

Université de Montréal

Études des mécanismes de la perception stéréoscopique

par

Daniel Mimeault

Département de psychologie
Faculté des Arts et des Sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de Ph.D. en psychologie
option sciences neuropsychologiques et cognitives

Décembre 2002

© Daniel Mimeault, 2002



BF

22

US4

2003

v. 010

Direction des bibliothèques

AVIS

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal

Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée :

Études des mécanismes de la perception stéréoscopique

présenté par :

Daniel Mimeault

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

FRANCO LEPORÉ.....

président-rapporteur

JEAN-PAUL GUILLEMET.....

directeur de recherche

PIERRE JOLICOEUR.....

membre du jury

NICELI DOMENICO.....

examineur externe

CHRISTIAN CASANOVA.....

représentant du doyen de la FES

RÉSUMÉ

RÉSUMÉ

Les mammifères supérieurs possèdent des yeux en position frontale qui leur permet d'obtenir des informations légèrement différentes au niveau des deux rétines. Cette différence rétinienne, la disparité spatiale, est un indice nécessaire et suffisant pour la stéréopsie. Les travaux de Barlow et al. (1967) ont montré que les cellules binoculaires de l'aire 17 du chat répondent sélectivement à la disparité spatiale créée par des barres lumineuses. La cellule binoculaire est donc considérée comme le substrat neurophysiologique de la perception stéréoscopique. Ohzawa et Freeman (1986a, 1986b) ont montré que les cellules de l'aire 17 du chat répondent sélectivement à la disparité spatiale de réseaux de fréquences spatiales dont l'angle de phase est varié à l'intérieur des champs récepteurs. Ces résultats ont permis de proposer que l'encodage de la disparité spatiale soit réalisé à partir d'une différence entre l'organisation spatiale des champs récepteurs gauche et droit d'une cellule binoculaire (disparité de phase).

La majorité des aires visuelles du chat possèdent des cellules binoculaires sensibles à la disparité spatiale à l'exception de l'aire 19 où seulement 30% répondent sélectivement aux disparités de position de barres lumineuses (Gonzalez et Perez, 1998). Nous avons donc enregistré l'activité cellulaire de l'aire 19 du chat anesthésié afin de vérifier si l'encodage de la disparité spatiale au niveau de cette aire est réalisé par l'organisation spatiale des champs récepteurs. Nos résultats montrent qu'un faible pourcentage (38%) de cellules montrent des profils de sensibilité à la disparité de phase. Il est possible que cette faible représentation cellulaire soit reliée aux conditions de la stimulation qui ne sont pas optimales pour l'aire 19. En effet, les

résultats d'études comportementales suggèrent que celle-ci soit impliquée dans la discrimination de la forme (Hugues and Sprague, 1986) ainsi que dans la ségrégation de la figure de l'arrière-plan (Dinse and Krüger, 1990). Nous avons donc enregistré l'activité des cellules de l'aire 19 et stimulés les champs récepteurs à l'aide de disparités spatiales de phase statiques sans composante de mouvement. Nos résultats montrent que la majorité (70%) des cellules binoculaires de l'aire 19 répondent sélectivement à la disparité de phase statique. De plus, la sélectivité des cellules à ce type de disparité spatiale est très large, ce qui suppose que cette aire visuelle est impliquée dans l'analyse des formes tridimensionnelles grossières et statiques.

Bien que les cellules visuelles répondent sélectivement à la disparité de phase et de position, aucune étude expérimentale n'a montré si l'encodage de la disparité spatiale provient d'un même mécanisme ou de deux mécanismes différents. De plus, nous ignorons s'il s'agit de cellules binoculaires identiques ou provenant de populations différentes qui encodent les deux types de disparités spatiales. Des enregistrements unitaires ont été réalisés au niveau de l'aire PMLS et les cellules binoculaires ont donc été stimulés à l'aide de barres lumineuses et des réseaux de fréquences spatiales. Plus de 70% des cellules de l'aire PMLS montrent des profils de sensibilité à la disparité de phase et la presque totalité de celles-ci répondent également à la disparité de position. L'ensemble de nos résultats suggère que les aires extrastriées sont fortement impliquées dans la perception stéréoscopique et que l'aire 19 et PMLS sont respectivement reliés à la stéréopsie de type statique et dynamique.

Mots clés : Disparité spatiale, stéréopsie, aires extrastriées, vision binoculaire, chat

ABSTRACT

The visual system is able to extract the third dimension of the external world by computing minute position differences between the left and the right images formed on the retinae of the two eyes. This ability appears to be a distinctive feature of mammals with frontally positioned eyes. The horizontal differences between the images in each eye, that is, retinal disparity, provide a sufficient and necessary cue leading to stereopsis. On the neurophysiological basis, Barlow et al. (1967) originally identified cells in area 17 responding to positional disparities created by light bars and, suggested that they formed the neural substrate of depth perception. Later on, Ohzawa and Freeman (1986a, 1986b) showed that the two RFs of cells in area 17 respond selectively to phase-shifted spatial gratings. Based on these results, they proposed that the internal organization of a cell's left and right receptive fields (phase disparities) can be used to code for depth.

Most binocular neurons in the visual areas of the cat are disparity-selective (Gonzalez and Perez, 1998). However, in area 19, a limited portion ($\approx 30\%$) of neurons are positional disparity selective. Single-unit recording were thus made in area 19 of the anesthetized cat in order to determine whether cells in area 19, as in area 17, are sensitive to phase disparities, which would attest to the fact that they could use their internal spatial organization to code for depth. Our results show that a similar proportion of of binocular cells (38%) respond selectively to phase disparities.

It is possible that the reason why only a few (a third) of the binocular neurons in area 19 are disparity selective is due to the inclusion of the motion component in the stimulation protocol. Indeed, behavioral studies indicate that area 19 is involved in

form discrimination (Hugues and Sprague, 1986), in the detection of stationary or moving figures on either stationary or moving noisy backgrounds (Dinse and Krüger, 1990). Binocular interactions were investigated in area 19 using dichoptically presented phase-shifted static gratings that flickered at a fixed temporal rate. Our results show that more than 2/3 of the binocular cells showed phase specificity to static phase disparities. Cells in this area are coarsely tuned to spatial disparities which, as supported by behavioral studies, could reflect its involvement in the analysis of stereoscopic pattern having gross disparities but devoid of motion cues.

However, it is still unclear whether binocular cells in visual areas rely upon phase or positional offsets between their receptive fields in order to code binocular disparity. We tried to clarify more precisely the neural mechanisms underlying stereoperception by examining whether binocular cells in area PMLS sensitive to phase disparity are the same as those which code for position disparities or whether each group represent a different sub-population of disparity sensitive neurons. We investigated this by testing both types of disparities on single neurons in this area with drifting light bars and phase-shifted gratings. The results show that the vast majority of cells (74%) are sensitive to interocular phase disparities and that nearly all of them code also for positional disparities.

The results of our studies strongly support the fact that extrastriate areas are involved in stereopsis. Visual areas 19 and PMLS are probably implicated respectively in the analysis of static and dynamic stereopsis.

Keys words: spatial disparity, stereopsis, extrastriate areas, binocular vision, cat

TABLE DES MATIERES

RÉSUMÉ	iii
TABLE DES MATIERES	viii
LISTE DES ABREVIATIONS	xiii
LISTE DES FIGURES	xv
DÉDICACE	xviii
REMERCIEMENTS	xix
CHAPITRE I	
Introduction générale	1
1.1. Géométrie de la vision binoculaire	4
1.2. Physiologie du système visuelle du chat	6
1.3. Détecteurs de traits ou analyseurs de fréquences spatiales ?	10
1.4. Détecteurs de disparité spatiale de position	15
1.5. Analyseurs de disparité spatiale de phase	18
1.6. Mécanismes d'encodage à la disparité spatiale	20
1.6.1. Sensibilité des cellules binoculaires de l'aire 19 à la disparité de phase	24
1.6.2. Sensibilité des cellules de l'aire 19 à la modulation statique de disparité de Phase	27
1.7. Sensibilité à la disparité spatiale, position et/ou phase?	29
1.7.1. Sensibilité des cellules de l'aire PMLS à la disparité de position et de phase	31

CHAPITRE 2

Article # 1:

“Phase disparity in area 19 of the cat”	35
Résumé	37
Introduction	38
Matériels et méthodes	41
Résultats	45
Discussion	49
Conclusions	51
Références	52
Légendes	54
Remerciements	55
Figures	56

CHAPITRE 3

Article #2:

“Phase-disparity coding in extrastriate area 19 of the cat”	59
Sommaire	61
Introduction	62
Méthodologie	66
Résultats	72
Discussion	81
Références	85

Remerciements	92
Légendes des figures	93
Figures	95

CHAPITRE 4

Article # 3

“Phase- and position-disparity coding in the posteromedial lateral suprasylvian area of the cat.”	100
Résumé	103
Introduction	104
Procédures expérimentales	110
Résultats	116
Discussion	127
Remerciements	134
Références	135
Légendes des figures	144
Figures	148

CHAPITRE 5

Discussion générale	155
5.1. Sélectivité à la disparité spatiale dans les aires visuelles du chat	156
5.2. Traitement parallèle de l’information stéréoscopique ?	164

5.3. Mécanismes d'encodage à la disparité spatiale : position et/ou phase?	169
5.4. Parallèle entre la sélectivité à la disparité spatiale chez le singe et le chat	174
5.5 Disparité spatiale et perception stéréoscopique	175
CONCLUSION GÉNÉRALE	180
RÉFÉRENCES GÉNÉRALES	183

LISTE DES ABRÉVIATIONS

c./ deg.:	Cycles per degree
cd/m ² :	Candela per square meter
CR:	Champ récepteur
FS:	Fréquence spatiale
FT:	Fréquence temporelle
FO:	Fréquence spatiale optimale
Hz:	Hertz
imp./s:	Impulses per second
IT	Infero-temporal area
NGL:	Noyau genouillé latéral
NIM:	Noyau intralaminaire médian
MT	Middle temporal area
oct.:	Octaves
OSF	Optimal spatial frequency
PMLS:	Posteromedial lateral suprasylvian area
RF:	Receptive field

LISTE DES FIGURES

Introduction générale

Figure 1. L'horoptère et l'aire de Panum	5
Figure 2. Principales aires visuelles corticales du chat	10
Figure 3. Mécanismes d'encodage à la disparité de phase	21
Figure 4. Relation entre la FO et la sensibilité à la phase	24

Article #1

Figure 1. Histogramme de courbe de sensibilité à la disparité de phase	56
Figure 2. Exemples de courbes de syntonisation à la disparité de phase	57
Figure 3. Relation entre le déplacement optimal, la bande-passante et la fréquence optimale des cellules de l'aire 19	58

Article #2

Figure 1. Exemples de courbes de syntonisation aux fréquences spatiales, fréquences spatiales optimales et bande-passantes	95
Figure 2. Histogrammes et courbes de syntonisation à la disparité de phase statique	96
Figure 3. Exemples de courbes de syntonisations à la disparité spatiale de phase statique	97
Figure 4. Index de modulation et de facilitation	98
Figure 5. Distribution du déplacement optimal et de la bande-passante	99

Article #3

Figure 1. Distribution de la dominance oculaire et exemples de courbes de syntonisation aux fréquences spatiales	148
Figure 2. Fréquence spatiale optimale et bande-passante	149
Figure 3. Histogrammes de réponses à la disparité spatiale de phase	150
Figure 4. Courbes de réponses à la disparité de phase	151
Figure 5. Déplacement spatial et bande-passante à la phase	152
Figure 6. Index de facilitation des cellules de l'aire PMLS	153
Figure 7. Profils de réponse à la disparité de position et de phase	154

À madame Kathleen Smith Mimeault

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier mon directeur de recherche, monsieur Jean-Paul Guillemot (Ph.D.) de m'avoir accepté comme étudiant dans son laboratoire d'électrophysiologie et d'avoir bien voulu diriger mes recherches durant toutes ces années. Monsieur Guillemot a consacré énormément de temps et d'énergie sur les différentes étapes qui ont permis l'aboutissement de cette thèse et ce, presque quotidiennement. Je me considère donc extrêmement chanceux d'avoir pu profiter d'une telle générosité. Cette thèse n'aurait jamais pu être réalisée, du moins dans un délai raisonnable, sans l'implication et les efforts constants de monsieur Guillemot. En plus de son encadrement, ses nombreuses connaissances, ainsi que sa participation aux manipulations expérimentales ont grandement contribué à ma formation, ainsi qu'à la rédaction de cette thèse. Enfin, j'aimerais profiter de l'occasion pour remercier monsieur Guillemot de m'avoir encouragé à poursuivre des études post-doctorales.

Je tiens également à remercier le professeur Franco Lepore (Ph.D.) pour son apport précieux dans tous mes travaux de recherche. Ses connaissances et sa grande expérience de recherche ont grandement contribué à la qualité de nos productions scientifiques. Je lui suis également reconnaissant d'avoir suivi l'évolution de mes études doctorales tout au long de ces années.

J'aimerais aussi profiter de l'occasion pour remercier le fond pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche qui, en m'octroyant une bourse de formation doctorale, m'a permis de concentrer toute mon énergie sur la Science.

De plus, je tiens à transmettre mes remerciements aux personnes qui ont contribué, chacune à leur manière, à ma formation et à l'aboutissement de cette

thèse : Benoît Bacon, Sophie Bayard, Armando Bertone, François Champoux, Philippe Desmeules, Jocelyn Faubert, Julie Forget, Martin Fortin, Charles Leclerc, Lotfi Merabet, Valérie Paquet, Louis Richer, Dave Saint-Amour, Eric Tardif, Hugo Théorêt ainsi que Patrick Vachon. J'aimerais remercier particulièrement mon collègue Dave Saint-Amour pour s'être montré disponible chaque fois que j'ai eu besoin de ses conseils, de ses opinions et de ses connaissances scientifiques et ce, depuis ma toute première journée au laboratoire. Toute ma gratitude à madame Suzanne Lamothe pour l'excellence de son travail et pour sa grande générosité. Je remercie également les membres de ma famille pour leur support inconditionnel. Enfin, je remercie infiniment Edith Ménard pour ses encouragements et pour le soutien qu'elle m'a accordé durant toutes mes années d'études doctorales. De plus, je lui suis reconnaissant de m'avoir encouragé à m'intéresser à la poursuite d'études post-doctorales.

CHAPITRE 1

Introduction générale

Chez l'humain, l'écartement latéral des deux yeux (65 mm) fait en sorte que les champs visuels monoculaires se chevauchent au niveau de la région centrale. Cette zone de chevauchement binoculaire, présente également chez les mammifères supérieurs, permet d'obtenir des informations différentes au niveau des deux rétines, pour une même cible visuelle. Cette différence rétinienne, que l'on nomme la disparité spatiale horizontale, est un indice suffisant et nécessaire pour la perception stéréoscopique. En effet, Wheastone (1838), l'inventeur du stéréoscope, a montré que la présentation de deux images similaires, mais légèrement différentes quant à leur position spatiale horizontale, résulte non seulement en la fusion de celles-ci, mais entraîne également une forte impression de profondeur et de solidité de l'objet. Des cibles visuelles présentées à une distance plus grande (plus de 30 mètres) de l'observateur produisent toutefois des images rétinienne sensiblement identiques pour les deux yeux (Vishton et Cutting, 1995). La perception de la profondeur demeure tout de même possible grâce à l'implication des indices monoculaires de la profondeur qui sont utiles à chaque œil séparément. Bien que les indices monoculaires permettent la perception tridimensionnelle du monde visuel, la disparité spatiale horizontale a l'avantage de déterminer la solidité des objets situés près de l'observateur.

Jusqu'au milieu du 20^e siècle, la perception stéréoscopique était considérée comme une analyse visuelle complexe nécessitant préalablement l'identification monoculaire de la forme de l'objet (Helmholtz, 1893). Cependant, les travaux de Julesz (1964) ont montré que la fusion binoculaire ainsi que la perception stéréoscopique ne dépendent pas de l'identification de la forme. En effet, ce dernier a

démonstré, à l'aide de stéréogrammes constitués de bruits visuels aléatoires, incluant certains éléments décalés horizontalement, que la fusion et la perception stéréoscopique surviennent avant même l'identification de la forme. Certains animaux qui ont leurs yeux en position frontale, tels le singe et le chat, possèdent une telle vision stéréoscopique (Bough, 1970; Ptito et al., 1992). Les animaux ayant des yeux en position latérale, tels le cheval et le mouton, ont également une certaine zone de chevauchement binoculaire leur permettant une vision stéréoscopique (Clarke et Whitteridge, 1973; Timney et Keil, 1999).

Plusieurs études ont tenté de mettre en évidence les bases neurophysiologiques de la perception de la profondeur en proposant des modèles d'encodage de la disparité spatiale (Barlow et al., 1967 ; Anzai et al., 1997; Erwin et Miller, 1999). Bien que certains modèles semblent parfois contradictoires ou complémentaires, la conclusion générale de ces études est que la cellule binoculaire forme le substrat neurophysiologique de la perception de la profondeur. D'ailleurs, Blake et Hirsch (1975) ont montré que des chatons privés monoculairement sont incapables d'exécuter une tâche de discrimination stéréoscopique et possèdent un très faible nombre de cellules binoculaires.

De nombreuses études ont révélé l'existence, chez le singe et le chat, de cellules binoculaires dans les différentes aires visuelles répondant sélectivement à la disparité spatiale, peu importe que celle-ci soit produite par l'utilisation de barres lumineuses, de stéréogrammes ou de réseaux de fréquences spatiales (FS). Par contre, le ou les mécanismes qui permettent l'encodage de la disparité spatiale au niveau cellulaire demeure(nt) encore inconnu(s). L'objectif principal de cette thèse est de

caractériser les interactions cellulaires à l'intérieur des aires visuelles de haut niveau de traitement sensibles à la disparité spatiale. Ce qui permettra de spécifier les mécanismes responsables de l'encodage de la disparité spatiale. En guise d'introduction, je présenterai une brève description de la géométrie de la vision binoculaire. Puis, une description de la physiologie du système visuel du chat sera présentée. Finalement, j'aborderai les différents modèles théoriques de l'encodage de la disparité spatiale.

1.1. Géométrie de la vision binoculaire

Avant d'étudier la sensibilité des cellules visuelles à la disparité spatiale, il est important de décrire la géométrie de la vision binoculaire. Chez l'humain, l'écartement latéral des yeux fait en sorte que des informations différentes sont acheminées à chacun des yeux, pour une même scène visuelle. Ainsi, tout objet présenté sur l'horoptère, comme c'est le cas pour les points X, Y et Z (Figure 1), voit son image projetée au niveau de chacune des rétines, sur des points rétiens correspondants (disparité spatiale = 0), ce qui permet la fusion des deux images d'un même objet. Par contre, les objets visuels qui sont présentés au-delà ou en-deçà de l'horoptère, produisent de plus larges disparités spatiales rétiennes, car elles projettent sur des points rétiens non-correspondants. De plus, lorsque la disparité spatiale horizontale est trop importante, les deux images ne peuvent être fusionnées; la perception devient donc diploïque (Ogle et al., 1949). Cependant, Wheastone (1838) a montré que deux images spatialement disparates peuvent être fusionnées et entraîner une forte impression de profondeur et de solidité et ce, sans qu'il n'y ait de

diplopie. Il existe donc une région située devant et derrière l'horoptère où la perception stéréoscopique est possible, sans créer de diplopie. En effet, cet espace correspond à l'aire de fusion de Panum (voir Figure 1). Par contre, les objets présentés devant ou derrière l'aire de fusion de Panum produisent respectivement des disparités spatiales de type croisé et non-croisé, lesquelles sont perçues de manière diplopie. Toutefois, la perception de la scène visuelle chez l'observateur ayant une vision normale est réalisée sans diplopie; ce qui signifie que le système visuel est doté de mécanismes de suppression qui éliminent la perception diplopie.

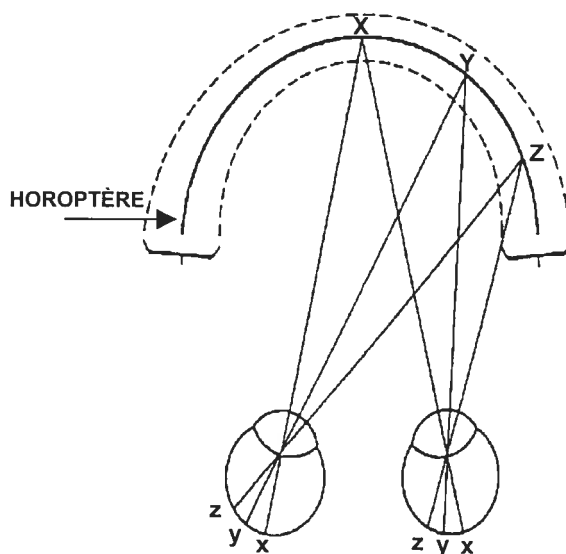


Figure 1: L'horoptère et l'aire de Panum (adapté de Schiffman, 1990)

Les travaux de Ogle (1950) ont introduit les concepts de stéréopsie fine et grossière qui font référence à la capacité d'analyser respectivement de petites et de larges disparités spatiales. La stéréopsie fine est donc reliée à l'analyse de disparités spatiales très restreintes qui n'excèdent pas deux degrés d'angle visuel et qui sont par conséquent situées à l'intérieur de l'aire de fusion de Panum (Mitchell, 1966; Fender et Julesz, 1967). La stéréopsie grossière, pour sa part, fait référence à l'analyse de

larges disparités spatiales qui sont accompagnées de diplopie allant de sept degrés à douze degrés et ce, autant pour les disparités spatiales de type croisé que non-croisé (Blakemore, 1970; Bishop et Henry, 1971).

La perception stéréoscopique est possiblement réalisée au niveau de plusieurs aires visuelles qui traitent à la fois les disparités spatiales fines et grossières, dynamiques ou statiques. La spécificité des aires visuelles corticales, quant à leurs rôles et fonctions au niveau de la stéréopsie, est possiblement le résultat de différentes afférences rétiniennes. En effet, de la rétine émergent trois grandes voies visuelles parallèles (X, Y, W) qui sont à l'origine de l'analyse des différentes composantes de la scène visuelle.

1.2. Physiologie du système visuel du chat

De nombreuses études ont démontré que les différentes composantes de la scène visuelle, telles que l'orientation, le mouvement, la forme et la couleur, sont analysées le long des voies parallèles du système visuel (Enroth-Cugell et Robson, 1966 ; Stone, 1983 ; Livingstone et Hubel, 1987). En effet, chez le chat, trois types de cellules ont été identifiés au niveau de la rétine: les cellules X, Y et W (Enroth-Cugell et Robson, 1966 ; Stone et Hoffmann, 1972; Hoffmann,1973). Celles-ci forment trois voies parallèles qui sont responsables du fonctionnement des aires visuelles supérieures. Ces cellules constituent respectivement 40%, 10% et 50% de l'ensemble des cellules ganglionnaires (Cleland et Levick, 1974 ; Rowe et Stone, 1976). En plus de leur différente distribution rétiniennne, les trois types de cellules se distinguent par

la dimension de leur champs récepteurs (CR), leur conduction axonique, ainsi que par leur projection vers les différentes aires corticales.

Les CR des cellules ganglionnaires X sont généralement petits (0,2 à 1 degré) et sont distribués majoritairement au niveau de l'area centralis. Elles répondent de façon tonique à la stimulation visuelle et leur conduction axonique est plutôt lente (15 à 23 m/s). La stimulation de leur CR à l'aide de réseaux de FS sinusoïdales évoque des réponses modulées aux basses fréquences temporelles, ainsi qu'une résolution spatiale élevée comparativement aux autres types de cellules ganglionnaires (Enroth-Cuggel et Robson, 1966 ; Cleland et al., 1973 ; Stone, 1978). Il est donc généralement admis que les cellules X s'occupent du traitement des composantes spatiales de la scène visuelle, telle que l'analyse précise de la forme qui nécessite une acuité visuelle élevée.

Les cellules ganglionnaires Y ont des CR (0,5 à 2,5 degrés) de plus grande taille que ceux des cellules X et sont distribuées en plus grand nombre au niveau de la périphérie de la rétine (Row et Stone, 1976). Elles répondent de manière phasique à la stimulation visuelle et possèdent une conduction axonique (Cleland et al., 1971) rapide (30 à 40 m/s) et une grande sensibilité au contraste (Enroth-Cuggel et Robson, 1966). Contrairement aux cellules X, les réponses des cellules Y ont une résolution spatiale nettement plus faible que celle des cellules X. Ainsi, on peut supposer que les cellules Y sont responsables de l'analyse et de la détection de stimuli mobiles, bien qu'il soit fort probable qu'elles soient impliquées dans l'analyse des aspects plutôt grossiers de la scène visuelle, plus particulièrement ceux reliés à la forme globale (Stone, 1983).

La grandeur des CR des cellules de type W (0,4 à 2,5 degrés) est, quant à elle, comparable à celle des cellules Y (Wilson et al., 1976). Cependant, ces cellules se retrouvent tant au niveau de l'area centralis, qu'au niveau de la périphérie rétinienne. Elles possèdent une conduction axonique beaucoup plus lente (2 à 18 m/s) que les cellules X et Y (Stone et Hoffman, 1972 ; Cleland et Levick, 1974). Plus de trente ans après leur découverte, le rôle des cellules W demeure toujours méconnu. Cependant, des études ont proposé leur implication dans les fonctions visuelles subsistant chez l'animal lésé des aires visuelles 17 et 18, grâce à leurs projections au niveau de la voie rétino-tectale.

La majorité des cellules ganglionnaires envoie leurs projections vers la partie dorsale du noyau géniculé latéral (NGL), alors que les autres envoient leurs projections au niveau du collicule supérieur. Ces deux types de projections forment respectivement la voie rétino-thalamique et la voie rétino-tectale. Ainsi, les trois types de cellules rétiniennes projettent majoritairement aux différentes couches du NGL et par la suite aux différentes aires corticales (Enroth-Cuggell et Robson, 1966; Cleland et al., 1971; Stone et Hoffmann, 1972, Stone, 1980; Rowe et Cox, 1993). Le NGL du chat est essentiellement composé de trois couches cellulaires, soit les couches A, A1 et C. Cependant, la couche C, peut être divisée en quatre sous-couches : C, C1, C2 et C3. Les cellules géniculées des couches A, C et C2 reçoivent des afférences provenant de l'œil contralatéral, contrairement aux cellules des couches A1 et C1, lesquelles reçoivent des afférences de l'œil ipsilatéral. La couche C3, pour sa part, ne semble pas recevoir d'afférences rétiniennes directes (Guillery et al., 1980). Par ailleurs, le noyau intralaminaire médian (NIM), ainsi que l'aileron du

corps genouillé, toutes deux des structures adjacentes au NGL, reçoivent des afférences rétiniennes. Les axones de la majorité des cellules ganglionnaires X se terminent dans les couches A et A1 du NGL, alors que les cellules de type Y projettent vers les couches A, A1 et C, ainsi que vers le NIM et le collicule supérieur (Sherman, 1985). Les cellules W projettent vers les couches C, l'aileron, le NIM, ainsi que vers le collicule supérieur. Les cellules du collicule supérieur ne projettent pas directement vers les aires visuelles corticales comme celles du NGL, mais envoient plutôt leurs projections vers d'autres structures sous-corticales comme les couches C du NGL, l'aileron du corps genouillé, ainsi que vers le complexe LP-pulvinar (Berson et Graybiel, 1978).

Chez le chat, il existe plus de vingt aires visuelles (Figure 2) ayant une zone de représentation complète ou partielle de l'hémichamp controlatéral (Palmer et al., 1978; Tusa et al., 1978, 1979; Tusa et Palmer, 1980). Ces différentes aires visuelles sont organisées de manière rétinotopique. Parmi ces aires, l'aire 17 possède la plus étendue. De plus, la zone centrale du champ visuel, au niveau de l'aire 17, est sureprésentée : environ 50% de l'aire 17 s'occupe des 10 degrés centraux (Tusa et al., 1978). Les aires extrastriées 18 et 19 sont également organisées de manière rétinotopique et possèdent une zone de représentation du champ visuel central. Située à l'intérieur de la fissure suprasylvienne, l'aire suprasylvienne latérale possède au moins six aires représentant le champ visuel controlatéral (Palmer et al., 1978), soit les aires antéromédiane (AMLS), antérolatérale (ALLS), postéromédiane (PMLS), postérolatérale (PLLS), dorsale (DLS) et ventrale (VLS). À l'exception de l'aire

PMLS, les aires suprasylviennes ont une représentation plutôt restreinte de la vision centrale (Spear et Bauman, 1975; Palmer et al., 1978; Zumbroich et al., 1986).

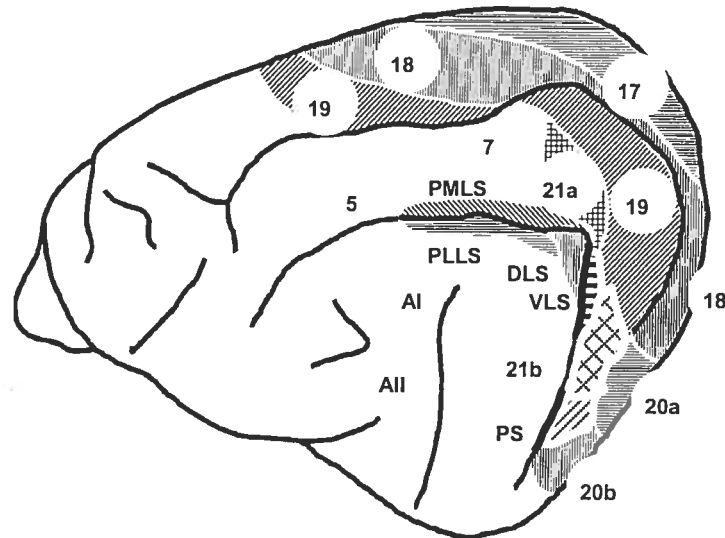


Figure 2 : Principales aires visuelles corticales du chat

1.3. Détecteurs de traits ou analyseurs de fréquences spatiales?

Au cours des quarante dernières années, deux approches théoriques et expérimentales ont tenté de mettre en évidence les fonctions du système visuel. La première approche suppose que le système visuel possède des détecteurs de traits (*feature detectors*) qui permettent l'analyse des caractéristiques qui composent la scène visuelle, telles que la longueur, la largeur, l'orientation, la direction et la vitesse de déplacement. La seconde approche suppose que le système visuel fonctionne selon des mécanismes similaires à l'analyse et à la synthèse de Fourier, et que la scène visuelle est analysée selon les composantes fondamentales du stimulus visuel, telles que la fréquence spatiale (FS), la fréquence temporelle (FT) et le niveau de contraste (Campbell et Robson, 1968).

Les résultats de Hubel et Wiesel (1962, 1969) ont montré que les cellules au niveau des aires visuelles primaires du singe (V1) et du chat (17) répondent de façon optimale à des stimuli composés de barres noires ou lumineuses ayant des largeurs et longueurs particulières. De plus, les travaux de Hubel et Wiesel (1962, 1969) sont à la base de l'hypothèse du traitement hiérarchique de l'information, laquelle suppose que les détecteurs de traits des aires visuelles primaires proviennent de mécanismes sériels de convergences qui produisent des CR de plus en plus complexes. En effet, les CR simples du cortex strié reçoivent des inputs provenant des cellules genouillées qui partagent des zones identiques ou avoisinantes du champ visuel. Cette convergence permet la construction de CR sensibles à des traits tels que des barres lumineuses ayant une orientation spécifique. L'organisation spatiale des CR simples est composée de zones excitatrices (ON) et inhibitrices (OFF) juxtaposées. Contrairement aux CR simples, l'organisation spatiale des CR complexes est composée de zones ON et OFF superposées; ce qui fait en sorte que leur CR sont spécifiques à la direction du déplacement des stimuli, davantage même que les CR simples. L'organisation spatiale des CR complexes provient d'une convergence d'afférences provenant des cellules ayant des CR simples. En plus des CR simples et complexes, les CR de type hypercomplexe se distinguent des deux précédents par leur sélectivité à la longueur du stimulus. En effet, l'organisation spatiale des CR hypercomplexes est composée de zones d'inhibition périphérique qui atténuent la réponse cellulaire lorsque le stimulus optimal dépasse une longueur spécifique (Hubel et Wiesel, 1965). L'organisation spatiale des CR hypercomplexes est donc issue d'afférences de plusieurs cellules ayant des CR simples ou complexes. C'est ainsi que

les CR hypercomplexes possèdent des propriétés similaires aux CR simples et complexes, ce qui permet de distinguer deux catégories: les CR hypercomplexes de type simple et les CR hypercomplexes de type complexe. Les cellules ayant des CR hypercomplexes sont plus sélectives aux attributs de la stimulation, répondant même aux bordures d'un stimulus. Ainsi, les cellules visuelles situées dans les aires de haut-niveau de traitement de l'information possèderaient des CR de plus en plus complexes pouvant « détecter » des stimuli beaucoup plus complexes qu'une barre lumineuse d'orientation spécifique, tel qu'il en est pour les cellules de l'aire V1. À titre d'exemple, les cellules de l'aire inféro-temporale (IT) du singe possèdent des CR permettant de détecter des formes complexes incluant les visages (Gross et al., 1972 ; Fujita et al., 1992). Cependant, l'existence de cellules prêtes à signaler une scène visuelle complexe en tout temps par l'élévation de son taux de décharge, tel que proposé par Barlow (1972), est peu probable compte tenu du nombre limité de neurones dans le cortex visuel, en comparaison à la richesse de l'information présente dans l'environnement.

Plusieurs études ont montré que les cellules visuelles corticales répondent de façon sélective à la présentation de réseaux de FS modulés sinusoidalement. Ceci amena l'hypothèse que le système visuel fonctionne selon des mécanismes similaires à l'analyse et à la synthèse de Fourier (Maffei et Fiorentini, 1973; DeValois et al., 1982; Skottun et al., 1991). Cette hypothèse suppose que les cellules visuelles répondent de manière linéaire à la stimulation photique. Ainsi, lorsqu'une cellule est stimulée à l'aide d'un réseau de FS balayant le CR, la réponse de la cellule doit être modulée à la fréquence temporelle du balayage. La réponse cellulaire doit être, en

quelque sorte, une copie de l'input visuel. De manière générale, les cellules simples de l'aire 17, grâce à leur organisation spatiale (ON-OFF) juxtaposée, sont modulées aux FS (Movshon et al., 1978a), contrairement aux cellules complexes qui ne montrent qu'une élévation de leur taux de réponses aux FS, à l'exception de quelques rares cas où la FS est très basse (Movshon et al., 1978b). Les cellules visuelles sont donc des analyseurs de FS qui tiennent compte de la complexité de l'organisation spatiale des CR et ne constituent pas de simples détecteurs de traits. Ainsi, afin de classifier le type de CR des cellules visuelles, on doit tenir compte de la modulation des réponses, tel que le révèle une analyse de Fourier à la FT optimale (DeValois et al., 1982 ; Skottun et al., 1991).

L'utilisation de réseaux de fréquences spatiales composées d'ondes modulées sinusoïdalement a permis de mettre en évidence plusieurs propriétés du système visuel, tant sur le plan psychophysique que physiologique (pour une revue voir Shapley, 1985). Les cellules des différentes aires visuelles du chat sont sensibles à une étendue restreinte de FS et de FT (Maffei et Fiorentini, 1973; Spear et Baumann, 1975; Movshon et al., 1978c; Tardif et al., 1997; Bergeron et al., 1998; Tardif et al., 2000). De plus, la réponse d'une cellule visuelle dépend du niveau de contraste du stimulus. En effet, les cellules visuelles répondent à des seuils de contraste relativement bas et, de manière générale, leurs réponses cellulaires ont tendance à saturer à un contraste d'environ 30% (Maffei et Fiorentini, 1973; Tolhurst et Movshon, 1975; Tardif et al., 1997). Par ailleurs, les cellules visuelles corticales sont plus sélectives à la présentation de réseaux de FS, qu'à la présentation de barres lumineuses (Albrecht et Hamilton, 1982). La courbe de sensibilité aux FS des cellules

visuelles corticales suit généralement un profil de type passe-bande. En effet, les cellules visuelles répondent de façon maximale à une FS particulière: la FS optimale. Le taux de réponses de la cellule s'atténue à des FS plus basses et plus hautes que la FS optimale. La courbe de sensibilité aux FT des cellules visuelles corticales suit également un profil de type passe-bande. Une cellule atteint un taux de réponses plus élevé à une FT spécifique, alors qu'il diminue à des FT plus basses et plus hautes (Maffei et Fiorentini, 1973; Spear et Baumann, 1975; Movshon et al., 1978; Morrone et al., 1984; Tardif et al., 1997; Bergeron et al., 1998; Tardif et al., 2000). De plus, l'étendue de la sensibilité spatiale et temporelle des cellules visuelles varie d'une aire à l'autre, ce qui appuie la notion de canaux spatio-temporels spécifiques développés par Campbell et Robson (1968), ainsi que Maffei et Fiorentini (1973). Bien que les propriétés spatio-temporelles des CR ipsilatéraux et controlatéraux des cellules binoculaires sont bien corrélées, elles ne sont toutefois pas identiques (Skottun et Freeman, 1984; Hammond et Pomfrett, 1991; Tardif et al., 1997; Bergeron et al., 1998). Ce qui laisse supposer qu'une cellule binoculaire peut encoder deux inputs visuels ayant un certain degré de non-correspondance spatiale.

Bien qu'il y ait une certaine forme d'interaction binoculaire au niveau du NGL (Rodieck et Dreher, 1979), les cellules genouillée ne sont pas sensibles à la disparité spatiale. Les travaux pionniers de Hubel et Wiesel (1962) ont montré que les cellules de l'aire 17 du chat répondent à la stimulation binoculaire; ce qui a permis de suggérer leur rôle dans la perception de la profondeur. Plusieurs études ont donc été réalisées au niveau de l'aire visuelle primaire, laquelle représente le premier site de convergence de l'information binoculaire, afin d'y identifier un rôle dans le

traitement de l'information binoculaire (Poggio et Fisher, 1977; Ferster, 1981; Levay et Voigt, 1988; Lepore et al., 1992). Cependant, les précisions concernant des bases neurophysiologiques qui sous-tendent la perception stéréoscopique sont encore méconnues.

1.4. Détecteurs de disparité spatiale de position

Les travaux de Barlow et al. (1967), Nikara et al. (1968) et Pettigrew et al. (1968) montrent que les CR des cellules binoculaires de l'aire 17 du chat répondent sélectivement lorsqu'ils sont stimulés à l'aide de barres lumineuses au niveau du point de fixation (disparité spatiale nulle), ou encore sur une étendue de disparité spatiale n'excédant pas un ou deux degrés de part et d'autre du point de fixation, donc essentiellement à l'intérieur de l'aire de fusion de Panum. Certaines de ces cellules binoculaires présentent, à une disparité spatiale spécifique, une réponse inférieure à la plus basse des réponses monoculaires (occlusion). D'autres cellules corticales montrent un taux de réponses supérieur aux plus haut taux de réponses monoculaires (sommation). Cependant, certaines cellules binoculaires possèdent un taux de réponses nettement supérieur à la somme de chacune des réponses monoculaires (facilitation). Ces résultats ont amené Barlow et al. (1967) à proposer que les cellules binoculaires forment le substrat neurophysiologique de la perception stéréoscopique.

Poggio et ses collaborateurs (Poggio et Fisher, 1977; Poggio et Talbot, 1983) ont identifié chez le singe éveillé quatre types de détecteurs de disparité spatiale au niveau des aires visuelles corticales. En effet, ces détecteurs ont été identifiés dans l'aire visuelle striée (V1), dans les aires visuelles extrastriées (V2, V3, V4) ainsi que dans les aires MT (V5), MST et IT du singe (Hubel et Wiesel, 1970; Poggio et Fisher,

1977; Poggio et Talbot, 1981; Maunsell et Van Essen, 1983; Roy et al., 1992; DeAngelis et al., 1999; Uka et al., 2000; Hinkle et Connor, 2001). Les deux premiers types de détecteurs, les cellules de types excitatrices et inhibitrices, répondent de façon optimale à des disparités spatiales fines situées au niveau du point de fixation, et montrent respectivement une facilitation (ou une sommation) et une occlusion de leur taux de réponses sur de petites étendues ($< 1-2$ degrés) de disparités spatiales. La fonction de ces deux types de détecteurs serait de signaler les disparités spatiales produites par des cibles visuelles situées près ou au niveau de l'horoptère et qui, par conséquent projettent à des points rétiniens correspondants. Deux autres types de détecteurs répondent à des disparités spatiales croisées ou non-croisées créées par des cibles visuelles qui projettent à des points rétiniens non-correspondants. Les détecteurs de type croisé répondent sur une étendue plus large de disparité spatiale lorsque le stimulus est présenté en-deçà du point de fixation et leur taux de réponses diminue en dessous de la plus faible réponse monoculaire lorsque le stimulus est présenté au-delà du point de fixation. Pour leur part, les détecteurs non-croisés répondent aussi à de larges étendues de disparité, mais de manière inverse. En effet, leur taux de réponses augmente lorsque le stimulus est présenté derrière le point de fixation et diminue en dessous de la plus faible réponse monoculaire lorsqu'il est présenté en-deçà du point de fixation.

De manière générale, il semble que la proportion de détecteurs de disparités spatiales chez le singe augmente le long des voies visuelles (Gonzalez et Perez, 1998). D'ailleurs, l'aire visuelle de haut niveau de traitement MT serait organisée en colonne de détecteurs de disparités spatiales (DeAngelis et Newsome, 1998), ce qui

démontre l'importance de celle-ci dans l'analyse de la stéréopsie. Donc, l'ensemble des aires visuelles corticales du singe montre une sélectivité à la disparité spatiale et ce, peu importe si elles sont impliquées dans l'analyse des aspects spatiaux ou temporels de la scène visuelle (Roy et al., 1992; DeAngelis et al., 1999; Uka et al., 2000; Hinkle et Connor, 2001).

Chez le chat, la présence de ces quatre types de détecteurs a été mise en évidence dans les aires visuelles 17 et 18 (Ferster, 1981; Pettigrew, 1987; LeVay et Voigt, 1988; Lepore et al., 1992), 19 (Pettigrew et Dreher, 1987; Guillemot et al., 1993), 21a (Wang et Dreher, 1996) ainsi que dans l'aire PMLS (Bacon et al., 2000). Malgré l'abondance de neurones sélectifs à la disparité spatiale dans les aires visuelles du chat, aucune étude n'a démontré une véritable organisation en colonnes des détecteurs de disparité spatiale (LeVay et Voigt 1988). Les résultats expérimentaux de Pettigrew et Dreher (1987) ont permis de proposer un modèle de l'analyse de la perception stéréoscopique par les aires visuelles corticales en relation avec leurs afférences rétiniennes respectives. Leur modèle est basé sur des données anatomiques qui montrent que les cellules ganglionnaires X, Y et W envoient leurs projections respectivement vers les aires 17, 18 et 19. Ainsi, en raison de l'input X qu'elle reçoit, l'aire 17 possède une résolution spatiale très élevée et des CR localisés au centre de l'area centralis. Elle s'occuperait donc de l'analyse des disparités spatiales situées au niveau ou près du point de fixation. L'analyse des disparités spatiales de type croisé serait réalisée par l'aire 18 grâce à la disposition de ses CR, ainsi que la rapidité de conduction venant de l'input Y. Il est connu que les stimuli situés au-delà du point de fixation se déplacent beaucoup plus lentement que ceux

situés devant le point de fixation. Enfin, l'afférence de type W dirigée vers l'aire visuelle 19 fait en sorte que les cellules possèdent une conduction axonique très lente et une disposition des CR qui permet l'encodage des disparités spatiales de type non-croisé. Cependant, le modèle de Pettigrew et Dreher (1987) a été remis en question par l'étude de Guillemot et al. (1993) qui a montré qu'une proportion limitée (33%) de cellules de l'aire 19 encode la disparité spatiale. Celles-ci regroupent les quatre types de détecteurs de disparités spatiales et ce, sans qu'il n'y ait de prédominance de détecteurs de type non-croisés. Donc, contrairement à ce qui est retrouvé chez le singe, il n'y a pas de progression de la proportion de détecteurs de disparités spatiales le long des aires visuelles du chat. Le nombre restreint de cellules sensibles à la disparité spatiale dans l'aire 19 peut être le résultat de l'input de type W qui est spécifique à cette aire (Guillemot et al., 1993) ou le résultat de l'utilisation de paramètres non-optimaux lors de la stimulation visuelle.

1.5. Analyseurs de disparité spatiale de phase

Le lien général qui unit les études mentionnées ci-haut est qu'il existe une population de neurones qui ont pour fonction la détection de disparités spatiales se regroupant dans quatre classes spécifiques. Ces études ne considèrent pas que la sélectivité à la disparité spatiale des cellules binoculaires peut être le résultat d'interactions provenant de l'organisation spatiale des CR, ni que les profils de sensibilité à la disparité spatiale peuvent former un continuum lié au profil des CR, ainsi qu'à leur FS optimale.

Ohzawa et Freeman (1986) ont proposé de tenir compte du fait que les cellules visuelles peuvent être des filtres de FS (Maffei et Fiorentini, 1973). Ils ont stimulé de manière dichoptique les CR binoculaires des cellules de l'aire 17, à l'aide de réseaux de FS identiques, mais dont la phase de la FS optimale (i.e. la FS préférentielle de la cellule) de l'oeil dominant est déplacée de 0 à 337 degrés. Leurs résultats montrent que la majorité (70%) des cellules simples répond de manière optimale à une disparité spatiale de phase. De manière générale, une cellule binoculaire ayant un profil de sensibilité à la phase a un taux de réponses optimal à un angle de phase spécifique. Le taux de réponses diminue progressivement aux autres déphasages, pour s'atténuer complètement à environ 180 degrés de l'angle de phase optimal. Ainsi, la courbe de réponse au déphasage pour ce type de cellule suit un profil de modulation. Les cellules binoculaires qui montrent un taux de réponses similaire à tous les déphasages, pour leur part, ne montrent pas ce profil de modulation et sont donc considérées insensibles aux déphasages (Ohzawa et Freeman, 1986a,b). Il est aisé d'envisager une sélectivité à la disparité de phase pour les cellules simples de l'aire 17, car leurs CR sont composés de zones ON et OFF juxtaposées, ce qui leur permet d'obtenir une phase optimale lorsqu'ils sont stimulés monoculairement à l'aide d'un réseau de FS (Movshon et al., 1978a). L'encodage à la disparité de phase pour les cellules simples s'effectuerait donc par une sommation spatiale des deux inputs visuels. Les CR de type complexe, quant à eux, possèdent des zones ON et OFF superposées (Movshon et al., 1978b). Malgré cela, environ 40% des cellules complexes de l'aire 17 montrent des profils de sensibilité au déphasage de la FS optimale similaires aux profils des cellules simples. Cela suggère

l'implication de sous-champs dans les CR droit et gauche dont l'organisation est similaire à celle des cellules simples (Ohzawa et Freeman, 1986b). De plus, Vickery et Morley (1999) ont montré que près de 78% des cellules complexes de l'aire extrastriée 21a montrent des profils de sensibilité à la disparité de phase. En fait, il n'est pas étonnant que les CR des cellules de l'aire 21a soient sensibles à la disparité de phase car ils possèdent des caractéristiques spatio-temporelles comparables à celles de l'aire 17 et ce, en raison d'afférences importantes provenant de cette dernière (Tardif et al., 1996; Morley et al., 1997). Cependant, leur proportion est beaucoup plus élevée que celle retrouvée pour les cellules complexes de l'aire 17 (Ohzawa et Freeman, 1986b).

Les résultats de Ohzawa et Freeman (1986a,b) sont à l'origine de l'hypothèse du mécanisme d'encodage de la disparité de phase qui se veut une alternative au mécanisme de disparité de position. Ces deux mécanismes hypothétiques permettent d'expliquer l'encodage de la disparité spatiale par les cellules binoculaires corticales.

1.6. Mécanismes d'encodage à la disparité spatiale

Il existe deux modèles théoriques qui tentent d'expliquer l'encodage de la disparité spatiale par les cellules binoculaires. Le mécanisme de disparité de position suppose que les cellules binoculaires sensibles à la disparité spatiale possèdent des CR dont l'organisation spatiale est identique au niveau de l'oeil droit et de l'oeil gauche. Cependant, leur position rétinienne doit être différente afin d'encoder la disparité spatiale (Barlow et al., 1967; Nikara et al., 1968; Joshua and Bishop, 1970; von der Heydt, 1978). Le mécanisme de disparité de position est illustré

schématiquement à la figure 3A. Celle-ci montre les deux CR d'une cellule binoculaire ayant une organisation spatiale identique, mais dont l'un des CR (celui de droite) n'occupe pas la même position spatiale. Selon ce mécanisme, l'encodage de la disparité spatiale est réalisé à partir d'une disparité de position entre les deux CR. L'étendue de sensibilité pouvant être encodée par la cellule dépend donc de l'étendue de la disparité de position entre les deux CR. Le modèle suppose que les détecteurs de types excitateurs et inhibiteurs ont des CR dont la position spatiale est identique au niveau de la rétine, alors que les détecteurs de disparités de type croisé et non-croisé ont des CR ayant des positions spatiales différentes (Ferster, 1981; Pettigrew, et Dreher, 1987; LeVay et Voigt, 1988; Lepore et al., 1992; Guillemot et al., 1993; Wang et Dreher, 1996; Bacon et al., 2000).

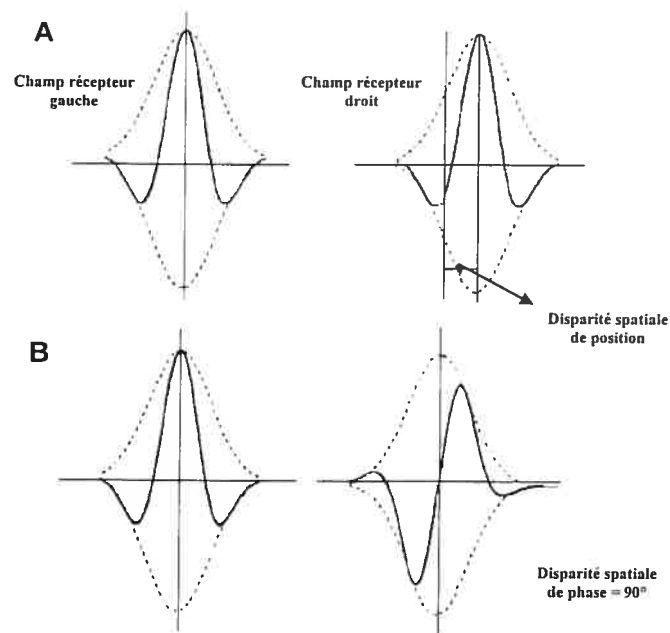


Figure 3 : Mécanismes d'encodage à la disparité spatiale (adapté de Freeman et Ohzawa, 1990)

L'utilisation de corrélations de type inversé a permis de démontrer que les CR des cellules simples de l'aire 17 possèdent une organisation spatiale qui diffère entre le CR droit et le CR gauche (DeAngelis et al., 1993). Les résultats de DeAngelis et al.

(1993) permettent de proposer un mécanisme alternatif à l'encodage de la disparité spatiale. La figure 3B illustre schématiquement le mécanisme de disparité de phase. Celle-ci montre une cellule binoculaire dont l'organisation spatiale d'un des CR (celui de droite) est déphasée de 90 degrés par rapport à l'autre. Cependant, les centres des deux CR (tel que défini par l'enveloppe gaussienne) sont localisés à des points correspondants (disparité spatiale de position = 0 degré). Selon ce mécanisme, la disparité spatiale pouvant être encodée dépend de la différence entre l'organisation spatiale interne du CR de l'œil droit et celle du CR de l'œil gauche, ainsi que de la fréquence spatiale optimale et ce, sans qu'il n'y ait nécessairement de disparité de position entre les CR. Il est possible de considérer que les profils de sensibilité à la disparité spatiale forment un continuum relié directement à la FS optimale.

À prime abord, il semble que les deux mécanismes d'encodage de la disparité spatiale soient mutuellement exclusifs. Un des objectifs de cette thèse est de mettre en évidence l'apport significatif des deux mécanismes d'encodage au niveau cellulaire.

Considérant que les cellules visuelles sont sensibles à une étendue spécifique de FS et que la FS optimale est inversement reliée à la grandeur du CR (Maffei et Fiorentinni, 1973), une cellule soumise au déphasage connaît un changement de position de sa FS optimale plus ou moins important dépendamment que la FS optimale utilisée soit plus ou moins élevée (Freeman et Ohzawa, 1990; Ohzawa et Freeman, 1990). Ainsi, une cellule ayant de grands CR et une basse FS optimale peut encoder de plus grandes disparités spatiales au même déphasage qu'une cellule ayant une FS optimale élevée et de petits CR. Freeman et Ohzawa (1990) suggèrent l'existence de deux catégories de cellules binoculaires sensibles à la disparité spatiale,

soit une pour les basses FS qui encodent de larges disparités à travers de larges CR, et l'autre pour les hautes FS qui encodent des disparités spatiales restreintes à travers de petits CR.

La relation entre la FS optimale et la sensibilité à la disparité spatiale est illustrée à la figure 4. Celle-ci montre schématiquement le profil de sensibilité à la disparité spatiale de 5 cellules binoculaires simples sensibles à de hautes ou de basses FS. Cette figure illustre également qu'il est possible de reproduire les quatre types de détecteurs de disparité spatiale grâce à une différence entre le profil du CR droit et gauche. Parmi ces cellules, l'une est sensible à une disparité spatiale nulle (cellule excitatrice) et possède donc une organisation spatiale identique (phase = 0 degré). Les deux autres cellules sont sensibles à de plus larges disparités spatiales (détecteurs croisés et non-croisés). Elles présentent donc une importante différence spatiale entre le CR gauche et le CR droit (phase = 90 et 270 degrés). Lorsque les cellules sont sensibles à de basses FS (haut de la Figure 4), elles répondent à de plus larges disparités spatiales que celles sensibles à de hautes FS (bas de la Figure 4) et ce, pour la même disparité spatiale de phase. Donc, tous les profils de sensibilité (croisée, non-croisée, etc.) peuvent être reproduits par le modèle de disparité de phase, mais l'étendue de sensibilité dépend de la FS optimale (haute ou basse).

Compte tenu du fait que les aires visuelles corticales sont sélectives à un ensemble de FS, l'étendue de la sensibilité à la disparité spatiale de phase peut être reliée aux caractéristiques spatiales de chaque aire visuelle. Jusqu'à présent, la sensibilité à la disparité de phase a été démontrée seulement pour les cellules simples et complexes des aires visuelles 17 du chat et V1 du singe (Ohzawa et al., 1996;

1997; Smith et al., 1997). L'aire visuelle primaire possède un pouvoir de résolution spatiale très élevé et des CR très bien définis en raison d'afférences de type X provenant des couches A et A1 du NGL. Une question demeure toujours : les aires visuelles extrastriées ayant des propriétés nettement différentes de celles de l'aire 17 peuvent-elles encoder la disparité de phase?

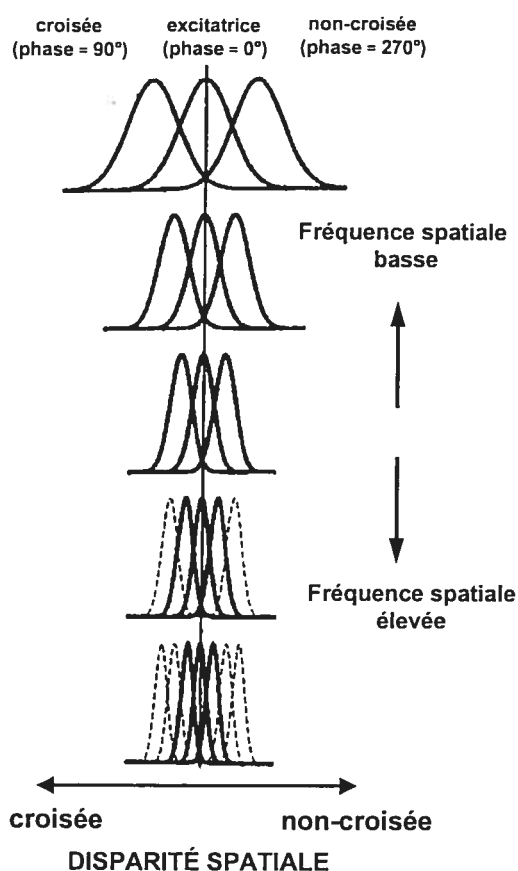


Figure 4 : Relation entre la FO et la sensibilité à la disparité de phase (adapté de Freeman et Ohzawa, 1990)

1.6.1. Sensibilité des cellules binoculaires de l'aire 19 à la disparité de phase

L'aire visuelle 19 possède des cellules ayant des CR plus grands que ceux de l'aire 17 (Hubel et Wiesel, 1965; Duysens et al., 1982; Orban, 1984). L'organisation spatiale de ces CR est majoritairement de type complexe et hypercomplexe (Hubel et

Wiesel, 1965; Tanaka et al., 1987; Bergeron et al., 1998) à l'opposé des cellules de l'aire 17 qui possèdent une organisation spatiale bien définie de type simple. Les cellules de l'aire 19 sont sensibles aux FS (moyenne = 0,16 c./deg), mais elles possèdent un pouvoir de résolution spatiale nettement plus faible (moyenne = 0,56 c./deg.) que celui de l'aire visuelle primaire (Movshon et al., 1978a, b; Bergeron et al., 1998). Les cellules de l'aire 19 ont de larges bande-passantes aux FS (2,1 octaves) et sont considérées comme des filtres de basses FS (Bergeron et al., 1998), contrairement aux cellules de l'aire 17 qui ont des bande-passantes restreintes (1,5 octaves) (Movshon et al., 1978a, b). La présence de caractéristiques spatiales basses, au niveau des CR des cellules de l'aire 19, s'explique par ses afférences. En effet, les afférences directes de l'aire 19 proviennent majoritairement des couches C1, C2 et C3 du NGL et de noyaux extragenouillés, tels que le NIM et le complexe LP-pulvinar (Berson et Graybiel, 1978; Holländer et Vanegas, 1977). Or, ces régions sous-corticales reçoivent des inputs de type Y et W. Des études suggèrent même que l'aire 19 reçoit surtout des afférences de type W (Stone, 1983; Dreher, 1986). Cet input direct semble responsable de la vision résiduelle présente à la suite de lésions des aires primaires 17 et 18 (Sprague et al., 1977).

La majorité des cellules de l'aire 19 répond à des stimulations binoculaires (Hubel et Wiesel, 1965; Duysens et al., 1982). Les propriétés spatio-temporelles des CR ipsilatéraux et controlatéraux des cellules binoculaires de l'aire 19 sont très bien corrélées entre elles, tout comme celles de l'aire 17, sans toutefois être identiques (Skottun et Freeman, 1984; Bergeron et al., 1998). Ceci permet de supposer que l'organisation spatiale interne des CR binoculaires est quelque peu différente et que

les cellules binoculaires de l'aire 19 peuvent encoder deux inputs visuels ayant un certain degré de déphasage, et donc montrer des profils de sensibilité à la disparité de phase. De plus, considérant que les cellules de l'aire 19 possèdent des caractéristiques spatiales nettement plus basses que celles de l'aire visuelle primaire, nous émettons l'hypothèse que les courbes de sensibilité au déphasage de la FS optimale des cellules de l'aire 19 seront beaucoup plus étendues que celles de l'aire 17 dont les CR sont relativement petits, possédant une organisation spatiale bien définie et ayant un pouvoir de résolution spatiale très élevé (Ohzawa et Freeman, 1986a, 1986b).

De plus, compte tenu du nombre restreint de détecteurs de disparités spatiales retrouvés dans l'aire 19 (Guillemot et al., 1993), la proportion de cellules montrant une sélectivité à la disparité de phase permettrait d'apporter des précisions importantes sur les mécanismes d'encodage de la disparité spatiale, à savoir s'ils sont mutuellement exclusifs ou complémentaires. Nous émettons donc l'hypothèse qu'un nombre restreint de cellules binoculaires de l'aire 19 seront sélectives au déphasage de la FS optimale, tout comme les cellules complexes de l'aire 17 (Ohzawa et Freeman, 1986b) et celles de l'aire 19 soumises à des disparités de position, lors de la stimulation avec des barres lumineuses (Guillemot et al., 1993). Ces deux dernières aires visuelles projettent vers l'aire 21a où plus de 70% des cellules complexes répondent sélectivement à la disparité de phase (Scannel et al., 1995; Morley et al., 1996; Vickery et Morley, 1999). Ainsi, il est possible que les cellules de l'aire 19 acheminent l'information provenant de l'aire visuelle primaire jusqu'à l'aire de haut-niveau 21a, permettant l'élaboration plus complexe des stimuli.

1.6.2. Sensibilité des cellules de l'aire 19 à la modulation statique de disparité de phase

Une des caractéristiques principales de l'aire visuelle 19 est de recevoir des afférences sous-corticales de type W, lesquelles lui confèrent des propriétés qui lui sont spécifiques (Stone, 1983; Dreher, 1986). En effet, en plus d'être sensibles aux basses FS, les cellules de l'aire 19 sont beaucoup moins sensibles à l'orientation et à la direction du déplacement du stimulus que les cellules de l'aire 17 et de l'aire PMLS. Les cellules de l'aire 19 préfèrent aussi les stimuli qui se déplacent très lentement (Duysens et al., 1982, Spear, 1988). Ces résultats sont à la base du modèle de Pettigrew et Dreher (1987) qui suppose que les cellules de cette aire visuelle sont responsables du traitement des stimuli situés au-delà du point de fixation et, par conséquent, se déplaçant lentement. Toutefois, ces derniers n'ont pas tenu compte de la vitesse du déplacement des stimuli utilisés, dans ce cas-ci, des barres lumineuses qui défilent à vitesse constante. De plus, les résultats de Guillemot et al. (1993) montrent que les cellules de l'aire 19 ne sont pas uniquement sensibles aux disparités spatiales de type non-croisé. Aucune étude n'a jusqu'à présent tenté de démontrer la sensibilité à la disparité spatiale des cellules d'une aire visuelle corticale, sans qu'il n'y ait une composante de mouvement dans la stimulation. Pourtant, des études comportementales et anatomiques suggèrent fortement l'implication de l'aire 19 au niveau de l'encodage d'une certaine forme de disparité spatiale statique (Payne, 1993).

En effet, les études de Duysens et al. (1982a,b) ont montré que les cellules de l'aire 19 sont grossièrement sélectives à l'orientation, à la direction et à la vitesse,

mais qu'elles sont hautement spécifiques aux composantes spatiales du stimulus. De plus, des études comportementales indiquent que l'aire 19 est impliquée dans la discrimination de la forme globale (Doty, 1971; Sprague et al., 1977; Hugues et Sprague, 1986), ainsi que dans l'extraction de stimuli stationnaires ou défilant sur un arrière-plan, que celui-ci soit stationnaire ou mobile (Krüger et al., 1998; Dinse et Krüger, 1990). Les résultats d'une étude récente suggèrent également que l'aire 19 est impliquée dans la perception et la discrimination de la forme définie par le mouvement et la texture (Khayat et al., 2000). L'ensemble de ces résultats suggère l'implication de l'aire 19 dans le traitement des caractéristiques spatiales qui composent la scène visuelle et qui nécessitent une acuité spatiale peu élevée. Ainsi, il est possible d'émettre l'hypothèse que les cellules de l'aire 19 seront sélectives au déphasage de la FS optimale en l'absence de la composante mouvement lors d'une stimulation visuelle. De plus, les cellules binoculaires de l'aire 19 seront sensibles surtout à de larges disparités spatiales considérant le fait qu'elles agissent comme des filtres de basses FS (Bergeron et al., 1998).

L'aire 19 est la seule aire visuelle corticale où un nombre peu élevé de neurones répond sélectivement à la disparité spatiale de position lors de la stimulation avec des barres lumineuses (Ferster, 1981; Pettigrew, et Dreher, 1987; LeVay et Voigt, 1988; Lepore et al., 1992; Guillemot et al., 1993; Wang et Dreher, 1996; Bacon et al., 2000). Il est possible que l'introduction du mouvement d'une barre lumineuse ou d'un réseau de FS ne constitue pas la condition idéale de stimulation pour l'encodage de la disparité spatiale par les cellules de l'aire 19 et ce, en raison d'afférences importantes de type W. Il est possible qu'une modulation statique du

déphasage de la FS optimale stimule plus adéquatement l'organisation spatiale des CR et par conséquent des sous-champs qui s'y trouvent, lesquels ont possiblement une organisation spatiale bien définie similaire aux CR des cellules simples de l'aire 17. Nous prévoyons donc que la majorité des cellules de l'aire 19 sera sélective à la disparité de phase statique.

1.7. Sensibilité à la disparité spatiale, position et/ou phase?

Bien que les cellules visuelles répondent sélectivement à la disparité de phase et de position, aucune étude expérimentale n'a montré si l'encodage de la disparité spatiale provient d'un même mécanisme ou de deux mécanismes différents. De plus, nous ignorons s'il s'agit de cellules binoculaires identiques ou provenant de populations différentes qui encodent les deux types de disparités spatiales. Toutefois, quelques études ont tenté de mettre en évidence l'apport significatif des deux mécanismes d'encodage de la disparité spatiale au niveau cellulaire (Freeman et Ohzawa, 1990; Anzai et al., 1997; Erwin et Miller, 1999). Cependant, l'ensemble de ces travaux provient de modèles théoriques qui n'ont pas déterminé systématiquement les profils de sensibilité des cellules binoculaires à la disparité de position et de phase. On peut toujours se demander si les cellules binoculaires visuelles montrent des profils de réponses similaires ou différents lorsqu'elles sont stimulées avec une disparité spatiale de position ou de phase. En effet, Anzai et al. (1997) ont montré que les cellules de l'aire 17 du chat ont une disparité à l'intérieur même de leurs CR, de même qu'au niveau de leur position rétinienne. Cependant, la disparité spatiale mesurée dans cette étude provient d'estimations à partir de la

position des CR et non pas des courbes de sensibilité à la disparité spatiale. En effet, la corrélation de type inversée a été utilisée pour déterminer l'organisation spatiale de chaque CR monoculaire, ce qui permet par la suite d'obtenir une étendue approximative de la disparité entre l'organisation du CR gauche et celui de droite. La disparité de position, quant à elle, a été évaluée, à l'aide de la technique de la cellule de référence. Celle-ci permet d'estimer la position relative des CR gauche et droit d'une cellule par rapport à une cellule de référence, laquelle est considérée comme ayant une disparité nulle entre la position de ses CR.

Les travaux d'Anzai et al. (1997; 1999a, b, c) ont montré que l'étendue de sensibilité à la disparité de phase est beaucoup plus large que l'étendue de la sensibilité à la disparité de position et ce, tant pour les cellules simples que pour les cellules complexes. Par ailleurs, l'étendue de la sensibilité à la disparité de phase serait inversement reliée à la FS optimale. Ainsi, la sensibilité à la disparité de phase serait plus élevée pour les cellules sensibles aux basses FS optimales que pour celles ayant des FS optimales plus élevées, pour lesquelles l'étendue de sensibilité est beaucoup plus restreinte. Cependant, l'étendue de la sensibilité à la disparité de position ne serait pas reliée à la FS optimale. En effet, celle-ci demeure constante peu importe la FS optimale. Ces derniers résultats ont amené Anzai et al. (1997, 1999a, b, c) à suggérer que l'encodage de la disparité spatiale par les cellules sensibles aux basses FS serait réalisé par un mécanisme de disparité de phase, alors que l'encodage des cellules sensibles aux hautes FS serait réalisé par un mécanisme de disparité de position. Ainsi, les cellules sensibles aux hautes FS ont une étendue de sensibilité à la disparité de phase pouvant être encodée qui est très restreinte (voir pointillé en bas de

la figure 4). Cependant, les résultats de ces études proviennent d'enregistrements de cellules de l'aire 17 où l'acuité visuelle est élevée et l'organisation des CR bien définie. De plus, la taille des CR de l'aire 17 est fortement corrélée avec la FS optimale, ce qui laisse supposer que l'encodage de la disparité spatiale, dans cette aire, est réalisé surtout au niveau de l'organisation interne des CR. Une question persiste : la même population de cellules peut-elle encoder et montrer des profils de réponses similaires à la disparité spatiale de position et à la disparité de phase ?

1.7.1. Sensibilité des cellules de l'aire PMLS à la disparité de position et de phase

L'aire PMLS reçoit plusieurs inputs visuels acheminés par de nombreuses voies cortico-corticales et sous-corticales. En effet, elle reçoit des afférences des aires visuelles corticales 17, 18, 19 et 20 (Sherk, 1986), ainsi que des inputs de type Y et W provenant directement des couches C du NGL dorsal, le NIM et de l'aileron du NGL. De plus, l'aire PMLS reçoit d'importantes afférences directes provenant du système tecto-thalamique. En effet, les couches supérieures du collicule supérieur projettent à l'aire PMLS via le NGL et le complexe LP-pulvinar (Spear, 1985; Dreher, 1986; Spear, 1991; Minville et Casanova, 1998).

Les CR des cellules de l'aire PMLS sont bien définis dans la zone de représentation centrale du champ visuel, malgré leurs grandes dimensions (Orban, 1984) et leurs organisations spatiales de type complexe (60%) ou hypercomplexe (40%) (Hubel et Wiesel, 1969; Wright, 1969; Spear et Bauman, 1975). De plus, la principale caractéristique des cellules de l'aire PMLS est non seulement de répondre optimalement à des stimuli mobiles mais aussi de répondre sélectivement à la

direction du déplacement du stimulus (Spear, 1991), contrairement aux cellules des aires visuelles primaires du chat qui sont beaucoup moins sélectives à la direction (Zumbroich et Blakemore, 1975).

Tout comme les cellules des autres aires visuelles et malgré la grandeur de leurs CR, les cellules de l'aire PMLS répondent sélectivement et de manière robuste aux différentes FS. Elles ont une FS optimale moyenne relativement basse (0,16 c./deg.) et une large bande-passante (2,2 octaves) contrairement aux cellules de l'aire 17 (FS optimale moyenne: 0,77 c./deg.; bande-passante: 1,5 octaves). Cependant, aucune de ces caractéristiques spatiales ne semble clairement liée à la taille des CR (Spear, 1991). La majorité des cellules (70%) de l'aire PMLS répond à des stimulations binoculaires (Hubel et Wiesel, 1969; Spear et Bauman, 1975; Rauschecker et al., 1987). Par ailleurs, certaines cellules de l'aire PMLS répondent lorsque les deux CR d'une cellule binoculaire sont stimulés simultanément montrant des interactions de facilitation, de sommation ou d'occlusion (Spear et Baumann, 1975; Rauschecker et al., 1987; von Grunau et al., 1987). Certaines études montrent aussi que les cellules de l'aire PMLS sont spécialisées dans la détection de stimuli mobiles dans l'espace tridimensionnel. En effet, 20% des cellules répondent préférentiellement lorsqu'un stimulus s'approche de l'animal (Toyama et Kozasa, 1982), alors que 12% des cellules préfèrent la situation inverse, c'est-à-dire, lorsque le stimulus s'éloigne de l'animal (Toyama et al., 1986). Une étude récente (Bacon et al., 2000) montre que 73% des cellules binoculaires de l'aire PMLS sont sensibles à la disparité de position.

Il semble donc que l'aire PMLS, similairement à son homologue MT (Payne, 1993), puisse jouer un rôle important dans la perception stéréoscopique (DeAngelis et Newsome, 1999). Ainsi, une première expérience vise à vérifier si les CR binoculaires de l'aire PMLS encodent la disparité de phase au même titre que les cellules binoculaires des aires 17 et 21a (Ohzawa et Freeman, 1986a, b; Vickery et Morley, 1998). Nous prévoyons que la majorité des cellules binoculaires de l'aire PMLS, comme celles de l'aire 21a, sera sélective au déphasage de la FS optimale. De plus, considérant que les cellules de cette aire sont surtout sensibles à de basses FS, nous estimons que les profils de sensibilité au déphasage seront essentiellement larges comparativement à ceux de l'aire 17.

Contrairement à ce qui est retrouvé dans l'aire 17, il n'existe aucune relation entre la grandeur des CR et la FS optimale pour les cellules de l'aire PMLS (Maffei et Fiorentini, 1973; Morrone et al., 1984). Ceci permet de supposer que l'encodage de la disparité spatiale, dans cette aire, puisse être réalisée grâce aux deux mécanismes de disparités spatiales. Ainsi, nous comparerons les profils de sensibilité à la disparité de position et de phase, ainsi que leur taux d'occurrence, pour une même cellule binoculaire. Nous émettons l'hypothèse que la majorité des cellules de l'aire PMLS montrera des profils de sensibilité à la position et à la phase et que les cellules sensibles à de larges étendues de disparités de position (types croisé et non-croisé) seront également sensibles à de larges étendues de déphasage de la FS optimale. Enfin, étant donné que les cellules de l'aire PMLS sont sélectives à une vaste gamme de FS (Zumbroich et Blakemore, 1975; Morrone et al., 1984), il sera possible de vérifier si les cellules ayant de hautes FS ont une plus large étendue de sensibilité à la

disparité de position qu'à la disparité de phase, tel que le suggèrent les études de Anzai et al. (1997; 1999a, b, c).

CHAPITRE 2

Article # 1:

Phase disparity in area 19 of the cat
Neuroreport (2002), 13, 291-296

PHASE DISPARITY IN AREA 19 OF THE CAT.

Daniel Mimeault¹, Franco Lepore¹, Jean-Paul Guillemot¹⁻²

¹Université de Montréal, Groupe de Recherche en Neuropsychologie Expérimentale,
Département de Psychologie, C.P. 6128, Succ. Centre-Ville, Montréal, H3C 3J7,
Canada

²Université du Québec à Montréal, Département de Kinanthropologie, C.P. 8888,
Succ. Centre-Ville, Montréal, H3C 3P8, Canada

Running head: Phase sensitivity in the cat

Correspondence should be addressed to:

Dr. Jean-Paul Guillemot, Département de Kinanthropologie, Université du Québec à
Montréal C.P. 8888, Succ. Centre-Ville, Montréal, H3C 3P8, Canada

Tel # (514) 343-7298 Fax # (514) 343-5787 e-mail address: XXXXXXXXXX

ABSTRACT

Only one-third of binocular cells in area 19 are tuned to positional disparities, suggesting that this area might be marginally involved in stereoperception. The aim of the study, was to clarify the neural basis of stereopsis by determining the sensitivity of cells in area 19 to phase disparities, which has been proposed as another mechanism through which stereoperception is achieved. Results indicate that phase disparities produced coherent interactions in 38% of the binocular cells, leading to facilitation or summation. The remaining cells were classified as phase insensitive. The overall results suggest that cells in area 19 code phase disparities in a proportion comparable to positional disparities, confirming that this area is implicated in stereoperception in a limited fashion.

Key words: stereopsis, phase disparity, area 19, extrastriate area, binocular vision, cat

INTRODUCTION

Cells in visual cortical areas of cats and monkeys, as well as of other species, exhibit strong interactive effects when both eyes are stimulated simultaneously at disparate retinal loci [1, 2]. These disparity detectors are thought to form the neural substrate of depth perception [1, 2]. Although there is a substantial number of disparity detectors in striate cortex, which is the first level where visual inputs from each eye converge, an even larger number is found in subsequent extrastriate areas [3]. This general rule appears to apply for the cat, since most binocular neurons in striate area 17 [4, 5], extrastriate 21a [6] and in the posteromedial lateral suprasylvian cortex (PMLS) [7] are disparity selective. However, in interposed area 19, only a limited portion of the binocular neurons are disparity selective and these show rather coarse tuning profiles [8]. This suggests that area 19 might be involved in a limited fashion in the process of stereoperception. The difference between cats and monkeys in the sensitivity to spatial disparity of area 19 cells was unexpected and might find its explanation in the pattern of connectivity characterizing these two species. The cat's visual system, contrary to that of the monkey, is mostly organized in parallel fashion, whereby cortical areas receive inputs that are not necessarily routed through striate cortex [9]. Thus, area 19 receives massive subcortical Y and especially W type inputs from the C-laminae of the lateral geniculate nucleus, the medial interlaminar nucleus and the lateral-posterior pulvinar complex [9, 10]. A distinctive feature of these inputs is that they show low filtering properties and hence rather limited selectivities to spatial disparities when compared to those of area 17 [8, 11].

Cells in area 19 have been shown to respond to spatial frequency (SF) gratings having band-pass tuning function. Moreover, although the spatio-temporal properties of the left and right receptive fields (RF) were highly correlated, small mismatches were nonetheless present [11]. These small incongruities in their spatial structure suggest that the two RFs might be phase-shifted with respect to each other and that cells in this area code spatial disparities by means of this shift in phase. A phase disparity encoding mechanism through which stereoperception is achieved has in fact been proposed [12] and has been validated for some visual areas of the cat (area 17 [13, 14]; area 21a [15]; area PMLS [16]).

The phase disparity encoding mechanism depends upon a shift in the internal organization of the two RFs. The position disparity mechanism instead supposes that the coding is realized through the spatial offsets of the two RFs without reference to their internal spatial structures. At first glance, these two mechanisms seem to be mutually exclusive. However, some studies have proposed that they can be linearly related [17] or, more importantly, that a single neuron can code disparity under either condition [16]. The latter hypothesis is difficult to validate in most areas since a large proportion of the constituent cells are sensitive to both disparity encoding mechanisms [5-7, 13-16]. Area 19, on the other hand, contains [8], a relatively small proportion of positional disparity detectors (34 %), but a large proportion of cells having well-defined spatial organizations with sub-regional incongruities between the two RFs. It thus constitutes an ideal area to verify whether binocular cells are sensitive to either or both types of disparity encoding mechanisms.

The present study was therefore undertaken, in attempting to clarify more precisely the neural mechanisms underlying stereoperception, with two objectives in mind. First, to determine whether cells in area 19, as in other extrastriate areas, are sensitive to phase disparities, which would attest to the fact that they could use this mechanism to code for depth. However, with respect to whether the two disparity mechanisms can co-exist or are mutually exclusive, the second objective was to determine whether cells in area 19, which contain few disparity detectors when tested with positional disparities, code phase disparities in larger or similar proportions. The results could provide unparalleled indications of whether the two mechanisms involve similar sub-populations of disparity sensitive neurons.

MATERIALS AND METHODS

The experiment was carried out on 10 adult cats weighting between 2 to 4 kg, which came from a Université de Montréal approved supplier. All manipulations were carried out in accordance with the guidelines proposed by the Canadian Council on Animal Care and with those of the National Institute of Health (NIH). All efforts were made to minimize both the suffering and the number of animals used.

The techniques of animal care and preparation, anesthesia, surgery, recording, data analysis and eye movement control have been fully described in previous papers and will only be summarized herein [8, 11]. On the day prior to the experiment, the animal was injected with 2 ml/kg of dexamethasone sodium phosphate (5 mg/ml) to limit inflammation during surgery. Before the induction of the anesthesia the cat received an i.m. injection of atropine (0.2 mg/kg). The induction of the anesthesia was performed using a facemask with a gaseous mixture of nitrous oxide, oxygen (N₂O: O₂, 70:30) and fluothane (5%). The animal was intubated with an endotracheal tube connected to a respiratory pump controlled to maintain a constant level of expired CO₂ (4 ±0.5%). Throughout the surgery, the anesthesia level was maintained constant (1 to 2%) to keep the animal deeply anesthetized. A small trepanation was performed over the cortex representing area 19 (AP: 5 to -5; L: 4 to 8). A tungsten microelectrode that had an impedance of 3-6 MΩ (measured at 1000 Hz) was lowered in area 19 where the center of the visual field is represented [18].

All pressure points and wounds were routinely infiltrated with local anesthetic (Xylocaine). At the end of the surgery, the anesthesia level was reduced progressively (0.5% per 15 min.) to a final level of 0.5%. Body temperature was

maintained constant (38°C) with the help of a heated water pad. The absence of reflexes and a stable heart rate ensured that the level of anesthesia was sufficient. During the recording sessions, the EEG and heart rate were monitored intermittently yet regularly, the former showing slow-wave activity and the latter a stable rate. From that point, the animal was paralyzed with a mixture of gallamine triethiodide (Flaxedil: 200 mg) and d-tubocurarine (tubarine, 15 mg) dissolved in a 30 ml solution of lactated Ringer with dextrose (5%). This mixture was continuously infused during the experiment through the saphenous vein (5.6 ml/h) to maintain paralysis of the extraocular muscles. A full 2h period of stabilization was allowed before the beginning of the recording sessions.

To prevent dehydration of the eyes, and improve image resolution, neutral contact lenses with an artificial pupil (3mm) were placed on both eyes. The optic disks and major blood vessels were projected on a tangent screen located at 57 cm from the nodal point of each eye. Then, when necessary, appropriate dioptric lenses as dictated by direct ophthalmoscopy, were also placed in front of the eyes of the animal. The relative position of the area centralis was considered to be located 16° medially and 7.5° below the iso-elevation of the center of each optic disk [19]. The optic quality of the eyes and the position of the optic disks and major blood vessels were routinely checked before and after each quantitative protocol.

Upon isolating a cell, the positions and limits of the RFs were first mapped with light and dark bars on a translucent screen located at 57 cm from the animal's eyes. The optimal stimulus parameters (direction, width and length) were determined with light and dark bars using a manually controlled projector. The optical axis of the

dominant eye was deviated, with the help of prisms, onto the tangent screen. This allowed both simultaneous and independent stimulation of each RFs of a binocular cell. Stimuli were drifting sinusoidal gratings generated by a G3 Macintosh computer using Pixx software (version 2.05). The stimulation field ($70^\circ \times 52^\circ$) was back-projected with a LCD projector (Mitsubishi LVP-X100A) and the mean luminance of this field was 40 cd/m^2 . The resolution of the image was 11.9 pixels/degree and the refresh rate was 75 Hz.

After determining carefully the limits of the RFs of a binocular cell the optimal direction and the best temporal frequency were determined. Then the monocular SF tuning function was determined for each eye. Drifting sinusoidal SFs (contrast: 20% - 50%) were presented in each RF in a pseudo-random fashion by step of 0.25 octaves varying from 0.04 c./deg. to 2.4 c./deg.. Each SF was presented 10 times at the best estimated direction and temporal frequency (2 to 6 Hz). A trial started with a gradual increase in contrast of the SF over a period of 500 ms, until it reached the appropriate contrast. The gradual increase was carried out in order to avoid a transient cell response to the sudden appearance of the stimulus. Then the drifting SF grating was presented for 1000 ms and an interval of 10 s to 15 s was introduced between trials to minimize cell adaptation. Each data point of the tuning function correspond to the mean firing rate of the cells during the SF presentation from which the mean firing rate was subtracted during a blank presentation in both eyes. While stimulating one RF, a blank field (mean luminance: 40 cd/m^2) was presented in the other. Special care was taken to adjust the size (width and length) of the gratings to the size of each RFs in order to obtain the highest response rate. The

RFs were classified in terms of simple, complex and end-stopped categories according to their modulated response [20, 21]. The principal inclusion criteria for the latter class was that the cell preferred an oriented grating of optimal length, whereby extending the stimulus beyond the boundaries of the RF caused an important decrease in response (end-stopping). This category therefore included both simple and complex RFs.

The phase disparity tuning function was next assessed by stimulating both eyes simultaneously with the optimal spatial frequency (OSF) of the dominant eye having the same contrast, temporal frequency used to determine the spatial tuning function. Phase disparity was created by presenting simultaneously the OSF of the dominant eye to the non-dominant eye and varying, in a pseudo-random fashion, the spatial phase of the OSF by steps of 22.5° . Phase disparities ranged from 0° to 337.5° . For control purposes, monocular stimulation of each eye and a null condition (blank field) were interleaved with the disparity conditions in the stimulation protocol.

Electrolytic lesions were made in each recording track. At the end of the experiment, the cat was deeply anesthetized with 5% fluothane, and perfused through the heart with isotonic saline followed with formalin (10%). The brain was removed, placed in formalin and prepared for histology. Blocks of tissue containing the electrode tracks were coronally sectioned ($40\ \mu\text{m}$) using a freezing microtome and stained with cresyl violet. All the recorded cells were in area 19 of the cat.

RESULTS

A total of 63 cells were isolated from background activity. Of these, 61 gave stable and robust responses allowing them to be submitted to an assessment of their binocular functions. The general spatio-temporal properties of the RFs were similar to those described by others and thus will only be summarized herein [11]. The RFs were relatively small which confirm previous findings from our laboratory [8]. The OSF of the dominant eye was low (mean = 0.19 c/d.). All recorded cells were binocularly driven with a small bias in excitability in favor of the contralateral eye. Most cells (53 units) showed an unmodulated response pattern to SF gratings and thus were classified in either complex (38 units) or end-stopped complex (15 units). The remaining cells were classified as either simple (2 units) or end-stopped simple (6 units) since their responses to SF gratings were modulated at the optimal temporal frequency.

A typical phase sensitive neuron of the complex type recorded in area 19 is shown in figure 1. This cell has strong binocular interaction effects and an optimally unmodulated binocular response at a disparity of 247.5° . The response decreased rapidly around this optimum and drops down between that of both the ipsilateral (dominant eye) and contralateral response at 67.5° to 135.5° phase disparities. The summed values of the peristimulus time histograms (PSTHs) at a particular phase disparity were used to define a point on the response profile curve.

-----Insert figure 1-----

A binocular cell must fulfill two conditions in order to be considered as being phase sensitive. First, cells must show either summation or facilitation interaction when both RFs are stimulated. Second, the phase disparity tuning curve must have a sinusoidally modulated-like profile. The latter is determined using the formula: $((OR - WR) / (OR + WR)) * 100$ where OR correspond to the response at the optimal phase disparity and WR, the worst. A binocular cell is considered phase disparity sensitive [16] if the index is higher than 30%. The cell presented in figure 1 clearly fulfills these two requirements. Cells in figure 2 (A to E) also show a modulated tuning response and a modulation index higher than 30%, which is similar to that obtained in other studies in cat [13-16]. Cells illustrated in A, B, D and E show facilitation interaction. Indeed, the binocular responses of these cells exceed the sum of both monocular responses. The response to binocular stimulation for cell C, on the other hand, is higher than the dominant monocular response but not higher than that of the two and therefore is considered as a summation interaction. Most disparity sensitive cells in area 19 showed facilitation (18 units) while a lesser number showed summation interactions (5 units). Thus, a total of 38% (23 units) of binocular cells in area 19 responded selectively to phase disparities. This proportion is almost identical with the one shown by Guillemot et al. (1993) using drifting light bars to create positional disparities. A higher proportion of cells (62%) were phase insensitive, meaning that they did not show variations of responses to specific phase disparities (see figure 2F), although their binocular response was in most cases at least as high or for few cells, higher than that of the dominant eye.

-----Insert figure 2-----

The spatial displacement and spatial bandwidth were calculated in terms of visual angle for phase sensitive neurons (figure 3). The optimal spatial displacement gives an indication of the maximum disparity that a given cell can encode. Phase disparity sensitive neurons encoded relatively small spatial displacements (mean = 1.45° , S.D. = 1.97°). A spatial phase bandwidth for phase sensitive cells was calculated at half height of the tuning curves. This spatial phase bandwidth provides an indication of the selectivity range of cells in area 19 to phase disparity. Phase sensitive neurons in area 19 have relatively large spatial disparity bandwidth (mean = 2.8° , S.D. = 2.07°). Cell B at figure 2 has a large spatial phase bandwidth (6.2°) while cell E has a small bandwidth (0.71°). The former is sensitive to coarse disparities and the latter to fine disparities. However, it is important to note that phase sensitivity is closely related to the SF. The OSF for cell in B is 0.1 c./deg. and cell in E 0.28 c./deg..

Figure 3 shows the relationship between the spatial displacement and spatial phase bandwidth of the phase sensitive cells with their respective OSF. Generally, cells having low OSF code larger spatial displacement and inversely for cells having higher OSF. A negative and highly significant relationship ($r = -0.63$, $P \leq 0.01$) between the OSF and the spatial displacement of phase sensitive cells is shown in figure 3A. Figure 3B shows a negative relationship ($r = -0.75$, $P \leq 0.01$) between the OSF and the spatial phase bandwidth of phase sensitive neurons which is also

significant. Cells that are tuned to low SFs tend to have larger spatial phase bandwidth than cells tuned to higher SFs. Larger spatial phase bandwidths are found for cells having low OSF and inversely for smaller bandwidth.

-----Insert figure 3-----

DISCUSSION

The main objective of the present study was to determine if most binocular neurons in area 19 of the cat code phase disparities and thus play a major role in depth perception. Our results show that only 38% of binocular cells are sensitive to phase-shifted OSFs. This proportion is quite different from that obtained for areas 17 [13, 14], 21a [15] and PMLS [16]. However, this proportion closely resembles the one obtained for this area using light bars which created positional disparities [8].

Phase disparity selectivity: a comparison with areas 17, 21a and PMLS.

The results of this study show that, contrary to area 17 and extrastriate areas 21a and PMLS, only about a third of the neurons in area 19 are able to code phase disparity. However, their tuning characteristics, as exemplified by the response profiles of the cells, are similar to those found in these areas [13-16]. Moreover, area 19, like the others, has a large number of binocular units with matched spatio-temporal properties [11]. Hence, it appears to have all the necessary prerequisites to code retinal disparities. Yet it does so only in a limited fashion. This reduced selectivity to phase as well as to positional disparities must be due to limitations in the input/functional characteristics of its cells.

Ohzawa and Freeman [13, 14] have shown that most simple cells (70%) but fewer complex cells (40%) were sensitive to phase disparities in area 17. Since most cells in area 19 were also complex, the two proportions, for areas 17 and 19, were quite equivalent for complex cells. One might thus conclude that disparity tuning mainly applies to simple cells. However, the simple cells found in area 19 were not only few in number (13%) but also in phase disparity sensitivity (25%). Moreover,

we have recently shown that 74% of cells in area PMLS, which also contains mainly complex cells, are phase disparity sensitive [16] as are close to 80% of the complex cells of extrastriate area 21a [15]. Thus, RF type (simple, complex) does not appear to explain the differences in disparity selectivity found between area 19 and the other areas.

The question arises as to how complex cells in higher order visual areas can be sensitive to phase disparity while those in area 17 and 19 can not? One possibility is that the cells in the former areas are formed by a convergence of many complex cells from lower-order areas, including areas 17 and 19 [22] allowing complex cells in PMLS to be phase disparity sensitive. This proposal is in agreement with a recent model [15] advanced for complex cells in area 21a.

A second explanation as to why there are so few disparity sensitive cells in area 19 takes into account the nature of its inputs. Indeed, this area receives projections not only from areas 17 and 18 but also from many subcortical sources. One of these is the lateral-posterior pulvinar complex [10], whose cells have large RFs and coarse tuning properties [23]. These make them inappropriate to signal fine spatial characteristics of disparity tuned neurons. A similar argument could be made for its other major subcortical sources of inputs, namely, the Y and W inputs from the C-lamina of the lateral geniculate nucleus and the medial interlaminar nucleus. Area 19, however, does receive extensive afferences from areas 17 and 18, where RFs are small and they are tuned to both position and phase disparities. It would appear that these properties are essentially not maintained as they converge on individual cells of area 19.

Position and Phase mechanisms in disparity coding.

For the present study, no attempt was made to directly assess, in the same cell, the relative sensitivity to positional or phase offsets, as previously done for area PMLS [16]. Indeed, we not only showed that binocular neurons in area PMLS had disparity selectivity profile in comparable proportions when they were tested with either positional or phase disparities, but that in general it was the same sub-population which were sensitive to both. Binocular cells in area 19 are selective to phase disparities in proportions similar to those shown for positional disparities [8] and it is thus possible that the same sub-population of cells might be activated by the two disparity conditions.

Conclusion

Given the results of this study, it appears that area 19 is only marginally implicated in stereoperception. However, some cells were sensitive to phase disparity and showed a relatively large phase disparity bandwidth. Moreover, while most binocular neurons did not show disparity tuning, they did show binocular interactions when both RFs were stimulated simultaneously. Thus, one can not entirely disregard the involvement of area 19 in binocular processing. Behavioral studies indicate that area 19 could be involved in form discrimination and in the detection of stationary or moving figures on a static or moving background [24]. More recently, we showed that cells in area 19 respond to a form defined by motion [25]. These results suggest a role for area 19 in a particular aspect of depth perception, namely, the extraction of a figure from the background using motion mechanisms.

REFERENCES

1. Barlow HB, Blakemore C and Pettigrew JD. *J Physiol* **193**, 327-342 (1967)
2. Poggio GF and Fischer B. *J Neurophysiol* **40**, 1393-1407 (1977).
3. Gonzalez F and Perez R. *Prog Neurobiol* **3**, 191-224 (1998).
4. Pettigrew JD and Dreher B. *Proc R Soc London* **B232**, 297-321 (1987).
5. Lepore F, Samson A, Paradis M-C, Ptito M *et al.* *Exp Brain Res* **90**, 129-140 (1992).
6. Wang C and Dreher B. *Exp Brain Res* **108**, 257-272 (1996).
7. Bacon BA, Lepore F and Guillemot J-P. *Exp Brain Res* **134**, 464-476 (2000).
8. Guillemot J-P, Paradis M-C, Samson A, Ptito M *et al.* *Exp Brain Res* **94**, 405-417 (1993).
9. Lennie P. *Vision Res* **7**, 561-94 (1980).
10. Dreher B. Thalamocortical and corticocortical interconnections in the cat visual system: Relation to the mechanisms of information processing. In: Pettigrew JD, Sanderson KJ and Levick WR, eds. *Visual Neuroscience*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 290-314.
11. Bergeron A, Tardif E, Lepore F and Guillemot J-P. *Neuroscience* **1**, 121-134 (1998).
12. Anzai A, Ohzawa I and Freeman RD. *Proc Nat Acad Sci.* **94**, 5438-5443 (1997).
13. Ohzawa I and Freeman RD *J Neurophysiol* **56**, 221-242 (1986a).
14. Ohzawa I and Freeman RD. *J Neurophysiol* **56**, 243-259 (1986b).
15. Morley JW and Vickery RM. *NeuroReport* **11**, 2241-2244 (1999).

16. Mimeault, D, Saint-Amour, D, Lepore F and Guillemot, J-P. *Neuroscience abstract* 40, 4, S640 (1999).
17. Erwin E and Miller KD. *J Neurosci* **15**, 7212-7229 (1999).
18. Tusa RJ, Rosenquist AC and Palmer LA. *J Comp Neurol* **4**, 657-78 (1979).
19. Bishop PO, Kozak W and Vakkur GJ. *J Physiol* **163**, 466-502 (1962).
20. De Valois RL, Albrecht DG and Thorell LG. *Vision Res* **22**, 545-559 (1982).
21. Skottun BC, De Valois RL, Grosoe DH, Movshon JA, Albrecht DG *et al.* *Vision Res* **31**, 1079-1086 (1991).
22. Scannell JW, Grant S, Payne BR and Baddeley R. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **355**, 21-35 (2000).
23. Casanova C, Freeman RD and Nordmann JP. *J Neurophysiol* **2**, 544-57 (1989).
24. Kruger K, Donicht M, Muller-Kusdian G, Kiefer W *et al.* *Exp Brain Res* **3**, 510-516 (1988).
25. Khayat PS, Saint-Amour D, Molotchnikoff S, Lepore F *et al.* *Eur J Neurosci* **5**, 1727-1738 (2000).

FIGURE LEGENDS

Figure 1 : Examples of peri-stimulus time histograms (PSTH), indicating the response at each phase disparity, from which were derived the phase sensitivity profile. The response to monocular ipsilateral (i) and contralateral (c) stimulation are also shown at the top of each set of PSTHs. Response profile of this complex cell shows a facilitation interaction and an optimal response at 247.5° phase disparity. This cell was tested with a drifting (direction : 0° ; temporal frequency : 4 Hz) sinusoidal grating (0.28 c./deg.) at 30% contrast.

Figure 2 : Examples of phase disparity tuning for six binocular cells. Cells A to E are phase sensitive showing facilitation (A, C, D, E) or summation interactions (B). Cell F shows a phase insensitive profile. C and I represent the monocular responses of the contralateral and ipsilateral eye respectively.

Figure 3 : Relationship between the spatial displacement and the optimal spatial frequency of phase sensitive cells (A). This relationship is significant and is negatively correlated. The relationship (B) between the spatial displacement bandwidth and the optimal spatial frequency of the phase sensitive cells is also negatively correlated.

ACKNOWLEDGEMENT

This study was supported by grants from the Natural Science and Engineering Research Council and the Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche awarded to Jean-Paul Guillemot and Franco Lepore.

FIGURE 1

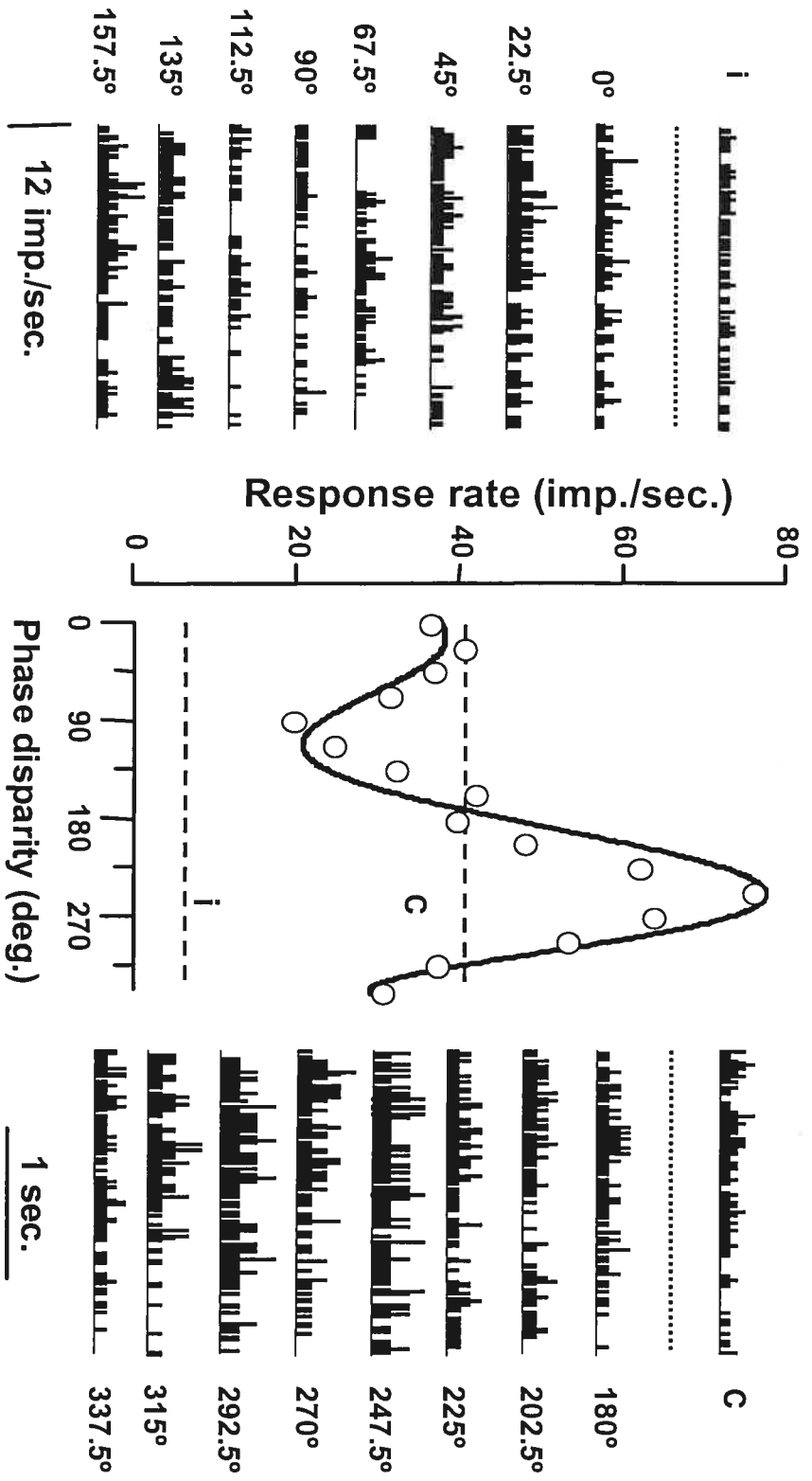


FIGURE 2

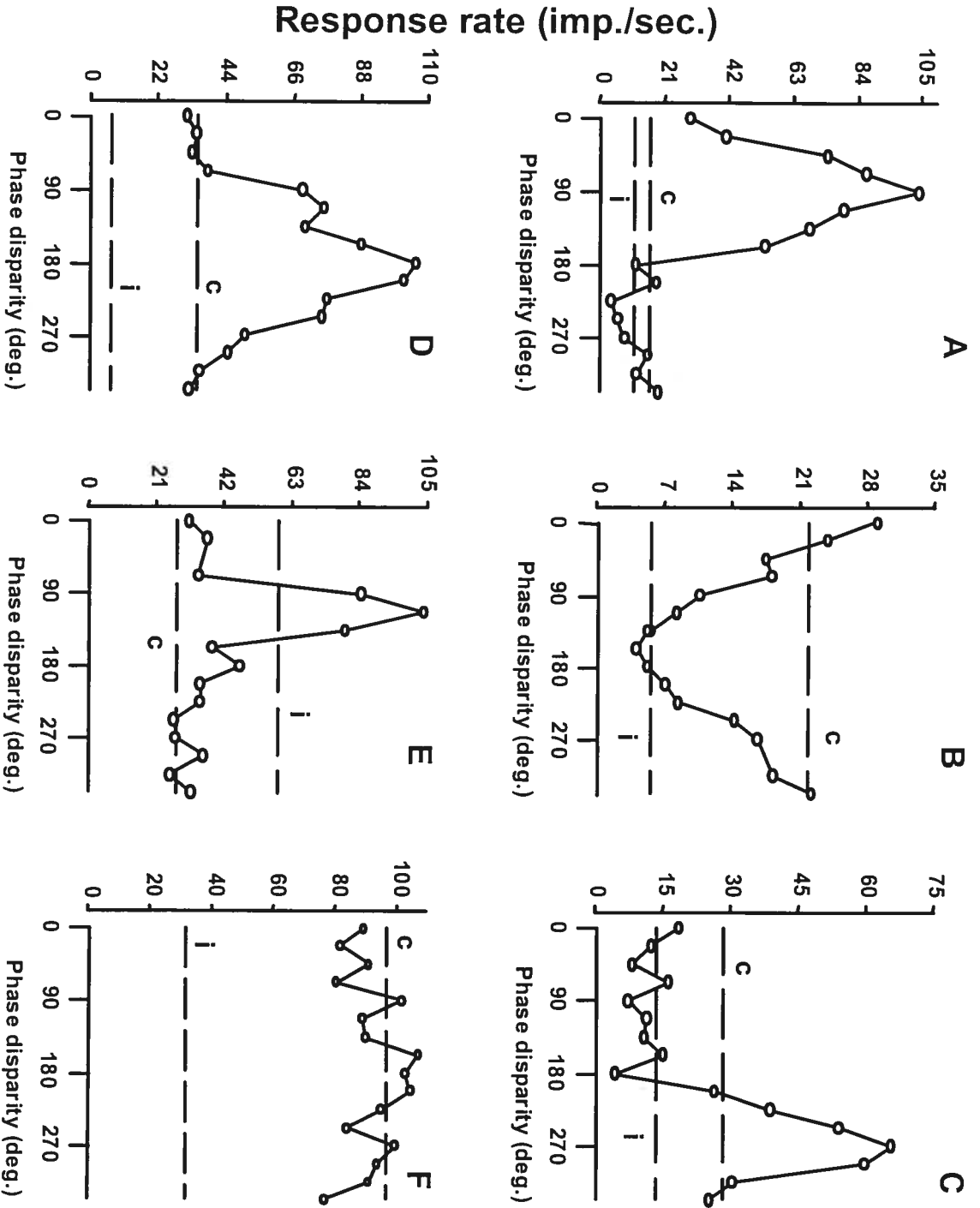
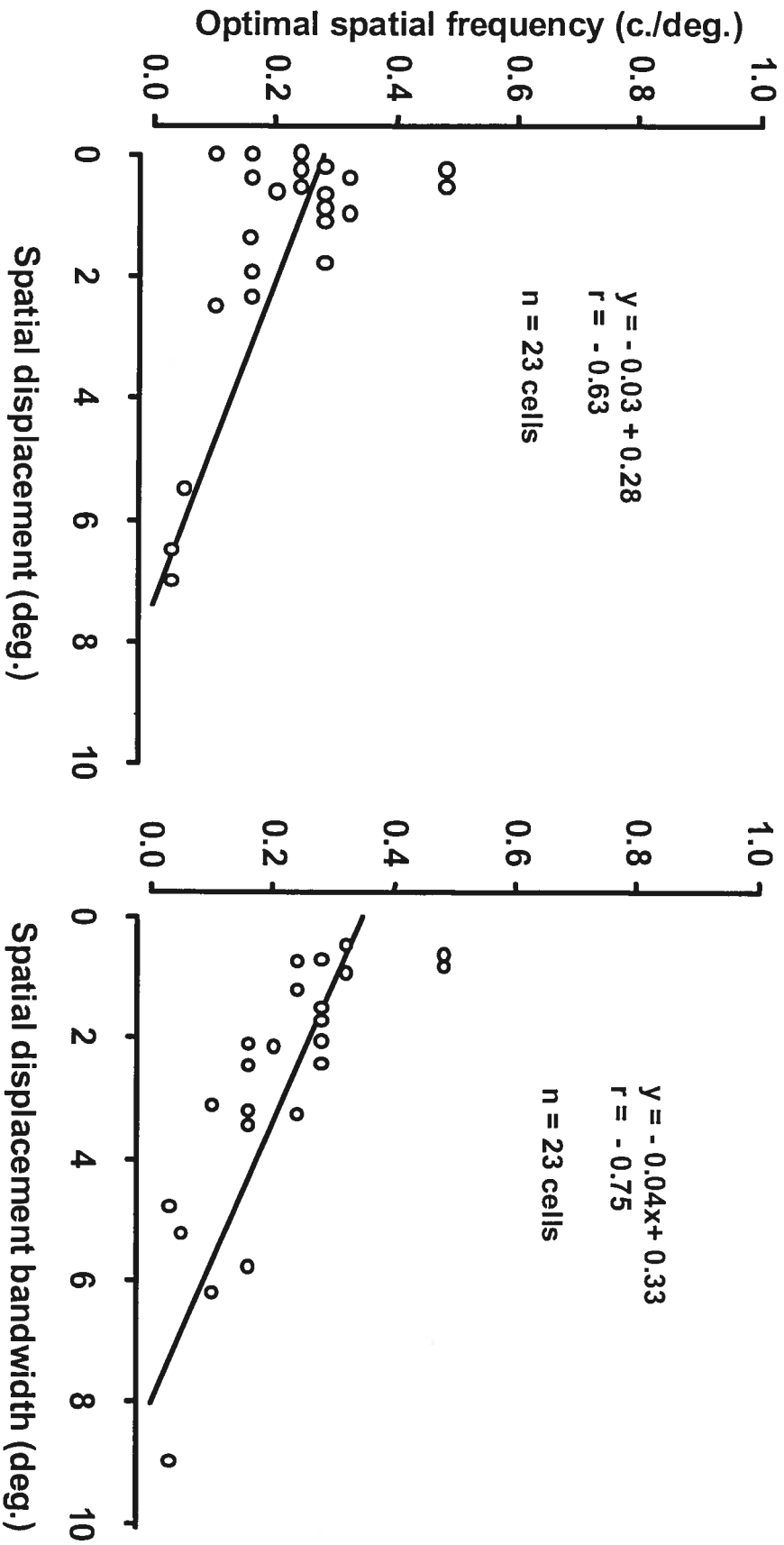


FIGURE 3



CHAPITRE 3

Article # 2:

Phase-disparity coding in extrastriate area 19 of the cat
Journal of Physiology (2002), 545.3, 987-996

PHASE-DISPARITY CODING IN EXTRASTRIATE AREA 19 OF THE CAT.

Daniel Mimeault¹, Valérie Paquet¹, Franco Lepore¹, Jean-Paul Guillemot¹⁻²

¹Université de Montréal, Groupe de Recherche en Neuropsychologie Expérimentale,
Département de Psychologie, C.P. 6128, Succ. Centre-Ville, Montréal, H3C 3J7,
Canada.

²Université du Québec à Montréal, Département de Kinanthropologie, C.P. 8888,
Succ. Centre-Ville, Montréal, H3C 3P8, Canada.

Correspondence should be addressed to:

Dr. Jean-Paul Guillemot
Département de Kinanthropologie
Université du Québec à Montréal
C.P. 8888, Succ. Centre-Ville
Montréal, H3C 3P8, Canada

Tel # (514) 343-7298 Fax # (514) 343-5787

e-mail address: XXXXXXXXXX

Running Title: Binocular processing in area 19 of the cat

Key Words: Stereopsis, extrastriate areas, spatial disparity

SUMMARY

Binocular interactions were investigated in area 19 of the anesthetized cat using dichoptically presented phase-shifted static spatial frequency gratings that flickered at a fixed temporal rate. More than $2/3$ of the binocular cells showed phase specificity to static phase disparities leading to either summation or facilitation interactions. This proportion of spatial disparity selectivity is higher than that shown for the same area ($1/3$ of the units) when drifting light bars or drifting spatial frequencies were used to create disparities. The range of phase disparities encoded by binocular cells in area 19 is inversely related to the optimal spatial frequency of the dominant eye. Thus, cells in this area are tuned to coarse spatial disparities which, as supported by behavioral studies, could reflect its involvement in the analysis of stereoscopic pattern having gross disparities but devoid of motion cues. Because of the nature of its interconnections with numerous visual cortical areas, area 19 could serve as a way station where stereoscopic information could be first analyzed and sent to other higher order areas for a complete representation of three-dimensional objects.

INTRODUCTION

The early work of Hubel and Wiesel (1962) showed that the signals from each eye converge upon single neurons in striate cortex. The great majority of these binocular neurons are highly selective to interocular disparities between image features and are known to form the neural substrate of depth perception (Barlow *et al.*, 1967; Nikara *et al.*, 1968). Thus, the neural interactions required for two of the fundamental properties of binocular vision, namely, stereopsis and fusion, are initiated at this first site of binocular convergence.

Several studies have shown that binocular cells in several visual areas of both cat and monkey are able to code interocular disparities as in striate area (for a review see Cumming & DeAngelis, 2001). Indeed, in the monkey, disparity sensitive neurons were identified in most of its visual areas. However, based on behavioral studies and on the proportion of disparity detectors in the various areas, it has long been advanced that disparity processing is mainly carried out by areas located along the so-called dorsal stream (Maunsell & VanEssen, 1983; Livingstone & Wiesel, 1987). Thus, studies have shown that a topographical map of disparity selective cells is present in the thick stripes of monkey's area V2 (Ts'o *et al.*, 2001) and recent evidence reported a columnar organization of disparity selective units in higher order extrastriate middle temporal (MT) area (DeAngelis & Newsome, 1999). The latter area receives massive inputs from the thick stripes of V2 (De Yoe & Van Essen, 1985; Shipp & Zeki, 1985). Areas along the dorsal stream are commonly known to process visual information related to motion and stereomotion and their ablations

greatly affect perception of depth. Recent studies have, however, shown that cells in area V4 and in infero-temporal area (IT), both located along the ventral stream, can also code binocular disparities (Uka *et al.*, 2000; Hinkle & Connor, 2001). The former provides the major source of input to IT (Felleman & VanEssen, 1987). Although disparity-selective neurons in area IT are locally clustered, no clear columnar organization has been shown (Uka *et al.*, 2000). A common property of cells located along the ventral stream is that they tend to respond best to complex forms, independently of the motion component of the stimulation. Inversely, cells in area MT and those along the dorsal stream contain only few units responding to binocular disparities devoid of motion cues (DeAngelis & Newsome, 1999).

In the cat visual system, there is no clear-cut segregation of information as in the monkey. However, parallel inputs from the retina (the X-, Y- and W- classes of retinal ganglion cells) to different visual areas have led Pettigrew & Dreher (1987) to propose a model for the functional processing of disparity information. The cat's visual system is provided with a large proportion of disparity-selective detectors. Indeed, numerous areas along with the striate (area 17) area (Lepore *et al.*, 1992; Ohzawa *et al.*, 1996, 1997) contain binocular cells responding selectively to interocular disparities created by drifting light bars or drifting sinusoidal gratings (area 19: Guillemot *et al.*, 1993; Mimeault *et al.*, 2002b; area 21a: Wang & Dreher, 1996; Vickery & Morley, 1999; posteromedial lateral suprasylvian area (PMLS): Mimeault *et al.*, 2002a). The proportion of disparity-selective units varies from one area to another. Although, it is clear that a larger number of these units (close to 80%) are found in area PMLS (an homologue of area MT, see Payne, 1993) while the

smallest proportion (less than 40%) are found in area 19 (Bacon et al., 2000; Mimeault *et al.*, 2002a; Mimeault *et al.*, 2002b). It appears that area PMLS of the cat, like its presumed primate homologue area MT, plays an important role in binocular processing and stereoperception (DeAngelis & Newsome, 1999; Mimeault et al., 2002a).

No study has attempted to verify whether cells in cortical areas of the cat respond selectively to binocular disparities without motion (drifting) components in the stimulation, which are not necessarily present in the normal viewing of a tridimensional scene. A good candidate for this sort of coding, as suggested by behavioral and anatomical studies, could be area 19. This extrastriate area receives direct projections from the C-laminae of the dorsal lateral geniculate nucleus, the extrageniculate structures such as the medial part of the lateral posterior complex and from the medial interlaminar nucleus (Holländer & Vanegas, 1977; Berson & Graybiel, 1978). As these subcortical regions receive both Y and W inputs from the retina, area 19 is likely to be innervated by these two kinds of inputs. However, functional anatomy studies suggest that the principal visual input to area 19 is provided by the W channel (Dreher *et al.*, 1980; Dreher, 1986). Thus, it is likely that poor direction selectivity and relatively poor orientation selectivity of area 19 neurons combined with their fairly sharp spatial selectivity (Duysens *et al.*, 1982a, 1982b) are related to paucity of X-type input and predominance of W-type input to this area. Moreover, behavioral studies indicate that area 19 is involved in form discrimination (Doty, 1971; Sprague *et al.*, 1977; Hugues & Sprague, 1986), in the detection of stationary or moving figures on either stationary or moving noisy backgrounds

(Krüger *et al.*, 1988; Dinse & Krüger, 1990) and in texture segregation (De Weerd *et al.*, 1994). In a recent study (Khayat *et al.*, 2000), we also suggested that area 19 is implicated in form perception and texture segregation.

Experimental results suggest that neurons in area 19 have all the properties needed to code binocular disparities in large proportions. Indeed, these cells are mostly binocularly driven with small receptive field sizes, occupying the central part of the visual field (Hubel & Wiesel, 1969; Pettigrew & Dreher, 1987; Bergeron *et al.*, 1998). The spatio-temporal properties of the left and right receptive fields are quite similar and highly matched (Bergeron *et al.*, 1998) and stimulation of both eyes evokes strong interactive effects (Pettigrew & Dreher, 1987; Guillemot *et al.*, 1993; Mimeault *et al.*, 2002b). Thus, it is possible that the reason why only a few (a third) of the binocular neurons in area 19 are disparity selective is due to the inclusion of the motion component in the stimulation (Guillemot *et al.*, 1993; Mimeault *et al.*, 2002b). The aim of the present study was to verify whether the receptive fields of binocular cells in area 19 are able to code selectively and show specific interactions to binocular presentations of phase-shifted spatial frequency gratings that are devoid of motion cues.

METHODS

Animal preparation

The experiment was carried out on 10 adult cats weighting between 2 to 4 kg, which came from a Université de Montréal approved supplier. All manipulations were carried out in accordance with the guidelines proposed by the Canadian Council on Animal Care and with those of the National Institute of Health (NIH). The university animal care committee approved all experimental protocols. All efforts were made to ensure the humane treatment of the animals and to minimize the number used.

The techniques of animal care and preparation, anesthesia, surgery, recording, data analysis and eye movements control have been fully described in previous papers and will only be summarized herein (Bergeron *et al.*, 1998; Mimeault *et al.*, 2002a). On the day prior to the experiment, the animal was injected (i.m.) with 2 ml/kg of dexamethasone sodium phosphate (5 mg/ml; Vetoquinol Canada Inc., Joliette, Canada) to limit inflammation during surgery. Before the induction of the anesthesia the cat received an i.m. injection of atropine (Atro-Sol, 0,2 mg/kg; Ormond Veterinary Supply Ltd, Lancaster, Canada). The induction of the anesthesia was performed using a facemask with a gaseous mixture of nitrous oxide, oxygen (N₂O: O₂, 70:30) and Isoflurane (5%; Bimeda-MTC Animal Health Inc., Cambridge, Canada). The animal was intubated with an endotracheal tube connected to a respiratory pump and the rate was controlled so as to maintain a constant level of expired CO₂ (4 ±0.5%). Throughout the surgery, the anesthesia level was maintained

constant (1 to 2%) to keep the animal deeply anesthetized. A small trepanation was performed over the cortex representing area 19 (AP: 5 to -5; L: 4 to 8). A tungsten microelectrode that had an impedance of 3-6 M Ω (measured at 1000 Hz) was lowered into area 19 where the center of the visual field is represented (Tusa *et al.*, 1979).

All pressure points and incision sites were routinely infiltrated with local anesthetic (Xylocaine, Astra Pharma Inc., Mississauga, Canada). At the end of the surgery, the anesthesia level was reduced progressively (0.5% per 15 min.) to a final level of 0.5%, which was then kept constant during all the recording session. Body temperature was maintained constant (38° C) with the help of a heated water pad. The absence of reflexes and a stable heart rate established that the level of anesthesia was sufficient. During the recording sessions, the EEG and heart rate were monitored intermittently yet regularly, the former showing slow-wave activity and the latter a stable rate. From that point on, neuromuscular blockade was established with a mixture of gallamine triethiodide (Flaxedil: 200 mg; Rhone-Poulenc, Montréal, Canada) and d-tubocurarine (Tubarine: 15 mg; Sigma Chemicals, St. Louis, MO, USA) dissolved in a 30 ml solution of lactated Ringer with dextrose (5%). This mixture was continuously infused during the experiment through the saphenous vein (5.6 ml/h) to maintain neuromuscular blockade of the extraocular muscles. During neuromuscular blockade and throughout the recording sessions, artificial respiration was given to the animal using a respiratory pump. A full 2h period of stabilization was allowed before the beginning of the recording sessions.

To prevent dehydration of the eyes, and improve image resolution, neutral contact lenses with an artificial pupil (3 mm) were placed on both eyes. The optic

disks and major blood vessels were projected onto a tangent screen located at 57 cm from the nodal point of each eye. Then, appropriate dioptric lenses, as dictated by direct ophthalmoscopy, were placed in front of the eyes of the animal. The relative position of the areae centrales were considered to be located 16° medially and 7.5° below the iso-elevation of the center of each optic disk (Bishop et al., 1962). The optic quality of the eyes and the position of the optic disks and major blood vessels were routinely checked before and after each quantitative protocol.

Visual stimulation and recording

Upon isolating a cell, the positions and limits of the receptive fields were first mapped on a translucent screen, located 57 cm from the animal's eyes, with light and dark bars using a manually controlled projector. The optical axis of the dominant eye was deviated, with the help of a prism, onto the tangent screen. This allowed both simultaneous and independent stimulation of each receptive field. The optimal stimulus parameters (orientation, width and length) were determined with sinusoidal spatial frequency gratings generated by a G3 Macintosh computer using Pixx software (version 2.05). The stimulation field ($70^\circ \times 52^\circ$) was back-projected with a LCD projector (Mitsubishi LVP-X100A) and the mean luminance of this field was 40 cd/m^2 . The resolution of the image was 11.9 pixels/degree and the refresh rate was 75 Hz.

After determining carefully the limits of the receptive fields, the optimal orientation, temporal frequency and monocular spatial frequency tuning function was assessed for each cell. Thus, stimulation consisted of sinusoidal gratings whose

contrast was modulated over time but not across space. That is, for each presentation, a grating appeared from a blank luminous field (contrast = 0%), and the contrast of the pattern was increased sinusoidally to attain a maximum value that ranged between 20-50%. The contrast of the spatial frequency grating flickered in each eye (i.e., increased from 0% to maximum and decreased to 0%) at a temporal rate of 1 to 6 Hz without ever changing its position in space. These static sinusoidal gratings were modulated in spatial frequency by steps of 0.25 octaves varying from 0.04 c./deg. to 2.4 c./deg. and presented in each receptive field in a pseudo-random fashion. Each spatial frequency was presented 10 times at the best estimated orientation and temporal frequency (1 to 6 Hz).

A trial started with a gradual increase in contrast of the spatial frequency over a period of 500 ms, until it reached the appropriate contrast. The gradual increase was carried out in order to avoid a transient cell response to the sudden appearance of the stimulus. Then the spatial frequency grating was presented for 1000 to 2000 ms and an interval of 10 s to 15 s was introduced between trials to minimize cell adaptation. While stimulating one receptive field, a blank field (mean luminance: 40 cd/m²) was presented in the other. Special care was taken to adjust the size (width and length) of the gratings to the size of each receptive field in order to obtain the highest response rate. The receptive fields were classified following the procedures and criteria proposed by Skottun *et al.* (1991) and DeValois *et al.* (1982) in terms of simple, complex and end-stopped categories. The principal inclusion criteria for the latter class was that the cell preferred an oriented grating of optimal length, whereby extending the stimulus out of the boundaries of the receptive field caused an

important decrease in response (end-stopping). This category therefore included both simple and complex receptive fields.

The phase disparity tuning function was next assessed by stimulating both eyes simultaneously with the optimal spatial frequency of the dominant eye having the same contrast and temporal frequency used to determine the spatial frequency tuning function.

The spatial phase of the optimal spatial frequency was varied in either eye, which created phase disparities. Phase disparities varied by steps of 22.5° and ranged from 0° to 337.5° . While the optimal spatial frequency of one eye flickered at its specific temporal rate and spatial position, the other flickered at the same temporal rate appearing at the same spatial position (phase = 0°) or at a disparate spatial position (phase = 22.5° to 337.5°). For control purposes, monocular stimulation of each eye and a null condition (blank field) were interleaved with the disparity conditions in the stimulation protocol.

Histology

Electrolytic lesions were made in each recording track. At the end of the experiment, the cat was deeply anesthetized with 5% Isoflurane (Bimeda-MTC Animal Health Inc., Cambridge, Canada), and perfused through the heart with isotonic saline followed with formalin (10%). The brain was removed, placed in formalin and prepared for histology. Blocks of tissue containing the electrode tracks

were coronally sectioned (40 μm) using a freezing microtome and stained with cresyl violet. All the recorded cells were in area 19.

RESULTS

A total of 62 binocular cells were recorded and studied in detail. The receptive fields of the majority of the recorded cells were classified in either complex (58%) or end-stopped complex categories (31%). The remaining were classified into simple (3%) and end-stopped simple (8%) categories. The receptive fields of the cells were usually small in size and their spatio-temporal properties were comparable with those shown by others (Tanaka *et al.*, 1987; Bergeron *et al.*, 1998). However, since we used static spatial frequency gratings instead of drifting gratings, the optimal spatial frequency and spatial bandwidth distribution are therefore worth examining more fully. Since these spatial properties for the left and right receptive fields were closely matched, as appears to be a common feature for cells in this area (Bergeron *et al.*, 1998), only the properties derived from the dominant eye will be briefly exposed. A typical cell, whose dominant receptive field was the ipsilateral one, is shown in figure 1A. As was the case for all the other units recorded, the cell has a band-pass tuning function and is optimally excited by a spatial frequency of 0.32 c./deg.. The spatial bandwidth was measured at half-height of the spatial frequency tuning curve. This measure is considered to be a good indicator of a cell's selectivity to spatial frequencies. The cell shown in figure 1A is relatively selective to spatial frequencies having a spatial bandwidth of 1.3 octaves. The cell shown in figure 1B was optimally excited by stimulation coming from the contralateral eye. The optimal spatial frequency of the latter is relatively low (0.16 c./deg.). This cell is highly selective to spatial frequencies with a narrow bandwidth of 0.85 octaves.

The distribution of the optimal spatial frequencies for the dominant eye for 62 cells is shown in figure 1C. Most of the cells were sensitive to low spatial frequencies (mean = 0.18 c./deg.; σ = 0.13 c./deg.) ranging from 0.04 to 0.56 c./deg., although some (8%) units were sensitive to higher spatial frequencies (≥ 0.41 c./deg.). A closer examination of figure 1C reveals that a large proportion of cells (60%) are selective for optimal spatial frequencies ≤ 0.16 c./deg. and some (32%) for even lower optimal spatial frequencies (≤ 0.08 c./deg.). The overall distribution of the optimal spatial frequency is not significantly different from what we had previously shown (Bergeron *et al.*, 1998; t-test $p \geq 0.05$). The distribution of the spatial frequency bandwidths for the dominant eye of all recorded units is shown in figure 1D. The spatial bandwidth ranged from 0.45 to 3.6 octaves (mean = 1.6 octaves; σ = 0.82 octaves). Most of the cells (71%) were highly selective to spatial frequencies having bandwidths ≤ 1.8 octaves, although a few units (13.3%) were tuned to coarse spatial frequencies (≥ 3.1 octaves). Our results suggest that cells in area 19 act as fine spatial frequency analyzers, a property that has often been attributed to cells in area 17 (Movshon *et al.*, 1978). These results are not significantly different from those obtained using drifting gratings (results compared to Bergeron *et al.*, 1998; t-test $p \geq 0.05$).

----- insert figure 1-----

Figure 2 shows the tuning curve to phase disparity of a typical end-stopped simple cell. The peristimulus time histograms (PSTHs) obtained from stimulation of

each eye are shown on either side of the tuning response profile. The PSTHs at the lower left and right of figure 2 show the modulated monocular response to the optimal spatial frequencies. It is clear that the maximum increment in response amplitude for this cell occurred at a phase disparity of 67.5° . The binocular response obtained at the worst phase disparity condition is situated between that of the contralateral and the ipsilateral monocular responses, as revealed by a decrease in amplitude shown by the PSTHs. The summed values of each PSTH at a particular disparity was used to defined a point on the tuning response curve.

----- insert figure 2-----

Figure 3 shows the phase disparity tuning curves of six binocular cells. In order to classify the phase disparity interactions, the tuning response to phase disparity must show a modulation profile. Thus, a modulation index was calculated using the formula: $((OR - WR / OR + WR) * 100)$, where OR represents the optimal response at one phase disparity and WR the worst response at another disparity (Hammond, 1991; Mimeault *et al.*, 2002a). For example, a cell having an index of 100% must have a null response (complete inhibition) at a specific phase disparity. A cell must have an index $\geq 30\%$ to be considered phase disparity sensitive (Hammond, 1991; Mimeault *et al.*, 2002a). These phase sensitive cells often show binocular interactions of either facilitatory or summative types. The former is present when responses to binocular stimulations are higher than the sum of both monocular

responses and the latter, when binocular responses are higher than the best monocular response (i.e. the dominant receptive field).

Of all the cells ($n = 62$) studied, a total of 29% exhibited binocular interactions that were not phase specific. The tuning curve of cell A shown in figure 3 shows some binocular summation interactions at its optimal phase disparity but has a modulation index of only 23%. Phase disparity between the gratings, therefore, does not significantly influence the responses of the cell. Thus, two classes of profiles can be easily distinguished from the phase disparity tuning curves: phase sensitive and phase insensitive categories

A total of 71% (44/62) of the recorded neurons fulfill the modulation classification criteria ($\geq 30\%$) mentioned above and are thus classified as phase sensitive. Of these, 37 (84%) showed facilitation and the remaining demonstrated summation interactions. A mirror image of these types of interactions could also be seen for the worst response: the cell showed either strong inhibition at some disparity values, so that its response was even below that of the non-dominant eye or an occlusive response to binocular stimulation such that the response was weaker than that of the dominant eye but stronger than the response of the non-dominant eye.

Typical phase disparity tuning profiles for sensitive cells are presented in figure 3. The cell whose binocular phase disparity tuning profile is illustrated in B shows facilitation interactions around the optimal (180°) phase disparity and a moderate modulation index of 66%. The binocular response at the worst phase disparity is at the level of the non-dominant monocular response. The phase-sensitive neuron in C is optimally responsive to a phase disparity of 135° , which represents a

summation interaction. However, it has a high (85%) modulation index. This is due to the fact that the binocular responses at other phase disparities (202.5° to 67.5°) show inhibitory effects, where responses are lower than that of the non-dominant eye. The phase-sensitive cell whose tuning is shown in figure 3D has a facilitation interaction at a phase disparity of 90° while binocular responses at about 180° away from this optimal value are lower than that of the non-dominant eye. The latter cell has a modulation index of 69%. The tuning profile illustrated in figure E shows a cell optimally excited at a phase disparity of 292.5° while its binocular response is nearly abolished at a phase disparity of 135° resulting in a strong modulation index of 96%. A summation interaction is present at an optimal phase disparity of 225° for the cell whose phase disparity profile is shown in figure 3F. The binocular response at the worst phase disparity is between the levels of the monocular contralateral and ipsilateral responses. This cell is characterized by a weak (57%) modulation index.

----- insert figure 3-----

The distribution of the modulation indices of 44 phase sensitive cells is shown in figure 4A. Cells having a modulation index $< 30\%$ (phase insensitive) were not included in the distribution. In general, cells in area 19 have high modulation indices (mean 74%) ranging from 43% to 97%. Indeed, an important proportion (66%) of the cells have strong modulation indices situated between 75% and 90%. Moreover, a non-negligible proportion (12%) have even stronger modulation indices $\geq 91\%$. Except for the cells we classified as phase insensitive using a strict phase sensitivity

classification criteria of 30%, all phase sensitive neurons had modulation indices \geq 43%.

----- insert figure 4-----

The amount of interaction of the phase disparity sensitive neurons varied quite extensively, from simple summation to strong facilitation. In order to quantify the extent of the interactions across the complete sample of sensitive neurons, a facilitation index was calculated using the formula: $(OR / (I + C))$ where OR represents the (best) optimal response to binocular phase stimulation and I and C the monocular ipsilateral and contralateral responses, respectively. Cells having a facilitation index \geq 1 are those whose binocular responses are higher than the sum of both monocular responses (facilitation interaction) whereas those having an index $<$ 1 have responses to binocular stimulation which are only greater than those of the dominant monocular response (summation interaction). Figure 4B shows the relationship between the facilitation index and the modulation index. Values that are located below the dashed line represent summation whereas those above this line represent facilitation interactions. Most of the phase-disparity sensitive cells (37/44) show facilitation while the remaining show summation interactions. These interactions seem to be closely related with the modulation profiles, as revealed in figure 4B. Indeed, a significant correlation between these two indices was found ($r = 0.4$; $p \leq 0.001$). Cells that exhibit strong facilitation interactions tend also to have strong modulation tuning

profiles while those showing simple summation interactions have more moderate modulation tuning profiles.

----- insert figure 4-----

Since phase disparity corresponds to a change of position of the spatial frequency gratings inside the left and right receptive fields, cells having low optimal spatial frequencies should have larger spatial displacements than cells having higher optimal spatial frequencies for identical phase disparity values. Figure 5A shows the distribution of spatial displacement in degrees (mean = 1.62 degrees; σ = 1.60 degrees) of visual angle. Results show that more than half of the phase sensitive cells (52%) are able to code small (< 1.5 degrees) spatial displacements between the left and right receptive fields although a few (less than 15%) code values \geq 3.5 degrees. The cell whose phase disparity profile is presented in figure 3E has an optimal spatial displacement of 1.86 degrees which is close to the average spatial displacement of our sample. However, cell B and cell D code larger and smaller spatial displacements, respectively. Indeed, the former has an optimal spatial displacement of 3.57 degrees while the latter, 0.45 degrees. The remaining cells code large spatial displacements (cell C = 3.13 degrees; cell F = 3.11 degrees). Figure 5B presents the relation between the spatial displacement and the optimal spatial frequency of the dominant eye. Cells responding to low optimal spatial frequencies code larger spatial displacements whereas those having higher optimal spatial frequencies generally code smaller spatial displacements. Indeed, a highly significant negative correlation was found ($r =$

-0.4; $p \leq 0.001$). For example, cell D has an optimal spatial frequency of 0.56 c./deg. and codes optimally a small spatial displacement of 0.45 degrees, while cell F, who's optimal spatial frequency is 0.1 c./deg., codes a larger spatial displacement of 3.11 degrees.

In order to quantify the selectivity for phase disparity, a spatial phase bandwidth in terms of visual angle was calculated at half-height of the phase disparity tuning curves. The distribution of this spatial phase bandwidth is shown in figure 5C. A homogenous distribution was found: some cells are finely tuned while others are coarsely tuned to phase disparity (mean = 3.05 degrees; $\sigma = 2.27$ degrees). Indeed, a total of 12% of cells are highly selective to phase disparities (≤ 0.5 degrees) while some 19% of the units have larger phase bandwidths ≥ 5.1 degrees. Cells B and F shown in figure 3 are coarsely selective to phase disparity having phase bandwidths of 4.6 degrees and 4.28 degrees, respectively, contrasting with cells D and E, which are sharply tuned. In effect, the latter has a narrow phase bandwidth of 0.72 degrees and the former, 0.5 degrees. Finally, cell C has a phase bandwidth of 2.05 degrees. The spatial phase bandwidth is plotted against the optimal spatial frequency of the dominant eye for each phase sensitive cell in figure 5D. The results indicate that cells code a larger range of phase disparities when they are sensitive to low optimal spatial frequencies whereas they seem to code a smaller range of phase disparities when they are sensitive to higher optimal spatial frequencies. This highly significant negative correlation ($r = -0.74$; $p \leq 0.001$) is represented by the regression line in figure 5D. These results clearly show that phase disparity sensitivity is dependent on optimal

spatial frequency. Indeed, large phase disparities are coded by cells having low spatial frequencies and inversely for small phase disparities.

----- insert figure 5-----

DISCUSSION

The main objective of this study was to determine if binocular neurons could encode a static form of disparity for stimuli that are devoid of motion cues and if they do, to quantify the interactions. Our study shows that cells in area 19 do in fact selectively code static phase disparities. Indeed, a total of 71% of the recorded cells showed modulated tuning response profiles and facilitation (84%) or summation interactions (16%).

Other studies have also demonstrated that cells in area 19 exhibit strong interactive effects when both eyes are stimulated simultaneously at disparate retinal loci (Pettigrew & Dreher, 1987; Guillemot *et al.*, 1993). From our laboratory, Mimeault *et al.* (2002b) in fact found that 38% of cells manifested interaction effects when drifting gratings were used to create the disparities. The major difference between the present study and those mentioned above is that we did not include a motion component in the stimulation. Indeed, a drifting grating is a periodical stimulus that constantly changes its spatial position over time, while a static grating is also a periodical stimulus in that it is modulated in contrast, but its spatial position and thus its spatial disparity in a binocular presentation is constant over time. The results, therefore, clearly indicate that for this area stationary gratings presented with different spatial offsets to each eye are more efficient in driving the cells than moving gratings.

The disparity tuning curves of the cells reveal that area 19 may be implicated in the process of analyzing the coarse spatial aspects of a three-dimensional scene.

Indeed, our results show that cells in area 19 are coarsely selective to spatial disparities having relatively large spatial phase bandwidths (mean = 3.05 degrees). This large selectivity can be explained by inputs to area 19. One of the major projections to area 19 is from the lateral-posterior pulvinar complex (Dreher, 1986) where cells have large receptive fields and coarse spatial tuning properties (Casanova *et al.*, 1989). These make them inappropriate to signal fine spatial characteristics of disparity tuned neurons. A similar argument could be made for its other major subcortical sources of inputs, namely, the Y and W inputs from the C-lamina of the lateral geniculate nucleus and the medial interlaminar nucleus. On the other hand, in the present study, we found receptive fields of cells that were small in size and some were highly selective to spatial frequencies (mean = 1.6 octaves; see figure 1D). These properties are generally attributed to simple cells in area 17 (Movshon *et al.*, 1978). Cells in area 19, although mainly coarsely selective to phase disparities, do in some cases code small spatial displacements (< 0.5 degrees; see figure 5A) and have very narrow (< 0.5 degrees; see figure 5C) phase bandwidths. An example of this fine selectivity is evident for cell D in figure 3. This fine spatial disparity selectivity could be explained by its direct inputs from areas 17-18 (Rosenquist, 1985; Scannell *et al.*, 1995). These latter areas are known to code fine spatial selectivity (Movshon *et al.*, 1978; Lepore *et al.*, 1992).

Behavioral studies showed that the integrity of the X system is not required for the discrimination of form (Doty, 1971). However, its disturbance produces a significant reduction of visual acuity (Berkeley & Sprague, 1979). This suggests that the Y and W systems, which are present in area 19 of the cat, could play a role in the

analysis of form and coarse spatial details of the visual scene. Binocular cells in area 19 that are sensitive to static phase disparities could be implicated in the analysis of aspects of a three-dimensional scene that does not require high spatial resolution. The analysis of the texture of objects is one such possibility and is supported by a study from our lab that showed that an important proportion of cells in area 19 responded to textured bars on textured backgrounds (Khayat *et al.*, 2000).

A parallel can be made between the processing of disparity information for cat and monkey. Since many neurons in the dorsal visual pathway of the monkey are disparity selective, it has been thought that this pathway was the most important for stereopsis (Maunsell & VanEssen, 1983; Livingstone & Wiesel, 1987). However, Uka *et al.* (2000) have shown that large proportion of cells in area IT located along the ventral visual pathway are selective to binocular disparities, which suggest that there is more than one pathway for stereopsis. Area V4, also having a large proportion of disparity selective units, is a probable source of disparity information for IT (Hinkle & Connor, 2001). In the cat, it has been shown that the largest proportion of disparity selective cells are found in areas 21a and PMLS (Vickery and Morley, 1999; Bacon *et al.*, 2000; Mimeault *et al.*, 2002a). The latter is known, as its homologue MT, to process motion information related to the spatial dimension of the visual scene (Payne, 1993). Studies of Lomber *et al.* (1996a, 1996b), have suggested that the ventral-posterior suprasylvian gyrus (mostly area 20) of the cat could be the homologue of area IT of the monkey. Area 20 receives a major source of inputs from area 19 (Rosenquist, 1985; Scannell *et al.*, 1995). Area 19 of the cat, therefore, which has a large proportion of static-disparity selective cells, as shown in the present study,

could feed disparity information to area 20 as area V4 to IT in the monkey (Hinkle & Connor, 2001).

Considering the numerous connections of the visual cortical areas with area 19 (Rosenquist, 1985; Scannell *et al.*, 1995), it is likely that the disparity processing in area 19 could be forwarded to other visual areas. It is thus possible that this area could serve as a way station to higher order areas. The final analysis of disparity with or without motion cues could be achieved by higher order areas PMLS/21a or 20a, respectively, areas that are strongly connected with area 19 (Rosenquist, 1985; Scannell *et al.*, 1995). Rather than having an independent pathway for disparity processing, the visual system of the cat as in the monkey seems to process disparity information in parallel. Indeed, the multiple visual areas could each play different roles in stereoperception.

REFERENCES

- Bacon, B.A., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (2000). Neurons in the posteromedial lateral suprasylvian (PMLS) area of the cat are sensitive to binocular positional depth cues. *Experimental Brain Research* **134**, 464-476.
- Barlow, H.B., Blakemore, C. & Pettigrew, J.D. (1967). The neural mechanisms of binocular depth discrimination. *Journal of Physiology* **193**, 327-342.
- Bergeron, A., Tardif, E., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (1998). Spatial and temporal matching of receptive field properties of binocular cells in area 19 of the cat. *Neuroscience* **1**, 121-134.
- Berkley, M.A. & Sprague, J.M. (1979) Striate cortex and visual acuity functions in the cat. *Journal of Comparative Neurology* **187**, 679-702.
- Berson, D.M. & Graybiel, A.M. (1978). Parallel thalamic zones in the LP-pulvinar complex of the cat identified by their afferent and efferent connections. *Brain Research* **147**, 139-48.
- Bishop, P.O., Kozak, W. & Vakkur, G.J. (1962). Some quantitative aspects of the cat's eye: Axis and plane of reference of visual field coordinates and optics. *Journal of Physiology* **163**, 466-502.
- Casanova, C., Freeman, R.D. & Nordmann, J.P. (1989). Monocular and binocular response properties of cells in the striate-recipient zone of the cat's lateral posterior-pulvinar complex. *Journal of Neurophysiology* **2**, 544-57.
- Cumming, B.G & DeAngelis, G.C (2001). The physiology of stereopsis. *Annual Review of Neuroscience* **24**, 203-38.

- DeAngelis, G.C. & Newsome, W.T. (1999). Organization of disparity-selective neurons in macaque area MT. *Journal of Neuroscience* **19**, 1398-415.
- De Valois, R.L., Albrecht, D.G. & Thorell, L.G. (1982). Spatial frequency selectivity of cells in macaque visual cortex. *Vision Research* **22**, 545-559.
- De Weerd, P., Sprague, J.M., Vandebussche, E. & Orban, G.A. (1994). Two stages in visual texture segregation: a lesion study in the cat. *Journal of Neuroscience* **14**, 929-948.
- DeYoe, E.A. & Van Essen, D.C. (1985). Segregation of efferent connections and receptive field properties in visual area V2 of the macaque. *Nature* **317**, 58-61.
- Dinse, H.R. & Kruger, K. (1990). Contribution of area 19 to the foreground-background interaction of the cat: an analysis based on single cell recordings and behavioural experiments. *Experimental Brain Research* **82**, 107-122.
- Doty, R.W. (1971). Survival of pattern vision after removal of striate cortex in the adult cat. *Journal of Comparative Neurology* **143**, 341-69.
- Dreher B. Thalamocortical and corticocortical interconnections in the cat visual system: Relation to the mechanisms of information processing. In: Pettigrew JD, Sanderson KJ and Levick WR, eds. *Visual Neuroscience*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 290-314.
- Dreher, B., Leventhal, A.G. & Hale, P.T. (1980). Geniculate input to cat visual cortex: a comparison of area 19 with areas 17 and 18. *Journal of Neurophysiology* **44**, 804-26.
- Duysens, J., Orban, G.A., van der Glas, H.W. & De Zegher, F.E. (1982a). Functional properties of area 19 as compared to area 17 of the cat. *Brain Research* **231**, 279-91.

- Duysens, J., Orban, G.A., van der Glas, H.W. & Maes, H. (1982b). Receptive field structure of area 19 as compared to area 17 of the cat. *Brain Research* **231**, 293-308.
- Felleman, D.J. & Van Essen, D.C. (1987). Receptive field properties of neurons in area V3 of macaque monkey extrastriate cortex. *Journal of Neurophysiology* **57**, 889-920.
- Guillemot, J.-P., Paradis, M.-C., Samson, A., Ptito, M., Richer, L. & Lepore F. (1993). Binocular interaction and disparity coding in area 19 of visual cortex in normal and split-chiasm cats. *Experimental Brain Research* **94**, 405-417.
- Hammond, P., 1991. Binocular phase specificity of striate cortical neurons. *Experimental Brain Research* **87**, 615-623.
- Hinkle, D.A. & Connor, C.E. (2001). Disparity tuning in macaque area V4. *NeuroReport* **12**, 365-369.
- Hollander, H. & Vanegas, H. (1977). The projection from the lateral geniculate nucleus onto the visual cortex in the cat. A quantitative study with horseradish-peroxidase. *Journal of Comparative Neurology* **173**, 519-36.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1969). Visual area of the lateral suprasylvian gyrus (Clare-Bishop area) of the cat. *Journal of Physiology* **202**, 251-260.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1962). Receptive fields, binocular interaction, and functional architecture in the cat's visual cortex. *Journal of Physiology* **160**, 106-154.
- Hughes, H.C. & Sprague, J.M. (1986). Cortical mechanisms for local and global analysis of visual space in the cat. *Experimental Brain Research* **61**, 332-54.

Khayat, P.S., Saint-Amour, D., Molotchnikoff, S., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (2000). Cellular response to texture and form defined by motion in area 19 of the cat. *European Journal of Neuroscience* **5**, 1727-1738.

Kruger, K., Donicht, M., Muller-Kusdian, G., Kiefer, W. & Berlucchi, G. (1988). Lesion of areas 17/18/19: effects on the cat's performance in a binary detection task. *Experimental Brain Research* **3**, 510-516.

Lepore, F., Samson, A., Paradis, M.-C., Ptito, M. & Guillemot, J.-P. (1992). Binocular interaction and disparity coding at the 17-18 border: contribution of the corpus callosum. *Experimental Brain Research* **90**, 129-140.

Livingstone, M.S. & Hubel, D.H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience* **7**, 3416-68.

Lomber, S.G., Payne, B.P. & Cornwell, P. (1996). Learning and recall of form discriminations during reversible cooling deactivation of ventral-posterior suprasylvian cortex in cat. *Proceedings of the National Academy of Science* **93**, 1654-1658.

Lomber, S.G., Payne, B.P., Cornwell, P. & Long, K.D. (1996). Perceptual and cognitive visual functions of parietal and temporal cortices in the cat. *Cerebral Cortex* **6**, 673-695.

Maunsell, J.H.R. & Van Essen, D.C. (1983). Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. II. Binocular interaction and sensitivity to binocular disparity. *Journal of Neurophysiology* **49**, 1148-1167.

Mimeault, D., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (2002a). Phase- and position-disparity coding in the posteromedial lateral suprasylvian area of the cat. *Neuroscience* **110**, 59-72.

Mimeault, D., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (2002b). Phase disparity in area 19 of the cat. *NeuroReport* **13**, 291-296.

Movshon, J.A., Thompson, I.D. & Tolhurst, D.J. (1978). Spatial and temporal contrast sensitivity of neurons in areas 17 and 18 of the cat's visual cortex. *Journal of Physiology* **283**, 101-120.

Nikara, T., Bishop, P.O. & Pettigrew, J.D. (1968). Analysis of retinal correspondence by studying receptive fields of binocular single units in cat striate cortex. *Experimental Brain Research* **6**, 353-372.

Ohzawa, I., DeAngelis, G.C. & Freeman, R.D. (1996). Encoding of binocular disparity by simple cells in the cat's visual cortex. *Journal of Neurophysiology* **75**, 1779-1805.

Ohzawa, I., DeAngelis, G.C. & Freeman, R.D. (1997). Encoding of binocular disparity by complex cells in the cat's visual cortex. *Journal of Neurophysiology* **77**, 2879-2909.

Payne, B.R. (1993). Evidence for visual cortical area homologues in cat and macaque monkey. *Cerebral Cortex* **3**, 1-25.

Pettigrew, J.D. & Dreher, B. (1987). Parallel processing of binocular disparity in the cat's retinogeniculocortical pathways. *Proceedings of the Royal Society B* **232**, 297-321.

Rosenquist, A.C. Connections of visual cortical areas in the cat. In: Peters, A & Jones, EG, eds. *Cerebral Cortex Visual cortex*, Vol 3. New York: New York Plenum Press, 1985: 81-116.

Scannell, J.W., Blakemore, C. & Young, M.P. (1995). Analysis of connectivity in the cat cerebral cortex. *Journal of Neuroscience* **15**, 1463-83.

Shipp, S & Zeki, S. (1985) Segregation of pathways leading from area V2 to areas V4 and V5 of macaque monkey visual cortex. *Nature* **315**, 322-325.

Skottun, B.C., DeValois, R.L., Grosop, D.H., Movshon, J.A., Albrecht, D.G. & Bonds, A.B., (1991). Classifying simple and complex cells on the basis of response modulation. *Vision Research* **31**, 1079-1086.

Sprague, J.M., Levy, J., DiBerardino, A. & Berlucchi, G. (1977). Visual cortical areas mediating form discrimination in the cat. *Journal of Comparative Neurology* **172**, 441-88.

Tanaka, K., Ohzawa, I., Ramoa, A.S. & Freeman, R.D. (1987). Receptive field properties of cells in area 19 of the cat. *Experimental Brain Research* **65**, 549-558.

Tusa, R.J., Rosenquist, A.C. & Palmer, L.A. (1979). Retinotopic organization of areas 18 and 19 in the cat. *Journal of Comparative Neurology* **4**, 657-78.

Ts'o, D.Y., Roe, A.W. & Gilbert, C.D. (2001). A hierarchy of the functional organization for color, form and disparity in primate visual area V2. *Vision Research* **41**, 1333-1349.

Uka, T., Tanaka, H., Yoshiyama, K., Kato, M. & Fujita, I. (2000). Disparity selectivity of neurons in monkey inferior temporal cortex. *Journal of Neurophysiology* **84**, 120-32.

Vickery, R.M. & Morley, J.W. (1999). Binocular phase interactions in area 21a of the cat. *Journal of Physiology* **15**, 541-549.

Wang, C. & Dreher, B. (1996). Binocular interactions and disparity coding in area 21a of cat extrastriate visual cortex. *Experimental Brain Research* **108**, 257-272.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), from the Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche (FCAR) awarded to J.-P. Guillemot and F. Lepore and to the Canada Research Chair in Cognitive Neuroscience awarded to the latter.

FIGURES AND LEGENDS

Fig. 1: Representative examples of spatial frequency tuning functions of the dominant eye for two complex cells (A-B). The stimuli used to derive the spatial frequency tuning functions were sinusoidal gratings (contrast: 30%) flickered at a temporal frequency of 2 Hz (A) and 4 Hz (B). The distribution of the optimal spatial frequency (C) for the dominant eye of 62 cells shows that most units are sensitive to low spatial frequencies (mean = 0.18 c./deg.). The spatial bandwidth distribution (D) of the dominant eye reveals that the cells are highly selective to static spatial frequency gratings (mean = 1.6 octaves).

Fig. 2: Peristimulus time histograms and phase disparity tuning function for a typical phase sensitive cell. The cell shows strong facilitation and an optimally modulated response at a phase disparity of 67.5 degrees. Horizontal lines represent the monocular responses of the contralateral (C) and the ipsilateral (I) eye to the optimal spatial frequency. The phase disparity tuning functions were derived using optimal sinusoidal gratings (0.08 c./ deg.) at a temporal frequency of 4 Hz and a contrast of 30%.

Fig. 3: Examples of phase disparity tuning profiles for six binocular cells. Cell A shows a phase insensitive profile while the others are phase sensitive. Cells B, D, E and F show binocular facilitation while cell C shows binocular summation to phase disparity. Horizontal lines represent the monocular response of the ipsilateral (I) and the contralateral (C) eye at the optimal spatial frequency. The stimuli used to derive

the phase tuning functions were optimal sinusoidal grating for the dominant eye (cell A: 0.28 c./deg.; cell B: 0.14 c./deg.; cell C: 0.12 c./deg.; cell D: 0.56 c./deg.; cell E: 0.1 c./deg; cell F: 0.1 c./deg) at a temporal frequency of 4 Hz; except for cell F, which was tested at 2 Hz. The contrast was 30% (cells A to D) or 50% (cells E, F). Cells A, B and E were classified complex while cells C and F were classified as end-stopped complex. Cell D was classed as an end-stopped simple.

Fig. 4: A- Distribution of the modulation indices of 44 phase sensitive cells. Cells having an index ≥ 30 are classified as phase sensitive. Most of the phase sensitive cells have high modulation indices (mean = 74%) ranging from 43 to 97 %. B- Relationship between facilitation and the modulation indices of phase sensitive neurons. The relationship between the facilitation index and the modulation index shows a positive correlation. Values located at and above the dashed line represent binocular facilitation interactions at the optimal phase disparity.

Fig. 5: A- Distribution of the optimal displacement in visual angle of phase sensitive cells. B- Relationship between optimal displacement and optimal spatial frequency of the dominant eye. The relationship is demonstrated by the regression line and is negatively correlated. C-Distribution of the spatial phase bandwidth of phase sensitive cells. D-Relationship between the spatial phase bandwidth and the optimal spatial frequency of the dominant eye. The relationship is negatively correlated, as shown by the regression line.

Figure 1

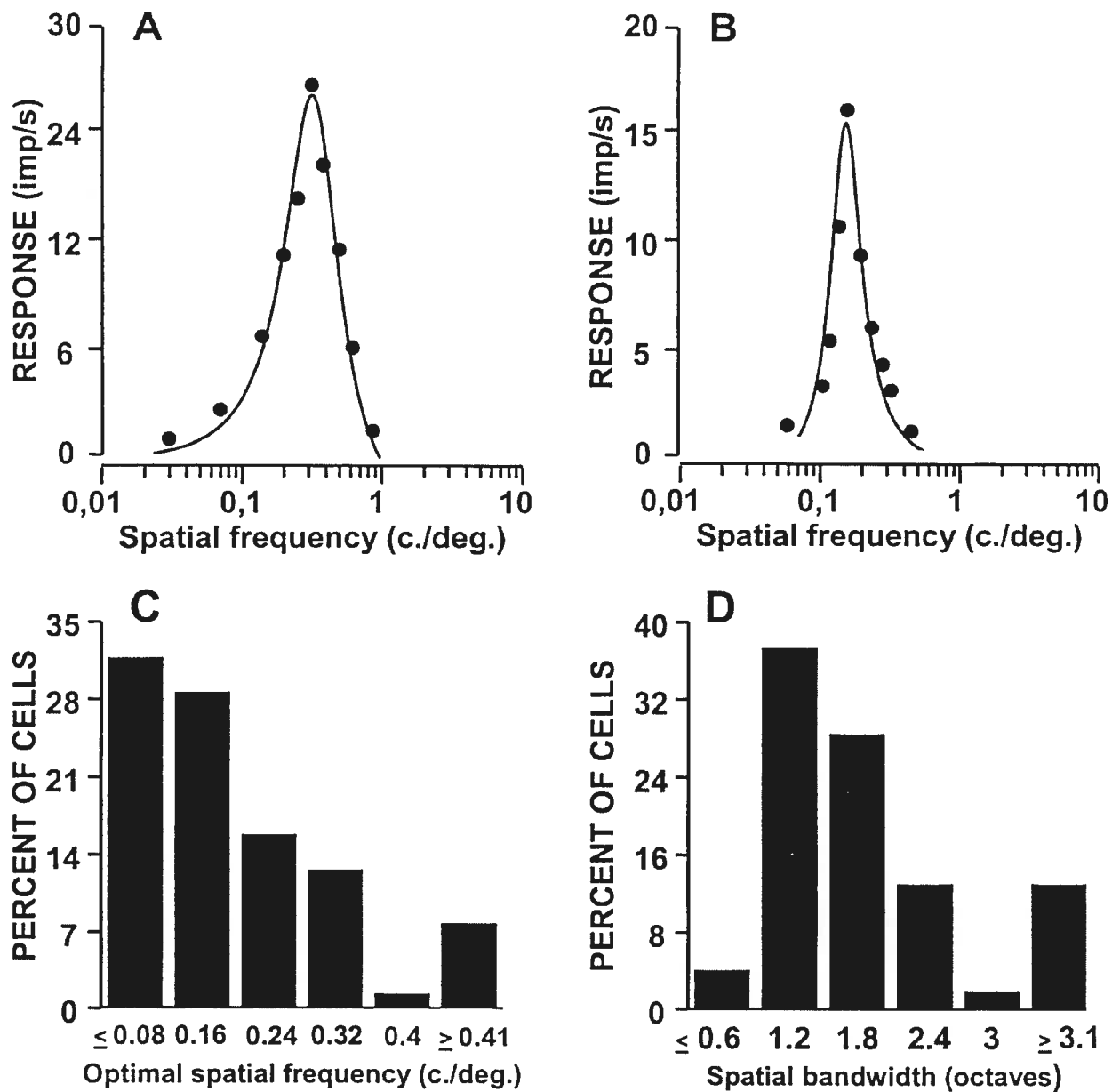


Figure 2

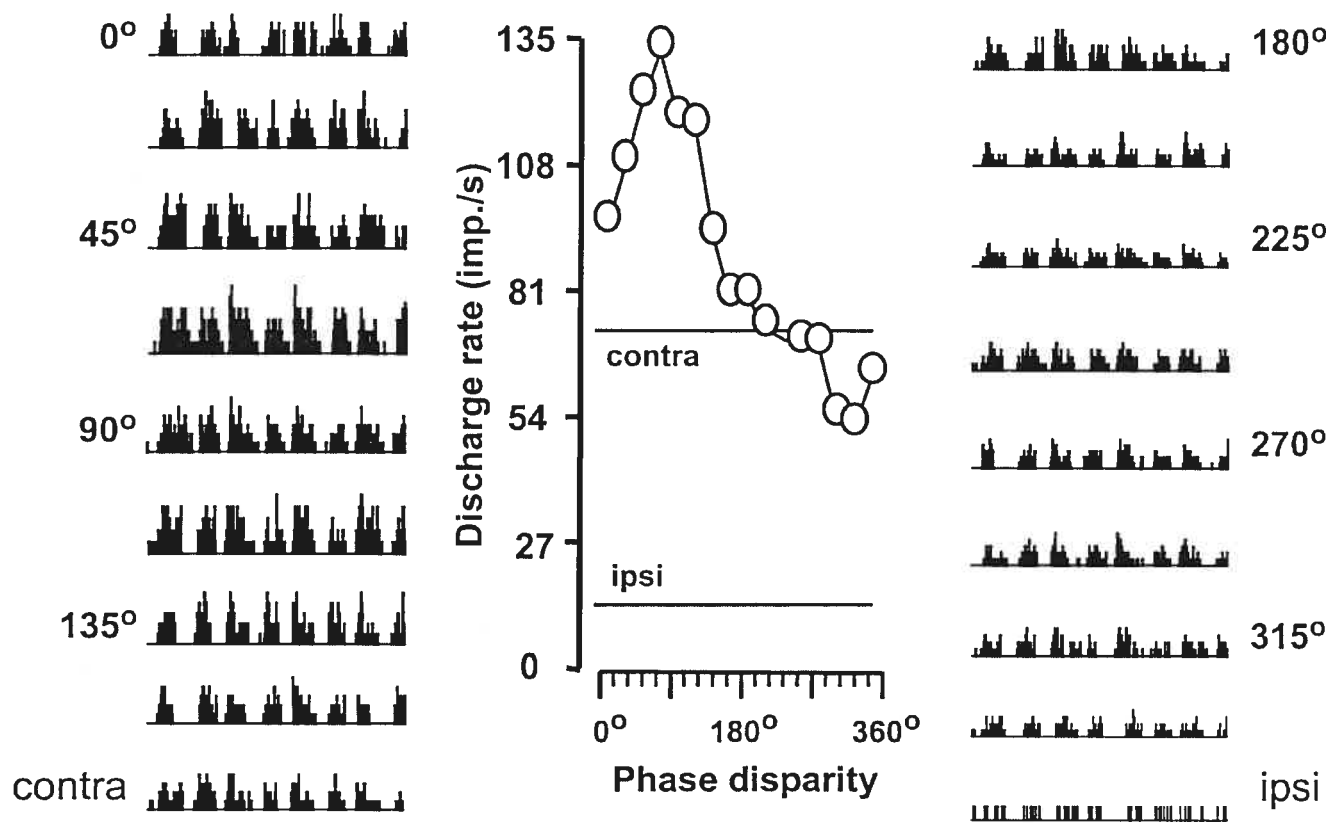


Figure 3

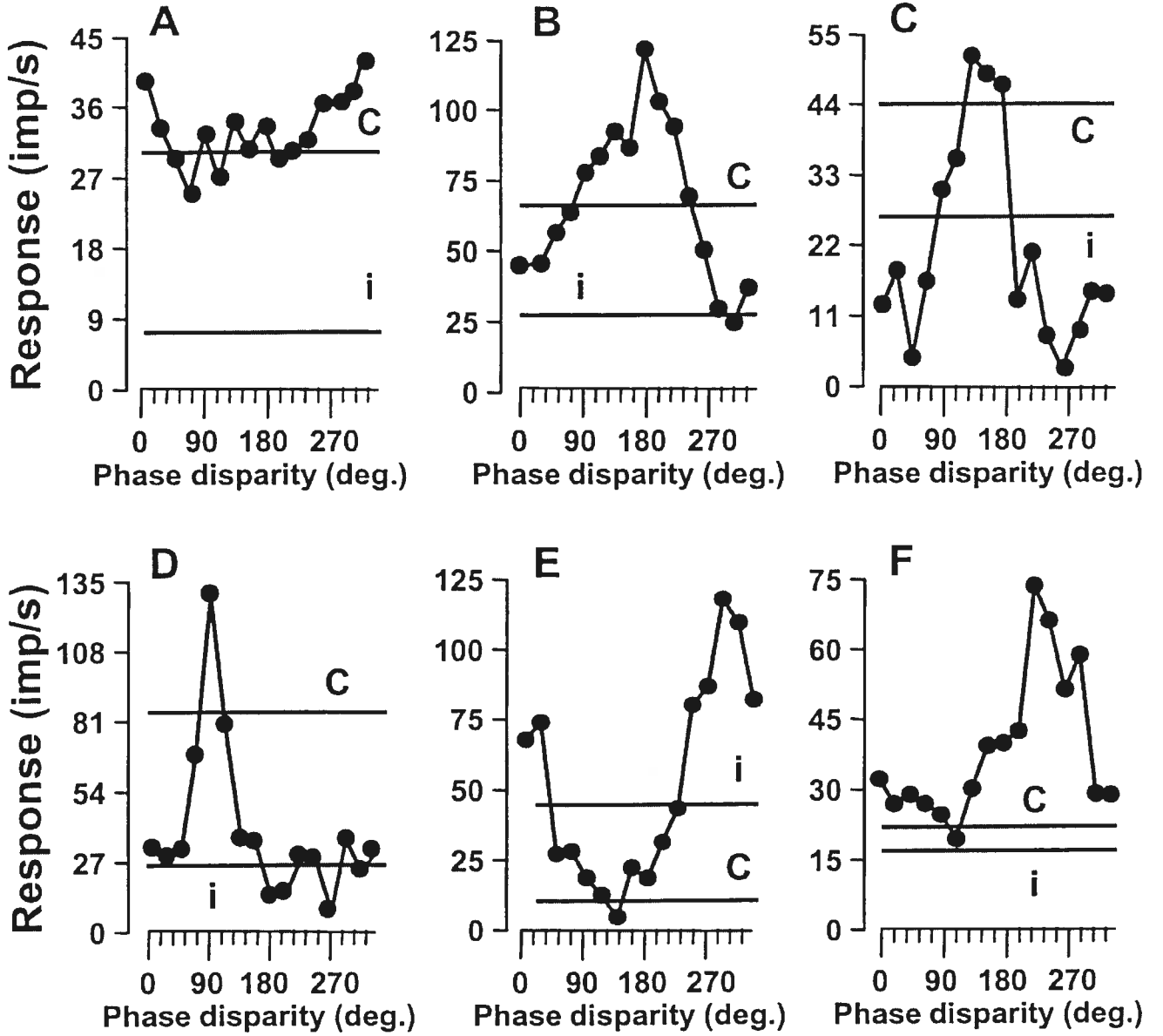


Figure 4

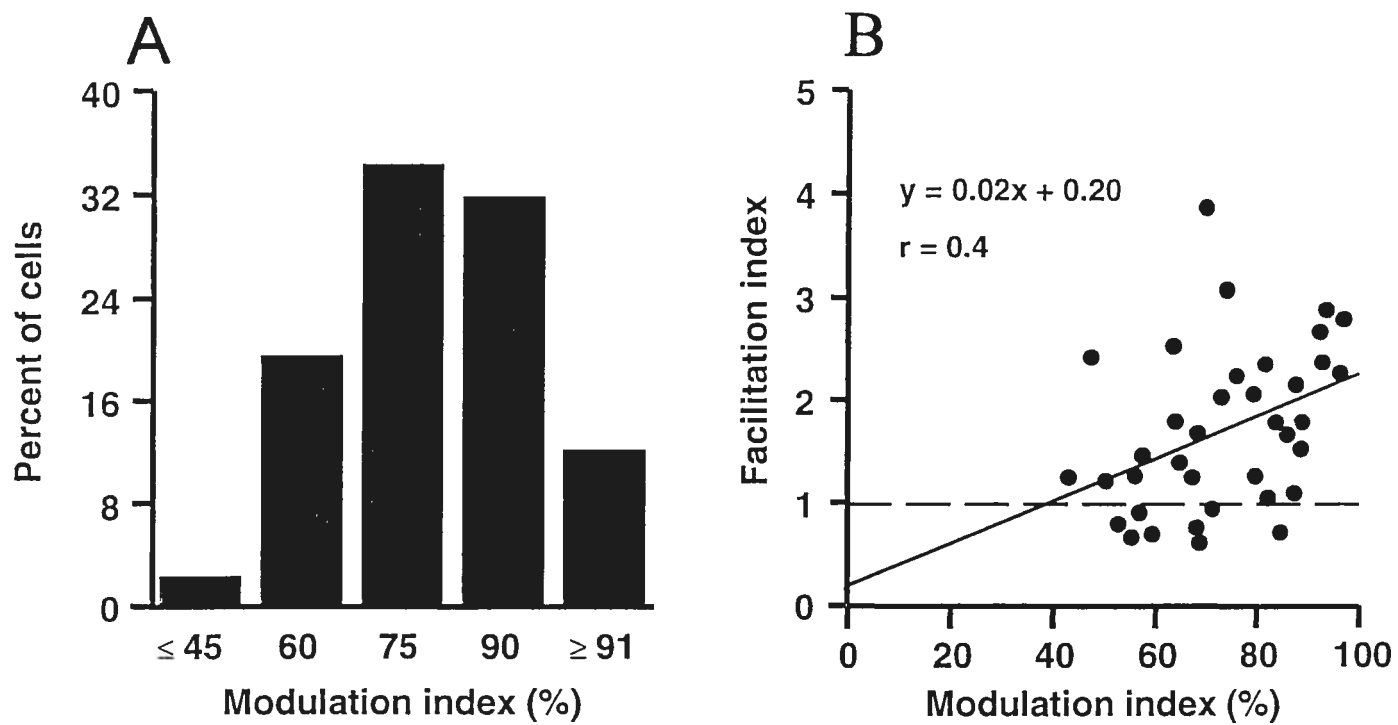
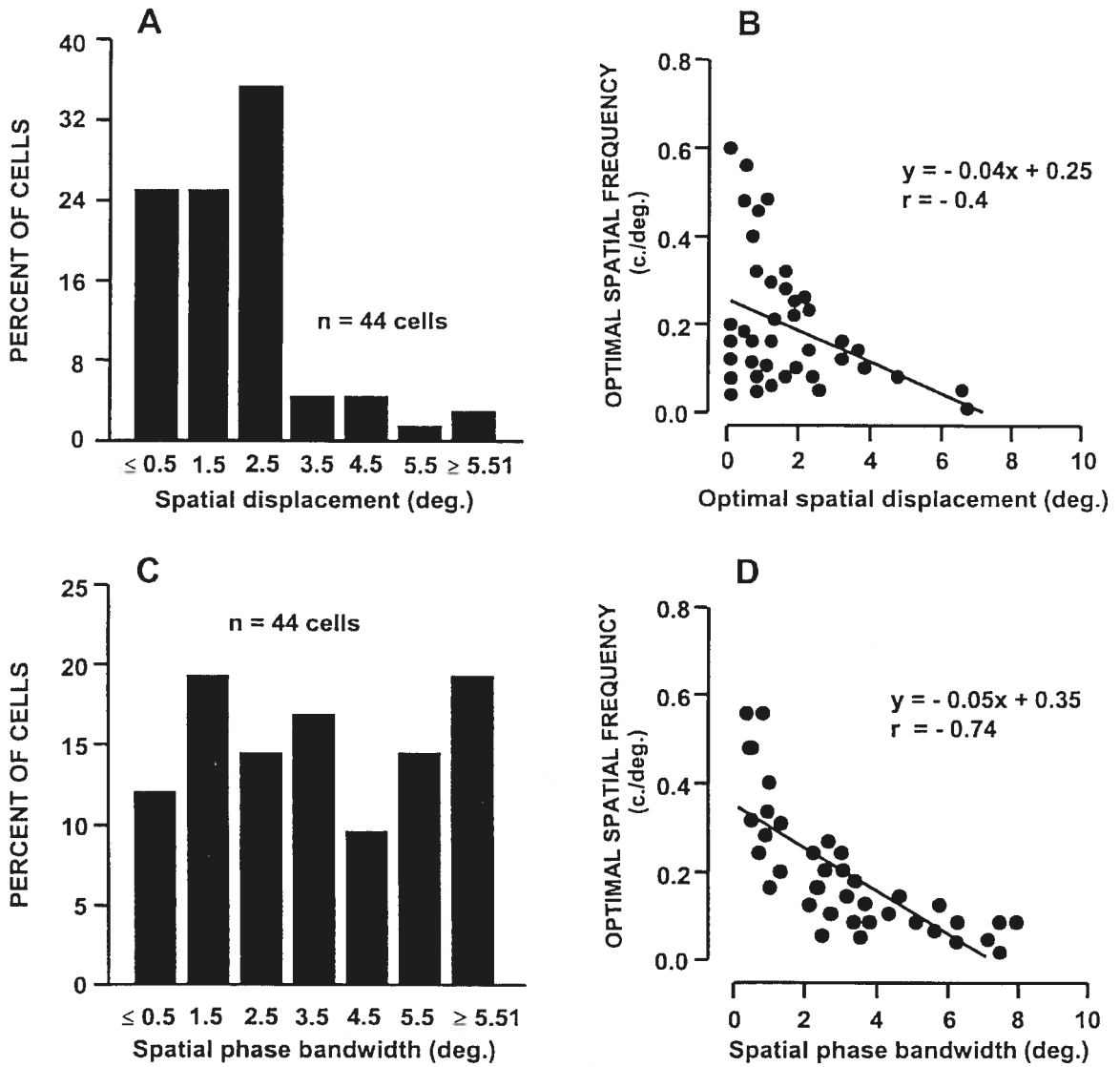


Figure 5



CHAPITRE 4

Article # 3

Phase- and position-disparity coding in the posteromedial lateral
suprasylvian area of the cat.

Neuroscience (2002), 110, 59-72

**PHASE AND POSITION DISPARITY CODING IN THE
POSTEROMEDIAL LATERAL SUPRASYLVIAN AREA OF THE
CAT.**

Daniel Mimeault¹, Franco Lepore¹, Jean-Paul Guillemot¹⁻²

¹Université de Montréal, Groupe de Recherche en Neuropsychologie Expérimentale,
Département de Psychologie, C.P. 6128, Succ. Centre-Ville, Montréal, H3C 3J7,
Canada

²Université du Québec à Montréal, Département de Kinanthropologie, C.P. 8888,
Succ. Centre-Ville, Montréal, H3C 3P8, Canada

Correspondence should be addressed to:

Dr. Jean-Paul Guillemot
Département de Kinanthropologie
Université du Québec à Montréal
C.P. 8888, Succ. Centre-Ville
Montréal, H3C 3P8, Canada

Tel # (514) 343-7298 Fax # (514) 343-5787
e-mail address: XXXXXXXXXX

Number of pages: 41

Number of figures: 7

Running title: Phase and position coding

List of abbreviations

c./ deg.: cycles per degree

cd/m² : candela per square meter

Hz: hertz

imp./s: impulses per second

oct.: octaves

PMLS: posteromedial lateral suprasylvian area

RF: receptive field

ABSTRACT

The posteromedial lateral suprasylvian area of the cat is known to be involved in the analysis of motion and motion in depth. However, it remains unclear whether binocular cells in the posteromedial lateral suprasylvian area rely upon phase or positional offsets between their receptive fields in order to code binocular disparity. The present study aims at clarifying more precisely the neural mechanisms underlying stereoperception with two objectives in mind. First, to determine whether cells in the posteromedial lateral suprasylvian area code phase disparities. Secondly, to examine whether the cells sensitive to phase disparity are the same as those which code for position disparities or whether each group represent a different sub-population of disparity sensitive neurons. We investigated this by testing both types of disparities on single neurons in this area. The results show that the vast majority of cells (74%), in the posteromedial lateral suprasylvian area, are sensitive to relative interocular phase disparities. These cells showed mostly facilitation (95%) and a few (5%) summation interactions. Moreover, most cells (81%) were sensitive to both position and phase disparities. The results of this study show that most binocular cells in the posteromedial lateral suprasylvian area are sensitive to both positional and phase offsets which demonstrate the importance of this area in stereopsis.

Key words: Extrastriate cortex, PMLS, Binocular interaction, Phase disparity, Position disparity, Stereopsis, Spatial frequency

INTRODUCTION

The visual system is able to extract the third dimension in the external world by computing minute position differences between the left and the right images formed on the retinae of the two eyes. This ability appears to be a distinctive feature of mammals with frontally positioned eyes (Bough, 1970; Lepore et al., 1986). Wheatstone (1838) was the first to show that the horizontal differences between the images in each eye produced by a tri-dimensional stimulus, that is, retinal disparity, provide a sufficient and necessary cue leading to a vivid impression of depth. On the neurophysiological basis, Hubel and Wiesel (1962) originally identified cells responding to binocular stimulation and, based on their receptive field (RF) properties, suggested that they were implicated in stereoperception.

This model, based on the relative non-corresponding position on the retina of the two images (spatial disparity), has been extensively validated (Barlow et al., 1967; Pettigrew et al., 1968). It was elaborated following the demonstration that many binocular neurons in striate cortex respond best when a stimulus is presented at specific disparities on the fixation plane (Barlow et al., 1967). The model assumes that the two non-corresponding RFs of a binocular cell have similar internal structures and hence comparable spatio-temporal properties (Barlow et al., 1967; Nikara et al., 1968; Joshua & Bishop, 1970; von der Heydt, 1978). Within this context, Poggio and Fisher (1977) identified four distinct classes of horizontal disparity detectors in area V1 of the monkey. While some cells respond best at or near zero disparities, thus close to the fixation plane (tuned excitatory and tuned inhibitory units), others respond more strongly when a stimulus is presented behind

or in front of the fixation plane. The latter cells respond to larger disparity values and are respectively known as crossed and uncrossed disparity detectors. Numerous studies in striate and extrastriate visual areas of both cat (LeVay & Voigt, 1988; Pettigrew & Dreher, 1987; Wang & Dreher, 1996; Bacon et al., 2000) and monkey (Poggio & Fisher, 1977; Maunsell & Van Essen, 1983; Livingstone & Hubel, 1987; Poggio & Poggio, 1984) have demonstrated that binocular cells respond selectively to position disparities, that they are present in many visual areas and, at least for the neurons in the middle temporal area of the monkey, they are organized in columnar fashion (DeAngelis & Newsome, 1999).

The two RFs of a binocular neuron do not always have, however, identical internal structures, as is assumed by the position-disparity model. Using appropriate stimulation, a number of studies have shown that in fact there exist measurable spatio-temporal mismatches within the left and right RFs for at least area 17 (Skottun & Freeman, 1984; Hammond & Pomfrett, 1991) area 19 (Bergeron et al., 1998) and area 21a (Tardif et al., 1996). Moreover, in the former area, DeAngelis et al., (1991, 1993), showed that the two RFs of some binocular simple cells show phase-shifted inhibitory and excitatory zones relative to their centers. A second mechanism has therefore been proposed which suggests that these disparities in the internal organization of a cell's left and right RF (phase disparities) can be used to code for depth (Ohzawa et al., 1990; Freeman & Ohzawa, 1990). Neurons manifesting these properties have been shown to be present in striate cortex of the monkey (Smith et al., 1997) and cat (Ohzawa & Freeman, 1996, 1997) and in area 21a (Vickery & Morley, 1999). Although Anzai et al. (1997, 1999a, 1999b, 1999c) do not rule out the

possibility that both phase and position incongruities could be treated by cells in area 17 of the cat, they suggest that the phase disparity model is more appropriate to code for depth. In effect, the latter can account for the wide range of disparities normally encountered, as well as being compatible with electrophysiological results showing orientation anisometry for disparity sensitive cells and with psychophysical studies using stereo tasks by humans (Schor et al., 1984). The position model could still play a role in encoding disparities at high spatial frequencies or simply constitute a by-product of jitter in the RF position measurement. Complex cells, which have larger RFs but nonetheless code small disparities, are able to do so because they integrate inputs from a number of simple cells with fine disparity selectivities.

The arguments concerning the relative merits of the two disparity encoding models have concerned mainly cells in striate area in the cat. In this area, simple cells abound and a major source of inputs is of the X-type. The proposed phase-disparity encoding mechanism, based on the fact that the internal structures of simple cells show a phase-shifted organization with respect to the center of the RF of each eye, is easy to envisage. Similarly, the subsequent convergent input of a number of simple cells (a minimum of two might suffice) onto a complex cell, which can account both for their large RFs yet fine disparity tuning, poses no problem. This area constitutes, however, only the beginning of a complex visual processing stream. The posteromedial lateral suprasylvian cortex (PMLS) of the cat is a higher order area which shares some of the properties of the striate cortical area, in that it is a recipient of its inputs, but is distinguishable from it on a number of parameters. For one, its simple and complex RFs undergo further transformations in that some acquire

inhibitory flanks (end-stopping) and the complexity of their RFs increases (Spear, 1991). The RFs are generally large and mainly of the complex type although they typically include a well defined representation of the central visual field (Palmer et al., 1978). Although the size of the RFs is not correlated with the optimal spatial frequency (Morrone et al., 1986), the cells are nonetheless sensitive to comparatively much lower spatial frequencies and thus must act as low band-pass filters (Morrone et al., 1986; Zumbroich & Blakemore, 1987; Gizzi et al., 1990). The area can also be differentiated from striate cortex by its W- and Y-type inputs coming directly from nearly all subcortical and indirectly from cortical visual structures (Rosenquist, 1985; Bullier, 1986; Dreher, 1986). Cells in area PMLS, which are direction-selective (Spear & Baumann, 1975) have been implicated in the perception of motion in depth (Toyama & Kozasa, 1982, Toyama et al., 1985, 1986a, 1986b, Akase et al., 1998). This area is often referred to as the homologue of the middle temporal area in monkey (Payne, 1993). PMLS could, therefore, as it is the case for its corresponding area in the monkey, play a major role in stereoperception.

We have, over the past few years, tried to define how PMLS contributes to the perception of depth. The study of this area is particularly interesting because of its anatomical and functional importance in the cat visual system (Spear, 1991), its putative homology to middle temporal area in the monkey and its strategic position in terms of its input (from most visual areas and subcortical structures) and output (especially to superior colliculus) structures. However, its RF properties also make it an ideal region to confront the two models. The phase disparity model would predict that, given the large RFs and low filtering properties of its cells, they would be unable

to code for position disparity since these could only be effectively coded by cells tuned to high spatial frequencies. Moreover, their hierarchical organization is not as tight as in striate cortex, where a number of simple cells having similar properties might easily converge to make up a complex cell, since each cell is susceptible to receive its inputs from varied sources. On the other hand, a study of this area is also interesting for in fact it may reveal that these are not two competing models for stereovision but simply two approaches to examine the same mechanism. A bar stimulus may be decomposed into its spatial frequency components and thus when position disparities are measured with two bars, we may in effect be measuring phase disparities. Similarly, when gratings are used to test for phase disparities, the modulated luminance might create some position offset, albeit not optimally.

We therefore began, in an initial study, by examining whether cells in area PMLS could code for position disparities. Results demonstrated that in fact most did code for these types of disparities (Bacon et al., 2000) and that the four disparity subtypes were well represented. The tuning, moreover, was in accordance with the band-pass characteristics of the cells: it was not as fine as we and others had found for striate cortex (Ferster, 1981; LeVay & Voigt; 1988; Lepore et al., 1992). The present study was therefore undertaken, in attempting to clarify more precisely the neural mechanisms underlying stereoperception, with two objectives in mind. First, to determine whether cells in area PMLS code for phase disparities. These results are compared to those obtained for striate cortex (see above). However, with respect to the problem of whether the two mechanisms can co-exist or are mutually exclusive, the second objective was to examine whether the cells sensitive to phase disparity are

the same as those which code for position disparities or whether each group represent a different sub-population of disparity sensitive neurons. The question of whether both types of disparity encoding mechanisms are present at the level of a single neuron or whether each independently excites a specific population of neurons is still an open question. We investigated this by testing both types of disparities on single neuron in area PMLS.

EXPERIMENTAL PROCEDURES

The experiment was carried out on 10 adult cats of either sex weighing 2 to 4 kg, that came from a Université de Montréal approved supplier. The animals were all in good health and had no apparent malformations or pathologies. All manipulations were carried out in accordance with the guidelines proposed by the Canadian Council on Animal Care. Moreover, the guidelines of the American Physiological Society and the Society for Neuroscience regarding the care and use of animals as well as the guidelines of the National Institute of Health (USA) concerning the preparation and maintenance of higher animals during visual neuroscience experiments were followed. The university animal care committee approved all experimental protocols. All efforts were made to minimize both the suffering and the number of animal used.

The techniques for animal care and preparation, anesthesia, surgery, recording, data analysis and eye movement control have been fully described in previous papers and will only be summarized here (Guillemot et al., 1993; Bacon et al., 1998; Bergeron et al., 1998). On the day prior to the experiment, the animal was injected with 2 ml/kg of dexamethasone sodium phosphate (5 mg/ml; Vetoquinol Canada Inc., Joliette, Canada) to limit inflammation during surgery. Before the induction of anesthesia, the cat received an i.m. injection of atropine (Atro-Sol, 0,2 mg/kg; Ormond Veterinary Supply Ltd, Ancaster, Canada to reduce bronchial secretions. The induction of anesthesia was performed using a facemask with a gaseous mixture of nitrous oxide, oxygen (N₂O:O₂, 70:30) and halothane (5%). The animal was then intubated with an endotracheal tube connected to a respiratory pump, which was adjusted so as to maintain a constant level of expired CO₂ (4 ±0.5%). The

animal was then placed in the stereotaxic apparatus (Kopf Instruments, Tujunga, CA, USA). This apparatus was modified to insure that the eyes were not touched or pressed upon and to avoid obstruction of the visual field. Throughout the surgery, the anesthesia level was maintained constant (1.5 to 2%) to keep the animal deeply anesthetized. A small trepanation was performed over area PMLS (A-P = -3 to 8, L = 10 to 16) according to the stereotaxic atlas of Reinoso-Suarez (1961). A tungsten microelectrode was lowered latero-medially at an angle of $\approx 30^\circ$ - 40° from vertical in the central representation of the visual field (Palmer et al., 1978).

All pressure points and wounds were routinely infiltrated with local anesthetic (Xylocaine). At the end of the surgery, the anesthesia was reduced progressively (0.5% per 15 min.) to a final level of 0.5%. The absence of reflexes, slow-wave activity in the electroencephalogram and a stable heart rate to mild pinches ensured that the level of anesthesia was sufficient. The animal was next paralyzed with a mixture of gallamine triethiodide (Flaxedil: 200 mg; Rhone-Poulenc, Montréal, Canada) and d-tubocurarine (Tubarine: 15 mg; Sigma Chemicals, St. Louis, MO, USA) dissolved in a 30 ml solution of lactated Ringer with dextrose (5%). This mixture was continuously infused through the saphenous vein (5.6 ml/h) to maintain paralysis of the extraocular muscles. A full two hours period of stabilization was allowed before beginning recording. During the recording session, body temperature was maintained constant (38°C) with the help of a heated water pad, the electroencephalogram and heart rate were monitored intermittently yet regularly, the former showing slow-wave activity and the latter a stable rate.

To prevent dehydration of the eyes and improve image resolution, neutral contact lenses with an artificial pupil (3mm) were placed on both eyes. The optic disks and major blood vessels were projected on a tangent screen located at 57 cm from the nodal point of each eye (Fernald & Chase, 1971). Then, when necessary, appropriate dioptric lenses as dictated by direct ophthalmoscopy, were also placed in front of the eyes of the animal. The relative position of the areae centrales was considered to be located 16° medially and 7.5° below the iso-elevation of the center of each optic disk (Bishop et al., 1962). The optic quality of the eyes and the position the optic disks and major blood vessels were routinely checked before and after carrying out a quantitative protocol on each cell.

Upon isolating a cell, RF positions and limits were first explored with light and dark bars on a translucent tangent screen located at 57 cm from the animal. The optimal stimulus parameters (direction, width and length) were then determined for both eyes with light and dark bars using a manually controlled projector. The stimulation system used to quantitatively assess the phase disparity tuning functions of the cell consisted of two cathode ray display screens (Hewlett Packard, model 1321a, P31 phosphor) which subtended $26^\circ \times 26^\circ$ of visual angle and had the same mean luminance (8cd/m^2). These screens were placed lateral to each eye at 57 cm from the nodal point of the eye. The optic axes were deviated with the help of two front-silvered mirrors, each positioned at 90° in front of each eye, so that its RF was located in the center of each screen. Special care was taken to map the RFs onto the cathode ray screens. First, the positions of the screens were carefully adjusted so that their centers were optically coincident with the mapped RFs. After determining the

optimal stimulation parameters (direction, temporal frequency, contrast) of a cell, each cathode ray screen was carefully positioned to give the best response. This position was taken as the location of the center of the RF and all stimuli used subsequently were centered on this point. This apparatus allowed both simultaneous and independent stimulation of the RFs. Stimuli consisted of drifting sinusoidal gratings generated by an image synthesizer (Innisfree: Picasso model Rev 8: Fenstanton, Cambridgeshire, U.K.) controlled by a computer. Then, a monocular optimal spatial frequency tuning function was determined for each eye. Drifting spatial frequencies were presented in each RF in a pseudorandom fashion in steps of 0.25 octaves varying from 0.04 c./deg. to 2.4 c./deg. Each spatial frequency was presented 10 times in the optimal direction and with the best estimated temporal frequency (2 to 6 Hz). A trial started with the gradual increase in contrast of the spatial frequency over a period of 500 ms, until it reached the appropriate contrast for the tested cell. The gradual increase was carried out to avoid evoking a transient response from the cell. Then, the drifting spatial frequency grating was presented for 1000 ms and a 10 s to 15 s interval was introduced between trials to minimize cell adaptation (Ohzawa et al., 1985). While stimulating one RF, a blank luminous field (luminance: 8 cd/m²; contrast: 0%) was presented in the other. Special care was taken to adjust the size (width and length) of the gratings within each RF so as to obtain the best response rate. The RFs were classified following the procedures and criteria proposed by Skottun et al. (1991) and DeValois et al. (1982) in terms of simple, complex and end-stopped categories. The principal inclusion criteria for the latter class was that the cell preferred an oriented grating of optimal length, whereby

extending the stimulus out of the boundaries of the RF caused an important decrease in response (end-stopping). This category therefore included both simple and complex RFs.

The phase disparity tuning function of each binocular cell was next assessed by stimulating both eyes simultaneously with gratings whose contrast, temporal frequency and direction was maintained constant for the duration of the protocol. Phase disparity was created by presenting the optimal spatial frequency of the dominant eye to the non-dominant eye and varying, in a pseudo-random fashion, the spatial phase of the dominant eye so as to produce a disparity of 0° to 337° in steps of 22.5° . All dichoptic gratings were generated by the same computer and apparatus to ensure that at each phase disparity condition both gratings were identical and were presented at the same temporal frequency. The size (width and length) of the stimuli was adjusted to the size of the RFs in each eye so that phase disparities were induced within each RF. For control purposes, monocular stimulation of each eye and a null condition (blank luminous field, contrast: 0%) were interleaved with the disparity conditions in the stimulation protocol.

The second stimulation protocol was next applied to a cell which still gave stable and robust responses to determine its position disparity tuning function. This protocol is only summarized here, since it has been fully reported in previous papers (Lepore et al., 1992; Guillemot et al., 1993; Bacon et al., 1998). RFs of each binocular cell were again deviated with the help of a prism so that each RF could be stimulated independently and/or simultaneously. They were then carefully remapped on a tangent screen located at 57 cm in front of the animal. Using a dual optic-bench

system, two light bars having the best-estimated dimensions were swept for 20° at optimal velocity and direction across each well-defined RF. Temporal delays between the departure of the two bars in the RFs were introduced to create position disparities, ranging from -3 to 3 degrees (in steps of 0.5 or 1 degrees). When the two stimuli crossed simultaneously the center of both RFs, position disparity was null. Depending on the direction of motion, the delay simulated either crossed or uncrossed disparities. Position disparity was defined relative to the RFs and thus cannot be considered in absolute terms, although it constitutes a close approximation (for further details see Lepore et al., 1992; Guillemot et al., 1993; Bacon et al., 1998).

Electrolytic lesions were made at the end of each recording penetration. No special attempt was made to identify the different layers of cells in area PMLS due to the orientation ($\approx 30^\circ$) of the electrode and the natural folds of this cortical area. At the end of the experiment, the cat was deeply anesthetized with 5% fluothane, and it was perfused through the heart with isotonic saline followed with formalin (10%). The brain was removed, placed in formalin and prepared for histology. Blocks of tissue containing the electrode tracks were sectioned on a freezing microtome. Coronal section (thickness: $40\mu\text{m}$) of the cortex was prepared for cresyl violet staining to confirm that the recorded cells were in PMLS.

RESULTS

Among all the cells recorded in area PMLS, 88 gave robust and stable responses to stimulation with spatial frequency gratings and were submitted to the phase disparity protocol. Of these cells, 27 were also tested for position disparity tuning.

General receptive field properties

All units recorded in area PMLS had their RFs located within 10 degrees in the central representation of the visual field. They were classified in terms of their modulation response following a fast Fourier transform analysis at the optimal temporal frequency (DeValois et al., 1982, Skottun et al., 1991). RFs of the dominant eye were relatively small, ranging from 2.6 degrees² to 40.5 degrees² (mean = 13.5 degrees²; σ = 6.4 degrees²). Most cells (87%) showed an unmodulated response pattern to drifting spatial frequencies and were thus classified either as complex (77%) or end-stopped complex (10%). The remaining cells showed clear modulated responses to spatial frequencies and were thus classified as simple (9%) or end-stopped simple (4%).

The ocular dominance distribution was determined using the Hubel & Wiesel (1962) classification and is presented in Figure 1A. Classes 1 and 7 represent monocular cells that were driven exclusively through the contralateral or ipsilateral eye, respectively. An ocular dominance index was determined in order to classify each binocular cell in the intermediate categories using the formula: $(I / (I + C)) * 100$, where I and C represent the responses to stimulation of the ipsilateral and

contralateral RFs, respectively. The ocular dominance distribution in Figure 1A indicates that cells recorded in area PMLS were mostly binocularly driven with a small bias in favor of the contralateral eye. Indeed, close to 95% of cells responded to binocular stimulation, while the remaining were exclusively driven by contralateral stimulation.

All cells had band-pass tuning, responding best to a specific spatial frequency (i.e., the optimal spatial frequency) and less to lower or higher spatial frequencies. The spatial frequency tuning function of three ocularly balanced cells are illustrated in Figure 1 B, C and D. The cell in Figure 1B shows a broad selectivity for both ipsilateral and contralateral RFs, the maximum responses occurring at 0.24 c./deg. and 0.06 c./deg., respectively. The selectivity of the cell in Figure 1C is much finer and the optimal spatial frequency for the contralateral and ipsilateral RF is, respectively, 0.16 c./deg. and 0.28 c./deg. The tuning curves for both the ipsilateral and contralateral RFs for the cell in Figure 1D show a high selectivity and identical optimal spatial frequency (0.16 c./deg.).

-----insert figure 1-----

The optimal spatial frequency distribution for the dominant eye was determined for 88 cells. Figure 2A shows that PMLS cells are generally selective to low spatial frequencies (mean = 0.22 c./deg.; σ = 0.16 c./deg.; range = 0.04 c./deg. to 0.6 c./deg.). In order to compute the selectivity of each unit, the spatial bandwidth was calculated at half-height of the spatial frequency tuning curve. Figure 2C shows

the distribution of the spatial bandwidth of the dominant eye for these cells. Results indicate that the cells were relatively selective (mean = 1.6 octaves; σ = 0.96 octaves; range = 0.57 octaves to 5.4 octaves). The matching of the optimal spatial frequencies between the contralateral and ipsilateral RF were assessed for 85 binocular cells (see Figure 2B). A highly significant relation was found ($r = 0.82$; $p < 0.001$) between the optimal spatial frequencies of the two RFs. Optimal spatial frequency differences between the two RFs were relatively low (mean difference = 0.5 octaves; σ = 0.6 octaves), the highest optimal spatial frequency difference being two octaves. Figure 2D shows the relationship between the spatial bandwidth for 85 cells. The results indicate that the spatial bandwidths for the contralateral and ipsilateral RFs are well matched ($r = 0.58$; $p < 0.001$). Spatial bandwidth differences for both the ipsilateral and contralateral RF were fairly small (mean difference = 0.6 octaves, σ = 0.55 octaves), the highest spatial bandwidth difference being 2.1 octaves. These results clearly indicate that the spatial properties of both RFs in area PMLS are well matched. However, a small but consistent difference is present between the two RFs of many cells, suggesting that they could code binocular phase disparities.

-----insert figure 2-----

Phase-disparity selectivity

Eighty-eight cells were submitted to the phase disparity protocol. Figure 3 shows two typical cells that were sensitive to phase disparity. The monocular peristimulus time histograms at the upper left and right of Figure 3A show the

modulated response to spatial frequencies typical of end-stopped simple cells whereas those of Figure 3B show no modulation to the passage of the spatial frequencies within the RF, as is characteristic of complex cells. The peristimulus time histograms for binocular stimulations show the response of the cell to the various phase disparities used. It is clear that the maximum increment in amplitude for the end-stopped simple cell occurred at a phase disparity of 270° (Fig 3A) and that of the complex cell at 202° (Fig 3B). The summed values of each peristimulus time histogram at a particular disparity was used to defined a point on the response profile curve.

Cells were classified as phase disparity sensitive if their response was modulated by the phase disparities. Thus, a modulation index was calculated using the formula: $((OR - WR / OR + WR) * 100)$, where OR represents the optimal response at one phase disparity and WR the worst response at another disparity. A cell was considered sensitive to phase disparities if this index was higher than 30% (Hammond, 1991). The two cells illustrated in Figure 3 clearly satisfy this condition. The optimal response could manifest itself in two ways. The first is exemplified in Figs 3A and B, which show that the binocular response was higher than the sum of both monocular responses. This pattern of interaction was termed facilitatory and was present in only 8% of simple and end-stopped simple cells (Fig. 3A) but in 57% of complex (Fig. 3B) and end-stopped complex cells. Cells whose binocular response was higher than the response of the dominant monocular response but not higher than the sum of the two monocular responses were considered to show summation (see for example Fig. 4D). The latter type of interaction is present in only one simple cells

and is also somewhat rare (8%) in complex cells. A mirror image of these types of interactions could also be seen for the worst response: the cell showed either strong inhibition at some disparity values, so that its response was even below that of the non-dominant eye (see Figs. 3B and 4B) or an occlusive response to binocular stimulation such that the response was weaker than that of the dominant eye but stronger than the one of the non-dominant eye (Fig. 4D).

-----insert figure 3-----

Some cells submitted to the phase disparity protocol did not show notable variations of responses at the various phase disparities tested. In some cases, the cells gave a non-coherent oscillatory response pattern to phase disparities and in others, they showed nearly equal responses at all phase disparities. These types of interactions were classified as phase insensitive. The cell in Figure 4A illustrates a typical example. The phase disparity tuning profile of the latter cell shows that the binocular responses are situated between the monocular ones, as has been found for other areas (Ohzawa and Freeman, 1986a, 1986b). Although this constitutes the more typical response profile of insensitive cells, some binocular responses of what we considered phase insensitive neurons in PMLS could be higher than those of the dominant eye or even higher than the sum of both monocular responses, but without attaining our cut-off index set at 30%. These types of phase insensitive profiles were found in 26% of the units.

Cells in figure 4B, C and D were all phase sensitive. For cell in 4B, a facilitatory interaction is present at 135° disparity whereas at 292°, the response is actually lower than the weaker ipsilateral monocular response. Cell in 4C shows strong facilitation (337°) and a minimum response at a disparity of 112°, which is equivalent to that of the dominant eye. Cell in D shows a summation interaction at a disparity of 22°, but the minimum binocular response is only weaker than the response of the dominant eye.

-----insert figure 4-----

The amount of interaction of the phase disparity sensitive neurons varied quite extensively, from a simple summation to strong facilitation. In order to quantify the extent of the interaction across the complete sample of sensitive neurons, a facilitation index was calculated using the formula : $(OR / I+C)$ where OR represents the (best) optimal response to binocular phase stimulation and I and C the monocular ipsilateral and contralateral responses, respectively. Only cells having a modulation index $\geq 30\%$, i.e. the phase sensitive neurons, were included. Cells having a facilitation index ≥ 1 are those whose binocular responses are higher than the sum of both monocular responses (facilitation interaction) whereas those having an index < 1 have responses to binocular stimulations which is only greater than that of the dominant monocular response (summation interaction). Figure 5 shows the distribution of the facilitation index for 66 phase sensitive cells. The vast majority of phase sensitive cells (95%) show facilitation interactions, as shown by the fact that

the majority of cells have an index which is ≥ 1 . Thus, only a small number (5%) of phase sensitive cells had an index lower than 1 (summation interaction). More than half (52%) the cells show considerable facilitation, having an index situated between 1.4 and 1.9 (mean = 2.4; σ = 4.1). Some (13%) phase sensitive neurons showed extremely strong facilitatory interactions to phase disparity, having a facilitation index of 3.41 or higher.

-----insert figure 5-----

Figure 5A shows the distribution of the optimal phase disparity in terms of phase angle. Results indicate a continuum of optimal phase disparities and, although all disparities are represented, those representing 45° - 67° are the most frequent. Since phase disparity corresponds to a change of position of the spatial frequency gratings between the left and right RFs, cells having low optimal spatial frequencies should have a larger spatial displacements than cells having higher optimal spatial frequencies for identical phase disparity values. Figure 5B shows the distribution of spatial displacement in degrees (mean = 1.4° ; σ = 1.35°) of visual angle. Results show that more than half of the phase sensitive cells (34/65 cells) in area PMLS are able to code small ($<1^\circ$) spatial displacements between the left and right RFs although a few (7/65 cells) do code values higher than three degrees. It has clearly been demonstrated that RF size is not correlated with optimal spatial frequency (Morrone et al, 1986). This suggests that there should be no correlation between RF size and spatial displacement. Statistical analysis showed in fact a lack of correlation between spatial displacements and either the size or the width of the RFs.

Cells in area PMLS are sensitive to a wide range of spatial frequencies (Morrone et al., 1986; Blakemore & Zumbroich, 1987.) Figure 5C presents the relation between the spatial displacement and the optimal spatial frequency of the dominant eye. Cells responding to low optimal spatial frequencies code larger spatial displacements whereas those having higher optimal spatial frequencies generally code small values. Indeed, a highly significant negative correlation was found ($r = -0.51$; $p < 0.001$). A spatial phase bandwidth in terms of visual angle was calculated at half-height of the response of the optimal phase disparity response and plotted against the optimal spatial frequency of the dominant eye. The results indicate that cells code a larger range of phase disparities when they are sensitive to low optimal spatial frequencies whereas they seem to code smaller phase disparities when they are sensitive to higher optimal spatial frequencies. This highly significant negative correlation ($r = -0.68$; $p < 0.001$) is presented in figure 5D. These results clearly show that phase disparity sensitivity is dependent on optimal spatial frequency, where large disparities are coded by cells sensitive to low spatial frequencies and inversely for small disparities.

-----insert figure 6-----

Sensitivity to phase and position disparities

In order to determine whether binocular cells are able to selectively code both position and phase disparities, the sensitivity profile of 27 binocular cells was determined both to position and phase disparity. Results show that nearly all cells (89%) were sensitive to position disparities showing the usual position disparity tuning profiles. They are consistent with previous findings obtained in our laboratory using identical stimulation procedures (Bacon et al., 2000). Indeed, some cells (9/27) showed responses which were higher than the sum of both monocular responses at zero or near zero disparity and were classified as tuned excitatory. Others (5/27) showed a decrease in the binocular responses at zero or near zero disparities and were classified as tuned inhibitory. The remaining cells were sensitive to larger values of position disparities. Indeed, some showed strong binocular interactions to crossed disparities (4/27) and others (6/27) to uncrossed disparities and were thus classified respectively as crossed and uncrossed disparity detectors.

When tested with both protocols, only one cell was sensitive to neither disparity condition whereas twenty-two (out of the 27 tested) were sensitive both to phase and position disparities. Only four cells were sensitive either to phase or to position disparities but not to both. Thus, two cells were sensitive to position disparity but showed insensitivity profiles for phase disparities whereas two others showed the opposite pattern, i.e., sensitive to phase but not position disparities. The existence of these cells would argue in favor of a two model cellular mechanism for stereoperception in PMLS. However, given the fact that there are so few (about 8% in

each case), it is more likely that the lack of response under one or the other condition resulted from using less than optimal stimulus parameters.

-----Insert figure 7-----

Sensitivity profiles were thus derived for the 22 units which responded to both types of disparity conditions. Thus, most cells in area PMLS (81%) were sensitive to both position and phase disparities. Figure 7 illustrate the sensitivity profile of four representative cells to spatial frequencies (left column), phase (middle column) and position disparities (right column). Cell 076 was mostly driven by contralateral stimulation (Fig. 7A) but both RFs were optimally excited at a spatial frequency of 0.48 c./deg. The phase disparity sensitivity profile (Fig. 7B) shows that this cell has an optimal phase disparity at 90° and presents a facilitation interaction. The position disparity profile for the same cell in figure 7C shows a clear facilitation interaction at zero disparity. Cell 082 (Fig. 7D) shows a broad selectivity to spatial frequencies and an optimal spatial frequency of 0.1 c./deg. for both RFs. This cell shows a strong facilitation interaction at 0° phase disparity (Fig. 7E). The position disparity profile (Fig. 7F) shows a tuned inhibitory type of response. The optimal spatial frequency for the left and the right RF for cell 077 (Fig. 7G) is 0.16 c./deg. and 0.2 c./deg. respectively. When tested with phase disparities (Fig. 7H), this cell is optimally excited at 90° phase disparity and presents a facilitation interaction. As far as position disparity is concerned, it is excited by crossed disparities and inhibited by uncrossed ones (Fig. 7I). Cell 085 is finely tuned to spatial frequencies (Fig. 7J) having an optimal spatial frequency of 0.16 c./deg. for both RFs. The response profile for this cell to phase disparity shows (Fig. 7K) a summation interaction at 112° . Its position

disparity profile (Fig. 7L) indicates that the cell responds best to uncrossed disparities.

DISCUSSION

The first objective of this study was to determine if binocular cells in area PMLS are tuned to phase disparities for dichoptically presented spatial frequency stimuli. The second objective was to compare these tuning functions to the ones derived using bar stimuli having various dichoptic position disparities. The general RF properties in this area, on the other hand, have been well studied by numerous researchers, including ourselves, and will only be examined here for normative purposes. Thus, cells in area PMLS were mostly binocularly driven (95%), which confirms previous findings (Rauschecker et al. 1987, von Grunau et al., 1987; Bacon et al., 2000). Moreover, a large number (87%) of units did not show a modulation of the response rate to spatial frequencies at the best estimated temporal frequency, although a few of them (13%), as previously shown by Morrone et al. (1986), were clearly modulated. All cells had band-pass spatial frequency tuning profiles covering a wide range of spatial frequencies (0.04 c./deg. to 0.8 c./deg.) and were optimally excited by low spatial frequencies (mean = 0.22 c./deg.), in agreement with previous studies (Morrone et al., 1986; Zumbroich & Blakemore, 1987; Gizzi et al. 1990). It has been shown that cells in area PMLS are not highly selective to spatial frequencies since they have a relatively large bandwidth (≈ 2 octaves) (Morrone et al., 1986; Zumbroich & Blakemore, 1987; Gizzi et al., 1990). The results obtained in the present experiment, however, showed that selectivity to spatial frequencies was somewhat narrower (mean bandwidth = 1.6 octaves). This is probably due to the fact that a deliberate cell sampling bias was introduced in the procedure whereby only the portion of cortex representing the central most visual field was targeted for recording.

Thus, even if cells in area PMLS contain large RFs of mainly complex and, to a lesser extent, end-stopped categories, they can be quite selective to spatial frequencies, possibly through well defined subunit regions. The close matching of their spatial properties for both RFs suggests that the cells are able to code similar inputs yet tolerate small differences between each RF. This indicates that the left and right RFs have similar internal spatial properties, as is the case in areas 17, 19 and 21a (Hammond & Pomfrett, 1990; Skottun & Freeman, 1984; Tardif et al., 1996; Bergeron et al., 1998). However, the fact that the internal structure of the two RFs can be slightly different suggests that the cells in this area could code phase-shifted spatial frequency gratings.

Phase disparity

The results show that the vast majority of PMLS cells (74%) are sensitive to interocular phase disparities showing response profiles similar to those demonstrated for other visual areas (Ohzawa et al., 1996, 1997; Hammond, 1991; Smith et al., 1997, Vickery & Morley, 1999). Indeed, phase-sensitive cells showed mostly facilitation (95%), with a few summation (5%), interactions and a modulation tuning response profile that clearly distinguished them from insensitive cells.

The overall proportion of phase-sensitive cells in area PMLS is comparable to that found in areas 17 and 21a. Indeed, 74% of units in area PMLS, about 70% of simple cells in area 17 and more than 70% in area 21a are selective to phase disparities (Ohzawa & Freeman, 1986a, 1986b, Vickery & Morley, 1999). It is important to note that there are important differences in terms of projections and spatial properties

among these areas. Thus, area 17 of the cat receives a direct X-type input, the RFs are relatively small and they are mainly simple and complex (Movshon et al., 1978a, 1978b, 1978c). These cells are selective to and are optimally (Movshon et al., 1978a) excited by relatively high spatial frequencies (mean = 0.56 c./deg.). There are also important X-type inputs to area 21a, but these come mainly from area 17. The RFs are correspondingly small and have a complex internal structure similar to those in area 17 (Morley et al. 1997). However, the cells in area 21a are mainly sensitive to low (mean = 0.3 c./deg.) spatial frequencies (Tardif et al., 1996) and the proportion of phase-sensitive complex cells ($\approx 70\%$) is higher than in area 17 (40%) (Ohzawa & Freeman, 1986b; Vickery & Morley, 1999). This proportion is instead comparable with that of PMLS complex cells (74%). There are other important differences between these two areas and PMLS in terms of its inputs (mostly Y- and W-type), RF size (relatively large), category (mostly complex or end-stopped complex) and sensitivity to spatial frequencies (lower, mean = 0.2 c./deg.) (Hubel & Wiesel, 1969; Spear & Baumann, 1975; Morrone et al., 1986; Zumbroich & Blakemore, 1987; Gizzi et al., 1990). It is thus interesting to note that small and well defined RFs, as determined by X type inputs, are not necessarily required to code phase disparities since area PMLS is characterized by neither strong X inputs nor high selectivity to spatial frequencies.

Phase disparity and spatial frequency tuning are related (Anzai et al., 1997). Indeed, cells in area PMLS that are optimally sensitive to low spatial frequencies code larger phase differences, as assessed by their phase bandwidth, than cells sensitive to higher spatial frequencies. The overall population of cells in area PMLS are optimally

sensitive to low spatial frequencies (mean = 0.22 c./deg.), and hence code larger phase differences than cells in area 17, which are generally sensitive to higher spatial frequencies (Anzai et al., 1997).

Phase and position sensitivity

The second objective of this study was to determine if cells in area PMLS are sensitive either to phase or position disparities or to both. Results indicated that most disparity sensitive cells coded both phase and position disparity. Estimates of RF position disparities between a binocular cell's left and right RFs suggested (Anzai et al., 1997; Anzai et al., 1999a, 1999b, 1999c) that striate cells sensitive to low spatial frequencies are able to code larger phase disparities than cells that are optimally sensitive to higher spatial frequencies. A relationship between phase disparity coding and optimal spatial frequency certainly does exist, in that larger values of phase disparity are associated with low optimal spatial frequency. The results in the present study, however, also show that, regardless of their optimal spatial frequency, cells are sensitive to either large or small position disparities.

These results therefore indicate that disparity coding relies upon position differences as well as phase differences. This is in agreement with Erwin and Miller (1999) proposal, for simple cells in areas 17-18 in which position and phase shifts are linearly related, that these two are not independent of each other.

Position disparity sensitive cells were shown to be present in nearly all visual areas of both cat and monkey (Poggio & Fisher, 1977; Maunsell & van Essen, 1983; Poggio & Poggio, 1984; Pettigrew & Dreher, 1987; Livingstone & Hubel, 1987; LeVay & Voigt, 1988; Wang & Dreher, 1996; Bacon et al., 2000). Moreover, these disparity-

sensitive cells were mostly of the tuned excitatory or tuned inhibitory type, indicating that the visual cortex contains mostly cells that code stimuli at the fixation plane and thus that their RFs are located at approximately the same spatial location on each retina. Hence, to obtain information on the local components of an object, binocular cells would rely on differences between the internal structure of the RFs, namely, phase disparity. This suggests that stereoscopic vision depends on a two stage process, one which involves the global processing of an object (position disparity) and a second which concerns more local analyses (phase disparity). However, our results are not consistent with this idea. In fact, some neurons that were sensitive to zero position disparity could also be sensitive to zero phase disparity while others that were tuned to uncrossed or crossed position disparities were also sensitive to large values of phase disparities.

The neural mechanism underlying stereoscopic vision was first proposed more than thirty years ago. Studies have shown that RFs of most binocular cells were located at slightly different spatial location on the retinas despite the fact that the internal properties of the two RFs were presumed to be similar (Barlow et al., 1967; Nikara et al., 1968; Pettigrew et al., 1968; Josua & Bishop, 1970; von der Heydt, 1978). Thus, depth was presumably coded through these disparate retinal locations. Later, it was shown that RFs of striate cells differed slightly in terms of their internal spatial structure (DeAngelis et al., 1991, 1993) and that this difference could be used by the cells to code for depth. Recently, Anzai et al. (1997) proposed that depth coding for cells having small RFs/high spatial frequency tuning, such as simple cells in area 17, could depend either on position differences or phase differences. The present study,

which attempts to validate this proposition for cells having larger RFs, low spatial frequency tuning and varied input structure, showed that cells in a high-order area do in fact code phase disparities but that they also have very precise position disparity tuning profiles. Hence, both types of disparity coding mechanisms appear to co-exist in these cells. This raises the question as to whether the two types of disparity mechanisms can in fact be tested separately. When position disparities are tested, light bars which also contains high spatial frequencies are swept in the two RFs. Thus, each bar stimulates the excitatory zones in the RFs while the inhibitory zones remain unstimulated. The cell is optimally excited when both light bars enter the excitatory regions of the RFs that are not necessarily located at corresponding regions. However, this is also the situation which would prevail when the two stimuli are phase-shifted. Similarly, when phase disparities are tested, the spatial position of the optimal spatial frequency is varied in the dominant RF, which also creates position disparities. Thus, when phase disparity is tested, phase as well as position may in fact be coded simultaneously. If this were the case, than it should be expected that the two types of disparities should always be related. This is not, however, the case since the response profiles for the two types of disparities are not generally comparable. This lack of concordance probably results from the use of different stimulation parameters, namely, bars and gratings which are not necessarily equally effective to stimulate a particular cell. Phase disparities are created by spatial frequency gratings modulated in luminance that constitute the optimal stimuli for a visual cell since the luminance modulation matches perfectly its internal structure (Maffei & Fiorentini, 1973). A single bar instead mainly excites the excitatory

regions of the RFs. Although a bar contains clear edges that can be detected by a visual cell and hence determine the position offsets between RFs, this stimulus could also differentially excite the RFs' internal spatial structure. On the other hand, it is theoretically possible that a cell could code phase disparity without coding position offsets since sinusoidally modulated spatial frequencies eliminate the edges of the stimuli.

Acknowledgements

This study was supported by grants from the Natural Science and Engineering Research Council of Canada (NSERC), from the Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche (FCAR) awarded to J.-P. Guillemot and F. Lepore and to the Canada Research Chair in Cognitive Neuroscience awarded to the latter. The authors are grateful to E. Massicotte and S. Monfort for their excellent technical assistance.

REFERENCES

- Akase, E., Inokawa, H., Toyama, K., 1998. Neuronal responsiveness to three-dimensional motion in cat posteromedial lateral suprasylvian cortex. *Expl Brain Res.* 122, 214-226.
- Anzai, A., Ohzawa, I., Freeman, R.D., 1997. Neural mechanisms underlying binocular fusion and stereopsis: position vs phase. *Proc. Natl Acad. Sci.* 94, 5438-5443.
- Anzai, A., Ohzawa I., Freeman, R.D., 1999a. Neural mechanisms for processing binocular information II. Complex cells. *J. Neurophysiol.* 2, 909-924.
- Anzai, A., Ohzawa I., Freeman, R.D., 1999b. Neural mechanisms for processing binocular information I. Simple cells. *J. Neurophysiol.* 2, 891-908.
- Anzai, A., Ohzawa, I., Freeman, R.D., 1999c. Neural mechanisms for encoding binocular disparity: receptive field position versus phase. *J. Neurophysiol.* 2, 874-890.
- Bacon, B.A., Villemagne, J., Bergeron, A., Lepore, F., Guillemot J.-P., 1998. Spatial disparity coding in the superior colliculus of the cat. *Expl Brain Res.* 119, 333-344.
- Bacon, B.A., Lepore F., Guillemot J.-P., 2000. Neurons in the posteromedial lateral suprasylvian (PMLS) area of the cat are sensitive to binocular positional depth cues. *Expl Brain Res.* 134, 464-476.
- Barlow, H.B., Blakemore, C., Pettigrew J.D., 1967. The neural mechanisms of binocular depth discrimination. *J. Physiol., Lond.* 193, 327-342.

- Bergeron, A., Tardif, E., Lepore, F., Guillemot, J.-P., 1998. Spatial and temporal matching of receptive field properties of binocular cells in area 19 of the cat. *Neuroscience* 1, 121-134.
- Bishop, P.O., Kozak, W., Vakkur, G.J., 1962. Some quantitative aspects of the cat's eye: Axis and plane of reference of visual field coordinates and optics. *J. Physiol., Lond.* 163, 466-502.
- Blakemore, C., Zumbroich, T.J., 1987. Stimulus selectivity and functional organization in the lateral suprasylvian visual cortex of the cat. *J. Physiol., Lond.* 389, 569-603.
- Bough, E.W., 1970. Stereoscopic vision in the macaque monkey: a behavioral demonstration. *Nature* 225, 42-44.
- Bullier, J., 1986. Axonal bifurcation in the afferents to cortical areas of the visual system. In: Pettigrew, J.D., Sanderson, K.J., Levick, W.R. (Eds.), *Visual Neuroscience* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 239-259.
- De Valois, R.L., Albrecht, D.G., Thorell, L.G., 1982. Spatial frequency selectivity of cells in macaque visual cortex. *Vision Res.* 22, 545-559.
- DeAngelis, G.C., Newsome, W.T., 1999. Organization of disparity-selective neurons in macaque area MT. *J. Neurosci.* 4, 1398-1415.
- DeAngelis, G.C., Ohzawa, I., Freeman R.D., 1991. Depth is encoded in the visual cortex by a specialized receptive field structure. *Nature* 352, 156-159.
- DeAngelis, G.C., Ohzawa, I., Freeman, R.D., 1993. Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. I. General characteristics and postnatal development. *J. Neurophysiol.* 4, 1091-1117.

- Dreher, B., 1986. Thalamocortical and corticotectal interconnections in the cat visual system: relation to the mechanisms of information processing. In: Pettigrew J.D., Sanderson K.J. and Levick W.R. (Eds), *Visual Neuroscience*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 290-314.
- Erwin, E., Miller, K.D., 1999. The subregion correspondence model of binocular simple cells. *J. Neurosci.* 15, 7212-7229.
- Fernald, R., Chase, R., 1971. An improved method for plotting retinal landmarks and focusing eyes. *Vision Res.* 11, 95-96.
- Ferster, D.A., 1981. Comparison of binocular depth mechanisms in areas 17 and 18 of cat visual cortex. *J. Physiol., Lond.* 311, 623-655.
- Freeman, R.D., Ohzawa, I., 1990. On the neurophysiological organization of binocular vision. *Vision Res.* 30, 1661-1676.
- Gizzi, M.S., Katz, E., Movshon, J.A., 1990. Spatial and temporal analysis by neurons in the representation of the central visual field in the cat's lateral suprasylvian visual cortex. *Vis. Neurosci.* 5, 463-468.
- Guillemot, J.-P., Paradis, M.-C., Samson, A., Ptito, M., Richer, L., Lepore F., 1993. Binocular interaction and disparity coding in area 19 of visual cortex in normal and split-chiasm cats. *Expl Brain Res.* 94, 405-417.
- Hammond, P., 1991. Binocular phase specificity of striate cortical neurons. *Expl Brain Res.* 87, 615-623.
- Hammond, P., Pomfrett, C.J., 1991. Interocular mismatch in spatial frequency and directionality characteristics of striate cortical neurones. *Expl Brain Res.* 85, 631-640.

- Hubel, D.H., Wiesel, T.N., 1962. Receptive fields, binocular interaction, and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol., Lond.* 160, 106-154.
- Hubel, D.H., Wiesel, T.N., 1969. Visual area of the lateral suprasylvian gyrus (Clare-Bishop area) of the cat. *J. Physiol., Lond.* 202, 251-260.
- Joshua, D.E., Bishop, P.O., 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. *Expl Brain Res.* 4, 389-416.
- Lepore, F., Ptito, M., Lassonde, M., 1986. Stereoperception in cats following section of the corpus callosum and/or the optic chiasm. *Expl Brain Res.* 61, 258-264.
- Lepore, F., Samson, A., Paradis, M.-C., Ptito, M., Guillemot, J.-P. 1992. Binocular interaction and disparity coding at the 17-18 border: contribution of the corpus callosum. *Expl Brain Res.* 90, 129-140.
- LeVay, S., Voigt T., 1988. Ocular dominance and disparity coding in cat visual cortex. *Vis. Neurosci.* 1, 395-414.
- Livingstone, M.S, Hubel, D.H., 1987. Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *J. Neurosci.* 7, 3416-3468.
- Maffei, L., Fiorentini, A., 1973. The visual cortex as a spatial frequency analyzer. *Vision Res.* 13, 1255-1267.
- Maunsell, J.H.R, Van Essen, D.C., 1983. Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. II. Binocular interaction and sensitivity to binocular disparity. *J. Neurophysiol.* 49, 1148-1167.

- Morley, J.W., Yuan, L., Vickery, R.M., 1997. Corticocortical connections between area 21a and primary visual cortex in the cat. *Neuroreport* 24, 1263-1266.
- Morrone, M.C., Di Stefano, M., Burr D.C., 1986. Spatial and temporal properties of neurons of the lateral suprasylvian cortex of the cat. *J. Neurophysiol.* 56, 969-986.
- Movshon, J.A., Thompson, I.D., Tolhurst, D.J., 1978a. Spatial summation in the receptive fields of simple cells in the cat's striate cortex. *J. Physiol., Lond.* 283, 53-77.
- Movshon, J.A., Thompson, I.D., Tolhurst, D.J. 1978b. Receptive field organization of complex cells in the cat's striate cortex. *J. Physiol., Lond.* 283, 79-99.
- Movshon, J.A., Thompson, I.D., Tolhurst, D.J. 1978c. Spatial and temporal contrast sensitivity of neurons in areas 17 and 18 of the cat's visual cortex. *J. Physiol., Lond.* 283, 101-120.
- Nikara, T., Bishop, P.O., Pettigrew, J.D., 1968. Analysis of retinal correspondence by studying receptive fields of binocular single units in cat striate cortex. *Expl Brain Res.* 6, 353-372.
- Ohzawa, I., Sclar, G., Freeman, R.D., 1985. Contrast gain control in the cat's visual system. *J. Neurophysiol.* 54, 651-667.
- Ohzawa, I., Freeman, R.D., 1986a. The binocular organization of simple cells in the cat's visual cortex. *J. Neurophysiol.* 56, 221-242.
- Ohzawa, I., Freeman R.D., 1986b. The binocular organization of complex cells in the cat's visual cortex. *J. Neurophysiol.* 56, 243-259.

- Ohzawa I., DeAngelis G.C., Freeman R.D., 1990. Stereoscopic depth discrimination in the visual cortex: neurons ideally suited as disparity detectors. *Science* 249, 1037-1041.
- Ohzawa, I., DeAngelis, G.C., Freeman, R.D., 1996. Encoding of binocular disparity by simple cells in the cat's visual cortex. *J. Neurophysiol.* 75, 1779-1805.
- Ohzawa, I., DeAngelis, G.C., Freeman, R.D., 1997. Encoding of binocular disparity by complex cells in the cat's visual cortex. *J. Neurophysiol.* 77, 2879-2909.
- Palmer, L.A., Rosenquist, A.C., Tusa R.J., 1978. The retinotopic organization of lateral suprasylvian visual areas in the cat. *J. comp. Neurol.* 177, 237-256.
- Payne, B.R., 1993. Evidence for visual cortical area homologs in cat and macaque monkey. *Cerebral Cortex* 3, 1-25.
- Pettigrew, J.D., Nikara, T., Bishop, P.O., 1968. Binocular interaction on single units in striate cortex: simultaneous stimulation by single moving slit with receptive fields in correspondence. *Expl Brain Res.* 6, 391-410.
- Pettigrew, J.D., Dreher, B., 1987. Parallel processing of binocular disparity in the cat's retinogeniculocortical pathways. *Proc. R. Soc. London (Biol)* 232, 297-321.
- Poggio, G.F., Fischer, B., 1977. Binocular interaction and depth sensitivity of striate and pre-striate cortical neurons of the behaving rhesus monkey. *J. Neurophysiol.* 40, 1393-1407.
- Poggio, G.F., Poggio, T., 1984. The analysis of stereopsis. *Annu. Rev. Neurosci.* 7, 379-412.

- Rauschecker, J.P., von Grunau, M.W., Poulin, C., 1987. Centrifugal organization of direction preferences in the cat's lateral suprasylvian visual cortex and its relation to flow field processing. *J. Neurosci.* 7, 943-958.
- Reinoso-Suarez, F., 1961. *Topographischer Hirnatlas der Katze für experimental-physiologische Untersuchungen*. Herausgegeben von E. Merck AG, Darmstadt
- Rosenquist, A.C., 1985. Connections of visual cortical areas in the cat. In: Peters, A., Jones, E.G. (Eds), *Cerebral Cortex*, vol. 3, Plenum Publishing Corporation, New York, pp. 81-117
- Schor, C.M., Wood, I.C., Ogawa J., 1984. Spatial tuning of static and dynamic local stereopsis. *Vision Res.* 24, 573-578.
- Skottun, B.C., Freeman, R.D., 1984. Stimulus specificity of binocular cells in cat's visual cortex: Ocular dominance and the matching of left and right eyes. *Expl Brain Res.* 56, 206-216.
- Skottun, B.C., De Valois, R.L., Grosof, D.H., Movshon, J.A., Albrecht, D.G., Bonds, A.B., 1991. Classifying simple and complex cells on the basis of response modulation. *Vision Res.* 31, 1079-1086.
- Smith, E.L. 3rd, Chino, Y.M., Ni, J., Ridder, W.H. 3rd, Crawford, M.L., 1997. Binocular spatial phase tuning characteristics of neurons in the macaque striate cortex. *J. Neurophysiol.* 78, 351-365.
- Spear, P.D., Baumann, T.P., 1975. Receptive-field characteristics of single neurons in lateral suprasylvian visual area of the cat. *J. Neurophysiol.* 38, 1403-1420.

- Spear, P.D., 1991. Functions of extrastriate visual cortex in non-primate species. In: Leventhal, A.V. (Eds), *Vision and Visual Dysfunction*, vol. 4., The Neural Basis of Visual Function. CRC Press Inc, Boca Raton. pp. 339-370.
- Tardif, E., Bergeron, A., Lepore, F., Guillemot, J.-P., 1996. Spatial and temporal frequency tuning and contrast sensitivity of single neurons in area 21a of the cat. *Brain Res.* 716, 219-223.
- Toyama, K., Kozasa, T., 1982. Responses of Clare-Bishop neurons to three dimensional movement of a light stimulus. *Vision Res.* 22, 571-574.
- Toyama, K., Komatsu, Y., Kasai, H., Fujii, K., Umetani, K., 1985. Responsiveness of Clare-Bishop neurons to visual cues associated with motion of a visual stimulus in three-dimensional space. *Vision Res.* 25, 407-414.
- Toyama, K., Fujii, K., Kasai, S., Maeda, K., 1986a. The responsiveness of Clare-Bishop neurons to motion cues for motion stereopsis. *Neurosci. Res.* 4, 110-128.
- Toyama, K., Komatsu, Y., Kozasa, T., 1986b. The responsiveness of Clare-Bishop neurons to size cues for motion stereopsis. *Neurosci. Res.* 4, 83-109.
- Vickery, R.M., Morley, J.W., 1999. Binocular phase interactions in area 21a of the cat. *J. Physiol.* 15, 541-549.
- Von der Heydt, R., Adorjani, C., Hanny, P., Baumgartner, G., 1978. Disparity sensitivity and receptive field incongruity of units in the cat striate cortex. *Expl Brain Res.* 4, 523-45.
- Von Grünau, M.W., Zumbroich, T.J., Poulin, C., 1987. Visual receptive field properties in the posterior suprasylvian cortex of the cat: A comparison between the areas PMLS and PLLS. *Vision Res.* 27, 343-356.

- Wang, C., Dreher, B., 1996. Binocular interactions and disparity coding in area 21a of cat extrastriate visual cortex. *Expl Brain Res.* 108, 257-272.
- Wheastone, C., 1838. Contributions to the physiology of vision. Part the first. On remarkable, and hiterto unobserved, phenomena of binocular vision. *Philos. Trans. R Soc.* 2, 371-393.
- Zumbroich, T.J., Blakemore, C., 1987. Spatial and temporal selectivity in the suprasylvian visual cortex of the cat. *J. Neurosci.* 7, 482-500.

FIGURE LEGENDS

Fig. 1: Distribution of the ocular dominance of single cells recorded in the posteromedial lateral suprasylvian area of the cat (A). *Light bars*: binocular cells; *dark bars*: monocular cells. Categories 1 and 7 include cells driven exclusively through the contralateral or the ipsilateral eye respectively. The intermediate categories include binocular cells with varying ocular dominance. Representative examples of spatial frequency tuning functions of three binocular cells recorded in the posteromedial lateral suprasylvian area (B, C, D). The stimuli used to derive the spatial frequency tuning functions were sinusoidal gratings (contrast: 30%) drifting at a temporal frequency of 2 Hz (cells B and C) and 4 Hz (cell D). *Open circles*: contralateral eye; *filled circles*: ipsilateral eye.

Fig. 2: Optimal spatial frequency (SF) distribution (A) for the dominant eye of cells recorded in area PMLS show that most units are sensitive to low spatial frequencies (mean = 0.22 c./deg.; σ = 0.16 c./deg.). The optimal spatial frequency of the contralateral and ipsilateral eye are strongly matched and the relationship is highly significant (B). Distribution of the spatial bandwidth for the dominant eye (C) indicates that most PMLS cells are broadly tuned to spatial frequency (mean = 1.6 octaves; σ = 0.96 octaves) although some are highly selective (\leq 0.6 octaves). The spatial bandwidth for the contralateral and the ipsilateral eye are strongly matched and the relationship is highly significant (D).

Fig. 3: Peristimulus time histograms and phase disparity tuning function for two typical phase sensitive cells. End-stopped simple cell in A shows strong facilitation and an optimally modulated response at 270° phase disparity. Complex cell in B shows facilitation at 202° phase disparity; peristimulus time histograms show an unmodulated response and a DC increment around the optimal phase disparity. Horizontal lines represent the monocular response of the contralateral (C) and the ipsilateral (I) eye to the optimal spatial frequency. The phase disparity tuning functions were derived using optimal sinusoidal gratings (cell A: 0.08 c./deg.; cell B: 0.1 c./deg.) drifting (cell A: 4 Hz; cell B: 2 Hz) at the optimal direction (cell A: 0° ; cell B: 135°) with a contrast of 30%.

Fig. 4: Examples of phase disparity tuning for four PMLS binocular cells. Cell in A shows a phase insensitive profile while cells in B, C and D are phase sensitive. Cells in B and C show binocular facilitation and cell in D shows binocular summation to phase disparity. Horizontal lines represent the monocular response of the ipsilateral (I) and the contralateral (C) eye at the optimal spatial frequency. The stimuli used to derive the phase tuning functions were optimal sinusoidal grating for the dominant eye (cell in A: 0.24 c./deg.; cell in B: 0.2 c./deg.; cell in C: 0.64 c./deg.; cell in D: 0.08 c./deg.) drifting (cell in A: 4 Hz; cell in B, C and D: 2 Hz) at the optimal direction with a contrast of 30% (cells A and D) or 50% (cells B and C).

Fig. 5: Distribution of the facilitation index of 66 phase sensitive cells recorded in PMLS area of the cat. Cells having an index of < 1 present summation interactions

whereas those having an index ≥ 1 present facilitation interactions. Phase insensitive neurons are not included in this figure.

Fig. 6: Distribution of the optimal phase disparity of binocular cells sensitive to phase disparity (A). Distribution of the optimal spatial displacement in visual angle of phase sensitive cells (B). Relationship between spatial displacement at the optimal phase disparity and the optimal spatial frequency of the dominant eye (C). Relationship between the phase bandwidth and the optimal spatial frequency of the dominant eye (D). The relationship between the spatial displacement and the optimal spatial frequency of the dominant eye for phase sensitive cells is negatively correlated (C). Moreover, the relationship between the spatial displacement bandwidth and optimal spatial frequency for phase sensitive cells is also negatively correlated (D).

Fig. 7: Spatial frequency tuning (left column, A, D, G, J), phase disparity profile (middle column) and positional disparity profile (right column) of four binocular cells. The complex cell in the upper row (cell 076) shows a facilitatory interaction at 90° phase disparity (B). Positional disparity profile (C) shows a clear facilitatory interaction at zero position disparity. When tested to phase disparity, the complex cell in second row (cell 082) shows a clear facilitatory interaction at 0° phase disparity (E) but the same cell is strongly inhibited at 0° when tested to positional disparities (F). The complex cell in third row (cell 077) shows a facilitatory interaction at 90° phase disparity (H) and it is well tuned to crossed positional disparities (I). The complex cell in the lower row (cell 085) demonstrates a modulated response to phase disparity

and shows a summation interaction at 112° phase disparity (K) while the positional disparity profile (L) demonstrates that this cell is selective to uncrossed positional disparities. The stimuli used to derive the phase disparity tuning functions were drifting (cell 076: 4 Hz; cell 082, 077 and 085: 2 Hz) optimal sinusoidal gratings for the dominant eye (cell 076: 0.48 c./deg.; cell 082: 0.2 c./deg.; cell 077 and 085: 0.16 c./deg.) with a contrast of 30%. The stimuli used derive the positional disparity tuning curve were a drifting (velocity: cell 076, 082 and 077: $4^\circ/s$; cell 085: $2^\circ/s$) light bars (bar size: cell 076: width: 1.7° ; length: 5° ; cell 082: width: 1.2° ; length: 9° ; cell 077: width: 2° ; length: 10° ; cell 085: width: 1.5° ; length: 7.5° . Horizontal lines in the middle and right columns represent the monocular response of the ipsilateral (I) and the contralateral (C) eye at the optimal spatial frequency (middle column) and to light bar right column).

Figure 1

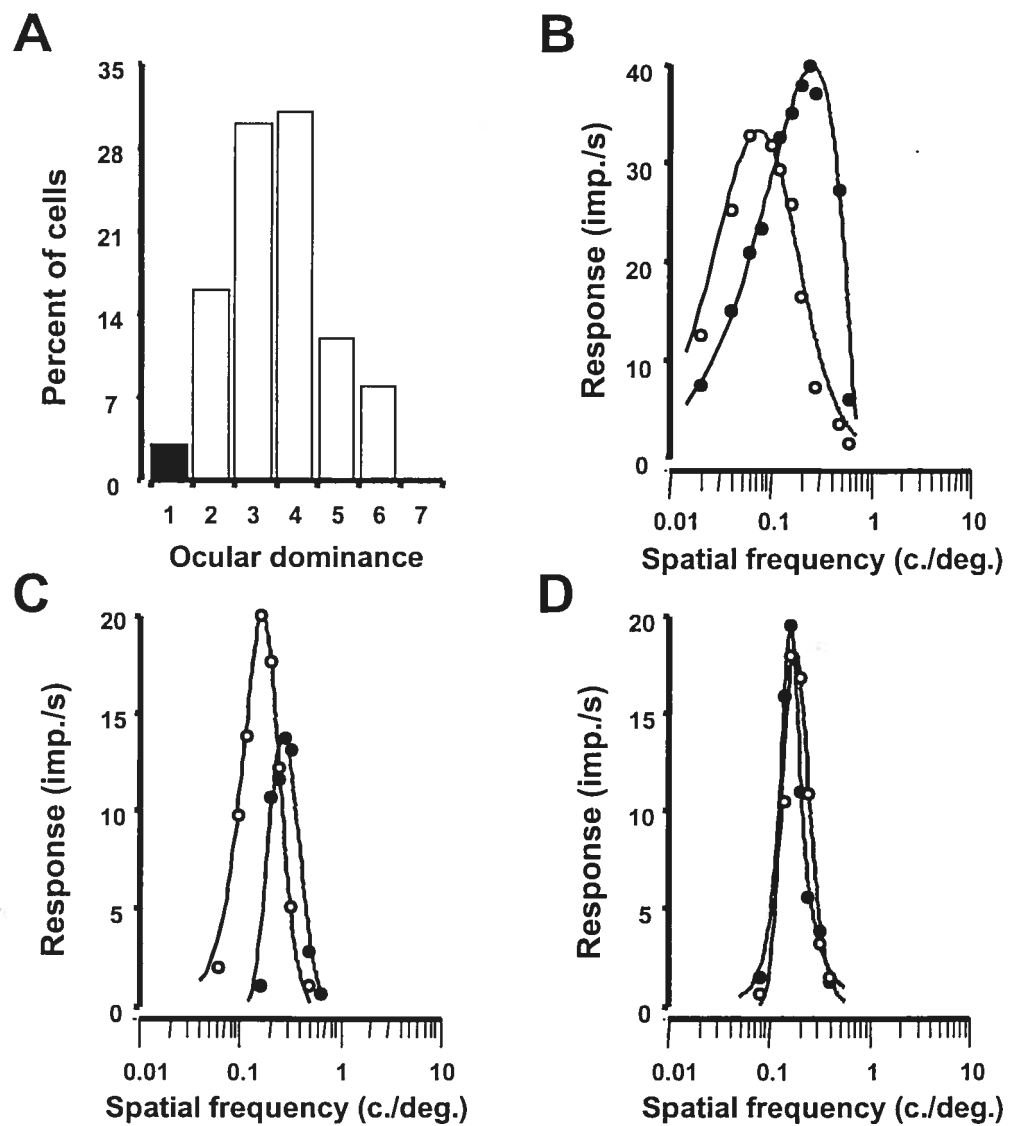


Figure 2

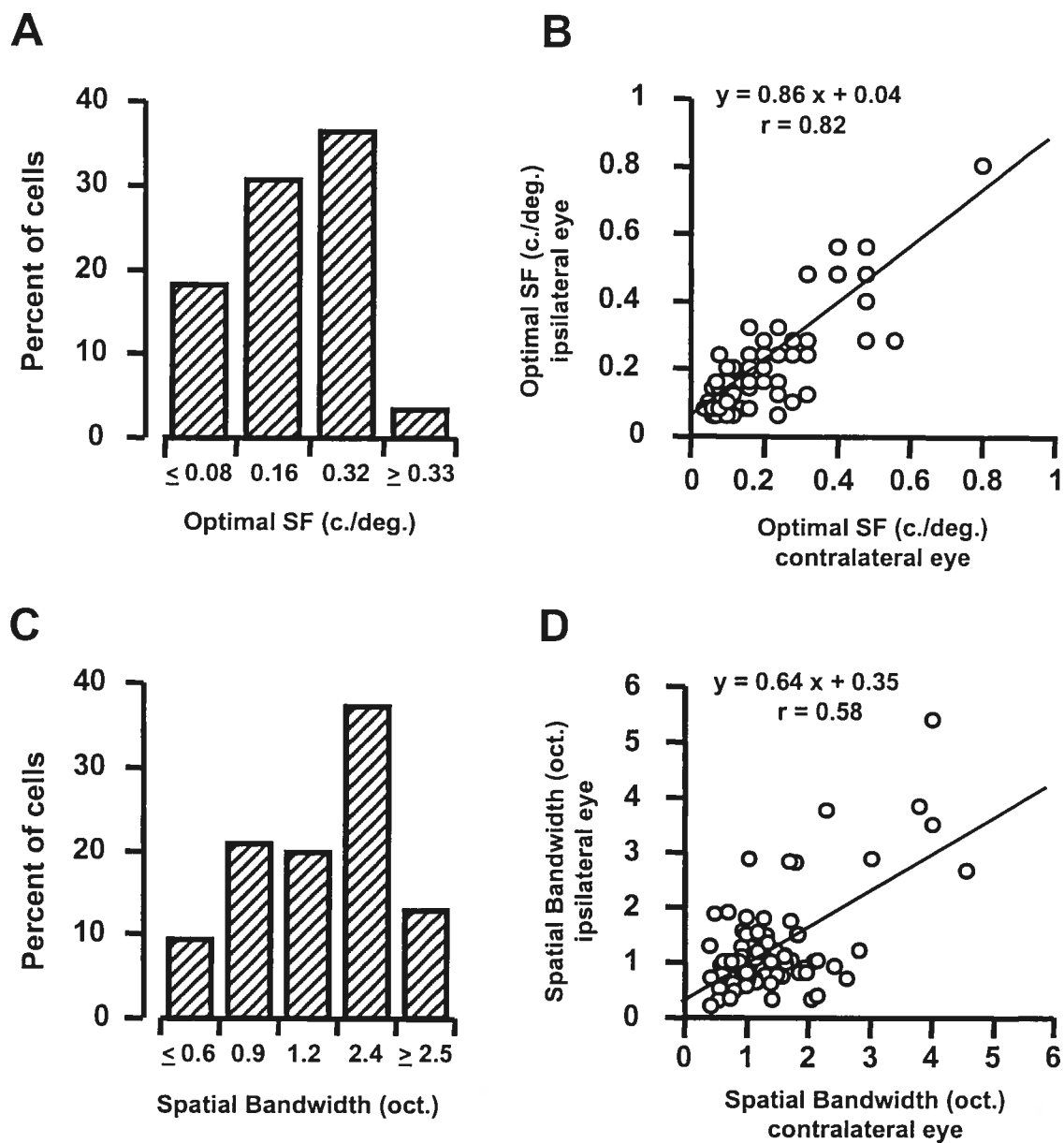


Figure 3

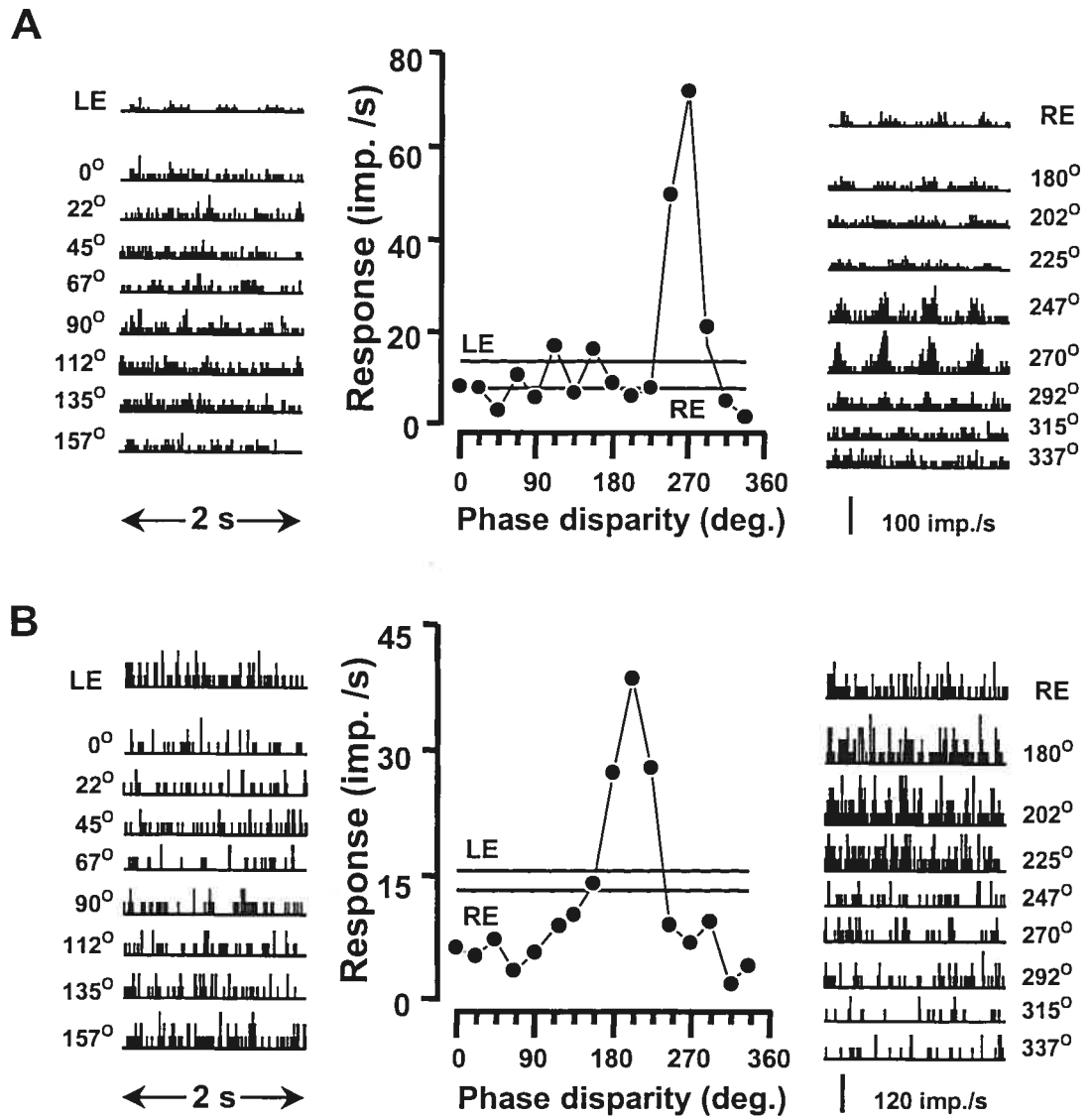


Figure 4

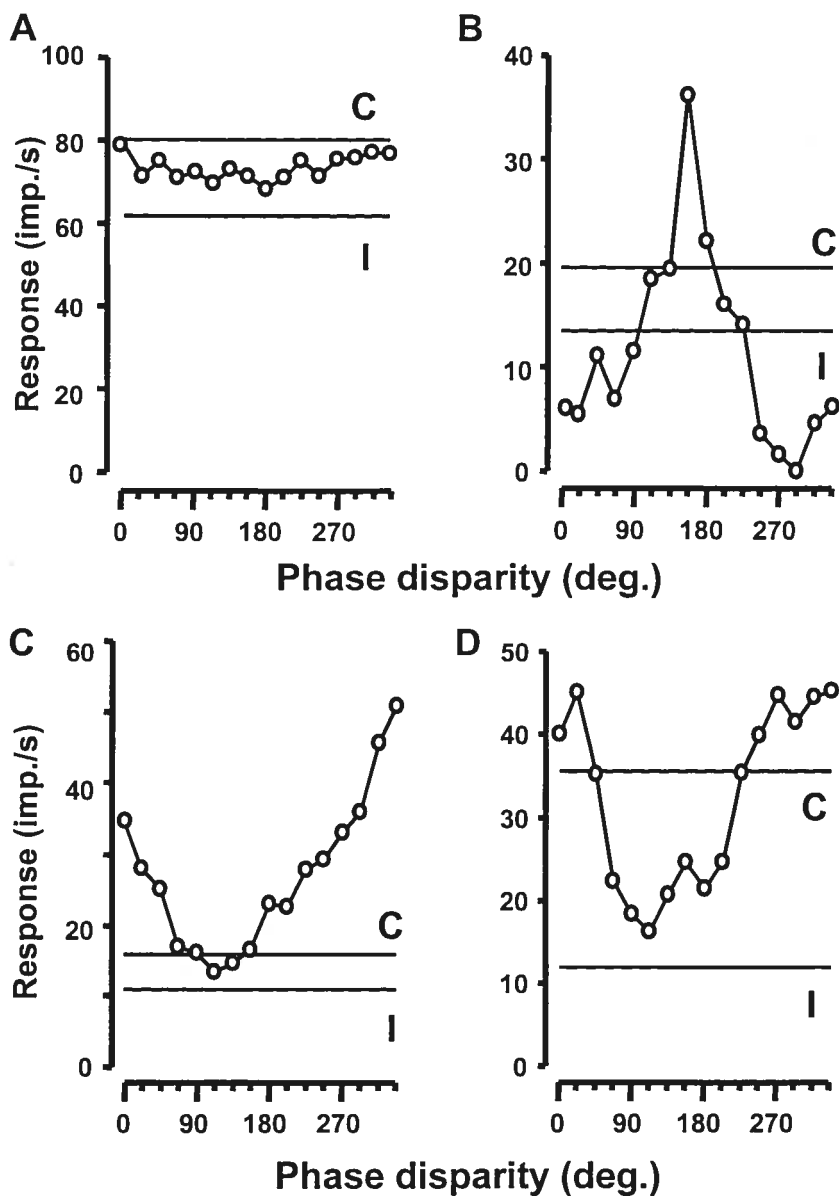


Figure 5

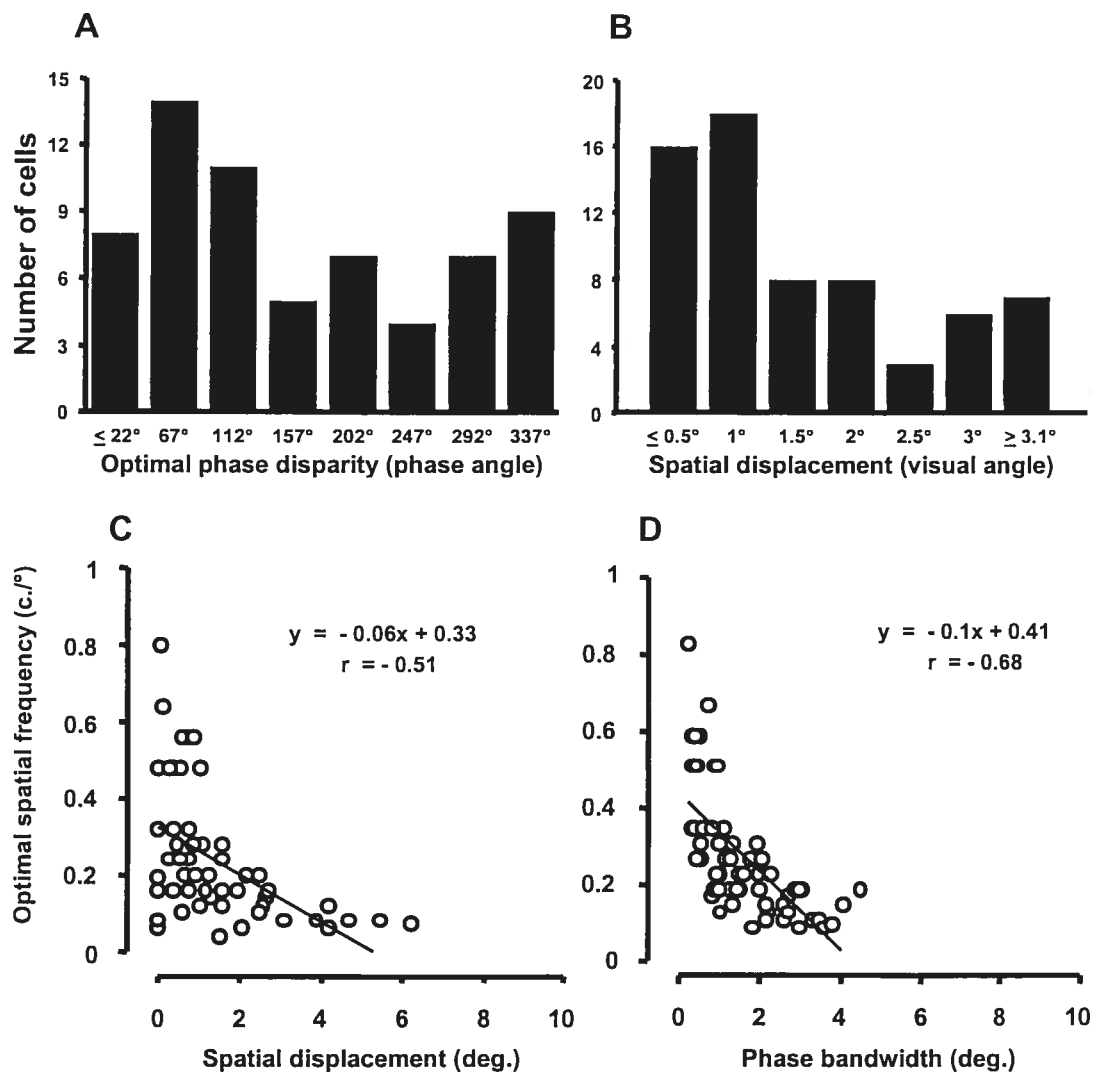


Figure 6

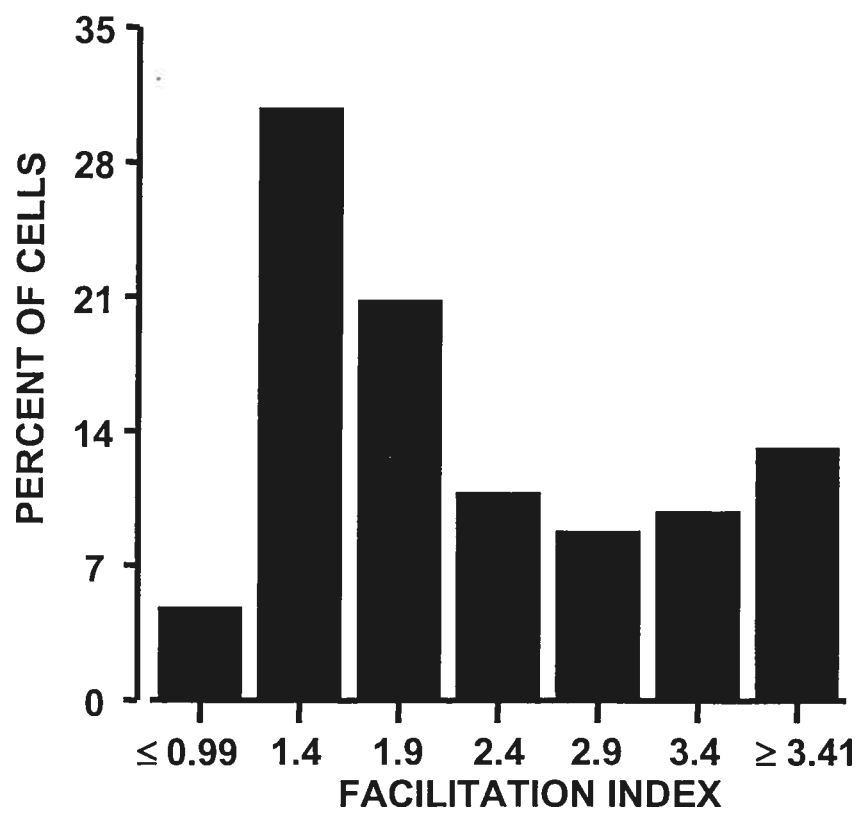
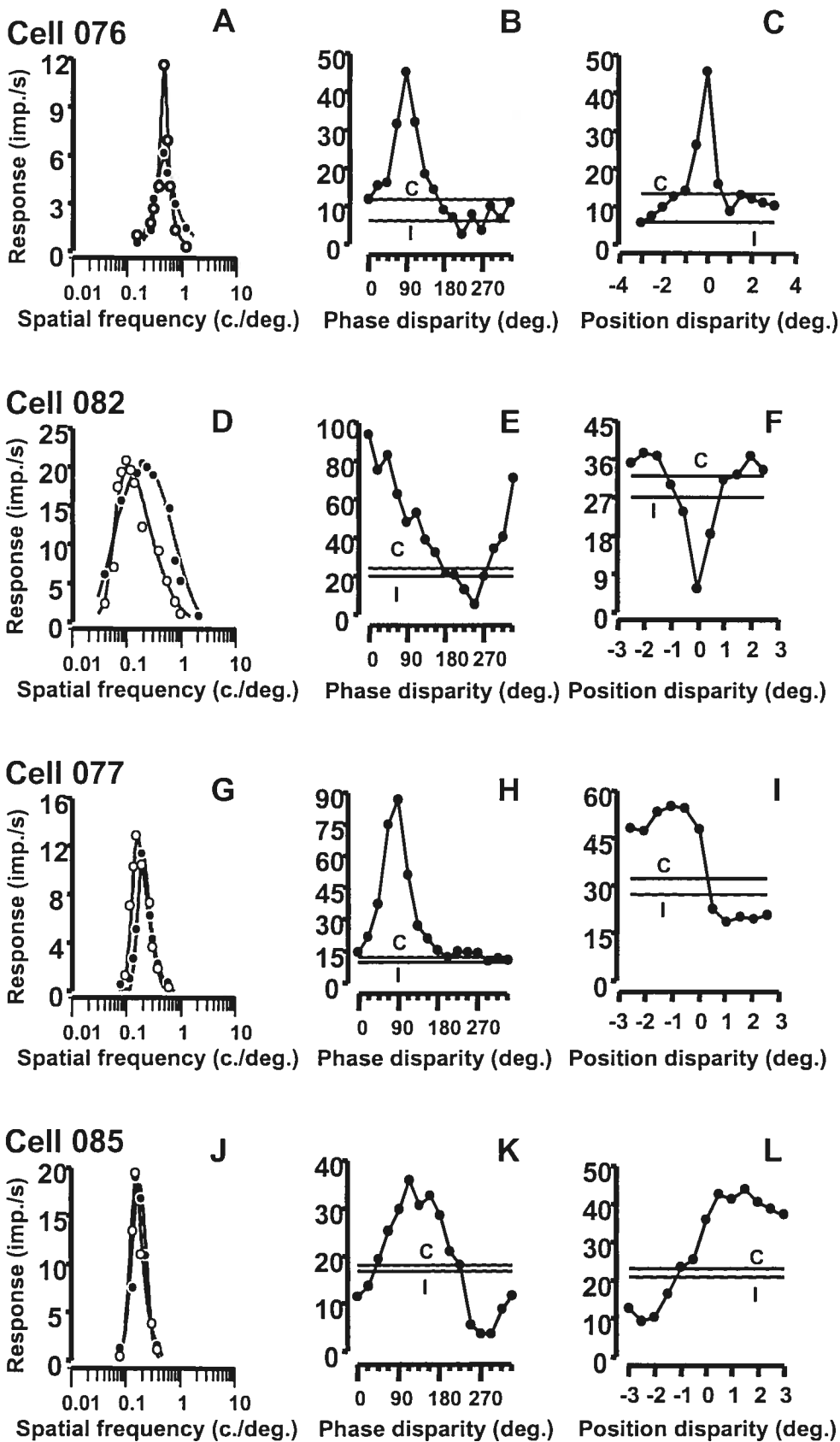


Figure 7



CHAPITRE 5

Discussion générale

L'objectif général de ces études était de décrire les interactions binoculaires des cellules visuelles des aires extrastriées. Nous nous sommes intéressés plus spécifiquement aux interactions binoculaires présentes dans les aires visuelles 19 et PMLS lors du déphasage de la fréquence spatiale optimale. De plus, nous avons vérifié si les cellules binoculaires de l'aire visuelle PMLS encodent la disparité spatiale de position et/ou de phase. Dans un premier temps, nous comparerons nos résultats avec ceux d'autres études s'étant intéressées aux mêmes ou à différentes aires visuelles. Puis, nous examinerons la possibilité d'un traitement parallèle de la stéréopsie chez le chat. Ensuite, nous examinerons les différents mécanismes qui permettent l'encodage de la disparité spatiale. Finalement, nous discuterons la sensibilité des cellules binoculaires à la disparité spatiale et leur implication au niveau de l'expérience phénoménologique de la perception de la profondeur.

5.1. Sélectivité à la disparité spatiale dans les aires visuelles du chat

De nombreuses études ont démontré que les cellules de l'aire 17 (ou 17/18) du chat, qui constitue le premier site de convergence de l'information binoculaire, répondent sélectivement à la disparité spatiale (Ferster, 1981; Levay et Voigt, 1988; Lepore et al., 1992). En effet, la majorité des cellules binoculaires (70-80%) de cette aire répondent à la disparité spatiale produite par des barres lumineuses présentées sur des endroits rétiniens différents. De plus, les cellules de l'aire V1 du singe sont également sensibles à la disparité présente dans les stéréogrammes composés de bruits aléatoires. En effet, les travaux de Poggio et Fisher (1977), Poggio et Talbot (1983) ont démontré que les profils de sensibilité à la disparité spatiale des cellules

des aires V1 et V2 du singe éveillé sont similaires, peu importe que le CR soit stimulé à l'aide de stéréogrammes ou de barres lumineuses. Poggio et Fisher (1977) ont aussi montré que l'aire V1 possède quatre types de détecteurs de disparité spatiale. Ces expériences supposent que les cellules sensibles à la disparité spatiale agissent comme des détecteurs de traits qui déchargent optimalement lorsque les caractéristiques spécifiques de la forme sont présentées sur des endroits rétiniens non correspondants (Barlow et al., 1972). Selon Poggio et Fisher (1977), les cellules de types excitatrices (et inhibitrices) forment une population de cellules reliées à l'encodage de stimuli ayant des disparités spatiales fines situées à l'intérieur de l'aire de fusion de Panum. Par contre, lorsque la disparité spatiale entre les deux images est trop importante, une convergence oculaire appropriée doit permettre de ramener les deux images en correspondance, soit à l'intérieur de l'aire de Panum. Ce rôle est attribué aux détecteurs de types croisé et non-croisé qui s'occuperaient d'activer le système de convergence ou de divergence oculaires. Une fois la convergence de la cible atteinte, les cellules de types excitatrices (ou inhibitrices) peuvent analyser la cible tridimensionnelle au niveau de la fovéa. Ces mécanismes dépendent inévitablement des structures sous-corticales impliquées dans la poursuite visuelle et la convergence oculaire. Au niveau de l'aire V1 du singe et de l'aire 17 du chat, il existe un nombre élevé de cellules qui encodent les stimuli situés au niveau du point de fixation. Cependant, à l'époque des travaux de Poggio et Fisher, aucune étude expérimentale n'avait démontré l'existence d'un lien entre les types de détecteurs de disparités spatiales et les rôles proposés par ces auteurs au niveau du comportement visuel de l'animal.

Hubel et Wiesel (1959) ont été les premiers à décrire les interactions binoculaires des cellules simples de l'aire 17 du chat. Ils ont montré que la stimulation simultanée des régions ON (ou OFF) des CR droit et gauche d'une cellule binoculaire entraîne une sommation des réponses, alors que la stimulation d'une région ON dans un oeil et OFF dans l'autre entraîne une inhibition complète des réponses. Il semble donc que la sélectivité au déphasage, ainsi que les interactions binoculaires qui en découlent au niveau des cellules ayant des CR simples sont le résultat d'une sommation linéaire au niveau des deux CR monoculaires (Ohzawa et Freeman, 1986a). L'organisation spatiale des CR des cellules de type complexe est plutôt construite de zones ON-OFF superposées (Hubel et Wiesel, 1962). Cette organisation fait en sorte que les cellules complexes n'effectuent pas nécessairement de sommation spatiale. De plus, les CR monoculaires des cellules complexes ne tiennent pas compte de la phase spatiale d'un réseau de FS contrairement aux CR simples (Movshon et al., 1978a). Donc, tout indique que peu de cellules binoculaires ayant des CR complexes peuvent encoder le déphasage de la FS optimale. Les travaux du laboratoire de Ralph D. Freeman (Ohzawa et Freeman, 1986a, b; Ohzawa et al., 1996; 1997) ont montré que la majorité (70%) des cellules simples et seulement 40% des cellules complexes de l'aire 17 du chat répondent sélectivement au déphasage de la FS optimale. Cependant, les résultats de cette thèse montrent que, contrairement à l'aire visuelle primaire, plus de 74% des cellules de l'aire extrastrée PMLS, ainsi que 71% de celles de l'aire 19 (lorsque stimulées avec des réseaux de FS statiques) sont sélectives au déphasage de la FS optimale et ce, peu importe leur type de CR.

La faible proportion de détecteurs de disparité spatiale identifiée par Guillemot et al. (1993) au niveau de l'aire visuelle 19 suggère une implication plutôt limitée de celle-ci dans la perception stéréoscopique. En effet, seulement 34% de l'ensemble des cellules binoculaires de l'aire 19 (Guillemot et al., 1993) répondent sélectivement à la disparité spatiale créée par des barres lumineuses. Bien que les cellules de l'aire 19 répondent sélectivement aux FS (Bergeron et al., 1998), nous avons montré que seulement 38% de ces cellules sont sensibles au déphasage de FS défilantes. Cette proportion est presque similaire à celle retrouvée lorsque des barres lumineuses sont utilisées pour créer des disparités spatiales de position. Cette proportion est toutefois plus restreinte que celle retrouvée pour l'ensemble des CR simples et complexes de l'aire 17 (Ohzawa et Freeman, 1986a, 1986b) et 21a (Vickery et Morley, 1999). Cependant, si l'on tient compte uniquement des cellules de type complexe de l'aire 17, seulement 40% d'entre elles sont sensibles à la disparité de phase (Ohzawa et Freeman, 1986b). Étant donné que la majorité des cellules de l'aire 19 ont des CR de type complexe ou de type hypercomplexe-complexe, la proportion de cellules sensibles à la phase dans les deux aires visuelles est similaire. Par contre, il ne semble pas que le type de CR puisse expliquer exclusivement la différence de proportion de cellules sensibles à la phase dans les différentes aires visuelles. En effet, seulement 25% de l'ensemble des cellules à CR simples de l'aire 19 montrent des profils de sensibilité à la disparité de phase. De plus, les cellules de l'aire PMLS, qui sont majoritairement de type complexe, sont en grande proportion (74%) sensibles à la disparité de phase, tout comme celles (78%) de l'aire 21a (Vickery et Morley, 1999).

La faible proportion de cellules sensibles à la disparité spatiale dans l'aire 19 peut s'expliquer par ses différentes afférences. En effet, cette aire reçoit non seulement des projections corticales des aires 17 et 18, mais également de plusieurs régions sous-corticales dont le complexe LP-pulvinar qui possède des CR de grande taille ayant des propriétés spatiales plutôt grossières, tel qu'un pouvoir de résolution spatiale faible et de larges bande-passantes aux FS (Dreher, 1986; Casanova et al., 1989). Ces afférences peuvent contribuer à rendre l'aire 19 plutôt inefficace pour encoder la disparité spatiale horizontale entre deux stimuli. De plus, les afférences de Y et W des couches C du LGN et du NIM possèdent également des propriétés spatiales grossières (Holländer et Vanegas, 1977; Berson et Graybiel, 1978; Dreher et al., 1980; Dreher, 1986). L'aire 19 reçoit également des afférences directes des aires 17 et 18, lesquelles sont plus nombreuses à montrer une sensibilité aux disparités spatiales de position et de phase. La proportion de cellules sensibles à la disparité spatiale ne semble pas être préservée au niveau de l'aire 19. Toutefois, une différence importante entre l'aire visuelle 19 et les autres aires visuelles corticales demeure son nombre élevé d'afférences de type W (Rowe et Cox, 1998). Celles-ci, alors qu'elles sont absentes de plusieurs autres aires visuelles, dont les aires 17 et 21a, peuvent expliquer la faible proportion de cellules sensibles à la disparité de phase au niveau de l'aire 19.

Les résultats de la deuxième étude de cette thèse montre que 71% des cellules de l'aire 19 encodent sélectivement la disparité de phase statique, c'est-à-dire, lorsque la composante du mouvement est exclue du stimulus. Parmi celles-ci, 84% montrent

des interactions binoculaires de facilitation et 16% des interactions de sommation. Il est donc possible que la stimulation des CR de l'aire 19 à l'aide de barres lumineuses et de réseaux de FS défilantes n'évoque pas les mêmes réponses neuronales que la stimulation des CR avec des réseaux de FS statiques. En effet, un réseau de FS défilantes est un stimulus périodique dont la position spatiale varie à une fréquence temporelle précise à l'intérieur des CR. Un réseau de FS statiques, par comparaison, a une apparition à une fréquence temporelle de modulation de contraste qui demeure constante au niveau des CR. Il est donc possible que l'organisation interne des CR de l'aire 19 soit excitée de façon plus appropriée lorsque des disparités statiques sont utilisées plutôt que des disparités défilantes. Ce qui expliquerait pourquoi 71% des cellules de l'aire 19 sont sélectives à la phase avec l'utilisation de disparités statiques, comparativement à 38% lorsque des réseaux de fréquences spatiales défilantes sont utilisés.

Tel que mentionné ci-haut, la troisième étude de cette thèse montre que la majorité (74%) des cellules de l'aire PMLS est sensible à la disparité de phase et que celles-ci montrent des interactions binoculaires de facilitation (95%) et de sommation (5%) similaires à celles observées dans d'autres aires visuelles (Ohzawa et al., 1996, 1997; Smith et al., 1997; Vickery et Morley, 1999). La proportion de cellules sensibles à la disparité de phase est comparable à celle retrouvée pour l'aire 17 et l'aire 21a. En effet, 74% des cellules de PMLS, environ 70% des cellules simples de l'aire 17 (Ohzawa et Freeman, 1986a, 1986b) et près de 80% de celles de l'aire 21a montrent des profils de sensibilité à la disparité de phase (Vickery et Morley, 1999).

Il est important de noter qu'il y a une différence majeure entre les afférences et les propriétés spatiales des aires 17, 21a et celles de l'aire PMLS. En effet, l'aire 17 reçoit des afférences directes de type X, les CR sont relativement petits et sont généralement de types simple et complexe (Movshon et al., 1978a,b,c) et les cellules possèdent généralement une résolution spatiale très élevée. L'aire 21a reçoit également une importante afférence indirecte de type X de l'aire 17 (Morley et al., 1997). Les CR sont de petite taille et sont de type complexe comme ceux de l'aire 17 (Morley et al., 1997). Cependant, les cellules de l'aire 21a sont sensibles à de basses FS (Tardif et al., 1996) et la proportion de cellules complexes sensibles à la disparité de phase ($\approx 78\%$) est beaucoup plus élevée que celle de l'aire 17 (40%) (Ohzawa et Freeman, 1986a, 1986b; Vickery et Morley, 1999). Cette proportion est plutôt comparable à celle des cellules de l'aire PMLS. Nos résultats suggèrent que seulement les aires de haut niveau de traitement, telles que les aires PMLS et 21a, ont une proportion élevée de cellules ayant des CR pouvant encoder la disparité de phase. Ainsi, la sensibilité de ces cellules est possiblement le résultat de la convergence de nombreuses afférences provenant des cellules sensibles à la disparité de phase situées dans l'aire 17 ou dans l'aire 19.

L'utilisation de réseaux de FS déphasées a permis de mettre en évidence l'importance de l'organisation spatiale des CR pour l'encodage de la disparité spatiale. Ainsi, on peut considérer deux types de populations cellulaires qui encodent la disparité spatiale : 1) les cellules ayant de petits CR, une haute acuité visuelle et qui encodent de petites disparités spatiales de phase, et 2) les cellules ayant des CR de grandes tailles, un pouvoir de résolution spatiale faible et qui encodent de larges

disparités spatiales. La présente étude montre qu'une cellule binoculaire peut montrer un profil de sensibilité à la position et à la phase. Cependant, il a été impossible de reproduire les mêmes profils au déphasage de la FS optimale et à la disparité de position, tel que le propose un modèle de Freeman et Ohzawa (1990) (Ohzawa et Freeman, 1990). Ainsi, les cellules de types croisé et non-croisé n'ont pas nécessairement de larges profils de sensibilité au déphasage. De plus, notre étude, tout comme celles de Freeman et collaborateurs (Freeman et Ohzawa, 1990, Ohzawa et Freeman, 1990), a montré que l'encodage à la disparité de phase est inversement relié à la FS optimale. Ceci signifie qu'une cellule sensible à de hautes FS encode de plus petites disparités spatiales à un angle de phase spécifique, qu'une cellule sensible à de plus basses FS. Étant donné que les cellules de l'aire 19 et celles de l'aire PMLS sont sensibles à de basses FS (19 : FS optimale moyenne ≈ 0.2 c./deg.; PMLS : 0.16 c./deg.), on pourrait s'attendre à ce que de plus larges disparités spatiales de phase soient encodées au niveau de ces aires, comparativement à l'aire visuelle 17 qui possède un pouvoir de résolution spatiale beaucoup plus élevé (FS optimale moyenne: 0.56 c./deg.) (Movshon et al., 1978). Cependant, Freeman et ses collaborateurs n'ont pas spécifié dans leurs publications l'étendue moyenne de la sensibilité au déphasage encodée par les cellules de l'aire 17. On peut donc considérer qu'il existe un continuum de profils de sensibilité à la disparité spatiale qui soit directement relié à l'organisation spatiale des CR, plutôt qu'à des types spécifiques de détecteurs de disparités spatiales (excitatrices, inhibitrices, croisées et non-croisées).

Il semble donc que les cellules des aires de haut niveau de traitement 21a et PMLS possèdent un grand nombre de cellules sensibles à la disparité spatiale de phase. De plus, si l'on tient compte de la relation entre l'encodage de la disparité de phase et la FS optimale, ces deux aires sont susceptibles de coder de plus larges disparités spatiales que l'aire 17. Cependant, il ne semble pas exister de relation entre le pouvoir de résolution spatiale et la proportion de cellules sensibles à la disparité spatiale. Une de nos récentes études (Mimeault et al. 2001) montre que les cellules binoculaires du collicule supérieur du chat, dont la FS optimale moyenne est nettement plus basse (0.08 c./deg.) que celle retrouvée dans toutes les aires visuelles corticales, possèdent environ 65% de cellules sensibles au déphasage de la FS optimale. De plus, contrairement aux résultats d'Ohzawa et al. (1997) obtenus dans l'aire visuelle 17 et dans les aires extrastriées 19 et PMLS, la sensibilité à la disparité de phase au niveau du collicule supérieur n'est pas reliée à la FS optimale. Il est possible que les cellules du collicule supérieur préfère détecter les stimuli simples en mouvement, comme des barres lumineuses, plutôt qu'un réseau de FS périodiques, lequel exige une sommation spatiale de l'organisation spatiale du CR est demandée.

5.2. Traitement parallèle de l'information stéréoscopique ?

Un nombre important d'études montre que le traitement de l'information visuelle chez le chat s'effectue par des voies parallèles (pour une revue, voir Stone, 1983; Dreher, 1986). Celles-ci prennent origine au niveau des cellules ganglionnaires de la rétine (X, Y et W) et se terminent dans les aires corticales, en passant par les noyaux thalamiques. Les différences importantes qui existent entre les rôles présumés

de ces voies visuelles, au niveau de la détection et de la reconnaissance de la forme et du mouvement, peuvent impliquer le traitement de l'information binoculaire et stéréoscopique.

Il est possible de connaître l'étendue de sensibilité à la disparité spatiale d'une cellule en calculant la bande-passante sur la courbe de syntonisation. Le calcul des bande-passantes des cellules des aires 17-18, 19 et PMLS sensibles à la disparité spatiale de position a révélé une différence quant à leur étendue de sensibilité (Guillemot et al., 1993; Bacon et al., 1999; Bacon et al., 2000). En effet, les cellules de l'aire 17 ont des bande-passantes à la disparité spatiale très étroites comparativement à celles des aires visuelles 19 et PMLS. Cette haute sélectivité à la disparité spatiale au niveau de l'aire visuelle primaire peut s'expliquer par ses nombreuses afférences directes de type X (Stone, 1983). Ainsi, on peut supposer que l'aire 17 a un rôle important à jouer dans l'encodage de stimuli ayant de très fines disparités spatiales au niveau du point de fixation. Cette proposition est en accord avec le modèle de Pettigrew et Dreher (1987) qui suggère que les cellules de l'aire 17 sont responsables de l'encodage des stimuli situés au niveau ou tout près du point de fixation. Nos études montrent que de petits CR bien définis, ainsi qu'une haute sélectivité aux FS venant de l'input X ne sont pas nécessairement requis pour encoder la disparité spatiale de phase de type fine. En effet, nos résultats montrent que les cellules des aires PMLS et 19 peuvent encoder de fines disparités spatiales de phase en l'absence de ces caractéristiques.

Nos résultats montrent que les cellules de l'aire visuelle 19 sensibles à la disparité de phase ont, en moyenne, de larges bande-passantes et ce, peu importe si celles-ci ont

été déterminées à partir de réseaux de FS statiques ou défilantes. En effet, la bande-passante moyenne à la disparité de phase (≈ 3 degrés) suggère que l'aire 19 est impliquée dans le traitement des aspects spatiaux grossiers de la scène visuelle tridimensionnelle. Cette sélectivité peut s'expliquer par les nombreuses afférences sous-corticales de type Y et W. D'un autre côté, certaines cellules de l'aire 19 ont de petits CR, dont une partie est hautement sélective aux FS (bande-passante moyenne = 1,6 octaves). Cette haute sélectivité est normalement attribuée aux cellules simples de l'aire 17 (Movshon et al., 1978c). De plus, quelques cellules binoculaires de l'aire 19 encodent de très petits déplacements spatiaux de la FS optimale ($< 0,5$ degrés) et possèdent des bande-passantes à la disparité spatiale de phase très étroites ($< 0,5$ degrés). Bien qu'elle ne constitue pas une source d'inputs majeure, l'aire 19 reçoit des afférences cortico-corticales directes de l'aire 17-18 qui pourraient tenir compte de cette haute sélectivité (Rosenquist, 1985; Scanell et al., 1995). De plus, plus de la moitié des cellules de l'aire PMLS peut encoder des déplacements spatiaux de la FS optimale < 1 degré (moyenne = 1.4 degrés). Donc, contrairement aux études qui utilisaient des barres lumineuses pour créer la disparité spatiale, la nôtre montre que les aires visuelles extrastriées du chat peuvent être hautement sélectives à la disparité spatiale et encoder des disparités très fines au niveau du point de fixation. Cette différence de sensibilité peut s'expliquer par l'utilisation de FS, laquelle constitue un paramètre idéal pour la stimulation des CR visuels (Maffei et Fiorentini, 1973). Cependant, il est impossible de comparer nos résultats avec ceux obtenus pour l'aire 17 considérant que la sensibilité, ainsi que le déplacement spatial moyen, n'ont jamais été spécifiés pour cette aire.

Des études comportementales ont montré que l'input de type X n'est pas nécessaire pour discriminer la forme (Doty, 1971), mais que son absence réduit considérablement l'acuité visuelle (Berkeley et Sprague, 1971). Ces travaux suggèrent que l'aire 19, laquelle reçoit des inputs de type Y et W, peut jouer un rôle dans l'analyse de la forme impliquant les aspects grossiers de la scène visuelle. Les cellules de l'aire 19 sélectives à la disparité de phase statique peuvent donc être impliquées dans l'analyse de la scène tridimensionnelle qui ne requiert pas une résolution spatiale très élevée.

L'aire visuelle PMLS et l'aire 19 reçoivent des afférences provenant de structures sous-corticales communes. Cependant, l'aire 19 reçoit majoritairement des inputs de type W (Rowe et Cox, 1998). Ces différentes afférences font en sorte que l'aire PMLS s'occupe du traitement de stimuli en mouvement et de ceux qui se déplacent au niveau de l'axe fronto-parallèle. En effet, des études montrent que les cellules de l'aire PMLS sont spécialisées dans la détection de stimuli se déplaçant dans l'espace tridimensionnel et répondent préférentiellement en présence d'un stimulus qui s'approche de l'animal (Toyama et Kozasa, 1982) où qui s'en éloigne (Toyama et al., 1986). De plus, l'aire PMLS reçoit des afférences importantes du collicule supérieur par l'intermédiaire du complexe LP-pulvinar qui sont connus pour leur implication respective dans la détection de cibles visuelles en mouvement et dans l'analyse de mouvements complexes (Merabet et al., 2000). L'aire 19, quant, à elle, préfère les stimuli se déplaçant très lentement et ainsi s'occuperait d'avantage de l'analyse de la forme. D'ailleurs une récente étude de notre laboratoire suggère que l'aire 19 est impliquée dans l'analyse de la texture des objets (Kayat et al., 2000).

Les travaux de Lomber et al. (1996a, b) ont montré que les lésions réversibles du gyrus suprasylvien ventro-postérieur, qui contient l'aire 20 et une partie de l'aire 21, entraînent des déficits importants au niveau de la discrimination et de la reconnaissance de formes complexes. Ainsi, l'aire 20 s'occuperait de la forme de manière analogue à l'aire PMLS qui s'occupe de l'analyse du mouvement (Payne, 1993). Ces deux aires reçoivent d'importantes afférences provenant de l'aire 19 (Rosenquist, 1985; Scannell et al., 1995). Cette dernière comprend un nombre important de cellules binoculaires sensibles à la disparité spatiale statique (71%) et peut donc envoyer des informations à l'aire 20 pour une analyse complète de la forme stéréoscopique. D'autre part, l'aire 19 possède également des connections réciproques avec l'aire PMLS. Il est également possible que l'aire 19 envoie des afférences aux aires de haut-niveau qui traitent l'information reliée à la forme ou au mouvement tridimensionnel d'un objet.

Il semble donc y avoir chez le chat plus d'une voie de traitement de l'information reliée à la disparité spatiale. Ainsi, les multiples aires visuelles peuvent contribuer de manière différente à la perception stéréoscopique. Des études combinant des enregistrements unitaires à des tâches de discrimination stéréoscopique pourraient nous indiquer si les aires de haut-niveau de traitement de l'information telle que l'aire 20 et les aires suprasylviennes sont impliquées dans le traitement de la forme ou du mouvement stéréoscopique. Ces études permettraient d'identifier l'aboutissement des voies visuelles reliées à l'analyse de la forme et du mouvement.

5.3. Mécanismes d'encodage à la disparité spatiale : position et/ou phase?

Depuis la mise en évidence de neurones binoculaires au niveau de l'aire visuelle primaire du singe et du chat, capables d'encoder la disparité spatiale (Barlow et al., 1967; Pettigrew et al., 1968; Poggio et Fisher, 1977), plusieurs études ont tenté de cerner les mécanismes neurophysiologiques qui permettent l'encodage de la disparité spatiale (Barlow et al., 1967; Maske et al., 1986; Anzai et al., 1997). Deux hypothèses ont été proposées: le modèle de disparité de position et le modèle de disparité de phase. Selon ces hypothèses, l'encodage de la disparité spatiale est réalisé soit à partir d'une différence de position au niveau des CR de l'oeil gauche et de l'oeil droit (disparité de position) ou soit à partir d'une différence entre l'organisation interne des CR de l'oeil gauche et de l'oeil droit occupant des positions identiques sur la rétine (disparité de phase).

Les résultats de mes études montrent que la majorité des cellules binoculaires de l'aire PMLS sont sensibles à la disparité de position et à la disparité de phase. Cette étude est la seule à avoir réalisée des enregistrements cellulaires et à montrer des courbes de syntonisation à la disparité de position et de phase et ce, pour les mêmes cellules binoculaires. Les autres études ayant voulu déterminer systématiquement l'influence des deux mécanismes et leurs rôles respectifs au niveau cellulaire, ont effectué des mesures campimétriques (Anzai et al., 1997) et des analyses statistiques a posteriori à partir des courbes de réponses (Erwin et Miller, 1999; Prince et al., 2002).

Il nous semble possible d'affirmer que l'encodage de la disparité spatiale est réalisé au niveau d'une même cellule, dans l'aire PMLS, à partir d'une différence de

position rétinienne et à partir d'une différence entre les structures internes des CR binoculaires. Nos résultats sont en accord avec le modèle de Erwin et Miller (1999) qui propose que les cellules simples des aires 17-18 ont à la fois sensibles à une différence de position entre les CR et à une différence entre l'organisation spatiale interne des CR. Les travaux de Anzai et al. (1997) réalisés dans l'aire 17 du chat ont montré que si l'on peut identifier les zones ON et OFF des CR ainsi que la FS optimale, il est possible de déterminer l'angle de phase optimal de la cellule binoculaire. Ainsi, les cellules ayant de grands CR sensibles à de basses FS encodent de plus larges disparités spatiales de phase que les cellules ayant de petits CR sensibles à de hautes FS. De plus, ils proposent que les cellules sensibles à de hautes FS encodent la disparité spatiale à partir d'une différence de position entre leur CR compte tenu que ces cellules ne peuvent encoder de larges disparités spatiale de phase. Les résultats de nos travaux montrent qu'il existe bien une relation inverse entre la FS optimale et l'étendue de sensibilité à la disparité de phase dans les aires PMLS et 19. Cependant, nous n'avons montré aucune relation entre la FS optimale et l'encodage à la disparité de position pour les cellules de l'aire PMLS. En effet, l'étendue de sensibilité à la disparité spatiale de position ainsi que le type de détecteurs (excitateur, inhibiteur, croisée, non-croisées) ne dépend pas de la FS optimale et ne semble donc pas reliée à l'organisation spatiale interne des CR.

Les travaux de Anzai et al. (1997; 1999a, b, c) ainsi que ceux de Prince et al. (2002) suggèrent que l'encodage de la disparité spatiale au niveau de l'aire visuelle primaire du singe où les cellules possèdent une acuité spatiale très élevée et de petits

CR en raison d'afférences sous-corticales de type X, est réalisée à partir d'une différence de position et de phase au niveau des CR. Notre étude a montré que les cellules de l'aire PMLS qui ont, en général, de larges CR et un pouvoir de résolution spatiale plutôt faible, en raison d'afférences sous-corticales de type Y et W, encodent également la disparité de position ainsi que celle de phase. Les deux mécanismes d'encodage semblent donc co-exister au niveau de la même population de neurones. Cependant, est-il possible de stimuler uniquement la position ou la phase des CR d'une cellule binoculaire ?

La sensibilité à la disparité de position, dans notre étude, est mesurée à l'aide de barres lumineuses qui défilent à travers les deux CR. Il est bien connu que l'analyse spectrale d'une barre lumineuse démontre que celle-ci est composée de multiples hautes FS. Donc, dans une condition de disparité spatiale de position, la barre lumineuse peut exciter les régions excitatrices (ON) des CR alors que les régions inhibitrices (OFF) ne sont pas stimulées. La réponse cellulaire est donc optimale lorsque les deux barres lumineuses traversent les régions excitatrices des CR qui ne sont pas nécessairement localisées à des endroits correspondants. Ce type de stimulation peut exciter des régions qui sont déphasées par rapport au centre du CR; ce qui rejoint en quelque sorte le mécanisme de disparité de phase. La sensibilité à la disparité de phase, quant à elle, est mesurée lorsque la FS optimale est déphasée dans un des deux CR; créant ainsi des disparités de position multiples au niveau des CR car un réseau de FS est un stimulus périodique qui défile à l'intérieur des CR. Donc, dans ces conditions de stimulation (phase et position), la phase ainsi que la position peuvent être encodées simultanément. Nous pouvons donc nous attendre à des

résultats montrant une interaction entre les deux types de disparités. Cependant, les courbes de sensibilité aux deux types de disparités spatiales ne sont généralement pas comparables. Cette absence de concordance entre les divers types de profils de réponse peut être le résultat de paramètres différents lors de la stimulation, soit l'utilisation de barres lumineuses et de réseaux de FS. La disparité de phase est produite par des réseaux de FS modulés sinusoidalement qui constituent le stimulus optimal d'une cellule car celui-ci correspond de manière parfaite à la grandeur du CR (Maffei et Fiorentini, 1973). Bien que les barres lumineuses soient composées de bordures qui en se déplaçant dans les CR peuvent déterminer la disparité de position entre les CR, le stimulus peut également exciter l'organisation spatiale des CR. Cependant, il est théoriquement possible qu'une cellule puisse encoder uniquement la disparité de phase car un réseau de FS modulé sinusoidalement ne contient aucune bordure et ne « frappe » pas les CR comme le font des barres lumineuses.

En tenant compte de nos résultats au niveau de l'aire PMLS montrant un pourcentage élevé de cellules sensibles à la disparité spatiale de position et de phase et de ceux obtenus au niveau des aires primaires du chat (Anzai et al., 1999) et du singe (Prince et al., 2002), il semble probable que les deux mécanismes soient présents pour une même cellule binoculaire. De plus, les cellules sensibles à la disparité de phase au niveau de l'aire 19 sont sensibles à la disparité de position dans des proportions similaires. Il est donc possible que la même population de cellules puisse répondre aux deux types de disparités spatiales. Cependant, l'avantage d'utiliser deux mécanismes demeure obscure (Prince et al., 2002) et surtout non-économique si l'on considère les niveaux de traitements indépendants nécessaires

pour assurer ces deux mécanismes neurophysiologiques. Il est possible que toutes les cellules binoculaires puissent encoder la disparité spatiale à partir soit d'un décalage inter- ou d'un décalage intra-CR et que ceux-ci sont indissociables. Il pourrait donc y avoir qu'un seul et même mécanisme où la position et la phase serait interreliées.

L'existence du mécanisme de phase peut avoir des implications fonctionnelles importantes au niveau du traitement de l'information visuelle. Avant qu'il soit possible d'identifier la disparité spatiale contenue dans une image, il est essentiel d'identifier et de mettre en correspondance les différents traits reliés à l'oeil gauche avec ceux de l'oeil droit. Ce problème de correspondance a été mis en évidence par l'utilisation de stéréogrammes constitués de bruits visuels aléatoires où les deux images monoculaires semblent homogènes et sans aucune différence de traits (Marr et Poggio, 1979). Les travaux de Poggio (Poggio et Fisher, 1977; Poggio et Talbot, 1983) ont démontré que les cellules de l'aire visuelle primaire du singe peuvent encoder la disparité spatiale d'un stéréogramme et peuvent ainsi résoudre le problème de la correspondance. Selon DeAngelis et Cumming (2001), le problème de correspondance peut être résolu par le mécanisme de disparité spatiale de phase. L'encodage à la disparité spatiale de phase nécessite une correspondance parfaite entre la FS optimale du CR. Ainsi, l'étendue de disparités spatiales pouvant être encodé est limité à plus ou moins 180 degrés d'angle de phase. Celle-ci diminue le nombre de correspondances erronées entre l'oeil gauche et l'oeil droit considérant que la disparité spatiale correcte est située à l'intérieur de cette étendue.

5.4. Parallèle entre la sélectivité à la disparité spatiale chez le singe et le chat

L'étude classique de Livingstone et Hubel (1987) a mis en évidence le fait que les différentes composantes de la scène visuelle sont analysées par des aires visuelles corticales spécifiques. Ainsi, la perception stéréoscopique tout comme la perception du mouvement est analysée dans les aires visuelles situées le long de la voie dorsale qui s'occupent de l'analyse spatiale de la scène visuelle. Cependant, une étude récente a montré que plus de la moitié des cellules de l'aire IT sont sélective à la disparité spatiale, ce qui implique que le traitement et l'analyse stéréoscopique ne sont pas dépendants d'une seule voie visuelle (Uka et al., 2000). De plus, l'aire visuelle V4 qui constitue une source importante d'afférences à IT, contient également de nombreuses cellules (80%) sensibles à la disparité spatiale (Hinkle et Connor, 2001). Il existe donc des cellules sélectives à la disparité spatiale dans toutes les aires visuelles du singe et du chat et ce, peu importe où elles se situent (Gonzalez et Perez, 1998). Cependant, notre étude chez le chat au niveau de l'aire PMLS ainsi que celle de Roy et al. (1992) au niveau de l'aire MST du singe montrent que les cellules sensibles à la disparité spatiale se retrouvent en plus grande proportion dans les aires extrastriées de haut niveau de traitement que dans les aires visuelles primaires.

Une étude récente a montré qu'un pourcentage élevé de cellules de l'aire extrastriée V3 du singe répondent sélectivement à la disparité spatiale et qu'elles sont organisées en colonne selon leur type de sélectivité (Adams et Zeki, 2001). En effet, l'aire V3 est organisée en colonne de disparité spatiale tout comme l'aire visuelle MT (DeAngelis et al., 1999) mais contrairement à cette dernière, l'organisation en colonne n'est pas superposée aux colonnes de direction du mouvement mais aux colonnes

d'orientation. Ce type d'organisation corticale reflète l'importance de cette aire dans le traitement de ce paramètre. En effet, à titre d'exemple, la presque totalité des cellules de l'aire MT est sélective à la direction du stimulus. Ce qui suggère que cette aire peut traiter les stimuli tridimensionnels en mouvement et ceux qui se déplacent dans l'axe fronto-parallèle. De même, l'aire visuelle V3 peut jouer un rôle important dans l'analyse de la forme stéréoscopique comme le propose les résultats de notre étude chez son homologue 19 du chat (Payne, 1993) et non dans l'analyse de stimuli en mouvement. Toutefois, contrairement à l'étude de DeAngelis et al. (1998) réalisé dans l'aire MT, Adams et Zeki (2001) n'ont pas stimulé électriquement les colonnes de disparité spatiales ayant été identifiées à l'aide de pénétrations multiples afin de vérifier s'il y a correspondance avec la perception stéréoscopique de l'animal. En effet, lors d'une tâche de discrimination stéréoscopique réalisée par un singe, la microstimulation d'une colonne de disparité spatiale dans l'aire MT peut biaiser la performance de l'animal et ainsi diminuer significativement le nombre d'erreurs. Peut-on supposer qu'il en est de même chez l'homologue de l'aire MT du chat, soit l'aire PMLS ?

5.5. Disparité spatiale et perception stéréoscopique

Bien que la majorité des neurones des aires visuelles du chat et du singe répondent sélectivement à la disparité spatiale, la perception stéréoscopique ne peut être vérifiée que comportementalement. Cumming et Parker (1997) ont montré que les neurones de l'aire visuelle V1 du singe éveillé répondent sélectivement aux stéréogrammes anti-corrélés. Ceux-ci sont composés de bruits visuels aléatoires dont

certains éléments sont décalés horizontalement mais ayant une polarité inversée (noir dans un œil - blanc dans l'autre). Ces stéréogrammes n'entraînent pas de fusion mais une rivalité binoculaire et par conséquent, n'entraînent aucune perception de profondeur. Bref, les neurones de l'aire V1 ne tiennent compte que des changements locaux à l'intérieur de leur petits CR sans s'occuper de la correspondance globale du pattern (stéréopsie globale). L'expérience « phénoménologique » de la perception stéréoscopique est donc réalisée dans une autre aire visuelle, probablement de haut niveau de traitement, ayant de grands CR capables d'encoder les changements de flux lumineux de type globaux. De plus, la sélectivité à la disparité spatiale de stéréogrammes anti-corrélés dans l'aire V1 démontre qu'elle reçoit peu d'informations de type « top-down » des aires corticales supérieures. Dans le cas contraire, les cellules ne répondraient pas sélectivement à ces stimuli n'entraînant aucune perception comportementalement significative. Dans une étude où des singes ont été entraînés à discriminer des patterns stéréoscopiques (disparités croisées ou non-croisées), Masson et al. (1997) ont démontré que la présentation de stéréogrammes corrélés et anti-corrélés entraîne exactement les mêmes mouvements oculaires de convergence; ce qui leur a amené à suggérer un nouveau rôle pour l'aire V1 dans la perception stéréoscopique. Selon eux, l'aire visuelle V1 serait impliquée dans l'initiation des mouvements de convergence qui sont effectués afin d'amener les yeux en correspondance au niveau de la zone de fusion de Panum.

Les résultats des études mentionnées ci-haut (Cumming et Parker, 1997; Masson et al., 1997; DeAngelis et al., 1998) chez le singe, peuvent nous apporter des indices fonctionnels pour les aires visuelles du chat impliquées dans l'analyse d'une cible

visuelle tridimensionnelle. Ainsi, lorsqu'une cible visuelle est localisée par les cellules situées dans les couches supérieures du collicule supérieur, celles-ci peuvent envoyer des projections au niveau des couches profondes afin d'initier des mouvements oculaires adéquats pour maintenir la cible au niveau de la fovéa. L'aire visuelle 17, avec ses petits CR et ses disparités spatiales fines peut effectuer des ajustements oculaires afin de ramener les images à l'intérieur de l'aire de Panum et ce, en relation avec le collicule supérieur. L'analyse précise des composantes de la cible visuelle serait effectuée par les aires visuelles supérieures. L'aire visuelle 19 du chat possède de multiples connections avec les différentes aires visuelles s'occupant de l'analyse de la forme et du mouvement. Ainsi, l'aire 19 peut donc envoyer l'information reliée au mouvement à l'aire PMLS et celles reliées à la forme à l'aire 20. L'aire visuelle 19 représenterait donc un site important pour la coordination de l'activité des grandes voies visuelles de la forme et du mouvement.

Pour l'instant, seule l'étude de DeAngelis et Newsome (1998) démontre clairement que les cellules binoculaires sensibles à la disparité spatiale de l'aire visuelle MT ont un lien direct avec la perception stéréoscopique. Il semble donc que la disparité spatiale puisse être encodée par les cellules binoculaires de bas niveau comme celles de l'aire visuelle primaire mais que l'expérience phénoménologique de la perception stéréoscopique n'est possible qu'au niveau des aires visuelles corticales de haut-niveau ayant de grands CR et recevant des projections multiples. Il serait donc essentiel de combiner les enregistrements électrophysiologiques et les tâches comportementales afin de connaître l'implication des différentes aires visuelles

extrastriées telles que les aires V3, V4 et IT au niveau de la perception stéréoscopique.

Des enregistrements unitaires multiples dans plusieurs aires visuelles du chat éveillé ayant comme hypothèse de départ que les cellules reliées au même percept synchronisent temporellement leurs taux de décharges (pour une revue voir Singer et Gray, 1995) pourraient indiquer quelles sont les aires visuelles qui analysent la stéréopsie et si celles-ci sont reliées entre elles. Il est donc possible qu'un lien dans le domaine temporel puisse assurer une synchronisation des réponses de cellules spatialement distribuées dans le cortex cérébral afin d'intégrer l'information provenant d'un même stimulus tri-dimensionnel. Cette hypothèse de lien temporelle permettrait de former des assemblées cellulaires pouvant sélectionner les informations perceptiblement et comportementalement significantes. Ainsi, il serait possible de vérifier si les cellules des couches supérieures du collicule supérieur synchronisent temporellement leur taux de décharges avec celles des couches profondes lors de la présentation d'une cible visuelle sur l'axe fronto-parallèle. On peut s'attendre à ce qu'il y ait une synchronisation temporelle entre les décharges cellulaires de ces deux régions sous-corticales, cependant la décharge neuronale des couches supérieures devrait survenir quelques millisecondes avant celle des couches profondes considérant que la détection visuelle du stimulus survient avant l'initiation des mouvements oculaires. De telles activités synchrones ont été identifiées dans une même colonne corticale (<200 microns d'espace) dans le cortex strié et extrastrié (18, 19, PMLS) tant chez le singe que chez le chat (Engel et al., 1990; Kreiter et Singer, 1992). De plus, il existe des activités synchrones entre les cellules de

différentes colonnes d'une même aire et entre les diverses hypercolonnes de l'aire 17 (Ts'o et Gilbert, 1988; Engel et al., 1990) ainsi qu'entre les cellules situées dans différentes aires d'un même hémisphère (Engel et al., 1991; Roelfsema et al., 1997). Il est donc intéressant de constater que ces interactions neuronales peuvent être présentes dans des aires visuelles qui traitent des propriétés différentes du stimulus. Ce qui laisse supposer aussi qu'il y a une synchronisation temporelle entre les cellules d'une colonne d'orientation de l'aire V3 et celles situées dans les colonnes de disparité spatiale de cette même aire visuelle. Toutefois, il devrait y avoir absence de synchronisation temporelle significative entre les cellules sensibles à la disparité spatiale dans une colonne de l'aire V3 et celles retrouvées dans une colonne de direction du mouvement situées dans l'aire MT du singe. Ainsi, la synchronisation temporelle assurerait le lien entre les différents aspects nécessaires pour obtenir une représentation stéréoscopique complète.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'ensemble de nos travaux a contribué à une meilleure compréhension du traitement de l'information binoculaire par les aires visuelles extrastriées et des mécanismes qui permettent l'encodage de la disparité spatiale.

Nos résultats montrent que l'encodage de la disparité de phase au niveau des cellules binoculaires de l'aire 19 est beaucoup plus restreintes lorsque le mouvement est incluse dans la condition de stimulation. Cependant la sensibilité à la disparité spatiale au niveau des cellules de l'aire 19 est toujours plus large que celle des cellules de l'aire primaire. Ces résultats peuvent s'expliquer par la présence de l'afférence de type W typique à l'aire 19 qui possède une conduction axonique très lente et de piètres propriétés spatiales. Ainsi, nos résultats suggèrent que l'aire visuelle 19 du chat est surtout impliquée au niveau de la perception stéréoscopique de formes statiques. À l'aide de ses multiples connections corticales, l'aire 19 peut relier l'information stéréoscopique de type dynamique aux aires de haut niveau de traitement du cortex suprasylvian et celle de type statique à l'aire visuelle 20.

De plus, nos résultats montrent qu'une cellule binoculaire de l'aire PMLS peut encoder la disparité spatiale de phase et de position. Il est donc possible que l'encodage à la disparité spatiale au niveau des cellules visuelles soit réalisé par un seul et même mécanisme qui dépend à la fois d'un décalage inter et intra-CR. Cependant, la sensibilité à la disparité de phase ainsi que le déplacement de phase optimal est relié à la FS optimale de la cellule. Ce qui appuie le fait que l'encodage de la disparité spatiale peut être réalisé seulement à partir de l'organisation spatiale des CR. Il n'est toutefois pas possible d'exclure l'implication d'une disparité de position entre les CR.

De plus, les cellules de l'aire 19 et PMLS peuvent encoder de fines disparités spatiales et ce, malgré leur afférence de type Y et W.

RÉFÉRENCES GÉNÉRALES

- Adams, D.L. & Zeki, S. (2001). Functional organization of macaque V3 for stereoscopic depth. *Journal of Neurophysiology*, 86, 2195-203.
- Akase, E., Inokawa, H. & Toyama, K., (1998). Neuronal responsiveness to three-dimensional motion in cat posteromedial lateral suprasylvian cortex. *Experimental Brain Research*, 122, 214-226.
- Albrecht, D.G. & Hamilton, D.B. (1982). Striate cortex of monkey and cat: contrast response function. *Journal of Neurophysiology*, 48, 217-237.
- Anzai, A., Ohzawa I. & Freeman, R.D. (1999b). Neural mechanisms for processing binocular information I. Simple cells. *Journal of Neurophysiology*, 2, 891-908.
- Anzai, A., Ohzawa I. & Freeman, R.D. (1999c). Neural mechanisms for processing binocular information II. Complex cells. *Journal of Neurophysiology*, 2, 909-924.
- Anzai, A., Ohzawa, I. & Freeman, R.D. (1999a). Neural mechanisms for encoding binocular disparity: receptive field position versus phase. *Journal of Neurophysiology*, 2, 874-890.
- Bacon, B.A., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (2000). Neurons in the posteromedial lateral suprasylvian (PMLS) area of the cat are sensitive to binocular positional depth cues. *Experimental Brain Research*, 134, 464-476.
- Bacon, B.A., Villemagne, J., Bergeron, A., Lepore, F., Guillemot J.-P. (1998). Spatial disparity coding in the superior colliculus of the cat. *Experimental Brain Research*, 119, 333-344.
- Barlow, H.B. (1972). Single units and sensation: a neuron doctrine for perceptual psychology? *Perception*, 4, 371-394.

- Barlow, H.B., Blakemore, C. & Pettigrew, J.D. (1967). The neural mechanisms of binocular depth discrimination. *Journal of Physiology (London)*, 193, 327-342.
- Bergeron, A., Tardif, E., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (1998). Spatial and temporal matching of receptive field properties of binocular cells in area 19 of the cat. *Neuroscience*, 1, 121-134.
- Berkley, M.A. & Sprague, J.M. (1979). Striate cortex and visual acuity functions in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, 187, 679-702.
- Berson, D.M. & Graybiel, A.M. (1978). Parallel thalamic zones in the LP-pulvinar complex of the cat identified by their afferent and efferent connections. *Brain Research*, 147, 139-148.
- Bishop, P.O. & Henry, G.H. (1971). Spatial vision. *Annual Review of Psychology*, 22, 119-160.
- Bishop, P.O., Kozak, W. & Vakkur, G.J. (1962). Some quantitative aspects of the cat's eye: Axis and plane of reference of visual field coordinates and optics. *Journal of Physiology (London)*, 163, 466-502.
- Blake, R. & Hirsch, H.V. (1975). Deficits in binocular depth perception in cats after alternating monocular deprivation. *Science*, 190, 1114-1116.
- Blakemore, C. & Zumbroich, T.J. (1987). Stimulus selectivity and functional organization in the lateral suprasylvian visual cortex of the cat. *Journal of Physiology (London)*, 389, 569-603.
- Blakemore, C. (1970). Binocular depth perception and the optic chiasm. *Vision Research*, 10, 43-47.
- Bough, E.W. (1970). Stereoscopic vision in the macaque monkey: a behavioral

- demonstration. *Nature*, 225, 42-44.
- Bullier, J., (1986). Axonal bifurcation in the afferents to cortical areas of the visual system. Dans J.D. Pettigrew, K.J. Sanderson, W.R. Levick (Éds), *Visual Neuroscience* (pp. 239-259). Cambridge: Cambridge University Press.
- Casanova, C., Freeman, R.D. & Nordmann, J.P. (1989). Monocular and binocular response properties of cells in the striate-recipient zone of the cat's lateral posterior-pulvinar complex. *Journal of Neurophysiology*, 2, 544-557.
- Clarke, P.G. & Whitteridge, D. (1973). The basis of stereoscopic vision in the sheep. *Journal of Physiology (London)*, 229, 22-23.
- Cleland, B.G. & Levick, W.R. (1974). Brisk and sluggish concentrically organized ganglion cells in the cat's retina. *Journal of Physiology*, 240, 421-56.
- Cleland, B.G., Dubin, M.W. & Levick, W.R. (1971). Sustained and transient neurones in the cat's retina and lateral geniculate nucleus. *Journal of Physiology (London)*, 217, 473-496.
- Cleland, B.G., Levick, W.R. & Sanderson, K.J. (1973). Properties of sustained and transient ganglion cells in the cat retina. *Journal of Physiology (London)*, 228, 649-680.
- Cumming, B.G. & DeAngelis, G.C. (2001). The physiology of stereopsis. *Annual Review of Neuroscience*, 24, 203-238.
- Cumming, B.G. & Parker, A.J. (1997). Responses of primary visual cortical neurons to binocular disparity without depth perception. *Nature*, 389, 280-283.
- De Valois, R.L., Albrecht, D.G. & Thorell, L.G., (1982). Spatial frequency selectivity of cells in macaque visual cortex. *Vision Research*, 22, 545-559.

- De Weerd, P., Sprague, J.M., Vandenbussche, E. & Orban, G.A. (1994). Two stages in visual texture segregation: a lesion study in the cat. *Journal of Neuroscience*, 14, 929-948.
- DeAngelis, G.C. & Newsome, W.T. (1999). Organization of disparity-selective neurons in macaque area MT. *Journal of Neuroscience*, 19, 1398-1415.
- DeAngelis, G.C., Ohzawa, I. & Freeman R.D. (1991). Depth is encoded in the visual cortex by a specialized receptive field structure. *Nature*, 352, 156-159.
- DeAngelis, G.C., Ohzawa, I. & Freeman, R.D. (1993). Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. I. General characteristics and postnatal development. *Journal of Neurophysiology*, 4, 1091-1117.
- DeYoe, E.A. & Van Essen, D.C. (1985). Segregation of efferent connections and receptive field properties in visual area V2 of the macaque. *Nature*, 317, 58-61.
- Dinse, H.R. & Kruger, K. (1990). Contribution of area 19 to the foreground-background interaction of the cat: an analysis based on single cell recordings and behavioural experiments. *Experimental Brain Research*, 82, 107-122.
- Doty, R.W. (1971). Survival of pattern vision after removal of striate cortex in the adult cat. *Journal of Comparative Neurology*, 143, 341-369.
- Dreher B. (1986). Thalamocortical and corticocortical interconnections in the cat visual system: Relation to the mechanisms of information processing. Dans J.D. Pettigrew, K.J. Sanderson & W.R. Levick (Éds), *Visual Neuroscience* (290-314). Cambridge: Cambridge University Press.

- Dreher, B., Leventhal, A.G. & Hale, P.T. (1980). Geniculate input to cat visual cortex: a comparison of area 19 with areas 17 and 18. *Journal of Neurophysiology*, 44, 804-826.
- Duysens, J., Orban, G.A., van der Glas, H.W. & De Zegher, F.E. (1982a). Functional properties of area 19 as compared to area 17 of the cat. *Brain Research*, 231, 279-291.
- Duysens, J., Orban, G.A., van der Glas, H.W. & Maes, H. (1982b). Receptive field structure of area 19 as compared to area 17 of the cat. *Brain Research*, 231, 293-308.
- Engel, A. K., König, P., Gray, C. M., & Singer, W. (1990). Stimulus-dependent neuronal oscillations in cat visual cortex: Inter-columnar interaction as determined by cross-correlation analysis. *European Journal of Neuroscience*, 2, 588-606.
- Engel, A. K., Kreiter, A.K., König, P. & Singer W. (1991). Synchronization of oscillatory neuronal responses between striate and extrastriate visual cortical areas of the cat. *Proceeding of National Academy of Science*, 88, 6048-6052.
- Enroth-Cugell, C. & Robson, J.G. (1966). The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *Journal of Physiology (London)*, 187, 517-522.
- Erwin, E. & Miller, K.D. (1999). The subregion correspondence model of binocular simple cells. *Journal of Neuroscience*, 15, 7212-7229.
- Felleman, D.J. & Van Essen, D.C. (1987). Receptive field properties of neurons in area V3 of macaque monkey extrastriate cortex. *Journal of Neurophysiology*, 57, 889-920.

- Fender, D. & Julesz, B. (1967). Extension of Panum's fusional area in binocularly stabilized vision. *Journal of Optamological Society of America*, 57, 819-830.
- Fernald, R. & Chase, R. (1971). An improved method for plotting retinal landmarks and focusing eyes. *Vision Research*, 11, 95-96.
- Ferster, D.A. (1981). Comparison of binocular depth mechanisms in areas 17 and 18 of cat visual cortex. *Journal of Physiology (London)*, 311, 623-655.
- Freeman, R.D. & Ohzawa, I. (1990). On the neurophysiological organization of binocular vision. *Vision Research*, 30, 1661-1676.
- Fujita, I., Tanaka, K., Ito, M. & Cheng K. (1992). Columns for visual features of objects in monkey inferotemporal cortex. *Nature*, 360, 343-6.
- Gizzi, M.S., Katz, E., Movshon, J.A. (1990). Spatial and temporal analysis by neurons in the representation of the central visual field in the cat's lateral suprasylvian visual cortex. *Visual Neuroscience*, 5, 463-468.
- Gonzalez, F. & Perez, R. (1998). Neural mechanisms underlying stereoscopic vision. *Progress in Neurobiology*, 3, 191-224
- Gross, C.G., Rocha-Miranda, C.E. & Bender, D.B. (1972). Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the Macaque. *Journal of Neurophysiology*, 35, 96-111.
- Guillemot, J.-P., Paradis, M.-C., Samson, A., Ptito, M., Richer, L. & Lepore F. (1993). Binocular interaction and disparity coding in area 19 of visual cortex in normal and split-chiasm cats. *Experimental Brain Research*, 94, 405-417.
- Guillery, R.W., Geisert, E.E. Jr, Polley, E.H. & Mason, C.A. (1980). An analysis of the retinal afferents to the cat's medial interlaminar nucleus and to its rostral

thalamic extension, the "geniculate wing". *Journal of Comparative Neurology*, 194, 117-142.

Hammond, P. & Pomfrett, C.J. (1991). Interocular mismatch in spatial frequency and directionality characteristics of striate cortical neurones. *Experimental Brain Research*, 85, 631-640.

Hammond, P. (1991). Binocular phase specificity of striate cortical neurons. *Experimental Brain Research*, 87, 615-623.

Helmetz, H. von. (1893). Popular lectures on scientific subjects. Longmans Green: London.

Hinkle, D.A. & Connor, C.E. (2001). Disparity tuning in macaque area V4. *NeuroReport*, 12, 365-369.

Hoffman, K.P. (1973). Conduction velocity pathways from retina to superior colliculus in the cat: a correlation with receptive fields properties. *Journal of Neurophysiology*, 36, 409-424.

Hollander, H. & Vanegas, H. (1977). The projection from the lateral geniculate nucleus onto the visual cortex in the cat. A quantitative study with horseradish-peroxidase. *Journal of Comparative Neurology*, 173, 519-536.

Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1969). Visual area of the lateral suprasylvian gyrus (Clare-Bishop area) of the cat. *Journal of Physiology (London)*, 202, 251-260.

Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1962). Receptive fields, binocular interaction, and functional architecture in the cat's visual cortex. *Journal of Physiology (London)*, 160, 106-154.

- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1965). Binocular interaction in striate cortex of kittens reared with artificial squint. *Journal of Neurophysiology*, 28, 1041-1059.
- Hughes, H.C. & Sprague, J.M. (1986). Cortical mechanisms for local and global analysis of visual space in the cat. *Experimental Brain Research*, 61, 332-354.
- Joshua, D.E. & Bishop, P.O. (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. *Experimental Brain Research*, 4, 389-416.
- Julesz, B. (1964). Binocular depth perception without familiarity cues. *Science*, 145, 356-362.
- Khayat, P.S., Saint-Amour, D., Molotchnikoff, S., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (2000). Cellular response to texture and form defined by motion in area 19 of the cat. *European Journal of Neuroscience*, 5, 1727-1738.
- Kreiter, A. K., & Singer, W. (1992). Oscillatory neuronal responses in the visual cortex of the awake macaque monkey. *European Journal of Neuroscience*, 4, 369-375.
- Kruger, K., Donicht, M., Muller-Kusdian, G., Kiefer, W. & Berlucchi, G. (1988). Lesion of areas 17/18/19: effects on the cat's performance in a binary detection task. *Experimental Brain Research*, 3, 510-516.
- Lepore, F., Ptito, M. & Lassonde, M. (1986). Stereoperception in cats following section of the corpus callosum and/or the optic chiasm. *Experimental Brain Research*, 61, 258-264.

- Lepore, F., Samson, A., Paradis, M.-C., Ptito, M. & Guillemot, J.-P. (1992). Binocular interaction and disparity coding at the 17-18 border: contribution of the corpus callosum. *Experimental Brain Research*, **90**, 129-140.
- LeVay, S., Voigt T. (1988). Ocular dominance and disparity coding in cat visual cortex. *Visual Neuroscience*, **1**, 395-414.
- Livingstone, M.S. & Hubel, D.H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience*, **7**, 3416-3468.
- Lomber, S.G., Payne, B.P. & Cornwell, P. (1996). Learning and recall of form discriminations during reversible cooling deactivation of ventral-posterior suprasylvian cortex in cat. *Proceedings of the National Academy of Science*, **93**, 1654-1658.
- Lomber, S.G., Payne, B.P., Cornwell, P. & Long, K.D. (1996). Perceptual and cognitive visual functions of parietal and temporal cortices in the cat. *Cerebral Cortex*, **6**, 673-695.
- Maffei, L., Fiorentini, A., 1973. The visual cortex as a spatial frequency analyzer. *Vision Research*, **13**, 1255-1267.
- Marr, D. & Poggio, T. A. (1979). Computational theory of human stereo vision. *Proc R Society*, **23**;204, 301-28.
- Maske, R., Yamane, S. & Bishop, P.O. (1986) Stereoscopic mechanisms: binocular responses of the striate cells of cats to moving light and dark bars. *Proc R Society*, **229**, 227-56.

- Masson, G.S., Busetini, C., Miles, F.A. (1997). Vergence eye movements in response to binocular disparity without depth perception. *Nature*, 389, 283-286.
- Maunsell, J.H.R. & Van Essen, D.C. (1983). Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. II. Binocular interaction and sensitivity to binocular disparity. *Journal of Neurophysiology*, 49, 1148-1167.
- Merabet, L., Minville, K., Ptito, M. & Casanova, C. (2000). Responses of neurons in the cat posteromedial lateral suprasylvian cortex to moving texture patterns. *Neuroscience*, 97, 611-23.
- Mimeault, D., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (2002a). Phase- and position-disparity coding in the posteromedial lateral suprasylvian area of the cat. *Neuroscience*, 110, 59-72.
- Mimeault, D., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (2002b). Phase disparity in area 19 of the cat. *NeuroReport*, 13, 291-296.
- Mimeault, D., Paquet, V., Lepore, F., Molotchnikoff, S. & Guillemot, J.-P. (2001). Disparity coding in the superior colliculus. *Société française de physiologie. Journal of physiology abstracts* 2001.
- Minville, K. & Casanova, C. (1998). Spatial frequency processing in posteromedial lateral suprasylvian cortex does not depend on the projections from the striate-recipient zone of the cat's lateral posterior-pulvinar complex. *Neuroscience*, 3, 699-711.
- Mitchell, D.E. (1966). Retinal disparity and diplopia. *Vision Research*, 7, 441-451.

- Morley, J.W., Yuan, L. & Vickery, R.M. (1997). Corticocortical connections between area 21a and primary visual cortex in the cat. *Neuroreport*, 24, 1263-1266.
- Morrone, M.C., Di Stefano, M., Burr D.C. (1986). Spatial and temporal properties of neurons of the lateral suprasylvian cortex of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 56, 969-986.
- Movshon, J.A., Thompson, I.D. & Tolhurst, D.J. (1978b). Receptive field organization of complex cells in the cat's striate cortex. *Journal of Physiology (London)*, 283, 79-99.
- Movshon, J.A., Thompson, I.D. & Tolhurst, D.J. (1978c). Spatial and temporal contrast sensitivity of neurons in areas 17 and 18 of the cat's visual cortex. *Journal of Physiology (London)*, 283, 101-120.
- Movshon, J.A., Thompson, I.D. & Tolhurst, D.J., (1978a). Spatial summation in the receptive fields of simple cells in the cat's striate cortex. *Journal of Physiology (London)*, 283, 53-77.
- Nikara, T., Bishop, P.O. & Pettigrew, J.D. (1968). Analysis of retinal correspondence by studying receptive fields of binocular single units in cat striate cortex. *Experimental Brain Research*, 6, 353-372.
- Ogle, K.N., Mussey, F. & Prangen, A. (1949). Fixation disparity and the fusional processes in binocular single vision. *American Journal of Ophthalmology*, 32, 1069-1087.
- Ohzawa I., DeAngelis G.C. & Freeman R.D. (1990). Stereoscopic depth discrimination in the visual cortex: neurons ideally suited as disparity detectors. *Science*, 249, 1037-1041.

- Ohzawa, I. & Freeman R.D., (1986b). The binocular organization of complex cells in the cat's visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 56, 243-259.
- Ohzawa, I. & Freeman, R.D. (1986a). The binocular organization of simple cells in the cat's visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 56, 221-242.
- Ohzawa, I., DeAngelis, G.C. & Freeman, R.D. (1996). Encoding of binocular disparity by simple cells in the cat's visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 75, 1779-1805.
- Ohzawa, I., DeAngelis, G.C. & Freeman, R.D. (1997). Encoding of binocular disparity by complex cells in the cat's visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 77, 2879-2909.
- Ohzawa, I., Sclar, G. & Freeman, R.D. (1985). Contrast gain control in the cat's visual system. *Journal of Neurophysiology*, 54, 651-667.
- Orban, G.A. (1984). Neural operations in the visual cortex. Dans H.B. Barlow, T.H. Bullock, E. Florey, O.-J. Grüsser & A. Peters (Éds), *Studies of brain functions*, vol. 11, Berlin: Springer-Verlag.
- Palmer, L.A., Rosenquist, A.C. & Tusa R.J. (1978). The retinotopic organization of lateral suprasylvian visual areas in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, 177, 237-256.
- Palmer, L.A., Rosenquist, A.C., & Tusa, R.J. (1978). The retinotopic organization of lateral suprasylvian visual areas in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, 177, 237-256.
- Payne, B.R. (1993). Evidence for visual cortical area homologues in cat and macaque monkey. *Cerebral Cortex*, 3, 1-25.

- Pettigrew, J.D. & Dreher, B. (1987). Parallel processing of binocular disparity in the cat's retinogeniculocortical pathways. *Proceedings of the Royal Society B232*, 297-321.
- Pettigrew, J.D., Nikara, T. & Bishop, P.O. (1968). Binocular interaction on single units in striate cortex: simultaneous stimulation by single moving slit with receptive fields in correspondence. *Experimental Brain Research*, 6, 391-410.
- Poggio, G.F. & Fischer, B. (1977). Binocular interaction and depth sensitivity of striate and pre-striate cortical neurons of the behaving rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, 40, 1393-1407.
- Poggio, G.F. & Poggio, T. (1984). The analysis of stereopsis. *Annual Review of Neuroscience*, 7, 379-412.
- Poggio, G.F. & Talbot, W.H. (1981). Mechanisms of static and dynamic stereopsis in foveal cortex of the rhesus monkey. *Journal of Physiology (London)*, 315, 469-492.
- Prince, S.J., Cumming, B.G. & Parker, A.J. (2002). Range and mechanism of encoding of horizontal disparity in macaque V1. *Journal of Neurophysiology*, 87, 209-221.
- Ptito, M., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (1992). Loss of stereopsis following lesions of cortical areas 17-18 in the cat. *Experimental Brain Research*, 89, 521-530.
- Rauschecker, J.P., von Grünau, M.W. & Poulin, C. (1987). Centrifugal organization of direction preferences in the cat's lateral suprasylvian visual cortex and its relation to flow field processing. *Journal of Neuroscience*, 7, 943-958.

- Rodieck, R.W. & Dreher, B. (1979). Visual suppression from nondominant eye in the lateral geniculate nucleus: a comparison of cat and monkey. *Experimental Brain Research*, 3, 465-477.
- Roelfsema, P.R., Engel, A. K., König, P., Singer W. (1997). Visuomotor integration is associated with zero time-lag synchronization among cortical areas. *Nature*, 385, 157-161
- Rosenquist, A.C., 1985. Connections of visual cortical areas in the cat. Dans A. Peters, E.G. Jones (Éds), *Cerebral Cortex* (pp. 81-117). New York: Plenum Press.
- Rowe, M.H. & Stone, J. (1976). Properties of ganglion cells in the visual streak of the cat's retina. *Journal of Comparative Neurology*, 167, 99-125.
- Rowe, M.H. & Cox J.F. (1993). Spatial receptive-field structure of cat retinal W cells. *Visual Neuroscience*, 4, 765-479.
- Roy, J.P., Komatsu, H. & Wurtz, R.H. (1992). Disparity sensitivity of neurons in monkey extrastriate area MST. *Journal of Neuroscience*, 7, 2478-2492.
- Scannell, J.W., Blakemore, C. & Young, M.P. (1995). Analysis of connectivity in the cat cerebral cortex. *Journal of Neuroscience*, 15, 1463-83.
- Schiffman, H. R. (1990). Sensation and perception, an integrated approach. 3^e édition, New-York, John Wiley and Sons.
- Schor, C.M., Wood, I.C., Ogawa J. (1984). Spatial tuning of static and dynamic local stereopsis. *Vision Research*, 24, 573-578.
- Sherman, S.M. (1985). Functional organization of the W-, X- and Y- pathways in the cat: a review and hypothesis. Dans J.M. Sprague, A.N. Epstein (Éds), *Progress*

- in psychobiology and physiological psychology*, vol.11. (pp. 234-314). Orlando: Academy press.
- Shipp, S & Zeki, S. (1985). Segregation of pathways leading from area V2 to areas V4 and V5 of macaque monkey visual cortex. *Nature*, 315, 322-325.
- Singer, W. & Gray, C.M. (1995). Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. *Annual review of Neuroscience*, 18, 555-586.
- Skottun, B.C., DeValois, R.L., Grosop, D.H., Movshon, J.A., Albrecht, D.G. & Bonds, A.B. (1991). Classifying simple and complex cells on the basis of response modulation. *Vision Research*, 31, 1079-1086.
- Skottun, B.C., Freeman, R.D. (1984). Stimulus specificity of binocular cells in cat's visual cortex: Ocular dominance and the matching of left and right eyes. *Experimental Brain Research*, 56, 206-216.
- Smith, E.L. 3rd, Chino, Y.M., Ni, J., Ridder, W.H. 3rd, Crawford, M.L. (1997). Binocular spatial phase tuning characteristics of neurons in the macaque striate cortex. *Journal of Neurophysiology*, 78, 351-365.
- Spear, P.D., 1991. Functions of extrastriate visual cortex in non-primate species. Dans A.V. Leventhal (Éds), *Vision and Visual Dysfunction*, vol. 4., The Neural Basis of Visual Function. (pp. 339-370), Boca, Raton. CRC Press.
- Spear, P.D., Baumann, T.P. (1975). Receptive-field characteristics of single neurons in lateral suprasylvian visual area of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 38, 1403-1420.

- Sprague, J.M., Levy, J., DiBerardino, A. & Berlucchi, G. (1977). Visual cortical areas mediating form discrimination in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, 172, 441-88.
- Stone, J (1983). Parallel processing in the visual system. *The classification of retinal ganglion cells and its impact on the neurobiology of vision*, New York: Plenum.
- Stone, J. & Hoffman, K.P. (1972). Very slow conducting ganglion cells in the cat's retina. A major new functional type ?. *Brain Research*, 43, 610-616.
- Tanaka, K., Ohzawa, I., Ramoa, A.S. & Freeman, R.D. (1987). Receptive field properties of cells in area 19 of the cat. *Experimental Brain Research*, 65, 549-558.
- Tardif, E., Bergeron, A., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (1996). Spatial and temporal frequency tuning and contrast sensitivity of single neurons in area 21a of the cat. *Brain Research*, 716, 219-223.
- Tardif, E., Richer, L., Bergeron, A., Lepore, F. & Guillemot, J.-P. (1997). Spatial resolution and contrast sensitivity of single neurons in area 19 of split-chiasm cats: a comparison with primary visual cortex. *European Journal of Neuroscience*, 9, 1929-39.
- Timney, B. & Keil, K. (1999). Local and global stereopsis in the horse. *Vision Research*, 39, 1861-1867.
- Tolhurst, D.J. & Movshon, J.A. (1975). Spatial and temporal contrast sensitivity of striate cortical neurones. *Nature*, 252, 674-675.
- Toyama, K. & Kozasa, T. (1982). Responses of Clare-Bishop neurons to three dimensional movement of a light stimulus. *Vision Research*, 22, 571-574.

- Toyama, K., Fujii, K., Kasai, S. & Maeda, K., (1986). The responsiveness of Clare-Bishop neurons to motion cues for motion stereopsis. *Neuroscience Research*, 4, 110-128.
- Toyama, K., Komatsu, Y. & Kozasa, T. (1986). The responsiveness of Clare-Bishop neurons to size cues for motion stereopsis. *Neuroscience Research*, 4, 83-109.
- Toyama, K., Komatsu, Y., Kasai, H., Fujii, K. & Umetani, K. (1985). Responsiveness of Clare-Bishop neurons to visual cues associated with motion of a visual stimulus in three-dimensional space. *Vision Research*, 25, 407-414.
- Ts'o, D. & Gilbert, C. (1988), The organization of chromatic and spatial interactions in the primate striate cortex. *Journal of Neuroscience*, 8, 1712-1727.
- Ts'o, D.Y., Roe, A.W. & Gilbert, C.D. (2001). A hierarchy of the functional organization for color, form and disparity in primate visual area V2. *Vision Research*, 41, 1333-1349.
- Tusa, R.J. & Palmer, L.A. (1980). Retinotopic organization of areas 20 and 21 in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, 193, 147-164.
- Tusa, R.J., Rosenquist, A.C. & Palmer, L.A. (1979). Retinotopic organization of areas 18 and 19 in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, 4, 657-678.
- Uka, T., Tanaka, H., Yoshiyama, K., Kato, M. & Fujita, I. (2000). Disparity selectivity of neurons in monkey inferior temporal cortex. *Journal of Neurophysiology*, 84, 120-132.
- Vickery, R.M. & Morley, J.W. (1999). Binocular phase interactions in area 21a of the cat. *Journal of Physiology (London)*, 15, 541-549.

- Vishton, P.M & Cutting, J.E. (1995). Wayfinding, displacements, and mental maps: velocity fields are not typically used to determine one's aimpoint. *Journal of Experimental Psychological Human Perception*, 21, 978-995.
- Von der Heydt, R., Adorjani, C., Hanny, P. & Baumgartner, G. (1978). Disparity sensitivity and receptive field incongruity of units in the cat striate cortex. *Experimental Brain Research*, 4, 523-45.
- Von Grünau, M.W., Zumbroich, T.J. & Poulin, C. (1987). Visual receptive field properties in the posterior suprasylvian cortex of the cat: A comparison between the areas PMLS and PLLS. *Vision Research*, 27, 343-356.
- Wang, C. & Dreher, B. (1996). Binocular interactions and disparity coding in area 21a of cat extrastriate visual cortex. *Experimental Brain Research*, 108, 257-272.
- Wheastone, C. (1838). Contributions to the physiology of vision. Part the first. On remarkable, and hiterto unobserved, phenomena of binocular vision. *Philos Trans R Society*, 2, 371-393.
- Wright, M.J. (1969). Visual receptive fields of cells in cortical area remote from the striate cortex in the cat. *Nature*, 223, 973-975.
- Zumbroich, T.J. & Blakemore, C. (1987). Spatial and temporal selectivity in the suprasylvian visual cortex of the cat. *Journal of Neuroscience*, 7, 482-500.