une légère rotation autour de leur axe visuel en sens contraire pour les deux yeux (Enright, 1980; Minken et al., 1995; Porrill et al., 1999). Dans la figure 1-2 par exemple, le déplacement du regard du point *P* vers le point *A* provoquerait une rotation en sens contraire des rétines entraînant un basculement vers l'extérieur des repères cartésiens que nous leur avons appliqués.

Cette **cyclovergence** induit des **cyclodisparités**. Pour le point fixé, la cyclodisparité est nulle (puisque le centre de la rétine correspond au point autour duquel tourne la rétine). Pour les autres éléments rétinien, la cyclodisparité est d'autant plus importante qu'ils sont éloignés du centre de la rétine (du centre de rotation). Comme ces cyclodisparités peuvent être décomposées en disparités horizontales et verticales, ces dernières sont donc renforcées dans les rétines périphériques.

Quatre points importants concernant les aspects géométriques des disparités positionnelles doivent être retenus :

- **Les disparités positionnelles absolues (encodées dans l'aire visuelle primaire) sont dépendantes de la position des yeux dans leur orbite, alors que les disparités relatives y sont insensibles.**
- **Les disparités positionnelles sont naturellement décomposées en disparités horizontales et verticales, qui apparaissent pour des raisons géométriques et des raisons oculomotrices distinctes.**
- **Les disparités horizontales surviennent sur un rang plus large que les disparités verticales en région centrale du champ visuel, et elles rendent compte de la position en avant ou en arrière de l'horoptère des points auxquelles elles sont associées.**
- **En région périphérique du champ visuel, les disparités verticales sont d'autant plus importantes que l'excentricité est grande et que la distance de fixation est courte (cause géométrique). Elles sont aussi renforcées, pour un regard vers le haut ou vers le bas, par l'état de cyclovergence oculaire (cause oculomotrice).**

Après avoir détaillé comment les disparités positionnelles surviennent dans des conditions de vue naturelles, la prochaine partie traite de la tolérance du système visuel à ces disparités positionnelles, et de la façon dont ce dernier en tire partie pour construire une représentation unifiée et tridimensionnelle de l'environnement.

B. ASPECTS PSYCHOPHYSIQUES

B.1. DISPARITES POSITIONNELLES ET FUSION BINOCULAIRE

Pour que les lettres de ces pages soient perçues comme uniques il faut, au cours du traitement visuel, que la double représentation monoculaire que nous en avons se transforme en une unique représentation binoculaire. La réussite de cette **fusion binoculaire** est en grande partie dépendante de la quantité de disparité positionnelle associée à ces lettres. Lorsque cette disparité est trop importante, le processus échoue et survient la diplopie (vision double).

Comme le note déjà Aristote (384-322 av. J.-C.), la fusion binoculaire peut être perturbée en exerçant une légère pression du doigt sous un œil (Beare, 1931). Ce faisant, une disparité positionnelle constante s'ajoute à tous les éléments correspondants dans les images rétiniennes ; et la diplopie qui s'ensuit est due au fait que la disparité positionnelle est alors trop importante pour permettre la fusion binoculaire. Cette manipulation revient à induire un défaut d'alignement des yeux (cf. partie A.2.4.).

Deux mécanismes sont naturellement à l'œuvre pour que l'environnement visuel soit perçu comme unique malgré la présence de disparités positionnelles (géométrique et oculomotrice) : la **fusion motrice** et la **fusion sensorielle**.

B.1.1. Fusion motrice

Un mauvais alignement horizontal des yeux induit de la disparité horizontale et un mauvais alignement vertical des yeux génère de la disparité verticale. Ce fait permet d'introduire une première différence fonctionnelle existant entre disparités horizontales et verticales :

- les **disparités horizontales** induisent des mouvements de **vergence horizontale** visant à corriger l'**alignement horizontal** des yeux.
- les **disparités verticales** induisent des mouvements de **vergence verticale** visant à corriger l'**alignement vertical** des yeux.

Ces mouvements oculaires sont appelés mouvements de **vergence fusionnelles** (et ils incluent aussi la cyclovergence qui peut être induite par la cyclodisparité). Ils se produisent lorsque les yeux sont déjà sur une cible ou à son approche, pour affiner la mise en registre des images rétiniennes (Carpenter, 1988).

La fusion motrice traite donc la source oculomotrice des disparités positionnelles (le mauvais alignement des yeux), mais restent encore les disparités positionnelles dont la source est géométrique. Le système visuel les tolère jusqu'à un certain point pour reconstruire un percept unifié de l'environnement.

B.1.2. Fusion sensorielle

Il semble que ce soit au 11^{ème} siècle, avec Ahlazen, que le problème de la tolérance aux disparités positionnelles soit abordé pour la première fois, bien avant donc que l'on en découvre les rôles fonctionnels (Sabra, 1989; Howard, 1996). Dans son '*Livre d'Optique*', ce dernier explique que, si la distance qui sépare un objet de l'horoptère est grande, il sera perçu en double. Mais, s'il en est proche, il sera fusionné malgré la disparité qui lui est associée. Ce problème ne sera réellement étudié que sept cents ans plus tard et l'**aire de Panum** (Panum, 1858) sera définie comme la région, autour de l'horoptère, dans laquelle un point apparaît fusionné bien qu'il génère de la disparité positionnelle (figure 1-4).

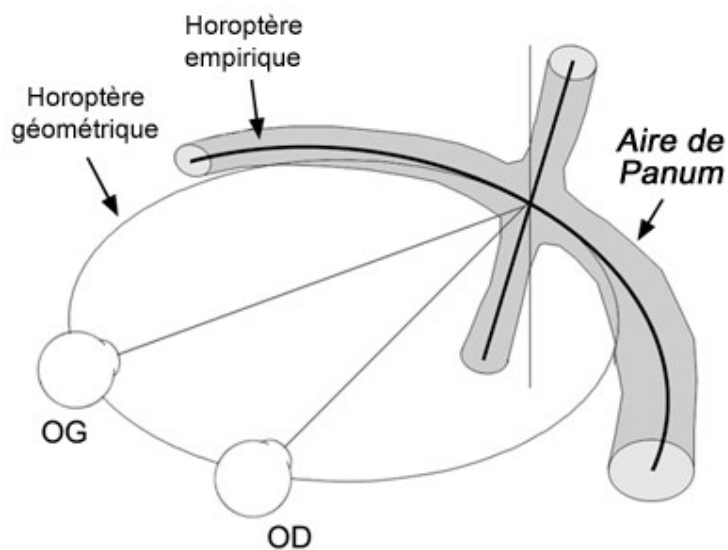


Figure 1-4

Représentation d'une situation de vue binoculaire. L'œil gauche (OG) et l'œil droit (OD) fixe un point droit devant.

L'aire de Panum (ou aire de fusion) est représentée par le volume cylindrique grisé qui entoure l'horoptère.

L'aire de Panum correspond à un volume cylindrique qui entoure l'horoptère. Tout objet situé en dedans est fusionné ; tout objet situé en dehors ne l'est pas. Le concept est simple, mais malheureusement difficilement quantifiable car son étendue est dépendante de nombreux facteurs comme les caractéristiques des stimuli utilisés pour le déterminer (taille, orientation, fréquence spatiale), leur temps de présentation, l'excentricité rétinienne à laquelle ils sont présentés, l'interaction avec d'autres stimuli, ou encore la distance de fixation. Suivant les conditions expérimentales, cette zone varie donc, en région centrale du champ visuel, entre quelques minutes d'arc et plusieurs degrés (Tyler, 1983; Schor et al., 1984a; Siderov et Harwerth, 1995). Ceci revient à se représenter cette zone de fusion comme un volume capable d'extension et de contraction suivant les conditions de vue et les caractéristiques des objets présents dans le champ visuel binoculaire.

Deux caractéristiques de l'aire de Panum doivent être soulignées : (1) elle s'agrandit au fur et à mesure que l'excentricité rétinienne augmente (Mitchell, 1966a, b) et (2) elle est elliptique, plus allongée horizontalement que verticalement (Panum, 1858; Ogle et Prangen,

1953; Schor et al., 1984a). La première caractéristique indique qu'**une plus grande quantité de disparité positionnelle est tolérée en périphérie qu'en région centrale du champ visuel**. La deuxième caractéristique indique qu'**un point sera perçu plus longtemps fusionné lorsqu'on y ajoute progressivement de la disparité horizontale que lorsque cet ajout est réalisé dans la dimension verticale**.

B.2. DISPARITES POSITIONNELLES ET VISION STEREOSCOPIQUE

B.2.1. Mise en évidence de la vision stéréoscopique

Pendant près de 1700 ans, de leur première description géométrique par Ptolémé (100-175 ap. J.-C.) jusqu'à la découverte de la vision stéréoscopique, les disparités positionnelles seront envisagées comme un problème auquel le système visuel doit faire face pour que la fusion binoculaire s'accomplisse (Wade, 1987; Howard et Wade, 1996).

Ce n'est qu'en 1838 que paraît dans le *Philosophical Transactions of the Royal Society* une publication retentissante de Charles Wheatstone : '*On some remarkable and hitherto unobserved phenomena of binocular vision*'. Il y présente un appareil, le stéréoscope, grâce auquel il apporte la preuve que des images légèrement disparates présentées aux deux yeux peuvent être fusionnées par le système visuel et induire une forte impression de relief. Il nomme cette capacité perceptive « vision stéréoscopique », signifiant littéralement « vue solide ». Une gravure du stéréoscope et de son inventeur sont présentées dans la figure 1-5.

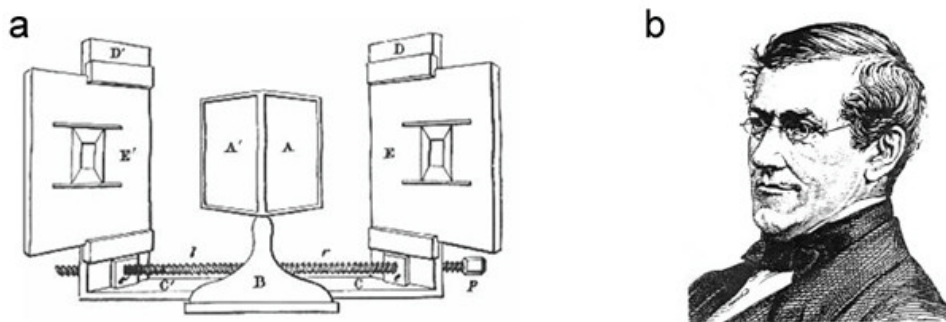


Figure 1-5

a. Le stéréoscope mis au point par C. Wheatstone en 1838 (tiré de Wheatstone, 1838). Le principe de l'appareil est simple. Une image (*E*) placée sur un panneau de bois (*D*) est présentée via un miroir (*A*) à l'œil droit. Un second miroir (*A'*), placé orthogonalement au premier, réfléchit une autre image (*E'*) vers l'œil gauche. Les images *E* et *E'* constituent un stéréogramme (une paire de stéréo-images légèrement disparates) qui est présentée, grâce à ce système, de façon dichoptique (séparément pour chaque œil).

b. Gravure de C. Wheatstone.

La figure 1-6a présente un exemple de stéréogramme classique qui, dans le stéréoscope de Wheatstone, produit un percept de profondeur stéréoscopique. Les images pour l'œil droit et pour l'œil gauche sont toutes deux constituées d'un petit carré inscrit dans un grand carré. Le carré intérieur est légèrement décalé horizontalement, vers la droite pour l'œil gauche et vers la gauche pour l'œil droit. L'introduction de cette **disparité horizontale croisée** produit la sensation d'un petit carré flottant en avant d'un grand carré, comme illustré dans la figure 1-6b.

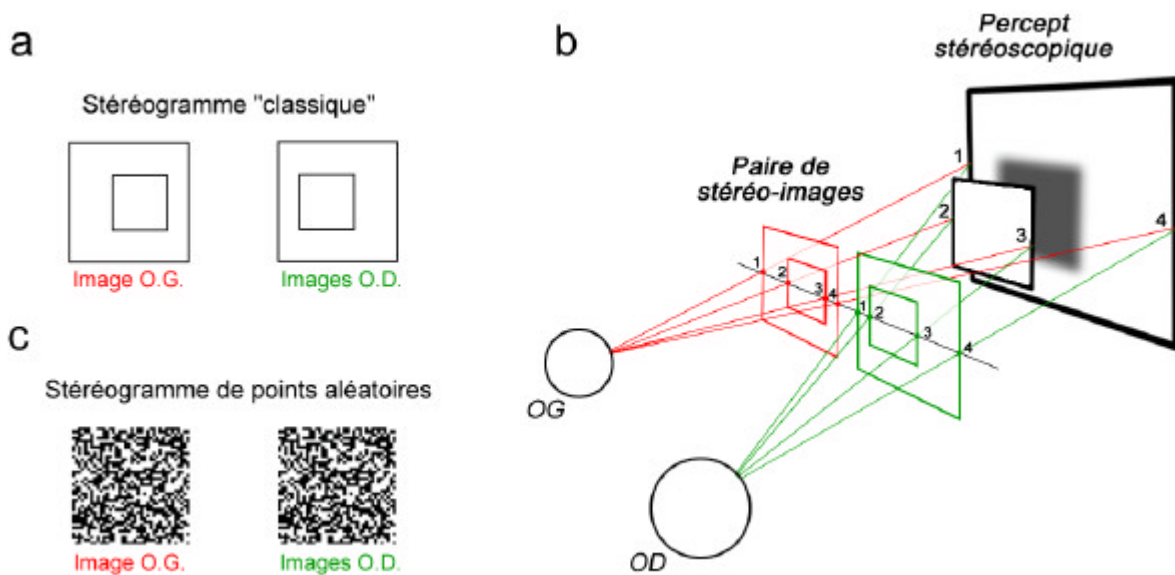


Figure 1-6

- a. Stéréogramme classique. Le carré central est associé à une disparité horizontale croisée.
- b. Explication géométrique du percept de profondeur stéréoscopique induit par cette disparité horizontale. Le carré central semble flotté en avant du grand carré.
- c. Stéréogramme de points aléatoires. Le carré central est aussi associé à une disparité horizontale croisée, mais ce dernier demeure invisible avec un œil seulement. C'est la fusion des stéréo-images qui fait apparaître, comme illustré dans la figure 1-6b, ce carré central en avant du grand carré.

Par la suite, avec les stéréogrammes de points aléatoires, Bela Julesz (1960; 1971) démontrera que la disparité horizontale est suffisante pour induire un percept stéréoscopique. Les stéréo-images, dans ce cas, sont dépourvues de tout indice spatial monoculaire puisqu'elles correspondent à des trames de points noirs disposés aléatoirement sur un fond blanc (figure 1-6c). Une disparité horizontale peut, comme précédemment, être introduite en déplaçant horizontalement la région centrale de ces trames dans des directions opposées pour les deux yeux. Le carré central demeure cependant parfaitement invisible avec un œil, seule la fusion binoculaire des deux trames de point et l'extraction de la disparité horizontale qu'elles

contiennent sont à l'origine d'un percept stéréoscopique similaire à celui décrit dans la figure 1-6b.

La vision stéréoscopique n'a bien sûr pas besoin d'être induite avec un stéréoscope pour s'exprimer. Dans des conditions de vue binoculaires « normales », c'est l'écartement horizontal entre nos yeux qui génère ces disparités positionnelles. Les stéréo-images ne sont pas présentées artificiellement devant les yeux, elles sont les images rétiniennes droite et gauche elles-mêmes.

B.2.2. Disparités positionnelles horizontales et verticales et percept stéréoscopique

Du fait que l'écartement entre nos yeux est dans la dimension horizontale, disparités horizontales et verticales contiennent des informations différentes quant à la structure tridimensionnelle de la scène visuelle. Dans les stéréogrammes de la figure 1-6, c'est l'introduction de disparité horizontale qui est à l'origine du percept stéréoscopique. Par contre, une disparité verticale introduite à la place ne génère aucune impression de profondeur.

La disparité verticale peut même « brouter » le signal de disparité horizontale à partir de laquelle le percept stéréoscopique est construit. La valeur de disparité verticale au-delà de laquelle la disparité horizontale ne produit plus de percept stéréoscopique (DV_{max}) est dépendante à la fois des types de stimuli employés pour la mesurer (point, lignes ou stéréogrammes de points aléatoires) et de la taille de ces stimuli. Les résultats expérimentaux obtenus sur le rang de tolérance à la disparité verticale sont résumés dans la table 1-1.

Stimulus

DV_{max} .

Référence

Points

~ 0.25°

Ogle (1955)

Lignes verticales (taille de 0.67°)

~ 3.00°

Mitchell (1970)

Stéréogrammes de points aléatoires statiques

taille : 0.5°

taille: 6.5°

~ 0.09°

~ 0.17°

Nielsen et Poggio (1984)

Prazdny (1987)

Stéréogrammes de points aléatoires dynamiques

taille : 6°

taille : 12°

~ 0.33°

~ 0.50°

Stevenson et Schor (1997)

Stevenson et Schor (1997)

Table 1-1. Limites de tolérance de la vision stéréoscopique à la disparité verticale. DV max.

L'interprétation la plus probable à cet effet «bruit » des disparités verticales est liée au processus de fusion sensorielle. Nous avons vu que l'aire de Panum est plus étroite dans la dimension verticale que dans la dimension horizontale. Il y a donc toutes les chances pour que cet ajout de disparité verticale fasse sortir le stimulus de la zone de fusion. La variabilité dans les valeurs de *DV max* obtenues dans ces différentes expériences reflète la capacité d'extension et de contraction de la zone de fusion en fonction des caractéristiques intrinsèques des stimuli utilisés.

Il apparaît donc qu'une disparité verticale introduite localement ne génère pas de percept stéréoscopique, alors qu'une disparité horizontale est suffisante pour en induire un. Cette dernière n'en demeure pas moins un signal ambigu puisque son signe (croisé ou non croisé) ne renseigne que sur la position d'un point à l'intérieur ou à l'extérieur du cercle de Vieth-Müller, et que sa quantité est dépendante de la distance de l'observateur (*cf.* partie A.2.3.). Pour que les disparités horizontales permettent d'estimer la distance relative entre n'importe quelle paire de points dans l'espace visuel, *via* les disparités horizontales relatives qui sont indépendantes des déplacements du regard, la localisation égocentrée du point de fixation doit être connue. Pour reprendre ce qui a été présenté dans la partie A.1., ceci revient à dire que les paramètres de la fixation binoculaire, distance de fixation et direction du regard, doivent être recouverts. Ces paramètres peuvent être estimés via un signal extra-rétinien, soit la position des yeux dans leur orbite (Foley, 1980, 1985).

La disparité verticale, puisqu'elle est dépendante de la distance de fixation et de la distance du plan médian de la tête, pourrait aussi rendre compte de la distance de fixation (Helmholtz, 1910) et/ou de la direction du regard (Householder, 1943). Ainsi, si elle peut localement briser le signal servant à construire le percept stéréoscopique, elle a théoriquement le pouvoir de lever l'ambiguïté. De plus, lorsque disparités horizontales et verticales sont générées par un même objet, les gradients de disparités formés par cet objet dans ces deux dimensions peuvent rendre compte de sa forme ou son inclinaison dans un référentiel qui n'est alors pas métrique mais topologique (*cf.* partie B.2.3.), et ce indépendamment des paramètres de la fixation binoculaire (Koenderink et van Doorn, 1976).

Il serait donc erroné de dépeindre la disparité verticale comme un signal non informatif et même perturbateur pour la vision stéréoscopique. La première preuve évidente de son rôle informatif dans la construction du percept stéréoscopique a été rapporté par Lippincott (1889) et par Green (1889), au travers d'un phénomène appelé **effet induit**.

B.2.3. Disparités verticales et effet induit

L'effet induit a été étudié quantitativement par Ogle (1938; 1939a; 1939b; 1962c), qui lui donnera son nom. Pour bien l'apprécier, il convient de le comparer à son pendant pour la disparité horizontale, l'effet géométrique (Ogle, 1938, 1962c).

Dans le cas de l'**effet géométrique**, une lentille grossissante -dans la **dimension horizontale** uniquement- est placée devant un œil (l'œil droit dans la figure 1-7a). Cette manipulation provoque, lorsqu'une surface plane fronto-parallèle est située face à l'observateur, une rotation apparente de cette surface autour d'un axe vertical, l'éloignant de l'œil qui a la lentille et la rapprochant de l'autre œil. Cette rotation apparente peut s'expliquer géométriquement, d'où son nom, par la disparité horizontale que génère la lentille.

Dans le cas de l'**effet induit**, la lentille placée devant un œil (l'œil droit dans la figure 1-7b), grossit cette fois uniquement dans la **dimension verticale**. La surface plane apparaît alors éloignée de l'œil sans lentille. La rotation apparente est similaire à celle qu'induirait une lentille à grossissement horizontal placée devant l'autre œil, d'où son nom d'effet induit.

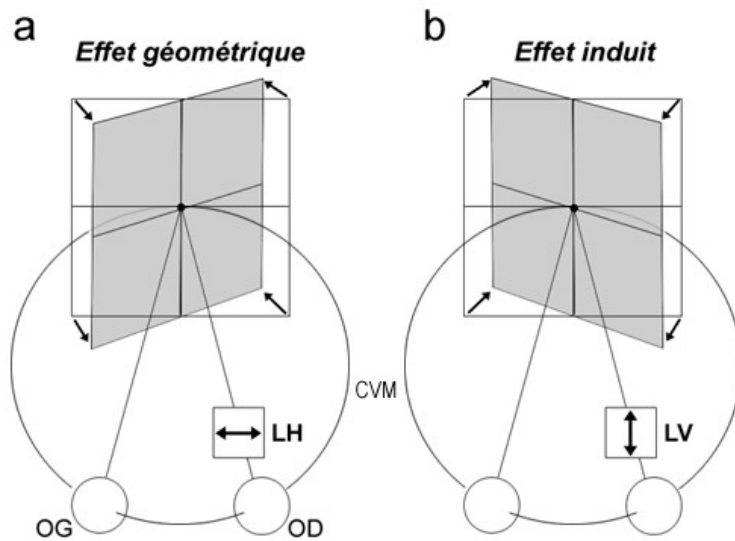


Figure 1-7

a. Effet géométrique. Lorsqu'une lentille grossissant la dimension horizontale (LH) est placée devant l'œil droit (OD), une surface plane et fronto-parallèle apparaît tournée vers l'œil qui a la lentille.

b. Effet induit. Lorsqu'une lentille grossissant la dimension verticale (LV) est placée devant l'œil droit (OD), la surface plane apparaît tournée vers l'œil sans lentille. (CVM : cercle de Vieth-Müller).

Les disparités introduites par ces lentilles grossissantes sont des **disparités de taille**. Elles surviennent naturellement chaque fois qu'un objet de taille non négligeable est plus proche d'un œil que de l'autre. Il est cependant possible de les décomposer en disparités positionnelles (la disparité de taille de cette page, si vous l'excentrez, peut être décrite par la disparité positionnelle associée à l'ensemble des lettres qui la compose, en considérant ces dernières de taille négligeable). En imaginant une telle décomposition dans le cas de l'effet induit, aucune différence dans la configuration des disparités horizontales n'est provoquée par la lentille grossissante. Seule la composante verticale des disparités est modifiée.

B.2.4. Modèles théoriques

L'effet induit a motivé la majorité des travaux théoriques qui ont tenté d'expliquer comment la disparité verticale peut intervenir dans la construction du percept stéréoscopique. Le but de cette partie n'est pas de les discuter de manière exhaustive mais d'illustrer les différents rôles fonctionnels qui sont prêtés aux disparités verticales.

Nous pouvons distinguer deux grands types de modèles : ceux dans lesquels composantes horizontale et verticale des disparités sont dissociées, contenant ainsi des informations distinctes, et ceux dans lesquels ces composantes ne sont pas dissociées et où l'information est contenue dans la configuration spatiale des disparités résultantes de ces deux composantes.

B.2.4.1. Modèles où disparités horizontales et verticales sont dissociées

Dans la première catégorie de modèles, les disparités verticales fournissent des informations similaires à celles apportées par la position des yeux dans leur orbite : distance

et direction égocentrées d'un objet (Mayhew, 1982; Mayhew et Longuet-Higgins, 1982; Gillam et Lawergren, 1983). Ces modèles trouvent leur source dans les observations de Helmholtz (1910) et de Householder (1943), qui ont souligné que les disparités verticales sont peu ou pas affectées par des variations locales de profondeur, mais qu'elles sont, par contre, dépendantes de la distance et de l'excentricité des objets par rapport à la tête. Ainsi, dans le modèle de Mayhew et Longuet-Higgins (1982), le rôle des disparités verticales est **global** puisqu'elles rendent compte des paramètres de la fixation binoculaire (distance de fixation et direction du regard). Ce rôle est plus **régional** dans le modèle de Gillam et Lawergren (1983) puisque les gradients horizontaux de disparités verticales servent à recouvrer la localisation égocentrée d'une surface (ce dont la position des yeux rend compte seulement si cette surface est fixée par le regard).

Dans ces modèles, la disparité horizontale est l'inducteur primaire du percept stéréoscopique. La même disparité horizontale pourra cependant conduire à un percept différent suivant les informations apportées par la disparité verticale pour son interprétation.

Le façon dont ces modèles peuvent rendre compte de l'effet induit est la suivante : la surface plane (fixée en son centre) est tangente au cercle de Vieth-Müller ; elle est donc associée à un gradient de disparité horizontale non-croisée qui augmente de part et d'autre de son centre (du fait de l'éloignement progressif au cercle de Vieth-Müller ; figure 1-7b). Le grossissement vertical induit par la lentille ne change pas ce fait, puisqu'il affecte uniquement la disparité verticale. La plus grande taille verticale de la surface pour l'œil droit est interprétée comme une plus grande proximité de la surface à cet œil, c'est-à-dire que la surface devrait être excentrée vers la droite (par rapport au plan médian de la tête). Or, pour qu'une surface excentrée vers la droite conserve le même gradient de disparité horizontale (qu'elle soit toujours tangente au cercle de Vieth-Müller), une rotation autour de son axe vertical est nécessaire.

B.2.4.2. Modèles où disparités horizontales et verticales ne sont pas dissociées

Dans la deuxième catégorie de modèles, les composantes horizontales et verticales des disparités positionnelles n'ont plus un rôle distinct : c'est la configuration **régionale** des disparités résultantes qui est utilisée. Cette configuration régionale peut conduire à l'extraction de gradients de disparités dont les déformations rendent compte des reliefs (Koenderink et van Doorn, 1976). L'agencement spatial des directions de ces disparités positionnelles (exprimées dans un référentiel polaire) peut aussi servir à estimer l'orientation spatiale d'une surface plane (Weinshall, 1990; Liu et al., 1994).

Ces modèles diffèrent des précédents en deux points principaux. La première différence est que les disparités horizontales et verticales sont traitées à la même échelle régionale. La disparité horizontale n'est plus l'inducteur primaire du percept : c'est la configuration des disparités horizontales et verticales associées à un objet qui est cette fois-ci le signal utilisé pour construire le percept stéréoscopique. Cette configuration est modifiée par la lentille grossissante dans le cas de l'effet induit et c'est la nouvelle configuration qui rend compte de l'inclinaison de la surface.

La deuxième différence est que ces modèles amènent à une reconstruction **topologique** et non **métrique** de la troisième dimension. Ils permettent de juger par exemple si une surface est plane, concave ou convexe, et si elle est inclinée ou non par rapport au plan de fixation. Ils ne rendent cependant pas compte de la distance de cette surface et de l'amplitude de son inclinaison ou de ses déformations.

Cependant, ces deux types de modèles ne sont pas mutuellement exclusifs. Dans un modèle proposé par Gårding et al. (1995), un processus de reconstruction en deux étapes est proposé : une première étape topologique (accomplie principalement *via* les disparités horizontales et verticales) puis une deuxième étape métrique (ou la position des yeux interviendrait davantage).

B.2.5. Données psychophysiques

Des arguments psychophysiques ont été apportés pour ces deux types de modèles, sans être pour autant contradictoires.

Contre les partisans de la première catégorie de modèles (le rôle des disparités verticales dans la localisation égocentrée), il a été avancé que l'influence de la disparité verticale est faible, voire inexistant, dans des tâches où la structure métrique d'un stimulus doit être recouverte à partir des disparités horizontales. C'est-à-dire que si la position des yeux spécifie une certaine distance de fixation, et que la disparité verticale en spécifie une autre, c'est l'estimation de la distance fournie par la position des yeux qui est utilisée pour interpréter la disparité horizontale (Cumming et al., 1991; Sobel et Collett, 1991)⁹.

Mais l'effet de la disparité verticale dans ce type de tâches a été mis en évidence avec des stimuli de grandes tailles, s'étendant vers la périphérie du champ visuel (et donc générant plus de disparité verticale ; Rogers et Bradshaw, 1993 ; Kaneko et Howards, 1996, 1997). Il apparaît même que **disparité verticale** et **position des yeux** collaborent pour construire une **estimation moyenne** de la distance de fixation, le poids des deux signaux dans cette estimation étant fonction de leur fiabilité respective (Banks et Backus, 1998; Backus et al., 1999). Plus un stimulus est de grande taille, plus il génère de disparité verticale et plus ce signal devient fiable et prend du poids dans l'estimation. Pour des stimuli proches et de petite taille, la vergence oculaire est par contre beaucoup plus fiable pour estimer la distance, et son poids relatif est donc accru.

Le fait que disparité verticale et position des yeux collaborent ainsi rend caduque le second type de critique souvent adressé à ces modèles : l'effet perceptif produit par la disparité horizontale, lorsque la disparité verticale est manipulée pour rendre compte d'une certaine distance de fixation, est souvent plus faible que celui prédit théoriquement. Cela

⁹ Une tâche classique consiste à interroger le sujet sur la distance qu'il perçoit entre deux points associés à une disparité horizontale relative constante. Plus la distance de fixation estimée sera courte, et plus la distance perçue grâce à cette disparité horizontale sera importante (*cf.* partie B.2.1.2.). Puisque la distance de fixation spécifiée par la position des yeux (l'angle de vergence) peut être variée indépendamment de celle spécifiée par la disparité verticale, il est possible de savoir lequel des ces signaux est préférentiellement utilisé pour interpréter la disparité horizontale en terme de profondeur.

pourrait en effet s'expliquer par le fait que la position des yeux fournit en partie l'estimation finale de la distance de fixation (Banks et Backus, 1998; Backus et al., 1999).

Contre les partisans de la seconde catégorie de modèles (disparités horizontales et verticales traitées à la même échelle pour la reconstruction topographique), il a souvent été avancé que l'introduction locale de disparité verticale dans un stimulus devrait avoir le même effet qu'une introduction locale de disparité horizontale puisque dans les deux cas les gradients de disparités sont modifiés dans une même proportion. Ce n'est généralement pas le cas : l'introduction d'une disparité positionnelle verticale dans un stéréogramme de points aléatoires ne produit aucun percept stéréoscopique (*cf.* partie B.2.2.), alors que l'introduction de disparité horizontale en génère un. Même s'il apparaît que dans certaines conditions, la disparité verticale peut générer localement un percept stéréoscopique (Westheimer, 1984; Westheimer et Pettet, 1992; Farell, 1998), celui-ci est généralement faible (Matthews et al., 2003). Ceci a conduit à considérer que l'action des disparités verticales n'était pas purement local, mais plutôt régional (Garding et al., 1995; Adams et al., 1996).

Ainsi, aucune de ces deux catégories de modèles n'est à rejeter au vu des études psychophysiques qui ont été menées. Nous pourrions même les voir comme complémentaires puisqu'elles fournissent des types distincts de reconstructions spatiales (topologique ou métrique).

B.2.6. Ancrage physiologique

De nombreux modèles se sont appuyés sur des données neurophysiologiques pour expliquer comment les caractéristiques d'encodage des détecteurs de disparité de l'aire visuelle primaire pourraient expliquer les performances de la vision stéréoscopique mesurées en psychophysique (Marr et Poggio, 1979; Lehky et al., 1990; Pouget et Sejnowski, 1994; Victor et al., 1994; Qian, 1997; Tsai et Victor, 2003). Cependant, dans ces modèles, seul l'encodage des disparités horizontales est pris en compte, et ses possibles interactions avec l'encodage de la disparité verticale ne sont pas considérées.

A l'opposé, les modèles proposés pour rendre compte de l'action des disparités verticales dans la vision stéréoscopique ont une approche essentiellement mathématique, découplée des contraintes physiologiques (Bishop, 1989).

Dans les modèles appartenant à la première catégorie présentée (Mayhew et Longuet-Higgins, 1982), les disparités verticales sont traitées à une échelle régionale ou globale, alors que les disparités horizontales sont traitées localement. Notamment, le traitement des disparités verticales, qui sert à recouvrir la localisation égocentrée, influe sur l'interprétation locale des disparités horizontales. Ceci implique donc que les composantes horizontale et verticale des disparités positionnelles soient ségréguées, traitées différemment, pour enfin interagir.

Dans les modèles de la seconde catégorie (Koenderink et van Doorn, 1976), disparités horizontales et verticales sont traitées à la même échelle régionale. Leur interprétation en terme de structure tridimensionnelle topologique requiert en effet qu'elles soient intégrées

dans un espace relativement large pour que des gradients de disparités puissent être extraits et analysés.

Récemment, une nouvelle interprétation du rôle des disparités verticales dans l'effet induit a été apportée par Matthews et collaborateurs (2003). Ce modèle diffère de ses prédécesseurs dans le sens qu'il s'appuie sur le modèle d'énergie binoculaire (Ohzawa et al., 1990) et donc sur l'organisation supposée des détecteurs de disparité dans l'aire visuelle primaire. Ce modèle montre que les interactions entre disparités horizontales et verticales au niveau de leur encodage dans l'aire visuelle primaire pourraient rendre compte de l'effet induit, sans avoir à supposer ni une action globale, ni même régionale de la disparité verticale. Ce modèle sera discuté plus en détail dans la dernière partie de ce mémoire, au vu de nos résultats expérimentaux.

C. ASPECTS NEUROPHYSIOLOGIQUES

Des disparités positionnelles, nous avons pour l'instant discuté les causes -pourquoi un point dans l'espace visuel se projette dans des régions disparates sur les deux rétines- et les effets -à savoir la diplopie, l'alignement fin des yeux et la vision stéréoscopique-. Dans cette partie, après avoir présenté la découverte des neurones de l'aire visuelle primaire en charge de la fusion binoculaire et de l'encodage des disparités positionnelles, nous aborderons les mécanismes rendant possibles ces processus au niveau des cellules simples et complexes. Dans un troisième temps, les caractéristiques des détecteurs de disparités chez le singe seront présentées et discutées d'un point de vue fonctionnel.

C.1. MISE EN EVIDENCE DES NEURONES BINOCULAIRES DETECTEURS DE DISPARITE

C.1.1. Neurones binoculaires

A une époque où il est classiquement admis que les images rétiniennes droite et gauche sont traitées en parallèle, pour n'être finalement fusionnées qu'à un niveau mental (Sherrington, 1904; Helmholtz, 1910), Ramón y Cajal (1911) propose que la fusion puisse être accomplie par des cellules nerveuses qu'il nomme **isodynamiques**. De telles cellules recevraient des afférences en provenance des deux rétines au niveau de leurs dendrites et fourniraient en sortie, au niveau de leur axone, un signal binoculaire. L'hypothèse d'un ancrage physiologique de la fusion binoculaire sera validée expérimentale cinquante ans plus tard, lorsque Hubel et Wiesel révéleront l'existence de neurones binoculaires dans l'aire 17 du chat anesthésié (1959; 1962), puis dans l'aire V1 du singe anesthésié (1970).

Ces neurones binoculaires ont des champs récepteurs qui occupent des positions correspondantes sur les deux rétines et qui sont de même taille, même orientation et même degré de complexité pour les deux yeux (Hubel et Wiesel, 1959, 1962, 1970; Maske et al., 1984). Ces caractéristiques font qu'ils ne fusionnent pas n'importe quelle paire d'éléments dans les images rétiniennes couvrant leurs champs récepteurs, faut-il encore que ces éléments aient même orientation, même fréquence spatiale et se projettent dans des régions correspondantes sur les deux rétines (ce qui accroît les chances qu'ils aient été générés par une source unique dans l'environnement).

C.1.2. Neurones détecteurs de disparité positionnelle

Si les neurones binoculaires de l'aire visuelle primaire sont tout désignés pour accomplir la fusion binoculaire, participent-ils aussi à l'encodage des disparités positionnelles ?

Hubel et Wiesel (1962; 1970) seront les premiers à rechercher l'existence de telles cellules dans l'aire 17 du chat anesthésié, mais ils ne pourront pas démontrer leur existence. C'est en 1967, en utilisant des barres lumineuses présentées séparément à chaque œil, que

Barlow, Pettigrew et leurs collaborateurs montreront que certains neurones dans l'aire 17 répondent préférentiellement lorsqu'un décalage (une valeur angulaire de disparité positionnelle) est introduite entre les barres ; ils révèlent ainsi l'existence de **détecteurs de disparités** (Barlow et al., 1967; Pettigrew et al., 1968).

Suivra toute une série de travaux dans les aires 17 et 18 du chat anesthésié (Nikara et al., 1968; Joshua et Bishop, 1970; Bishop et al., 1971; Hubel et Wiesel, 1973; von der Heydt et al., 1978; Fischer et Kruger, 1979; Ferster, 1981; Maske et al., 1986) pour comprendre comment un neurone binoculaire intègre les signaux en provenance des deux rétines, mais aussi pour définir l'étendue de la gamme de disparités positionnelles pouvant être encodée par ces neurones. Les résultats rapportés sont contrastés et les rangs d'encodage vont de moins d'un degré (Ferster, 1981) à plusieurs degrés (Barlow et al., 1967).

Deux raisons méthodologiques expliquent ces différences importantes. La première raison concerne la façon dont la disparité positionnelle préférée par ces neurones binoculaires a été mesurée. Après l'étude de Barlow et al. (1967), la différence de position entre champs récepteurs a été considérée comme l'unique mécanisme pouvant générer une préférence pour des disparités positionnelles autres que nulles (nous verrons qu'une seconde source existe, liée à la structure interne des champs récepteurs). Ainsi, dans un certain nombre d'études, la position rétinienne de chacun des champs récepteurs a été mesurée séparément puis comparée pour les deux yeux (Nikara et al., 1968; Joshua et Bishop, 1970; von der Heydt et al., 1978), alors que dans d'autres études, la réponse neuronale était enregistrée en fonction de la disparité positionnelle introduite dans un stimulus dichoptique (Barlow et al., 1967; Pettigrew et al., 1968). Seule cette dernière approche méthodologique capture les deux mécanismes pouvant générer une préférence pour des disparités positionnelles non nulles et rend ainsi compte de la sensibilité des neurones à la disparité positionnelle.

La deuxième raison est liée à l'utilisation d'animaux anesthésiés et paralysés, dont les yeux ont tendance à dériver tout au long des séances d'enregistrement. Si plusieurs méthodes ont été développées pour compenser cette dérive oculaire, elle a tout de même introduit une certaine incertitude dans la mesure. Ce problème d'imprécision est sûrement à l'origine de l'échec d'Hubel et Wiesel (1970) à démontrer l'existence de détecteurs de disparités dans l'aire V1 du singe anesthésié. Il faudra attendre 1977 pour que le singe macaque en comportement soit introduit comme modèle d'étude et permette de résoudre en grande partie ce problème lié au contrôle de la position des yeux. Ainsi, avec un singe entraîné à fixer une cible apparaissant sur un écran de stimulation, Poggio et Fisher (1977) révéleront l'existence de détecteurs de disparité dans l'aire V1.

En plus de l'avantage que confère le singe en comportement pour le contrôle de la position des yeux, la similarité de ses performances oculomotrices et perceptives en vision binoculaire avec celles de l'homme en fait un modèle précieux (Bough, 1970; Sarmiento, 1975; Harwerth et Boltz, 1979; Harwerth et al., 1995; Siderov et Harwerth, 1995). Dans une série de travaux, Poggio et ses collaborateurs étudieront en détail les caractéristiques d'encodage des ces détecteurs de disparité positionnelle, mais en se focalisant sur la composante horizontale des disparités (Poggio et Talbot, 1981; Poggio et al., 1985; Poggio et al., 1988). Ils révéleront notamment que certains neurones de l'aire visuelle primaire peuvent

extraire la disparité horizontale contenue dans des stéréogrammes de points aléatoires (Poggio et al., 1985, 1988 ; cf. partie B.2.), et sont, de plus, sensibles à la corrélation¹⁰ entre les deux trames de points dans ces stéréogrammes (Poggio et al., 1988; voir aussi Gonzalez et al., 1993b).

Mais si le singe en comportement permet d'étudier les caractéristiques des détecteurs de disparité (classes de détecteurs, rang d'encodage, précision de l'encodage, etc.), sur un modèle proche de l'homme, c'est néanmoins des données obtenues chez le chat anesthésié que provient l'essentiel de nos connaissances actuelles sur les mécanismes responsables de la fusion binoculaire et de l'extraction des disparités positionnelles par les cellules simples et complexes de l'aire visuelle primaire (Ohzawa et Freeman, 1986a, b; Ohzawa et al., 1990; DeAngelis et al., 1991, 1995; Ohzawa et al., 1996; Anzai et al., 1999a, b, c).

C.2. MECANISMES D'ENCODAGE DES DISPARITES POSITIONNELLES

C'est à Hubel et Wiesel que l'on doit les notions de **cellules simples** et de **cellules complexes** ; les termes simples et complexes qualifiant le degré de complexité dans la structure interne des champs récepteurs (Hubel et Wiesel, 1959, 1962). Les cellules complexes, dans le modèle hiérarchique de Hubel et Wiesel, sont construites par les afférences d'un certain nombre de cellules simples. Cette convergence confère aux cellules complexes des caractéristiques nouvelles, notamment en ce qui concerne l'encodage des disparités positionnelles. Nous verrons que si une cellule simple peut être activée de façon optimale par un stimulus associé à une disparité positionnelle non nulle, c'est au niveau des cellules complexes que cet encodage devient indépendant de la position du stimulus dans les champs récepteurs.

C.2.1. Cellules simples

C.2.1.1. Cellules simples et intégration binoculaire

Les cellules simples binoculaires sont le premier site de convergence des signaux en provenance des deux rétines. C'est à leur niveau que commence le processus de fusion binoculaire et d'extraction des disparités positionnelles.

Les champs récepteurs des cellules simples sont souvent décrits comme des filtres spatiaux linéaires (Hubel et Wiesel, 1962; Campbell et al., 1969; Movshon et al., 1978) constitués de régions antagonistes distinctes ON et OFF respectivement activées et inhibées par un incrément de luminance¹¹. Alors que ces régions antagonistes sont organisées

¹⁰ La corrélation correspond au pourcentage de points dans une trame qui ont un point correspondant dans l'autre trame (les autres étant répartis aléatoirement dans chacune des trames).

¹¹ L'hypothèse de la linéarité des champs récepteurs souffre cependant certaines restrictions, notamment l'existence de seuils d'activation de saturation dans la réponse des cellules. Une autre source de non linéarité tient au fait que le niveau d'activité spontané de ces neurones étant généralement faible, ils ne peuvent répondre qu'à un incrément (type ON) ou à un décrement (type OFF) de luminance ; la réponse est donc dite *rectifiée à mi-bande* (*half-wave rectified* ; Movshon et al., 1978 ; Heeger, 1992). Cette non linéarité peut être compensée soit par un niveau d'activité spontanée plus important (pour que la stimulation OFF conduise à un niveau de

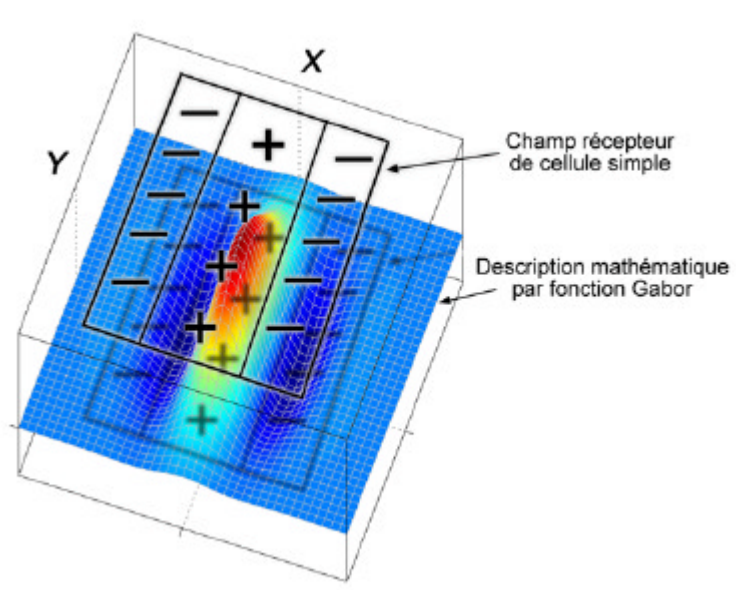
concentriquement pour les cellules ganglionnaires de la rétine ou les cellules relais du CGL (Kuffler, 1953), les régions ON et OFF des cellules simples sont **orientées** pour les cellules simples, alignées le long de la plus grande dimension du champ récepteur.

Ce type d'organisation est bien décrit mathématiquement par une fonction Gabor¹² à deux dimensions (Gabor, 1946), les régions ON et OFF correspondant respectivement aux pics et aux creux de la fonction Gabor (Jones et Palmer, 1987; DeAngelis et al., 1991), comme illustré dans la figure 1-8.

Figure 1-8

Représentation schématique d'un champ récepteur de cellule simple à orientation verticale. Les régions ON (+) et OFF (-) sont alignées sur l'axe vertical Y.

La fonction Gabor qui décrit ce champ récepteur est présentée sous le champ récepteur.



Ainsi, si une barre lumineuse verticale traverse la dimension horizontale de ce champ récepteur, la cellule simple monoculaire est d'abord inhibée, lorsque la barre est dans la première région OFF, puis activée quand la barre couvre la région ON centrale, et enfin inhibée à nouveau au dessus de la seconde région OFF. L'activation optimale de la cellule est obtenue avec un réseau de luminance vertical, dont la phase et la fréquence spatiale sont ajustées pour qu'une barre blanche couvre la totalité de la région ON alors que les deux barres noires qui l'encadrent couvrent les régions OFF.

Les cellules simples binoculaires possèdent un champ récepteur de ce type pour chaque rétine et reçoivent donc en afférence les activations monoculaires obtenues au travers de deux filtres spatiaux linéaires. La réponse de ces cellules à une stimulation binoculaire optimale est supérieure à la simple sommation des activations monoculaires, elle contient en plus un terme proportionnel au produit de ces activations (Ferster, 1981; Anzai et al., 1999b). L'intégration

réponse inférieure au niveau de réponse spontané tout en restant supérieur à zéro), soit par la collaboration de deux cellules simples ayant un agencement inversé des régions ON et OFF. Dans ce cas, une des cellules prend en charge les réponses ON et l'autre s'occupe des réponses OFF.

¹² Une fonction Gabor est construite par la multiplication d'une fonction Gaussienne (représentant l'enveloppe du champ récepteur) et d'une fonction sinusoïdale (rendant compte de l'agencement des régions ON et OFF).

binoculaire peut être modélisée par une sommation des activations monoculaires suivie d'une élévation au carré de cette somme (Anzai et al., 1999b). Ce mécanisme d'intégration binoculaire est particulièrement approprié pour la fusion binoculaire car il rend compte d'une **facilitation binoculaire**¹³, mathématiquement équivalente à une **corrélacion croisée** entre les images monoculaires filtrées par les deux champs récepteurs (Emerson et al., 1992b; Qian, 1997; Qian et Zhu, 1997; Anzai et al., 1999a, b). Ainsi, une cellule simple qui possède des champs récepteurs identiques pour les deux yeux présentera une facilitation binoculaire maximale pour un stimulus en exacte correspondance sur les deux rétines. Puisque les champs récepteurs sont orientés, cette facilitation binoculaire sera plus affectée par l'introduction de disparité positionnelle perpendiculairement à cette orientation que parallèlement à cette dernière. Pour des champs récepteurs verticaux comme celui présenté dans la figure 1-8, la réponse binoculaire sera donc plus affectée par l'introduction de disparité horizontale que de disparité verticale. La **surface de réponse à la disparité** d'une telle cellule (sa réponse binoculaire en fonction de la disparité introduite dans les dimensions orthogonale et parallèle à l'orientation des champs récepteurs) est bien décrite par une fonction Gabor à deux dimensions dont l'orientation est similaire à celle des champs récepteurs (verticale dans notre exemple).

Une cellule qui possède des champs récepteurs en exacte correspondance pour les deux yeux présente donc une facilitation binoculaire maximale en absence de disparité positionnelle. Pour qu'une cellule simple puisse montrer une facilitation binoculaire optimale pour des disparités positionnelles non nulles, il faut donc que ses champs récepteurs présentent des différences dans leur position et/ou leur structure interne.

C.2.1.2. Cellules simples et encodage des disparités positionnelles

Nous avons vu qu'un premier mécanisme pouvant rendre compte d'une préférence pour des disparités positionnelles non nulles est une **différence de position** des champs récepteurs sur les deux rétines (Barlow et al., 1967).

Mais un second mécanisme est possible : une différence dans l'agencement des régions ON et OFF au sein des champs récepteurs, ces derniers occupant par ailleurs des positions correspondantes sur les deux rétines (Bishop et al., 1971). Cette idée, née des travaux théoriques (Jenkin et Jepson, 1988; Sanger, 1988; Nomura et al., 1990) a été confirmée expérimentalement chez le chat (Freeman et Ohzawa, 1990; DeAngelis et al., 1991; Anzai et al., 1999a, b), et récemment chez le singe (Tsao et al., 2003). Ce mécanisme est connu sous le nom de **différence de phase**, car dans la modélisation des champs récepteurs par une fonction Gabor, la phase est le paramètre qui définit l'agencement des régions ON et OFF sans modifier ni leur périodicité ni leur orientation.

Ces deux mécanismes, pour une cellule simple à orientation verticale, sont présentés dans la figure 1-9. A la fois une différence de position et une différence de phase peuvent rendre compte d'une préférence pour une disparité horizontale non nulle (ici non croisée). Une différence de position entre champs récepteurs peut intervenir dans n'importe qu'elle

¹³ La réponse binoculaire est supérieure à la somme des réponses monoculaires.

direction, indépendamment de l'orientation des champs récepteurs, et ainsi générer une préférence pour des disparités horizontale et verticale non nulles. Par contre, une différence de phase ne peut affecter la réponse binoculaire que dans la dimension orthogonale à l'orientation des champs récepteurs. Ainsi une différence de phase, pour une cellule à orientation verticale, ne peut générer de préférence que pour une disparité horizontale non nulle.

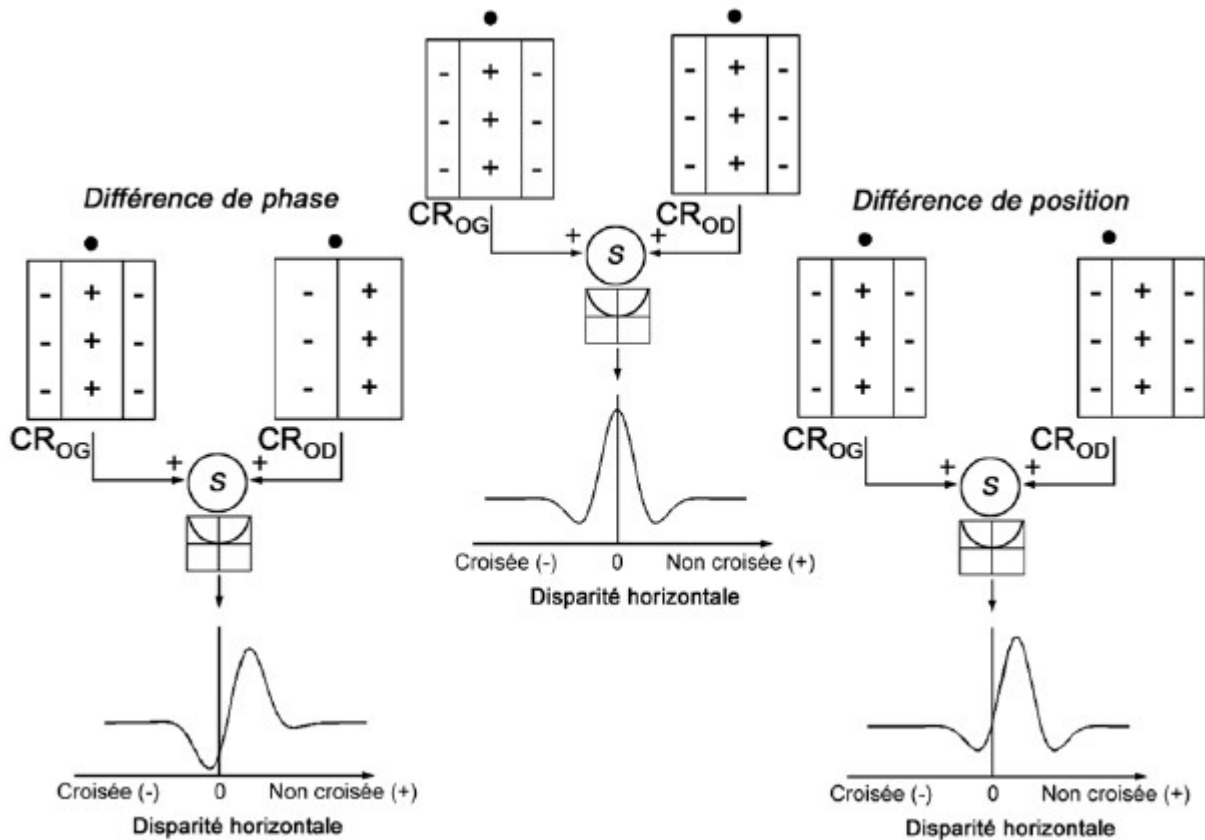


Figure 1-9

Mécanismes d'encodage des disparités positionnelles pour les cellules simples: *différence de phase* et/ou *différence de position* entre les champs récepteurs pour l'œil gauche (CR_{OG}) et pour l'œil droit (CR_{OD}). L'agencement des régions ON (+) et OFF (-) des champs récepteurs rend ces cellules sélectives à une barre lumineuse verticale. Les points au dessus des champs récepteurs symbolisent des régions correspondantes sur les deux rétines.

Une différence de phase correspond à une différence d'agencement des régions ON et OFF, le centre des champs récepteurs occupant par ailleurs des positions correspondantes. Une différence de position correspond à une différence d'emplacement sur les deux rétines, l'agencement des régions ON et OFF étant par ailleurs identique. Ces deux mécanismes peuvent conduire à une sélectivité pour la même disparité positionnelle non nulle, en l'occurrence une disparité horizontale non-croisée (positive) dans cet exemple.

Si ces deux mécanismes sont distincts par nature, ils collaborent néanmoins souvent au sein d'une même cellule binoculaire. Des détecteurs de disparité **hybrides** (Fleet et al., 1996; Zhu et Qian, 1996), dont les champs récepteurs présentent à la fois une différence de position et une différence de phase, ont été mis en évidence à la fois chez le chat (Anzai et al., 1999b, c) et chez le singe (Tsao et al., 2003).

Les caractéristiques des cellules simples dans la fusion binoculaire et l'extraction des disparités positionnelles peuvent être résumées en trois points :

- **La non linéarité statique qui existe dans le processus d'intégration binoculaire est un mécanisme de facilitation binoculaire qui rend les cellules simples sensibles à la corrélation entre les images monoculaires filtrées par les champs récepteurs, ce qui privilégie l'appariement d'éléments correspondants et participe à éliminer localement les mauvais appariements.**
- **Puisque les champs récepteurs sont des filtres spatiaux orientés, cette facilitation binoculaire est spatialement orientée ; elle est plus affectée par une disparité introduite orthogonalement que parallèlement à l'orientation des champs récepteurs.**
- **Par des différences de position et/ou de phase entre leur champ récepteurs, ces cellules simples peuvent répondre de manière optimale pour des disparités positionnelles non nulles.**

La notion de détecteur de disparité pour définir ces cellules simples pose tout de même problème car l'encodage de la disparité positionnelle par ces cellules n'est pas invariant sur toute l'étendue du champ récepteur (Anzai et al., 1999a, b). En effet, c'est la position qu'occupe le stimulus dans chacun des champs récepteurs (ses deux phases monoculaires) et non la différence de position de ce stimulus (sa phase binoculaire) qui est responsable du niveau d'activation binoculaire. Ainsi, si un stimulus binoculaire optimal pour une cellule simple est légèrement décalé dans ses champs récepteurs, passant de régions ON à des régions OFF, sa réponse est alors inhibée bien que la disparité associée au stimulus reste constante.

C'est au niveau des cellules complexes que l'invariance de l'encodage à la position dans les champs récepteurs est acquise. Les cellules complexes semblent donc plus qualifiées pour l'appellation de détecteurs de disparité.

C.2.2. Cellules complexes

C.2.2.1. Cellules complexes et modèle d'énergie binoculaire

Les cellules complexes diffèrent des cellules simples dans le sens qu'elles ne présentent plus des champs récepteurs aux régions antagonistes (ON et OFF) distinctes. Une barre aux dimensions et à l'orientation optimales reste optimale que son contraste soit positif ou négatif

et quelque soit sa position dans le champ récepteur d'une cellule complexe. Ce dernier est donc un filtre spatial non linéaire.

Pour rendre compte de cette perte de sensibilité à la phase monoculaire, un **modèle d'énergie** a été proposé (Adelson et Bergen, 1985; Emerson et al., 1992a). Un neurone d'énergie est bâti à partir de sous-unités fonctionnelles (linéaires) similaires aux cellules simples, partageant toutes la même fréquence spatiale et la même orientation. Ces sous-unités sont groupées par paires en quadrature de phase (pour une des deux sous-unités, l'agencement périodique des régions ON et OFF est «décalé » d'une phase de 90°). Le neurone d'énergie (la cellule complexe) reçoit en afférence la somme des activations élevée au carré de ces cellules simples.

Le modèle d'énergie a été étendu aux neurones binoculaires par Ohzawa et collaborateurs (1990), pour expliquer la préservation de la sensibilité à la phase binoculaire (Ohzawa et Freeman, 1986a; Smith et al., 1997) qui permet aux cellules complexes d'encoder la disparité positionnelle associée à un stimulus binoculaire indépendamment de sa position dans les champs récepteurs. Dans le cas du modèle d'énergie binoculaire, la cellule complexe somme les activations de deux cellules simples binoculaires (au minimum) en quadrature de phase (figure 1-10). Les cellules simples qui se projettent sur la cellule complexe présentent la même relation spatiale entre leurs champs récepteurs monoculaires (correspondance, différence de position et/ou différence de phase). En d'autres termes, elles ont toutes la même surface de réponse à la disparité. L'organisation en quadrature de phase de ces sous-unités fait que la cellule complexe hérite cette surface de réponse à la disparité¹⁴ tout en devenant insensible à la position des images monoculaires dans chacun des champs récepteurs.

Pour les cellules complexes, le fait que la forme de cette surface de réponse à la disparité soit dérivable de la structure des champs récepteurs des cellules simples qui s'y projettent n'est pas directement vérifiable, puisque les champs récepteurs des cellules complexes ne présentent pas de régions ON et OFF distinctes. Cependant, le fait que les cellules complexes soient généralement sélectives à l'orientation et à la fréquence spatiale permet d'estimer la structure des champs récepteurs des cellules simples en amont. Ainsi, dans la figure 1-10, l'orientation verticale des surfaces de réponse à la disparité des cellules complexes (à droite) doit théoriquement être accompagnée d'une préférence pour une orientation verticale. La position du pic principal (la **disparité positionnelle préférée**) dépendra ensuite de la différence de position et/ou de phase existant entre les champs récepteurs monoculaires des cellules simples.

Une différence de position peut survenir aussi bien dans la dimension verticale que horizontale, et donc conduire à une disparité préférée ayant à la fois une composante horizontale et une composante verticale non nulles.

Par contre, une différence de phase ne pourra générer une disparité préférée non nulle qu'orthogonalement à l'orientation des champs récepteurs. Nous pouvons remarquer, dans la figure 1-10, que la différence de phase est un mécanisme qui signe sa présence par une asymétrie de part et d'autre du pic principal.

¹⁴ Comme elle hérite théoriquement de l'orientation et de la fréquence spatiale préférées de ces cellules simples.

Ainsi, sans avoir accès à la structure des champs récepteurs qui construisent la sélectivité à la disparité positionnelle des cellules complexes, la forme et l'orientation de leur surface de réponse à la disparité renseignent donc théoriquement sur les mécanismes qui sont à leur origine.

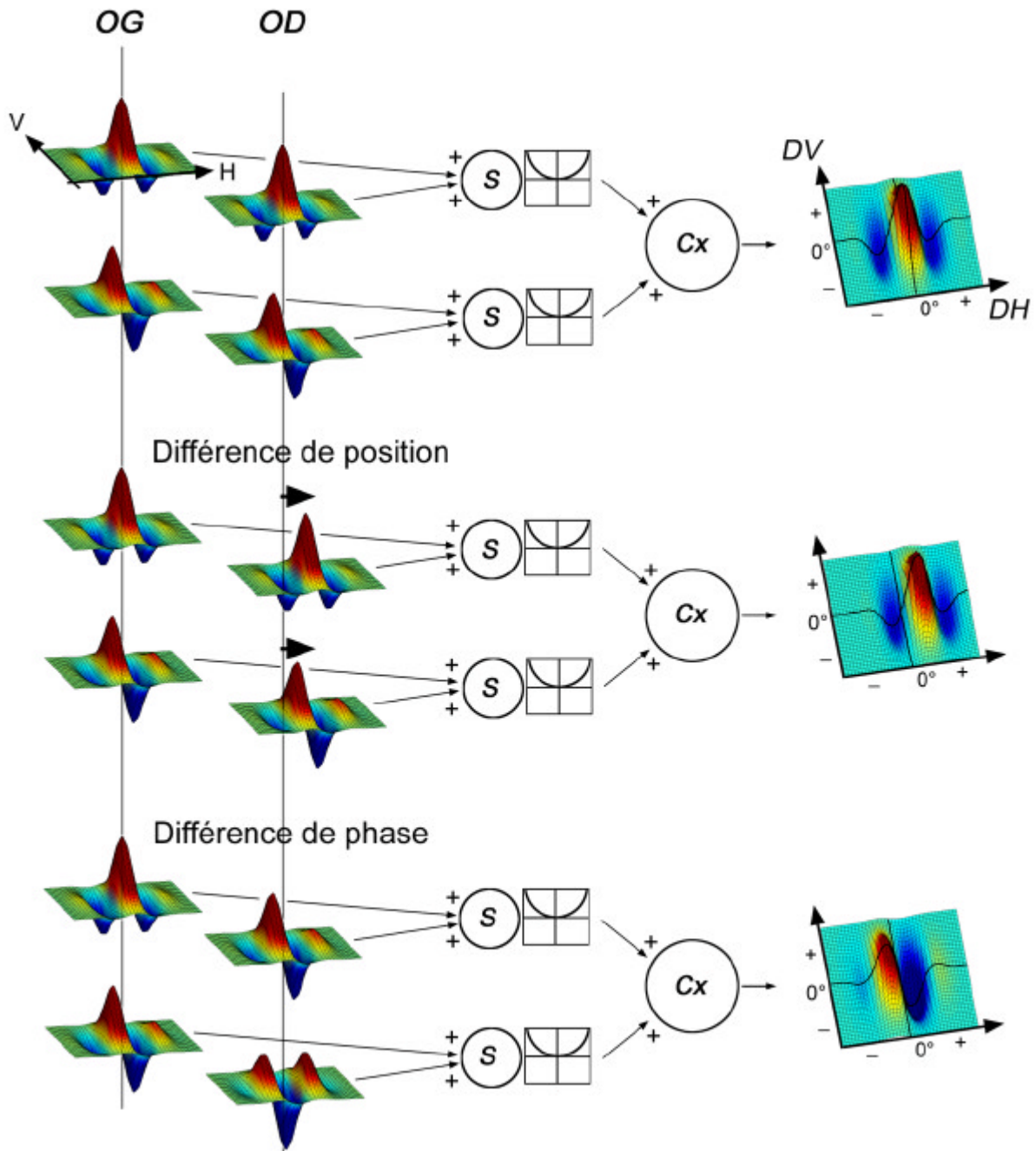


Figure 1-10

Modèle d'énergie binoculaire. Les cellules simples binoculaires (*S*) font une sommation (suivie de la non linéarité statique) des activations obtenues au travers de leur champs récepteurs monoculaires pour l'œil gauche (*OG*) et l'œil droit (*OD*). Ces champs récepteurs peuvent être identiques pour les deux yeux, présenter une différence de position, ou encore avoir une différence de phase. Dans le modèle d'énergie binoculaire, le neurone d'énergie (*Cx*) est construit par la sommation des afférences de (au minimum) deux cellules simples binoculaires en quadrature de phase. Les surfaces de réponse à la

disparité positionnelle horizontale (*DH*) et verticale (*DV*) de ces cellules complexes sont présentées dans la colonne de droite. Seule la première cellule complexe, pour laquelle les champs récepteurs monoculaires des cellules simples sont en correspondance pour les deux yeux, préfère une disparité nulle. La deuxième cellule à une disparité horizontale préférée non croisée (positive) et la dernière une disparité horizontale préférée croisée (négative). (D'après Fleet et al., 1996).

Il convient de préciser ici que les surfaces de réponse à la disparité ne peuvent être mesurées adéquatement qu'avec des stimuli non orientés, tels que les stéréogrammes de points aléatoires. Avec des stimuli orientés, tels que les réseaux de luminance, de la disparité ne peut être introduite que dans la dimension perpendiculaire à cette orientation (figure 1-11).

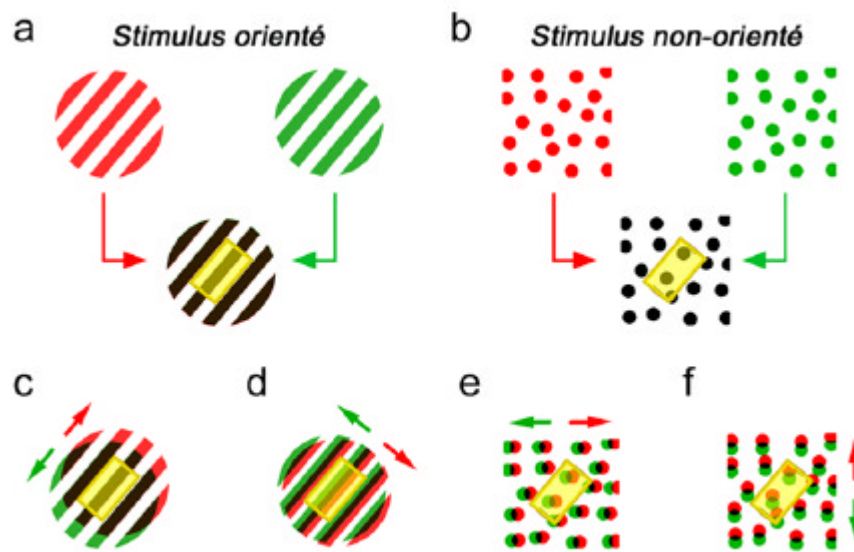


Figure 1-11

Les images en rouge et en vert correspondent respectivement aux stéréo-images présentées de façon dichoptique à l'œil gauche et à l'œil droit, au niveau du champ récepteur du neurone étudié (en jaune).

Pour des stimuli orientés, comme des réseaux de luminance (a), une disparité positionnelle introduite dans la même direction que celle du stimulus ne génère aucune disparité à l'intérieur du champ récepteur (c). Elle ne peut rigoureusement être introduite qu'orthogonalement à cette orientation (d).

Avec des stimuli non orientés, comme des stéréogrammes de points aléatoires, (b), il est par contre possible de tester la préférence d'un neurone à la fois à la disparité horizontale (e) et à la disparité verticale (f), quelque soit l'orientation de son champ récepteur.

Seules les cellules complexes ont une réponse consistante aux stéréogrammes de points aléatoires et sont capables d'extraire efficacement la disparité qu'ils contiennent (Poggio et al., 1985; Poggio et al., 1988; Prince et al., 2002b). Cette capacité, que ne partage pas (ou peu) les cellules simples, est directement issue de l'insensibilisation à la phase monoculaire que présentent les cellules complexes. Ceci est particulièrement évident avec la version

dynamique de ces stimuli, lorsque les trames de points sont régulièrement renouvelées au cours du temps (Lehmann et Julesz, 1978).

Pour une cellule simple, l'activation nette induite théoriquement par chaque trame sera directement fonction de la somme des activations induites par chaque point situé dans une région ON moins la somme des inhibitions provoquées par les points situés dans des régions OFF. Ainsi, seules certaines trames présenteront, au cours du temps, une disposition géométrique des points (une phase monoculaire) pouvant rendre compte d'une activation nette suffisante pour induire une réponse de la cellule simple. Une modélisation de Chen et collaborateurs (2001) a cependant montré que même si les réponses des cellules simples à un stéréogramme de points aléatoires dynamique sont faibles et hautement variables dans le temps, elles peuvent tout de même conduire à un niveau de réponse stable et consistant au niveau des cellules complexes sur lesquelles elles se projettent. La cellule complexe est activée par l'énergie de chacun des points, indépendamment de sa position dans le champ récepteur.

Certaines cellules complexes, outre leur capacité à extraire la disparité positionnelle présente dans ces stéréogrammes, sont aussi sensibles à la corrélation entre les trames de points présentés à chacun des deux yeux (Poggio et al., 1988; Gonzalez et al., 1993b). Cette capacité est en accord avec le modèle d'énergie où les cellules simples fournissent en sortie une sommation mise au carré des activations monoculaires (Anzai et al., 1999a, b). Les cellules complexes héritent donc aussi des cellules simples, la capacité à réaliser une intégration binoculaire s'apparentant à une corrélation croisée des images monoculaires localement filtrées (Anzai et al., 1999a).

C.2.2.2. Modèle d'énergie binoculaire chez le primate

Puisque le modèle d'énergie a été bâti à partir de données obtenues chez le chat, la question se pose de sa possible transposition aux primates.

Une étude récente (Tsao et al., 2003) dans l'aire V1 du singe vigile a révélé la présence de différences de position et de phase entre champs récepteurs pour les cellules simples binoculaires. Ainsi, les sous-unités fonctionnelles qui, dans le modèle d'énergie binoculaire, permettent la construction d'une cellule complexe sélective à la disparité, sont physiquement présentes dans l'aire V1.

Les mêmes auteurs soulignent, cependant, leur très faible représentation en comparaison de celle des cellules complexes sélectives à la disparité (Livingstone et Tsao, 1999; Tsao et al., 2003), ce qui les a amené à mettre en doute la validité du modèle d'énergie binoculaire chez le singe.

Cet argument peut être dépassé si l'on considère les cellules simples du modèle d'énergie comme des sous-unités fonctionnelles et pas obligatoirement physiques. Une étude théorique a montré que des sous-unités fonctionnelles aux caractéristiques semblables pouvaient être construites à partir d'afférences directes des cellules du CGL sur différentes branches compartimentées de l'arbre dendritique d'une cellule complexe (Archie et Mel, 2000). Le

faible nombre de cellules simples binoculaire n'est donc pas un argument contre le modèle d'énergie.

Un argument fort en faveur du modèle d'énergie binoculaire concerne la réponse à des stimuli dont le contraste est inversé pour chaque œil. Alors qu'une cellule complexe est théoriquement insensible à une inversion du contraste, le modèle d'énergie binoculaire prédit qu'une inversion du contraste pour un œil seulement inverse le profil de réponse à la disparité (les pics deviennent des creux et inversement). Cette prédiction a été confirmée à la fois chez le chat et chez le singe (Ohzawa et al., 1990; Cumming et Parker, 1997; Livingstone et Tsao, 1999).

Cependant, l'amplitude des profils de réponse à des contrastes inversés est généralement moins importante que celle prédite par le modèle.

Un autre argument apporté en faveur du modèle d'énergie concerne le fait que les fonctions Gabor permettent de décrire de façon adéquate la majorité des profils de réponse à la disparité horizontale (Cumming et DeAngelis, 2001; Prince et al., 2002a; Prince et al., 2002b). Cet argument est difficilement recevable car le modèle prédit que la structure des champs récepteurs monoculaires rend compte des profils de réponse à la disparité positionnelle, indépendamment du formalisme mathématique utilisé pour décrire les champs récepteurs et les profils de réponse à la disparité. Ce qui doit être vérifié, c'est que les paramètres de la fonction Gabor rendant compte d'un profil de réponse sont en accord avec ceux rendant compte de la structure des champs récepteurs.

Ceci ne peut être mesuré directement pour les cellules complexes, dont les champs récepteurs ne présentent pas de régions ON et OFF distinctes (*cf.* partie C.2.2.1.). Néanmoins, lorsque cette comparaison a été réalisée indirectement, en inférant la structure des champs récepteurs par l'orientation et la fréquence spatiale optimales pour une cellule complexe (Prince et al., 2002a; Prince et al., 2002b), les résultats rapportés rendent difficilement compte des prédictions du modèle. Par exemple, les profils de réponse présentent généralement une **fréquence de disparité** inférieure à la fréquence spatiale optimale des mêmes neurones (Prince et al., 2002b), alors qu'une égalité est prédite par le modèle.

Enfin, les fonctions Gabor ont jusqu'ici été utilisées pour caractériser des profils de réponse à la disparité horizontale et non des surfaces de réponse aux disparités horizontales et verticales, pour lesquelles elles pourraient peut être se montrer inadéquates. Il est donc préférable d'envisager la fonction Gabor comme un outil de description plutôt que comme une validation du modèle d'énergie.

Outre cette déviation entre fréquence spatiale et fréquence de disparité, d'autres points concernant le modèle d'énergie demeurent problématiques. Nous avons déjà noté que l'inversion du contraste pour un œil produit une inversion du profil de réponse à la disparité plus faible que prédite par le modèle. Il apparaît aussi que le niveau de réponse d'une cellule complexe à un stimulus binoculaire non corrélé est généralement plus proche d'une moyenne que d'une sommation des activations monoculaires (Fleet et al., 1996; Prince et al., 2002b). Ces déviations entre les prédictions du modèle et les données expérimentales ne le remettent

cependant pas directement en cause, et de légères modifications du modèle permettent de le réconcilier avec les données expérimentales (Fleet et al., 1996) ; Read et al., 2002).

Une déviation majeure aux prédictions du modèle a été récemment soulevée par deux études dans lesquelles les surfaces de réponses à la disparité ont été mesurées avec des stéréogrammes de points aléatoires (Cumming, 2002; Gonzalez et al., 2003). Toutes deux ont révélé un lien très faible, voire inexistant, entre la forme de ces surfaces de réponse à la disparité et l'orientation préférée des neurones enregistrés : la majorité de ces surfaces sont allongées horizontalement, indépendamment de l'orientation préférée des neurones. Or il s'agit là d'une des pierres d'angle du modèle, l'agencement des régions ON et OFF de la surface de réponses aux disparités d'une cellule complexe doit être aligné avec l'agencement des régions ON et OFF des champs récepteurs des cellules simples qui se projettent sur cette cellule complexe. Ce dernier point amène à s'interroger sur la validité du modèle d'énergie pour décrire les mécanismes d'encodage des disparités positionnelles par les cellules complexes.

Deux vues sur cette contradiction forte au modèle d'énergie sont possibles. La première est que le modèle est simplement à revoir. La seconde est que le modèle, s'il explique comment les disparités positionnelles sont encodées, n'est pas suffisant pour expliquer la totalité du traitement appliqué aux disparités positionnelles dans l'aire visuelle primaire. Notamment, des interactions entre cellules complexes pourraient, dans un second temps, masquer ce lien entre orientation préférée et surface de réponse à la disparité (et expliquer aussi le fait que les fréquences de disparité sont généralement plus faibles que celles prédites par le modèle).

Nous confronterons nos données expérimentales au modèle d'énergie binoculaire dans le quatrième chapitre de ce mémoire. Notamment, nous verrons qu'un lien fort existe entre la forme des surfaces de réponse à la disparité et l'orientation préférée par les détecteurs de disparité, en accord avec les prédictions du modèle. La contradiction apparente entre ces résultats et ceux de Cumming (2002) et de Gonzalez et collaborateurs (2003) y sera discutée.

C.3. ENCODAGE DES DISPARITES POSITIONNELLES DANS L'AIRES V1 DU PRIMATE

C.3.1. Encodage de la disparité horizontale

La majorité des études qui ont porté sur l'encodage des disparités positionnelles, dans l'aire V1 du singe, se sont concentrées sur l'encodage de la disparité horizontale, directement impliquée dans le percept stéréoscopique (Gonzalez et Perez, 1998a, pour revue).

Poggio et collaborateurs (1985, 1988) ont été les premiers à utiliser des stéréogrammes de points aléatoires pour enregistrer les profils de réponse à la disparité horizontale dans la représentation centrale de l'aire V1. Leurs travaux les ont conduits à proposer l'existence de classes distinctes de détecteurs de disparité horizontale, discriminables qualitativement suivant la forme de leur profil de réponse.

Six classes de détecteurs de disparité horizontale sont rapportées dans la représentation centrale de l'aire V1. Les deux premières classes ont des profils de réponse larges et symétriques de part et d'autre d'une disparité horizontale nulle. Les cellules de la première classe sont préférentiellement activées pour une large gamme de disparités horizontales croisées (négatives par convention) et inhibées pour une large gamme de disparités horizontales non croisées (positives par convention). Ces cellules sont appelées cellules '*NEAR*' (*NE*), puisqu'elles préfèrent naturellement des stimuli en avant de l'horoptère. Les cellules de la deuxième classe montrent un profil inverse, à savoir qu'elles sont inhibées pour une large gamme de disparités horizontales croisées et activées pour une large gamme de disparités horizontales non croisées, on les appelle donc cellules '*FAR*' (*FA*).

Les quatre autres classes de détecteurs de disparité ont des profils de réponse plus fins. Les cellules qui les constituent répondent donc sélectivement pour un rang plus étroit de disparités, par une activation pour les cellules excitatrices et par une inhibition pour les cellules inhibitrices. Les cellules activées pour une disparité horizontale croisée, nulle et non croisée, sont dénommées respectivement '*TUNED NEAR*' (*TN*), '*TUNED EXCITATORY*' (*TE*) et '*TUNED FAR*' (*TF*). Les cellules inhibées pour une disparité horizontale nulle sont dites '*TUNED INHIBITORY*' (*TI*).

Poggio (1995) proposera que les détecteurs de disparité de types *TE* et *TI* soient responsables de la vision stéréoscopique fine, autour de l'horoptère, et que les cellules *NE* et *FA* soient impliquées dans la vision stéréoscopique plus grossière¹⁵. Cette proposition pour les cellules *NE* et *FA* repose sur le fait que ces cellules ont des profils de réponse larges, et répondent sélectivement, par une inhibition ou une activation, sur une gamme importante de disparités horizontales croisées et non croisées. Cependant, leur intervention dans la vision stéréoscopique fine est aussi envisageable car la zone du profil de réponse signant la transition entre les plateaux d'inhibition et d'activation se fait autour d'une disparité nulle. Ainsi, ces cellules sont capables de signaler, dans cette zone de transition, des variations légères de profondeur autour de l'horoptère (Lehky et al., 1990; Poggio, 1995).

En ce qui concerne le rôle de ces détecteurs pour le contrôle des mouvements oculaires, Poggio postule que les cellules *TE* et *TI* ont des profils de réponse appropriés pour rendre compte d'un contrôle de l'alignement horizontal des yeux sur la cible de fixation binoculaire, alors que les cellules *TN*, *TF*, *NE* et *FA* pourraient servir à initier des mouvements de vergence oculaire pour déplacer les yeux dans des plans de profondeur différents.

Il faut noter que l'existence de classes distinctes de détecteurs de disparité horizontale n'a été confirmée par aucune étude où les profils de réponse ont été quantifiés (LeVay et Voigt, 1988; Prince et al., 2002a). Ces classes doivent donc plutôt être considérées comme des *prototypes* tirés d'un continuum dans un espace multidimensionnel¹⁶. En tenant compte de ce fait, la classification proposée par Poggio et collaborateurs sera néanmoins utilisée dans ce mémoire, à la fois parce qu'elle permet la comparaison entre nos données et celles obtenues dans d'autres études, et parce qu'elle capture deux caractéristiques importantes des profils de

¹⁵ Elle est principalement qualitative et s'exprime sur un rang plus large de disparités horizontales (Ogle, 1838)

¹⁶ Le nombre de dimensions correspondant au nombre de paramètres mathématiques qui caractérisent la forme du profil de réponse.

réponse : la disparité préférée par la cellule (celle évoquant l'interaction binoculaire maximale) et la finesse de l'encodage (l'importance de la zone, autour de la disparité préférée, sur laquelle la réponse est modulée par la disparité introduite). Ainsi, un profil de type TN réfère directement à une interaction binoculaire opérant sur un rang étroit de disparités horizontales, avec un pic pour une certaine disparité croisée.

C.3.2. Encodage de la disparité verticale

Dans cette même représentation centrale de l'aire V1, Gonzalez et collaborateurs (1993a) ont trouvé que les neurones sélectifs à la disparité horizontale étaient généralement aussi sélectifs à la disparité verticale. Cependant, la diversité des profils de sélectivité est moindre : seulement des profils de type TE-like ou TI-like ont été mis en évidence dans leur étude. Poggio (1995) fait part de résultats similaires dans les aires V3-V3A, avec des profils de réponse à la disparité verticale toujours centrés sur une disparité verticale nulle.

Ces résultats amènent à poser deux questions, qui sont adressées dans le troisième chapitre de ce mémoire :

- Existe-t-il un réel encodage des disparités verticales ?
- L'aire V1 du primate est-elle un filtre sensoriel fonctionnellement organisé pour l'encodage des disparités positionnelles ?

C.3.3. Existe-t-il un réel encodage des disparités verticales ?

Concernant cette première question, il est intéressant de noter qu'une interrogation similaire s'est posée quelques dizaines d'années auparavant pour la disparité horizontale, après la mise en évidence de neurones binoculaires dans l'aire 17 du chat (Hubel et Wiesel, 1959, 1962) : si toutes les cellules binoculaires sont préférentiellement activées en absence de disparité horizontale, sont-elles des détecteurs de disparité ? La réponse apportée à cette question par Barlow et collaborateurs (1967) est la suivante : au niveau de la population, il faut que certains neurones montrent une préférence pour des disparités horizontales autres que nulles, de sorte que certains neurones soient préférentiellement activés en présence de disparité croisée, d'autres en absence de disparité et d'autres encore pour des disparités non-croisées, et ce sur une gamme relativement étendue de disparités. Si une telle variété de neurones binoculaires n'existe pas, alors leur action a plus à voir avec un phénomène de facilitation binoculaire que de véritable encodage des disparités horizontales. Nous proposons que cette observation soit tout à fait transposable à la disparité verticale : seule la mise en évidence de neurones préférentiellement activés pour des disparités verticales non nulles peut révéler, au niveau de la population, l'existence d'un encodage véritable de ce signal.

Ainsi, les résultats de Gonzalez et collaborateurs (1993) et de Poggio (1995), avec des cellules binoculaires montrant une interaction binoculaire invariablement optimale en absence de disparité verticale, mettent en évidence l'existence d'une sensibilité à la disparité verticale, mais ne permettent pas de conclure à un encodage véritable de ce signal.

Nous proposons que l'encodage de la disparité verticale, s'il existe, puisse être mis en évidence dans la représentation périphérique de l'aire visuelle primaire, où elle est générée à la fois par la plus grande proximité à un œil (source géométrique) et par la cyclovergence oculaire (source oculomotrice). Une telle augmentation du rang d'encodage des disparités verticales en périphérie pourrait notamment expliquer pourquoi ce signal n'intervient sensiblement que pour des stimulus s'étendant dans la périphérie du champ visuel (Rogers et Bradshaw, 1993; Kaneko et Howard, 1996, 1997a).

Cette hypothèse sera étudiée dans le 3^{ème} chapitre, et elle amène à une deuxième question : celle d'une organisation fonctionnelle des détecteurs de disparité dans l'aire visuelle primaire.

C.3.4. L'aire V1 est-elle un filtre sensoriel fonctionnellement organisé ?

Cette question primordiale, et de façon surprenante très peu abordée (Albus, 1975; Bishop, 1979), concerne l'organisation des détecteurs de disparité au niveau de l'aire visuelle primaire.

La première possibilité est qu'aucune organisation fonctionnelle n'existe, et que l'émergence de détecteurs de disparité ne reflète qu'une impossibilité à construire des neurones binoculaires possédant tous une activation optimale en absence de disparité positionnelle. Formulée autrement, cette hypothèse revient à dire que le câblage nerveux a un degré de précision insuffisant pour que tous les neurones binoculaires aient des champs récepteurs exactement identiques pour les deux yeux (même position et même structure interne). La vision stéréoscopique pourrait être alors un épiphénomène de la vision binoculaire, ou bien reposer sur un encodage fonctionnellement organisé mais dans des aires visuelles hiérarchiquement supérieures à l'aire V1.

La deuxième possibilité est que, dès l'aire V1, les détecteurs de disparités sont organisés fonctionnellement. Par organisation fonctionnelle, nous entendons une organisation qui permet l'encodage des disparités dans les rangs où elles se manifestent naturellement, ou tout du moins dans les rangs permettant une utilisation optimale de ce signal par le système visuel. Les détecteurs de disparité de l'aire visuelle primaire seraient alors précisément câblés pour fournir le signal binoculaire servant la vision stéréoscopique et le contrôle de l'alignement des yeux.

Pour répondre à cette question, il est nécessaire de mener une étude de population sur les détecteurs de disparités de l'aire visuelle primaire et de réaliser une double comparaison des caractéristiques d'encodage, à la fois entre composantes horizontale et verticale des disparités et entre régions centrale et périphérique du champ visuel, tout ceci chez les mêmes individus. Avant d'exposer nos résultats, une description de la méthodologie générale, commune à l'ensemble des travaux, est présentée dans le chapitre suivant.

Chapitre 2

METHODOLOGIE GENERALE

Ce chapitre aborde les points méthodologiques communs à l'ensemble des travaux expérimentaux¹⁷ que nous avons mené. Sont détaillées dans un premier temps les procédures concernant (A) la préparation des animaux (conditionnement et chirurgies) et (B) les enregistrements cellulaires. Sont ensuite présentés (C) les stimuli visuels utilisés et (D) la façon dont les données sont recueillies et traitées.

¹⁷ Les spécificités méthodologiques propres à une étude seront précisées dans la partie *Matériel et méthodes* du chapitre présentant l'étude en question.

A. PREPARATION DES ANIMAUX

Les singes impliqués dans ces travaux sont des macaques rhésus (*Macaca mulatta*) provenant d'un centre d'élevage. Au laboratoire, la colonie comprend actuellement une quinzaine d'individus qui disposent de cages individuelles munies de trappes latérales pour permettre les appariements. Tous les protocoles exposés ci-après sont en accord avec la législation française et les recommandations européennes (EUVD 86/609/EEC) sur les soins et l'utilisation des animaux de laboratoire. La préparation d'un animal pour les enregistrements cellulaires est un travail de plusieurs mois qui comprend quatre grandes phases: (1) une phase d'acclimatation, (2) une préparation chirurgicale pour le conditionnement comportemental, (3) une phase de conditionnement comportemental et (4) une dernière chirurgie pour placer la chambre d'enregistrement.

A.1. PHASE D'ACCLIMATATION

La première étape est une habitude progressive à l'expérimentateur et la mise en place d'un protocole de manipulation qui sera répété à l'identique à chaque sortie de cage de l'animal. Ce dernier est manipulé grâce à des cannes rigides qui permettent de le saisir au travers des barreaux de la cage (par un anneau placé autour de son cou) et de le maintenir à distance une fois les portes de la cage ouvertes. Il est habitué à recevoir nourriture et boisson dans une chaise à primate (Crist Instruments), d'abord dans l'animalerie puis après quelques jours dans le poste expérimental. Une fois l'animal acclimaté à ces manipulations quotidiennes, il est préparé chirurgicalement afin de pouvoir être conditionné à sa tâche comportementale.

A.2. PREMIERE CHIRURGIE : CASQUETTE DE FIXATION ET BOBINES OCULAIRES

L'animal est tranquilisé par une injection intramusculaire de Kétamine (15mg/kg) puis anesthésié par une injection intrapéritonéale de Pentobarbital (30mg/kg). Du début de l'anesthésie jusqu'au réveil de l'animal, le rythme cardiaque et la température corporelle sont contrôlés. La chirurgie se déroule dans des conditions aseptiques. La tête du singe est immobilisée à l'aide de barres d'oreille et de mâchoire dans un appareil stéréotaxique. Le haut du crâne est mis à nu par une incision sagittale au scalpel et l'écartement de la peau et des muscles. Des vis de maintien en titane (de 6 à 10 vis) sont enchâssées dans le crâne, disposées en cercle autour d'une pièce de fixation en acier inoxydable (la pièce de fixation est l'élément qui permet par la suite d'immobiliser la tête du singe lorsqu'il est dans la chaise à primate). Une résine (Paladur) est alors coulée sur la partie du crâne mise à nu et se durcit autour des vis de maintien et de la pièce de fixation centrale, le tout formant la casquette de fixation.

Les bobines oculaires qui servent à contrôler la position des yeux du singe (Robinson, 1963) sont ensuite posées. Ces bobines sont de fins fils métalliques conducteurs, recouverts

de téflon. Ils sont doublés et enroulés en hélice avec une boucle à l'extrémité. Le tissu conjonctif autour de l'œil est incisé et la boucle est logée dans la chambre circulaire ainsi dégagée. Une colle physiologique est utilisée pour solidariser la boucle au tissu conjonctif. Grâce à une aiguille courbe, les extrémités de la bobine sont ensuite remontées sous la peau jusqu'en haut du crâne. Ces extrémités sont alors soudées à un connecteur et ce dernier est coulé dans de la résine au niveau de la casquette de fixation. Cette opération est réalisée pour les deux yeux.

Pour assurer une récupération optimale et minimiser les risques d'infection, une période de repos de deux semaines est laissée au singe à la suite de l'intervention chirurgicale. Cette période de repos permet à la casquette de fixation de bien se solidariser au crâne. Un antibiotique (Extenciline) est injecté en intramusculaire durant les 3 jours consécutifs à l'opération, et une autre injection est réalisée la semaine suivante. Parallèlement, les yeux sont traités avec un collyre antibiotique (Chibromycine) durant trois jours, puis avec un collyre anti-inflammatoire (Chibrocadron) pendant une semaine.

A.3. CONDITIONNEMENT COMPORTEMENTAL : TACHE DE FIXATION BINOCULAIRE

Au début de la période de conditionnement, le singe est placé en privation hydrique. Son apport hydrique est assuré lors des séances d'entraînement quotidiennes par un système de distribution fixé à la chaise à primate et permettant de contrôler les quantités d'eau dispensées au singe. Le poids de l'animal est contrôlé tous les jours. Une perte de poids nous alerte d'une privation trop sévère, qui est immédiatement compensée. Si le travail fourni par le singe au cours d'une séance n'est pas suffisant pour combler ses besoins hydriques, un complément est fourni en cage après la séance.

Grâce à la casquette de fixation, le singe est maintenu « tête fixe » dans la chaise à primate. Il est placé dans l'obscurité, face à un écran vidéo de stimulation distant de 57 cm¹⁸. Au cours du conditionnement, le singe apprend à maintenir son regard sur une cible avec une précision de $\pm 0.8^\circ$ pour une période de 1,5 à 2 secondes et à ignorer le stimulus visuel présenté en même temps.

A la fin de la période d'entraînement (environ un mois), un singe reste facilement en chaise pendant 3 à 4 heures au cours desquelles il réalise entre 1200 et 2000 essais corrects (représentant un apport hydrique quotidien compris entre 100 et 200 ml). Lorsque le niveau de performance (95% de fixations correctes) est atteint, une seconde intervention chirurgicale est réalisée pour poser la chambre d'enregistrement cellulaire.

A.4. DEUXIEME CHIRURGIE : CHAMBRE D'ENREGISTREMENT

Sous anesthésie générale, la tête du singe est immobilisée dans l'appareil stéréotaxique et une partie du crâne est mise à nue. Une chambre d'enregistrement en acier inoxydable (un cylindre d'environ 2 cm de diamètre) est déposée directement sur la région occipitale du

¹⁸ Cette distance est choisie pour que 1cm sur l'écran soit équivalent à 1° d'angle visuel.

crâne, au dessus de l'aire V1 . De la résine est alors coulée autour de la chambre d'enregistrement pour la solidariser à la casquette de fixation. A l'intérieur de la chambre, une craniectomie d'environ 5 mm de diamètre est réalisée faisant apparaître la dure-mère. Elle sera exploitée environ 15 jours, temps mis par le tissu conjonctif pour repousser et empêcher la micro électrode de pénétrer. Après cette période, une autre craniectomie sera réalisée un peu plus loin dans la chambre d'enregistrement. La chambre d'enregistrement est entretenue quotidiennement par un nettoyage à la solution saline (NaCl 9‰) et l'application d'une pommade antibiotique locale (Auréomycine 1%).

B. ENREGISTREMENTS CELLULAIRES

B.1. DE LA PREPARATION A L'ISOLEMENT D'UN SIGNAL UNITAIRE

L'électrode d'enregistrement en tungstène, recouverte de verre (Merrill et Ainsworth, 1972) et d'impédance comprise entre 10 et 12 M Ω est insérée dans le microdescendeur (Narishige). Ce microdescendeur, fixé sur la chambre d'enregistrement, contrôle la descente de l'électrode dans le cortex, perpendiculairement à la surface.

L'activité cellulaire enregistrée par l'électrode est amplifiée et filtrée par une chaîne classique d'enregistrement. Au cours de ma thèse, deux systèmes d'isolement des potentiels d'action (PAs) se sont succédés, le premier basé sur l'amplitude (Back) et le deuxième basé sur la forme des PAs (MSD). Le deuxième système offre l'avantage que les PAs générés par 2 neurones voisins, même s'ils ont la même amplitude, peuvent être discriminés du moment que leurs formes sont distinctes. De plus, la forme d'un PA sera moins affectée que son amplitude par un déplacement léger de la pointe de l'électrode (pouvant survenir si l'animal change de position dans la chaise), ce qui permet de garder un signal unitaire plus longtemps.

B.2. CHAMPS RECEPTEURS ET REPONSES NEURONALES

Une fois qu'un neurone est isolé, son champ récepteur est localisé. Cette étape terminée, un éventail de stimuli visuels distincts est présenté sur l'écran de stimulation au niveau du champ récepteur du neurone. Un protocole de stimulation comprend entre 7 et 9 stimuli distincts répétés 5 fois et présentés dans un ordre pseudo aléatoire. A chaque essai, le stimulus est présenté pour une durée de 500 ms, alors que le regard du singe reste fixé sur la cible (figure 2-1a). La réponse neuronale évoquée par un stimulus donné est enregistrée (sur une période s'étendant entre 100 ms avant le début de la stimulation visuelle jusqu'à 500 ms après le début de la stimulation) si l'essai est correctement achevé, sinon l'essai est renouvelé avec le même stimulus.

Au cours d'une séance d'enregistrement, entre 0 et 5 neurones sont enregistrés. La durée pendant laquelle un signal unitaire stable peut être exploité varie entre 5 et 90 minutes.

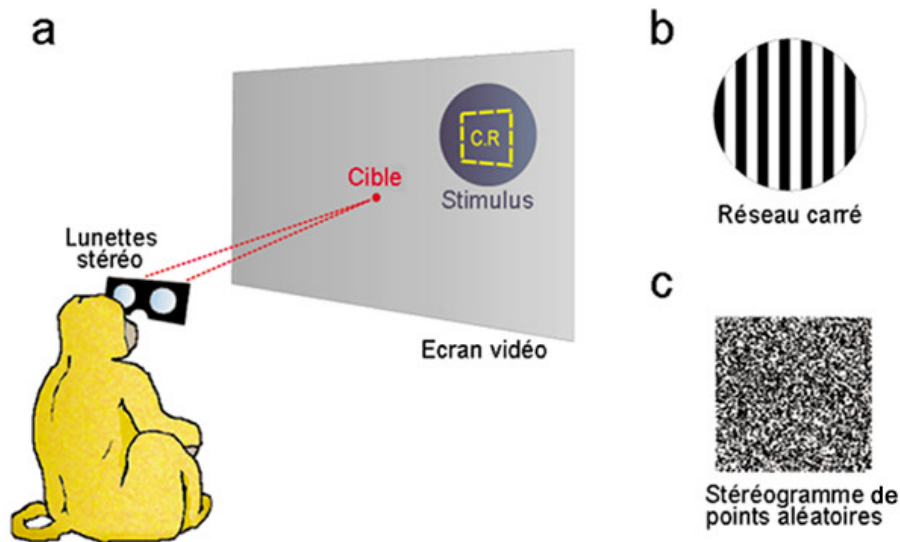


Figure 2-1.

- a. Protocole expérimental. Lorsque la cible apparaît sur l'écran, le singe dirige ses yeux dessus. Une fois le regard fixé sur la cible, le stimulus visuel est présenté pendant 500 ms au niveau du champs récepteur neuronal (C.R) préalablement localisé. La présentation dichoptique est réalisée grâce aux lunettes stereo (cf. partie C.1.).
- b. Représentation d'un réseau carré de luminance.
- c. Représentation d'un stéréogramme de points aléatoires.

C. STIMULI VISUELS

Les stimuli visuels sont générés sur un ordinateur réservé à cet usage par le logiciel Vision Works (Vision Research Graphic) et présentés sur l'écran de stimulation situé face au singe. Deux types de stimuli ont été employés : (1) des réseaux carrés de luminance, pour tester la sélectivité à l'orientation et (2) des stéréogrammes à points aléatoires dynamiques, pour tester la sélectivité à la disparité positionnelle. Tester la sensibilité à la disparité positionnelle implique d'avoir un système de présentation dichoptique des stimuli visuels (permettant de présenter les stimuli visuels séparément à chaque œil). Le système de présentation dichoptique que nous utilisons permet de manipuler indépendamment les images présentées à l'œil droit et à l'œil gauche avec un seul écran de stimulation. Son principe est expliqué dans un premier temps avant de détailler les caractéristiques des deux types de stimuli visuels utilisés.

C.1. PRESENTATION DICHOPTIQUE

Les écrans vidéos ont une fréquence de rafraîchissement (balayage vertical) qui est exploitée pour réaliser une stimulation visuelle dichoptique. Pour cela, le singe est équipé de lunettes stéréo à cristaux liquides qui obstruent alternativement les champs de vue de l'œil droit et de l'œil gauche (figure 2-1a). Si la fréquence d'alternance œil droit / œil gauche de

ces lunettes est synchronisée à la fréquence de rafraîchissement de l'écran vidéo, il devient alors possible de présenter une image à l'œil droit uniquement, puis de présenter, après un rafraîchissement de l'écran, une image (identique ou différente) à l'œil gauche uniquement.

La fréquence commune à l'écran et aux lunettes stéréo dans notre dispositif est de 120 Hz, ce qui correspond à une fréquence de présentation par œil de 60 Hz (chaque œil a accès à son image 60 fois par seconde, ce qui est bien en deçà du seuil de fusion temporelle).

C.2. RESEAUX CARRÉS DE LUMINANCE ET ORIENTATION

Un réseau carré de luminance orienté verticalement est présenté dans la figure 2-1b. Les réseaux que nous utilisons sont statiques. Ils ont un contraste maximum, un diamètre de 6° et une fréquence spatiale de 2 cycles par degrés d'angle visuel. Le réseau peut être présenté avec 8 orientations distinctes, séparées de $22,5^\circ$, et couvrant le rang d'orientation 0- 180° . Bien que la sensibilité à la disparité positionnelle ne soit pas testée avec ces réseaux, ils sont présentés de façon dichoptique (pour ne pas avoir à enlever les lunettes stéréo à chaque changement de protocole) mais les réseaux présentés à l'œil droit et à l'œil gauche sont identiques et superposés sur l'écran de stimulation.

C.3. STEREOGRAMMES DE POINTS ALEATOIRES DYNAMIQUES ET DISPARITE

Les stéréogrammes de points aléatoires dynamiques ont été présentés dans le premier chapitre, un exemple est représenté dans la figure 2-1c. Les trames de points blancs sur fond noir sont identiques pour l'œil droit et pour l'œil gauche, excepté le décalage spatial (la disparité positionnelle) introduit entre ces trames. Le renouvellement des trames à chaque stimulation dichoptique permet de «gommer» toute information spatiale monoculaire liée à ce décalage spatial. Un avantage important offert par ce type de stimulus non orienté est la possibilité de tester la sensibilité à la disparité positionnelle dans les dimensions horizontale et verticale, alors qu'avec un réseau, la sensibilité à la disparité ne peut être testée que dans la direction orthogonale à l'orientation de ce réseau (*cf.* figure 1-11 du 1^{er} chapitre).

Les stéréogrammes que nous utilisons ont une taille de 6° d'angle visuel. Les points blancs sur fond noir ont une taille de $0,06^\circ$ et une densité de 20%. La disparité horizontale est introduite en décalant spatialement les trames de chaque œil dans la dimension horizontale sur l'écran de stimulation et la disparité verticale est introduite en décalant ces trames dans la dimension verticale.

Aussi bien pour les réseaux que pour les stéréogrammes, la taille du stimulus visuel (6°) est choisie pour que la totalité du champ récepteur neuronal soit couvert. Pour certains neurones de V2 à grand champ récepteur, les stimuli sont agrandis (12°). La taille des stimuli est en moyenne 6 fois supérieure à celle des champs récepteurs.

D. RECUEIL ET TRAITEMENT DES DONNEES

Le déroulement des enregistrements est contrôlé en temps réel par un ordinateur sous environnement UNIX, avec un programme spécialement conçu pour ce genre d'expérimentation : REX (Hays et al., 1982). REX envoie un signal à l'ordinateur générant les stimuli pour initier un essai (apparition de la cible de fixation sur l'écran de stimulation). Il reçoit chaque milliseconde le signal de position des yeux et peut ainsi interrompre l'essai immédiatement si le regard du singe sort de la fenêtre de fixation. En cours d'enregistrement, REX offre 2 sorties écrans possibles : la première est la position des yeux du singe et la deuxième est la réponse du neurone sous forme de raster (cf. partie C.3.).

D.1. SIGNAL DE POSITION DES YEUX

Dans le poste expérimental, quatre grosses bobines, une paire horizontale et une paire verticale, génèrent un champ magnétique alternativement horizontal et vertical (en quadrature spatiale et temporelle) autour de la tête de l'animal. Ce champ magnétique induit un courant alternatif faible dans les bobines oculaires, courant qui est transmis au niveau des connecteurs situés sur la casquette de fixation (cf. partie A.2.). Lorsque le regard du singe se déplace d'un point à un autre (en condition « tête fixe »), le mouvement des yeux entraîne un mouvement des bobines oculaires et une variation du courant induit dans ces bobines par le champ magnétique. Ce signal analogique est filtré, amplifié, et dissocié en fonction de la phase d'alternance horizontale / verticale du champ magnétique pour recouvrer la position horizontale et verticale des yeux du singe en temps réel (C-N-C Engineering). On peut ainsi suivre sur l'écran de contrôle le mouvement des yeux du singe en temps réel.

D.2. REPONSES NEURONALES

L'activité électrique générée par les neurones est captée par l'électrode sous forme de signal analogique qui suit un circuit classique d'amplification et de filtrage. Lorsqu'un signal unitaire est isolé, les PAs générés par ce neurone sont discriminés du bruit ambiant (par leur amplitude ou par leur forme). L'occurrence d'un PA étant un événement de type « tout ou rien », ce signal analogique est transformé en signal digital qui est échantillonné avec une fréquence de 1000 Hz . Pour un essai correct, la réponse neuronale est enregistrée sur une période débutant 100 ms avant le début de la stimulation visuelle (-100 ms) et finissant 500 ms après cet événement (+500 ms). La réponse neuronale est quantifiée en fréquence de décharge, c'est-à-dire en nombre de PAs émis par seconde consécutivement à l'apparition du stimulus.

D.3. PRESENTATION GRAPHIQUE ET TRAITEMENT STATISTIQUE DES REPONSES NEURONALES

D.3.1. Présentation graphique

D.3.1.1. Rasters

Le raster est une forme classique de représentation graphique des réponses neuronales « brutes ». Deux exemples de raster sont présentés en figure 2-2. Ces deux rasters ont été obtenus pour le même neurone, testé consécutivement avec un réseau carré à différentes orientations (figure 2-2a) et avec un stéréogramme à points aléatoires dynamique contenant différentes valeurs de disparité horizontale (figure 2-2b). Chaque ligne correspond à une réponse du neurone enregistrée pour un stimulus spécifié sur l'axe des ordonnées. Chaque point correspond à l'occurrence d'un PA. L'axe des abscisses représente le temps relatif (en millisecondes) par rapport au début de la stimulation.

Quatre observations importantes peuvent être formulées au vue de ces rasters :

1/ Des PAs peuvent être générés en absence de stimulation visuelle (les points en avant de la ligne du 0 de stimulation). Ces PAs constituent l'activité spontanée du neurone.

2/ L'activité visuelle évoquée par la stimulation arrive avec un délai par rapport à l'apparition du stimulus. Ce délai correspond à la latence de la réponse visuelle.

3/ Pour ce neurone, tous les stimuli visuels présentés n'évoquent pas le même niveau de réponse. Le neurone répond donc sélectivement à certains stimuli et pas (ou moins) à d'autres.

4/ Les réponses évoquées par la présentation répétée d'un même stimulus diffèrent légèrement les unes des autres.

Les points 3/ et 4/ soulignent le fait qu'il existe (au moins) 2 sources de variabilité dans la réponse d'un neurone visuel: le changement du stimulus (variabilité inter-condition) et l'aspect stochastique de la réponse neuronale (variabilité intra-condition).

D.3.1.2. Profils de réponse (courbes de sélectivité)

Le profil de réponse permet d'estimer visuellement le poids relatif des 2 sources de variabilité de la réponse neuronale (inter-condition et intra-condition). Les réponses moyennes du neurone (avec l'erreur standard à la moyenne ; ou e.s.m) sont représentées en fonction des stimuli les ayant induites. Le profil de réponse construit à partir du raster montré en figure 2-2a est présentée en figure 2-2c. Celui correspondant au raster montré en figure 2-2b est présentée en figure 2-2d. Ce neurone répond sélectivement à la fois à l'orientation d'un réseau et à la disparité horizontale introduite dans un stéréogramme de points aléatoires.

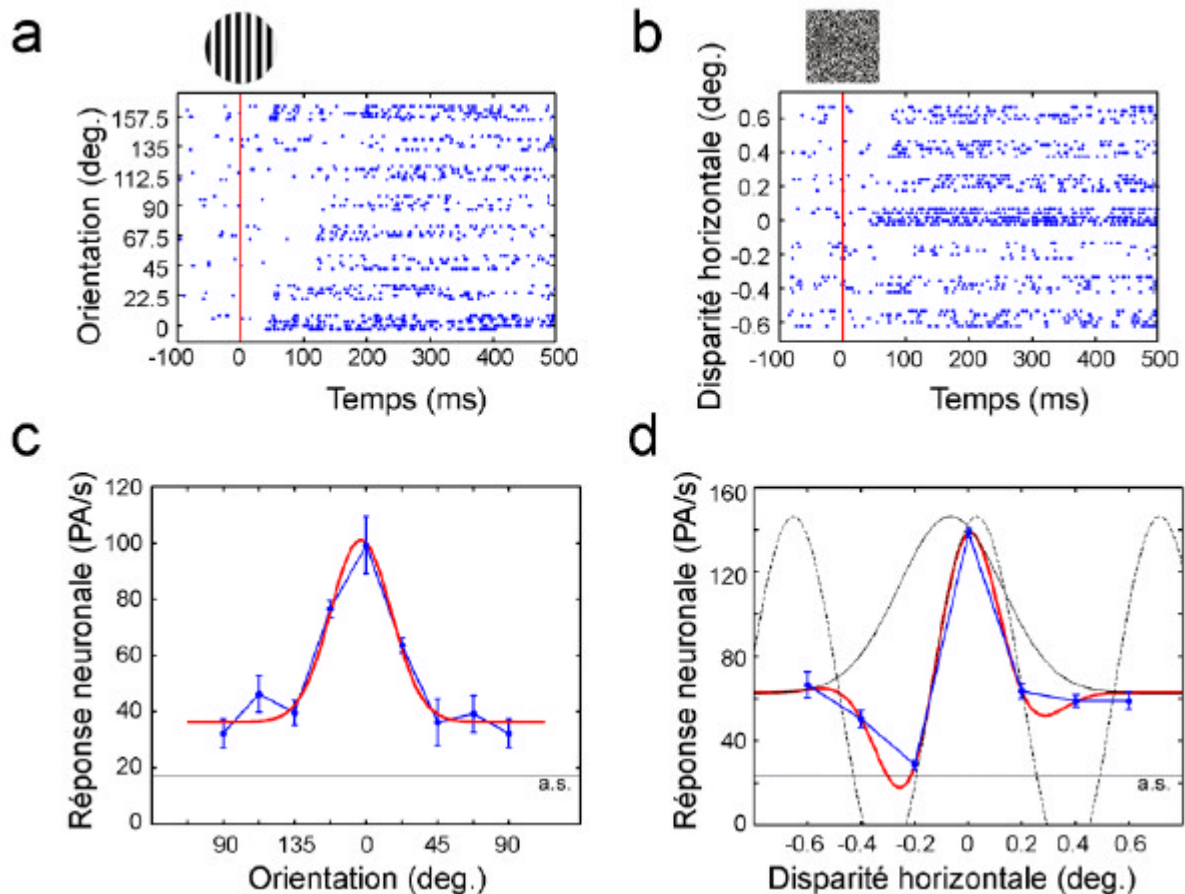


Figure 2.2.

a. Raster d'un neurone testé avec un réseau carré à différentes orientations. Chaque ligne est une réponse différente pour une orientation du réseau spécifiée sur l'axe des ordonnées. Chaque point correspond à un PA, dont le temps d'apparition par rapport au début de la stimulation ($t = 0$ ms) est indiqué sur l'axe des abscisses.

b. Raster obtenu avec le même neurone testé cette fois avec un stéréogramme de points aléatoires dynamique contenant différentes valeurs de disparités horizontales.

c. Profil de réponse à l'orientation (en bleu). Le niveau de réponse moyen (\pm e.s.m) est reporté pour les différentes orientations testées. Le niveau d'activité spontanée (a.s.) est indiqué par la barre horizontale fine. La courbe rouge est l'ajustement statistique Gaussien de ce profil.

d. Profil de réponse à la disparité horizontale (en bleu). Le niveau de réponse moyen (\pm e.s.m) est reporté pour les différentes valeurs de disparité testées. Le niveau d'activité spontanée (a.s.) est indiqué par la barre horizontale fine. La courbe rouge est l'ajustement statistique Gabor de ce profil.

D.3.2. Traitement statistique

D.3.2.1. Neurone visuel ? Neurone sélectif ?

Un neurone sera considéré « visuel » pour un stimulus donné si la réponse visuelle évoquée par ce stimulus diffère significativement de l'activité spontanée du neurone. Ceci est apprécié par un test t de Student comparant l'activité spontanée du neurone à son activité visuelle. Le seuil pour considérer le neurone visuel est fixé à $p < 0.05$.

Un neurone sera considéré «sélectif » si les niveaux de réponses évoqués par différents stimuli (les différentes orientations du réseau ou les différentes valeurs de disparité introduites dans le stéréogramme) sont significativement différentes les uns des autres. Ceci revient à comparer les variabilités inter-condition et intra-condition de la réponse neuronale, ce que fait une ANOVA à 1 facteur (avec les différents stimuli comme facteur influant sur les niveaux de réponse neuronale). Le seuil pour considérer le neurone sélectif est fixé à $p < 0.05$.

Les valeurs caractérisant les variabilités inter-condition et intra-condition dans l'ANOVA ($MS_{between}$ et MS_{within} respectivement) sont aussi utilisées pour calculer un index de sélectivité (F_{index}). Le F_{index} peut prendre des valeurs comprises entre 0 et 1, il correspond à une normalisation de la valeur du F de l'ANOVA (Prince et al., 2002a). La formule pour le calculer est la suivante:

$$F_{index} = \frac{MS_{between}}{(MS_{between} + MS_{within})}.$$

Plus la variabilité dans la réponse neuronale induite par un changement de stimulus sera forte par rapport à celle existant pour la répétition du même stimulus est plus la valeur du F_{index} tendra vers 1.

D.3.2.2. Ajustement statistique des profils de réponse

Puisqu'un des objectifs de notre étude est de comparer les caractéristiques d'encodage de la disparité (et de l'orientation) dans les régions de projections rétiniennes centrale et périphérique de l'aire V1, il est nécessaire de pouvoir les quantifier. En d'autres termes, le profil de réponse d'un neurone sélectif à la disparité (à l'orientation) doit pouvoir être résumé par une série de paramètres mathématiques, permettant de le comparer aux profils de réponse d'autres neurones sélectifs à la disparité (à l'orientation). Pour cela, des ajustements statistiques (fittings) ont été réalisés par la méthode des moindres carrés (en utilisant l'algorithme de Levenberg-Marquardt ; Press et al., 1992).

Fonctions Gabor et ajustement statistique des profils de réponse à la disparité

Les profils de réponse à la disparité positionnelle sont ajustés statistiquement avec des fonctions Gabor. Ces fonctions sont utilisées ici comme un outil de description mathématique, et non comme une validation du modèle d'énergie (cf. partie C.2.2.2), car elles se sont révélées pouvoir décrire une grande majorité des profils obtenus expérimentalement chez le singe pour la disparité horizontale (Prince et al., 2002b) et pour la disparité verticale (Durand et al., 2002).

Une fonction Gabor correspond à la multiplication d'une fonction Gaussienne par une fonction cosinus. Elle est définie par :

$$R(d) = A \times \exp\left(\frac{-(d - d_0)^2}{2\sigma^2}\right) \times \cos(2\pi f(d - d_0) + \phi) + B,$$

où la réponse du neurone, R , est exprimée en fonction de la valeur de disparité positionnelle, d , présentée au neurone. A et B sont respectivement l'amplitude et le niveau de

base de l'enveloppe Gaussienne, qui a son pic pour la valeur de disparité d_0 , et une déviation standard (ou bande passante) \mathbf{s} . La fonction cosinus est définie par sa fréquence, f (dite fréquence de disparité) et sa phase, \mathbf{f} , par rapport au pic Gaussien.

Un problème lié à l'ajustement statistique des profils de réponse à la disparité par une fonction Gabor est que plusieurs solutions locales sensiblement différentes peuvent souvent rendre compte d'une même forme de profil. Ceci est directement lié au fait que la fonction Gabor est construite par la multiplication d'une fonction gaussienne et d'une fonction cosinus, et que la variation des paramètres associés à un de ces termes peut dans certains cas être compensée par la variation des paramètres de l'autre terme pour fournir deux fonctions Gabor aux formes très similaires. Ainsi, plusieurs jeux de paramètres distincts peuvent convenir pour la description d'un même profil de réponse.

Pour atténuer ce problème, la **fréquence de disparité (f)** est déterminée préalablement à l'ajustement statistique, ce qui réduit le nombre de paramètres libres de 6 à 5 et permet de « fixer » un paramètre important de ces fonctions, puisque la fréquence de disparité rend compte de la finesse avec laquelle la réponse d'un détecteur de disparité est modulée par la disparité. Pour cela, nous suivons la méthode développée par Prince et collaborateur (2002b). Une décomposition de Fourier est appliquée au profil expérimental après avoir préalablement soustrait le niveau moyen de réponse (toutes disparités confondues) aux réponses moyennes évoquées par chacune des valeurs de disparité testées (pour éliminer la composante DC). La fréquence de disparité est alors déterminée comme la valeur de disparité associée à la plus grande énergie dans le spectre fréquentiel fourni par la décomposition de Fourier.

L'ajustement statistique Gabor du profil de réponse présenté en figure 2-2d est la courbe rouge superposée sur la courbe expérimentale. Les composantes Gaussienne et cosinus de cette fonction Gabor sont aussi représentées (trait fin noir et trait pointillé noir respectivement).

Fonctions Gaussiennes et ajustement statistique des profils de réponse à l'orientation

Les profils de réponse à l'orientation sont ajustés statistiquement avec des fonctions Gaussiennes. Ces fonctions capturent bien la forme en cloche, souvent symétrique, généralement observée pour les profils de réponse à l'orientation (Swindale, 1998). Elles sont définies par :

$$R(r) = A \times \exp\left(\frac{-(r-r_0)^2}{2\mathbf{s}^2}\right) + B,$$

où la réponse du neurone, R , est exprimée en fonction de l'orientation du réseau, r , présenté au neurone. A et B sont respectivement l'amplitude et le niveau de base de l'enveloppe Gaussienne, qui a son pic pour l'orientation du réseau r_0 , et une déviation standard (ou bande passante) \mathbf{s} . Les fonctions Gaussiennes ont un équivalent pour les données circulaires : les fonctions von Misses (Batsholet, 1965), mieux adaptées pour ajuster les profils de réponse à l'orientation (cette dernière étant une variable circulaire). Les fonctions Gaussiennes ont cependant été retenues car leur utilisation est plus commune (Li et al., 2003, pour la plus récente analyse de population de neurones sélectifs à l'orientation) et parce qu'il

existe un rapport direct entre les paramètres de ces fonctions et les caractéristiques de la sélectivité : le pic, l'amplitude et la déviation standard de la Gaussienne sont des estimations directes de l'orientation préférée, l'amplitude de la réponse et la largeur de bande passante des profils.

L'ajustement statistique Gaussien de la courbe de sélectivité présentée en figure 2-2c est la courbe rouge superposée sur la courbe expérimentale.

Que ce soit pour les ajustements Gabor des profils de réponse à la disparité ou pour les ajustements Gaussiens des profils de réponse à l'orientation, la description mathématique n'est considérée valide que si l'ajustement statistique explique plus de 75% de la variabilité inter-condition mesurée ($r^2 > 0,75$).

Les analyses statistiques détaillées ci-dessus et celles spécifiques à chaque étude (et détaillées plus loin dans le rapport) ont été réalisées avec MATLAB (Math Works) et les « boîtes à outils » associées de Statistique et d'Optimisation.

Chapitre 3

ETUDE I

CARACTERISTIQUES D'ENCODAGE DES DISPARITES HORIZONTALES ET VERTICALES DANS L'AIRE V1 CENTRALE ET PERIPHERIQUE

Ce chapitre présente l'étude que nous avons réalisée sur l'encodage des disparités horizontales et verticales dans les représentations, centrale et périphérique, du champ visuel dans l'aire visuelle primaire. Son objectif est de déterminer si une organisation fonctionnelle pour l'encodage des disparités existe dans l'aire V1. Les composantes horizontales et verticales de la disparité ne surviennent pas dans les mêmes rangs et ne remplissent pas les mêmes rôles fonctionnels dans le centre et la périphérie du champ visuel. Dès lors, si une organisation fonctionnelle pour l'encodage de ce signal existe dans l'aire V1, il devrait se traduire par une gestion différente des disparités horizontales et verticales et par une dépendance de l'excentricité rétinienne. Nous verrons que les résultats obtenus démontrent une organisation de cet encodage et permettent de rejeter l'idée que la sensibilité aux disparités positionnelles est le simple reflet d'une imprécision du câblage nerveux binoculaire.

A. PRESENTATION DE L'ETUDE

La composante horizontale des disparités positionnelles (la disparité horizontale) est généralement considérée comme la principale, sinon unique, source d'informations pour la vision stéréoscopique (Julesz, 1971; Howard, 2002). Pour cette raison, la majorité des travaux portant sur l'étude des bases neurophysiologiques de la vision stéréoscopique s'est attachée à étudier les caractéristiques d'encodage de la disparité horizontale (Gonzalez et Perez, 1998a, pour revue). Chez le primate notamment, dans la représentation centrale du champ visuel de l'aire V1, Poggio et collaborateurs (1977; 1981; 1985; 1988; 1995) ont révélé l'existence de cellules binoculaires activées préférentiellement pour des valeurs angulaires de disparités horizontales correspondant à des objets situés en avant du plan du regard (disparités croisées), dans le plan du regard (disparité nulle) ou derrière le plan du regard (disparités positives). Ceci les a amenés à proposer l'existence de classes distinctes de détecteurs (TE, TI, TN, TF, FA et NE ; cf. partie C.3.1. du premier chapitre) dont l'activité servirait de signal de base pour la vision stéréoscopique (les groupes de cellules TE/TI, TN/NE et TF/FA étant respectivement en charge des objets dans le plan du regard, en avant ou derrière celui-ci).

Ces études attribuent ainsi une signification fonctionnelle aux cellules binoculaires dans l'aire V1 par le fait qu'elles sont préférentiellement activées sur une gamme étendue de disparités horizontales. Cependant, cette sensibilité aux disparités positionnelles pourrait ne refléter qu'une imprécision du câblage nerveux binoculaire à réaliser de « parfaites » cellules binoculaires dont les champs récepteurs seraient en exacte correspondance pour les deux yeux (Howard, 2002).

Si l'aire V1 est spécifiquement impliquée dans l'encodage d'un signal servant à la vision stéréoscopique, alors deux hypothèses peuvent être faites :

1/ Dans la **représentation centrale du champ visuel, une spécialisation pour l'encodage de la disparité horizontale** devrait être trouvée, au détriment de la disparité verticale qui survient dans une gamme de valeurs angulaires beaucoup plus faible et ne porte pas d'information utile à la vision stéréoscopique (Howard, 2002). Cette idée est cohérente avec l'effet « bruit » de la disparité verticale en région centrale du champ visuel, où le percept stéréoscopique, construit à partir de la disparité horizontale, est dégradé ou détruit par l'ajout de disparité verticale (Nielsen et Poggio, 1984; Prazdny, 1987; Stevenson et Schor, 1997).

2/ Dans la **représentation périphérique du champ visuel, un véritable encodage de la disparité verticale** devrait être trouvé. En effet, la disparité verticale y est présente sur une gamme de valeurs angulaires plus importante et elle permet théoriquement de recouvrir les paramètres de la fixation binoculaire (distance de fixation et direction du regard ; (Longuet-Higgins, 1982; Mayhew, 1982). Des études psychophysiques ont également montré que la disparité verticale intervient dans la construction du percept stéréoscopique pour des stimuli larges, s'étendant dans la périphérie du champ visuel (Rogers et Bradshaw, 1993 ; Kaneko et Howards, 1996, 1997), alors que son implication pour des petits stimuli centraux n'a pas pu être démontrée (Cumming et al., 1991; Sobel et Collett, 1991).

Si, au contraire, la sensibilité aux disparités positionnelles dans l'aire V1 reflète une limitation dans la précision du câblage nerveux (pour amener les images rétiniennes droite et gauche en correspondance parfaite), alors les erreurs de « correspondance binoculaire » devraient être réparties de manière équivalente dans les dimensions horizontale et verticale, aussi bien dans la représentation centrale que périphérique du champ visuel. Ainsi, des caractéristiques d'encodage similaires pour les disparités horizontales et verticales devraient être révélées.

A notre connaissance, la double comparaison des caractéristiques d'encodage de la disparité horizontale et de la disparité verticale dans les représentations centrale et périphérique du champ visuel n'a été effectuée que dans une étude portant sur l'aire 17 du chat anesthésié (Joshua et Bishop, 1970). Les résultats en sont plutôt surprenants puisqu'ils rapportent en périphérie une augmentation du rang des disparités horizontales encodées mais une diminution de celui des disparités verticales. Chez le singe, aucune étude n'a porté sur la sensibilité aux disparités positionnelles dans la représentation périphérique du champ visuel. Dans la représentation centrale, Gonzalez et collaborateurs (1993a) ont révélé une sensibilité neuronale à la disparité verticale, avec la présence exclusive de cellules ayant une interaction binoculaire optimale en absence de disparité verticale (profils de réponse centrés sur 0°, de types TE-like et TI-like), suggérant donc que la disparité horizontale pourrait être encodée sur un rang de valeurs angulaires supérieur à celui de la disparité verticale¹⁹. Poggio (1995) a mis en évidence le même type de sensibilité à la disparité verticale dans la représentation centrale des aires V3 et V3A. Cependant, ces deux travaux, plus intéressés à démontrer l'existence d'une sensibilité à la disparité verticale qu'à comparer les caractéristiques d'encodage entre composantes horizontales et verticales des disparités, n'apportent qu'une réponse qualitative à la première des prédictions associées à une spécialisation de l'aire V1 pour la vision stéréoscopique (spécialisation pour la disparité horizontale dans la représentation centrale).

Nous avons testé la sensibilité des neurones à la disparité horizontale et à la disparité verticale dans les régions dorsale (centrale) et calcarine (périphérique) de l'aire V1 du singe. Notre étude, en élargissant ainsi l'étude de l'encodage des disparités positionnelles à la composante verticale des disparités et à la représentation périphérique du champ visuel, devrait permettre de vérifier les deux prédictions associées à une spécialisation de l'aire V1 pour l'encodage du signal servant la vision stéréoscopique :

- existe-t-il une spécialisation pour l'encodage des disparités horizontales dans la représentation centrale du champ visuel ?
- L'encodage des disparités verticales est-il plus spécifiquement rencontré dans la représentation périphérique de l'aire visuelle primaire ?

Les résultats présentés dans cette étude portent principalement sur l'analyse des profils de réponse à la disparité horizontale (sans disparité verticale) et des profils de réponse à la disparité verticale (sans disparité horizontale). Pour certaines cellules, les surfaces de réponse

¹⁹ Une anisotropie dans les rangs d'encodage horizontal / vertical a déjà été rapportée chez le chat (Barlow et al., 1967), avant d'être démentie par des travaux ultérieurs (Nikara et al., 1968 ; Joshua et Bishop, 1970 ; von der Heydt et al., 1978 ; LeVay et Voigt, 1988).

à la disparité ont pu être construites. Ces dernières nous serviront à caractériser l'encodage bidimensionnel des détecteurs de disparité. Les profils de réponse doivent être envisagés comme des « coupes » horizontales et verticales opérées au centre des surfaces de réponse. Quatre populations de profils sont comparées dans cette analyse. Les profils de réponse pour la disparité horizontale et ceux pour la disparité verticale forment deux populations qui sont elles-mêmes subdivisées suivant leur appartenance à des cellules de la représentation centrale ou de la représentation périphérique du champ visuel.

La comparaison entre ces populations porte sur trois points principaux : (1) la répartition des cellules dans les classes proposées par Poggio (1995), (2) la finesse et les rangs d'encodage et (3) la contribution des disparités de phase et de position à ces rangs d'encodage (Prince et al., 2002a). Les résultats de cette analyse seront discutés d'un point de vue fonctionnel pour déterminer en quoi les caractéristiques d'encodage peuvent rendre compte des fonctions binoculaires que sont la fusion sensorielle, la vision stéréoscopique et le contrôle oculomoteur de la fixation binoculaire²⁰.

²⁰ Une partie de ces résultats a été publiée sous forme d'article (Durand et al., 2002) et d'abstract (Durand et al., 2001). Un autre article est actuellement en préparation.

B. ASPECTS METHODOLOGIQUES

Se reporter au chapitre précédent pour les aspects méthodologiques généraux. Seuls les aspects spécifiques à cette étude sont détaillés ci-après.

B.1. SUJETS

Trois singes (*Macacca mulatta*) sont impliqués dans cette étude : deux femelles adultes (*Aglae* et *Susy*) et un jeune mâle (*Boris*). Deux des trois animaux ont été testés à la fois dans la représentation centrale et dans la représentation périphérique du champ visuel pour leur sensibilité à la disparité positionnelle. Les données obtenues avec le troisième singe (*Aglae*) ne concernent que la représentation centrale du champ visuel.

Les animaux ont été préparés pour les enregistrements électrophysiologiques (pose des bobines oculaires et de la chambre d'enregistrement au dessus de l'aire V1) et entraînés dans la tâche de fixation binoculaire. Tous les protocoles sont en accord avec la législation française et les recommandations européennes (EUVD 86/609/EEC) sur les soins et l'utilisation des animaux de laboratoire.

B.2. STIMULI

Des stéréogrammes de points aléatoires dynamiques sont utilisés pour étudier l'encodage des disparités positionnelles. Leur taille (6° d'angle visuel) a été choisie pour recouvrir largement l'étendue des champs récepteurs. La disparité horizontale est introduite en déplaçant en sens contraire, dans la dimension horizontale, les trames de points présentées à chacun des yeux. La disparité verticale est introduite par un déplacement en sens contraire de ces trames dans la dimension verticale (*cf.* figure 1-11e et 1-11f). La disparité horizontale croisée (en avant de l'horoptère) est négative par convention et la disparité horizontale non croisée (en arrière de l'horoptère) est positive. Pour la disparité verticale, un signe positif correspond à l'image pour l'œil droit au dessus de l'image pour l'œil gauche.

Les disparités horizontales et verticales sont testées sur un rang de 1.2° (entre -0.6° et $+0.6^\circ$, avec un pas de 0.2°) qui peut, suivant les caractéristiques des profils de réponse, être ajusté à un rang de 0.8° (entre -0.4° et $+0.4^\circ$, avec un pas de 0.1°) ou de 2.4° (entre -1.2° et $+1.2^\circ$, avec un pas de 0.4°).

Nous avons mesuré, pour les mêmes cellules, les profils de réponse à la disparité horizontale (sans disparité verticale) puis à la disparité verticale (sans disparité horizontale). Pour un certain nombre d'entre elles, les surfaces de réponse à la disparité ont pu être construites *a posteriori*.

B.3. TRAITEMENT DES DONNEES

B.3.1. Détermination des classes de détecteurs : une nouvelle méthode

Même si la classification des détecteurs de disparité proposée par Poggio et collaborateurs (1977, 1981, 1988, 1995) ne semble pas correspondre à des groupes distincts de cellules mais plutôt à des prototypes le long d'un continuum (LeVay et Voigt, 1988 ; Prince et al., 2002b), elle s'avère être un outil précieux. En effet, cette classification est largement utilisée dans le domaine et permet donc des comparaisons générales entre études.

Dans la plupart des travaux, les classes de détecteurs sont déterminées « à l'œil ». Freeman et Ohzawa (1990) ont proposé d'utiliser le paramètre phase (f) de l'ajustement Gabor des profils de réponse afin de distinguer les types TE, TI, NE et FA (cf. partie C.3.1. du 1^{er} chapitre et figure 3-1).

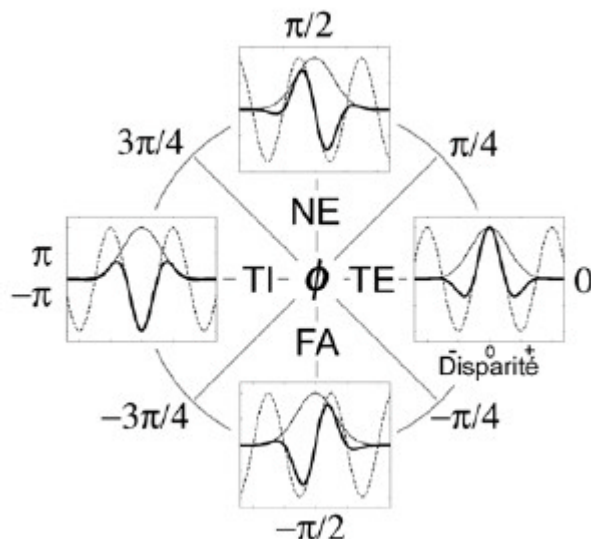


Figure 3-1

Méthode de classification des profils de réponse à la disparité en fonction du paramètre phase (f) des fonctions Gabor servant à l'ajustement statistique.

Pour les profils de type TE : $-p/4 < f < p/4$; pour les profils de type NE : $p/4 < f < 3p/4$; pour les profils de type FA : $-3p/4 < f < -p/4$; et pour les profils de type TI : $f > 3p/4$ ou $f < -3p/4$.

Cette méthode, utilisée chez le singe par Prince et collaborateurs (2002b) et par Durand et collaborateurs (2002), n'a cependant pas été retenue dans cette analyse pour deux raisons. La première raison est son impossibilité à discriminer les types TN et TF, car seule la forme générale des profils de réponse est utilisée et pas leur finesse. Or, ce dernier paramètre est susceptible de varier avec l'excentricité rétinienne (Howard, 2002) et il doit donc être pris en compte dans une comparaison des caractéristiques d'encodage entre régions centrale et périphérique.

La seconde raison est que les **disparités de position** ne sont pas prises en compte par cette méthode, qui est basée uniquement sur les **disparités de phase**. Ce problème et les erreurs auxquelles il conduit sont illustrés dans la figure 3-2. Sur un profil théorique de réponse à la disparité décrit par une fonction Gabor (courbe en gras), la disparité de position ($d.pos$) correspond au décalage de l'enveloppe gaussienne (courbe fine) par rapport au zéro de disparité. Dans ce cas, la zone de sensibilité à la disparité est déplacée vers des valeurs

angulaires négatives. La disparité de phase (*d.pha*) est, pour sa part, représentée par le décalage du terme cosinus (courbe pointillée) par rapport à l'enveloppe gaussienne. Dans ce cas, la disparité de phase creuse la région inhibée à gauche du pic principal et déplace ce dernier vers des valeurs angulaires de disparités positives. Avec la méthode de classification basée sur la phase, ce profil théorique serait classé FA, et ce bien que la disparité préférée (*dp*) soit négative.

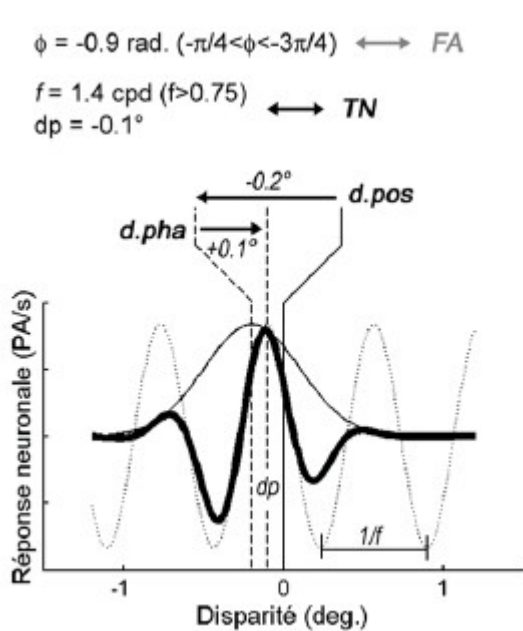


Figure 3-2

Profil de réponse théorique à la disparité décrit par une fonction Gabor.

La méthode des phases indique un profil de type FA ($-3p/4 < f < -p/4$), alors que la disparité préférée (*dp*) est négative. Ceci est dû au fait que seule la disparité de phase (*d.pha*) est considérée, et pas la disparité de position (*d.pos*).

Avec une méthode de classification basée sur la disparité préférée (*dp*) et sur la fréquence de disparité (*f*), ce profil est classé TN.

Puisque la classification des profils de réponse initialement proposée par Poggio est principalement basée sur deux critères : la **disparité préférée** et la **finesse d'encodage**, nous proposons une méthode quantitative de classification basée sur ces deux caractéristiques. La finesse d'encodage est appréciée par la **fréquence de disparité** (*f* sur la figure 3-2), déterminée préalablement à l'ajustement statistique Gabor (*cf.* partie D.3.2.2. du 2^{ème} chapitre), et qui rend bien compte de la finesse avec laquelle la réponse est modulée par la disparité à l'intérieur de l'enveloppe gaussienne. La **disparité préférée** (*dp* sur la figure 3-2) correspond à la valeur de disparité trouvée au pic d'interaction binoculaire (activation ou inhibition). Elle est rencontrée, dans cet exemple, pour un pic d'activation mais peut aussi correspondre à un pic d'inhibition (un creux), si l'amplitude de ce dernier par rapport au niveau de base de la réponse (*B*) est supérieure à celui du pic d'activation.

Cette méthode permet de discriminer les profils de réponse fins (TE, TI, TN et TF) des profils de réponse plus larges (NE et FA). Après inspection visuelle des profils, nous avons fixé la limite entre ces deux grandes catégories à une fréquence de disparité égale à 0.75 cycle par degré (cpd). Les cellules ayant une fréquence de disparité inférieure sont considérées NE ou FA et les cellules dont la fréquence est supérieure sont dans une des 4 classes de cellules « tuned », suivant la valeur de disparité préférée qui leur est associée. Les cellules ayant une

disparité préférée dans le rang $\pm 0.15^\circ$ autour d'une disparité nulle sont considérées TE ou TI et celles ayant une activation binoculaire optimale au-delà de ce rang sont classées TN ou TF (suivant le signe négatif ou positif de la disparité associée à ce pic). Pour l'exemple théorique de la figure 3-2, une disparité préférée de -0.2° et une fréquence de disparité de 1.4 cpd la désignent comme appartenant à la classe TN.

Cette classification est étendue aux profils de réponse à la disparité verticale, en apposant le terme «like» à ces catégories (Gonzalez et al., 1993) pour marquer le fait que, contrairement au signe de la disparité horizontale, le signe de la disparité verticale n'est pas directement en rapport avec la profondeur relative.

B.3.2. Méthode de quantification des disparités de phase et de position

Une question que nous avons abordée dans cette étude concerne la contribution relative des disparités de phase et de position (cf. figure 3-2) dans les rangs d'encodage. Selon le modèle d'énergie, ces deux types de disparité rendent directement compte des différences de phase et de position entre champs récepteurs²¹.

Les cellules répondant aux stéréogrammes étant très majoritairement complexes (Poggio et al., 1985, 1988 ; Prince et al., 2002a), la présence d'une différence de phase entre champs récepteurs n'est pas directement mesurable (puisque les champs récepteurs des cellules complexes ne présentent pas de régions distinctes ON et OFF pour la luminance). Il existe, cependant, un moyen d'estimer indirectement dans quelle mesure ces deux mécanismes interviennent, en utilisant la forme des profils de réponse à la disparité. Cette méthode, développée par Prince et collaborateurs (2002a), propose que le profil de réponse à la disparité d'une cellule complexe est directement dépendant de la structure des champs récepteurs des cellules simples binoculaires qui s'y projettent : elle part donc du principe que le modèle d'énergie binoculaire est valide chez le singe²².

Dans la figure 1-9 (cf. partie A.2.2.1. du 1^{er} chapitre), il apparaît clairement que ces deux mécanismes (phase et position) peuvent rendre compte d'une même disparité préférée (positive dans ce cas). Cependant, la différence de position produit un pic de sélectivité symétrique alors que la différence de phase est signée par une asymétrie du pic de sélectivité principal (avec une région inhibée plus importante à gauche qu'à droite du pic dans ce cas). Ainsi, la différence de phase est associée à une valeur de phase non nulle dans la fonction Gabor, qui décale le pic de sélectivité par rapport au centre de l'enveloppe Gaussienne.

La contribution de la disparité de position correspond au décalage du pic de l'enveloppe gaussienne, d_o , par rapport au zéro. La contribution de la disparité de phase (en absence de disparité de position) correspond au paramètre phase de la fonction Gabor (f), en radian, rééchelonné par l'inverse de la fréquence de disparité ($1/f$) pour fournir une estimation en

²¹ Une *différence de phase* entre champs récepteurs est une différence dans l'agencement des régions ON et OFF ; toutes les autres caractéristiques restant par ailleurs constantes (taille, orientation, position rétinienne, etc.). Une *différence de position* entre champs récepteurs est une différence de localisation des champs récepteurs sur les deux rétines, toutes les autres caractéristiques restant par ailleurs constantes (taille, agencement des régions ON et OFF, etc.) (cf. partie A.2.2.1. du 1^{er} chapitre).

²² Cette question sera abordée dans le prochain chapitre.

degrés. Dans le cas du profil théorique de la figure 3-2, la disparité de position est donc responsable d'une disparité de -0.2° (d_o) et la disparité de phase est de $+0.1^\circ$. Au final, la contribution de ces deux mécanismes conduit à une disparité préférée de -0.1° .

C. RESULTATS

C.1. RESULTATS GENERAUX

C.1.1. Régions d'enregistrements

Chez le primate, deux régions sont classiquement distinguées dans l'aire visuelle primaire : une région superficielle (V1 dorsal), en charge de la représentation centrale du champ visuel, et une région profonde autour du sillon calcarin (V1 calcarin), en charge de la représentation périphérique du champ visuel (au-delà de 7 à 8° d'excentricité rétinienne). Sur la surface médiane d'un hémisphère cérébral, le sillon calcarin a la forme d'un « champignon » dont la « tête » est couchée vers le pôle occipital, sous la région dorsale de V1 (figure 3-3). Sur des coupes parasagittales de plus en plus éloignées du plan médian, la tête de ce champignon tend à régresser pour disparaître complètement dans les sections les plus latérales : la région calcarine se résumant alors au « pied » du champignon (Daniel et Whitteridge, 1961; Gattass et al., 1981; Van Essen et al., 1984).

Les chambres d'enregistrements ont été placées en position relativement basse et médiane dans la région occipitale au dessus de l'aire V1 (4 hémisphères ont été explorés sur 3 singes). Après sacrifice d'un des animaux et analyse histologique, certaines descentes électrophysiologiques ont pu être reconstruites et indiquent une course de l'électrode proche de l'horizontale (représentée dans la figure 3-3a par la ligne continue).

La première zone d'activité rencontrée lors de la descente de la microélectrode appartient au V1 dorsal (en vert sur la figure 3-3a). Les cellules enregistrées vers le point 1 ont des petits champs récepteurs (entre 0.5° et 1.5° ; méd. = 1.1°) dont l'excentricité polaire est comprise entre 0° et 5° (médiane = 2.4° ; figure 3-3b). Après une zone silencieuse d'environ 1000 µm (substance blanche), une deuxième zone d'activité est rencontrée, correspondant à la région calcarine de l'aire V1 (en rouge). Les champs récepteurs des cellules enregistrées vers le point 2 (partie dorsale de la calcarine) sont généralement situés au-delà de 10° d'excentricité horizontale, légèrement au dessus du méridien horizontal du champ visuel. La partie ventrale de la calcarine est souvent trouvée après une zone silencieuse de 500 à 1000 µm. Au point 3, les champs récepteurs ont des positions plus hautes (au-delà de 5° d'excentricité verticale) et souvent plus proches du méridien vertical. Les cellules enregistrées dans la région calcarine de V1 ont des champs récepteurs légèrement plus grands que dans la région dorsale (entre 1° et 2° ; méd. = 1.5°) situés à des excentricités polaires comprises entre 8° et 22° (méd. = 14.1°). Lors des mêmes descentes d'électrodes, des cellules ont aussi été enregistrées dans l'aire V2 (en bleu), rencontrée après une zone silencieuse de 1000 à 2000µm. Dans cette région (point 4), les champs récepteurs sont sensiblement plus grands (entre 2° et 6°, méd. = 3°) et généralement proches du méridien vertical, à des excentricités verticales comprises entre 7 et 20°.

La taille des champs récepteurs dans les aires V1 et V2 à de telles excentricités est en accord avec celle rapportée par Gattass et collaborateurs (1981) et par Orban et collaborateurs (1986).

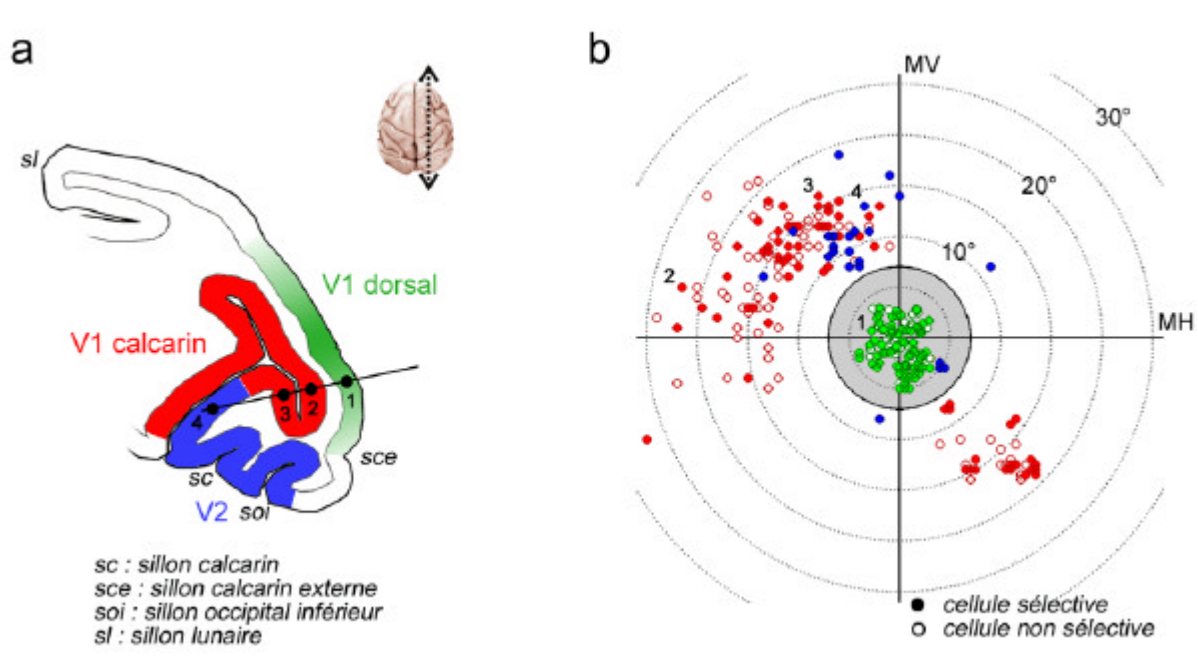


Figure 3-3

a. Représentation schématique des régions d'enregistrements en coupe parasagittale (symbolisée sur la photographie d'un cerveau de macaque présenté au dessus). La ligne noire symbolise une course de la microélectrode, les points 1 à 4 sont les zones d'enregistrements (voir texte pour détail).

b. Localisation des champs récepteurs neuronaux dans le champ visuel. La partie grisée correspond à la représentation centrale du champ visuel (<math><7^\circ</math> d'excentricité rétinienne). Le code couleur des régions anatomiques est similaire à celui de (a). La localisation des champs récepteurs dans les zones 1 à 4 est représentée. Les cercles pleins symbolisent les cellules sélectives à la disparité horizontale et/ou verticale, les symboles vides correspondent aux cellules non sélectives.

C.1.2. Population d'étude

Au total, 424 cellules ont été testées pour leur sélectivité à la disparité positionnelle horizontale et/ou verticale : 187 proviennent de la région dorsale de l'aire V1, 197 de la région calcarine et 40 de l'aire V2.

La limite entre régions centrale et périphérique du champ visuel a été fixée à 7° d'excentricité rétinienne (disque grisé dans la figure 3-3b). Elle correspond à la distinction anatomique entre parties dorsale et calcarine de l'aire V1 (Daniel et Whitteridge, 1961). Les populations de cellules enregistrées dans les représentations centrale et périphérique sont respectivement dénommées cV1 (pour V1 central) et pV1 (pour V1 périphérique). Les

neurones de V2 ne forment qu'une catégorie, pV2, qui englobe les 5 cellules (12% de la population) dont le champ récepteur est plus central (entre 4 et 6° d'excentricité).

Pour deux des trois singes (*Susy* et *Boris*), la sélectivité à la disparité a été testée sur une large gamme d'excentricités rétiniennes (de 0° à 25° pour le premier singe et de 0° à 15° pour le second). Les données préalablement obtenues avec le troisième singe (*Aglae*) ne concernent que la représentation centrale du champ visuel (entre 0° et 5° d'excentricité).

C.1.3. Sélectivité à la disparité positionnelle

Le pourcentage de cellules sélectives à la disparité positionnelle (horizontale et/ou verticale) est de 50% pour le singe *Susy* (116/231), 47% pour le singe *Boris* (62/133) et 75% pour le singe *Aglae* (15/20).

Dans la figure 3-3b, les cellules sélectives à la disparité horizontale et/ou verticale sont représentées sous forme de cercles pleins. Elles sont rencontrées sur toute la gamme des excentricités rétiniennes testées (de 0° à 24°), démontrant qu'une sélectivité aux disparités positionnelles est présente au-delà de 7° d'excentricité rétinienne dans l'aire V1 du singe et qu'elle peut être mise en évidence avec des stéréogrammes de points aléatoires dynamiques.

On n'observe pas de changement notable dans les pourcentages de cellules sélectives à la disparité entre les régions centrale et périphérique de l'aire V1 (43% dans cV1 contre 41% dans pV1). Par contre, une proportion plus importante de cellules sélectives à la disparité est trouvée dans l'aire V2 périphérique (75%) par rapport à l'aire V1 périphérique. Cette différence hautement significative ($\chi^2=22.96$, $p<0.001$) est en accord avec les données de la littérature (Poggio, 1995; Trotter, 1995; Gonzalez et Perez, 1998a).

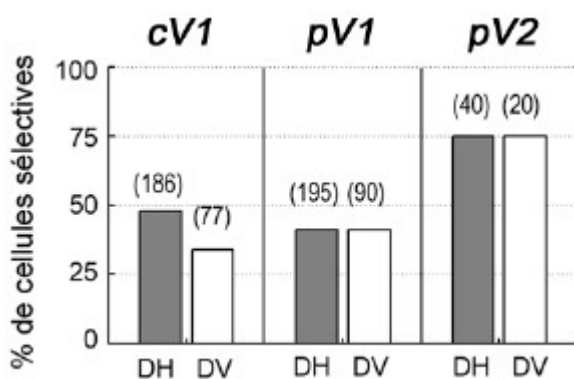


Figure 3-4

Pourcentages de cellules sélectives à la disparité horizontale (DH; barres grises) et verticale (DV; barres blanches) dans V1 central (cV1), V1 périphérique (pV1) et V2 périphérique (pV2). Le nombre de cellules dans chacune des populations est donnée au dessus de la barre correspondante.

Les pourcentages de cellules sélectives à la disparité horizontale (DH) et à la disparité verticale (DV) sont similaires pour pV1 et pV2 (figure 3-4). On observe dans cV1 une

sélectivité moindre à la DV (34%, 87/186) qu'à la DH (47%, 26/77). Cette tendance, quoique non significative ($\chi^2=3.76$, $p=0.052$), est surprenante puisqu'une cellule sélective à la disparité horizontale devrait aussi l'être à la disparité verticale puisque les profils de réponse dans ces deux dimensions sont issus d'une même surface de réponse à la disparité. Une possibilité, qui sera directement testée dans le prochain chapitre, est que les détecteurs de disparité dans la région centrale de V1 ont des surfaces de réponse à la disparité majoritairement allongées verticalement²³. Dans ce cas, une sélectivité moindre à la disparité verticale est attendue puisque la « coupe verticale » dans une surface de réponse orientée verticalement équivaut à une coupe dans l'axe de plus faible modulation de la réponse neuronale par la disparité.

Lorsqu'on considère les F_{index} des cellules sélectives, en moyenne, 85% de la variabilité de la réponse neuronale peut être imputée aux disparités positionnelles, contre 15% de variabilité intrinsèque ($F_{index}= 0.86\pm 0.07$). Les résultats suivent les tendances exposées ci-avant pour les pourcentages de sélectivité, à savoir des valeurs proches entre disparités horizontales et verticales sauf dans la région centrale de V1 (table 3-1, cf. partie C.3.1.).

C.2. CLASSES DE DETECTEURS

C.2.1. Description des classes de détecteurs

Les profils de réponse à la disparité horizontale et à la disparité verticale ont été classés avec la méthode exposée dans la partie B.3.1. Six exemples de profils de réponse correspondant aux six classes de détecteurs de disparités sont présentés dans la figure 3-5. Les 3 profils de réponse de la colonne de gauche sont pour la disparité horizontale (en absence de disparité verticale) et les 3 profils de la colonne de droite sont pour la disparité verticale (en absence de disparité horizontale).

On peut noter que les profils de réponse à la disparité verticale TN-like et NE-like, qui appartiennent à des cellules dont le champ récepteur est périphérique (pV1), sont la première évidence neurophysiologique de cellules activées préférentiellement pour des disparités verticales non nulles dans l'aire V1.

²³ Comme les surfaces théoriques présentées dans la figure 1-10 du 1^{er} chapitre.

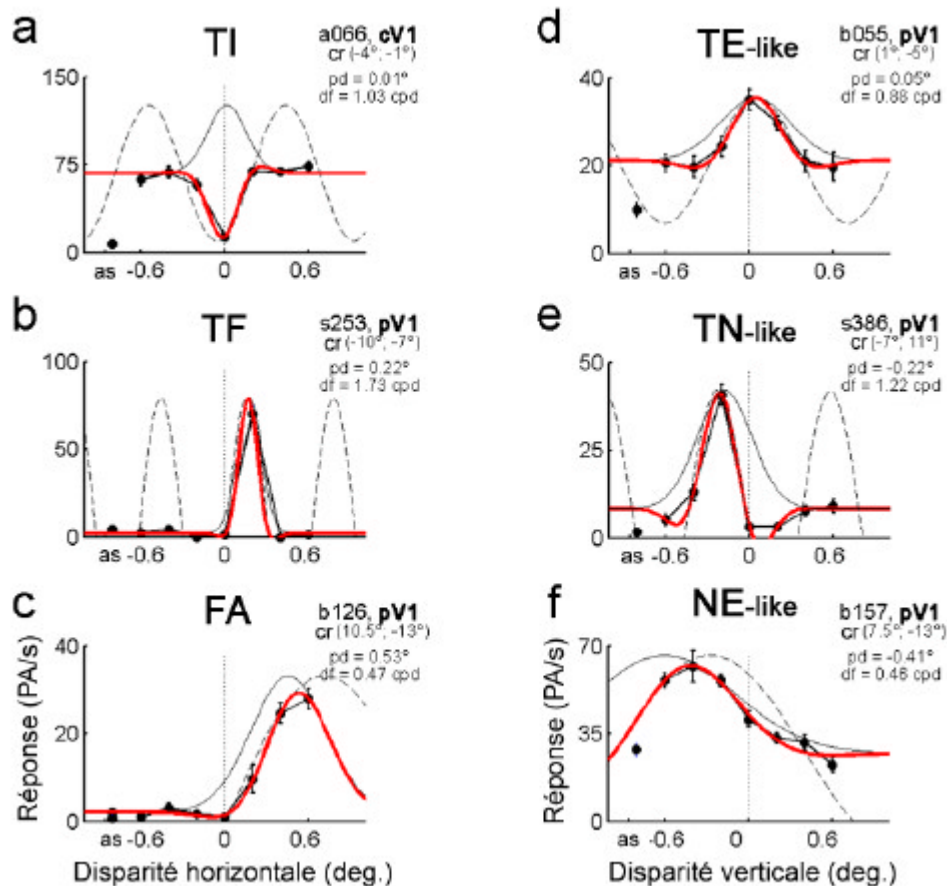


Figure 3-5

Six profils de réponse à la disparité positionnelle. Les ajustements statistiques Gabor (courbes rouges) sont superposés aux profils avec leur composantes gaussienne (courbes noires fines) et cosinus (courbes noires pointillées). Le nom de chaque cellule, sa région d'enregistrement (V1 central, cV1, ou V1 périphérique, pV1), la localisation de son champ récepteur (cr), sa disparité préférée (pd) et sa fréquence de disparité (df) sont données à droite de chacun des profils.

(a-c) Trois profils de réponse à la disparité horizontale illustrant respectivement les profils de type TI, TF et FA.

(d-f) Trois profils de réponse à la disparité verticale illustrant respectivement les profils de type TE-like, TN-like et NE-like.

Notons que la fréquence de disparité rend bien compte de la finesse des profils. Ainsi, même parmi les cellules « tuned », l'inspection visuelle permet d'apprécier que la finesse du profil de réponse de la cellule TF est supérieure à celle de la cellule TN-like, elle-même supérieure à celle de la cellule TI, le profil le plus large étant celui de la cellule TE-like. Les fréquences de disparité associées à ces profils reflètent bien ce fait (respectivement 1.73, 1.22, 1.03 et 0.88 cpd).

En utilisant la méthode des phases, le profil TF aurait été classé dans la catégorie TE de par la symétrie de son pic de sélectivité (phase proche de zéro), et ce bien que l'interaction binoculaire optimale soit pour une disparité horizontale non croisée de +0.22°. Le profil TN-like aurait pour sa part été considéré NE-like, malgré la finesse du profil de réponse.

C.2.2. Classes de détecteurs dans V1 central et périphérique

Les cellules sélectives à la disparité horizontale (centrales et périphériques) sont représentées dans la figure 3-6a en fonction de leur disparité préférée et de leur fréquence de disparité. De la même façon, celles sélectives à la disparité verticale sont présentées dans la figure 3-6c.

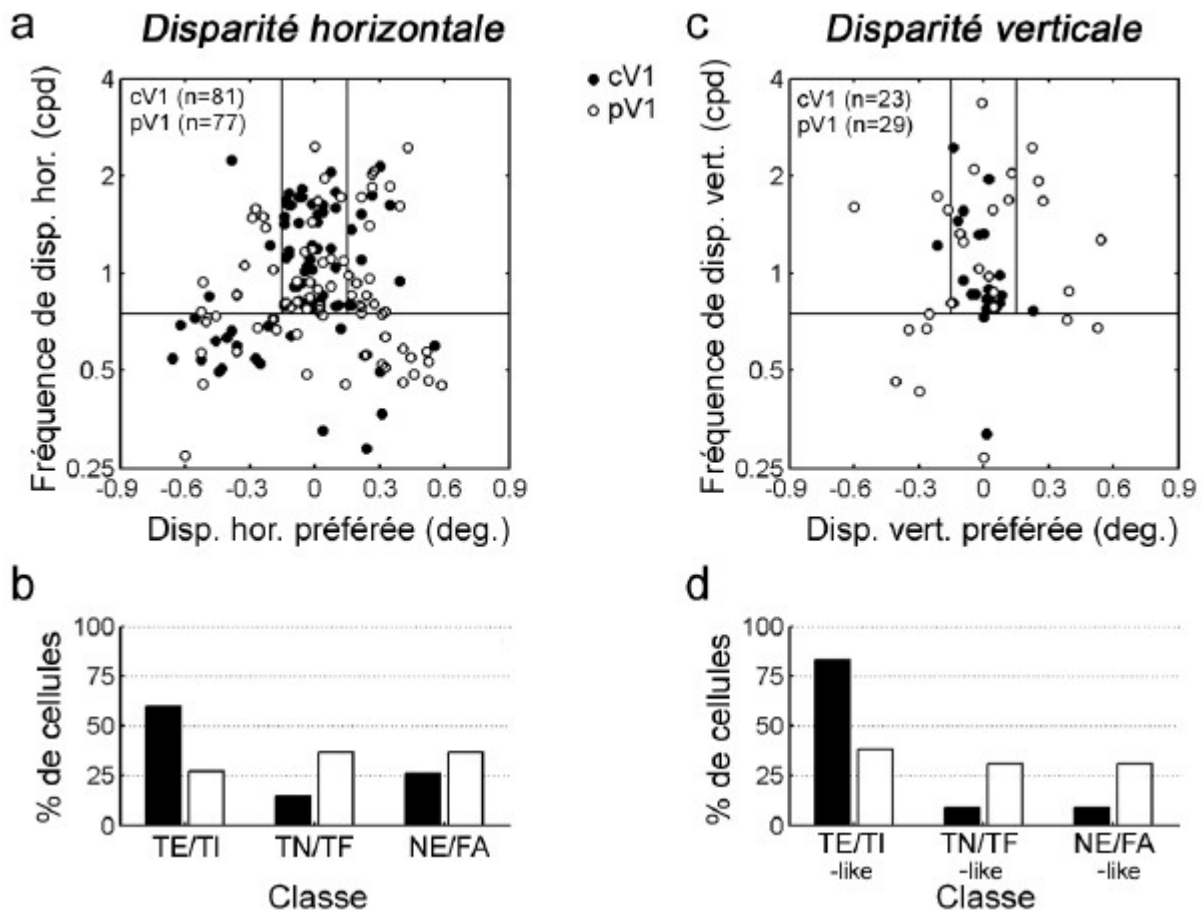


Figure 3-6

a. Les profils de réponse à la disparité horizontale sont reportés en fonction de la disparité préférée et de la fréquence de disparité. Les cercles pleins correspondent aux cellules dont le champ récepteur est central (cV1) et les cercles vides aux cellules dont le champ récepteur est périphérique. La ligne horizontale marque la limite entre les cellules à profil de réponse large (NE et FA ; fréquence < 0.75 cpd) et les cellules à profils de réponse fin (« tuned » ; fréquence > 0.75 cpd). Pour les cellules « tuned », les deux lignes verticales délimitent la zone de $\pm 0.15^\circ$ de disparité préférée autour du zéro dans laquelle les cellules sont TE ou TI. Au-delà de cette zone, les profils sont TN ou TF.

b. Pourcentages de cellules sélectives à la disparité horizontale ayant des profils TE/TI, TN/TF et NE/FA. Les barres pleines sont pour les cellules du groupe cV1 et les barres blanches pour les cellules du groupe pV1.

c-d. Même illustration que a et b pour les profils de réponse à la disparité verticale.

Sur aucun des deux graphiques n'apparaissent des groupements de points (« *clusters* ») qui pourraient suggérer la présence de classes distinctes de détecteurs. Notamment, le passage des cellules à profil fin aux cellules à profil large n'est pas marqué par une séparation dans les fréquences de disparité : il existe un continuum de fréquences sur un rang compris entre 0.25 et 2.5 cpd. Avec une méthode de classification quantitative différente, nous rejoignons les conclusions de LeVay et Voigt (1988) ainsi que celles de Prince et collaborateurs (2002b) sur la présence d'un continuum dans les formes de profils de réponse.

Une caractéristique importante de ces distributions est leur forme en 'Y' renversé (plus apparente pour la disparité horizontale). Le fait que des cellules aux profils de réponse larges encodent la disparité sur un rang plus important pourrait refléter l'action des disparités de phase (cf. figure 3-2, partie B.3.1.) : la disparité préférée ne peut être située que dans un rang de phases de $\pm\pi/2$ autour du pic de l'enveloppe gaussienne, et ce rang de phase correspond à un rang de disparités positionnelles d'autant plus important que la fréquence de disparité est basse.

Si la forme évasée de ces distributions peut donc s'expliquer, le faible nombre de cellules à profil large préférentiellement activées pour des disparités nulles est plus surprenant. Cette faible concentration de cellules à basse fréquence de disparité dans le voisinage de 0° suggère que ces cellules, qui ont la capacité d'encoder des disparités positionnelles importantes (loin de 0°), sont effectivement dédiées à cet encodage.

De façon surprenante, les fréquences de disparité mesurées en périphérie, autant pour la disparité horizontale que verticale, ne sont pas statistiquement différentes entre représentations centrale et périphérique du champ visuel (test de Wilcoxon ; $p=0.11$ pour cV1 et $p=0.54$ pour pV1) : les profils de réponse à la disparité n'ont pas tendance à s'élargir avec l'augmentation de l'excentricité rétinienne. Les valeurs médianes et les rangs interquartiles des distributions de disparités préférées et de fréquences de disparité sont donnés dans la table 3-1 (cf. partie C.3.1.).

La figure 3-6b présente la répartition relative des différentes classes de profil à la disparité horizontale en régions centrale et périphérique du champ visuel. Il apparaît que la proportion de cellules TE/TI, qui prédominent dans V1 central (59%), diminue de moitié dans la région périphérique (28%), principalement au bénéfice des profils de type TN/TF (36% en région périphérique contre 15% en région centrale). Ainsi, l'effet majeur de l'excentricité rétinienne semble correspondre à une plus grande dispersion des disparités horizontales préférées.

Cet effet est encore plus prononcé pour la disparité verticale (figure 3-6d). Nos résultats confirment ceux de Gonzalez et collaborateurs (1993) quant à la présence quasi-exclusive de profils TE-like et TI-like dans la représentation centrale du champ visuel (82%). Nous avons cependant trouvé quelques cellules présentant, dans cette région centrale, des profils de réponse de type TN/TF-like (9%, 2 cellules) ou NE/FA-like (9%, 2 cellules). Par contre, en périphérie, ces trois groupes sont retrouvés dans des proportions similaires, suggérant une organisation différente de ces deux régions de l'aire V1 pour l'encodage de la disparité verticale.

L'étude, s'intéressant essentiellement à la finesse et aux rangs d'encodage, la distinction entre profils TE-like et TI-like n'a pas été opérée. Il est cependant possible de les distinguer a posteriori, en vérifiant si la disparité préférée correspond à une réponse au dessus (activation) ou au dessous (inhibition) du niveau de base de la réponse (apprécié par l'ajustement Gabor). En effectuant cette distinction, nos résultats rejoignent encore une fois ceux de Gonzalez et collaborateurs avec une prédominance des profils TI-like par rapport aux TE-like (58%, 11/19 cellules) en région centrale. Pour la disparité horizontale, les profils TI sont trouvés dans une proportion moindre que les TE (31%, 15/48 cellules). Aussi bien pour la disparité horizontale que verticale, la proportion de cellules TI(-like) diminue avec l'excentricité rétinienne : dans la représentation périphérique du champ visuel, les profils TI pour la disparité horizontale (19%, 4/21) et TI-like pour la disparité verticale (10%, 1/11) sont quasiment absents. Les proportions de ces classes de détecteurs dans les régions centrale et périphérique, pour la disparité horizontale et verticale sont résumées dans la table 3-1.

Nos résultats montrent donc que le rang des disparités encodées augmente avec l'excentricité rétinienne et que cette augmentation est liée à une plus grande dispersion des disparités préférées plutôt qu'à un élargissement (un « étirement ») des profils de réponse. Les résultats portant sur la comparaison des rangs d'encodage sont présentés dans la partie C.3. Avant cela, les résultats obtenus pour les classes de détecteurs dans l'aire V2 périphérique sont exposés.

C.2.3. Classes de détecteurs dans V2 périphérique

Les profils de réponse à la disparité horizontale et à la disparité verticale sont représentés en fonction de la disparité préférée et de la fréquence de disparité dans la figure 3-7a. Comme dans l'aire V1, aucun groupement de points n'est apparent, suggérant que ces profils de réponse forment un continuum. On retrouve aussi la forme en 'Y' renversé mise en évidence dans V1 et montrant que les cellules aux profils de réponse larges sont celles encodant le plus large rang de disparités (aussi bien horizontales que verticales).

Pour la disparité horizontale, une proportion plus importante de cellules de type NE/FA est trouvée dans V2 que dans V1 (figure 3-7b versus figure 3-6b), en accord avec la littérature rapportant un élargissement progressif des profils de réponse de l'aire V1 vers les aires hiérarchiquement supérieures (Poggio et al., 1988 ; Poggio, 1995, Trotter, 1995). Pour la disparité verticale, la représentation relative de chacun des trois groupes de détecteurs est intermédiaire entre celles trouvées dans V1 central et dans V1 périphérique.

On observe dans V2 périphérique une tendance à l'élargissement des profils de réponse à la disparité et à une dispersion plus importante des disparités préférées (table 3-1). Ces tendances demeurent non significatives mais la population plus faible de cellules pour V2 pourrait expliquer que le seuil de significativité statistique ne soit pas atteint.

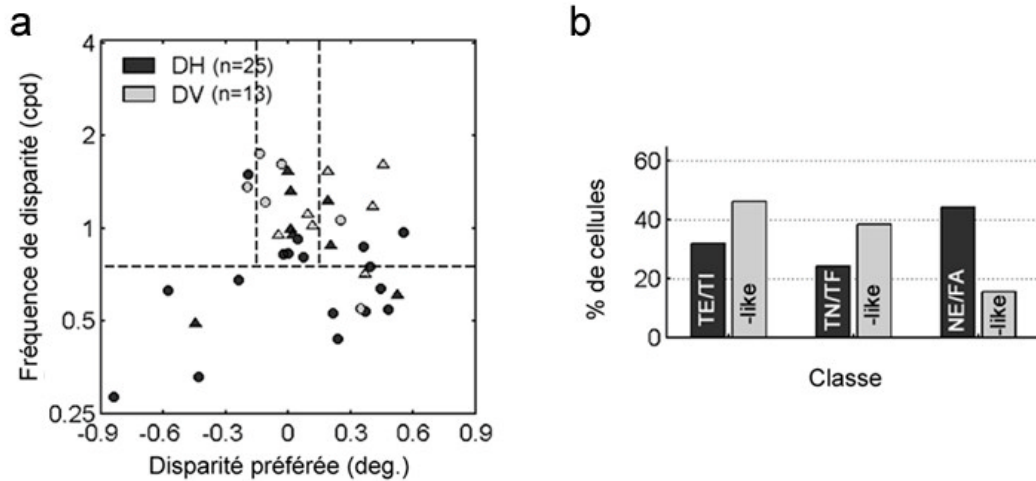


Figure 3-7

- a. Pour les cellules de l'aire V2, les fréquences de disparité horizontale (DH, en noir) et verticale (DV, en gris clair) sont reportées en fonction des disparités préférées.
- b. Pourcentages de cellules sélectives à la disparité ayant des profils TE/TI, TN/TF et NE/FA pour la disparité horizontale (barres gris sombre) et TE/TI-like, TN/TF-like, NE/FA-like pour la disparité horizontale (barres gris clair).

C.3. RANGS D'ENCODAGE

C.3.1. Rangs d'encodage dans l'aire V1

Les distributions des disparités préférées horizontales et verticales ont été utilisées pour apprécier l'étendue des rangs d'encodage. Les résultats de la double comparaison : région centrale versus région périphérique, et disparité horizontale versus disparité verticale, pour les cellules de l'aire V1, sont présentés dans la figure 3-8.

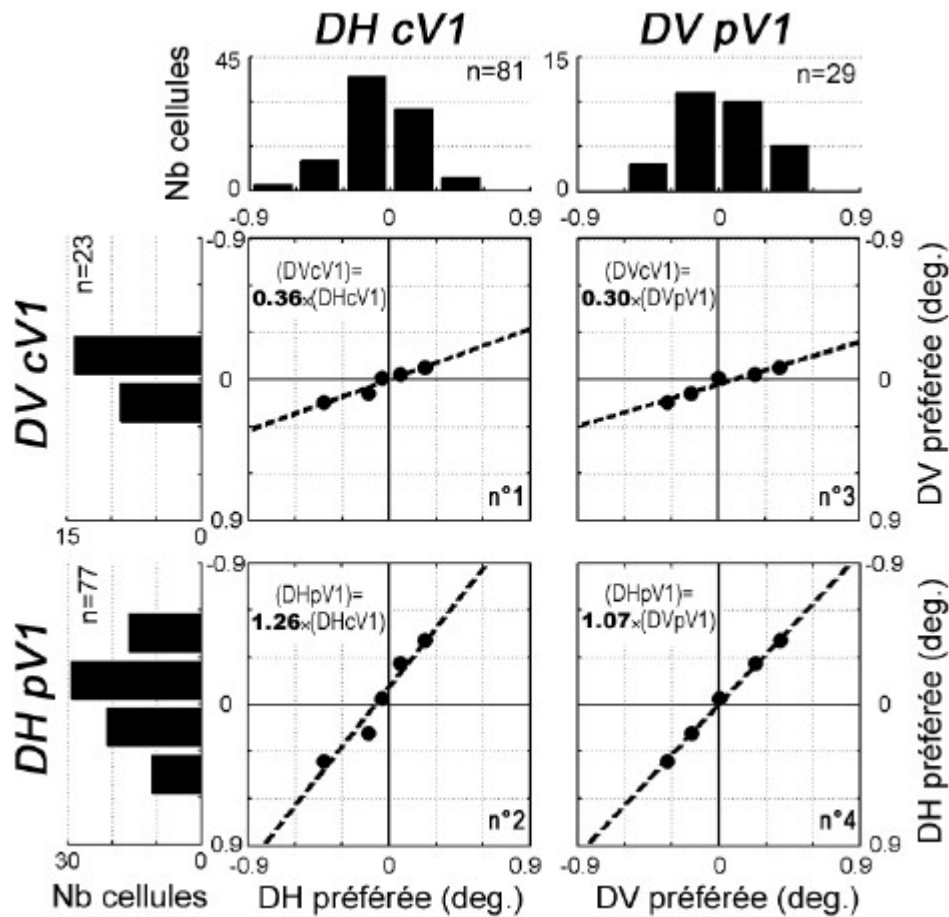


Figure 3-8

Distributions de disparités préférées pour les quatre populations considérées : détecteurs de disparité horizontale en région centrale (DH cV1), en région périphérique (DH pV1) et détecteurs de disparité verticale en région centrale (DV cV1) et périphérique (DV pV1).

La comparaison entre ces populations est réalisée avec une méthode quantile-quantile : les 10^{ème}, 25^{ème}, 50^{ème}, 75^{ème}, et 90^{ème} percentiles de la population en abscisse sont reportés en fonction des mêmes percentiles pour la population en ordonnée. La pente de la droite de régression passant par ces 5 points permet d'estimer le rang relatif de la distribution en ordonnée par rapport au rang de la distribution en abscisse.

Pour exemple, le premier graphe quantile-quantile en haut à gauche (n°1) indique que, dans la représentation centrale du champ visuel, la distribution des disparités verticales préférées est environ 3 fois plus étroite que la distribution des disparités horizontales préférées (la pente de la droite de régression étant égale à 0.36).

L'utilisation d'une représentation quantile-quantile pour cette comparaison nous permet de faire 3 remarques importantes :

- L'alignement des points indique que les distributions de disparités préférées ont une même forme mathématique (généralement considérée gaussienne ; Prince et al., 2002b).

- La position centrale du 3^{ème} point (qui correspond à la médiane de la distribution en ordonnée par rapport à la médiane de la distribution en abscisse) indique que toutes ces distributions sont centrées sur zéro : la majorité des cellules présente une interaction binoculaire maximale en absence de disparité positionnelle.
- Les pentes des droites de régression révèlent des différences importantes dans la dispersion de ces distributions.

Notamment, la comparaison des distributions de disparités horizontales préférées et de disparités verticales préférées dans la représentation centrale du champ visuel (graphe n°1) fait apparaître une forte anisotropie : les disparités verticales sont encodées dans un rang trois fois moins important que les disparités horizontales (facteur de 0.36), ce qui est hautement significatif (test F, $F=5.94$, $p<0.0001$)

Une telle anisotropie dans les rangs d'encodage n'est pas retrouvée dans la représentation périphérique du champ visuel (graphe n°3), où disparités horizontales et verticales préférées sont distribuées dans des rangs similaires (facteur de 1.07 ; $F=1.11$, $p=0.38$).

Entre cV1 et pV1, le passage d'une anisotropie à une isotropie des rangs d'encodage horizontal et vertical est dû à une forte augmentation du rang d'encodage des disparités verticales (facteur de 0.30 ; $F=8.61$, $p<0.0001$) en comparaison d'une augmentation modérée (quoique significative) du rang d'encodage des disparités horizontales (facteur de 1.26 ; $F=1.61$, $p<0.05$)

Il apparaît donc que les rangs d'encodage des disparités positionnelles dans l'aire V1 sont dépendants à la fois de la composante horizontale ou verticale des disparités positionnelles et de la représentation centrale ou périphérique dans le champ visuel.

Les valeurs médianes et rangs interquartiles des distributions de disparités préférées, ainsi que les rangs d'encodage relatifs (par rapport au rang d'encodage de la disparité horizontale dans cV1) sont reportés dans la table 3-1.

	cV1	pV1	Aire V1
			Aire V2
			DH (n=186)
			DV (n=77)
			DH (n=195)
			DV (n=90)
			DH (n=40)
			DV (n=20)
% de sélectivité			47%
			34%
			41%
			41%
			75%
			75%
<i>F</i>_{index}			0.85 (0.12)

0.84 (0.16)

0.80 (0.09)

0.82 (0.10)

0.86 (0.10)

0.83 (0.10)

Fréq. disp. (cpd)

0.94 (0.78)

0.86 (0.50)

0.81 (0.48)

1.03 (0.97)

0.76 (0.35)

1.01 (0.80)

Disp. préf. (deg.)

-0.05 (0.21)

0.01 (0.12)

0.04 (0.45)

0.00 (0.41)

0.02 (0.55)

0.12 (0.41)

Classes

- **TE/TI**

59% (48)

82% (19)

28% (21)

38% (11)

32% (8)

46% (6)

- **TN/TF**

15% (12)

9% (2)

36% (28)

31% (9)

24% (6)

39% (5)

- **NE/FA**

26% (21)

9% (2)

36% (28)

31% (9)

44% (10)

15% (2)

Rang d'encodage

1

0.36

1.26

1.18

1.43

1.46

Table 3-1

Les pourcentages de cellules sélectives et les valeurs médianes des F_{index} , fréquences de disparité et disparités préférées sont données dans les quatre premières lignes (avec les rangs interquartiles entre parenthèses). Les pourcentages de cellules sélectives appartenant aux différentes classes de détecteurs sont présentés dans les trois lignes qui suivent (avec le nombre de cellules entre parenthèse). Les rangs d'encodage relatifs (par rapport au rang d'encodage de la disparité horizontale dans cV1, 1^{ère} colonne), sont donnés dans la dernière ligne.

C.3.2. Rangs d'encodage dans l'aire V2 périphérique

Les distributions de disparités préférées horizontales et verticales ne diffèrent pas significativement entre les représentations périphériques de l'aire V1 et de l'aire V2 (pour la disparité horizontale, $F=1.47$, $p=0.11$; pour la disparité verticale, $F=1.55$, $p=0.21$). On observe tout de même une tendance à l'élargissement des rangs d'encodage dans l'aire V2 (table 3-1) qui, avec une population de cellules plus importante, pourrait être confirmée statistiquement.

C.4. CONTRIBUTION DES DISPARITES DE PHASE ET DE POSITION AUX RANGS D'ENCODAGES

C.4.1. Illustrations et correction de la méthode de quantification

Le profil de réponse enregistré pour un neurone de cV1 est illustré dans la figure 3-9. Le raster montre clairement que cette cellule présente une interaction binoculaire optimale en absence de disparité. De part et d'autre de ce pic principal, le niveau de réponse chute rapidement de manière *asymétrique* : le niveau de réponse pour une DH de -0.2° est inférieur à celui enregistré pour une DH de $+0.2^\circ$. Sur le profil de réponse, cette asymétrie du pic principal est apparente et se traduit dans l'ajustement statistique par un décalage entre le pic de l'enveloppe gaussienne et le terme cosinus de la fonction Gabor (le paramètre phase $f \neq 0$).

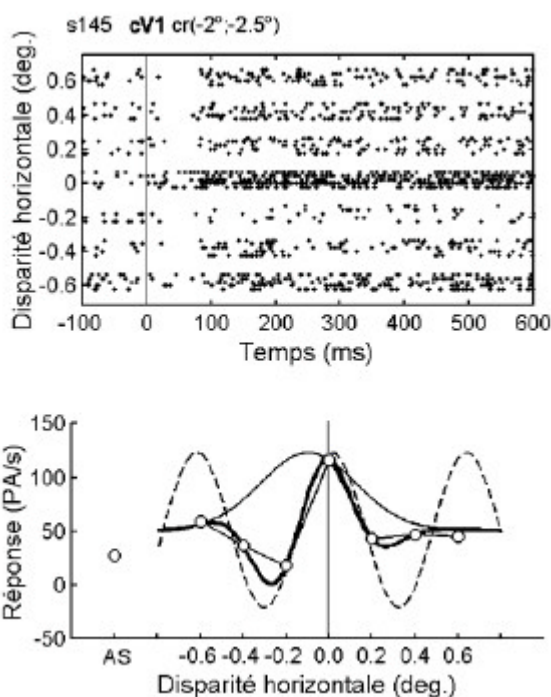


Figure 3-9

Raster et profil de réponse à la disparité horizontale (DH) de la cellule *s145* enregistrée dans cV1.

A la fois disparités de position et de phase participent à construire la forme de ce profil de réponse. Ils agissent ici en sens contraire (vers les DH négatives pour la position et vers les DH positives pour la phase) pour donner au final un profil présentant une disparité horizontale préférée nulle (voir texte pour détail).

Pour cette cellule, la disparité de position est égale -0.10° , et la disparité de phase est égale à $+0.11^\circ$. Il apparaît, dans ce cas précis, que disparités de position *et* de phase participent à la construction du profil de réponse à la disparité. Ils agissent de plus en sens contraire pour finalement conduire à une disparité horizontale préférée proche de 0° .

Cette méthode présente cependant un problème pour quantifier la contribution respective des disparités de position et de phase dans le cas des profils TI : le paramètre phase indique un décalage important entre l'enveloppe gaussienne et le terme cosinus de la Gabor alors que la disparité préférée (correspondant à une inhibition) est proche du pic de l'enveloppe gaussienne, comme illustré dans la figure 3-10.

Pour pallier le problème de « surestimation » de la contribution de la phase dans la disparité préférée, nous avons appliqué une correction aux profils de réponse présentant une valeur absolue du paramètre phase supérieure à $\pi/2$. Avant de rééchelonner le paramètre

phase par l'inverse de la fréquence de disparité, ces profils ont été « remis à l'endroit » en ajoutant la valeur π au paramètre phase. Ainsi, le « creux principal » devient un « pic principal » à la même position et la contribution de la phase est calculée par rapport à ce dernier.

Dans le cas de la cellule a068 (figure 3-10), la disparité de position rend compte d'une disparité préférée de 0.01° . Sans correction, la disparité de phase indique une disparité préférée de $+0.42^\circ$. Après correction, cette valeur est de -0.06° , en accord avec la position du creux principal par rapport au pic de l'enveloppe gaussienne. L'action combinée de ces deux types de disparité rend compte une fois de plus d'une disparité préférée proche de 0° .

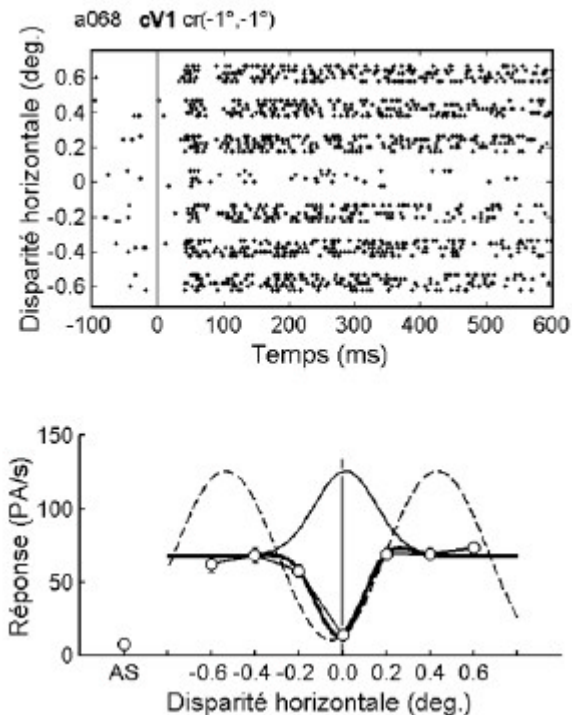


Figure 3-10

Raster et profil de réponse à la disparité horizontale (DH) de la cellule *a068* enregistrée dans *cV1*.

Une correction du paramètre phase est appliquée pour les cellules présentant un profil de réponse avec un creux principal. Ainsi, la contribution de la disparité de phase à la disparité préférée par cette cellule est calculée par rapport à ce creux (voir texte pour détail).

Cette correction est donc nécessaire pour estimer la contribution respective des deux mécanismes de position et de phase dans la construction des profils de réponse à la disparité. Elle s'avère d'autant plus nécessaire que la proportion de cellules de type TI(-like) diffère entre disparités horizontales et verticales et entre régions centrale et périphérique.

C.4.2. Comparaison générale des contributions respectives

La figure 3-11 présente les résultats obtenus par cette méthode pour les profils de réponse à la disparité horizontale et à la disparité verticale dans les représentations centrale et périphérique de l'aire V1. Les valeurs moyennes et déviations standards de ces distributions sont données dans la table 3-2.

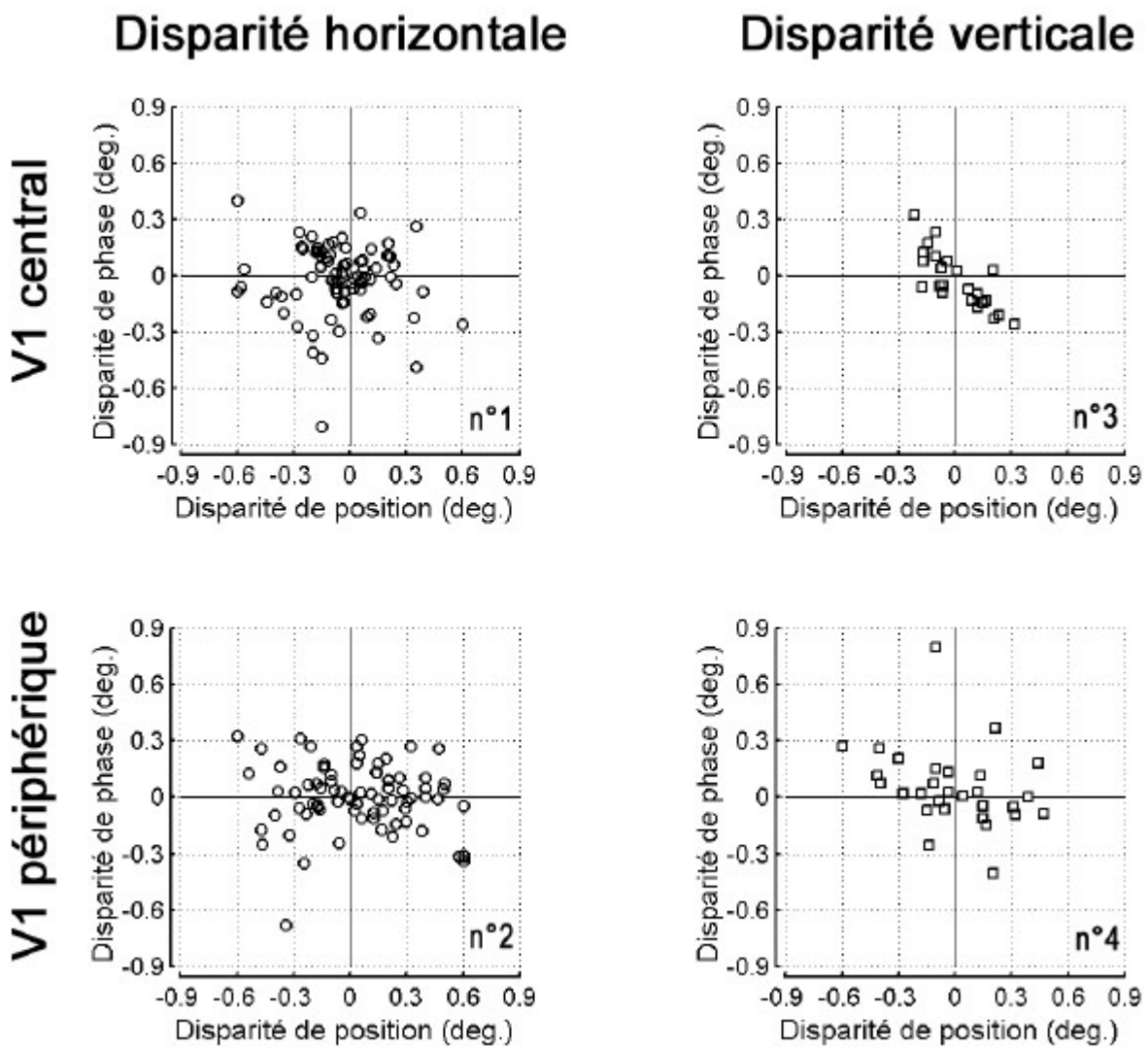


Figure 3-11

Contribution des disparités de position et de phase pour la disparité horizontale dans cV1 (graphe n°1) et dans pV1 (graphe n°2) et pour la disparité verticale dans cV1 (graphe n°3) et dans pV1 (graphe n°4).

Ces représentations graphiques révèlent des différences importantes à la fois dans la **contribution relative** des disparités de phase et de position et dans le **type d'interaction** qu'elles entretiennent. Par contribution relative, nous entendons leur pouvoir respectif à générer une préférence pour des disparités non nulles. Par interaction, nous entendons l'effet additif ou soustractif de ces deux mécanismes (pour les deux cellules en figures 3-9 et 3-10 par exemple, l'interaction est soustractive puisque les disparités de position et de phase ont des effets opposés qui tendent à amener la disparité préférée vers 0°).

La contribution des disparités de position et de phase est estimée par la dispersion de leurs distributions (déviations standards ; σ_{pos} pour la position et σ_{pha} pour la phase). Leur

interaction est définie par le coefficient de corrélation (r de Spearman) entre disparités de position et de phase pour les mêmes cellules.

Pour la disparité horizontale dans cV1 (graphe n°1), disparités de position et de phase surviennent dans des rangs similaires ($\sigma_{pos}=0.22^\circ$; $\sigma_{pha}=0.19^\circ$; figure 3-12), en accord avec les résultats de Prince et collaborateurs (2002b). Pour la disparité verticale, toujours dans cV1, ces deux mécanismes surviennent aussi dans des rangs similaires ($\sigma_{pos}=0.15^\circ$; $\sigma_{pha}=0.15^\circ$), qui ne sont pas statistiquement différents de ceux trouvés pour la disparité horizontale (figure 3-12, barres noires). Ceci est surprenant puisque dans cV1, le rang d'encodage de la disparité horizontale est trois fois supérieur à celui de la disparité verticale (cf. partie C.3.). Cependant, une forte corrélation négative existe entre disparités de position et de phase pour la disparité verticale ($r=-0.79$, $p<0.001$), mais pas pour la disparité horizontale ($r=-0.07$). Pour la disparité verticale, lorsqu'une disparité de position positive est présente, elle tend à être compensée par une disparité de phase négative de même amplitude, et inversement. Ainsi, les disparités verticales préférées sont généralement proches de 0° par l'action combinée, en direction opposée, de ces deux mécanismes.

Dans pV1, la contribution des disparités de position augmente très significativement par rapport à cV1 (figure 3-12, barres blanches), aussi bien pour les disparités horizontales ($F=1.84$, $p<0.01$) que verticales ($F=3.14$, $p<0.001$). Par contre, en périphérie, la contribution des disparités de phase n'augmente pas (pour la disparité horizontale), ou peu (pour la disparité verticale) entre cV1 et pV1.

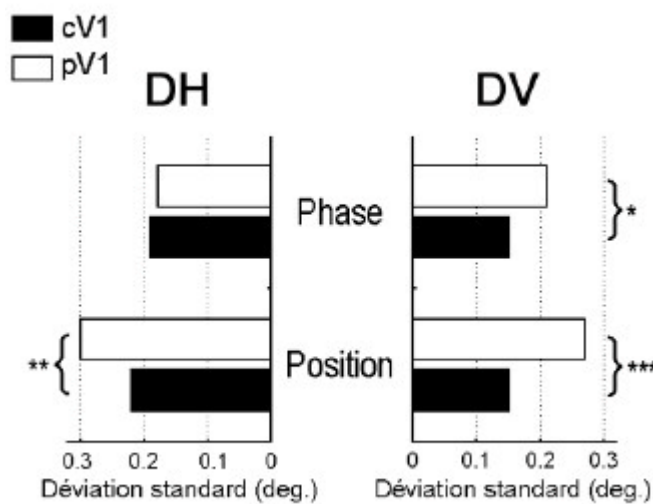


Figure 3-12

Déviations standard des distributions de disparités de position et de phase pour les profils de réponse à la disparité horizontale (DH) et à la disparité verticale (DV) dans les représentations centrale (barres noires) et périphérique (barres blanches) de l'aire V1.

Les comparaisons des dispersions de ces distributions sont réalisées avec un test F (* : $p<0.05$; ** : $p<0.01$; *** : $p<0.001$).

σ_{pos}

σ_{pha}

$\sigma_{\text{pos}} / \sigma_{\text{pha}}$

r

V1

central

DH

0.22°

0.19°

1.16

-0.07

DV

0.15°

0.15°

1

-0.79***

V1

périphérique

DH

0.30°

0.18°

1.67***

-0.13

DV

0.27°

0.21°

1.29

-0.30*

Table 3-2

Résumé des résultats sur la contribution des disparités de position et de phase aux rangs d'encodage de la disparité horizontale (DH) et de la disparité verticale (DV) dans V1 central et V1 périphérique. Les déviations standard des distributions de disparités de position (σ_{pos}) et de phase (σ_{pha}) sont présentées dans les deux premières colonnes. Le ratio $\sigma_{\text{pos}}/\sigma_{\text{pha}}$ est donné dans la troisième colonne. La dernière colonne donne les coefficients de corrélation (r de Spearman) entre les disparités de position et de phase (* : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$; *** : $p < 0.001$).

C.5. INTERACTIONS DES DISPARITES HORIZONTALES ET VERTICALES

Afin d'apprécier comment disparités horizontales et verticales interagissent sur la réponse d'un même détecteur, certaines cellules ont été testées avec une variété de combinaisons de disparités horizontales et verticales. Quatre exemples de cellules pour lesquelles ceci a été réalisé dans les représentations périphériques de V1 et V2 sont présentées dans la figure 3-13.

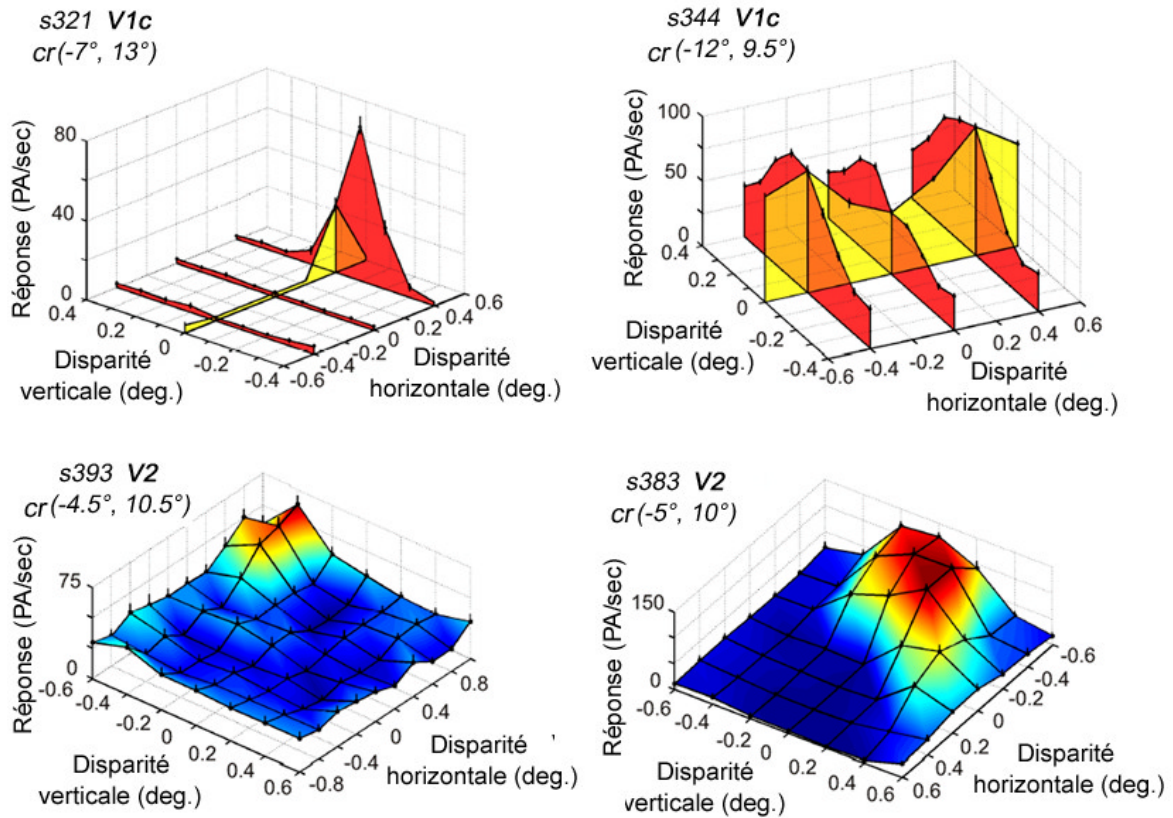


Figure 3-13

Quatre exemples d'interactions dans l'encodage des disparités horizontales et verticales. Pour les deux cellules du haut, le profil de réponse à la disparité horizontale a d'abord été mesuré (courbes jaunes), puis des disparités verticales ont été ajoutées sur des valeurs de disparité horizontale (courbes rouges). Pour les deux cellules du bas, des surfaces de réponse à la disparité ont pu être construites en testant de façon systématique les différentes combinaisons de disparités horizontales et verticales. Le code couleur indique l'intensité de la réponse neuronale en fonction des valeurs de disparités horizontales et verticales introduites (interpolation linéaire).

Pour une cellule, l'interaction binoculaire optimale est souvent rencontrée pour une combinaison de disparités horizontales et verticales non nulles. La cellule s321 (en haut à gauche) présente, par exemple, un pic d'activation pour une disparité horizontale de 0.4° (type FA) combinée à une disparité verticale de -0.1° (type TE-like ou TN-like). En absence de disparité verticale ajoutée, la réponse neuronale est deux fois moins importante qu'en présence de cette disparité verticale négative. La cellule s344 (en haut à droite), de type TI pour la disparité horizontale, est aussi activée de façon optimale en présence de disparité verticale, cette fois-ci positive ($+0.1^\circ$). Bien que la surface de réponse à la disparité de cette cellule ne soit pas complète, il semble que le profil de réponse TI pour la disparité horizontale soit conservé sur une gamme de disparités verticales comprise entre -0.2° et 0.2° ; en dehors

de cette gamme, le profil de réponse devient plat. Dans cette gamme, la disparité verticale a un **effet gain** sur la réponse à la disparité horizontale.

Pour les deux cellules représentées en bas de la figure, une activité unitaire stable a pu être conservée plus longtemps, ce qui a permis de mesurer leur surface de réponse à la disparité. Ces surfaces de réponse sont construites à partir de 49 combinaisons de disparités horizontales et verticales au minimum (7 valeurs de disparité horizontale \times 7 valeurs de disparité verticale), chacune répétée 5 fois. Elles requièrent donc de pouvoir enregistrer au moins 245 réponses pour un même neurone, ce qui ne peut être réalisé qu'avec un signal neuronal très stable (et un singe appliqué à sa tâche comportementale). La cellule s393, testée classiquement pour sa sélectivité à la disparité horizontale, en absence de disparité verticale, serait considérée comme non sélective à la disparité. Pourtant, une sélectivité à la disparité apparaît lorsque la disparité horizontale est combinée à des disparités verticales comprises entre -0.6 et -0.4° . Le dernier exemple présenté, la cellule s383, montre une surface de réponse à la disparité oblique, et donc non réductible à un effet gain de la disparité verticale sur l'encodage de la disparité horizontale.

Au total, les surfaces de réponse à la disparité ont pu être construites pour 35 cellules, sur deux animaux. Elles présentent la caractéristique commune d'être orientées (horizontalement, obliquement ou verticalement). Ces surfaces de réponse sont analysées dans l'étude suivante, où leur orientation est comparée à l'orientation préférée par les mêmes cellules.

D. DISCUSSION

D.1. SYNTHÈSE DES PRINCIPAUX RESULTATS

Cette étude a permis tout d'abord de démontrer l'existence d'un encodage des disparités positionnelles horizontales et verticales au-delà de 7° d'excentricité rétinienne dans l'aire visuelle primaire du singe. Les caractéristiques d'encodage ont été quantifiées et comparées entre disparités horizontales et verticales et entre représentations centrale et périphérique du champ visuel. De cette double comparaison sur les mêmes individus et dans les mêmes conditions expérimentales, se dégagent plusieurs points importants :

- La sélectivité et la finesse d'encodage de la disparité observées dans la représentation centrale du champ visuel sont conservées dans la représentation périphérique (7 à 25°), comme en attestent les pourcentages de cellules sélectives, les valeurs de F_{index} , et celles de *fréquences de disparité*.
- La méthode quantitative proposée pour attribuer une classe (TE, TI, etc.) aux profils de réponse ne révèle pas l'existence de classes distinctes, mais plutôt d'un continuum.
- Les cellules aux profils de réponse les plus larges sont celles encodant les disparités les plus distantes de 0° , probablement parce que les disparités de phase de ces cellules peuvent être plus importantes.
- Dans la représentation centrale du champ visuel, une proportion importante de cellules présente une interaction binoculaire optimale en absence de disparité [TE/TI(-like)]. Notamment, 82% des profils de réponse à la disparité verticale appartient au groupe TE/TI-like dans la région centrale contre seulement 38% en périphérie. On observe, par contre, en périphérie, une forte proportion de profils TN/TF(-like), aussi bien pour la disparité horizontale que pour la disparité verticale.
- Les rangs d'encodage, appréciés par la distribution des disparités préférées, montrent de fortes variations entre régions centrale et périphérique et entre disparités horizontales et verticales. Notamment, le rang de disparités verticales encodé dans la région centrale de V1 est trois fois plus faible (1) que le rang des disparités horizontales encodé dans cette même représentation centrale et (2) que le rang des disparités verticales encodé en périphérie. En comparaison, l'augmentation du rang des disparités horizontales entre régions centrale et périphérique est beaucoup plus modeste (moins de une fois et demi), et on observe en périphérie une isotropie des rangs d'encodage entre disparités horizontales et verticales.
- Disparités de phase et de position participent généralement toutes deux aux profils de réponse. Ces deux mécanismes tendent à agir de manière indépendante pour la disparité horizontale alors que pour la disparité verticale en région centrale, ces deux

mécanismes montrent une très forte corrélation négative, c'est-à-dire que leurs actions respectives tendent à s'annuler.

Ces résultats démontrent clairement que l'aire visuelle primaire est fonctionnellement organisée pour encoder les disparités positionnelles dans des rangs déterminés, différents suivant les composantes horizontale ou verticale et suivant les représentations centrale et périphérique dans le champ visuel. Nos résultats confirment les deux prédictions associées à l'hypothèse d'une spécialisation de l'aire V1 pour l'encodage du signal servant à la vision stéréoscopique : (1) une spécialisation pour l'encodage de la disparité horizontale dans la représentation centrale et (2) un véritable encodage de la disparité verticale dans la représentation périphérique.

Les caractéristiques d'encodage révélées par nos analyses sont discutées par rapport aux mécanismes binoculaires de fusion sensorielle, de vision stéréoscopique et de contrôle oculomoteur de la fixation binoculaire.

D.2. ENCODAGE DES DISPARITES ET FUSION SENSORIELLE

Nous avons abordé le problème de la tolérance du système visuel aux disparités positionnelles dans le premier chapitre (*cf.* partie B.1.2). Les mouvements oculomoteurs permettent de réduire la disparité positionnelle de manière globale, en contrôlant l'alignement (horizontal et vertical) des yeux sur la cible de la fixation binoculaire. Les disparités qui subsistent, lorsque cet alignement est parfait, ont une source géométrique : la configuration tridimensionnelle de la scène visuelle appréciée sous des angles de vue légèrement différents par les deux yeux. Ces disparités sont tolérées par le système visuel dans une certaine mesure ; elles conduisent à la diplopie (vision double) si elles dépassent le seuil de tolérance dont les frontières délimitent l'aire de Panum (Panum, 1958). Dans la représentation centrale du champ visuel, il a été montré que l'aire de Panum est elliptique, plus allongée horizontalement que verticalement (Panum, 1858; Ogle, 1953; Schor et al., 1984a). Nous proposons que la forte anisotropie observée dans les rangs d'encodage de la disparité horizontale et de la disparité verticale dans la représentation centrale de l'aire V1 soit le substrat neurophysiologique de cet « aplatissement horizontal » de l'aire de Panum. Cette proposition est illustrée dans la figure 3-14 (colonne de gauche).

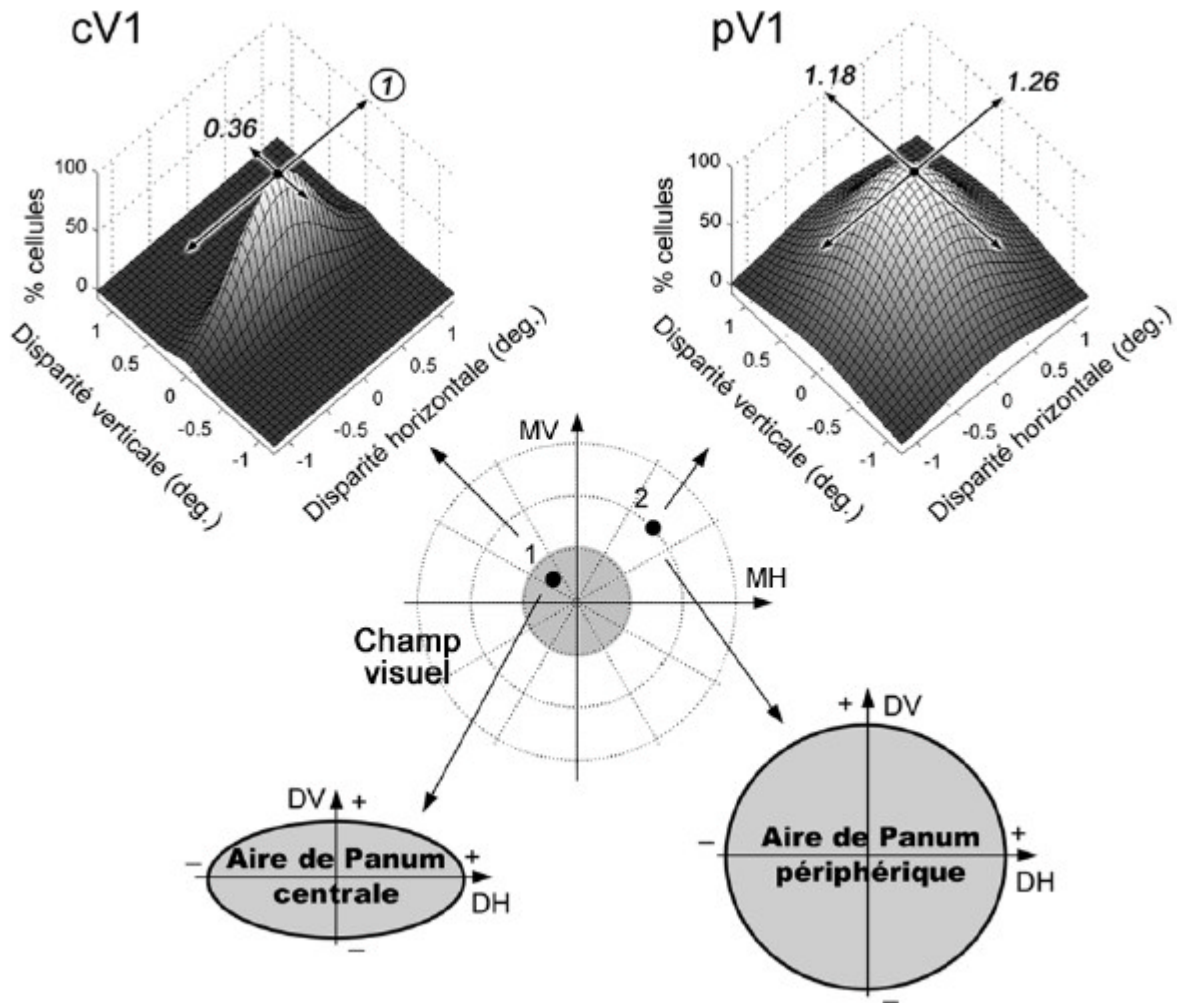


Figure 3-14

Sur la ligne du haut, pourcentages relatifs des détecteurs de disparité préférentiellement activés par différentes combinaisons de disparités horizontales et verticales dans les représentations centrale (cV1) et périphérique (pV1) de l'aire V1. Les rangs d'encodage relatif (par rapport à la DH dans cV1) sont donnés au dessus des distributions.

Dans cV1, la proportion des détecteurs de disparité pouvant répondre préférentiellement à un stimulus associé à une disparité verticale supérieure à $\pm 0.3^\circ$ est négligeable, alors que dans la dimension horizontale, cette proportion est encore conséquente. Ceci pourrait expliquer pourquoi l'ajout de disparité verticale conduit plus rapidement à la diplopie que l'ajout de disparité horizontale, et ainsi rendre compte de la forme elliptique de l'aire de Panum en région centrale.

En périphérie, le faible accroissement du rang d'encodage pour la disparité horizontale et le fort accroissement de ce rang pour la disparité verticale expliquerait la plus grande étendue de l'aire de Panum. Cette augmentation de l'aire de Panum devrait, de plus, s'accompagner d'un « arrondissement » de sa forme.

(cV1 : V1 central; pV1 : V1 périphérique ; DH : disparité horizontale ; DV : disparité verticale ; MH : méridien horizontale ; MV : méridien vertical).

Mitchell (1966a) a aussi mis en évidence un accroissement de l'aire de Panum avec l'excentricité rétinienne. Malgré l'absence de données expérimentales, il a généralement été

admis que la plus grande tolérance aux disparités positionnelles en périphérie était due à un élargissement des profils de réponse à la disparité pour les détecteurs en charge de la périphérie du champ visuel. Nos résultats montrent que l'accroissement de l'aire de Panum est plutôt imputable à la plus grande dispersion des disparités préférées en région périphérique. De plus, étant donnée l'isotropie des rangs d'encodage dans les dimensions horizontales et verticales, nous prédisons que l'aire de Panum, elliptique en région centrale, «s'arrondit» à des excentricités périphériques (*cf.* figure 3-14). Cet arrondissement pourrait notamment servir à la tolérance des disparités positionnelles générées en périphérie par la cyclovergence oculaire. Il reste cependant à démontrer car, à notre connaissance, l'effet de l'excentricité rétinienne sur l'aire de Panum n'a été jusqu'ici étudié que dans la dimension horizontale.

Si la taille de l'aire de Panum est dépendante de l'excentricité rétinienne, elle l'est aussi des caractéristiques intrinsèques du stimulus utilisé pour la déterminer, et notamment de sa fréquence spatiale (Tyler, 1983; Schor et Heckmann, 1989) : un stimulus de faible fréquence spatiale peut être fusionné sur un rang de disparités plus large qu'un stimulus de haute fréquence spatiale.

Au niveau neuronal, les cellules qui ont les profils de réponse à la disparité les plus larges (les fréquences de disparité les plus basses) sont celles encodant le plus large rang de disparités positionnelles, comme le montre la distribution en 'Y' renversé des distributions de fréquences de disparité en fonction des disparités préférées (*cf.* figure 3-6 ; voir aussi Prince et al., 2002a). Selon le modèle d'énergie (Ohzawa et al., 1990), fréquence de disparité et fréquence spatiale pour un même neurone sont égales : un récepteur encodant finement la position d'un stimulus dans ses champs récepteurs droit et gauche encode aussi finement une différence de position du stimulus entre les champs récepteurs (une disparité positionnelle). Ainsi, la dépendance de l'aire de Panum à la fréquence spatiale des stimuli peut s'expliquer par le fait que les stimuli de haute fréquence spatiale recrutent des détecteurs de haute fréquence de disparité -encodant un rang étroit de disparité- et les stimuli de basse fréquence spatiale activent les détecteurs à basse fréquence de disparité -encodant un rang plus large de disparités-.

D.3. ENCODAGE DES DISPARITES ET CONTROLE OCULOMOTEUR

D.3.1. Alignement binoculaire

Des travaux psychophysiques ont montré que le contrôle de l'alignement binoculaire est plus performant lorsqu'il est testé avec des stimuli centraux plutôt que périphériques (Hampton et Kertesz, 1983; Hung et al., 1991; Howard et al., 2000). Cette spécialisation de la représentation centrale du champ visuel pour le contrôle oculomoteur de l'alignement des yeux est attendue puisqu'une disparité positionnelle (horizontale et/ou verticale) associée au point de fixation rend directement compte d'une erreur d'alignement des yeux à son niveau (*cf.* partie A.2.4. du premier chapitre).

Poggio (1995) a postulé que les cellules TE et TI, avec des profils de réponse fins et centrés sur zéro, sont appropriées pour le contrôle de l'alignement horizontal des yeux sur la cible de fixation binoculaire. Cette idée peut être étendue à la dimension verticale, avec les cellules TE-like et TI-like en charge du contrôle de l'alignement vertical des yeux (Gonzalez et al., 1993a). Ces types de cellules sont majoritairement rencontrés dans la représentation centrale de l'aire V1, ce qui suggère, pour cette dernière, un rôle dans l'encodage du signal servant le contrôle oculomoteur de l'alignement des yeux.

On peut s'interroger sur le rôle respectif des cellules activées (TE) et des cellules inhibées (TI) en absence de disparité positionnelle. Il se pourrait que l'activité différentielle de ces deux populations de cellules soit le signal utilisé pour le contrôle de l'alignement binoculaire. Cette activité différentielle est maximale pour une disparité nulle et elle a une amplitude supérieure aux signaux générés par chacune de ces populations (TE et TI) prises séparément. Cette hypothèse pourrait notamment expliquer la disparition quasi-totale des profils TI et TI-like dans la représentation périphérique du champ visuel.

D.3.2. Vergence oculaire

Le parallèle établi entre disparités horizontales et verticales pour le contrôle de l'alignement des yeux dans les dimensions horizontales et verticales n'est pas transposable aux mouvements de vergence oculaire pour déplacer le regard d'un point à un autre dans l'espace visuel.

La vergence horizontale sert à déplacer le regard vers des objets situés à différentes profondeurs. Les cellules TN et NE pourraient encoder un signal permettant de programmer un déplacement du regard vers un objet plus proche que l'actuel point de fixation, alors que les cellules TF et FA seraient adaptées pour la fixation d'un objet plus distant (Poggio et Fisher, 1977 ; Poggio et Talbot, 1981 ; Poggio, 1995). Ces objets pouvant être aussi bien situés dans la région centrale que dans la région périphérique, il est cohérent de trouver ces types de profils dans la représentation centrale et périphérique de l'aire V1. Une fois le mouvement de vergence horizontale en phase finale (la nouvelle cible de la fixation aux abords de chaque fovéa) le système des cellules TE/TI pourrait alors prendre le relais pour la finition de ce mouvement et le contrôle ultérieur de l'alignement binoculaire.

La vergence verticale n'intervient pas pour des changements de plan de profondeur du regard dans la direction droit devant, elle survient, par contre, pour la fixation d'objet en position oblique (hors des méridiens horizontal et vertical). Encore une fois, l'encodage des disparités verticales sur un rang large n'est donc pas nécessaire pour déplacer le regard d'un point à l'autre en région centrale, alors qu'il est nécessaire pour fixer des objets en position tertiaire dans la région périphérique du champ visuel.

D.4. ENCODAGE DES DISPARITES ET VISION STEREOSCOPIQUE

D.4.1. Vision stéréoscopique en région centrale

Dans la représentation centrale du champ visuel, l'encodage de la composante directement impliquée dans la vision stéréoscopique : la disparité horizontale, est favorisée au détriment de sa composante orthogonale : la disparité verticale. Cette anisotropie avait été suggérée par les résultats de Gonzalez et collaborateurs (1993a), elle est confirmée ici et dans deux études récentes de Gonzalez et collaborateurs (2003) et de Cumming (2002). En accord avec cette dernière, nous trouvons un rang d'encodage trois fois plus important pour la disparité horizontale que verticale. Ce que nos résultats révèlent de plus est que cette organisation est spécifique à la région centrale du champ visuel, où la vision stéréoscopique s'exprime avec la plus grande précision, et que le faible rang d'encodage pour la disparité verticale est un mécanisme actif, reflétant l'action compensatrice des disparités de phase et de position (figure 3-11 et 3-12). Ce dernier point concernant l'action des disparités de position et de phase est important puisque nous trouvons que ces deux mécanismes ne collaborent pas pour étendre le rang d'encodage dans la dimension horizontale mais pour réduire le rang d'encodage dans la dimension verticale.

L'absence apparente d'optimisation du rang des disparités horizontales encodées, qui pourrait théoriquement être étendu par la collaboration des mécanismes de disparités de position et de phase, reflète probablement les limites imposées à l'espace de recherche pour l'appariement binoculaire. Plus cet espace de recherche est important (par rapport à la taille des champs récepteurs), et plus la chance que de mauvais appariements locaux surviennent est grande (Marr et Poggio, 1979; Schor et al., 1984b). Dans cette optique, la réduction active du rang d'encodage des disparités verticales est tout à fait adaptée pour restreindre au maximum l'espace de recherche dans la dimension verticale, puisque les disparités verticales sont naturellement faibles en région centrale et ne rendent pas directement compte de variations locales de profondeur.

Cette réduction de l'espace de recherche dans la dimension verticale a un coût : la tolérance faible à une disparité verticale ajoutée. Avec un stéréogramme de points aléatoires dynamique de 6° (similaire à celui employé dans notre étude), Stevenson et Schor (1997) ont montré que l'ajout d'environ 0.30° de disparité verticale suffisait à anéantir tout percept stéréoscopique. Cette valeur est cohérente avec le rang d'encodage que nous avons mis en évidence pour la disparité verticale dans la région centrale de V1.

Pour la disparité horizontale, le rang d'encodage rapporté ici est similaire à celui trouvé par Prince et al. (2002b), et il correspond aux limites au-delà desquelles un jugement de profondeur stéréoscopique²⁴ n'est plus possible avec des stéréogrammes de points aléatoires dynamiques (au-delà d'environ $\pm 0.6^\circ$ de disparité horizontale ; Glennerster, 1998 ; Prince et al., 2002a). Une autre étude (Prince et al., 2000) rapporte que la précision de l'encodage

²⁴ La tâche du sujet est de déterminer si un objet associé à de la disparité horizontale apparaît en avant ou en arrière du plan de fixation.

neuronal de la disparité horizontale dans l'aire V1 peut aussi rendre compte de la précision psychophysique dans une tâche de discrimination de profondeurs stéréoscopiques.

Sans présumer du degré d'implication de l'aire visuelle primaire dans la vision stéréoscopique, il apparaît que sa représentation centrale est organisée pour l'encodage des disparités horizontales et que le rang encodé ainsi que la précision de cet encodage sont cohérents avec les performances de la vision stéréoscopique en vision centrale (au moins lorsque capacités neuronales et psychophysiques sont mesurées avec des stéréogrammes de points aléatoires dynamiques).

D.4.2. Vision stéréoscopique en région périphérique

D.4.2.1. Vision stéréoscopique périphérique et disparités horizontales

Les performances du système visuel dans des tâches de résolution et de discrimination spatiales sont généralement moindres pour des stimuli périphériques que pour des stimuli centraux (Cowey et Rolls, 1974; Virsu et Rovamo, 1979; Paradiso et Carney, 1988). De multiples caractéristiques du système visuel, dépendantes de l'excentricité, sont potentiellement impliquées dans la diminution des performances spatiales avec l'excentricité : la qualité optique de l'œil (Jennings et Charman, 1981a, b), la qualité et la taille des photorécepteurs rétiniens, leur densité, leur degré de convergence (Curcio et Allen, 1990; Curcio et al., 1990), la contribution relative des systèmes magno et parvo-cellulaires (Livingstone et Hubel, 1988; Malpeli et al., 1996; Azzopardi et al., 1999), ou encore l'agrandissement de la représentation centrale du champ visuel de la rétine au cortex (Daniel et Whitteridge, 1961; Van Essen et al., 1984). Comme pour les autres acuités spatiales, la stéréoacuité se détériore avec l'excentricité rétinienne : le seuil de disparité horizontale nécessaire pour discriminer deux profondeurs stéréoscopiques augmente lorsqu'on s'éloigne de la fovéa vers la périphérie (Rawlings et Shipley, 1969; Blakemore, 1970; McKee, 1983). Un jugement de profondeur stéréoscopique est cependant encore possible à des excentricités rétiniennes périphériques, comme démontré par Richards et Regan (1973) avec des barres verticales dont l'oscillation en profondeur est encore perceptible à 20° d'excentricité.

Lehky et Sejnowski (1990) ont utilisé d'un côté les résultats de psychophysique de Blakemore (1970) et d'un autre côté les résultats neurophysiologiques de Poggio et collaborateurs (1977, 1985, 1988) pour modéliser le lien entre stéréoacuité et excentricité rétinienne. Ils ont montré qu'il suffisait de postuler un élargissement par 3 des profils de réponse à la disparité horizontale et une augmentation du même ordre de la dispersion des disparités préférées pour rendre compte de la baisse de stéréoacuité observée entre 0° et 10° d'excentricité rétinienne. Cependant, nos résultats montrent que la **finesse** des profils de réponse à la disparité horizontale ne diffère pas sensiblement entre représentations centrale et périphérique de l'aire V1. La **dispersion des disparités préférées** est quant à elle supérieure en périphérie (avec des profils de type TE et TI trouvés en proportion moindre), mais le facteur de dispersion que nous trouvons entre région centrale et périphérique (1.26) reste inférieur à celui employé par Lehky et Sejnowski (3). Ainsi, nos résultats suggèrent que ce

n'est pas la différence des caractéristiques d'encodage de la disparité horizontale entre régions centrale et périphérique qui explique la diminution de stéréoaucuité en périphérie.

Le modèle proposé par Lehky et Sejnowski révèle aussi que la stéréoaucuité est amélioré en augmentant le nombre de détecteurs de disparité en charge d'une même région de l'espace visuel. Au vue de nos résultats, ceci semble une cause plus probable pour la diminution de stéréoaucuité en périphérie. En effet, même si nous trouvons une proportion semblable de détecteurs dans les représentations centrale et périphérique, le nombre total de détecteurs en charge d'un degré d'espace visuel en région périphérique est moindre qu'en région centrale du fait de l'agrandissement cortical du champ visuel central (Daniel et Whitteridge, 1961).

D.4.2.2. Vision stéréoscopique périphérique et disparités verticales

C'est pour de larges stimuli s'étendant dans la région périphérique du champ visuel qu'une réelle action de la disparité verticale dans la construction du percept stéréoscopique a été mise en évidence (Rogers et Bradshaw, 1993 ; Kaneko et Howards, 1996, 1997). Nos résultats montrent que c'est dans la représentation périphérique du champ visuel dans l'aire V1 qu'un réel encodage de la disparité verticale apparaît. Ce parallélisme entre données psychophysiques et neurophysiologiques suggère que l'encodage de la disparité verticale dans l'aire V1 périphérique pourrait rendre compte de son action dans la vision stéréoscopique.

Les exemples de surfaces de réponse à la disparité présentés dans la dernière partie des résultats (*cf.* partie C.5.) montrent clairement que l'encodage des disparités est bidimensionnel et, pour la plupart des cellules, ne peut être réduit à la composante horizontale ou verticale des disparités positionnelles. Il reste maintenant à étudier plus précisément la nature des interactions entre disparités horizontales et verticales en périphérie (mais aussi en région centrale) pour tenter de comprendre un peu mieux en quoi ces interactions pourraient expliquer le rôle des disparités verticales dans la construction du percept stéréoscopique. C'est à quoi s'attache en partie les deux prochaines études. Nous verrons notamment avec les résultats présentés dans le prochain chapitre que ces interactions sont liées à l'orientation préférée des détecteurs de disparité et que ces derniers s'organisent différemment dans les représentations centrale et périphérique du champ visuel.

Chapitre 4

ETUDE II

LIENS ENTRE ENCODAGES DE L'ORIENTATION ET DE LA DISPARITE DANS L'AIRE V1

Cette deuxième partie des résultats expérimentaux s'intéresse aux liens existants entre orientation préférée des détecteurs de disparités et encodage des disparités positionnelles dans l'aire V1 du singe. D'une part, cet aspect du modèle d'énergie binoculaire est testé et d'autre part, la distribution des orientations préférées par les détecteurs de disparité est étudiée. Nos résultats révèlent un lien fort entre l'encodage de l'orientation et de la disparité et une organisation différente des détecteurs de disparité dans les représentations centrale et périphérique de l'aire visuelle primaire.

A. PRESENTATION DE L'ETUDE

L'orientation et la disparité positionnelle sont deux caractéristiques spatiales encodées par la plupart des neurones de l'aire visuelle primaire (Hubel et Wiesel, 1959, 1962, 1970 ; Barlow et al., 1967 ; Poggio et Fisher, 1977). Notre étude a pour premier objectif de déterminer dans quelle mesure l'encodage de la disparité est lié à celui de l'orientation. S'il s'avère qu'un tel lien existe, le deuxième objectif sera d'étudier comment le système visuel pourrait en tirer partie pour l'organisation de l'encodage des disparités positionnelles dans les représentations, centrale et périphérique, de l'aire V1.

La sensibilité d'une cellule simple à l'orientation d'un stimulus (une barre lumineuse ou un réseau de luminance) est due au fait que ses champs récepteurs sont des filtres spatiaux orientés. Ceci est illustré, dans la figure 4-1, pour une cellule binoculaire théorique dont les champs récepteurs droit et gauche sont verticaux. Une barre lumineuse horizontale, flashée au niveau d'un champ récepteur, n'évoque pas de réponse visuelle car la somme des activations et inhibitions locales produit une activation nette à peu près nulle. Si la barre est présentée avec une orientation verticale, couvrant la région ON centrale, la réponse évoquée est optimale. Ainsi, le profil de réponse à l'orientation (figure 4-1b) révèle l'orientation des champs récepteurs de la cellule testée.

La surface de réponse à la disparité de cette cellule est aussi dépendante de l'orientation des champs récepteurs. En imaginant qu'un point lumineux est flashé au centre des deux champs récepteurs (figure 4-1a; points *1g* et *1d*) l'activation nette produite par ce stimulus est maximale, car il tombe au centre des régions ON. Si une disparité horizontale est introduite (points *2g* et *2d*), l'activation binoculaire est minimale car les points sont situés au centre des régions OFF. L'introduction de disparité verticale plutôt qu'horizontale (cas n°3, points *3g* et *3d*) produit aussi une diminution de la réponse binoculaire, mais moins importante car les points, quoique excentrés, sont toujours dans les régions ON.

La surface de réponse à la disparité d'une cellule de ce type doit donc présenter théoriquement un **axe d'élongation** orienté comme les champs récepteurs et un **axe de plus grande modulation** orthogonal à cette orientation (figure 4-1c).

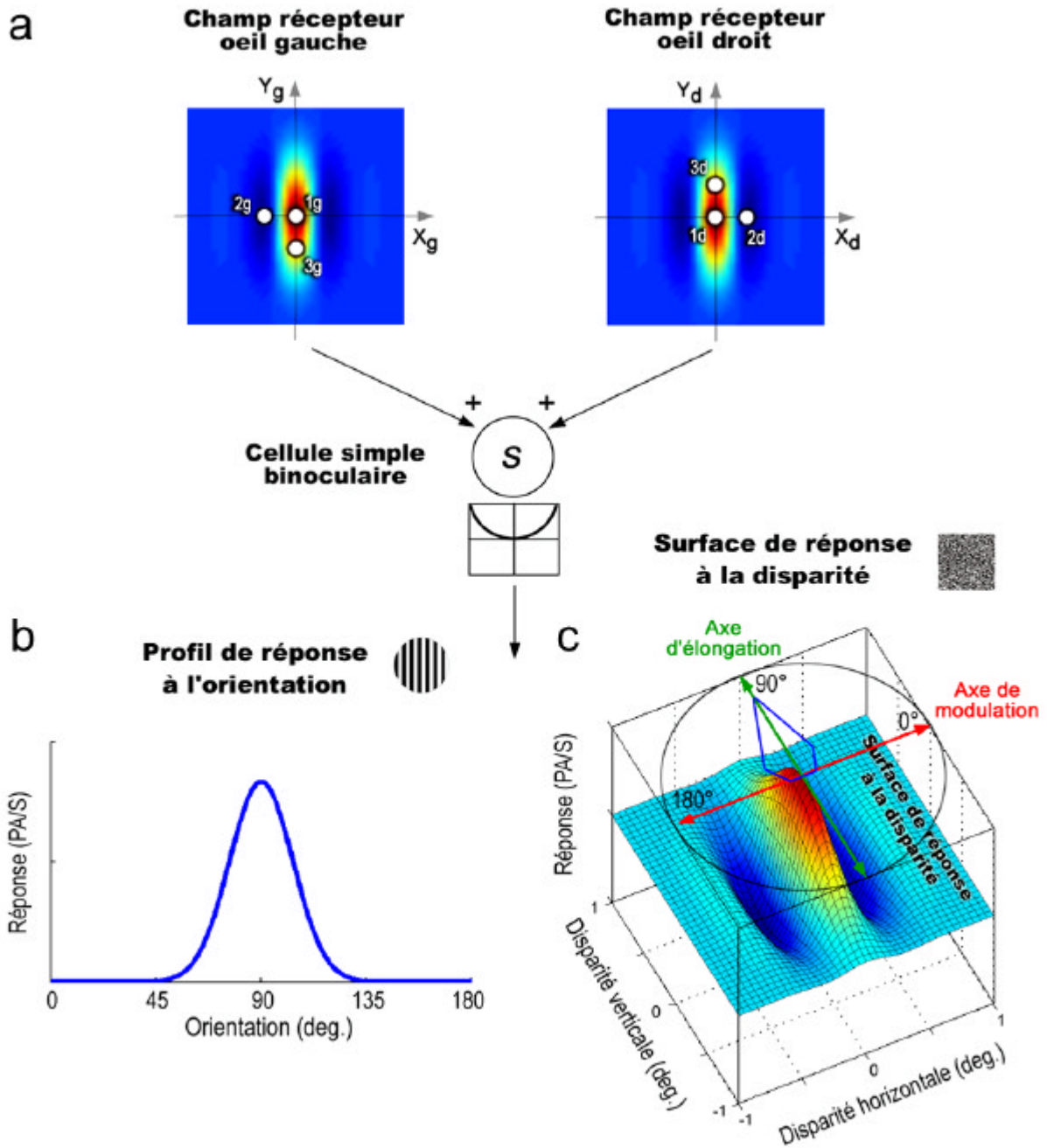


Figure 4-1

Exemple théorique d'une cellule simple binoculaire dont les champs récepteurs monoculaires droit et gauche sont verticaux (a). Cette cellule répond préférentiellement à un stimulus orienté verticalement (b). Sa surface de réponse à la disparité (c) présente aussi une orientation, avec un axe d'élongation parallèle à l'orientation préférée et un axe de modulation qui y est orthogonal. Le profil de réponse à l'orientation est représenté sous forme polaire, en bleu, au dessus de la surface de réponse à la disparité.

Dans le modèle d'énergie binoculaire²⁵ (Ohzawa et al., 1990 ; Fleet et al., 1996), une cellule complexe, sélective à la disparité positionnelle, est construite à partir de paires de cellules simples binoculaires en quadrature de phase. Les cellules simples ont des champs récepteurs de même orientation, même fréquence spatiale, et présentent les mêmes différences (de phase et/ou de position) entre leurs champs récepteurs monoculaires. Le même lien entre orientation préférée et surface de réponse à la disparité est donc prédit pour les cellules simples et pour les cellules complexes.

Dans une étude portant sur une population importante de neurones, dans la représentation centrale de V1 (Prince et al., 2002a; Prince et al., 2002b), un lien plutôt faible a pourtant été rapporté entre l'encodage de la disparité horizontale et l'orientation préférée des neurones. Cependant, la prédiction concernant l'orientation des surfaces de réponse à la disparité ne peut être testée qu'en mesurant la sensibilité à la disparité sur deux dimensions.

Deux études récentes se sont attachées à construire et à comparer les surfaces de réponse à la disparité et les profils de réponse à l'orientation (Cumming, 2002 ; Gonzalez et al., 2003). De façon surprenante, un lien très faible, voire inexistant, a été trouvé entre orientation préférée et orientation des surfaces de réponse à la disparité. Dans l'étude réalisée par Cumming, la majorité des cellules présente une surface de réponse allongée horizontalement, indépendamment de leur orientation préférée. Seule une faible proportion de cellules ont une surface de réponse dont l'orientation est en accord avec la prédiction du modèle d'énergie. Dans les travaux de Gonzalez et collaborateurs (2003), la moitié seulement des cellules sélectives à la disparité est également sélective à l'orientation, suggérant que ces deux caractéristiques ne vont pas nécessairement de pair. De plus, parmi les cellules sélectives à l'orientation et à la disparité, environ la moitié a des surfaces de réponse dont l'orientation est en désaccord avec la prédiction du modèle d'énergie. Ces deux études aboutissent à la conclusion que la disparité et l'orientation, même si encodées initialement par des mécanismes neuronaux communs (au niveau des cellules simples), pourraient être rapidement dissociées dans les étapes suivantes du traitement visuel, dès le niveau des cellules complexes. Ces résultats mettent donc fortement en doute la validité du modèle d'énergie binoculaire pour rendre compte de l'encodage des disparités par les cellules complexes chez le singe.

Pourtant, notre étude, en questionnant à nouveau l'existence d'un lien entre encodage de l'orientation et de la disparité dans les représentations centrale et périphérique de l'aire V1, révèle une relation forte entre ces deux caractéristiques, en accord avec la prédiction du modèle d'énergie. Nous discuterons leur apparente contradiction avec les résultats rapportés par Cumming (2002) et par Gonzalez et collaborateurs (2003).

En examinant ensuite la distribution des orientations préférées des détecteurs de disparité, nous verrons que certaines orientations sont privilégiées et que les populations centrale et périphérique de détecteurs montrent une organisation différente.

²⁵ cf. partie C.2.2. du 1^{er} chapitre

B. ASPECTS METHODOLOGIQUES

Se reporter au 2^{ème} chapitre pour les aspects méthodologiques généraux. Seuls les aspects spécifiques à cette étude sont détaillés ci-après.

B.1. SUJETS

Les trois singes impliqués dans cette étude sont les mêmes que dans l'étude précédente (*Aglae*, *Susy* et *Boris*).

B.2. STIMULI

Pour tester la sélectivité à la disparité positionnelle, les stimuli utilisés sont des stéréogrammes de points aléatoires dynamiques. Les *surfaces de réponse à la disparité* sont construites avec un minimum de 49 combinaisons de disparités horizontales et verticales (7 valeurs de disparités horizontale \times 7 valeurs de disparité verticale). Les rangs de disparité et la précision de l'échantillonnage (de -0.6° à $+0.6^\circ$ avec un pas de 0.2°) sont identiques dans les deux dimensions afin de caractériser de manière isotropique les surfaces de réponse.

Pour tester la sélectivité à l'orientation, des réseaux carrés de luminance sont utilisés (fréquence de 2cpd, taille de 6°). Les *profils de réponse à l'orientation* sont construits en testant 8 orientations différentes, réparties de façon homogène sur le rang $0-180^\circ$, avec un pas de 22.5° (0° correspond à une orientation horizontale et 90° à une orientation verticale). Que ce soit pour la disparité ou pour l'orientation, la réponse unitaire d'un neurone est enregistrée 5 fois pour chaque condition.

B.3. TRAITEMENT DES DONNEES

Pour les cellules sélectives à l'orientation (ANOVA 1 facteur, $p < 0.05$), le F_{index} a été utilisé pour quantifier cette sélectivité (cf. partie D.3.2.1. du 2^{ème} chapitre). Les profils de réponse à l'orientation ont été ajustés statistiquement par une fonction gaussienne. Le pic, l'amplitude et la déviation standard de la gaussienne sont des estimations directes de l'orientation préférée, de l'amplitude et de la finesse du profil de réponse (cf. partie D.3.2.2. du 2^{ème} chapitre).

Pour les surfaces de réponse à la disparité, notre première intention a été de réaliser des ajustements statistiques par une fonction Gabor bidimensionnelle. Ce type de description mathématique s'est généralement avéré inadéquat. Nous avons donc développé une méthode basée sur la décomposition de Fourier de ces surfaces dans le domaine fréquentiel afin de déterminer leur axe de modulation (cf. figure 4-1). La méthode sera détaillée dans la partie résultats.

Comme pour l'étude précédente, les cellules ont été classées en fonction de la localisation centrale (cV1, champ récepteur $<7^\circ$) ou périphérique (pV1, champ récepteur entre 7° et 25° ; cf. figure 3-2 du 3^{ème} chapitre).

C. RESULTATS

C.1. RESULTATS GENERAUX

C.1.1. Population d'étude

Au total, 275 cellules enregistrées chez trois singes ont été testées pour leur sélectivité à l'orientation dans la représentation centrale (n=202) et périphérique (n=73) de l'aire V1. Une partie d'entre elles (n=141) a aussi été testée pour la sélectivité à la disparité dans cV1 (n=103) et dans pV1 (n=38). Dans un premier temps, la comparaison des caractéristiques d'encodage de l'orientation entre régions centrale et périphérique est réalisée sur l'ensemble de la population. Dans un second temps, l'analyse se concentre sur les cellules testées à la fois pour l'orientation et la disparité.

C.1.2. Sélectivité à l'orientation dans V1 central et V1 périphérique

Les pourcentages de cellules sélectives à l'orientation sont comparables dans cV1 (85%, 172/202) et dans pV1 (81%, 59/73). Parmi les cellules sélectives, 78% ont des profils de réponse bien décrits par une fonction gaussienne dans cV1 (135/172) et 83% dans pV1 (49/59).

La distribution des valeurs de F_{index} pour ces deux populations de cellules est similaire (figure 4-2a pour cV1 et figure 4-2c pour pV1). Il en est de même pour la distribution des valeurs de bande passante (le paramètre s de la fonction gaussienne ; figure 4-2b pour cV1 et figure 4-2d pour pV1). Ces résultats sont en accord avec ceux de Battaglini et collaborateurs (1993), qui n'observent pas d'élargissement des profils de réponse à l'orientation à des excentricités périphériques dans l'aire V1 du singe. Notons cependant la tendance à des bandes passantes plus étroites à des excentricités rétiniennes périphériques (test de Wilcoxon, $p=0.07$).

Les résultats de l'étude précédente ont révélé que la sélectivité à la disparité est aussi forte dans la représentation périphérique que dans la représentation centrale du champ visuel (pourcentages de cellules sélectives, F_{index}) et que la finesse des profils de réponse à la disparité (horizontale ou verticale ; estimée par la *fréquence de disparité*) n'est pas non plus différente dans ces deux régions. Ici, nous étendons ces observations à la sélectivité à l'orientation : elle est trouvée dans des proportions similaires et la finesse des profils de réponse est comparable dans les représentations, périphérique et centrale, de l'aire V1.

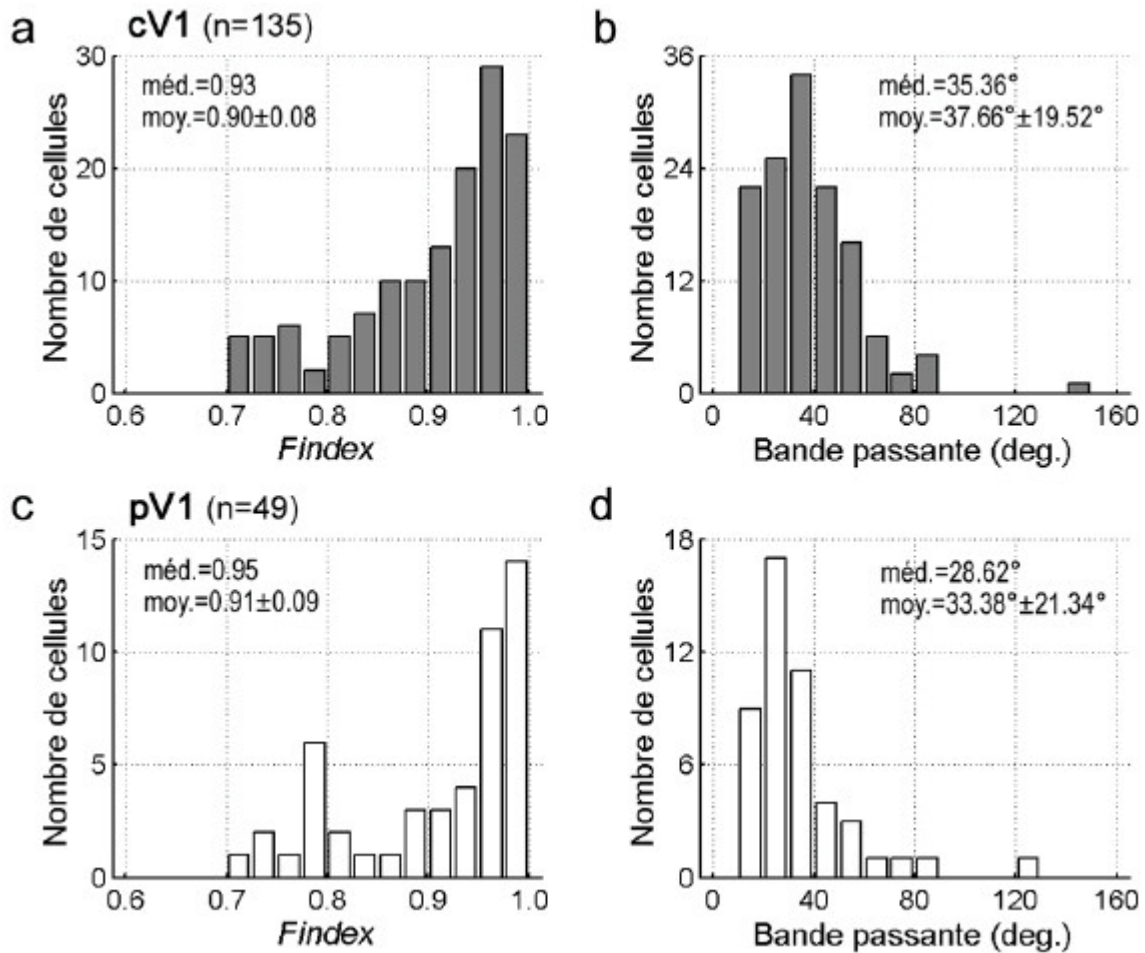


Figure 4-2

a-b. Distribution des valeurs de F_{index} (a) et de bande passante (b) pour les cellules sélectives à l'orientation dans cV1.

c-d. Distribution des valeurs de F_{index} (c) et de bande passante (d) pour les cellules sélectives à l'orientation dans pV1.

Les valeurs médianes (méd.) et les valeurs moyennes ± SD (moy.) de ces distributions sont rapportés.

C.1.3. Sélectivité à l'orientation des détecteurs de disparité dans V1 central et V1 périphérique

Parmi les 141 cellules testées pour leur sélectivité à la disparité et à l'orientation, celles présentant une sélectivité pour ces deux variables sont les plus nombreuses (52%, 73/141). Un pourcentage moindre de cellules ne répond sélectivement qu'à l'orientation (28%) ou à la disparité (9%), et 11% des cellules ne sont sélectives pour aucune de ces deux variables. Comme représenté dans la figure 4-3, ces pourcentages sont très similaires dans les représentations centrale et périphérique de l'aire V1

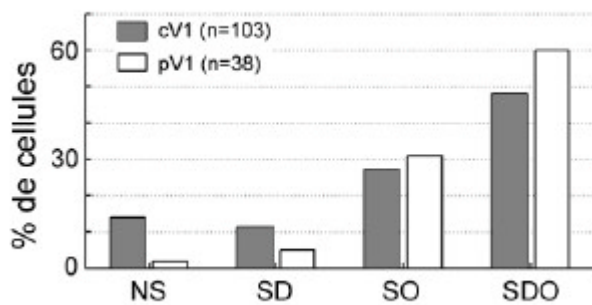


Figure 4-3

Pourcentages de cellules testées pour leur sélectivité à la disparité et à l'orientation dans les représentations centrale (cV1 ; en gris) et périphérique (pV1 ; en blanc) de l'aire V1.

NS pour les cellules non sélectives ; SD pour les cellules sélectives seulement à la disparité ; SO pour celles sélectives à l'orientation uniquement et SDO pour celles montrant une sélectivité à ces deux caractéristiques.

Pour les cellules sélectives à l'orientation et à la disparité, les valeurs de F_{index} indiquent une plus forte sélectivité à l'orientation qu'à la disparité (0.89 ± 0.09 pour l'orientation contre 0.86 ± 0.08 pour la disparité, test de Wilcoxon, $p < 0.05$; figure 4-4a).

La partie suivante de l'analyse s'attache à étudier s'il existe un lien entre l'orientation préférée d'un détecteur de disparité et la forme de sa surface de réponse à la disparité. Au total, nous avons pu construire la surface de réponse à la disparité de 35 cellules, dont 26 ont aussi été testées pour leur sélectivité à l'orientation. Une majorité de ces cellules (77%, 20/26) était à la fois sélective à la disparité et à l'orientation. Treize d'entre elles ont été enregistrées dans la représentation centrale de l'aire V1 et les 7 autres proviennent de la représentation périphérique de cette aire.

C.2. LIEN ENTRE SURFACE DE REPONSE A LA DISPARITE ET ORIENTATION PREFEREE

C.2.1. Méthode de détermination de l'axe de disparité

Afin de pouvoir comparer l'orientation des surfaces de réponse à la disparité à l'orientation préférée des mêmes neurones dans l'aire V1, il convient de quantifier l'orientation de ces surfaces de réponse. Pour cela, nous avons développé une méthode qui ne fait appel à aucune hypothèse mathématique *a priori* et s'applique directement aux données brutes.

Une transformation de Fourier bidimensionnelle dans le domaine fréquentiel est appliquée aux surfaces de réponse à la disparité (après que la composante DC leur ait été soustraite en ôtant le niveau de réponse moyen, toutes disparités confondues, à tous les points expérimentaux qui constituent ces surfaces). Cette transformation produit un spectre fréquentiel bidimensionnel des surfaces de réponse.

Une surface de réponse à la disparité, mesurée expérimentalement, est présentée à gauche dans la figure 4-4. Le code couleur correspond à une interpolation linéaire du niveau de

réponse neuronale en fonction des combinaisons de disparités horizontales et verticales introduites. Sa représentation dans le domaine fréquentiel, après décomposition de Fourier, est donnée à droite dans la figure 4-4. Le code couleur de la surface fréquentielle correspond à l'énergie associée à chaque combinaison de fréquence de disparité horizontale et de fréquence de disparité verticale, le bleu correspondant à une faible énergie et le rouge à une forte énergie. Ces surfaces fréquentielles ont une symétrie centrale, apparente dans la figure 4-4. Ainsi, le pic de haute énergie sur l'axe horizontal (H), à droite de l'axe vertical (V), a un pendant symétrique correspondant au pic de haute énergie situé à gauche de l'axe vertical.

La ligne qui joint ces deux pics d'énergie (et qui passe par le centre de la surface), a été nommée **axe de disparité** (ligne pointillée rouge). Il correspond à **l'axe de plus grande modulation de la réponse neuronale à la disparité** (cf. figure 4-1). Pour la cellule présentée dans la figure 4-4, cet axe de disparité est horizontal : c'est la disparité horizontale introduite sans disparité verticale qui a le plus fort pouvoir modulateur sur la réponse neuronale. Cette détermination quantitative est en accord avec l'inspection visuelle de la surface de réponse à la disparité, qui montre une zone d'interaction binoculaire (activation) allongée verticalement (plus finement modulée horizontalement).

Le profil de réponse à l'orientation de cette cellule à été reporté sous forme polaire sur le spectre fréquentiel (en jaune). L'estimation de l'orientation préférée (déterminée par le pic de l'ajustement gaussien) correspond à la ligne en pointillé jaune. Il apparaît que cet **axe d'orientation** et **l'axe de disparité** forment un angle (α) proche de 90° . Cette relation est en accord avec la prédiction du modèle d'énergie qui postule que la disparité a un effet plus modulateur sur la réponse neuronale dans la direction orthogonale à l'orientation des champs récepteurs (l'orientation préférée).

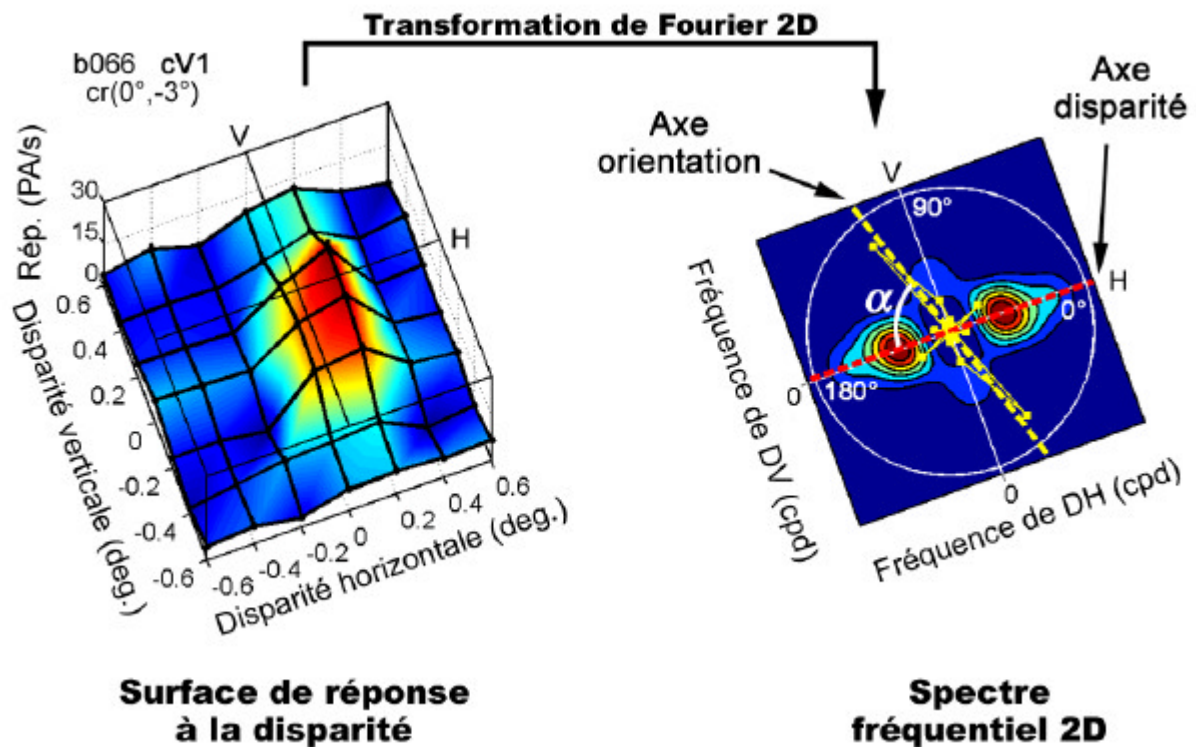


Figure 4-4

A gauche, surface de réponse à la disparité d'une cellule enregistrée dans cV1. La réponse neuronale moyenne est reportée en fonction des combinaisons de disparités horizontales et verticales introduites (chaque point d'intersection sur cette grille correspond à une combinaison particulière de disparités testée expérimentalement). Le code couleur, du bleu au rouge, est une interpolation linéaire du niveau de réponse.

A droite, spectre fréquentiel bidimensionnel obtenu par décomposition de Fourier de cette surface de réponse. Le code couleur, du bleu au rouge, représente cette fois le niveau d'énergie associé aux différentes combinaisons de fréquences de disparités horizontales et verticales. La ligne pointillée rouge, passant par les deux pics de plus haute énergie (symétriquement correspondant) définit l'axe de disparité. Le profil de réponse à l'orientation est superposé sur le spectre fréquentiel sous forme polaire, en jaune, et la ligne en pointillé jaune définit l'orientation préférée par cette même cellule, c'est-à-dire l'axe d'orientation. L'angle formé au croisement des axes d'orientation et de disparité (α) est proche de 90° , en accord avec la prédiction du modèle d'énergie binoculaire.

C.2.2. Lien entre axe de disparité et axe d'orientation

Trois autres exemples de cellules, sélectives à l'orientation, pour lesquelles la surface de réponse à la disparité a pu être mesurée sont présentées dans la figure 4-5.

La première cellule (a) a une orientation préférée verticale. Sa surface de réponse à la disparité présente clairement deux régions ON (activées) encadrant une région OFF (inhibée)

centrale qui se succèdent dans la dimension horizontale. La décomposition de Fourier de cette surface de réponse à la disparité donne un axe de disparité horizontal. Comme dans l'exemple précédent, l'axe d'orientation et l'axe de disparité sont orthogonaux.

La seconde cellule (b) a une orientation préférée horizontale. Sa surface de réponse présente une zone d'activation allongée horizontalement qui se traduit, au niveau de la décomposition de Fourier, par un axe de disparité vertical. L'axe d'orientation et l'axe de disparité sont donc orthogonaux pour cette cellule aussi.

La dernière cellule présentée en exemple (c) est orientée obliquement. L'axe de disparité est aussi oblique et, comme pour les deux cellules précédentes, il est disposé orthogonalement à l'axe d'orientation.

Outre la concordance de ces données avec la prédiction du modèle d'énergie, cette figure illustre la bonne adéquation entre l'appréciation à l'œil de l'axe de plus grande modulation de la réponse par la disparité (l'axe de disparité) et la solution fournie par la décomposition de Fourier des surfaces de réponse.

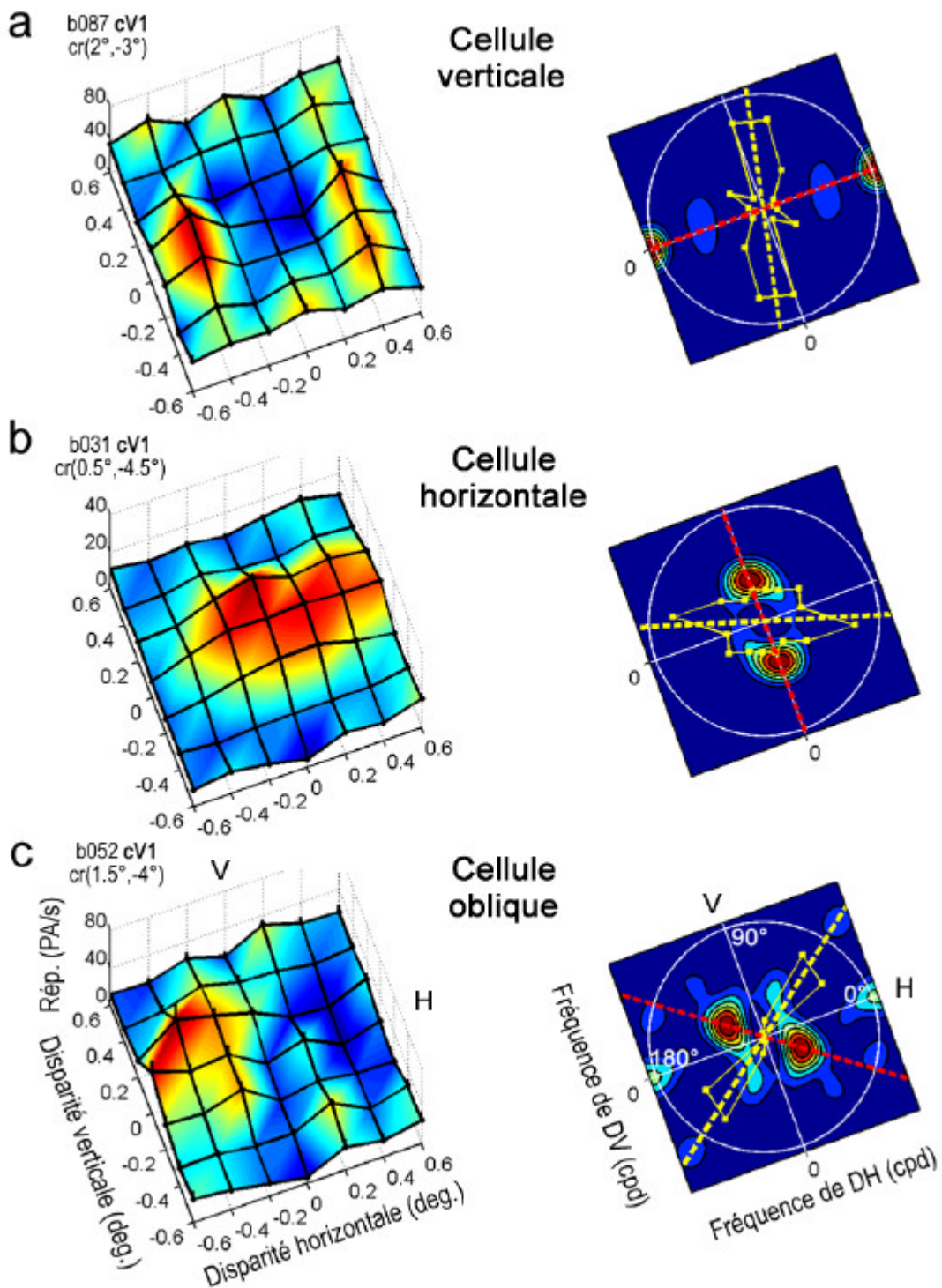


Figure 4-5

Trois exemples de surfaces de réponse à la disparité (colonne de gauche) avec leur spectre fréquentiel respectif (colonne de droite). Les profils de réponse à l'orientation sont superposés sur les spectres (en jaune). La première cellule a une orientation préférée verticale (a), la seconde horizontale (b) et la dernière oblique (c). Les axes de disparité (ligne en pointillé rouge) et d'orientation (ligne en pointillé jaune) sont proches d'une orientation orthogonale.

Les résultats obtenus pour l'ensemble de la population sont présentés dans la figure 4-6. Tant les cellules enregistrées dans la région centrale (cercles pleins) que celles enregistrées dans la région périphérique de V1 (cercles vides) ont tendance à avoir des axes d'orientation et de disparité qui se croisent orthogonalement : sur les 20 cellules testées, 13 (65%) ont des axes qui se croisent avec un angle compris entre 67.5° et 90°, contre seulement 1 (5%) pour laquelle cet angle est compris entre 0° et 22.5°, ce qui représente un biais hautement significatif ($\chi^2=8.64$, $p<0.01$).

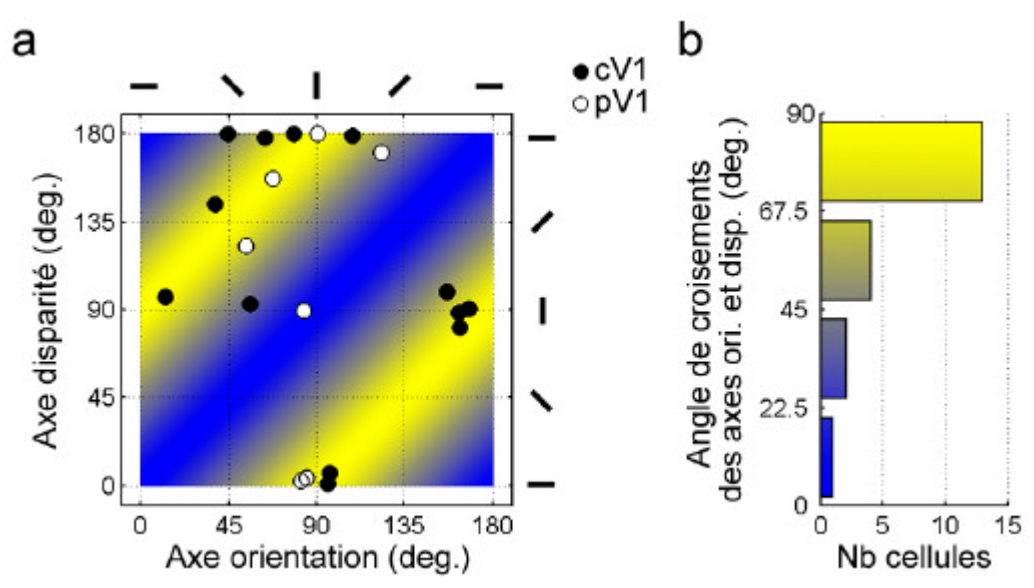


Figure 4-6

a. Les cellules enregistrées dans V1 central (cV1 ; en noir) et dans V1 périphérique (pV1 ; en blanc) sont représentées en fonction des angles formés par leur axe d'orientation (leur orientation préférée) et leur axe de disparité par rapport à l'horizontale. Le gradient de couleur, du bleu au jaune, représente la transition entre une orientation parallèle et une orientation orthogonale de ces deux axes. Il apparaît clairement que les points ont tendance à être situés dans les régions d'orthogonalité (jaunes).

b. La distribution des angles de croisement entre les axes de disparité et d'orientation révèle que la majorité des cellules ont une orientation préférée perpendiculaire à l'axe de disparité.

Nos données confirment donc une prédiction du modèle d'énergie en démontrant une plus grande sensibilité à la disparité introduite orthogonalement que parallèlement à l'orientation des champs récepteurs, aussi bien dans la représentation centrale que périphérique de l'aire V1.

L'étude précédente a révélé des rangs d'encodage, pour les composantes horizontale et verticale de la disparité positionnelle, fortement anisotropiques pour cV1 et isotropiques pour pV1. Ici, il apparaît que l'encodage des disparités, horizontales et verticales, par un détecteur

de disparité est dépendant de son orientation préférée. Il se pose donc la question de savoir si ces deux observations sont liées, c'est-à-dire si des biais dans les orientations préférées par les détecteurs de disparité dans les régions centrale et périphérique de l'aire V1 sont à l'origine de ces différents rangs d'encodage pour la disparité.

C.3. ORIENTATION DES DETECTEURS DE DISPARITE DANS V1 CENTRAL ET V1 PERIPHERIQUE

Toutes les cellules sélectives à la fois à l'orientation et à la disparité sont considérées dans cette dernière partie de l'analyse, même s'il n'a pas été possible de construire entièrement leur surface de réponse à la disparité. Nous postulons que la relation forte entre orientation préférée et surface de réponse à la disparité, mise en évidence ci-avant pour des cellules de cV1 et de pV1, peut être étendue à l'ensemble des détecteurs de disparité.

L'orientation préférée par ces détecteurs est évaluée à partir de deux références : l'horizontale et l'axe polaire du champ récepteur (figure 4-7a). L'orientation préférée par rapport à l'horizontale est nommée f_1 ($f_1=0^\circ$ si la cellule préfère une orientation horizontale et $f_1=90^\circ$ si la préférence est trouvée pour une orientation verticale). L'orientation préférée par rapport à l'axe polaire est nommée f_2 . L'axe polaire est l'axe passant par le centre du champ visuel et le centre du champ récepteur, il est défini par un angle (m) par rapport à l'horizontale (figure 4-7a). Ainsi, $f_2=0^\circ$ si la cellule répond préférentiellement à un réseau dont l'orientation est parallèle à l'axe polaire et $f_2=90^\circ$ si l'orientation préférée est orthogonale à l'axe polaire. Ces deux mesures de l'orientation préférée sont liées par la relation : $f_2 = f_1 - m$.

Si une cellule, dont le champ récepteur est situé sur le méridien horizontal ($m=0^\circ$), préfère une orientation verticale, alors $f_1=90^\circ$ et $f_2=90^\circ$. Pour une autre cellule ayant aussi une orientation préférée verticale mais dont le champ récepteur est sur le méridien vertical ($m=90^\circ$), alors f_1 est toujours égal à 90° mais $f_2=0^\circ$.

La figure 4-7b montre les distributions d'orientations préférées par rapport à l'horizontale (f_1) pour les cellules sélectives à la disparité dans les représentations centrale et périphérique de V1. On observe une importante représentation des orientations préférées proches de la verticale, au détriment des orientations horizontales, pour la population de cellules centrales ($\chi^2=2.86$, $p=0.09$). Ce biais disparaît complètement dans la représentation périphérique où les orientations horizontales et verticales sont représentées de façon égale ($\chi^2=0.06$, $p=0.81$).

Les distributions d'orientation préférée par rapport à l'axe polaire (f_2) sont présentées dans la figure 4-7c. Cette fois-ci, aucun biais n'est observé dans la représentation centrale : les cellules à orientation préférée parallèle et orthogonale à l'axe polaire sont représentées en proportion similaire ($\chi^2=0.03$, $p=0.87$). Par contre, significativement plus de cellules périphériques ont une orientation préférée alignée avec l'axe polaire plutôt que perpendiculaire à ce dernier ($\chi^2=4.50$, $p=0.03$).

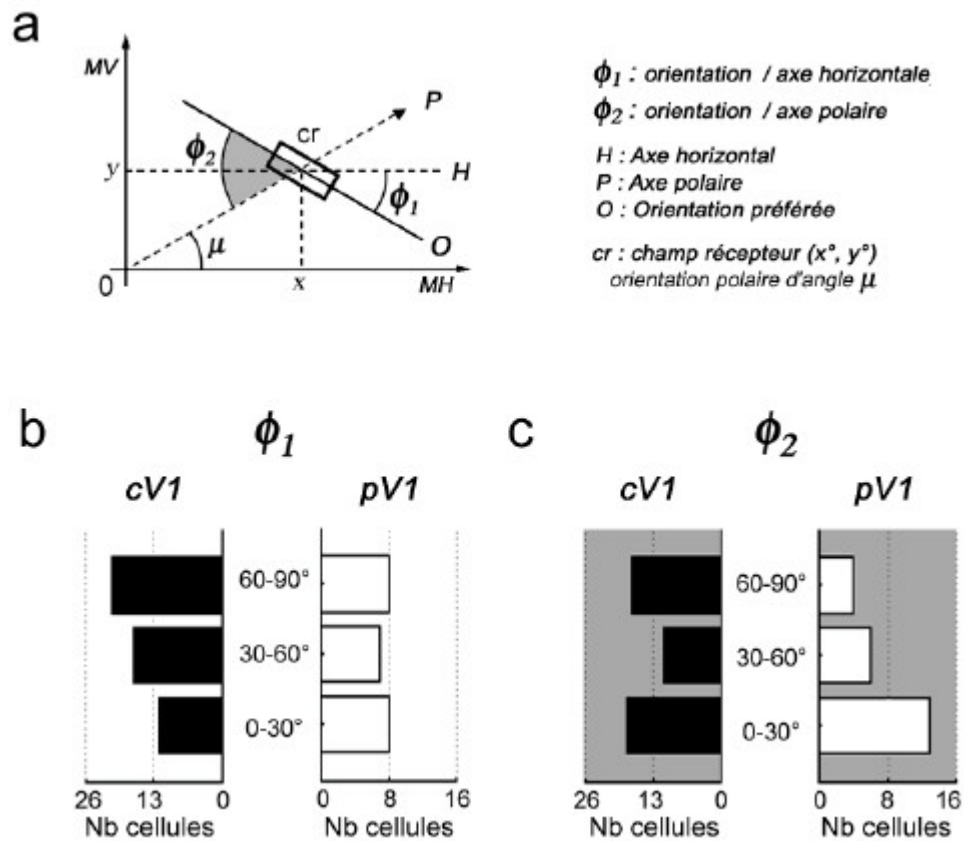


Figure 4-7

- a. Représentation géométrique des deux mesures de l'orientation préférée : par rapport à l'horizontale (f_1) et par rapport à l'axe polaire (f_2).
- b. Distribution des orientations préférées par rapport à l'horizontale pour les cellules de la représentation centrale et de la représentation périphérique de V1 (cV1 et pV1 respectivement). Un *biais vertical* est présent dans la *représentation centrale*.
- c. Distribution des orientations préférées par rapport à l'axe polaire. Un *biais radial* est présent dans la *représentation périphérique*.

Nos résultats révèlent donc, pour ces distributions d'orientations préférées, un biais vertical en région centrale et un biais radial en région périphérique. Ils sont retrouvés pour les deux singes testés sur un large rang d'excentricités rétinienne. Dans la représentation centrale de V1, les cellules à orientation verticale ($60^\circ < f_1 < 90^\circ$) sont 2 fois plus nombreuses chez *Susy* et 1.5 fois plus nombreuses chez *Boris* que les cellules à orientation horizontale ($0^\circ < f_1 < 30^\circ$). Dans la représentation périphérique, les cellules à orientation radiale ($0^\circ < f_2 < 30^\circ$) sont 8 fois plus nombreuses chez *Susy* et 2 fois plus nombreuses chez *Boris* que les cellules à orientation orthogonale ($60^\circ < f_2 < 90^\circ$).

D. DISCUSSION

D.1. SYNTHÈSE DES PRINCIPAUX RESULTATS

Dans cette étude, nous rapportons l'existence d'un lien étroit entre l'encodage de la disparité et celui de l'orientation. Ce lien peut être décliné en trois points principaux :

- Dans leur majorité, les cellules sélectives à la disparité sont aussi sélectives à l'orientation.
- Il existe une relation étroite entre l'orientation préférée par un détecteur de disparité et la forme de sa surface de réponse à la disparité : l'axe de plus forte modulation de la réponse à la disparité est orthogonal à cette orientation préférée, en accord avec la prédiction du modèle d'énergie.
- Les détecteurs de disparités ne sont pas rencontrés également à toutes les orientations. Dans la représentation centrale de l'aire V1, les détecteurs de disparité tendent à être orientés plutôt verticalement (**biais vertical**) alors que dans la représentation périphérique, ces détecteurs sont généralement alignés avec l'axe polaire du champ récepteur (**biais radial**).

Ces trois points importants sont développés ci-après, notamment en relation avec les deux études récentes de Cumming (2002) et de Gonzalez et collaborateurs (2003) citées précédemment.

D.2. SELECTIVITE A LA DISPARITE ET A L'ORIENTATION

Dans cette première partie de la discussion, nous nous intéressons à savoir si le traitement neuronal des disparités acquiert, dans l'aire visuelle primaire, une certaine indépendance vis-à-vis du traitement de l'orientation, comme le suggère les résultats de Cumming (2002) et de Gonzalez et collaborateurs (2003).

Le fort lien, révélé par nos résultats, entre l'axe de plus forte sensibilité à la disparité et l'orientation préférée des cellules est un argument en faveur d'une dépendance entre ces deux variables. Cependant, nous avons trouvé un certain nombre de cellules sélectives à la disparité et insensibles à l'orientation (n=13). Cette population reste en proportion très faible dans notre étude (9%), mais elle constitue environ 50% des cellules testées à la fois pour la disparité et pour l'orientation dans l'étude de Gonzalez et collaborateurs (2003). Dans l'étude de Cumming (2002), ce point n'est pas abordé puisque la sélectivité à l'orientation est testée en premier lieu, et les surfaces de réponse à la disparité sont construites pour des cellules sélectives à l'orientation.

Nous envisageons trois hypothèses pour expliquer ce découplage apparent entre orientation et disparité dans l'aire V1.

La première hypothèse est que les surfaces de réponse à la disparité de certaines cellules complexes sont construites à partir de champs récepteurs non orientés, tels que ceux rencontrés dans le CGL, ou dans les couches $4C\alpha$, $4C\beta$ et $3B$ de l'aire V1 (Blasdel et Fitzpatrick, 1984; Ringach et al., 2002). Dans le modèle d'énergie binoculaire, la cellule complexe reçoit les afférences de cellules simples binoculaires en quadrature de phase. Théoriquement, il est donc envisageable que ces sous-unités fonctionnelles soient des cellules à champs récepteurs circulaires «centre/pourtour antagonistes», en admettant que le centre de la région centrale (ON ou OFF) puisse être légèrement excentré par rapport au centre du pourtour (figure 4-8a). Les surfaces de réponse à la disparité construites par les afférences de telles sous-unités devraient théoriquement être non orientées.

La deuxième hypothèse, illustrée dans la figure 4-8b, est que des détecteurs de disparités (orientés), préférentiellement activés par une même disparité positionnelle (horizontale et/ou verticale) mais ayant des orientations préférées différentes, se projettent vers une même cellule. Cette cellule hériterait donc de la disparité préférée en devenant indépendante à l'orientation du stimulus auquel cette disparité est associée. Déterminée avec un stéréogramme de points aléatoires dynamiques, la surface de réponse à la disparité d'une telle cellule devrait, cette fois encore, être non orientée.

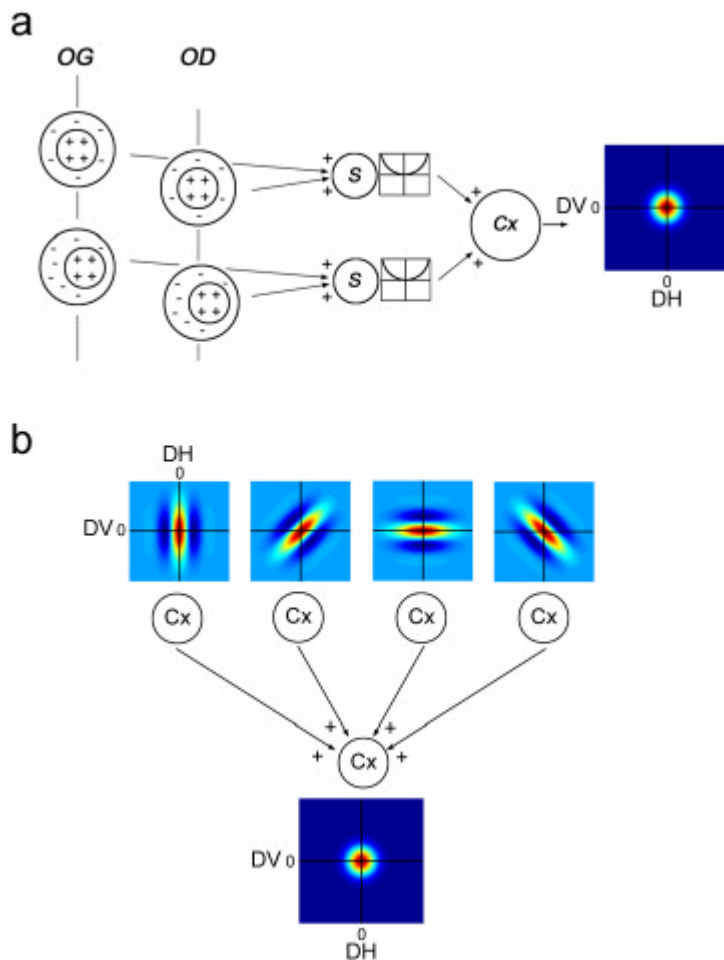


Figure 4-8

a. Hypothèse 1. Le neurone d'énergie est bâti par les afférences de sous-unités fonctionnelles aux champs récepteurs non orientés. La surface de réponse à la disparité pour ce type de cellules devrait être non orientée.

b. Hypothèse 2. Un certain nombre de cellules complexes, sélectives à la même disparité positionnelle mais dont l'orientation diffère, se projettent vers une même cellule complexe. Ce type de cellules perdrait ainsi la sélectivité à l'orientation mais pas à la disparité positionnelle. Comme pour l'hypothèse précédente, il devrait présenter une surface de réponse à la disparité non orientée.

La troisième hypothèse est plus triviale, dans le sens où il est possible que les détecteurs de disparité soient préférentiellement activés par une orientation particulière, mais que le type de stimulus utilisé pour la déterminer ne soit pas approprié. Dans cette étude, des réseaux carrés de luminance ont été utilisés. Leur contraste (maximal), leur fréquence spatiale (2 cpd) et/ou leur nature statique pourraient être inadaptés pour évoquer une réponse visuelle consistante de certaines cellules, et ainsi masquer leur sensibilité à l'orientation. Dans ce cas, l'absence de sensibilité à l'orientation devrait plutôt correspondre à une réponse visuelle variable et/ou faible, voire absente. Contrairement aux deux premières hypothèses, celle-ci prédit que les surfaces de réponse à la disparité peuvent être orientées malgré l'absence apparente de réponse sélective pour l'orientation.

La cellule présentée dans la figure 4-9, enregistrée dans la représentation périphérique de V1, semble aller dans le sens de cette troisième hypothèse. Le réseau de luminance évoque une réponse neuronale brève et non sélective, suivie d'une suppression (figure 4-9a, b). La surface de réponse à la disparité est clairement orientée obliquement, avec un niveau d'activité bien supérieur. Nous n'avons pas réalisé l'expérience, mais il est possible qu'une sélectivité à l'orientation puisse être mise en évidence en changeant la fréquence spatiale du réseau ou en le mettant en mouvement pour balayer l'étendue du champ récepteur.

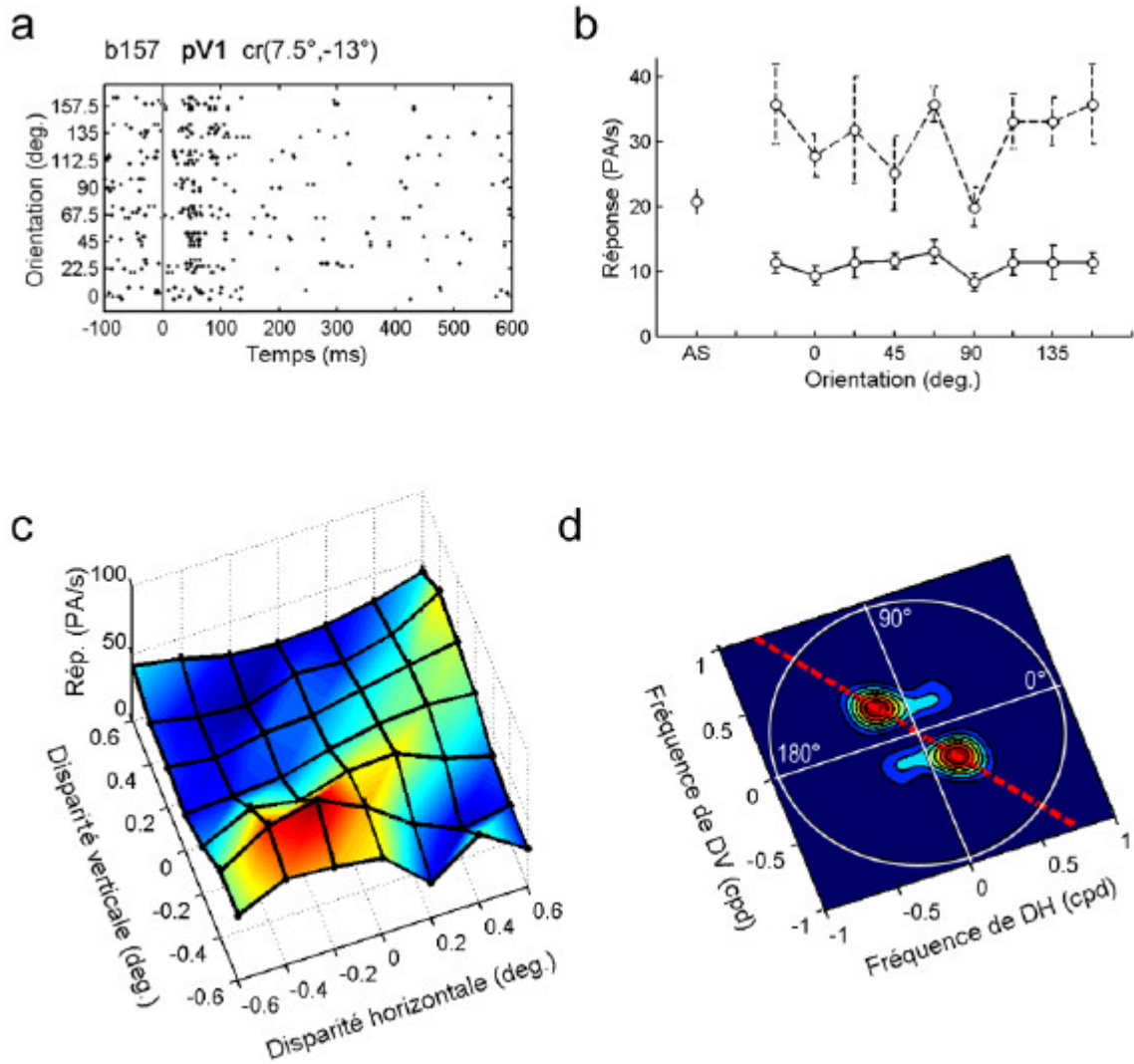


Figure 4-9

Exemple de cellule non sélective à l'orientation et présentant une surface de réponse à la disparité orientée obliquement.

- a. Raster des réponses à l'orientation du réseau de luminance. On observe une brève réponse phasique suivie d'une suppression.
- b. Profil de réponse à l'orientation construit à partir du raster (a). Le profil de réponse en trait plein correspond au niveau de réponse intégré sur une période de 500 ms après l'apparition du stimulus. Le profil en trait pointillé correspond au niveau de réponse pour les 150 ms suivant l'apparition du stimulus.
- c. Surface de réponse à la disparité de la même cellule. On observe une importante sélectivité à la disparité, qui s'exprime par une orientation oblique de cette surface de réponse
- d. Représentation de la surface de réponse (c) dans le domaine fréquentiel. L'axe de disparité est représenté par la ligne pointillé rouge.

L'explication d'un stimulus non adapté pour tester la préférence à l'orientation semble pouvoir s'appliquer à la majorité des cellules sélectives uniquement à la disparité dans notre

étude. En effet, 62% des cellules non sélectives à l'orientation ont une activité visuelle, évoquée par le réseau, toutes orientations confondues, qui n'est pas significativement supérieure à leur activité spontanée (test t, $p < 0.01$), contre seulement 23% pour les cellules sélectives à l'orientation (figure 4-10).

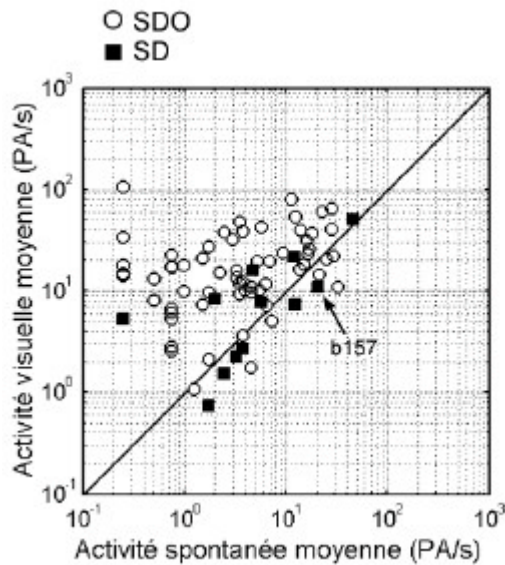


Figure 4-10

Pour les cellules sélectives à la disparité et à l'orientation (SDO ; cercles vides) et pour celles sélectives à la disparité uniquement (SD ; carrés pleins), l'activité spontanée moyenne est reportée en fonction de l'activité visuelle moyenne évoquée par le réseau de luminance (toutes orientations confondues).

Les cellules SDO ont une forte tendance à être au-dessus de la ligne d'identité (activité visuelle > activité spontanée) alors que les cellules SD sont proches de cette ligne d'identité.

Ainsi, si les deux premières hypothèses d'une construction active de détecteurs de disparité non orientés ne peuvent pas être écartées, nos résultats ne mettent pas en évidence de dissociation, au niveau de l'aire V1, dans le traitement de l'orientation et de la disparité. Ils suggèrent plutôt que la présence de cellules sélectives à la disparité uniquement est due en grande partie à l'utilisation d'un stimulus pouvant s'avérer inadéquat pour tester la sensibilité à l'orientation de certaines cellules.

D.3. LIEN ENTRE ORIENTATION PREFEREE ET SURFACE DE REPONSE A LA DISPARITE

D.3.1. Comparaison des approches méthodologiques

En utilisant une nouvelle méthode quantitative pour déterminer l'axe de plus grande modulation dans les surfaces de réponse à la disparité, nous avons mis en évidence l'existence d'un lien étroit entre l'encodage de la disparité et celui de l'orientation. En accord avec la prédiction du modèle d'énergie, la plus grande sensibilité à la disparité est rencontrée dans une direction perpendiculaire à l'orientation des champs récepteurs. Ces résultats vont à

l'encontre de ceux récemment rapportés par Cumming (2002) et Gonzalez et collaborateurs (2003), qui rapportent un lien faible entre orientation et disparité.

Dans l'étude de Gonzalez et collaborateurs, la surface de réponse à la disparité est caractérisée par un axe de plus grande modulation passant par le centre de la surface ($DH=0^\circ$ et $DV=0^\circ$) et par la disparité préférée (déterminée après lissage de la surface avec un modèle additif généralisé de Poisson; Bermudez et al., 2001). Cependant, cet axe ne représente rigoureusement l'axe de modulation que dans le cas où la zone d'interaction binoculaire est centrée sur zéro. Dans le cas de la surface de réponse à la disparité présentée dans la figure 4-9 par exemple, cet axe joindrait les coordonnées ($DH=0^\circ$; $DV=0^\circ$) aux coordonnées ($DH\approx-0.2^\circ$; $DV\approx-0.4^\circ$), ce qui ne correspond pas à l'axe de modulation fourni par la décomposition de Fourier (figure 4-9d). Par contre, dans le cas de la surface de réponse présentée en figure 4-5c, l'axe déterminé par la méthode de Gonzalez et collaborateurs serait en accord avec l'axe dont la décomposition de Fourier rend compte. Dans leur étude, la grande majorité des cellules (96%) présentent une disparité préférée sans composante verticale ($DV=0^\circ$)²⁶ ; leur axe de modulation est donc horizontal. Alors que le modèle d'énergie binoculaire prédit dans ce cas une orientation préférée verticale, celle-ci n'est trouvée que pour la moitié des cellules.

Dans l'étude de Cumming, il apparaît que la majorité des surfaces de réponse à la disparité sont allongées horizontalement, indépendamment de leur orientation préférée (figure 4-11).

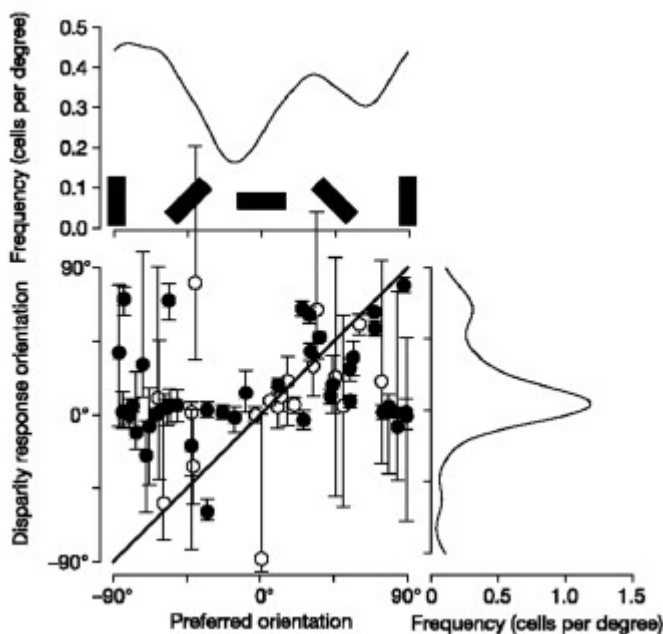


Figure 4-11

Lien entre orientation préférée et axe d'élongation des surfaces de réponse à la disparité d'une population de neurones dans la représentation centrale de l'aire V1.

Selon le modèle d'énergie, les points devraient être alignés sur la ligne diagonale d'identité. Il apparaît que la majorité des cellules a une surface de réponse horizontale, indépendamment de leur orientation préférée.

(d'après Cumming, 2002).

²⁶ Mais l'amplitude du pas d'échantillonnage utilisé pour tester la sensibilité à la disparité verticale ($\pm 0.3^\circ$) pourrait avoir biaisé l'évaluation des disparités verticales préférées, dans la mesure où celles-ci, dans la représentation centrale du champ visuel, sont très finement distribuées autour du zéro (cf. figure 3-13 du 3^{ème} chapitre).

C'est l'**axe d'élongation** qui est recherché par Cumming, alors que nous nous sommes intéressés, à l'**axe de modulation**. Dans son étude, les surfaces de réponse à la disparité sont d'abord ajustées avec une fonction Gabor à deux dimensions, puis le pic principal est recherché et son axe d'élongation déterminé (par rapport à la mi-largeur à mi-hauteur de ce pic dans les dimensions horizontale et verticale).

Pour deux raisons importantes, nous pensons que l'approche méthodologique que nous avons développée a une robustesse plus grande, et conduit donc à des résultats plus fiables :

- Elle ne fait appel à **aucun modèle mathématique a priori** pour décrire les surfaces de réponse : c'est à partir des données brutes que l'axe de modulation est déterminé, alors qu'un ajustement statistique Gabor à deux dimensions est préalable à la détermination de l'axe d'élongation.
- La détermination de l'axe de modulation par décomposition de Fourier utilise **la surface de réponse dans son ensemble**²⁷, alors que l'axe d'élongation utilisé par Cumming et l'axe de modulation employé par Gonzalez et collaborateurs n'utilisent que le pic principal, c'est-à-dire une partie restreinte des surfaces de réponse.

D.3.2. Hypothèse du pooling horizontal: dissociation des axes d'élongation et de modulation

Un point important dans la comparaison des résultats de ces différentes études concerne la relation qu'entretiennent l'axe d'élongation et l'axe de modulation des surfaces de réponse. D'après le modèle d'énergie binoculaire classique, ces deux axes sont censés être orthogonaux . Pour rendre compte de l'élongation horizontale des surfaces de réponse à la disparité observées par Cumming²⁸ dans la représentation centrale de V1, Uka et DeAngelis (2002) ont proposé une extension du modèle d'énergie binoculaire, où de nombreuses sous-unités fonctionnelles présentant une large distribution de disparités positionnelles horizontales et un faible rang de disparités positionnelles verticales se projettent vers une même cellule complexe, comme illustré dans la figure 4-12.

²⁷ C'est de la forme générale de la surface de réponse que rend compte la décomposition de Fourier qui en est faite, c'est-à-dire de la configuration de l'ensemble des pics (régions ON) et des creux (régions OFF) qui peuvent la composer.

²⁸ Même si cet allongement n'est pas quantifié dans notre étude, nous observons que les surfaces de réponse tendent à être plus étendues lorsqu'elles sont orientées horizontalement que verticalement [comme lorsque la cellule b031 (figure 4-6b) est comparée à la cellule b066 (figure 4-5)].

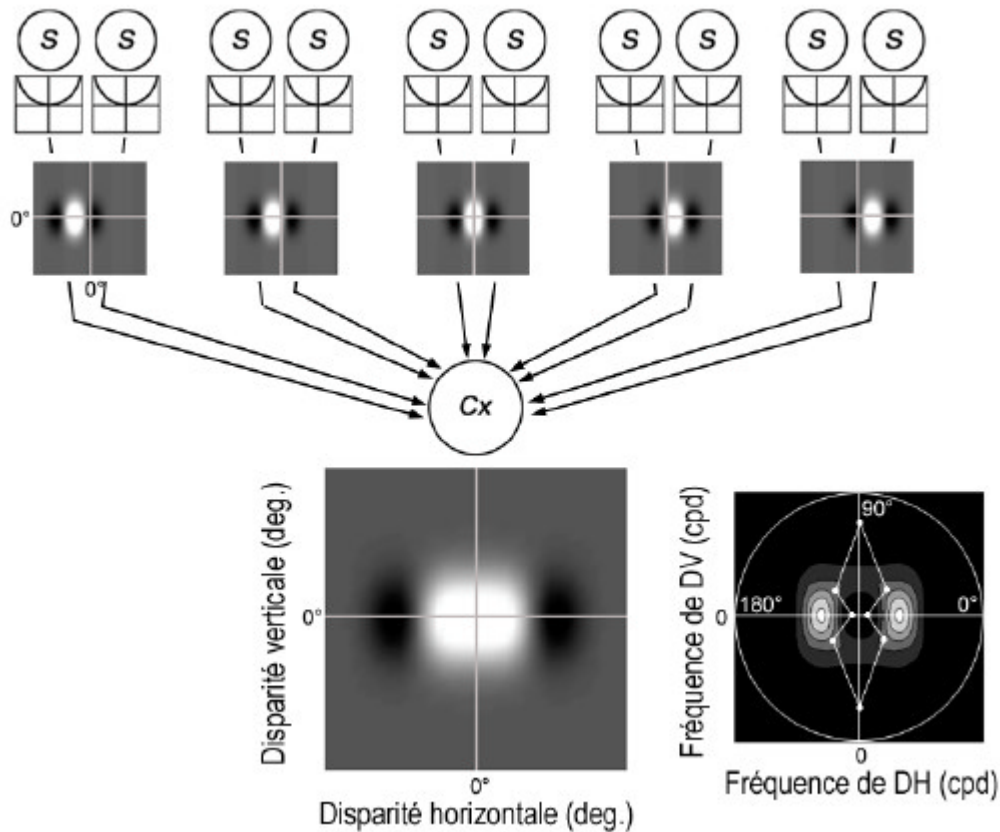


Figure 4-12

Hypothèse du pooling horizontal. Un certain nombre de sous-unités fonctionnelles (S) ayant des disparités horizontales de position différentes se projettent sur une même cellule complexe (Cx). Dans ce cas, la surface de réponse à la disparité a un axe d'élongation horizontal et, comme le montre la décomposition de Fourier de cette surface de réponse théorique (à droite), l'axe de plus grande modulation est aussi horizontal.

Dans cet exemple, les paires de cellules simples binoculaires en quadrature de phase (cf. partie C.2.2. du 1^{er} chapitre) ont des champs récepteurs orientés verticalement qui présentent, selon les paires, une différence de position horizontale plus ou moins importante et pas de différence de position verticale. Les surfaces de réponse à la disparité dans la rangée du haut sont celles qui pourraient être construites à partir de ces paires de cellules simples binoculaires. Ici, elles ne se projettent pas chacune vers une cellule complexe différente : leurs afférences arrivent sur la même cellule complexe. La surface de réponse à la disparité de cette dernière est alors allongée horizontalement. Un fait intéressant est que la décomposition de Fourier de cette surface de réponse donne un axe de modulation qui est aussi horizontal, du fait de la présence de régions OFF de part et d'autre du pic principal. Dans ce cas théorique, une cellule complexe préférant une orientation verticale pourrait avoir un axe de modulation horizontal (en accord avec le modèle d'énergie) et un axe d'élongation lui aussi horizontal (en désaccord avec le modèle d'énergie dans sa version simple, sans pooling).

La cellule b087 (figure 4-5b), orientée verticalement, présente une région OFF centrale qui n'est pas plus allongée horizontalement que verticalement. Ainsi, l'axe d'élongation aurait

pu être trouvé dans la dimension horizontale. Par contre, la présence de deux régions ON de part et d'autre désigne clairement l'axe de modulation comme étant horizontal. Cet exemple illustre bien (1) la plus grande sensibilité de notre méthode de traitement des surfaces de réponse (qui prend en compte la surface dans son ensemble et pas seulement le pic principal) et (2) la possible dissociation entre l'axe de modulation et celui d'élongation dont l'orthogonalité n'est pas obligatoire. Ainsi, nos résultats montrent qu'un aspect jusque là discuté du modèle d'énergie binoculaire est valide chez le singe mais que ses prédictions, selon la façon dont elles sont questionnées, pourraient apparaître clairement ou au contraire être masquées par la présence de ce pooling anisotropique.

Il apparaît d'ailleurs clairement dans la figure 4-11, tirée de Cumming (2002), que l'incertitude associée à la détermination de l'axe d'élongation des surfaces de réponse à la disparité, symbolisée par les barres d'erreurs verticales, est plus importante pour les cellules à orientation préférée verticale que pour les cellules à orientation préférée horizontale. Ceci est cohérent avec l'idée que le pooling horizontal **accentue** l'allongement des surfaces de réponse pour les cellules à orientation horizontale alors qu'il **contrarie** l'allongement des surfaces de réponse pour les cellules à orientation verticale. Ce pooling horizontal pourrait de plus expliquer pourquoi la fréquence de disparité horizontale est généralement plus basse que la fréquence spatiale horizontale des champs récepteurs (Ohzawa et al., 1997 ; Prince et al., 2002b), alors que le modèle d'énergie **classique** prédit une fréquence de disparité égale à la fréquence spatiale.

L'idée d'un pooling de multiples paires de cellules simples binoculaires au niveau des cellules complexes n'est en soit pas nouvelle. Des travaux théoriques (Zhu et Qian, 1996; Qian et Zhu, 1997) ont montré que ce mécanisme pouvait améliorer sensiblement la capacité des détecteurs à extraire la disparité positionnelle associée à des stimuli complexes tels que les stéréogrammes de points aléatoires dynamiques. Mais en admettant son anisotropie, au moins dans la représentation centrale de V1, le pooling pourrait aussi servir à étendre le rang d'encodage de la disparité horizontale, ce qui est fonctionnellement adapté dans cette région du champ visuel où les disparités verticales interviennent sur un rang beaucoup plus restreint.

D.4. DISTRIBUTION DES ORIENTATIONS PREFEREES

D.4.1. Biais vertical en région centrale

Dans la représentation centrale du champ visuel, un certain nombre d'études a mis en évidence l'existence d'un **biais cardinal** dans la distribution des orientations préférées : les orientations horizontale et verticale tendent à être plus représentées que les orientations obliques. Ceci a été observé à la fois dans l'aire 17 du chat (Pettigrew et al., 1968; Leventhal et Hirsch, 1977; Fregnac et Imbert, 1978; Kennedy et Orban, 1979; Li et al., 2003) et dans l'aire V1 du singe (Mansfield, 1974; De Valois et al., 1982; Celebrini et al., 1993). Ce biais cardinal a été avancé comme étant le substrat neuronal sous-jacent de la capacité psychophysique à mieux discriminer des orientations cardinales que des orientations obliques

(‘**oblique effect**’ ; Apelle, 1972 ; Orban et Kennedy, 1979 ; Bauer et al., 1979 ; Westheimer et Beard, 1998).

En ne considérant l'orientation préférée que pour les détecteurs de disparité, nous ne retrouvons pas ce biais cardinal, mais plutôt un **biais vertical**, présent pour les trois singes testés. Cette différence pourrait en partie s'expliquer par le fait que les cellules dans notre étude sont à priori majoritairement complexes²⁹, alors que le biais cardinal, au moins chez le chat, est principalement due aux cellules simples (Orban et Kennedy, 1979; Li et al., 2003). Une représentation plus importante des détecteurs de disparité à orientation verticale est souvent apparente dans les études où orientation et disparité ont été testées conjointement dans la représentation centrale de V1 (Poggio et Fischer, 1977; Cumming, 2002; Prince et al., 2002b).

Ce biais vertical est cohérent avec une spécialisation pour l'encodage des disparités horizontales dans la représentation centrale de V1, puisque les cellules verticales modulent plus finement leur réponse pour la disparité horizontale et puisque des différences de phase entre champs récepteurs induisent seulement un déplacement de la disparité préférée dans la dimension horizontale. Il a par ailleurs été montré chez le chat que les différences de phase entre champs récepteurs sont plus fréquentes et plus importantes pour les cellules à orientation verticale que pour celles à orientation horizontale (DeAngelis et al., 1991). Différence de phase et pooling horizontal pourraient tous deux participer à élargir le rang d'encodage de la disparité horizontale. Pour les détecteurs de disparité à orientation horizontale ou oblique, les résultats présentés dans le chapitre précédent montrent clairement que les différences de phase et de position agissent en sens contraire pour réduire le rang des disparités verticales encodées.

Cette organisation verticale des détecteurs de disparité dans la représentation centrale de V1 pourrait expliquer pourquoi les profils de réponse à la disparité verticale sont trouvés en moins grand nombre et présentent une sélectivité moindre que les profils de réponse à la disparité horizontale (*cf.* figure 3-8 du 3^{ème} chapitre). En effet, pour ces cellules à orientation verticale, une coupe verticale dans leur surface de réponse à la disparité correspond à une coupe dans l'axe de plus faible modulation de la réponse.

D.4.2. Biais radial en région périphérique

Le biais vertical dans l'orientation des détecteurs de disparité dans la représentation centrale de l'aire V1 n'est pas retrouvé en périphérie (où l'effet oblique n'est d'ailleurs pas retrouvé, Vandebussche et al., 1986). Il est remplacé par un **biais radial** : les détecteurs de disparité tendent à avoir des champs récepteurs alignés le long d'axes irradiant depuis le centre du champ visuel.

Chez le chat, un certain nombre d'études a rapporté que le biais cardinal des orientations préférées est spécifique à la représentation centrale du champ visuel et qu'il disparaît en

²⁹ Si la nature simple ou complexe des cellules n'a pas été directement testée dans notre étude, le fait qu'elles sont capables d'extraire la disparité contenue dans des stéréogrammes de points aléatoires dynamiques suggère fortement leur appartenance au type complexe (Poggio et al., 1985, 1988 ; Prince et al., 2002a,b).

périphérie (Mansfield, 1974; Kennedy et Orban, 1979; Orban et Kennedy, 1981). En revanche, un biais radial des orientations préférées a été mis en évidence (Leventhal, 1983) dans la représentation périphérique de l'aire 17 du chat. Chez le singe, l'existence d'un biais radial a été rapporté à des excentricités beaucoup plus restreintes (0.5° à 2.5°) et uniquement dans les couches supra granulaires de V1 (Bauer et Dow, 1989). Ce type d'organisation pourrait rendre compte de la meilleure discrimination psychophysique des orientations radiales en périphérie par rapport aux orientations perpendiculaires (Davey et Zanker, 1998; Westheimer, 2003).

Cette organisation radiale des détecteurs de disparité est particulièrement adaptée pour l'encodage et la tolérance des cyclodisparités, qui surviennent pour des distances de fixation courtes, lorsque les yeux sont dirigés vers le haut ou vers le bas, et dont l'importance est proportionnelle à l'excentricité rétinienne (*cf.* partie A.2.4. du 1^{er} chapitre). Ces cyclodisparités apparaissent en effet le long de cercles concentriques, centrés sur la fovéa, soit perpendiculairement à l'orientation radiale des détecteurs. C'est dans cette dimension, perpendiculaire à l'orientation des détecteurs, qu'est trouvé l'axe de plus grande modulation de la réponse à la disparité positionnelle. C'est aussi dans cette dimension que les disparités de phase participent à l'encodage (comme les disparités de phase des détecteurs à orientation verticale participent à l'encodage des disparités horizontales en région centrale). Ainsi, les cyclodisparités sont probablement encodées plus finement et sur un rang plus large en périphérie, garantissant ainsi une meilleure tolérance et l'encodage fin d'un signal pouvant servir à contrôler la cyclovergence oculaire.

Mais comme nous le verrons dans le 6^{ème} chapitre, l'organisation radiale des détecteurs de disparité en périphérie pourrait aussi expliquer le rôle de la disparité verticale dans la construction du percept stéréoscopique.

Chapitre 5

ETUDE III

EFFETS DE LA DIRECTION DU REGARD SUR L'ACTIVITE VISUELLE DANS L'AIRE V1 CENTRALE ET PERIPHERIQUE : INTERVENTION DE LA DISPARITE VERTICALE

Dans cette partie, les effets modulateurs de la direction du regard sur l'activité visuelle sont étudiés dans la représentation périphérique de l'aire V1 (région calcarine) et comparés à ceux mis en évidence dans la représentation centrale de cette aire (Trotter et Celebrini, 1999). Dans la région périphérique de l'aire V1, nous étudions les rôles possibles de l'excentricité rétinienne et de la disparité verticale dans les effets de la direction du regard sur l'activité visuelle. Il apparaît que les effets modulateurs sont plus fréquents et plus importants en périphérie, notamment pour les cellules sélectives à la disparité. Ces résultats suggèrent un poids plus important en périphérie de la disparité verticale dans les effets de directions du regard. L'organisation radiale des champs récepteurs permet de prédire le sens de ces effets (et leur rôle fonctionnel) lorsque le regard passe d'une fixation symétrique (droit devant) à une fixation asymétrique (sur la gauche ou sur la droite).

A. PRESENTATION DE L'ETUDE

Pour localiser un objet en vue de s'en saisir, le référentiel rétinotopique dans lequel est initialement représenté l'espace visuel doit être transformé en un référentiel centré sur l'organe effecteur (Andersen et Zipser, 1988; Zipser et Andersen, 1988; Andersen et al., 1993; Pouget et Sejnowski, 1994, 1997). Ce processus est classiquement considéré comme résultant d'une cascade de transformations où les signaux de position des yeux dans leur orbite, puis de position de la tête par rapport au corps, etc., sont progressivement combinés au signal visuel qui est ainsi représenté dans une multitude de référentiels égocentrés distincts.

La première de ces transformations (par l'intégration du signal de position des yeux) doit ainsi conduire à une représentation crâniocentrée de l'espace visuel. Cependant, l'existence d'un tel référentiel n'a été mise en évidence de manière explicite³⁰ que pour certaines populations neuronales de l'aire V6 (Galletti et al., 1993) et de l'aire VIP (Duhamel et al., 1997). Dans la plupart des aires visuelles, organisées de manière rétinotopique, l'activité visuelle est modulée par la direction du regard. D'abord mis en évidence dans le cortex pariétal (Andersen et Mountcastle, 1983; Andersen et al., 1985), ces effets modulateurs ont par la suite été révélés dans la plupart des aires visuelles (Galletti et Battaglini, 1989; Trotter et al., 1992; Weyand et Malpeli, 1993; Squatrito et Maioli, 1996; Trotter et al., 1996; Dobbins et al., 1998; Gonzalez et Perez, 1998b; Trotter et Celebrini, 1999; Bremmer, 2000; Rosenbluth et Allman, 2002). Ces effets se manifestent généralement sous forme de *gain* : l'activité visuelle et/ou spontanée d'une cellule est maximale pour une certaine direction du regard et elle diminue lorsque le regard s'éloigne de cette zone de l'espace visuel.

Des modèles théoriques ont établi que ces gains pourraient permettre d'établir une représentation égocentrée distribuée de l'espace visuel (Andersen et al., 1985; Zipser et Andersen, 1988). Ainsi, même si les champs récepteurs neuronaux sont ancrés au point fixé par le regard, une représentation égocentrée de l'espace est présente de manière implicite au niveau de la population neuronale.

Il apparaît qu'une telle représentation crâniocentrée distribuée de l'espace visuel pourrait être présente dès l'aire visuelle primaire où à la fois la distance de fixation (Trotter et al., 1992, 1996) et la direction du regard (Trotter et Celebrini, 1999) modulent l'activité visuelle dans la représentation centrale de l'aire VI (Weyand et Malpeli, 1993; Gonzalez et Perez, 1998b; Rosenbluth et Allman, 2002).

En mesurant les profils de réponse à l'orientation et/ou à la disparité horizontale pour une même cellule pendant que le singe porte son regard sur une cible située droit devant (fixation symétrique), à 10° sur la droite ou à 10° sur la gauche (fixations asymétriques ; figure 5-1a), Trotter et Celebrini (1999) ont trouvé qu'environ la moitié des cellules testées a une activité significativement modulée par la direction du regard. L'effet le plus fréquemment rencontré est de type gain (70% des cellules). La cellule en figure 5-1b (Trotter et Celebrini, 1999) a,

³⁰ Un encodage explicite de l'espace crâniocentré, au niveau de la cellule individuelle, signifie que le champ récepteur de cette dernière ne se déplace pas avec le regard mais reste fixe par rapport à la tête.

par exemple, une activité visuelle moyenne significativement supérieure pour un regard dirigé vers la droite que vers la gauche et un niveau d'activité intermédiaire pour un regard droit devant (la sélectivité pour une disparité horizontale nulle restant par ailleurs constante).

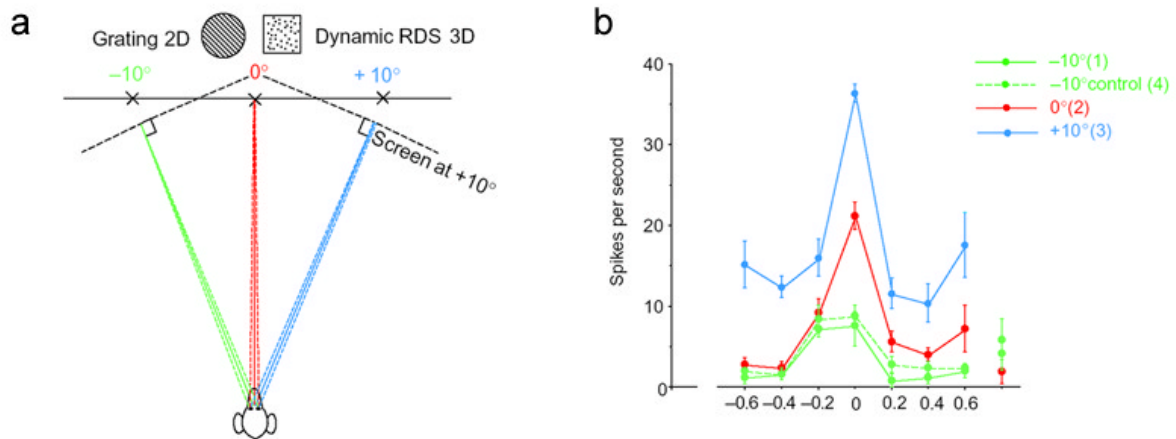


Figure 5-1

a. Protocole expérimental pour mettre en évidence les effets de direction du regard sur l'activité visuelle dans V1. Les mêmes stimuli (des stéréogrammes de points aléatoires dynamiques) sont présentés au niveau du champ récepteur neuronal pour trois directions du regard (-10° , 0° et $+10^\circ$).

b. Exemple de cellule sélective à la disparité horizontale avec un effet gain progressif de la direction du regard de -10° à $+10^\circ$.

(tiré de Trotter et Celebrini, 1999).

L'effet modulateur de la direction du regard sur l'activité visuelle dans l'aire V1 à deux sources possibles non exclusives : (1) un signal extra-rétinien de position des yeux (Foley, 1980, 1985) et (2) la disparité verticale (Helmholtz, 1910; Mayhew et Longuet-Higgins, 1982).

De forts arguments expérimentaux, discutés par Trotter et collaborateurs (1992, 1995, 1996, 1999), montrent que dans la représentation centrale de l'aire visuelle primaire, l'effet gain a une origine extra-rétinienne. D'abord, l'activité spontanée d'un certain nombre de neurones (en absence de stimulation visuelle, et donc de disparité verticale) est modulée par la distance de fixation, avec généralement une augmentation de cette activité spontanée pour des distances de fixation courtes. Ensuite, les effets obtenus à différentes distances sont généralement reproductibles en utilisant des prismes pour changer l'angle de vergence oculaire, sans modifier la distance réelle du stimulus et donc la nature de sa projection rétinienne. De plus, des effets de direction du regard ont pu être mis en évidence en condition de vue monoculaire. Enfin, même en condition binoculaire, la position centrale des champs récepteurs dans ces études ($<3^\circ$ d'excentricité rétinienne) fait qu'aussi bien les changements de distance de fixation (entre 20 et 80 cm) que de direction du regard (entre -10° et $+10^\circ$) induisent de faibles changements de disparité verticale (moins de 0.03°) au niveau des champs

récepteurs. Ainsi, il apparaît que les effets de direction du regard et de distance de fixation dans la représentation centrale de V1 sont principalement d'origine extra-rétinienne, même s'il n'est pas exclu que la disparité verticale puisse intervenir dans une faible mesure.

Cependant, en périphérie, où la disparité verticale survient sur un rang plus large et où un réel encodage de ce signal a pu être mis en évidence (cf. 3^{ème} et 4^{ème} chapitres), il se pourrait que la disparité verticale participe de façon plus sensible aux effets du regard. Nous avons donc étudié les effets de la direction du regard sur l'activité neuronale dans la représentation périphérique de l'aire V1, sur le même animal que précédemment utilisé par Trotter et Celebrini (1999) pour tester ces effets dans la représentation centrale. La sensibilité à la disparité verticale a aussi été testée pour certaines cellules afin de vérifier si les effets de direction du regard peuvent lui être imputés.

B. METHODOLOGIE

Se reporter au chapitre précédent pour les aspects méthodologiques généraux. Seuls les aspects spécifiques à cette étude sont détaillés ci-après.

B.1. SUJETS

Le même singe femelle (*Susy*), a été impliqué dans l'étude de Trotter et Celebrini (1999) et dans la présente étude.

B.2. PROTOCOLE

Le protocole est similaire à celui utilisé par Trotter et Celebrini (1999). Lorsqu'un neurone est isolé, son profil de réponse à la disparité est mesuré pour un regard droit devant (0°) à une distance de fixation de 57cm. Le profil de réponse est alors mesuré pour différentes directions du regard. Pour cela, le point de fixation est déplacé sur l'écran vidéo, et l'inclinaison de ce dernier est corrigée pour garantir une distance de fixation constante et une relation orthogonale entre le plan de l'écran et la direction cyclopéenne du regard..

B.3. ANALYSE DES DONNEES

B.3.1. Influence des variables disparité et direction du regard sur la réponse neuronale

Une analyse de variance à deux facteurs (ANOVA2) permet de déterminer l'influence respective de la disparité horizontale (facteur 1) et de la direction du regard (facteur 2) sur la réponse neuronale. Ce type d'analyse fournit trois valeurs de p qui permettent de répondre à trois questions :

- La cellule est-elle sélective à la disparité ? Dans ce cas, la valeur de $p_{disparité}$ doit être inférieure à 0.05.
- La direction du regard a-t-elle une influence sur l'activité visuelle de cette cellule ? La réponse est affirmative si $p_{direction} < 0.05$.
- Y a-t-il interaction entre disparité et direction du regard ? Une cellule peut être sélective à la disparité horizontale et avoir son activité modulée par la direction du regard sans que pour autant ces deux facteurs interagissent (dans le cas d'un effet gain pur par exemple). Dans ce cas, les effets de ces deux facteurs sont additifs. Si la valeur de $p_{disparité \& \ direction} < 0.05$, alors l'effet n'est pas additif et une véritable interaction existe.

B.3.2. Vérification de la condition contrôle

Pour la plupart des cellules, la condition initiale (direction du regard) a été répétée en fin de bloc d'enregistrement. Lorsque la cellule présente une modulation significative de son activité pour un changement de direction du regard, cette condition contrôle nous permet de vérifier que cette modulation n'est pas due à une variabilité du signal ou à une fatigue de la cellule. Si la condition contrôle et la condition initiale diffèrent significativement (ANOVA2), la cellule n'est pas prise en compte dans l'analyse.

B.3.3. Test et quantification de l'effet gain

La présence d'un effet gain sur l'activité visuelle moyenne et sur l'activité spontanée moyenne (toutes disparités confondues entre deux directions du regard) est testée avec un test de rangs de Wilcoxon ($p < 0.05$). Il est quantifié avec un index de gain (IG) qui rend compte de la distance entre les distributions d'activité pour les deux directions du regard en tenant compte à la fois de leur moyenne et de leur variance respective (Green et Swets, 1966) :

$$IG = \frac{\bar{X}_{d1} - \bar{X}_{d2}}{\sqrt{(\mathbf{s}_{d1} + \mathbf{s}_{d2})/2}},$$

où \bar{X}_{d1} et \bar{X}_{d2} sont respectivement les activités visuelles (ou spontanées) moyennes pour les directions du regard $d1$ et $d2$ et \mathbf{s}_{d1} et \mathbf{s}_{d2} sont les déviations standard correspondantes.

Cet index est proportionnel à la probabilité qu'un observateur idéal puisse déterminer l'actuelle direction du regard en n'ayant accès qu'à l'activité spontanée ou visuelle d'un neurone. La relation entre cet index et l'information mutuelle contenue dans les distributions d'activité associées à ces deux directions du regard est :

$$I = (1/2) \log_2 (1 + IG^2) \quad (\text{Muller et al., 2001}).$$

Un observateur idéal répond au niveau de la chance si $IG=0$. Si $IG=1$, il fournit 76% de bonnes réponses, si $IG=2$, le pourcentage de bonnes réponses passe à 92%, etc.

B.3.4. Quantification de la distance entre les formes de deux profils de réponse

La différence de forme des profils de réponse est estimée en calculant leur coefficient de corrélation. Cette opération correspond à une régression entre les activités moyennes évoquées par les différentes valeurs de disparité pour les directions du regard $d1$ et $d2$. Ce coefficient de corrélation prend une valeur $S=1$ si les profils sont identiques ou si un effet de gain pur est présent ; une absence de corrélation équivaut à une valeur de $S=0$ alors qu'une inversion de la forme du profil correspond à $S=-1$.

Pour pallier le fait que ce coefficient de corrélation est calculé à partir des activités moyennes, et ne tient donc pas compte de la variabilité de la réponse intra-condition, une technique de re-échantillonnage aléatoire (bootstrap ; Efron et Tibshirani, 1993) a été utilisée. Elle permet de tirer des valeurs aléatoirement dans les données expérimentales et de calculer le coefficient de corrélation par rapport à la moyenne de ces valeurs avant que ces dernières soient replacées dans le jeu de données expérimentales pour le tirage aléatoire suivant. Ici,

cette opération est effectuée 1000 fois pour estimer l'intervalle de confiance à 95% de ce coefficient de corrélation.

B.3.5. Différences de disparité préférée

Pour les cellules sélectives à la disparité horizontale pour plusieurs directions du regard, les profils de réponse sont ajustés statistiquement avec une fonction Gabor (*cf.* partie D.3.3.2. du 2^{ème} chapitre). La disparité préférée (le pic d'activation ou d'inhibition principal) est alors déterminée pour chaque profil.

La différence de disparité préférée entre deux directions du regard (d_1 et d_2) sera utilisée pour vérifier la présence d'une compensation permettant de rendre compte de la non-correspondance entre la perpendiculaire à la direction du regard et la tangente au cercle de Vieth-Müller.

C. RESULTATS

C.1. RESULTATS GENERAUX

C.1.1. Population d'étude

Cinquante huit cellules testées préalablement pour leur sensibilité à la direction du regard dans la représentation centrale de l'aire V1 (Trotter et Celebrini, 1999) ont été reprises pour l'analyse comparative avec la représentation périphérique de V1 où 86 cellules ont été testées.

Pour la population de cellules centrales (cV1), les champs récepteurs ont une excentricité rétinienne polaire comprise entre 1 et 5° (méd.=3.1°). Pour la population de cellules périphériques (pV1), les champs récepteurs sont situés dans l'hémi-champ visuel gauche à des excentricités comprises entre 8 et 19° (méd.=14.4°).

C.1.2. Sélectivité à la disparité horizontale, à la direction du regard et leur interaction

C.1.2.1. Sélectivité à la disparité horizontale

Un pourcentage plus important de cellules sélectives à la disparité horizontale (pour au moins une direction du regard) est trouvé dans la représentation centrale de V1 (77%) que dans la représentation périphérique (51% ; $\chi^2= 12.21$, $p<0.01$). Ces résultats se situent dans les rangs rapportés dans les études précédentes et dans la littérature (Poggio, 1995 ; Gonzalez et Perez, 1998).

C.1.2.2. Effet de la direction du regard

La direction du regard affecte l'activité neuronale d'une plus large proportion de cellules périphériques (67%) que de cellules centrales (57% ; $\chi^2= 7.21$, $p<0.01$). Lorsque les cellules sélectives et non sélectives à la disparité sont considérées séparément, cette plus grande proportion de cellules affectée par la direction du regard de pV1 n'est trouvée que pour les cellules sélectives à la disparité (76% dans pV1 contre 44% dans cV1 ; $\chi^2= 6.66$, $p<0.001$). Pour les cellules non sélectives, cette relation tend plutôt à s'inverser avec un pourcentage plus important de cellules de cV1 affectées par les direction du regard (73% dans cV1 contre 57% dans pV1,

C.1.2.3. Interaction entre disparité horizontale et direction du regard

Une interaction significative entre disparité et direction du regard sur l'activité neuronale est trouvée pour 22% des cellules dans cV1 et 26% des cellules dans pV1. Ces résultats sont reportés dans la table 5-1.

		cV1 (n=58)	pV1 (n=86)	Comparaison (χ^2)
DISPARITE		77% (43)	51% (46)	***
REGARD	TOT	57% (30)	67% (58)	**
	NSD	73% (11/15)	57% (23/40)	
	SD	44% (19/43)	76% (35/46)	***
INTERACTION		22% (13)	26% (22)	

Table 5-1

Pourcentages (et nombres) de cellules sélectives à la disparité horizontale, à la direction du regard et pour lesquelles ces deux facteurs interagissent. Pour les effets de direction du regard, les cellules sélectives (SD) et non sélectives (NSD) à la disparité horizontale sont distinguées (TOT=SD+SND). Dans chacun des cas, les proportions de cellules sont comparées entre cV1 et pV1 par un test de χ^2 (*** : $p < 0.001$; ** : $p < 0.01$; * : $p < 0.05$).

Dans la suite de l'analyse, nous avons voulu quantifier les effets de la direction du regard pour les comparer entre les populations de cV1 et de pV1, et notamment voir en quoi ces effets sont dépendants de l'excentricité rétinienne. Pour cela, deux directions du regard ont été retenues : droit devant (0° ; $d1$) et à droite ($+10^\circ$; $d2$)³¹, afin de tester les effets provoqués par un changement de direction du regard de même amplitude et de même direction pour ces deux populations neuronales.

³¹ Compte tenu de l'excentricité rétinienne importante des champs récepteurs des cellules de pV1 dans l'hémi-champ visuel gauche, et de la taille de l'écran de stimulation, la condition regard à gauche (-10°) n'a souvent pas pu être testée.

C.2. EFFETS DE LA DIRECTION DU REGARD SUR L'ACTIVITE NEURONALE

C.2.1. Effet gain sur l'activité spontanée

Un niveau d'activité spontané moyen statistiquement différent pour un regard dirigé droit devant et un regard à +10° sur la droite est rencontré pour 9% des cellules dans cV1 (5/58) et 20% dans pV1 (17/86). (table 5-2).

La distribution des index de gain ($IG_{activité\ spontanée}$) en fonction de l'excentricité rétinienne horizontale pour cV1 et pV1 est présentée dans la figure 5-3a. Les valeurs positives d'index correspondent à une activité spontanée plus forte pour un regard à 0° et les valeurs négatives pour une activité spontanée plus forte pour un regard à +10°. Les distributions sont similaires pour pV1 et cV1, à savoir qu'elles sont resserrées et symétriques par rapport à zéro : peu d'information sur la direction du regard est contenu dans l'activité spontanée des neurones de V1.

C.2.2. Effet gain sur l'activité visuelle

Un effet gain de la direction du regard sur l'activité visuelle est trouvé pour 47% des cellules de cV1 (27/58) et 62% des cellules de pV1 (53/86 ; $p < 0.05$). Dans ces deux régions, plus de cellules non sélectives que sélectives à la disparité présentent un effet gain ($p < 0.01$). Pour ces dernières, les effets gains sont plus importants dans pV1 (54%) que dans cV1 (39% ; $p < 0.05$). (table 5-2).

		cV1 (n=58)	pV1 (n=86)	Comparaison (χ^2)
GAIN SUR AS	TOT	9% (5)	20% (17)	
	NSD	7% (2/15)	25% (10/40)	
	SD	13% (3/43)	15% (7/46)	
GAIN SUR AV	TOT	47% (27)	62% (53)	*
	NSD	67% (10/15)	70% (28/40)	
	SD	39% (17/43)	54% (25/46)	*

Table 5-2

Pourcentages (et nombres) de cellules sélectives pour lesquelles l'activité spontanée (AS) et/ou l'activité visuelle (AV) est modulée par la direction du regard. Les cellules sélectives (SD) et non sélectives (NSD) à la disparité horizontale sont distinguées (TOT=SD+SND). Dans chacun des cas, les proportions de cellules sont comparées entre cV1 et pV1 par un test de χ^2 (***) : $p < 0.001$; ** : $p < 0.01$; * : $p < 0.05$).

La distribution des index de gain ($IG_{\text{activité visuelle}}$) en fonction de l'excentricité rétinienne horizontale pour cV1 et pV1 est présentée dans la figure 5-3b. Il apparaît que l'effet gain de la direction du regard sur l'activité visuelle est *dépendant de l'excentricité rétinienne*. Les cellules ayant la plus forte augmentation d'activité visuelle moyenne pour un regard à droite sont celles dont le champ récepteur est amené au voisinage du plan médian de la tête (PM) par ce changement de direction du regard (figure 5-3c).

Afin de tester l'hypothèse d'une dépendance de l'effet gain à la position des champs récepteurs par rapport au plan médian de la tête, deux populations de cellules ont été distinguées. La première population comprend les cellules dont le champ récepteur (CR) s'éloigne du plan médian lorsque le regard passe de 0° à $+10^\circ$ (les cellules dont le champ récepteur est situé entre -5° et $+5^\circ$ d'excentricité rétinienne). La deuxième population est constituée de toutes les cellules en deçà de -5° d'excentricité rétinienne, pour lesquelles le champ récepteur se rapproche du plan médian de la tête lorsque le regard passe de 0° à $+10^\circ$.

Les index de gain pour ces deux populations de cellules sont présentés dans la figure 5-3d. Pour les cellules à champs récepteurs centraux ($-5^\circ < CR < 5^\circ$), la distribution est centrée sur 0 (0.0 ± 2.1 ; Test t, $p = 0.94$), alors que pour les cellules périphériques de l'hémi-champ visuel gauche ($CR < -5^\circ$), cette distribution est significativement différente de 0 (-1.6 ± 2.3 , Test t, $p < 0.005$).

Il apparaît donc que les cellules dont le champ récepteur est périphérique vont présenter une activité visuelle moyenne plus importante lorsque le déplacement du regard induit un rapprochement au plan médian de la tête. Pour les cellules dont le champ récepteur est central, l'effet gain n'est pas asymétrique, ce qui suggère que l'éloignement au plan médian de la tête n'a pas d'effet sur l'activité visuelle dans la représentation centrale du champ visuel.

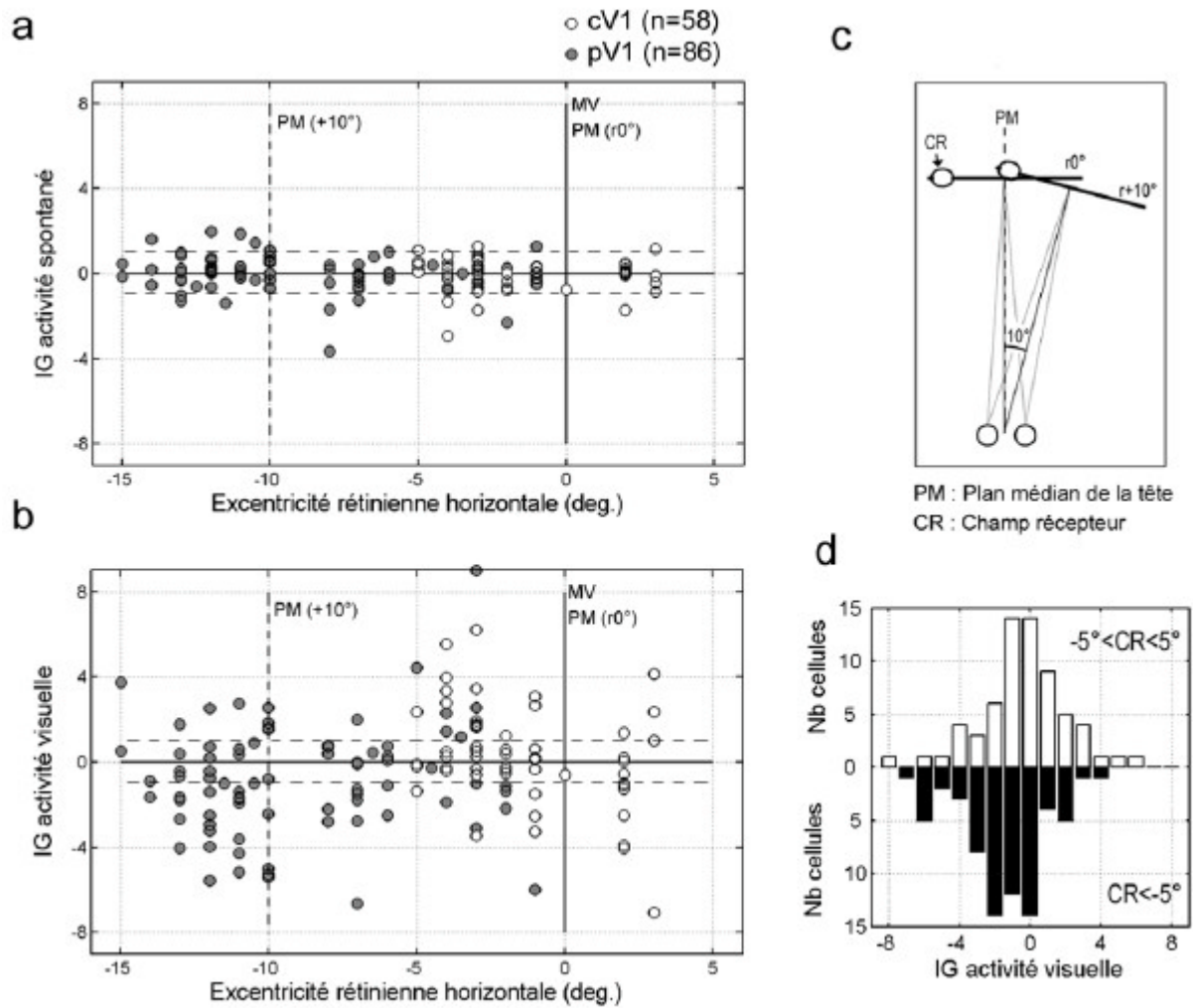


Figure 5-3

a. Distribution de l'index de gain de l'activité spontanée (*IG activité spontanée*) entre les directions du regard 0 et +10° en fonction de l'excentricité rétinienne horizontale des cellules de cV1 (cercles vides) et de pV1 (cercles pleins). Les index positifs sont pour une activité spontanée plus forte lorsque le regard est droit devant ; les index négatifs sont pour une activité spontanée plus forte lorsque le regard est à droite. Les lignes pointillées horizontales représentent des index de gain de -1 et +1, valeurs au-delà desquelles cet index équivaut généralement à une différence d'activité statistiquement significative (test de Wilcoxon, $p < 0.05$).

b. Distribution de l'index de gain de l'activité spontanée (*IG activité visuelle*) entre les directions du regard 0 et +10° en fonction de l'excentricité rétinienne horizontale des cellules de cV1 (cercles vides) et de pV1 (cercles pleins). La plus forte concentration d'effet gain négatif (une activité visuelle plus forte pour le regard à droite) est rencontrée pour les cellules de pV1 dont le champ récepteur est rapproché du plan médian de la tête par le déplacement du regard de 0 à 10°.

c. Illustration du rapprochement au plan médian de la tête des cellules périphériques de l'hémi-champ visuel gauche lors d'un changement de direction du regard de 0° à +10°.

d. Distribution des *IG activité visuelle* pour les cellules dont le champ récepteur s'éloigne du plan médian de la tête lorsque le regard passe de 0° à +10° (-5° < CR < 5° ; en blanc) ; et pour les cellules dont le champ récepteur se rapproche du plan médian de la tête lorsque le regard passe de 0° à +10° (CR < -5° ; en noir)

C.3. EFFETS DU REGARD SUR L'ENCODAGE DE LA DISPARITE HORIZONTALE

C.3.1. Description des types d'effet

Nous avons retrouvé dans la représentation périphérique de V1 les 3 types d'effet de la direction du regard sur l'encodage de la disparité horizontale rapportés dans la représentation centrale de V1 par Trotter et Celebrini (1999): le gain, l'émergence de la sélectivité et le changement de disparité préféré.

Ces trois types d'effet ne sont pas mutuellement exclusifs et deux d'entre eux, ou les trois, peuvent parfois être mis en évidence pour une même cellule testée à plusieurs directions du regard. C'est le cas de la cellule périphérique s199 (figure 5-4).

C.3.1.1. Emergence de la sélectivité

Cette cellule (s199) est non sélective à la disparité horizontale pour un regard droit devant (0°). Elle le devient, par contre, pour un déplacement du regard de $+2^\circ$ vers la droite, avec un profil de type TN ('Tuned Near').

C.3.1.2. Effet gain sur le pic de sélectivité

Un effet gain progressif est observé lorsque le regard est déplacé progressivement vers la droite. C'est entre $+2^\circ$ et $+10^\circ$ qu'il est le plus apparent. On peut noter que l'effet gain n'affecte pas l'activité spontanée (AS) ni le niveau basal de la réponse. Seule l'amplitude du pic de sélectivité est modifiée.

C.3.1.3. Changement de disparité préférée

Entre $+5^\circ$ et $+18^\circ$, on observe un déplacement progressif de la disparité préférée des valeurs négatives vers les valeurs positives. Le profil est de type TN pour un regard à $+10^\circ$, de type TE ('Tuned Excitatory') pour un regard à $+15^\circ$ et finalement de type TF ('Tuned Far') pour un regard à $+18^\circ$.

Ainsi, des changements très fins de direction du regard (de l'ordre de 2°) peuvent induire de fortes modifications du profil de réponse à la disparité.

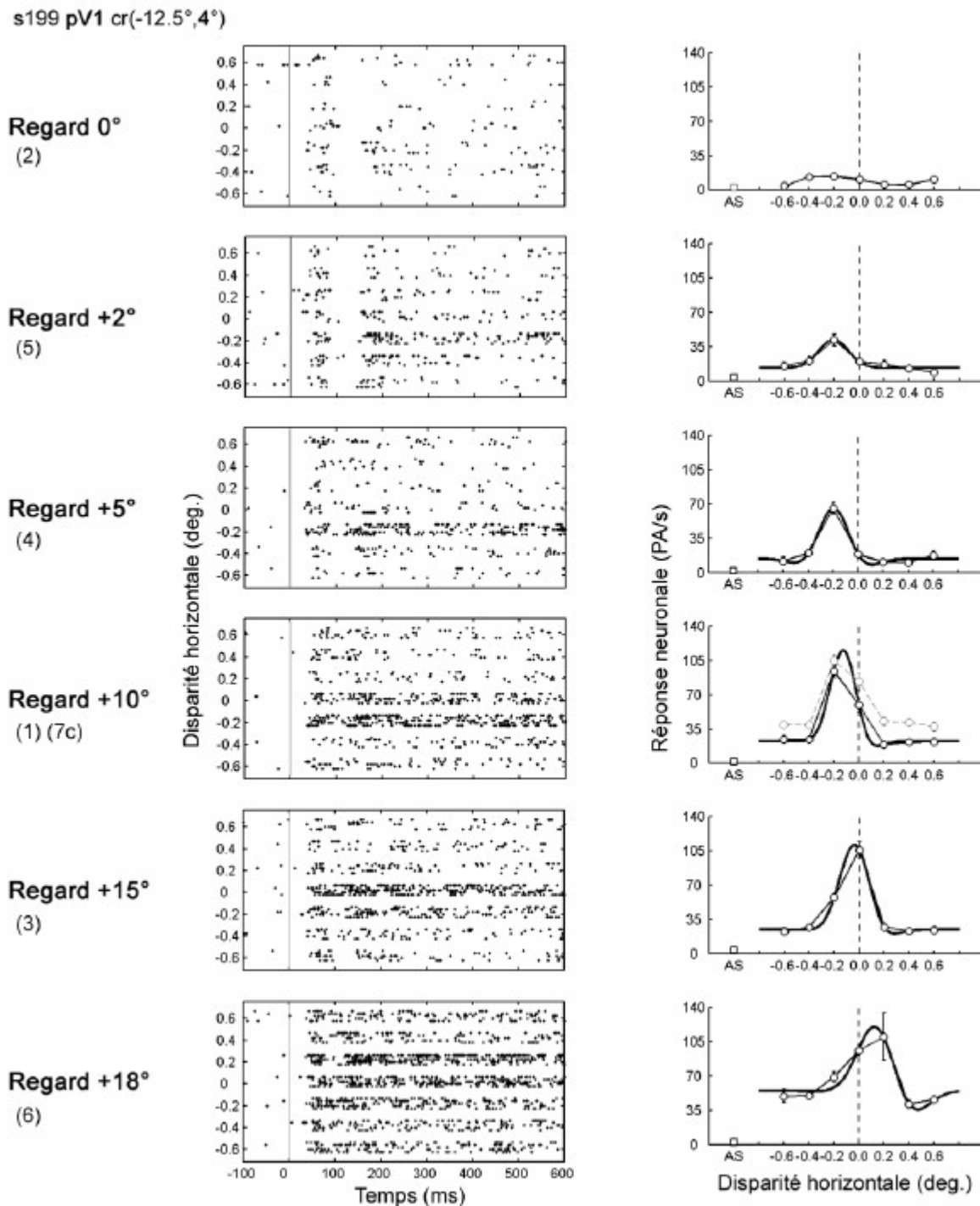


Figure 5-4

Exemple de cellule sélective à la disparité, testée pour différentes directions du regard entre 0° (droit devant) et +18° (à droite). Le nombre entre parenthèses, sous la direction du regard, indique la séquence d'enregistrement. Le contrôle a été effectué sur la condition +10° (7c).

Pour une direction du regard donnée, la courbe de sélectivité est présentée en face du raster correspondant (AS indique le niveau d'activité spontanée).

Lorsque le regard est déplacé du centre vers la droite, on observe progressivement une apparition de sélectivité, un gain sur l'amplitude du pic de sélectivité et un changement de disparité préférée vers des disparités de plus en plus positives (non croisées).

C.3.2. Emergence de la sélectivité à la disparité horizontale

Dans les deux régions (centrale et périphérique), les cellules sélectives pour une direction du regard le sont aussi généralement pour l'autre direction. Il apparaît cependant que pour pV1, un pourcentage plus important de cellules sélectives à une seule des directions du regard est trouvé pour un regard à $+10^\circ$ (14 cellules, 16% ; contre 5 cellules, 6%, pour un regard droit devant).

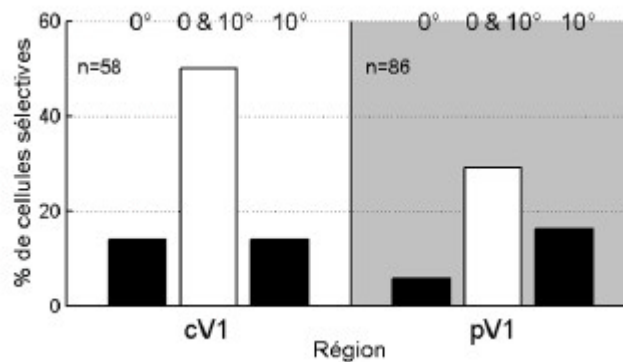


Figure 5-5

Pourcentages de cellules sélectives à la disparité horizontale dans les représentations centrale (cV1) et périphérique (pV1) de l'aire V1. Sont distinguées les cellules sélectives uniquement pour un regard droit devant (0°), uniquement pour un regard à droite (10°), et celles sélectives à la disparité pour ces deux directions (0 & 10°).

C.3.3. Différence de forme des profils de réponse

Pour toutes les cellules sélectives à la disparité horizontale, le coefficient de corrélation entre les profils de réponse pour les conditions regard à 0° et regard à $+10^\circ$ (voir méthode) a été calculé. Ce coefficient permet d'estimer la différence de forme de ces profils indépendamment de l'effet gain.

La distribution de ce coefficient de corrélation pour les cellules de cV1 et de pV1 est présentée dans la figure 5-7a. On observe une différence significative entre ces distributions (pour cV1, méd.= 0.64, moy.= 0.56 ± 0.35 ; pour pV1, méd.= 0.47, moy.= 0.40 ± 0.39 ; test de Wilcoxon, $p < 0.05$), montrant que la forme des profils de réponse varie moins pour les cellules de cV1 que pour les cellules de pV1 lors du changement de direction du regard.

Dans la figure 5-7b, le coefficient de corrélation des cellules est présenté en fonction de l'excentricité horizontale de leur champ récepteur. Une corrélation significative est trouvée entre ces deux variables : les cellules ayant les champs récepteurs les plus excentrés sont celles dont la forme du profil de réponse varie de façon plus importante lors d'un changement de direction du regard ($r=0.38$ pour cV1+pV1 et $r=0.55$ pour pV1 seul, $p < 0.05$). Ainsi, plus que l'appartenance à la population centrale ou périphérique, c'est à l'excentricité horizontale des champs récepteurs qu'est liée la similitude ou la différence des formes de profil de

réponse. On peut noter qu'aucune corrélation n'est trouvée entre ce coefficient de corrélation et l'excentricité verticale des champs récepteurs ($r=-0.13$ pour cV1+pV1 et $r=0.07$ pour pV1).

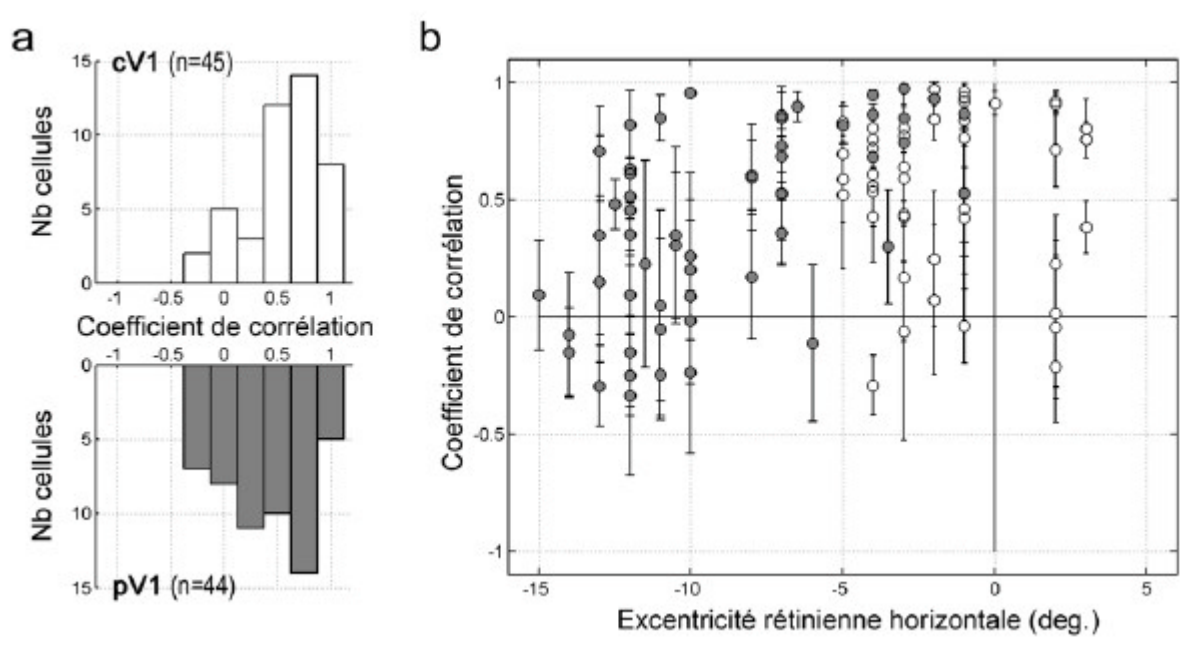


Figure 5-7

a. Distributions des coefficients de corrélation entre les profils de réponse pour un regard à 0° et un regard à $+10^\circ$. La distribution du haut concerne les cellules de cV1 ; celle du bas représente les cellules de pV1. Pour cV1, les coefficients de corrélation tendent à être plus proche de 1 (formes de profil identiques pour les deux directions du regard) que pour pV1.

b. Les coefficients de corrélation des cellules de cV1 (cercles blancs) et de pV1 (cercles gris) sont reportés en fonction de l'excentricité rétinienne horizontale de leur champ récepteur. Les cellules les plus excentrées sont celles ayant les profils de réponse dont la forme varie le plus 0° et $+10^\circ$.

C.3.4. Changement de disparité préférée

Pour les cellules sélectives à la disparité horizontale à la fois lorsque le regard est droit devant et lorsqu'il est à droite, la disparité préférée (DP) a été déterminée dans ces deux conditions grâce à l'ajustement statistique des profils de réponse. La distribution des différences de disparité préférée entre les deux directions du regard ($DP_{r+10^\circ} - DP_{r0^\circ}$) est présentée dans la figure 5-8a. On observe une asymétrie de ces distributions, principalement pour pV1, montrant que les mêmes cellules préfèrent généralement des disparités horizontales plus positives (non croisées) pour un regard à droite que droit devant. La cellule s199, présentée dans la figure 5-3, illustre ce décalage de la disparité préférée pour un regard qui se déplace de 0° vers $+18^\circ$.

Cette asymétrie dans la direction des changements de disparité préférée a été relevée par Trotter et Celebrini (1999) dans la représentation centrale de V1. Elle est confirmée ici par les ajustements statistiques Gabor des mêmes cellules et de cellules enregistrées dans la

représentation périphérique de V1. L'explication apportée par les auteurs pour cette transition vers des disparités plus positives quand le regard est déplacé de gauche à droite est illustrée dans la figure 5-8b. Lorsque le regard est droit devant, le plan perpendiculaire au regard (le plan de l'écran de stimulation) est tangent au cercle de Vieth-Müller (la référence stéréoscopique ; (Ogle, 1962a, b, c). Si le regard est asymétrique, ici à droite, alors le plan perpendiculaire au regard et la tangente au cercle de Vieth-Müller ne sont plus superposés. Le changement apparent de disparité préférée entre ces deux conditions pourrait donc garantir une constance dans l'encodage de la profondeur par rapport à la tangente au cercle de Vieth-Müller.

Une prédiction importante concernant cette hypothèse est sa dépendance à l'excentricité rétinienne. Il apparaît clairement dans la figure 5-8b qu'une cellule dont le champ récepteur périphérique (p) doit avoir une différence de disparité préférée plus importante qu'une cellule centrale (c) pour garantir un encodage de la disparité horizontale par rapport à la tangente au cercle de Vieth-Müller. Cette prédiction a été testée en étudiant la relation entre différence de disparité préférée et excentricité rétinienne horizontale (figure 5-8c). Les gradients de disparité horizontale pour la tangente au cercle de Vieth-Müller (en rouge) et pour le plan perpendiculaire à la direction du regard (en bleu) sont représentés par les lignes pointillées en fonction de l'excentricité rétinienne horizontale. La ligne diagonale noire représente la différence entre ces gradients, c'est-à-dire l'amplitude angulaire nécessaire pour compenser la non-correspondance entre le plan perpendiculaire au regard et la tangente au cercle de Vieth-Müller. Il apparaît non seulement que les changements de disparités préférées sont bien orientés pour cette compensation mais aussi que leur amplitude est en accord avec l'amplitude théorique nécessaire.

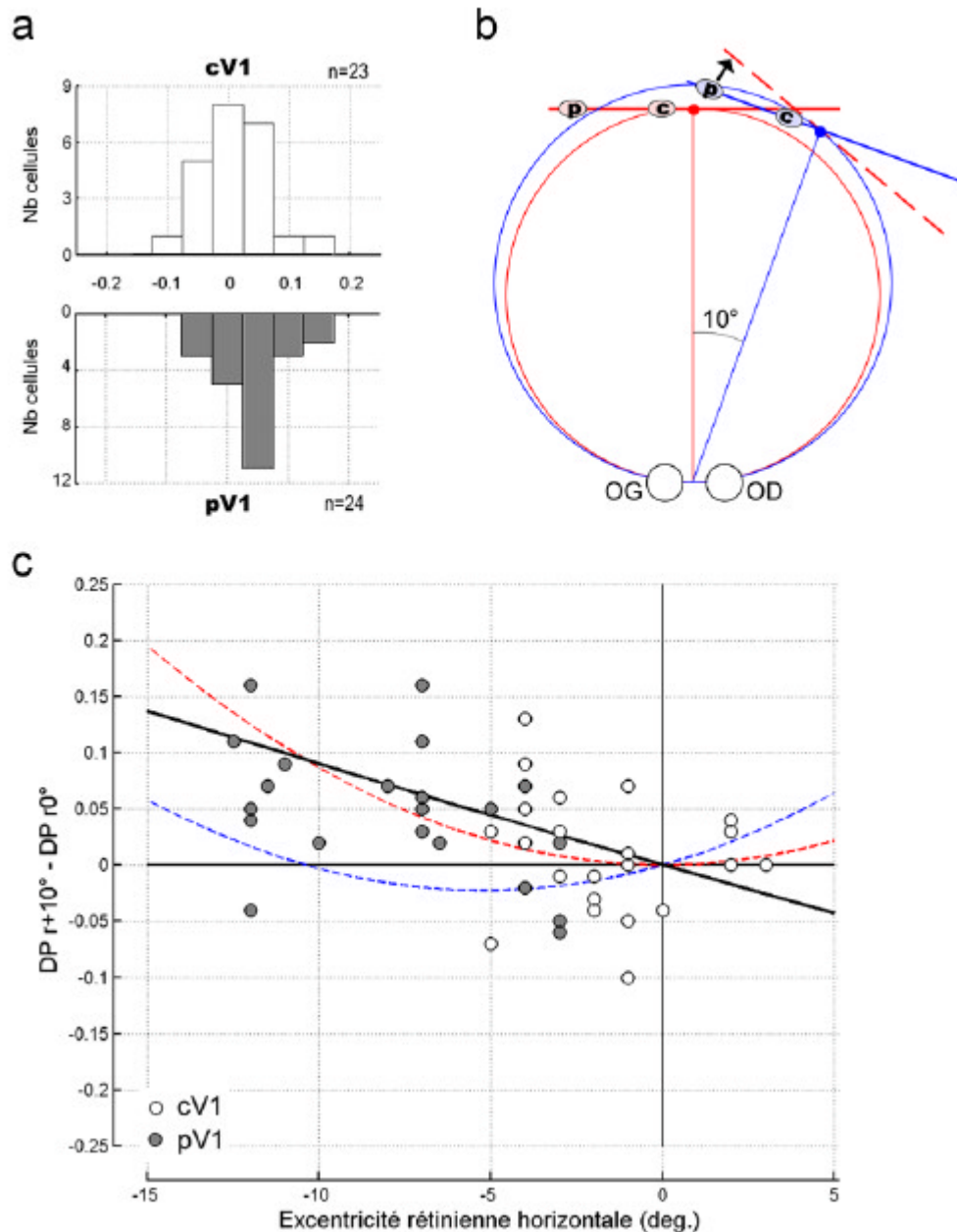


Figure 5-8

a. Distribution des différences de disparité préférée (DP, en degrés) pour un regard à 0° et à +10°. L'asymétrie de ces distributions vers des valeurs positives révèle une préférence pour des disparités plus positives lorsque le regard est à +10°.

b. Représentation de la non-correspondance entre le plan normal au regard (n) et la tangente au cercle de Vieth-Müller (t) dans le cas d'une fixation asymétrique (adapté de Ogle, 1962a). Une compensation doit donc intervenir pour qu'une cellule signale une profondeur stéréoscopique correcte (Trotter et Celebrini, 1999). Cette compensation est dépendante de l'excentricité rétinienne horizontale : elle doit avoir une amplitude supérieure pour une cellule dont le champ récepteur est périphérique (p) que pour une cellule centrale (c).

c. Distribution des changements de disparité préférée en fonction de l'excentricité horizontale des champs récepteurs (cercles blancs pour cV1 et cercles gris pour pV1). Les lignes pointillées rouge et bleu représentent respectivement les gradients de disparité horizontale associés à la tangente au cercle de Vieth-Müller et à la perpendiculaire au regard, pour un regard à droite. La ligne diagonale noire correspond à la différence entre ces gradients. La direction et l'amplitude des changements de disparité préférée sont en accord avec l'hypothèse d'une compensation liée à la fixation asymétrique.

C.4. ROLES DE LA DISPARITE VERTICALE

Les changements de disparité horizontale préférée rendent compte du décalage entre le plan perpendiculaire au regard et tangente au cercle de Vieth-Müller lors du passage d'une fixation symétrique à une fixation asymétrique. Puisque la disparité verticale varie lorsque la direction du regard est changée, cette dernière pourrait intervenir dans ce processus. En effet, un détecteur de disparité dont la surface de réponse est oblique présentera une disparité horizontale préférée différente suivant la valeur angulaire de disparité verticale sur laquelle elle est mesurée (figure 5-9a). Pour un objet dans le quadrant supérieur gauche du champ visuel par exemple, la disparité verticale va progressivement diminuer lorsque le regard est déplacé de gauche à droite. Ceci est la conséquence d'une augmentation progressive de sa distance à l'œil gauche (son angle d'élévation, β_G , diminue) alors que sa distance à l'œil droit se raccourcit (β_D augmente). La *disparité verticale* de cet objet ($DV = \mathbf{b}_{AG} - \mathbf{b}_{AD}$) diminue donc pour un regard se dirigeant vers la droite.

Nous avons analysé de nouveau la cellule présentée en figure 5-4 (dont le champ récepteur est dans le quadrant supérieur gauche du champ visuel), en tenant compte de cette diminution progressive de disparité verticale lorsque le regard est déplacé de 0° vers $+18^\circ$. Les valeurs de disparité verticale DV dans le champ récepteur pour les différentes directions du regard ont été calculées grâce à l'équation proposée par Gårding et collaborateurs (1995) :

$$DV = \frac{I \cos \mathbf{g}}{D} \left(\frac{D \tan \mathbf{g}}{D} y + xy \right),$$

où DV est la disparité verticale, I est la distance interoculaire (2.8 cm ; mesurée sur le singe impliqué dans l'étude), D est la distance de fixation (57 cm) et \mathbf{g} est la direction du regard (de 0° à $+18^\circ$). Les coordonnées (x, y) sont celles du champ récepteur $[(-12.5^\circ, 4^\circ)$ pour la cellule s199]³².

La disparité horizontale préférée pour chaque direction du regard, déterminée sur les données expérimentales par ajustement Gabor (figure 5-9b), est reportée en fonction de la disparité verticale théoriquement présente dans le champ récepteur (figure 5-9c). Il apparaît que ces disparités horizontales préférées forment une ligne droite dont l'orientation est de 171° . L'orientation préférée de cette cellule, supposée rendre compte de l'axe d'élongation de sa surface de réponse à la disparité, est de 169° . Ainsi, le changement de disparité horizontale préférée que nous observons pourrait s'expliquer par un décalage progressif vers des valeurs de plus en plus négatives de disparité verticale lorsque le regard est progressivement déplacé vers la droite.

³² La surface de l'écran étant plane et perpendiculaire à la direction du regard, le terme rendant compte des variations locales de profondeur dans cette équation n'a pas été pris en compte.

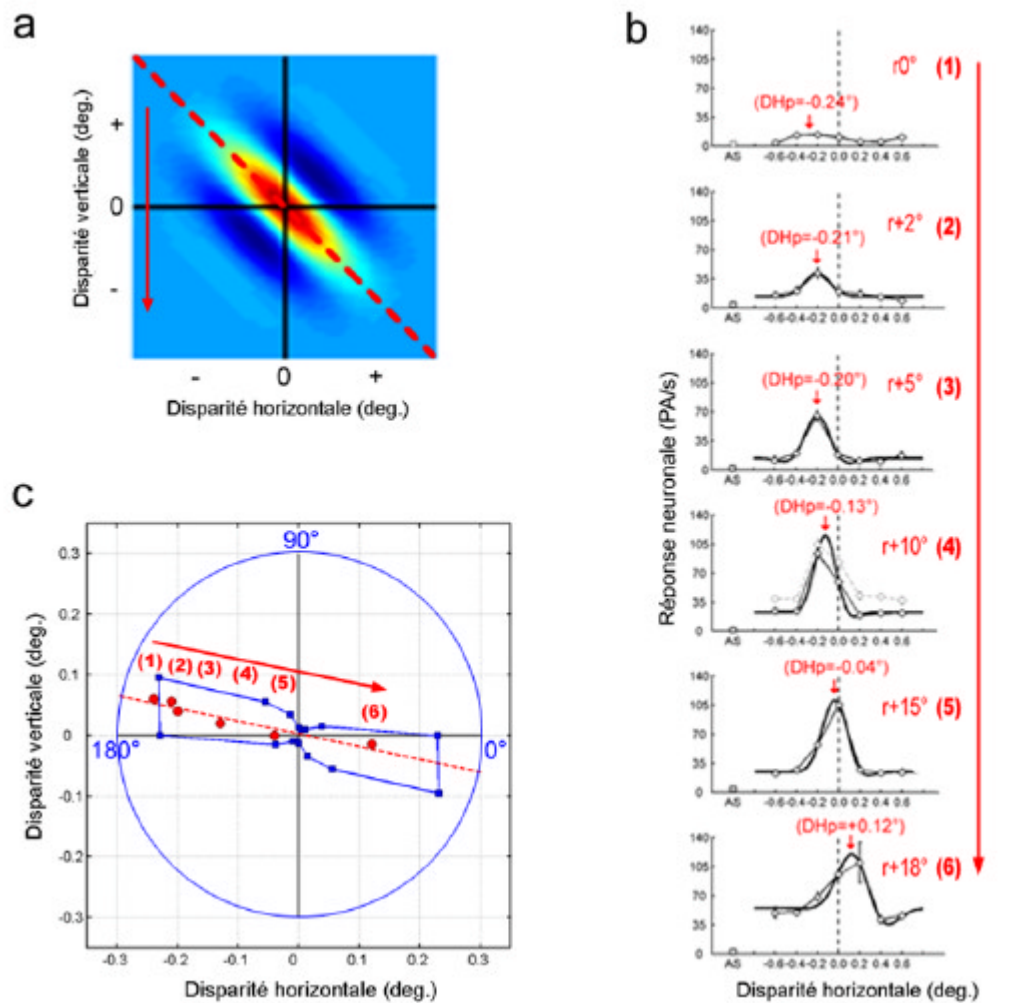


Figure 5-9

a. Représentation théorique d'une surface de réponse à la disparité à orientation oblique (attendu pour un détecteur de disparité ayant la même orientation préférée, cf. chapitre 4). Pour une cellule dont le champ récepteur est dans le quadrant supérieur droit, le déplacement du regard de gauche à droite entraîne une diminution de disparité verticale au niveau de son champ récepteur. Des coupes horizontales de plus en plus basses (négatives) sur cette surface donnent un déplacement apparent de la disparité horizontale préférée. Cette dernière se déplace vers des valeurs négatives (croisées) vers les valeurs positives (non croisées).

b. Profils de réponse à la disparité horizontale de la cellule s199 (cf. figure 5-4), pour un regard qui se déplace de 0° (1) vers $+18^\circ$ (6). On observe un changement de disparité horizontale préférée (des valeurs négatives vers les valeurs positives), qui pourrait être expliqué par l'orientation de cette cellule.

c. La disparité horizontale préférée par cette cellule pour chaque direction du regard, de $r0^\circ$ (1) jusqu'à $r+18^\circ$ (6), est reportée en fonction de la disparité verticale théoriquement présente dans son champ récepteur (points rouges de (1) à (6)). Le profil de réponse à l'orientation de cette cellule est représenté sous forme polaire (en bleu). Les disparités horizontales préférées sont alignées parallèlement à l'orientation préférée par cette cellule (environ à 170°). Ainsi, l'orientation de ce détecteur et le changement de disparité verticale dans son champ récepteur peuvent rendre compte du déplacement apparent de la disparité horizontale préférée.

C.4.1. Mise en évidence directe

Dans l'exemple précédent nous avons émis deux hypothèses : (1) l'orientation préférée par la cellule rend compte de l'axe d'élongation de sa surface de réponse à la disparité et (2) les valeurs théoriques de disparité verticale sont proches des valeurs réellement présentes. La première hypothèse a été vérifiée expérimentalement dans le chapitre précédent. La seconde ne peut être testée qu'en enregistrant la surface de réponse à la disparité d'une cellule pour différentes directions du regard.

Pour tenter de mettre en évidence de manière plus directe le rôle de la disparité verticale dans les effets du regard, nous avons donc testé la sensibilité aux disparités horizontales et verticales pour différentes directions du regard sur 14 cellules périphériques. Pour 8 d'entre elles (57%), la modulation du profil de réponse à la disparité horizontale est expliquée par la sensibilité à la disparité verticale. Pour 4 cellules (29%), la disparité verticale ne peut pas rendre compte de l'effet du regard. Les deux dernières cellules (14%) ont des résultats non conclusifs.

Les résultats obtenus pour deux cellules sont présentés ci-après. Pour la première, la sensibilité à la disparité verticale rend compte de l'effet de la direction du regard sur le profil de réponse à la disparité horizontale alors que pour la seconde, l'intervention d'un signal d'origine extra-rétinienne est probable.

C.4.1.1. Exemple d'effet gain du regard expliqué par la disparité verticale

La figure 5-10 présente une cellule dont le champ récepteur est situé dans le quadrant supérieur gauche du champ visuel a une excentricité de $(-5^\circ, 10^\circ)$.

Le profil de réponse à la disparité horizontale de cette cellule (en absence de disparité verticale ajoutée) a été enregistré pour un regard à 0° et pour un regard à $+10^\circ$ (figure 5-10a ; type FA). Elle présente un effet gain, avec une direction préférée à $+10^\circ$. Il apparaît que pour un regard droit devant, la disparité verticale naturellement présente dans le champ récepteur n'est pas optimale (figure 5-10b). La disparité verticale préférée (estimée par ajustement Gabor) est trouvée à $+0.12^\circ$ (sur une disparité horizontale de $+0.4^\circ$). Lorsque le regard est déplacé à $+10^\circ$, la disparité verticale au niveau du champ récepteur est modifiée (le calcul donne une différence de -0.09° de disparité verticale pour un regard qui passe de 0 à $+10^\circ$). Le « recentrage » théorique de la disparité verticale préférée est vérifié expérimentalement par la surface de réponse construite pour un regard à $+10^\circ$ (figure 5-10c).

Ainsi, la préférence de cette cellule pour un regard dirigé à $+10^\circ$ peut s'expliquer par sa préférence pour une valeur de disparité verticale naturellement présente dans son champ récepteur quand le regard est excentré sur la droite.

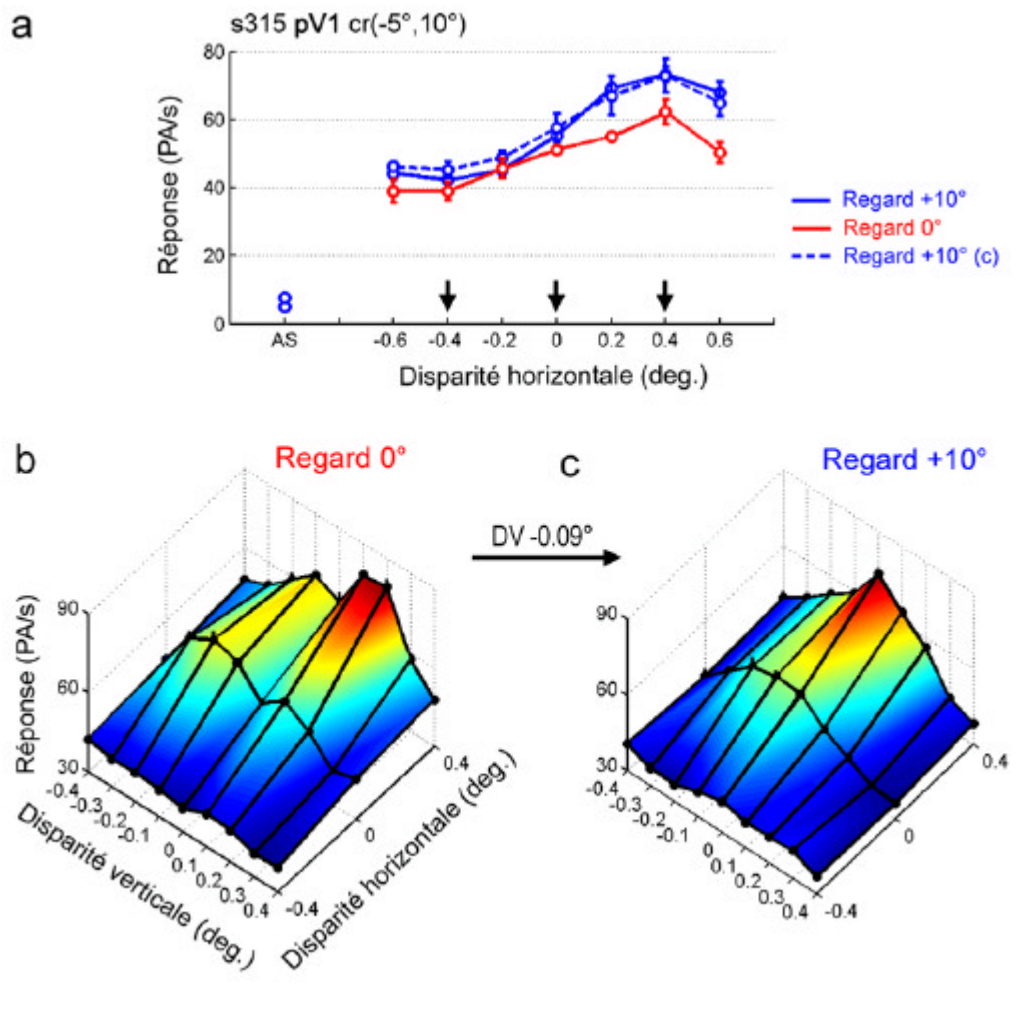


Figure 5-10

a. Profils de réponse à la disparité horizontale (type FA) pour une cellule testée pour un regard à 0° et à +10°. Un effet gain est présent, avec une direction du regard préférée à +10°.

b. Surface de réponse à la disparité de la même cellule construite pour un regard droit devant. La disparité verticale préférée n'est pas centrée sur 0°, elle est trouvée pour une DV de +0.12°.

c. Surface de réponse à la disparité de cette cellule pour un regard à droite. Le changement de direction du regard provoque un changement de disparité verticale de -0.09° qui explique le recentrage de la surface sur une disparité verticale nulle. Cette cellule est donc activée préférentiellement pour un regard dirigé à 10° sur la droite.

(AS pour activité spontanée ; cr pour champ récepteur ; DV pour disparité verticale ; (c) pour contrôle).

C.4.1.2. Exemple d'effet gain du regard non expliqué par la disparité verticale

La cellule s344, présentée en figure 5-11, est un exemple de cellule pour laquelle l'effet du regard ne peut être expliqué par le seul changement de disparité verticale dans le champ récepteur.

Comme dans le cas précédent, la cellule répond préférentiellement pour un regard dirigé à +10° et moins fortement pour un regard à 0° (figure 5-11a ; type TI).

Le changement de disparité verticale théorique pour un déplacement du regard de 0° à $+10^\circ$ est de -0.10° . Entre les surfaces de réponse construites pour un regard à 0° (figure 5-11b) et à $+10^\circ$ (figure 5-11c), on observe effectivement un recentrage vers une disparité verticale nulle (DV préférée = 0.06° pour un regard à 0° et DV préférée = 0.01°). Mais ce recentrage n'explique pas l'important effet gain constaté pour le niveau moyen de réponse de cette surface.

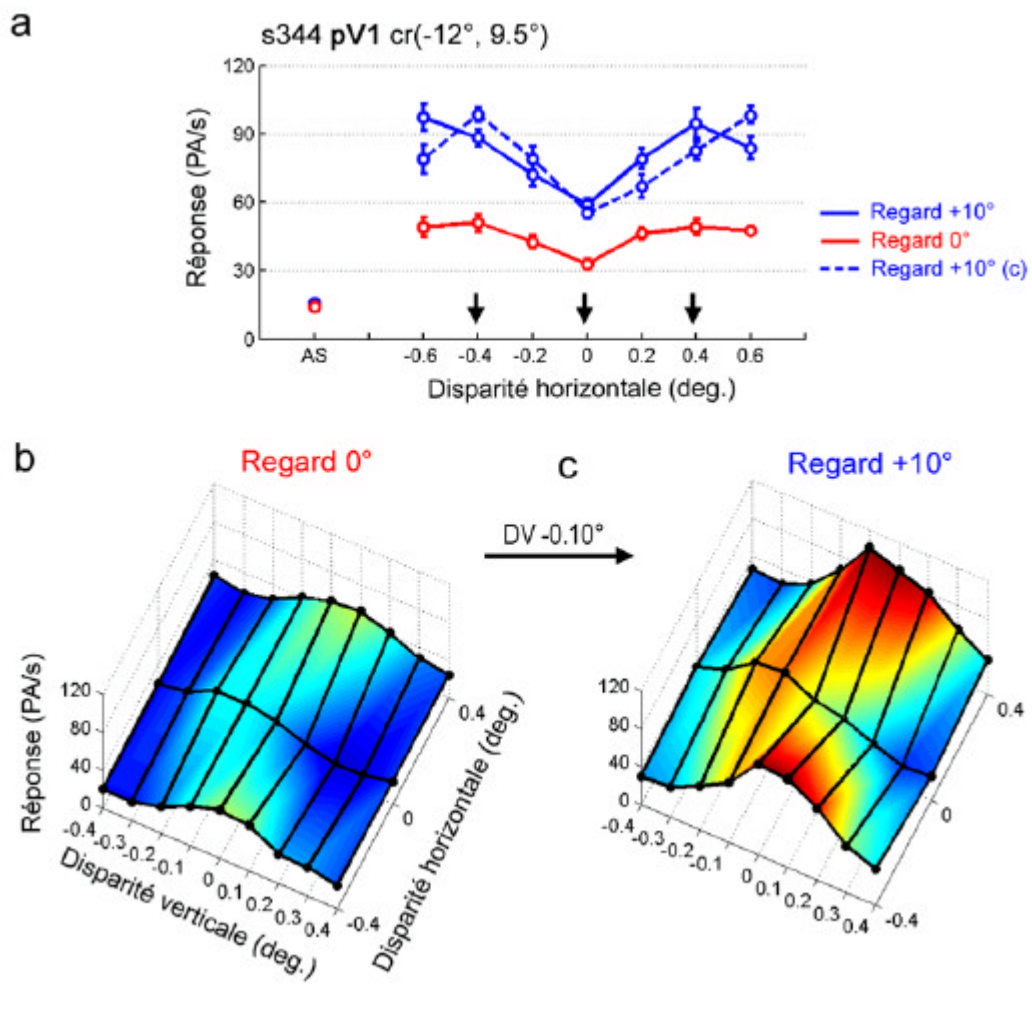


Figure 5-11

- Profils de réponse à la disparité horizontale (type TI) d'une cellule testée pour un regard à 0° et $+10^\circ$. Un effet gain est présent, avec une direction du regard préférée à $+10^\circ$.
 - Surface de réponse à la disparité pour un regard droit devant.
 - Surface de réponse à la disparité pour un regard à droite. Le changement de direction du regard provoque un changement de disparité verticale de -0.10° qui ne peut cependant pas expliquer l'importante augmentation du niveau d'activité.
- (AS pour activité spontanée ; cr pour champ récepteur ; DV pour disparité verticale ; (c) pour contrôle).

D. DISCUSSION

D.1. SYNTHÈSE DES PRINCIPAUX RESULTATS

La direction du regard module l'activité visuelle dans la représentation périphérique de V1. Cette étude confirme et étend les résultats obtenus dans la représentation centrale par Trotter et Celebrini (1999). L'analyse quantitative des effets du regard sur une large gamme d'excentricités rétinienne sur le même individu nous permet de dégager des similitudes mais aussi des différences entre les représentations centrale et périphérique de l'aire V1. Une partie des différences observées pourrait notamment être expliquée par la participation des disparités verticales aux effets du regard en périphérie.

D.1.1. Similitudes entre représentations centrale et périphérique

Les similitudes dans les effets du regard observées pour ces deux régions concernent :

- 1/ l'absence d'effet sensible de la direction du regard sur l'activité spontanée, contrairement à la distance de fixation qui influence notablement le niveau d'activité spontanée dans V1 (Trotter et al., 1992, 1996),
- 2/ la proportion similaire de cellules non sélectives à la disparité montrant un effet gain de la direction du regard sur l'activité visuelle (environ 60%),
- 3/ la similitude qualitative des types d'effets observés pour les cellules sélectives à la disparité : le gain, l'émergence de sélectivité et le changement de disparité préférée.

D.1.2. Différences entre représentations centrale et périphérique

Les différences entre représentations centrale et périphérique du champ visuel sont :

- 1/ L'effet gain sur les cellules non sélectives à la disparité en périphérie est largement asymétrique : l'activité visuelle moyenne est généralement la plus forte pour un regard vers la droite qui ramène les champs récepteurs périphériques vers le plan médian de la tête.
- 2/ La sélectivité à la disparité horizontale d'une cellule s'exprime généralement pour un regard droit devant ou sur la droite. Cependant, parmi les cellules sélectives pour une direction du regard uniquement, celles de la population périphérique montrent généralement une apparition de sélectivité pour un regard à droite.
- 3/ Le changement de forme des profils de réponse à la disparité horizontale en fonction de la direction du regard est plus important pour les cellules périphériques. De plus, au sein de cette population, on observe une forte corrélation entre l'excentricité rétinienne horizontale et la dissimilitude de forme de profil : plus une cellule est excentrée et plus son profil de réponse varie lors du changement de direction du regard.

4/ Les changements de disparité préférée sont aussi plus importants en périphérie qu'en région centrale. Ces changements de disparité horizontale préférée, du centre vers la périphérie, ont une direction et une amplitude qui est en accord avec la divergence progressive du plan perpendiculaire au regard et de la tangente au cercle de Vieth-Müller.

D.2. EFFET GAIN ET REPRESENTATION IMPLICITE DE L'ESPACE VISUEL

D.2.1.1. Effet gain sur l'activité spontanée et distance de fixation

Dans cette étude, nous n'avons pas mis en évidence de modulation significative de l'activité spontanée par la direction du regard, ceci confirme les résultats de Trotter et Celebrini (1999). Par contre, des études précédentes (Trotter et al., 1992, 1996) ont démontré que l'activité spontanée varie avec la distance de fixation et tend à être plus forte pour des distances de fixation courtes. Ceci suggère que dans l'aire visuelle primaire, l'activité spontanée contient de l'information sur la distance de fixation mais pas sur la direction du regard.

D.2.1.2. Effet gain sur l'activité visuelle et paramètres de la fixation (distance et direction)

Le niveau de réponse évoquée par un stimulus (réponse visuelle) est dépendant de la direction du regard pour la majorité des cellules de l'aire V1 (57% dans cV1 et 67% dans pV1). Nos résultats montrent que l'effet gain sur l'activité visuelle moyenne est dépendant de l'excentricité rétinienne. Les cellules dans la représentation périphérique de l'hémi-champ visuel gauche ont une activité visuelle généralement plus forte pour un regard à droite que droit devant. Cette tendance est observée principalement pour les cellules, sélectives ou non à la disparité, dont le champ récepteur est amené au voisinage du plan médian de la tête par ce déplacement du regard.

Ce mécanisme de modulation pourrait être un moyen direct d'encoder la direction horizontale du regard. Pour une petite population de cellules périphériques voisines, chacune sélective à différentes caractéristiques visuelles (orientation, fréquence spatiale, disparité), l'activité visuelle moyenne résultante serait inversement proportionnelle à la distance de leur champ récepteur par rapport au plan médian de la tête. La direction horizontale du regard pourrait donc être directement dérivable de la position rétinotopique des champs récepteurs de la population neuronale montrant le plus fort effet gain lors d'un changement de direction du regard.

Pour valider cette prédiction, il faut tester les mêmes cellules pour un regard à gauche (-10°). Dans ce cas, l'éloignement au plan médian de la tête serait accentué et l'asymétrie du gain devrait s'inverser (activité plus forte pour un regard droit devant). Dans notre étude, ce test n'a souvent pas été possible compte tenu de l'excentricité importante des champs récepteurs et de la taille de l'écran de stimulation. Cette condition a cependant été testée pour certaines cellules périphériques dont l'excentricité rétinienne n'était pas trop importante (entre -6 et -10°). Sur les 10 cellules périphériques enregistrées pour un regard à gauche, 4 présentent une modulation significative de l'activité visuelle entre les directions 0 et -10° ,

avec une activité visuelle moyenne inférieure pour un regard à -10° qu'à 0° , confortant ainsi l'idée que le plan médian de la tête pourrait être une référence égocentrée des effets gain dans V1.

D.3. EFFETS DU REGARD SUR L'ENCODAGE DE LA DISPARITE HORIZONTALE

La distance de fixation affecte l'encodage de la disparité horizontale dans l'aire V1 (Trotter et al., 1992, 1996; Gonzalez et Perez, 1998b). Pouget et Sejnowski (1994) ont montré que les types d'interactions mis en évidence dans ces études (émergence ou meilleure expression de la sélectivité pour une certaine distance) pouvaient rendre compte d'un encodage distribué à la fois des distances relatives et des distances absolues au niveau de la population. Cette idée est fonctionnellement très importante puisque la disparité horizontale entre deux points fixes varie de façon inversement proportionnelle à leur distance absolue. La profondeur stéréoscopique entre ces points ne peut donc être recouverte à partir de leur disparité horizontale qu'avec la prise en compte de leur distance absolue (Wallach et Zuckerman, 1963). Ce processus pourrait ainsi être accompli au niveau de la population dans l'aire visuelle primaire.

Mais la distance de fixation n'est pas le seul paramètre nécessaire à l'interprétation des disparités horizontales. En effet, ces dernières varient aussi lorsque un objet passe d'une position centrale à une position latérale. Par exemple, afin de préserver la disparité horizontale associée à une surface lors d'un déplacement latéral, celle-ci doit être inclinée par rapport au cercle de Vieth-Müller. Les effets de direction du regard que nous avons observés, et qui confirment les résultats de Trotter et Celebrini (1999), pourraient donc servir à encoder la latéralité horizontale égocentrée (par rapport au plan médian de la tête) et ainsi participer à l'interprétation des disparités horizontales en terme de profondeur stéréoscopique.

D.3.1. Emergence de la sélectivité

Nous avons montré que les effets de direction du regard sur les cellules sélectives à la disparité horizontale dans V1 sont dépendants de l'excentricité. Notamment, la sélectivité pour les cellules périphériques est plus forte lorsque le regard est à droite plutôt que droit devant. Une première explication qui peut être avancée est, comme pour les effets gains, la plus grande proximité au plan médian de la tête. Nous préférons cependant l'explication d'un rapprochement géographique à l'horoptère.

Ce rapprochement à l'horoptère est apparent dans la figure 5-8b pour le champ récepteur périphérique (p). Ce dernier est hors du cercle de Vieth-Müller pour un regard droit devant (en rouge), il est par contre amené au voisinage de ce cercle par le déplacement du regard vers la droite (en bleu). Or il est connu que la stéréoaucuité varie à la fois avec l'excentricité rétinienne et avec l'éloignement à l'horoptère (Blakemore, 1970). Il serait intéressant de tester par des études psychophysiques comment ces deux facteurs interagissent. Nos résultats suggèrent en tous cas que pour une excentricité rétinienne périphérique constante (disons -

10°), la stéréoaucuité pourrait être meilleure lorsque le regard est dirigé à 10° sur la droite plutôt que droit devant.

D.3.2. Formes des profils de réponse et disparités préférées

Nous avons mis en évidence une influence de l'excentricité rétinienne sur la forme des profils de réponse et sur la disparité horizontale préférée. Plus les champs récepteurs sont périphériques et plus les profils de réponse à la disparité horizontale varient avec un changement de direction du regard.

Cette observation est cohérente avec la non-correspondance entre la perpendiculaire au regard et la tangente au cercle de Vieth-Müller dans les conditions de vue asymétriques. En effet, cette divergence est dépendante à la fois de la latéralité du regard et de l'excentricité rétinienne. Toujours dans la figure 5-8b, pour un regard vers la droite, il apparaît que la distance entre perpendiculaire au regard et tangente au cercle de Vieth-Müller est plus importante pour un champ récepteur périphérique (p) que central (c). Ainsi, la compensation nécessaire pour encoder un signal stéréoscopique dont la référence est la tangente au cercle de Vieth-Müller (Ogle, 1962a) augmente avec l'excentricité du champ récepteur. L'analyse des différences de disparités préférées confirme cette hypothèse en révélant des amplitudes d'autant plus grandes que l'excentricité rétinienne horizontale augmente.

Ce dernier point soulève la question des mécanismes mis à l'œuvre dans cette compensation, et notamment le rôle des changements des disparités verticales induites en périphérie par le déplacement du regard.

D.4. ORIGINE(S) DES EFFETS DU REGARD DANS V1

Une partie importante des effets de la direction du regard et de la distance de fixation dans l'aire V1 est d'origine extra-rétinienne. En effet, la disparité verticale ne peut expliquer les effets modulateurs de la distance de fixation sur l'activité spontanée (Trotter et al., 1992, 1996), comme elle ne peut rendre compte des effets de la direction du regard sur l'activité visuelle évoquée par un réseau de luminance en condition monoculaire (Trotter et Celebrini, 1999). De plus, ces expériences ont été menées dans la représentation centrale de l'aire V1, une région de l'espace visuel où les changements de distance de fixation et de direction du regard n'induisent pas de changement important des valeurs angulaires de disparité verticale. Ce signal extra-rétinien, renseignant sur la position des yeux dans leur orbite, pourrait être d'origine proprioceptive et renseigner sur l'état d'étirement des muscles extra-oculaires (Buisseret et Maffei, 1977). Il pourrait aussi être en partie constitué par une copie efférente des signaux oculomoteurs.

Dans la représentation périphérique du champ visuel, où la disparité verticale est présente dans un rang de valeurs angulaires plus important, et où un réel encodage de ce signal est rencontré (cf. chapitres 3 et 4), la disparité verticale pourrait être impliquée de manière plus sensible dans les effets modulateurs observés sur l'activité visuelle. Il est intéressant de noter que la fréquence des effets gain sur l'activité visuelle ne varie pas significativement pour les

cellules non sélectives à la disparité entre les représentations centrale et périphérique de V1 ($\approx 65\%$), alors que la fréquence de ces effets pour les cellules sélectives à la disparité est supérieure dans la représentation périphérique (76% contre 44% dans cV1). De plus, la forme des profils de réponse à la disparité horizontale mesurées pour un regard dirigé à 0° et à $+10^\circ$ varie de façon plus importante pour les cellules périphériques que pour les cellules centrales. En mesurant les surfaces de réponse à la disparité de certaines cellules pour ces deux directions du regard, nous avons pu montrer que le changement de disparité verticale, provoqué par le changement de direction du regard, rend compte de l'effet modulateur observé sur la réponse visuelle.

Chapitre 6

SYNTHESE DES RESULTATS ET CONCLUSIONS

ORGANISATION FONCTIONNELLE POUR LA VISION STEREOSCOPIQUE DANS L'AIRE V1

Cette dernière partie est une synthèse des résultats présentés dans les trois chapitres précédents. Seuls les résultats majeurs sont repris afin de proposer un modèle d'organisation fonctionnelle de l'aire V1 pour l'encodage des disparités horizontales et verticales et leur interprétation en terme de profondeur stéréoscopique. Ce modèle propose une action «bas-niveau» des disparités verticales. Il rend compte, avec l'organisation fonctionnelle mise en évidence par nos résultats, de l'effet induit et de l'effet géométrique. Il permet aussi d'expliquer pourquoi la disparité verticale participe au percept stéréoscopique pour des stimuli s'étendant dans la périphérie, alors qu'elle est un «bruit» dans la représentation centrale du champ visuel. Enfin, cette organisation sensorielle, sous influence de la position des yeux dans leur orbite, permet de rendre compte d'une reconstruction de l'espace pouvant être topologique (rétinienne) ou métrique (rétinienne et extra-rétinienne).

A. INTERETS DE L'ETUDE

L'étude des bases neurophysiologiques de la vision stéréoscopique s'est généralement résumée à l'étude des caractéristiques d'encodage de la **disparité horizontale** dans la **représentation centrale** de l'aire visuelle primaire (Gonzalez et Perez, 1998a; Cumming et DeAngelis, 2001; Prince et al., 2002a; Prince et al., 2002b). La disparité horizontale, si elle rend compte de variations locales de profondeur, n'en est pas moins un signal ambigu dont l'interprétation est dépendante de la disparité verticale et/ou de la position des yeux.

La **disparité verticale** intervient dans la construction du percept stéréoscopique ; soit comme un « bruit » (Nielsen et Poggio, 1984), soit comme un signal informatif (Ogle, 1938). De nombreux modèles ont été proposés pour rendre compte de son utilisation par le système visuel mais, peut être de par le manque de données neurophysiologiques (Gonzalez et al., 1993a), ils sont généralement restés cloisonnés à une approche purement mathématique (Koenderink et van Doorn, 1976; Mayhew et Longuet-Higgins, 1982; Gillam et Lawergren, 1983; Weinshall, 1990). Afin de mieux comprendre comment disparités horizontales et verticales interagissent dans la construction du percept stéréoscopique, il est nécessaire de savoir comment elles interagissent au niveau de leur encodage, dans le premier filtre sensoriel binoculaire du système visuel : l'aire visuelle primaire. Nous avons donc étendu l'étude neurophysiologique des bases neuronales de la vision stéréoscopique à la disparité verticale. Nous avons aussi exploré la représentation périphérique du champ visuel, ce qui nous a paru nécessaire puisque l'action « constructive » de la disparité verticale est principalement rencontrée pour de larges stimuli, générant par ce fait des valeurs angulaires plus importantes de disparité verticale (Rogers et Bradshaw, 1993; Kaneko et Howard, 1996, 1997a).

La position des yeux dans leur orbite, qui rend compte de la direction du regard, participe aussi à la construction du percept stéréoscopique (Wallach et Zuckerman, 1963; Foley, 1980) ; et l'activité des neurones de l'aire visuelle primaire est modulée par des changements de direction du regard (Trotter et al., 1992, 1996; Trotter et Celebrini, 1999). Dans le but de comprendre quelle est la source de ces effets modulateurs (signal extra-rétinien de position des yeux et/ou disparité verticale), nous les avons étudiés dans la représentation périphérique du champ visuel, où la disparité verticale est susceptible d'y participer sensiblement.

Les résultats principaux des études présentées dans ce mémoire sont maintenant synthétisés afin de proposer une organisation fonctionnelle de l'aire visuelle primaire, centrale et périphérique, pour l'encodage des disparités positionnelles.

B. ORGANISATION DES DETECTEURS DE DISPARITE DE L'AIRE V1

B.1. ORGANISATION FONCTIONNELLE DES DETECTEURS DE DISPARITE CENTRAUX

Nous avons mis en évidence, dans la représentation centrale du champ visuel, une anisotropie des rangs d'encodage entre composantes horizontale et verticale de la disparité. Une anisotropie horizontale/verticale similaire a été récemment rapportée par Cumming (2002). Ces résultats étendent les observations faites par Gonzalez et collaborateurs (1993a; 2003).

La première étude a révélé que l'anisotropie observée est due, au moins en partie, à une **réduction active** du rang de sensibilité neuronale à la disparité verticale. En effet, une compensation systématique des **disparités de position** par les **disparités de phase** est trouvée dans la dimension verticale. Ceci suggère que les champs récepteurs ne sont pas « moins différents » dans la dimension verticale que dans la dimension horizontale, mais plutôt que les deux types de différences (de position et de phase) tendent à se compenser. Ce mécanisme de compensation est adapté pour la vision binoculaire. En effet, dans la représentation centrale du champ visuel, la disparité verticale n'apporte aucune information stéréoscopique et survient dans un rang de valeurs angulaires très faible. La sensibilité neuronale à ce signal sur un faible rang est, de plus, suffisante pour garantir le contrôle de l'alignement vertical des yeux sur la cible de fixation binoculaire (Gonzalez et al., 1993a; Poggio, 1995).

Nous avons montré que l'axe de plus grande sensibilité à la disparité est rencontré **perpendiculairement** à l'orientation préférée des détecteurs de disparité (l'orientation de leur champ récepteur)³³. Le **biais vertical** des orientations préférées, mis en évidence en région centrale, appuie donc l'idée d'une spécialisation de cette région du champ visuel pour le traitement **de la disparité horizontale** (puisque c'est à cette dernière que les cellules orientées verticalement sont le plus sensibles).

Dans leur ensemble, ces données démontrent une organisation fonctionnelle pour le traitement de la disparité horizontale dans la représentation centrale du champ visuel. La sensibilité aux disparités positionnelles n'est donc pas un « artefact » lié à une imprécision du câblage nerveux binoculaire et suggère plutôt une implication de l'aire visuelle primaire dans la vision stéréoscopique. Ces résultats permettent d'expliquer la faible tolérance du système visuel à l'ajout de disparité verticale (Mitchell, 1970; Nielsen et Poggio, 1984; Prazdny, 1987; Stevenson et Schor, 1997) et la forme ellipsoïdale (allongée horizontalement) de l'aire de Panum en région centrale du champ visuel (Panum, 1858; Ogle et Prangen, 1953; Schor et al., 1984a).

³³ Cette relation, prédite par le modèle d'énergie binoculaire (Ohzawa et al., 1990 ; DeAngelis et al., 1991), avait pourtant été réfutée dans deux études récentes (Cumming, 2002 ; Gonzalez et al., 2003). L'apparente contradiction entre les résultats obtenus dans ces études et ceux que nous avons obtenus a été discutée (cf. partie D.3. du 5^{ème} chapitre).

Il apparaît, au vue de données qualitatives obtenues dans d'autres aires visuelles, qu'une spécialisation centrale pour l'encodage des disparités horizontales pourrait être conservée dans les représentations centrales des aires V2 (Gonzalez et al., 1993a), V3/V3A (Poggio, 1995) et MT/MST (Maunsell et Van Essen, 1983).

B.2. ORGANISATION FONCTIONNELLE DES DETECTEURS DE DISPARITE PERIPHERIQUES

Dans la représentation périphérique de l'aire V1 (entre 7° et 25° d'excentricité rétinienne), nos résultats ont montré une sélectivité à la disparité positionnelle. Si les pourcentages de cellules sélectives et la finesse des profils de réponse sont comparables à ceux trouvés dans la représentation centrale, **l'anisotropie horizontale/verticale des rangs d'encodage y disparaît.**

Deux explications peuvent être avancées pour rendre compte de l'absence d'anisotropie horizontale/verticale en périphérie. D'un côté, cette disparition pourrait refléter la disparition d'une organisation fonctionnelle liée aux besoins de la vision stéréoscopique. C'est en effet dans la représentation centrale du champ visuel que cette dernière s'exprime avec la plus grande précision (Rawlings et Shipley, 1969; Blakemore, 1970; McKee, 1983), où elle sert notamment au contrôle des gestes visuo-guidés (Servos et al., 1992; Servos et Goodale, 1994). D'un autre côté, la disparition de l'anisotropie pourrait s'expliquer par l'apparition d'un rang non négligeable de disparités verticales en périphérie. Nous privilégions la seconde hypothèse car nos résultats montrent que les détecteurs de disparité périphériques ne sont pas distribués aléatoirement mais présentent, au contraire, un important **biais radial** des orientations préférées.

Ce type d'organisation est adéquat pour le contrôle de la **cyclovergence oculaire** et pour la tolérance aux **cyclodisparités**, car ces dernières surviennent perpendiculairement à l'orientation radiale des détecteurs (le long de cercles centrés sur la fovéa ; Enright, 1980 ; Minken et al., 1995 ; Porrill et al., 1999).

Dans ce qui suit, nous proposons que cette organisation radiale, et le type d'interaction entre disparités horizontales et verticales qu'elle implique, puissent expliquer l'action locale des disparités verticales dans la construction du percept stéréoscopique en périphérie³⁴.

C. ROLE « BAS-NIVEAU » DES DISPARITES VERTICALES

C.1. DETECTEURS DE DISPARITE VERTICAUX ET OBLIQUES

Nos travaux ont révélé l'existence de **surfaces de réponse à la disparité orientées horizontalement, verticalement, ou obliquement.** La description « classique » des

³⁴ La proposition que la disparité verticale puisse agir localement dans la construction du percept stéréoscopique, et que son action soit dépendante de l'orientation des détecteurs a récemment fait l'objet d'un modèle théorique (Matthews et al., 2003).

détecteurs de disparité, n'intégrant que la composante horizontale des disparités, est donc insuffisante pour les caractériser entièrement. Dans la figure 6-1, trois détecteurs (NE, TE et FA) sont représentés, «classiquement » (figure 6-1a), ou en tenant compte des dimensions horizontale et verticale de la disparité positionnelle (figures 6-1b pour des détecteurs orientés verticalement et 6-1c pour des détecteurs à orientation oblique).

Une différence importante entre ces orientations, verticale et oblique, pour les surfaces de réponse des détecteurs de disparité, concerne le pouvoir que pourrait avoir la disparité verticale pour activer des détecteurs associés à une position en avant ou en arrière du plan du regard. Il apparaît, dans cette exemple théorique, que l'ajout de disparité verticale négative sur une disparité horizontale nulle entraîne l'activation du détecteur de type NE pour des détecteurs obliques (comme le ferait une disparité horizontale négative ; figure 6-1c). Pour des détecteurs verticaux, cet ajout entraîne une diminution du niveau d'activation ou une extinction de la réponse binoculaire du détecteur de type TE (figure 6-1b).

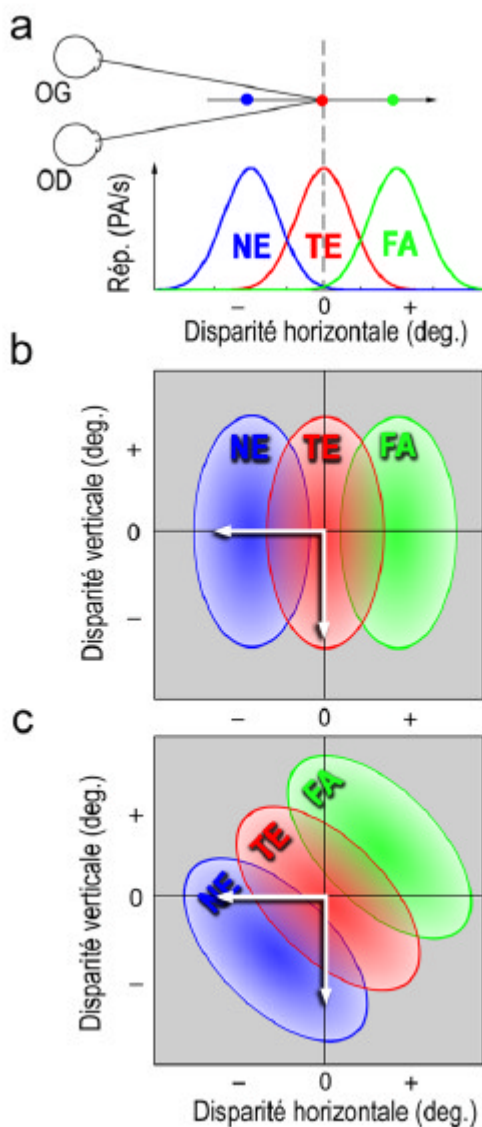


Figure 6-1

a. Représentation « classique » d'une situation de vue binoculaire. Les trois points (bleu, rouge et vert), sont situés respectivement en avant du plan, dans le plan, et derrière le plan du regard. Associés respectivement à une disparité horizontale croisée (-), nulle (0), et non croisée (+), ils activent des détecteurs de type NE (near), TE (tuned excitatory) et FA (far).

b. Ces trois détecteurs de disparité sont représentés en intégrant la composante verticale des disparités. Dans ce cas, ils ont tous une disparité verticale préférée nulle. La forme ellipsoïdale, allongée verticalement, est celle attendue pour des détecteurs de disparité dont l'orientation préférée est verticale.

c. Détecteurs de disparité dont l'orientation est oblique. Dans ce cas théorique, le détecteur NE pourrait indifféremment être activé par une disparité horizontale négative (flèche blanche horizontale) ou par une disparité verticale négative de même amplitude (flèche blanche verticale). Notons que, dans le cas précédent (b), la disparité verticale ne peut entraîner l'activation des détecteurs de type NE ou FA.

Cette observation semble à première vue cohérente avec le double visage présenté par la disparité verticale : plutôt « bruit » en région centrale et plutôt signal constructif en périphérie. Nous avons voulu vérifier si l'organisation radiale des détecteurs de disparité en périphérie pourrait expliquer un phénomène perceptif purement associé à la disparité verticale : l'**effet induit** (cf. partie B.2.3. du 1^{er} chapitre).

C.2. EFFET GEOMETRIQUE ET EFFET INDUIT

Pour expliquer l'effet induit, il a été proposé que la disparité verticale soit utilisée pour recouvrir les paramètres de la fixation binoculaire (distance de fixation et direction du regard) qui, à leur tour, servent à l'interprétation des disparités horizontales en terme de profondeur stéréoscopique (Mayhew, 1982; Mayhew et Longuet-Higgins, 1982).

Nos résultats amènent à proposer un rôle **local** pour la disparité verticale qui, au même titre que la disparité horizontale, pourrait conduire à l'activation de détecteurs NE et FA.

Pour illustrer cette proposition d'une possible analogie dans le rôle des disparités horizontales et verticales en périphérie, l'**effet géométrique**, qui repose sur la **disparité horizontale**, est étudié dans un premier temps (figure 6-2a). Cinq points de la surface plane et fronto-parallèle sont considérés, un dans chaque quadrant (de A à D) et le point de fixation (F). Pour ces cinq points, la disparité horizontale générée par la lentille à grossissement horizontal est représentée sous forme de vecteur, joignant l'image de ces points pour l'œil gauche à leur image pour l'œil droit (figure 6-2b).

Nous admettons ici que la profondeur stéréoscopique de ces points est signalée par trois détecteurs de disparité, en charge, respectivement, de signaler une position en avant du plan (NE), dans le plan (TE) ou derrière le plan du regard (FA). L'organisation fonctionnelle révélée par nos résultats est schématisée par des détecteurs de disparité dont les surfaces de réponse à la disparité sont orientées verticalement en région centrale (pour le point F) et radialement dans la région périphérique (pour les points A à D ; figure 6-2c).

Si les vecteurs de disparité horizontale sont reportés sur cette représentation (flèches blanches), la rotation apparente de la surface est expliquée par l'activation des détecteurs NE pour les points A et D et par l'activation des détecteurs FA pour les points B et C.

Pour obtenir un effet perceptif identique avec la disparité verticale, il faut que la lentille à grossissement vertical soit placée devant l'autre œil (figure 6-2d). En superposant les vecteurs de disparité verticale (figure 6-2e), sur les mêmes détecteurs de disparité (figure 6-2f), ceux de type NE sont activés sur la partie gauche de la surface et ceux de type FA sont activés à droite, comme précédemment. **La similarité de percept stéréoscopique entre effet induit et effet géométrique pourrait donc s'expliquer par le fait que les mêmes détecteurs de disparité de l'aire V1 sont préférentiellement activés dans les deux cas.**

Ainsi, **la disparité verticale, présentée seule**, pourrait activer des détecteurs de disparité en charge de positions en avant ou en arrière du point de fixation, et ainsi rendre compte de

l'effet induit. Nous pouvons noter que le biais radial des détecteurs de disparité périphérique est obligatoire pour la validité de cette proposition.

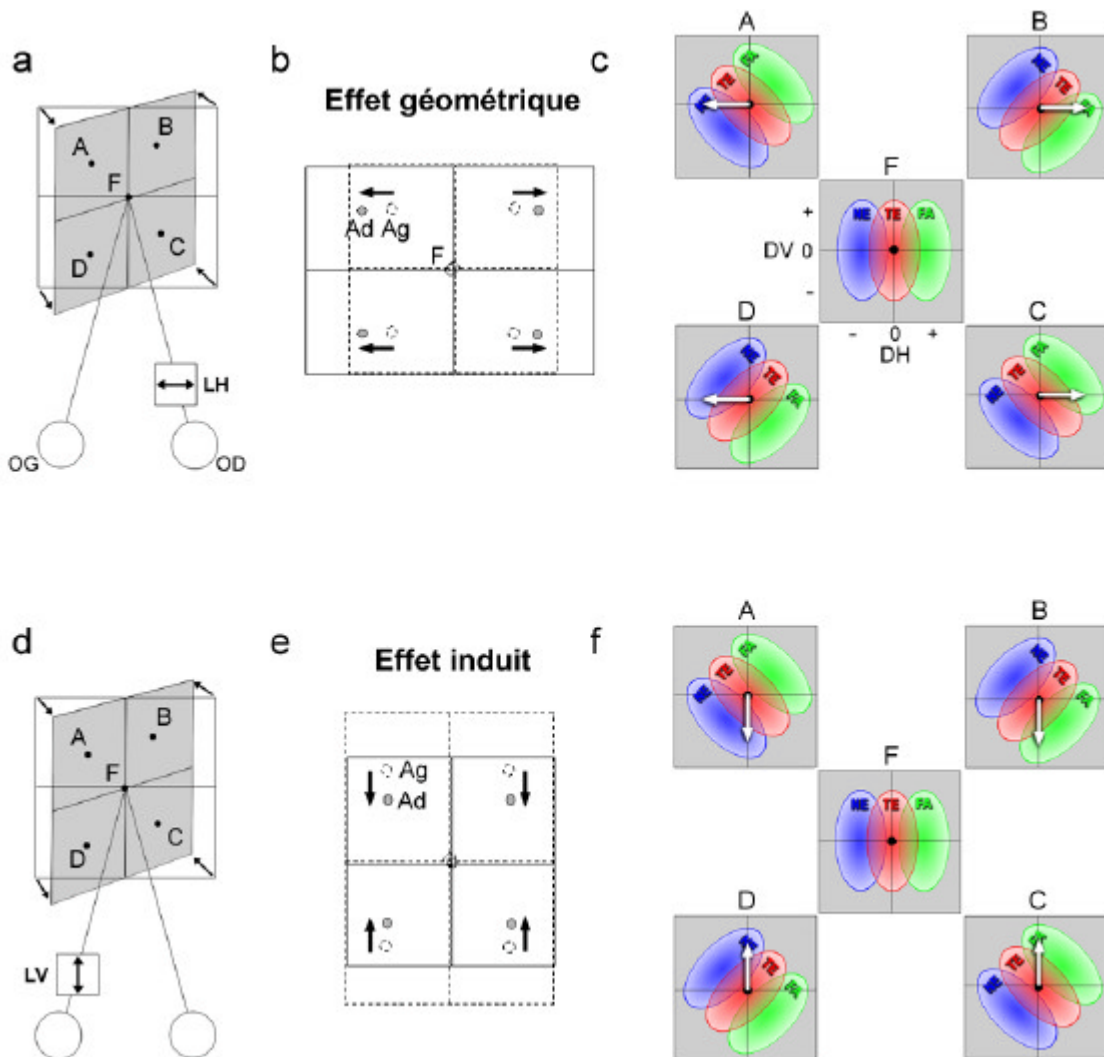


Figure 6-2

- a. Représentation schématique de l'effet géométrique. La lentille à grossissement horizontal (LH), placée devant l'œil droit (OD), produit la rotation apparente d'une surface plane et fronto-parallèle.
- b. Représentation de la surface vue par l'œil gauche (trait pointillé) et par l'œil droit (trait plein). Les flèches, qui relient l'image d'un point pour l'œil gauche (Ag) à son image pour l'œil droit (Ad) représentent les vecteurs de disparité horizontale générés par la lentille.
- c. Les disparités horizontales générées vont activer des détecteurs de type NE sur la moitié gauche de la surface et des détecteurs de type FA sur la moitié droite.
- d. Représentation schématique de l'effet induit.
- e. Représentation de la surface vue par l'œil gauche (trait pointillé) et par l'œil droit (trait plein). Les flèches représentent les vecteurs de disparité verticale générés par la lentille.
- f. Les disparités verticales générées vont activer des détecteurs de type NE sur la moitié gauche de la surface et des détecteurs de type FA sur la moitié droite.

Il est intéressant de noter que, sur le plan perceptif, un agrandissement horizontal **et** vertical de la surface pour un œil ne produit aucune rotation apparente (figure 6-3a), comme si l'effet géométrique et l'effet induit s'annulaient en s'additionnant. En reportant les vecteurs de disparité produits par cet agrandissement général (figure 6-3b), on s'aperçoit qu'ils sont orientés parallèlement aux surfaces de réponse, et ne provoquent donc pas l'activation des détecteurs de type NE ou FA (figure 6-3c).

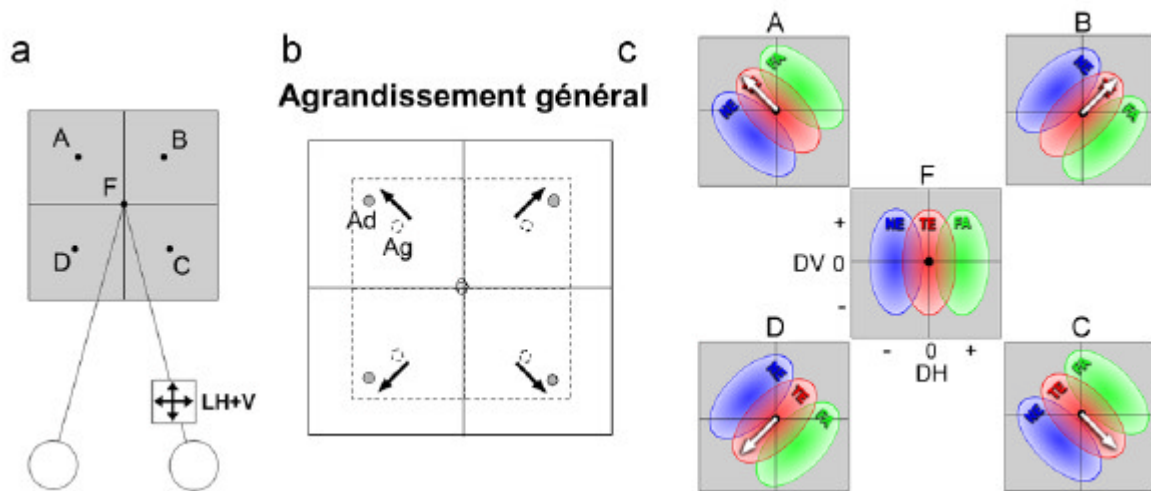


Figure 6-3

- Représentation schématique de l'effet neutre provoqué par l'agrandissement général (horizontal et vertical) de la surface pour l'œil droit.
- Représentation de la surface vue par l'œil gauche (trait pointillé) et par l'œil droit (trait plein). Les flèches, qui relient l'image d'un point pour l'œil gauche (Ag) à son image pour l'œil droit (Ad) représentent les vecteurs de disparité horizontale générés par la lentille.
- Les disparités horizontales générées vont activer des détecteurs de type NE sur la moitié gauche de la surface et des détecteurs de type FA sur la moitié droite.

D. EFFETS DE DIRECTION DU REGARD

Si l'organisation fonctionnelle mise en évidence pour l'encodage des disparités positionnelles dans l'aire V1 permet d'expliquer des aspects perceptifs de la vision stéréoscopique, les interactions observées ne rendent compte que d'une **représentation topologique** de la scène visuelle (l'inclinaison d'une surface dans les effets géométrique et induit). Pour une **reconstruction métrique**, les paramètres de la fixation binoculaire (distance et direction du regard) doivent être pris en compte (Foley, 1980). La disparité verticale pourrait servir à les recouvrer (Longuet-Higgins, 1982), mais doit pour cela être traitée indépendamment de la disparité horizontale ; nos résultats montrent que ceci n'est pas le cas, au moins dans l'aire visuelle primaire.

Un signal extra-rétinien de position des yeux dans leur orbite pourrait aussi permettre l'estimation des paramètres de la fixation binoculaire (cf. partie A.1. du 1^{er} chapitre). De nombreuses études ont mis en évidence des effets modulateur de la direction du regard sur l'activité visuelle, suggérant que ce signal extra-rétinien pourrait largement influencer sur l'activité neuronale dans les aires visuelles. Cependant, des changements de direction du regard induisent des variations de disparité verticale qui pourraient aussi rendre compte, dans certains cas, des effets de direction du regard.

Nos résultats ont montré qu'une partie des effets de la direction du regard sont provoqués par les variations de disparité verticale associées à des changements de direction du regard. Une partie des effets n'est cependant pas imputable à la disparité verticale et implique probablement un signal extra-rétinien de position des yeux dans leur orbite

Ainsi, les effets modulateurs de ce signal extra-rétinien dans l'aire visuelle primaire pourraient conduire à une représentation distribuée de l'espace visuel crâniocentré (Pouget et Sejnowski, 1994).

Dès le cortex visuel primaire, il se pourrait donc que puissent coexister :

1/ une **représentation topologique** de l'espace visuel, construite à partir des **interactions sensorielles entre composantes horizontale et verticale des disparités**, et

2/ une **représentation métrique crâniocentrée**, distribuée au niveau de la population cellulaire, et recouverte à partir des interactions entre les disparités positionnelles et les effets modulateurs d'un signal extra-rétinien de position des yeux dans leur orbite.

E. PERSPECTIVES

Pour reconstruire l'espace tridimensionnel à partir d'images rétiniennes planes, le système visuel utilise une variété d'indices monoculaires (ombrages, tailles relatives, perspectives) et binoculaires (disparités rétiniennes). En intégrant des signaux proprioceptifs (notamment la position des yeux dans leur orbite), cette représentation tridimensionnelle de l'environnement est déclinée dans une multitude de référentiels, exocentrés et égocentrés, qui permettent l'identification des objets et la planification d'actes moteurs dirigés.

Nos travaux confirment l'implication du cortex visuel primaire dans les mécanismes servant à construire une représentation crâniocentrée de l'espace visuel. Au vu des résultats exposés, nous proposons l'existence d'une organisation fonctionnelle servant à la construction d'une représentation topographique de l'espace visuel, à partir des interactions entre disparités horizontales et verticales, et d'une représentation métrique, distribuée au niveau de la population de cellules grâce aux effets modulateurs d'un signal extra-rétinien lié à la position des yeux dans leur orbite.

Les travaux neurophysiologiques visant à mieux comprendre comment signaux rétiniens et extra-rétiniens interagissent dans le cortex visuel, particulièrement dans les étapes précoces du traitement visuel, doivent être poursuivis. Il est important de savoir si d'autres signaux extra-rétiniens, de modalité proprioceptive (comme la position de la tête) ou encore auditive, pourraient participer aussi à la reconstruction précoce de l'espace « visuel ».

Les travaux doivent aussi être étendus aux aires visuelles au-delà de V1, afin de comprendre comment la représentation de cet espace visuel s'y enrichit. Il est important d'étudier comment les voies, dorsale et ventrale du système visuel, respectivement impliquées dans la localisation et dans l'identification des objets, utilisent les représentations spatiales qui se forment dans les premières aires visuelles.

Si les enregistrements cellulaires sont primordiaux dans ces études, car ils permettent d'étudier des mécanismes d'interactions très fins, au niveau du neurone isolé, ils devraient dans l'avenir être complétés par des travaux en imagerie fonctionnelle. Ces derniers permettraient, chez les mêmes animaux, non seulement de guider les enregistrements cellulaires vers les régions cérébrales d'intérêts, mais encore de faire le lien entre les travaux d'électrophysiologie chez le singe et les travaux d'imagerie menés chez l'homme.

Ces travaux devraient conduire à une meilleure compréhension des mécanismes neuronaux qui se cachent derrière l'une des plus fabuleuses productions de notre cerveau : la perception d'un environnement unique, stable et tridimensionnel à partir d'images rétiniennes planes, disparates, et attachées à des yeux continuellement en mouvement.

Bibliographie

- Adams W, Frisby JP, Buckley D, Garding J, Hippisley-Cox SD, Porrill J (1996) Pooling of vertical disparities by the human visual system. *Perception* **25**:165-176.
- Adelson EH, Bergen JR (1985) Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *J Opt Soc Am A* **2**:284-299.
- Aguilonius F (1613) *Opticorum libri sex*. Plantin Antwerp.
- Albus K (1975) A quantitative study of the projection area of the central and the paracentral visual field in area 17 of the cat. I. The precision of the topography. *Exp Brain Res* **24**:159-179.
- Andersen RA, Mountcastle VB (1983) The influence of the angle of gaze upon the excitability of the light-sensitive neurons of the posterior parietal cortex. *J Neurosci* **3**:532-548.
- Andersen RA, Zipser D (1988) The role of the posterior parietal cortex in coordinate transformations for visual-motor integration. *Can J Physiol Pharmacol* **66**:488-501.
- Andersen RA, Essick GK, Siegel RM (1985) Encoding of spatial location by posterior parietal neurons. *Science* **230**:456-458.
- Andersen RA, Snyder LH, Li CS, Stricanne B (1993) Coordinate transformations in the representation of spatial information. *Curr Opin Neurobiol* **3**:171-176.
- Anzai A, Ohzawa I, Freeman RD (1999a) Neural mechanisms for processing binocular information II. Complex cells. *J Neurophysiol* **82**:909-924.
- Anzai A, Ohzawa I, Freeman RD (1999b) Neural mechanisms for processing binocular information I. Simple cells. *J Neurophysiol* **82**:891-908.
- Anzai A, Ohzawa I, Freeman RD (1999c) Neural mechanisms for encoding binocular disparity: receptive field position versus phase. *J Neurophysiol* **82**:874-890.
- Apelle S (1972) Perception and discrimination as a function of stimulus orientation: the 'oblique effect' in man and animals. *Psychological Bulletin* **78**:266-278.
- Archie KA, Mel BW (2000) A model for intradendritic computation of binocular disparity. *Nat Neurosci* **3**:54-63.
- Azzopardi P, Jones KE, Cowey A (1999) Uneven mapping of magnocellular and parvocellular projections from the lateral geniculate nucleus to the striate cortex in the macaque monkey. *Vision Res* **39**:2179-2189.
- Backus BT, Banks MS, van Ee R, Crowell JA (1999) Horizontal and vertical disparity, eye position, and stereoscopic slant perception. *Vision Res* **39**:1143-1170.
- Banks MS, Backus BT (1998) Extra-retinal and perspective cues cause the small range of the induced effect. *Vision Res* **38**:187-194.
- Barlow HB, Blakemore C, Pettigrew JD (1967) The neural mechanism of binocular depth discrimination. *J Physiol* **193**:327-342.
- Batsholet R (1965) *Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms*. Washington, D.C.: Amer. Inst. Bio. Sci.
- Battaglini PP, Galletti C, Fattori P (1993) Functional properties of neurons in area V1 of the awake monkeys: peripheral versus central visual field representation. *Arch Ital Biol* **131**:303-315.
- Bauer JA, Jr., Owens DA, Thomas J, Held R (1979) Monkeys show an oblique effect. *Perception* **8**:247-253.
- Bauer R, Dow BM (1989) Complementary global maps for orientation coding in upper and lower layers of the monkey's foveal striate cortex. *Exp Brain Res* **76**:503-509.

- Beare IJ (1931) Parva naturalia De Somniis. In: The works of Aristotle (Ross WD, ed), pp 461b-462a. London: Oxford University Press.
- Bermudez MA, Justo MS, Cadarso-Suarez C (2001) Poisson generalized additive model to study receptive fields in visual cortical cells. In: World congress of neuroinformatic. Vienna: Argesim/ Asim-Verlag.
- Bishop PO (1979) Stereopsis and the random element in the organization of the striate cortex. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* **204**:415-434.
- Bishop PO (1989) Vertical disparity, egocentric distance and stereoscopic depth constancy: a new interpretation. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* **237**:445-469.
- Bishop PO, Henry GH, Smith CJ (1971) Binocular interaction fields of single units in the cat striate cortex. *J Physiol* **216**:39-68.
- Blake R, Fox R (1973) The psychophysical inquiry into binocular summation. *Percept Psychophys* **14**:161-185.
- Blake R, Sloane M, Fox R (1981) Further developments in binocular summation. *Percept Psychophys* **30**:266-276.
- Blakemore C (1970) The range and scope of binocular depth discrimination in man. *J Physiol* **211**:599-622.
- Blasdel GG, Fitzpatrick D (1984) Physiological organization of layer 4 in macaque striate cortex. *J Neurosci* **4**:880-895.
- Bough EW (1970) Stereoscopic vision in the macaque monkey: a behavioural demonstration. *Nature* **225**:42-44.
- Bremmer F (2000) Eye position effects in macaque area V4. *Neuroreport* **11**:1277-1283.
- Buisseret P, Maffei L (1977) Extraocular proprioceptive projections to the visual cortex. *Exp Brain Res* **28**:421-425.
- Campbell FW, Cooper GF, Enroth-Cugell C (1969) The spatial selectivity of the visual cells of the cat. *J Physiol* **203**:223-235.
- Carpenter RHS (1988) Movements of the eyes. London: Pion.
- Celebrini S, Thorpe S, Trotter Y, Imbert M (1993) Dynamics of orientation coding in area V1 of the awake primate. *Vis Neurosci* **10**:811-825.
- Chen Y, Wang Y, Qian N (2001) Modeling V1 disparity tuning to time-varying stimuli. *J Neurophysiol* **86**:143-155.
- Cogan AI (1979) The relationship between the apparent vertical and the vertical horopter. *Vision Res* **19**:655-665.
- Collins ET (1922) Arboreal life and the evolution of the primate eye. New York: Lea and Febinger.
- Cowey A, Rolls ET (1974) Human cortical magnification factor and its relation to visual acuity. *Exp Brain Res* **21**:447-454.
- Crone RA (1992) The history of stereoscopy. *Doc Ophthalmol* **81**:1-16.
- Cumming BG (2002) An unexpected specialization for horizontal disparity in primate primary visual cortex. *Nature* **418**:633-636.
- Cumming BG, Parker AJ (1997) Responses of primary visual cortical neurons to binocular disparity without depth perception. *Nature* **389**:280-283.
- Cumming BG, Parker AJ (1999) Binocular neurons in V1 of awake monkeys are selective for absolute, not relative, disparity. *J Neurosci* **19**:5602-5618.
- Cumming BG, DeAngelis GC (2001) The physiology of stereopsis. *Annu Rev Neurosci* **24**:203-238.
- Cumming BG, Johnston EB, Parker AJ (1991) Vertical disparities and perception of three-dimensional shape. *Nature* **349**:411-413.
- Curcio CA, Allen KA (1990) Topography of ganglion cells in human retina. *J Comp Neurol* **300**:5-25.
- Curcio CA, Sloan KR, Kalina RE, Hendrickson AE (1990) Human photoreceptor topography. *J Comp Neurol* **292**:497-523.

- Daniel PM, Whitteridge D (1961) The representation of the visual field on the cerebral cortex in monkeys. *J Physiol* **159**:203-221.
- Davey MP, Zanker JM (1998) Detecting the orientation of short lines in the periphery. *Aust N Z J Ophthalmol* **26 Suppl 1**:S104-107.
- De Valois RL, Albrecht DG, Thorell LG (1982) Spatial frequency selectivity of cells in macaque visual cortex. *Vision Res* **22**:545-559.
- DeAngelis GC, Ohzawa I, Freeman RD (1991) Depth is encoded in the visual cortex by a specialized receptive field structure. *Nature* **352**:156-159.
- DeAngelis GC, Ohzawa I, Freeman RD (1995) Neuronal mechanisms underlying stereopsis: how do simple cells in the visual cortex encode binocular disparity? *Perception* **24**:3-31.
- Dobbins AC, Jeo RM, Fiser J, Allman JM (1998) Distance modulation of neural activity in the visual cortex. *Science* **281**:552-555.
- Duhamel JR, Bremmer F, BenHamed S, Graf W (1997) Spatial invariance of visual receptive fields in parietal cortex neurons. *Nature* **389**:845-848.
- Durand JB, Zhu S, Celebrini S, Trotter Y (2002) Neurons in parafoveal areas v1 and v2 encode vertical and horizontal disparities. *J Neurophysiol* **88**:2874-2879.
- Efron B, Tibshirani RJ (1993) An introduction to the Bootstrap. New-York: Chapman and Hall.
- Emerson RC, Bergen JR, Adelson EH (1992a) Directionally selective complex cells and the computation of motion energy in cat visual cortex. *Vision Res* **32**:203-218.
- Emerson RC, Korenberg MJ, Citron MC (1992b) Identification of complex-cell intensive nonlinearities in a cascade model of cat visual cortex. *Biol Cybern* **66**:291-300.
- Enright JT (1980) Ocular translation and cyclotorsion due to changes in fixation distance. *Vision Res* **20**:595-601.
- Farell B (1998) Two-dimensional matches from one-dimensional stimulus components in human stereopsis. *Nature* **395**:689-693.
- Ferster D (1981) A comparison of binocular depth mechanisms in areas 17 and 18 of the cat visual cortex. *J Physiol* **311**:623-655.
- Fischer B, Kruger J (1979) Disparity tuning and binocularity of single neurons in cat visual cortex. *Exp Brain Res* **35**:1-8.
- Fleet DJ, Wagner H, Heeger DJ (1996) Neural encoding of binocular disparity: energy models, position shifts and phase shifts. *Vision Res* **36**:1839-1857.
- Foley JM (1980) Binocular distance perception. *Psychol Rev* **87**:411-434.
- Foley JM (1985) Binocular distance perception: egocentric distance tasks. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* **11**:133-149.
- Freeman RD, Ohzawa I (1990) On the neurophysiological organization of binocular vision. *Vision Res* **30**:1661-1676.
- Fregnac Y, Imbert M (1978) Early development of visual cortical cells in normal and dark-reared kittens: relationship between orientation selectivity and ocular dominance. *J Physiol* **278**:27-44.
- Gabor D (1946) Theory of communication. *J Inst Elec Engin (London)* **93**:429-457.
- Galletti C, Battaglini PP (1989) Gaze-dependent visual neurons in area V3A of monkey prestriate cortex. *J Neurosci* **9**:1112-1125.
- Galletti C, Battaglini PP, Fattori P (1993) Parietal neurons encoding spatial locations in craniotopic coordinates. *Exp Brain Res* **96**:221-229.
- Garding J, Porrill J, Mayhew JE, Frisby JP (1995) Stereopsis, vertical disparity and relief transformations. *Vision Res* **35**:703-722.
- Gattass R, Gross CG, Sandell JH (1981) Visual topography of V2 in the macaque. *J Comp Neurol* **201**:519-539.

- Gillam B, Lawergren B (1983) The induced effect, vertical disparity, and stereoscopic theory. *Percept Psychophys* **34**:121-130.
- Glennerster A (1998) dmax for stereopsis and motion in random dot displays. *Vision Res* **38**:925-935.
- Gonzalez F, Perez R (1998a) Neural mechanisms underlying stereoscopic vision. *Prog Neurobiol* **55**:191-224.
- Gonzalez F, Perez R (1998b) Modulation of cell responses to horizontal disparities by ocular vergence in the visual cortex of the awake Macaca mulatta monkey. *Neurosci Lett* **245**:101-104.
- Gonzalez F, Justo MS, Bermudez MA, Perez R (2003) Sensitivity to horizontal and vertical disparity and orientation preference in areas V1 and V2 of the monkey. *Neuroreport* **14**:829-832.
- Gonzalez F, Relova JL, Perez R, Acuna C, Alonso JM (1993a) Cell responses to vertical and horizontal retinal disparities in the monkey visual cortex. *Neurosci Lett* **160**:167-170.
- Gonzalez F, Krause F, Perez R, Alonso JM, Acuna C (1993b) Binocular matching in monkey visual cortex: single cell responses to correlated and uncorrelated dynamic random dot stereograms. *Neuroscience* **52**:933-939.
- Green J (1889) On certain stereoscopic illusions evoked by prismatic and cylindrical spectacle-glasses. *Tr Am Optal Soc*:449-456.
- Hampton DR, Kertesz AE (1983) Fusional vergence response to local peripheral stimulation. *J Opt Soc Am* **73**:7-10.
- Harwerth RS, Boltz RL (1979) Behavioral measures of stereopsis in monkeys using random dot stereograms. *Physiol Behav* **22**:229-234.
- Harwerth RS, Smith EL, 3rd, Siderov J (1995) Behavioral studies of local stereopsis and disparity vergence in monkeys. *Vision Res* **35**:1755-1770.
- Hays AV, Richmond BJ, Optican LM (1982) A Unix-based multiple-process system for real-time data acquisition and control. *Wescon Conference Proceedings* **2**:1-10.
- Heeger DJ (1992) Half-squaring in responses of cat striate cells. *Vis Neurosci* **9**:427-443.
- Helmholtz Hv (1910) *Physiological optics*. New York: Dover.
- Householder AS (1943) A theory of the induced size effect. *Bull Math Biophys* **5**:155-159.
- Howard IP (1996) Alhazen's neglected discoveries of visual phenomena. *Perception* **25**:1203-1217.
- Howard IP (2002) *Basic mechanisms*. Toronto: I. Porteus.
- Howard IP, Wade NJ (1996) Ptolemy's contributions to the geometry of binocular vision. *Perception* **25**:1189-1201.
- Howard IP, Rogers BJ (2002) *Depth perception*. Toronto: I. Porteus.
- Howard IP, Fang X, Allison RS, Zacher JE (2000) Effects of stimulus size and eccentricity on horizontal and vertical vergence. *Exp Brain Res* **130**:124-132.
- Hubel DH, Wiesel TN (1959) Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *J Physiol* **148**:574-591.
- Hubel DH, Wiesel TN (1962) Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol* **160**:106-154.
- Hubel DH, Wiesel TN (1970) Stereoscopic vision in macaque monkey. Cells sensitive to binocular depth in area 18 of the macaque monkey cortex. *Nature* **225**:41-42.
- Hubel DH, Wiesel TN (1973) A re-examination of stereoscopic mechanisms in area 17 of the cat. *J Physiol* **232**:29P-30P.
- Hughes A (1977) The topography of vision in mammals of contrasting life style: comparative optics and retinal organization. In: *Handbook of sensory physiology* (Springer, ed), pp 615-756. New-York.
- Hung GK, Semmlow JL, Sun L, Ciuffreda KJ (1991) Vergence control of central and peripheral disparities. *Exp Neurol* **113**:202-211.

- Jenkin MR, Jepson AD (1988) The measurement of binocular disparity. In: Computational processes in human vision (Pylushyn ZW, ed), pp 69-98. Norwood: Ablex Publishing.
- Jennings JA, Charman WN (1981a) The effects of central and peripheral refraction on critical fusion frequency. *Ophthalmic Physiol Opt* **1**:91-96.
- Jennings JA, Charman WN (1981b) Off-axis image quality in the human eye. *Vision Res* **21**:445-455.
- Jones JP, Palmer LA (1987) An evaluation of the two-dimensional Gabor filter model of simple receptive fields in cat striate cortex. *J Neurophysiol* **58**:1233-1258.
- Jones RK, Lee DN (1981) Why two eyes are better than one: the two views of binocular vision. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* **7**:30-40.
- Joshua DE, Bishop PO (1970) Binocular single vision and depth discrimination. Receptive field disparities for central and peripheral vision and binocular interaction on peripheral single units in cat striate cortex. *Exp Brain Res* **10**:389-416.
- Julesz B (1960) Binocular depth perception of computer generated patterns. *Bell Syst Tech J* **39**:1125-1162.
- Julesz B (1971) Foundations of cyclopean perception. Chicago: University of Chicago Press.
- Kaneko H, Howard IP (1996) Relative size disparities and the perception of surface slant. *Vision Res* **36**:1919-1930.
- Kaneko H, Howard IP (1997a) Spatial limitation of vertical-size disparity processing. *Vision Res* **37**:2871-2878.
- Kaneko H, Howard IP (1997b) Spatial properties of shear disparity processing. *Vision Res* **37**:315-323.
- Kennedy H, Orban GA (1979) Preferences for horizontal or vertical orientation in cat visual cortical neurones [proceedings]. *J Physiol* **296**:61P-62P.
- Koenderink JJ, van Doorn AJ (1976) Geometry of binocular vision and a model for stereopsis. *Biol Cybern* **21**:29-35.
- Kries v (1911) In: Handbuch der Physiologischen Optik. Hamburg: Voss. Southall.
- Kuffler SW (1953) Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *J Neurophysiol* **16**:37-68.
- Lehky SR, Pouget A, Sejnowski TJ (1990) Neural models of binocular depth perception. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* **55**:765-777.
- Lehmann D, Julesz B (1978) Lateralized cortical potentials evoked in humans by dynamic random-dot stereograms. *Vision Res* **18**:1265-1271.
- LeVay S, Voigt T (1988) Ocular dominance and disparity coding in cat visual cortex. *Vis Neurosci* **1**:395-414.
- Leventhal AG (1983) Relationship between preferred orientation and receptive field position of neurons in cat striate cortex. *J Comp Neurol* **220**:476-483.
- Leventhal AG, Hirsch HV (1977) Effects of early experience upon orientation sensitivity and binocularity of neurons in visual cortex of cats. *Proc Natl Acad Sci U S A* **74**:1272-1276.
- Li B, Peterson MR, Freeman RD (2003) Oblique effect: a neural basis in the visual cortex. *J Neurophysiol* **90**:204-217.
- Lippincott JA (1889) On the binocular metamorphopsia produced by correcting glasses. *Acta Ophthalm* **18**:18-30.
- Liu L, Stevenson SB, Schor CM (1994) A polar coordinate system for describing binocular disparity. *Vision Res* **34**:1205-1222.
- Livingstone MS, Hubel DH (1988) Do the relative mapping densities of the magno- and parvocellular systems vary with eccentricity? *J Neurosci* **8**:4334-4339.
- Livingstone MS, Tsao DY (1999) Receptive fields of disparity-selective neurons in macaque striate cortex. *Nat Neurosci* **2**:825-832.
- Longuet-Higgins HC (1982) The role of the vertical dimension in stereoscopic vision. *Perception* **11**:377-386.

- Malpeli JG, Lee D, Baker FH (1996) Laminar and retinotopic organization of the macaque lateral geniculate nucleus: magnocellular and parvocellular magnification functions. *J Comp Neurol* **375**:363-377.
- Mansfield RJ (1974) Neural basis of orientation perception in primate vision. *Science* **186**:1133-1135.
- Marr D, Poggio T (1979) A computational theory of human stereo vision. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* **204**:301-328.
- Marrocco RT, McClurkin JW (1979) Binocular interaction in the lateral geniculate nucleus of the monkey. *Brain Res* **168**:633-637.
- Maske R, Yamane S, Bishop PO (1984) Binocular simple cells for local stereopsis: comparison of receptive field organizations for the two eyes. *Vision Res* **24**:1921-1929.
- Maske R, Yamane S, Bishop PO (1986) Stereoscopic mechanisms: binocular responses of the striate cells of cats to moving light and dark bars. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* **229**:227-256.
- Matthews N, Meng X, Xu P, Qian N (2003) A physiological theory of depth perception from vertical disparity. *Vision Res* **43**:85-99.
- Maunsell JH, Van Essen DC (1983) Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. II. Binocular interactions and sensitivity to binocular disparity. *J Neurophysiol* **49**:1148-1167.
- Mayhew J (1982) The interpretation of stereo-disparity information: the computation of surface orientation and depth. *Perception* **11**:387-403.
- Mayhew JE, Longuet-Higgins HC (1982) A computational model of binocular depth perception. *Nature* **297**:376-378.
- McKee SP (1983) The spatial requirements for fine stereoacuity. *Vision Res* **23**:191-198.
- Merrill EG, Ainsworth A (1972) Glass-coated platinum-plated tungsten microelectrodes. *Med Biol Eng* **10**:662-672.
- Minken AW, Gielen CC, Van Gisbergen JA (1995) An alternative three-dimensional interpretation of Hering's equal-innervation law for version and vergence eye movements. *Vision Res* **35**:93-102.
- Mitchell DE (1966a) Retinal disparity and diplopia. *Vision Res* **6**:441-451.
- Mitchell DE (1966b) A review of the concept of "Panum's fusional areas". *Am J Optom Arch Am Acad Optom* **43**:387-401.
- Mitchell DE (1970) Properties of stimuli eliciting vergence eye movements and stereopsis. *Vision Res* **10**:145-162.
- Movshon JA, Thompson ID, Tolhurst DJ (1978) Spatial summation in the receptive fields of simple cells in the cat's striate cortex. *J Physiol* **283**:53-77.
- Muller JR, Metha AB, Krauskopf J, Lennie P (2001) Information conveyed by onset transients in responses of striate cortical neurons. *J Neurosci* **21**:6978-6990.
- Nakayama K (1977) Geometric and physiological aspects of depth perception. *Proc of Society of Photo-Optical Instrumentation Engineers* **120**:2-9.
- Newton I (1704) *Opticks*. New York: Dover.
- Nielsen KR, Poggio T (1984) Vertical image registration in stereopsis. *Vision Res* **24**:1133-1140.
- Nikara T, Bishop PO, Pettigrew JD (1968) Analysis of retinal correspondence by studying receptive fields of binocular single units in cat striate cortex. *Exp Brain Res* **6**:353-372.
- Nomura M, Matsumoto G, Fugiwara S (1990) A binocular model for the simple cell. *Biol Cybern* **63**:237-242.
- Ogle KN (1938) Induced size effect. I A new phenomenon in binocular space-perception associated with the relative sizes of the images of the two eyes. *Arch Ophthalmol* **20**:604-623.
- Ogle KN (1939a) Induced size effect. II An experimental study of the phenomenon with restricted fusion stimuli. *Arch Ophthalmol* **21**:604-625.

- Ogle KN (1939b) Induced size effect. III A study of the phenomenon as influenced by horizontal disparity of the fusion contours. *Arch Ophthalmol* **22**:613-635.
- Ogle KN (1953) Optics and visual physiology. *Ama Arch Ophthalmol* **50**:81-108.
- Ogle KN (1955) Stereopsis and vertical disparity. *Ama Arch Ophthalmol* **53**:495-504.
- Ogle KN (1962a) The visual space sense. *Science* **135**:763-771.
- Ogle KN (1962b) A consideration of the horopter. *Invest Ophthalmol* **1**:446-461.
- Ogle KN (1962c) The optical space sense. In: *The eye* (Davson H, ed), pp 211-432. New York: Academic Press.
- Ogle KN, Prangen AD (1953) Observations on vertical divergences and hyperphorias. *Ama Arch Ophthalmol* **49**:313-334.
- Ohzawa I, Freeman RD (1986a) The binocular organization of complex cells in the cat's visual cortex. *J Neurophysiol* **56**:243-259.
- Ohzawa I, Freeman RD (1986b) The binocular organization of simple cells in the cat's visual cortex. *J Neurophysiol* **56**:221-242.
- Ohzawa I, DeAngelis GC, Freeman RD (1990) Stereoscopic depth discrimination in the visual cortex: neurons ideally suited as disparity detectors. *Science* **249**:1037-1041.
- Ohzawa I, DeAngelis GC, Freeman RD (1996) Encoding of binocular disparity by simple cells in the cat's visual cortex. *J Neurophysiol* **75**:1779-1805.
- Orban GA, Kennedy H (1979) Receptive field organization in areas 17 and 18 of the cat [proceedings]. *Arch Int Physiol Biochim* **87**:766-767.
- Orban GA, Kennedy H (1981) The influence of eccentricity on receptive field types and orientation selectivity in areas 17 and 18 of the cat. *Brain Res* **208**:203-208.
- Orban GA, Kennedy H, Bullier J (1986) Velocity sensitivity and direction selectivity of neurons in areas V1 and V2 of the monkey: influence of eccentricity. *J Neurophysiol* **56**:462-480.
- Panum PL (1858) *Physiologische Untersuchungen über das Sehen mit zwei*. Keil: Augen Schwesers.
- Paradiso MA, Carney T (1988) Orientation discrimination as a function of stimulus eccentricity and size: nasal/temporal retinal asymmetry. *Vision Res* **28**:867-874.
- Pettigrew JD, Nikara T, Bishop PO (1968) Binocular interaction on single units in cat striate cortex: simultaneous stimulation by single moving slit with receptive fields in correspondence. *Exp Brain Res* **6**:391-410.
- Poggio GF (1995) Mechanisms of stereopsis in monkey visual cortex. *Cereb Cortex* **3**:193-204.
- Poggio GF, Fischer B (1977) Binocular interaction and depth sensitivity in striate and prestriate cortex of behaving rhesus monkey. *J Neurophysiol* **40**:1392-1405.
- Poggio GF, Talbot WH (1981) Mechanisms of static and dynamic stereopsis in foveal cortex of the rhesus monkey. *J Physiol* **315**:469-492.
- Poggio GF, Gonzalez F, Krause F (1988) Stereoscopic mechanisms in monkey visual cortex: binocular correlation and disparity selectivity. *J Neurosci* **8**:4531-4550.
- Poggio GF, Motter BC, Squatrito S, Trotter Y (1985) Responses of neurons in visual cortex (V1 and V2) of the alert macaque to dynamic random-dot stereograms. *Vision Res* **25**:397-406.
- Porrill J, Ivins JP, Frisby JP (1999) The variation of torsion with vergence and elevation. *Vision Res* **39**:3934-3950.
- Pouget A, Sejnowski TJ (1994) A neural model of the cortical representation of egocentric distance. *Cereb Cortex* **4**:314-329.
- Pouget A, Sejnowski TJ (1997) A new view of hemineglect based on the response properties of parietal neurones. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **352**:1449-1459.
- Prazdny K (1987) Vertical disparity nulling in random-dot stereograms. *Biol Cybern* **56**:61-67.

- Press W, Teukolsky S, Vetterling W, Flannery B (1992) Numerical recipes in C, the art of scientific computing. Cambridge: University Press.
- Prévost A (1804) Essais sur la théorie de la vision binoculaire. Geneva: Ramboz.
- Prince SJ, Cumming BG, Parker AJ (2002a) Range and mechanism of encoding of horizontal disparity in macaque V1. *J Neurophysiol* **87**:209-221.
- Prince SJ, Pointon AD, Cumming BG, Parker AJ (2000) The precision of single neuron responses in cortical area V1 during stereoscopic depth judgments. *J Neurosci* **20**:3387-3400.
- Prince SJ, Pointon AD, Cumming BG, Parker AJ (2002b) Quantitative analysis of the responses of V1 neurons to horizontal disparity in dynamic random-dot stereograms. *J Neurophysiol* **87**:191-208.
- Qian N (1997) Binocular disparity and the perception of depth. *Neuron* **18**:359-368.
- Qian N, Zhu Y (1997) Physiological computation of binocular disparity. *Vision Res* **37**:1811-1827.
- Ramon y Cajal S (1911) Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés. Paris: Maloine, A.
- Rawlings SC, Shipley T (1969) Stereoscopic acuity and horizontal angular distance from fixation. *J Opt Soc Am* **59**:991-993.
- Richards W, Regan D (1973) A stereo field map with implications for disparity processing. *Invest Ophthalmol* **12**:904-909.
- Ringach DL, Shapley RM, Hawken MJ (2002) Orientation selectivity in macaque V1: diversity and laminar dependence. *J Neurosci* **22**:5639-5651.
- Robinson DA (1963) A method for measuring eye movement using a scleral search coil in a magnetic field. *IEEE Trans Biomed Eng* **10**:137-145.
- Rodieck RW, Dreher B (1979) Visual suppression from nondominant eye in the lateral geniculate nucleus: a comparison of cat and monkey. *Exp Brain Res* **35**:465-477.
- Rogers BJ, Bradshaw MF (1993) Vertical disparities, differential perspective and binocular stereopsis. *Nature* **361**:253-255.
- Rosenbluth D, Allman JM (2002) The effect of gaze angle and fixation distance on the responses of neurons in V1, V2, and V4. *Neuron* **33**:143-149.
- Sabra AI (1989) Form in ibn al-Haytham's theory of vision. *Z Gesh Arabi-Islam Wissen* **5**:115-140.
- Sanger TD (1988) Stereo disparity computation using Gabor filters. *Biol Cybern* **59**:405-418.
- Sarmiento RF (1975) The stereoacuity of macaque monkey. *Vision Res* **15**:493-498.
- Schor C, Heckmann T (1989) Interocular differences in contrast and spatial frequency: effects on stereopsis and fusion. *Vision Res* **29**:837-847.
- Schor C, Wood I, Ogawa J (1984a) Binocular sensory fusion is limited by spatial resolution. *Vision Res* **24**:661-665.
- Schor CM, Wood IC, Ogawa J (1984b) Spatial tuning of static and dynamic local stereopsis. *Vision Res* **24**:573-578.
- Schroeder CE, Tenke CE, Arezzo JC, Vaughan HG, Jr. (1990) Binocularity in the lateral geniculate nucleus of the alert macaque. *Brain Res* **521**:303-310.
- Servos P (2000) Distance estimation in the visual and visuomotor systems. *Exp Brain Res* **130**:35-47.
- Servos P, Goodale MA (1994) Binocular vision and the on-line control of human prehension. *Exp Brain Res* **98**:119-127.
- Servos P, Goodale MA, Jakobson LS (1992) The role of binocular vision in prehension: a kinematic analysis. *Vision Res* **32**:1513-1521.
- Sheedy JE, Bailey IL, Buri M, Bass E (1986) Binocular vs. monocular task performance. *Am J Optom Physiol Opt* **63**:839-846.

- Sherrington C (1904) On binocular flicker and the correlation of activity of corresponding retinal points. *Br J Psychol* **1**:29-60.
- Shipley T, Rawlings SC (1970a) The nonius horopter. II. An experimental report. *Vision Res* **10**:1263-1299.
- Shipley T, Rawlings SC (1970b) The nonius horopter. I. History and theory. *Vision Res* **10**:1225-1262.
- Siderov J, Harwerth RS (1995) Stereopsis, spatial frequency and retinal eccentricity. *Vision Res* **35**:2329-2337.
- Singer W (1970) Inhibitory binocular interaction in the lateral geniculate body of the cat. *Brain Res* **18**:165-170.
- Smith EL, 3rd, Chino YM, Ni J, Ridder WH, 3rd, Crawford ML (1997) Binocular spatial phase tuning characteristics of neurons in the macaque striate cortex. *J Neurophysiol* **78**:351-365.
- Sobel EC, Collett TS (1991) Does vertical disparity scale the perception of stereoscopic depth? *Proc R Soc Lond B Biol Sci* **244**:87-90.
- Squatrito S, Maioli MG (1996) Gaze field properties of eye position neurones in areas MST and 7a of the macaque monkey. *Vis Neurosci* **13**:385-398.
- Stevenson SB, Schor CM (1997) Human stereo matching is not restricted to epipolar lines. *Vision Res* **37**:2717-2723.
- Suzuki H, Kato E (1966) Binocular interaction at cat's lateral geniculate body. *J Neurophysiol* **29**:909-920.
- Swindale NV (1998) Orientation tuning curves: empirical description and estimation of parameters. *Biol Cybern* **78**:45-56.
- Trotter Y (1995) Cortical representation of visual three-dimensional space. *Perception* **24**:287-298.
- Trotter Y, Celebrini S (1999) Gaze direction controls response gain in primary visual-cortex neurons. *Nature* **398**:239-242.
- Trotter Y, Celebrini S, Stricanne B, Thorpe S, Imbert M (1992) Modulation of neural stereoscopic processing in primate area V1 by the viewing distance. *Science* **257**:1279-1281.
- Trotter Y, Celebrini S, Stricanne B, Thorpe S, Imbert M (1996) Neural processing of stereopsis as a function of viewing distance in primate visual cortical area V1. *J Neurophysiol* **76**:2872-2885.
- Tsai JJ, Victor JD (2003) Reading a population code: a multi-scale neural model for representing binocular disparity. *Vision Res* **43**:445-466.
- Tsao DY, Conway BR, Livingstone MS (2003) Receptive fields of disparity-tuned simple cells in macaque V1. *Neuron* **38**:103-114.
- Tyler CW (1983) Sensory processing of binocular disparity. In: Vergence eye movements: Basic and clinical aspects (Ciuffreda KJ, ed), pp 199-296. Boston: Butterworth.
- Uka T, DeAngelis GC (2002) Binocular vision: an orientation to disparity coding. *Curr Biol* **12**:R764-766.
- Van Essen DC, Newsome WT, Maunsell JH (1984) The visual field representation in striate cortex of the macaque monkey: asymmetries, anisotropies, and individual variability. *Vision Res* **24**:429-448.
- Victor JD, Purpura K, Katz E, Mao B (1994) Population encoding of spatial frequency, orientation, and color in macaque V1. *J Neurophysiol* **72**:2151-2166.
- Virsu V, Rovamo J (1979) Visual resolution, contrast sensitivity, and the cortical magnification factor. *Exp Brain Res* **37**:475-494.
- von der Heydt R, Adorjani C, Hanny P, Baumgartner G (1978) Disparity sensitivity and receptive field incongruity of units in the cat striate cortex. *Exp Brain Res* **31**:523-545.
- Wade NJ (1987) On the late invention of the stereoscope. *Perception* **16**:785-818.
- Wallach H, Zuckerman C (1963) The constancy of stereoscopic depth. *Am J Psychol* **76**:404-412.
- Weinshall D (1990) Qualitative depth from stereo, with applications. *Computer Vision, Graphics, and Image Processing*, **49**:222-241.
- Westheimer G (1984) Sensitivity for vertical retinal image differences. *Nature* **307**:632-634.

- Westheimer G (2003) The distribution of preferred orientations in the peripheral visual field. *Vision Res* **43**:53-57.
- Westheimer G, Pettet MW (1992) Detection and processing of vertical disparity by the human observer. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* **250**:243-247.
- Westheimer G, Beard BL (1998) Orientation dependency for foveal line stimuli: detection and intensity discrimination, resolution, orientation discrimination and vernier acuity. *Vision Res* **38**:1097-1103.
- Weyand TG, Malpeli JG (1993) Responses of neurons in primary visual cortex are modulated by eye position. *J Neurophysiol* **69**:2258-2260.
- Wheatstone C (1838) Contribution to the physiology of vision - Part the first On some remarkable and hitherto unobserved phenomena of binocular vision. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **128**:371-394.
- Xue JT, Ramoa AS, Carney T, Freeman RD (1987) Binocular interaction in the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. *Exp Brain Res* **68**:305-310.
- Zhu YD, Qian N (1996) Binocular receptive field models, disparity tuning, and characteristic disparity. *Neural Comput* **8**:1611-1641.
- Zipser D, Andersen RA (1988) A back-propagation programmed network that simulates response properties of a subset of posterior parietal neurons. *Nature* **331**:679-684.

Auteur : Jean-Baptiste DURAND

Directeur de thèse : Docteur Yves TROTTER

Lieu et date de soutenance : Université Toulouse III – Paul Sabatier, le 15 janvier 2004

Titre : Traitement cortical de l'espace visuel tridimensionnel dans l'aire visuelle primaire du singe vigile

Résumé (110 mots maximum) : Dans la représentation centrale du champ visuel, la disparité rétinienne horizontale est impliquée directement dans la perception stéréoscopique. Son implication en vision périphérique est moins évidente tout comme celle de la disparité verticale dont le rôle fonctionnel reste controversé.

Par des enregistrements extra-cellulaires réalisés chez le singe vigile, nous montrons que la disparité horizontale est codée de façon préférentielle dans la représentation fovéale du champ visuel du cortex visuel primaire (aire V1). En périphérie, les interactions fortes entre disparités horizontales et verticales et leur lien étroit avec la sélectivité à l'orientation (en accord avec le modèle d'énergie binoculaire) suggèrent leur implication dans la construction du percept stéréoscopique dans les zones excentrées du champ visuel. De plus les modulations de l'activité visuelle des neurones par la direction du regard que nous observons dans l'aire V1 également, nous permettent de conclure que le cortex visuel primaire participe aux mécanismes neuronaux de reconstruction de l'espace tridimensionnel.

Mots clés : Espace 3-D, vision centrale et périphérique, aire V1, sélectivités aux disparités horizontale et verticale, sélectivité à l'orientation, direction du regard, enregistrements extracellulaires, singe vigile.

Title : Cortical processing of three-dimensional space in cortical area V1 of the behaving monkey.

Summary : (max 110 words): In the central part of the visual field, horizontal retinal disparity is directly involved in stereoscopic vision processing. Its role in the peripheral visual field is unclear as that of vertical disparity.

By performing extra-cellular recordings in behaving monkeys, we show that horizontal disparity is specifically encoded in the foveal representation of the visual field in the primary visual cortex (area V1). In the peripheral field however, we find that vertical disparity is truly encoded with tuning profiles similar to those of horizontal disparity. At such retinal eccentricities both types of disparities interact strongly, dependently on the preferred orientation axis of the receptive fields as predicted by the binocular energy model. This functional organization should participate to the neural processing involved in constructing stereoscopic percept at large retinal eccentricities. In addition to the modulation of visual activity by the gaze direction that we also show in the peripheral area V1, our results demonstrate that the primary visual cortex is organized functionally for an early neural processing of visual 3-D space reconstruction.

Keywords : 3-D space, central/peripheral visual field, horizontal and vertical disparity selectivities, orientation selectivity, gaze direction, extracellular recordings, behaving monkey.

Discipline administrative : Neurosciences

Intitulé et adresse du laboratoire : Laboratoire CERveau & COgnition, UMR 5549, Faculté de Médecine de Rangueil ; 133, route de Narbonne, F-31062, Toulouse, France.
