

L ***e cortex visuel primaire ne se contente pas de voir, il localise dans l'espace***

L' image d'un objet se projette sur les deux rétines avec un léger décalage angulaire en raison de la séparation des deux yeux. Le cerveau utilise cet indice binoculaire, appelé disparité rétinienne, pour reconstruire le relief. C'est Wheatstone en 1838 qui, le premier, le révéla en inventant le stéréoscope [1]. Grâce à un jeu de miroirs, cet appareil permet de simuler la profondeur en présentant deux photos, une à chaque œil, prises sous un angle légèrement différent. La disparité rétinienne est un indice qui rend compte des distances relatives entre les objets, quel que soit l'endroit que l'on regarde. Mais à présent si l'on veut saisir un objet que l'on regarde, on doit évaluer également la distance qui nous sépare de cet objet. Cette distance peut être directement calculée à partir du croisement des axes optiques ou angle de convergence. Mais la distance absolue d'un objet situé en dehors du plan de fixation (plan 0° dans la *figure 1*) requiert un calcul qui combine l'angle de convergence et la disparité rétinienne de l'objet. Descartes avait d'ailleurs été le premier à proposer que la convergence oculaire pouvait contribuer à la perception des distances. En d'autres termes, pour localiser les objets correctement, il faut une combinaison d'informations sur la position de l'image de l'objet sur les deux rétines avec la position des yeux dans leur orbite, définissant ainsi la direction du regard.

Les premiers travaux neurophysiologiques sur la question, réalisés chez le singe en 1983 par Andersen et Mountcastle [2], avaient montré que pour une même stimulation visuelle, l'activité électrique (sous forme d'émission de potentiels d'actions) d'un neurone situé dans le lobe pariétal du cortex cérébral pouvait être soit élevée soit plus faible, selon

la direction du regard. Un bon nombre de travaux ultérieurs ont confirmé ce résultat et proposé que le cortex pariétal était le siège de mécanismes rendant compte de la localisation des objets dans l'espace. Ces modulations neuronales seraient à la base d'un processus transformant des coordonnées rétinienne (rétiotopiques) en coordonnées centrées par rapport à la tête (cranio-centriques), ce qui permettrait une perception constante de l'espace [3]. En fait, des travaux plus récents ont montré que d'autres aires cérébrales participent à cette interface sensorimotrice, notamment des aires visuelles secondaires localisées dans des régions plus postérieures du cerveau [4, 5]. Quant à l'aire visuelle primaire couvrant toute la partie occipitale chez le primate, on pensait jusqu'à récemment qu'elle ne recevait que des messages issus de la rétine *via* le corps genouillé dorsal, noyau relais situé dans le thalamus. Le cortex visuel primaire est la première aire cérébrale visuelle dans laquelle les neurones codent les caractéristiques des objets comme l'orientation des bords constituant cet objet et le relief [6, 7]. Les neurones « perçoivent » une portion limitée de l'espace à travers une petite fenêtre : c'est le champ récepteur. La plupart des neurones préfèrent une orientation particulière ; lorsqu'un bord correctement orienté est présenté dans cette fenêtre, la fréquence des potentiels d'action émis est alors maximale alors que si le bord est présenté avec une orientation orthogonale, la fréquence est minimale. Par ailleurs, ces mêmes neurones peuvent également être sensibles à la disparité et vont ainsi être activés de façon différente, très spécifique et précise, par des images projetées dans le plan de fixation, en avant ou en arrière de ce plan (*figure 1*). Les

rare études neurophysiologiques sur la perception stéréoscopique ont été faites à une seule distance de fixation. La question se pose alors de savoir ce que devient ce codage de la disparité si l'on change la distance absolue d'une cible. En effet, lorsqu'on éloigne un objet de soi, il est perçu avec les mêmes caractéristiques de forme et d'épaisseur qu'il soit situé à 20 cm ou à 80 cm. Théoriquement, pour des questions de pure géométrie, cet objet devrait apparaître plus plat à 80 cm, or ce n'est pas le cas ; il existe donc des mécanismes neuronaux qui assurent la constance des formes. Cette question a été explorée en entraînant deux singes (macaques Rhésus) à fixer une cible lumineuse au centre d'un écran placé dans l'axe droit devant, mais à des distances différentes, 20 cm, 40 cm ou 80 cm. Les mêmes stéréogrammes (2 images décalées) sont projetés sur les champs récepteurs des cellules enregistrées en adaptant la taille et les disparités angulaires aux différentes distances afin d'homogénéiser les stimulations visuelles arrivant sur les deux rétines. On s'aperçoit alors que l'activité électrique de la majorité des neurones du cortex visuel primaire est remarquablement modifiée. Ces neurones sont toujours sensibles aux mêmes caractéristiques du stimulus (localisation en avant ou en arrière du plan de fixation) mais dans la majorité des cas leur niveau d'activité est surtout fonction de la distance de ce stimulus. En d'autres termes, la sensibilité d'un neurone à la position de l'objet par rapport au plan de fixation est meilleure à certaines distances qu'à d'autres. L'utilisation de prismes, qui modifient l'angle de convergence sans changer la distance réelle a permis de mimer les effets d'un changement de la distance (*figure 2*), ce qui montre que cette modulation liée à

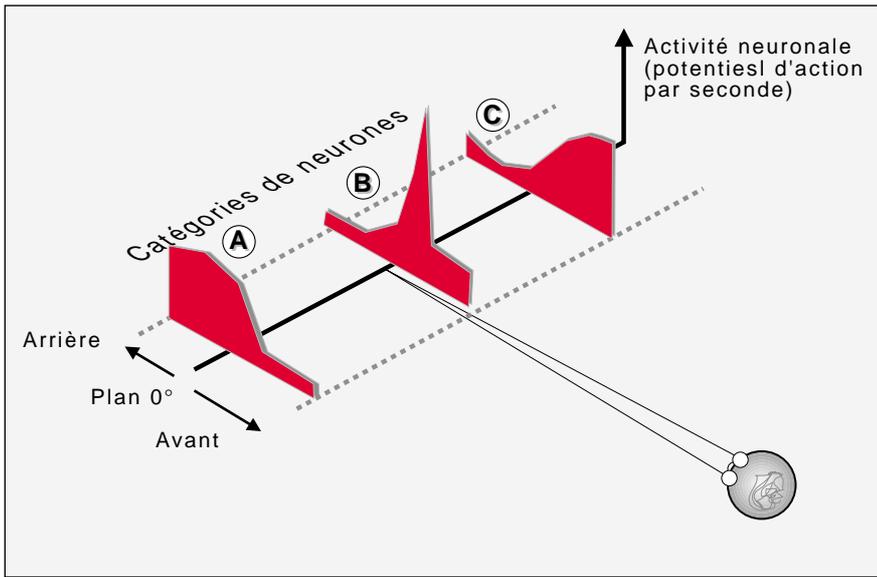


Figure 1. **Variation de l'activité de trois grandes catégories de neurones du cortex visuel primaire du singe en fonction de la distance de la cible.** A. Activité d'un neurone représentatif de la population stimulée par un objet situé en arrière du plan de fixation. B. Activité d'un neurone activé lorsque la cible est dans le plan, et (C) activité du neurone stimulé par une cible située en avant du plan. Pour chacune de ces catégories, l'activité calculée en nombre de potentiels d'action par seconde est maximale dans la zone rouge.

dès l'émission des premiers potentiels d'action de la réponse des neurones aux stimulations visuelles. Il est donc vraisemblable que l'influence de la position des yeux dans l'orbite intervienne entre le corps genouillé latéral et le cortex visuel primaire [10].

Pour localiser les objets dans l'espace, il existe donc un mécanisme cérébral qui, dès le cortex visuel primaire, fait intervenir des interactions entre les messages issus de la rétine et des messages oculo-moteurs. En théorie, ces derniers peuvent avoir deux origines. L'une qui proviendrait de la commande motrice, ou plutôt de sa copie, lorsqu'on effectue un mouvement volontaire des yeux et l'autre qui proviendrait de récepteurs proprioceptifs situés dans les muscles qui entourent les yeux. Ces deux types de signaux peuvent co-exister comme l'indiquent certains travaux de psychophysique mais la démonstration de leur fonctionnement au niveau neuronal reste à faire.

Les résultats obtenus sur les effets de la distance et de la direction du regard suggèrent que les caractéris-

la convergence oculaire n'est pas d'origine rétinienne [8, 9].

Il restait à déterminer si ces modulations de l'activité neuronale étaient généralisées à tout l'espace en testant la manière dont les propriétés spécifiques de codage de la disparité et de l'orientation réagissent à des variations de la direction du regard dans le plan fronto-parallèle. Pour ce faire, deux autres singes Rhésus ont été entraînés à fixer un point sur un écran dans trois directions différentes: droit devant (0°), 10° sur la gauche ou 10° sur la droite. On projette sur l'écran soit des stéréogrammes testant la sensibilité des neurones à la disparité rétinienne, soit des réseaux contrastés (série de barres sombres et blanches) présentés avec des orientations différentes dans le plan de fixation, ce qui teste également la capacité des neurones à coder l'orientation. Cette fois encore les neurones ne réagiront de façon optimale à ces deux paramètres, que pour une certaine direction du regard (figure 3). La rapidité avec laquelle se produisent ces modulations est remarquable puisqu'elles ont lieu

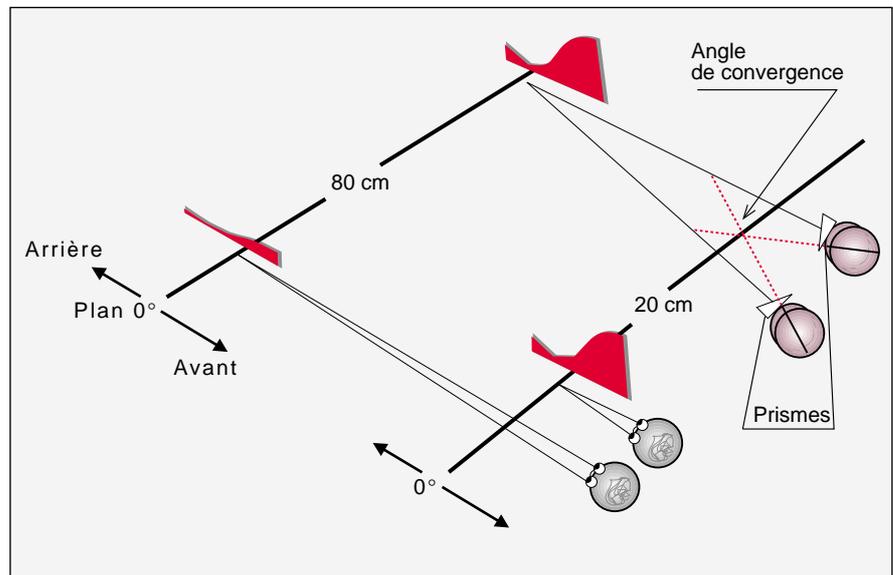


Figure 2. **Effet d'un changement de distance sur l'activité neuronale d'un neurone du cortex visuel primaire.** Comme dans la figure 1, les panneaux rouges indiquent le nombre de potentiels d'action émis par seconde par le neurone. L'activité du neurone est maximale à une distance de 20 cm et minimale à 80 cm. Lorsque l'on applique des prismes de puissance choisie de telle sorte qu'en fixant à 80 cm, on ramène l'angle de convergence équivalent à celui existant à 20 cm, dans ce cas l'activité réapparaît. C'est la démonstration que l'effet de distance est dû à la convergence oculaire et donc à un signal extrarétinien d'origine oculo-motrice.

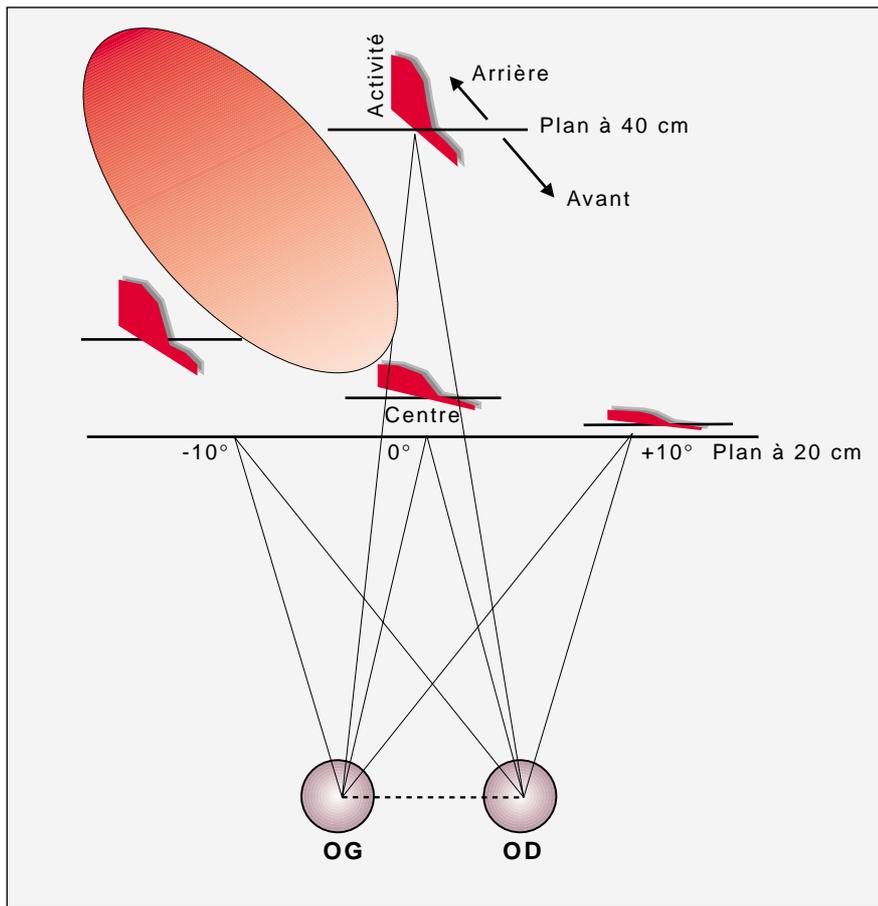


Figure 3. Influence de la distance de l'objet et de la direction du regard sur l'activité neuronale dans un module spatial tridimensionnel. Si la direction du regard se déplace dans le plan fronto-parallèle de -10° à $+10^\circ$, l'activité des neurones du cortex visuel primaire est également modifiée. Si l'on combine les effets résultant de changements de distances et de directions du regard, on s'aperçoit que les neurones répondent de façon optimale au travers de modules spatiaux tridimensionnels sous la dépendance de l'angle du regard. La région ovale indique de façon schématique la région de l'espace tridimensionnel dans laquelle la fixation provoque l'activation du neurone. Comme on le voit, sur cet exemple, cette activation est maximale (rouge foncé) pour un stimulus situé en arrière du plan à 40 cm de distance pour une fixation au centre (0°) ou sur la gauche (-10°). Cette activation devient minimale (rouge dégradé) à une distance de 20 cm pour un axe du regard dirigé au centre (0°). D'autres neurones préféreront d'autres zones tridimensionnelles de l'espace.

tiques neuronales qui définissent les objets, comme leurs formes et volumes, sont exprimées dans des portions limitées de l'espace en profondeur selon l'endroit regardé (figure 3). Ces modules spatiaux doivent permettre une localisation précise et rapide des objets dans l'espace. Ils représentent vraisemblablement des éléments essentiels de notre perception constante des

formes, utilisés dans un acte moteur correct de saisie des objets. Finalement, les mécanismes neuro-naux à la base de la localisation spatiale sont donc mis en jeu dès le cortex visuel primaire. Comme d'autres facteurs comme l'attention ou le contexte dans lequel se trouvent les objets, peuvent moduler l'activité visuelle de ces neurones [11-13], on en vient désormais à considérer

cette aire visuelle comme virtuellement primaire et réellement intégrative ■

RÉFÉRENCES

1. Wheatstone C. Contributions to the physiology of vision. I: On some remarkable and hitherto unobserved phenomena of binocular vision. *Phil Trans R Soc* 1838; 8: 371-94.
2. Andersen RA, Mountcastle VB. The influence of the angle of gaze upon the excitability of the light-sensitive neurons of the posterior parietal cortex. *J Neurosci* 1983; 3: 532-48.
3. Andersen RA. Visual and eye movement functions of the posterior parietal cortex. *Ann Rev Neurosci* 1989; 12: 337-403.
4. Galletti C, Battaglini PP. Gaze-dependent visual neurons in area V3A of monkey prestriate cortex. *J Neurosci* 1989; 9: 1112-25.
5. Galletti C, Battaglini PP, Fattori P. Eye position influence on the parieto-occipital area PO (V6) of the macaque monkey. *Eur J Neurosci* 1995; 7: 2486-501.
6. Hubel T, Wiesel TN. Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol (Lond)* 1968; 195: 215-43.
7. Poggio GF, Fischer B. Binocular interaction and depth sensitivity in striate and prestriate cortex of behaving rhesus monkey. *J Neurophysiol* 1977; 40: 1392-405.
8. Trotter Y, Celebrini S, Stricane B, Thorpe S, Imbert M. Modulation of neural stereoscopic processing in primate area V1 by the viewing distance. *Science* 1992; 257: 1279-81.
9. Trotter Y, Celebrini S, Stricane B, Thorpe S, Imbert M. Neural processing of stereopsis as a function of viewing distance in primate visual cortical area V1. *J Neurophysiol* 1996; 76: 2872-85.
10. Trotter Y, Celebrini S. Gaze direction controls response gain in primary visual cortex neurons. *Nature* 1999; 398: 239-42.
11. Motter BC. Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *J Neurophysiol* 1993; 70: 909-19.
12. Lamme VAF, Super H, Spekreijse H. Feedforward, horizontal, and feedback processing in the visual cortex. *Curr Opin Neurobiol* 1998; 8: 529-35.
13. Gilbert CD. Adult cortical dynamics. *Physiol Rev* 1998; 78: 467-85.

**Yves Trotter
Simona Celebrini**

Centre de recherche cerveau et cognition, Cnrs, Faculté de médecine Rangueil, UPS, 133, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France.

TIRÉS À PART

Y. Trotter.