

Aire 17-V1

Rétinotopie

Organisation modulaire

Hubel & Wiesel

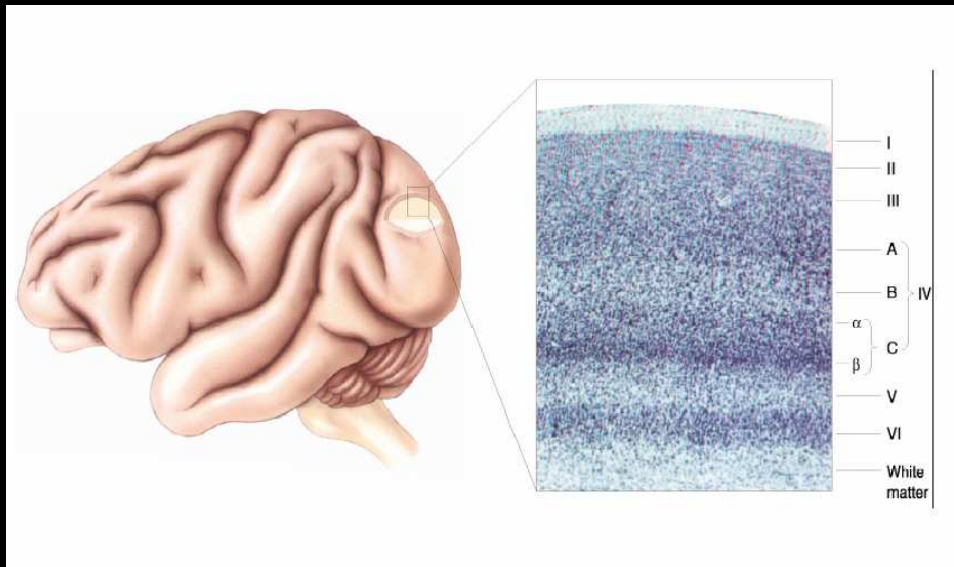
Cellule simple

Cellule complexe



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

V1 = aire 17 = aire primaire visuelle = Aire striée

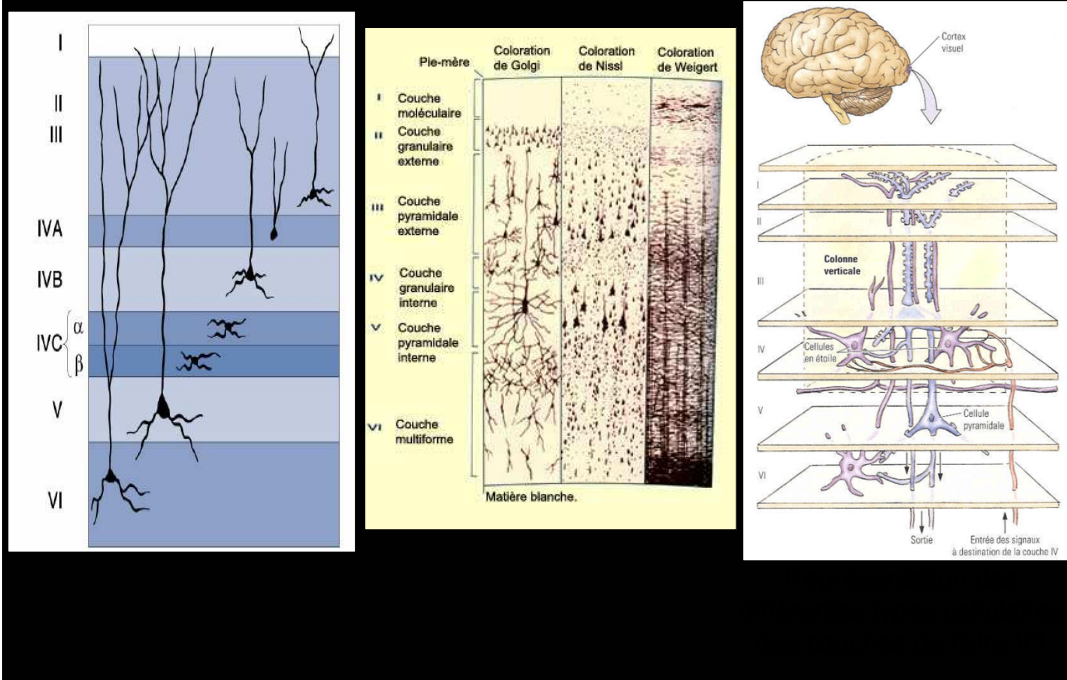


V1 contient 6 couches d'où son nom.

La plus part des terminaisons des neurones provenant du corps genouillé latéral (CGL) se font au niveau de la couche IV de l'aire V1 (en majorité dans la couche IVc) où elles réalisent une synapse avec les petites cellules étoilées, elles-mêmes en contact avec les couches voisines.



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle



La plus part des terminaisons des neurones provenant du corps genouillé latéral (CGL) se font au niveau de la couche IV de l'aire V1 (en majorité dans la couche IVc) où elles réalisent une synapse avec les petites cellules étoilées, elles-mêmes en contact avec les couches voisines.



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Introduction

Notions

Œil

Rétine

Champ récepteur

Voies visuelles

Aire 17: V1

Aires visuelles

What, where

Reconnaissance objet

Perception couleur

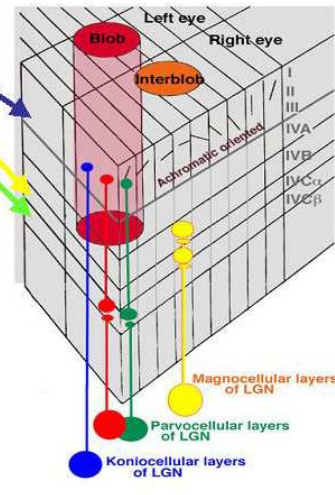
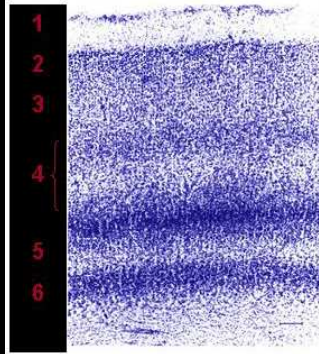
Profondeur

Les afférences de V1:

Le cortex visuel primaire reçoit les afférences du GLd.

Il est organisé en 6 couches principales:

afférences K = couches 2-3
afférences M = couche 4C α
afférences P = couche 4C β



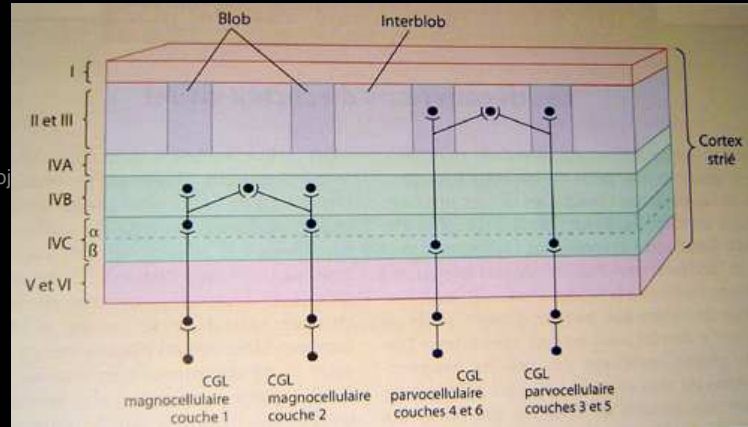
La plus part des terminaisons des neurones provenant du corps genouillé latéral (CGL) se font au niveau de la couche IV de l'aire V1 (en majorité dans la couche IVc) où elles réalisent une synapse avec les petites cellules étoilées, elles-mêmes en contact avec les couches voisines.



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Introduction
Notions
Œil
Rétine
Champ récepteur
Voies visuelles
Aire 17: V1
Aires visuelles
What, where
Reconnaissance obj
Perception couleur
Profondeur

Les afférences de V1:



La plus part des terminaisons des neurones provenant du corps genouillé latéral (CGL) se font au niveau de la couche IV de l'aire V1 (en majorité dans la couche IVc) où elles réalisent une synapse avec les petites cellules étoilées, elles-mêmes en contact avec les couches voisines.



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Introduction

Notions

Œil

Rétine

Champ récepteur

Voies visuelles

Aire 17: V1

Aires visuelles

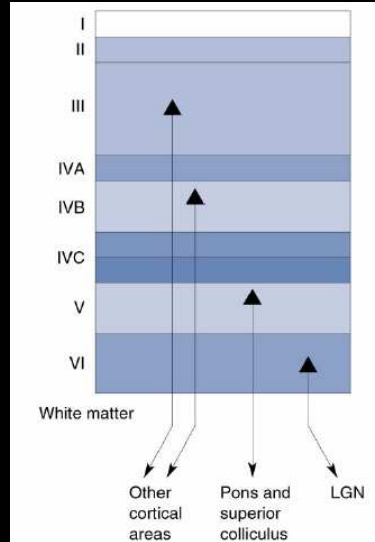
What, where

Reconnaissance objet

Perception couleur

Profondeur

Les efférences de V1:



La plus part des terminaisons des neurones provenant du corps genouillé latéral (CGL) se font au niveau de la couche IV de l'aire V1 (en majorité dans la couche IVc) où elles réalisent une synapse avec les petites cellules étoilées, elles-mêmes en contact avec les couches voisines.



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Introduction

Notions

Œil

Rétine

Champ récepteur

Voies visuelles

Aire 17: V1

Aires visuelles

What, where

Reconnaissance objet

Perception couleur

Profondeur

Structure et fonctions de V1

Chaque neurone est caractérisé par son champ récepteur :
forme et localisation rétinienne.

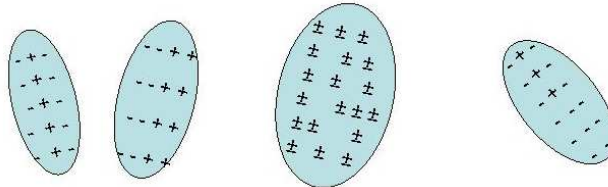
Sauf dans la couche 4, les champs récepteurs de V1 ont une forme allongée (un grand axe et un petit axe). Ils se répartissent en trois classes :

- Cellules simples
- Cellules complexes
- Cellules hypercomplexes

Cellules simples : régions ON et OFF spatialement séparées, petits CR

Cellules complexes : ON et OFF en toute région, CR plus grands

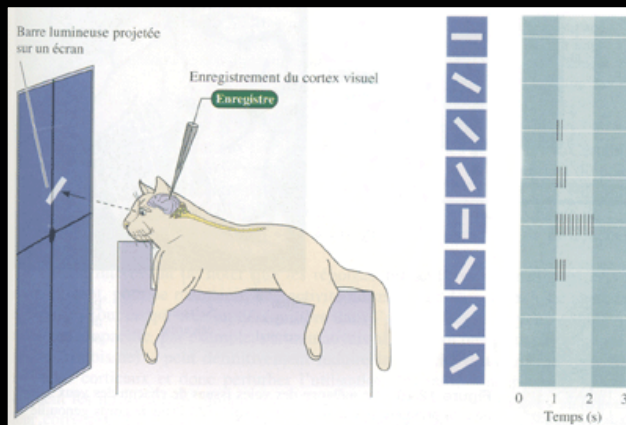
Cellules hypercomplexes : terminaison dans le CR



La plus part des terminaisons des neurones provenant du corps genouillé latéral (CGL) se font au niveau de la couche IV de l'aire V1 (en majorité dans la couche IVc) où elles réalisent une synapse avec les petites cellules étoilées, elles-mêmes en contact avec les couches voisines.



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle



Enregistrement des réponses de neurones corticaux sensibles à l'orientation (Neurosciences, Purves)



Torsten Nils Wiesel (1926-)



David Hunter Hubel (1926-)

Organisation fonctionnelle de l'aire V1

De même que Stephen Kuffler avait exploré les propriétés réactionnelles des cellules ganglionnaires, David Hubel et Torsten Wiesel ont examiné, à l'aide d'enregistrements par micro-électrodes, les propriétés des neurones de structures visuelles plus centrales, comme l'aire visuelle primaire, au niveau du cortex. Ce sont les travaux de Hubel et Wiesel qui sont à la base de nos connaissances sur l'organisation fonctionnelle du cortex strié.

La sensibilité à l'orientation

Les réponses des neurones du corps genouillé latéral sont similaires à celles des cellules ganglionnaires de la rétine. On retrouve une organisation du champ récepteur en centre et pourtour et une sélectivité aux variations de luminance notamment (augmentations ou diminutions). Par contre, dans le cortex strié, les étroits faisceaux lumineux qui stimulaient si efficacement les neurones de la rétine et du CGL deviennent en grande partie inefficaces.

Il a été montré, chez le chat et le singe, que certains neurones corticaux répondent fortement à des bords ou des barres de contraste, à condition qu'ils soient présentés dans le champ récepteur selon une orientation particulière. Chaque neurone présente une "orientation préférentielle" pour laquelle sa décharge de potentiels d'action est maximale. Toutes les orientations d'un bord ou d'une barre sont représentées de façon à peu près égale dans le cortex. Le codage d'une orientation particulière d'un élément d'une scène visuelle se fait par l'activité d'une population spécifique de neurones de V1.

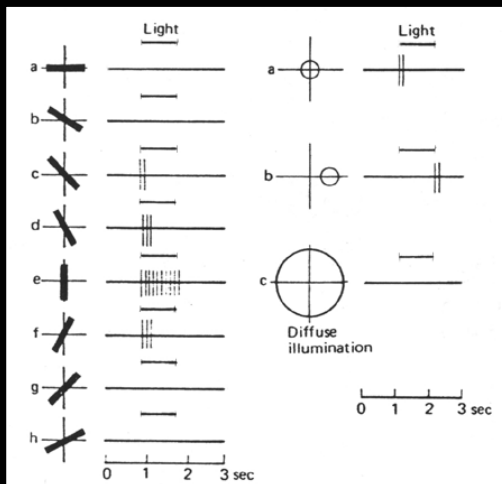
On projette devant les yeux de l'animal une barre lumineuse d'orientation variable, durant une seconde (entre 1ère et 2ème seconde), et on enregistre les réponses électriques (potentiels d'action) de cellules corticales.

Deux types cellulaires ayant une telle sensibilité ont été décrits. Voir ci après

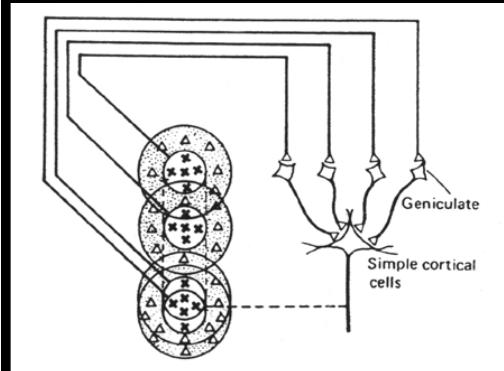


V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Cellules simples



Etude du champ récepteur d'une cellule simple



Interprétation intégrative du champ récepteur d'une cellule simple

Des cellules "simples" (principalement dans la couche IV) ayant un champ récepteur fait d'une zone centrale excitatrice et d'une zone périphérique inhibitrice, mais dont la zone centrale (au lieu de circulaire comme pour les cellules rétiniennes ou du CGL) présente une forme allongée. Le stimulus pertinent est une barre lumineuse d'une orientation donnée (l'orientation dans le sens de l'allongement du champ récepteur entraîne le maximum de réponse), seulement s'il occupe une position précise dans le champ récepteur (à cause de la zone périphérique inhibitrice).

L'illumination du champ récepteur d'une cellule simple par une barre lumineuse n'entraîne une activation de la cellule corticale que lorsque l'orientation de la barre se rapproche de l'orientation spécifique de la cellule (ici la verticale).

Schéma de Hubel et Wiesel expliquant les propriétés du champ récepteur d'une cellule simple. Cette cellule reçoit des connexions excitatrices de 4 ou davantage de cellules du CGL, ayant des organisations similaires de leur centre et pourtour disposés en ligne verticale au niveau de la rétine. Si une barre lumineuse éclaire à la fois plusieurs centres ON (marqués de croix) de cellules ganglionnaires, il y aura excitation de plusieurs cellules du CGL et forte excitation de la cellule simple (stimulation de son centre ON de plus grande taille et de forme allongée).



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Introduction

Notions

Œil

Rétine

Champ récepteur

Voies visuelles

Aire 17: V1

Aires visuelles

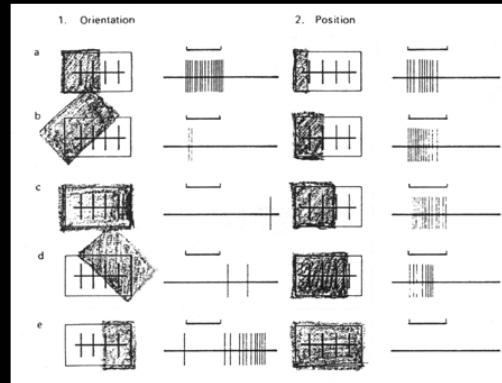
What, where

Reconnaissance objet

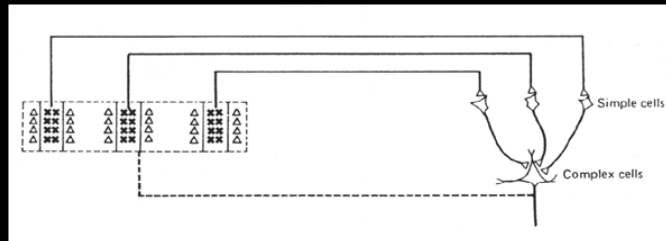
Perception couleur

Profondeur

Cellules complexes



Etude du champ récepteur d'une cellule complexe



Interprétation intégrative du champ récepteur d'une cellule complexe

Des cellules "complexes" (principalement hors de la couche IV) possèdent également un axe d'orientation spécifique, mais elles ont un champ récepteur plus vaste et celui-ci ne possède pas de zone inhibitrice périphérique. Elles présentent un mélange de réponse ON et OFF dans toute l'étendue de leur champ récepteur, comme si elles recevaient leurs afférences de plusieurs cellules simples. Elles sont également sensibles à l'orientation d'un stimulus, quelque soit sa position dans le champ visuel. En outre, ces cellules complexes répondent au mouvement d'un stimulus orienté si ce mouvement est perpendiculaire à l'axe de son orientation.

Une cellule complexe répond spécifiquement à l'orientation du bord du stimulus mais non à sa position dans le champ visuel; une orientation de ce bord autre que vertical est pratiquement inefficace. Une source lumineuse (zone crayonnées) ayant ici son bord vertical à droite est excitatrice, une source ayant son bord vertical à gauche est inhibitrice. Une illumination totale du champ récepteur entraîne une absence de réponse.

Schéma de Hubel et Wiesel expliquant les propriétés du champ récepteur d'une cellule complexe du type de celle ci-contre. Cette cellule reçoit des connexions excitatrices de plusieurs cellules simples qui présentent un axe d'orientation spécifique vertical, avec une zone centrale excitatrice (marquée de croix) et deux zones latérales inhibitrices, et dont les champs récepteurs sont disposés en ligne horizontale sur la rétine.



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Introduction

Notions

Œil

Rétine

Champ récepteur

Voies visuelles

Aire 17: V1

Aires visuelles

What, where

Reconnaissance objet

Perception couleur

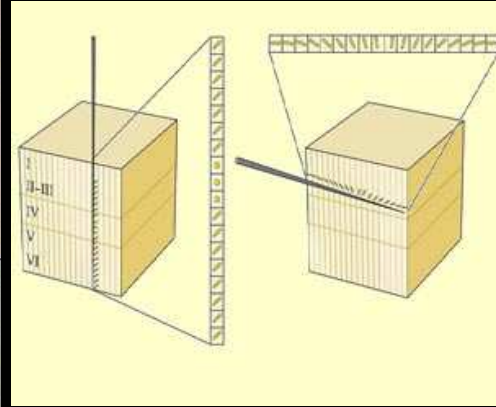
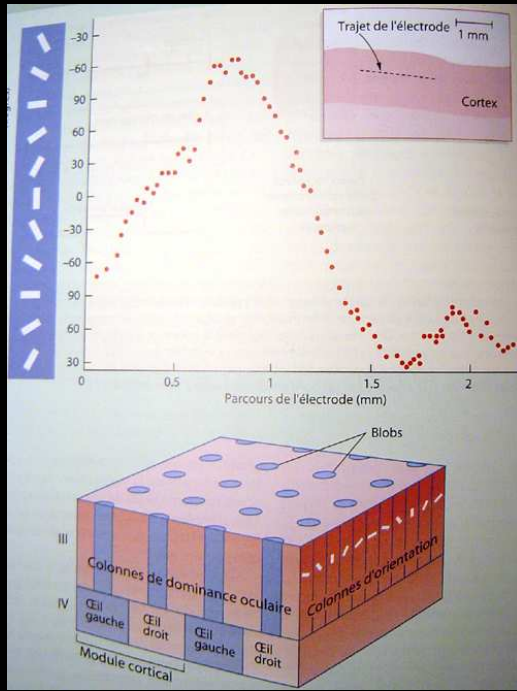
Profondeur

Fonction de V1:

- Codage des orientations de contour
- Codage de la direction des mouvements
- Codage des fréquences spatiales
- Codage de la profondeur relative
- Codage des contrastes chromatiques



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle





V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Introduction

Notions

Œil

Rétine

Champ récepteur

Voies visuelles

Aire 17: V1

Aires visuelles

What, where

Reconnaissance objet

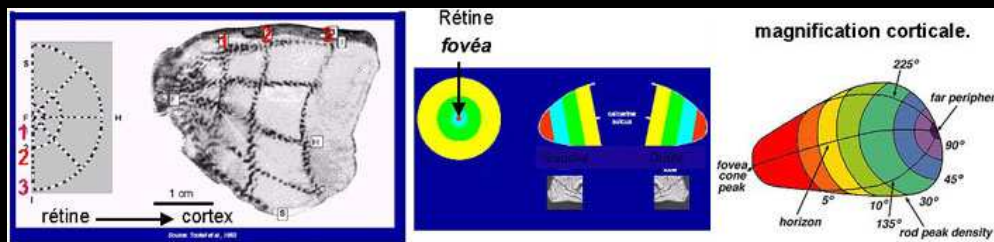
Perception couleur

Profondeur

Rétinotopie :

Organisation spatiale des neurones qui préserve la correspondance topologique entre régions de la rétine et régions du CGLd et du Cortex. En V1, la surface de chaque région correspond à la densité des récepteurs.

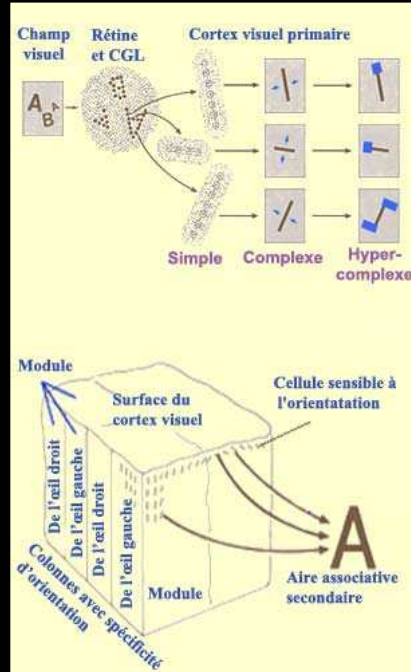
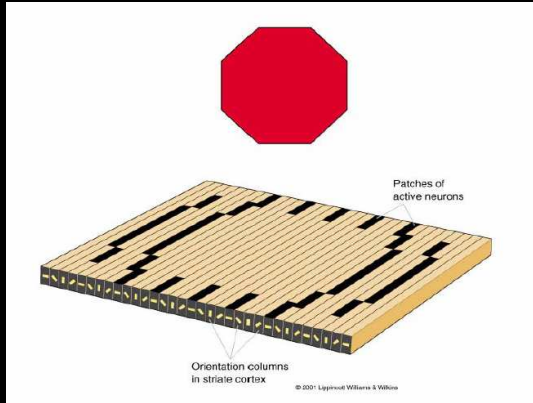
La fovéa est sur-représentée = facteur de magnification corticale. La position rétinienne des champs récepteurs est rétinotopique.



D'ailleurs, si on introduit une microélectrode perpendiculairement à travers les différentes couches du cortex visuel, on ne rencontrera par exemple que des neurones qui ont la même préférence d'orientation, qu'ils aient des [champs récepteurs simples ou complexes](#). Le corollaire étant qu'une microélectrode pénétrant parallèlement à la surface du cortex, donc progressant dans une seule couche corticale mais traversant plusieurs colonnes, va voir la préférence d'orientation changer au fur et à mesure qu'elle avance. Hubel et Wiesel ont montré que la préférence d'orientation était ainsi inversée de 180 degrés en moyenne lorsque l'électrode se déplace de 1 millimètre environ dans la couche III.



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle





V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Introduction

Notions

Œil

Rétine

Champ récepteur

Voies visuelles

Aire 17: V1

Aires visuelles

What, where

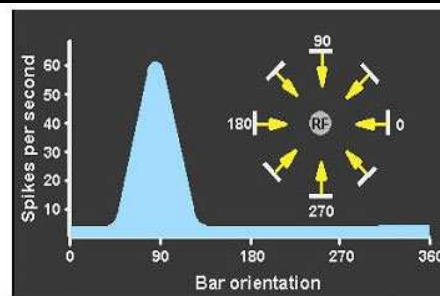
Reconnaissance objet

Perception couleur

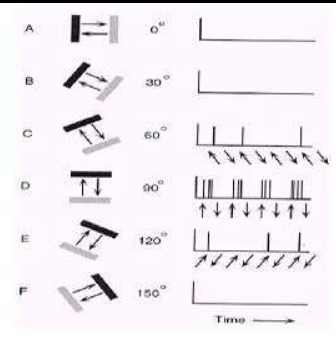
Profondeur

Sélectivité au mouvement:

- Un neurone de V1 est sélectif à la direction d'un mouvement visuel lorsqu'il répond maximale-ment à une translation dans un sens et pas pour le sens opposé.
- Remarquez que le neurone ne répond pas à la direction opposée à sa direction « préférée ».



Courbe d'accord à la direction





V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

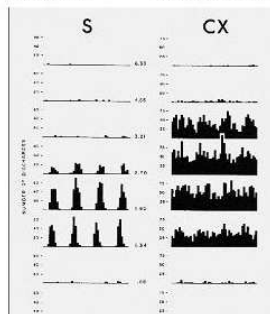
- Introduction
- Notions
- Œil
- Rétine
- Champ récepteur
- Voies visuelles
- Aire 17: V1
- Aires visuelles
- What, where
- Reconnaissance objet
- Perception couleur
- Profondeur

Sélectivité aux fréquences spatiales:

La taille (largeur) des CR détermine leur sélectivité à la fréquence spatiale

Comparaison de la sélectivité à la fréquence spatiale :

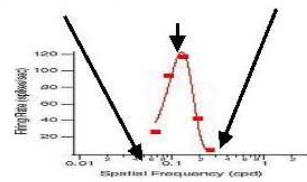
Simples Complexes



ON/OFF



OFF/OFF



Courbe d'accord



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Introduction

Notions

Œil

Rétine

Champ récepteur

Voies visuelles

Aire 17: V1

Aires visuelles

What, where

Reconnaissance objet

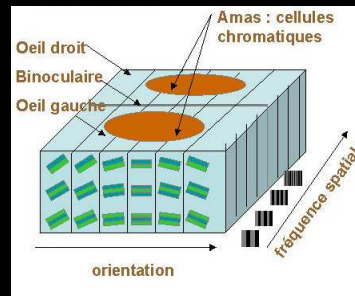
Perception couleur

Profondeur

Hypercolonnes:

Les neurones du cortex (V1) sont arrangés spatialement en colonnes perpendiculaires à la surface. Dans une colonne donnée tous les neurones ont la même sélectivité à l'orientation, à la fréquence spatiale et le même degré de mono-biocularité.

Des colonnes voisines codent des valeurs voisines de ces caractéristiques. Une hypercolonne est un volume du cortex (1x1 mm) dont tous les neurones ont leur champ récepteur dans la même région de la rétine et où sont représentées toutes les orientations, toutes les fréquences spatiales et tous les degrés de binocularité





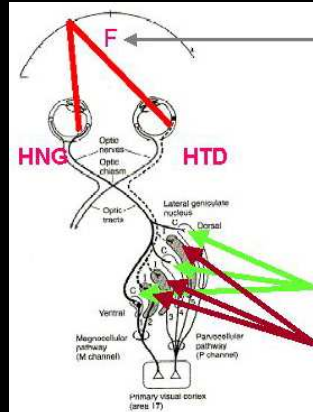
V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Introduction
Notions
Œil
Rétine
Champ récepteur
Voies visuelles
Aire 17: V1
Aires visuelles
What, where
Reconnaissance objet
Perception couleur
Profondeur

Afférences binoculaires :

Les deux yeux fixent le centre du champ visuel (F)
Une stimulation à gauche se projette sur l'hémirétine nasale de l'œil gauche HNG et sur l'hémirétine temporale de l'œil droit HTD

Au niveau du CGLd, leurs projections se font dans des couches séparées : Contralatérales en clair, Ipsilatérales en sombre





V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Introduction

Notions

Œil

Rétine

Champ récepteur

Voies visuelles

Aire 17: V1

Aires visuelles

What, where

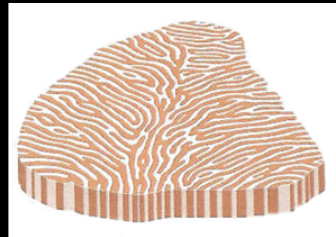
Reconnaissance objet

Perception couleur

Profondeur



Autoradiographie d'une coupe histologique du cortex visuel primaire



Reconstitution tridimensionnelle d'une tranche de cortex visuel primaire (couche IV)

Les colonnes de dominance oculaire

La démonstration de la structure columnaire du cortex a été faite grâce à l'injection au niveau d'un oeil chez le singe) d'un acide aminé radioactif et par analyse autoradiographique de coupes histologiques du cortex visuel. Hubel et Wiesel ont ainsi constaté que la substance radioactive se fixait dans la couche IV (au niveau des terminaisons des fibres en provenance du CGL) selon une topographie particulière, réalisant une série de stries alternantes sombres (non marquées par la substance radioactive) et claires (marquées) de 0,4 à 0,5 mm de largeur.



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Introduction

Notions

Œil

Rétine

Champ récepteur

Voies visuelles

Aire 17: V1

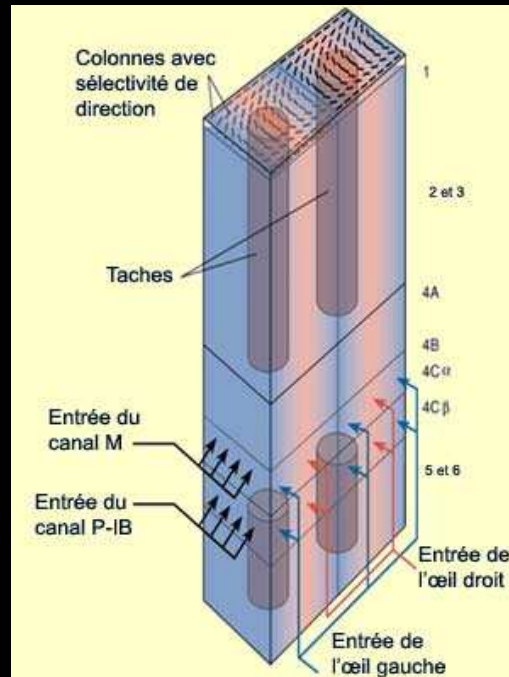
Aires visuelles

What, where

Reconnaissance objet

Perception couleur

Profondeur



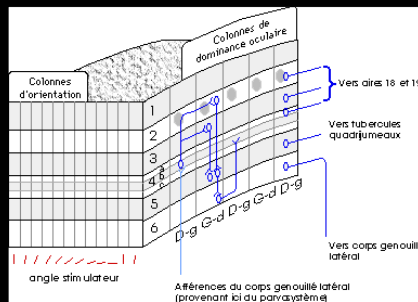
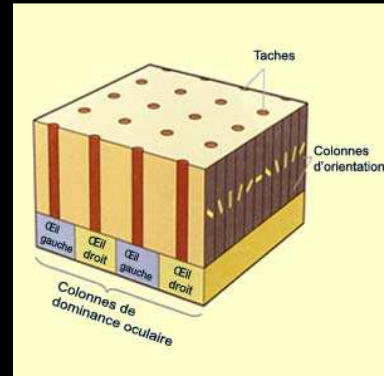
Comme si ce n'était pas suffisant, d'autres chercheurs ont mis en évidence à la fin des années 1970, à l'aide d'un colorant appelé cytochrome oxydase, un autre type de colonnes localisées à intervalles réguliers et traversant les couches II, III, V et VI. Ces colonnes qui ont l'aspect des taches de la robe d'un léopard lorsque vues tangentiellement reçurent donc le nom de **taches**. Ces taches sont donc disposées en lignes et centrées sur une bande de dominance oculaire de la couche IV C. Entre les taches se trouvent forcément des zones intermédiaires dites « intertaches » dont les neurones ne possèdent pas les caractéristiques de ceux des taches.

Les cellules des taches ont ceci de particulier qu'elles sont sensibles à la longueur d'onde du stimulus, autrement dit à sa couleur. De plus, elles sont monoculaires, n'ont pas de spécificité d'orientation et présentent plutôt des champs récepteurs à symétrie circulaire. Dans certaines d'entre elles, on retrouve même l'organisation centre-périphérie à opposition de couleur des cellules ganglionnaires de types P qui sont à l'origine de cette voie (voir encadré ci-bas).



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Introduction
Notions
Œil
Rétine
Champ récepteur
Voies visuelles
Aire 17: V1
Aires visuelles
What, where
Reconnaissance objet
Perception couleur
Profondeur



Une organisation "modulaire"

Les cellules d'orientation sont organisées en colonnes (une colonne regroupe des cellules sensibles à la même orientation) d'environ 50 micromètres d'épaisseur. Ce sont donc des colonnes plus étroites que les colonnes de dominance oculaire et elles sont disposées perpendiculairement à ces dernières.

Ces colonnes d'orientation sont, de plus, disposées selon un ordre très précis: l'axe auquel les cellules sont sensibles suit progressivement, de colonne en colonne une succession géométrique de 10° environ.

Enfin une troisième organisation tridimensionnelle existe dans le cortex visuel primaire. On trouve une disposition en cylindres (formant des taches nettes lors de coupes du cortex à travers ses couches II et III notamment) de cellules sensibles à la couleur (regroupées dans les blobs), alors que les cellules sensibles à la forme sont entre ces "blobs", dans les zones inter-taches. Voir l'organisation des aires visuelles.

Finalement l'image d'un point du champ visuel est traitée par une portion de 2mm x 2mm de cortex visuel renfermant

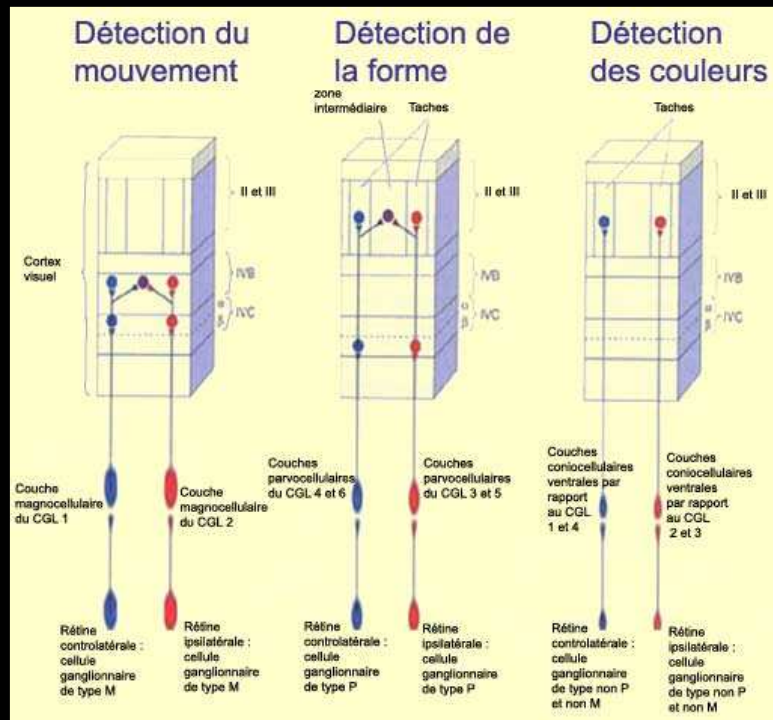
- 2 sets de colonnes de dominance oculaire (couche IV)
- 2 sets de colonnes d'orientation de 0° à 180° (couche III)
- 16 blobs sensibles à la couleur (couche III)

Hubel et Wiesel ont également montré que chaque point du champ visuel produit une réponse dans une région de 2 x 2 millimètres dans le cortex. Or une telle surface corticale peut contenir deux groupes complets de colonnes de dominance oculaire, 16 taches et des zones inter-taches pouvant contenir plus de deux fois toutes les orientations possibles sur 180 degrés. Ils appellèrent **hypercolonne** (ou plus généralement **module cortical**) cette région du cortex qui semble à la fois nécessaire et suffisante à l'analyse de l'image d'un point dans l'espace visuel. Comme le cortex est une couche cellulaire continue et qu'il est très difficile d'établir concrètement les frontières de tels modules, l'existence de ceux-ci d'un point de vue fonctionnel est encore débattue.



V1- 17 de Brodmann – Aire primaire visuelle

Introduction
Notions
Œil
Rétine
Champ récepteur
Voies visuelles
Aire 17: V1
Aires visuelles
What, where
Reconnaissance objet
Perception couleur
Profondeur



Au début des années soixante, David Hubel et Torsten Wiesel (Prix Nobel de médecine 1981) furent les premiers à explorer les champs récepteurs des neurones du corps genouillé latéral et du cortex visuel à l'aide de microélectrodes. Ils ont d'abord montré que les neurones du corps genouillé latéral se comportaient pratiquement comme les cellules ganglionnaires de la rétine. Puis, ils ont mis en évidence trois voies relativement indépendantes dans le traitement de l'information visuelle qui prennent en charge chacune un aspect différent de la vision.

Le premier est le **canal M** pour « magnocellulaire » qui commence avec [les cellules ganglionnaires magnocellulaires](#) de la rétine, fait un relais dans le [corps genouillé latéral](#) et rejoint la couche IV C alpha du cortex strié. A ce niveau, les champs récepteurs des neurones de la couche IV C alpha ne sont plus circulaires (comme c'était le cas dans [la rétine](#) et dans le CGL), mais [sont plutôt allongés](#).

Les cellules de la couche IV C alpha projettent aux neurones de la couche IV B qui ont eux aussi des champs récepteurs simples mais répondent souvent à des stimulations des deux yeux contrairement aux cellules de la couche IV C dont les champs récepteurs sont monoculaires. Les neurones de la couche IV B commencent donc le travail d'intégration nécessaire à notre vision binoculaire.

Les cellules de la couche IV B sont aussi sélectives à la direction, mais à condition que le stimulus rectiligne se déplace dans une direction précise. Pour cette raison, le canal M est considéré comme spécialisé dans l'analyse du déplacement des objets.

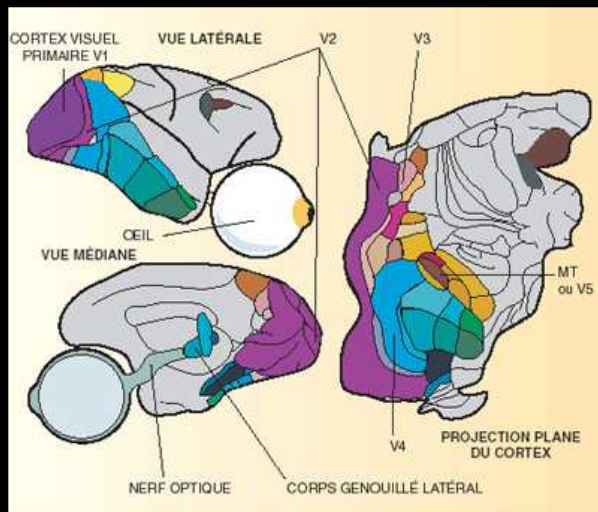
La seconde voie de transmission de l'information visuelle est le **canal P-IB** pour « parvocellulaires-intertaches » (ou *interblob*, en anglais), qui débute dans la rétine avec [les cellules ganglionnaires parvocellulaires](#), passe par le CGL et aboutit sur les cellules de la couche IV C bêta qui réagissent comme les cellules du CGL parvocellulaires d'où elles proviennent : elles présentent des petits champs récepteurs monoculaires de configuration circulaires dont la plupart sont à opposition centre-périphérie rouge-vert.

Les axones des cellules de la couche IV C bêta rejoignent ensuite les régions intermédiaires situées entre les zones de tache de la couche III. [Les cellules complexes](#) qui s'y trouvent, encore plus spécifiques que les cellules simples pour l'orientation des stimuli, portent à croire que l'analyse de la forme des objets une spécialité du canal P-IB.

La troisième voie de transmission du signal visuel est le **canal des taches**, qui passe à travers les couches parvocellulaires et coniocellulaires du CGL et converge ensuite sur les zones de tache de la couche III. Outre certains neurones de la couche IV C, les cellules des taches contiennent les seuls neurones sensibles à la couleur du cortex strié et ces zones de tache servent donc probablement à l'analyse de la couleur des objets.

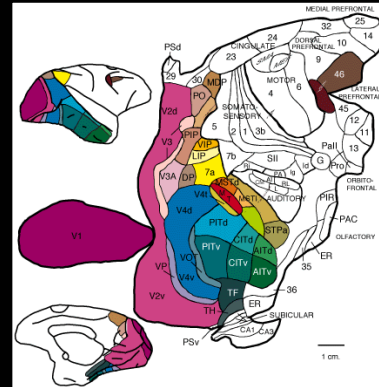
Aires visuelles

Les aires visuelles



LES AIRES VISUELLES NON PRIMAIRES reçoivent les informations issues du traitement du champ visuel par le cortex visuel primaire V1 (en violet). Ces aires sont semblables dans les cerveaux de tous les primates (ici un macaque) et extraient de l'information fournie par V1 des renseignements sur la forme, sur la couleur et sur l'identité des objets vus, ainsi que sur leur orientation et sur leur position. Chacune des petites aires colorées traite spécifiquement une de ces informations.

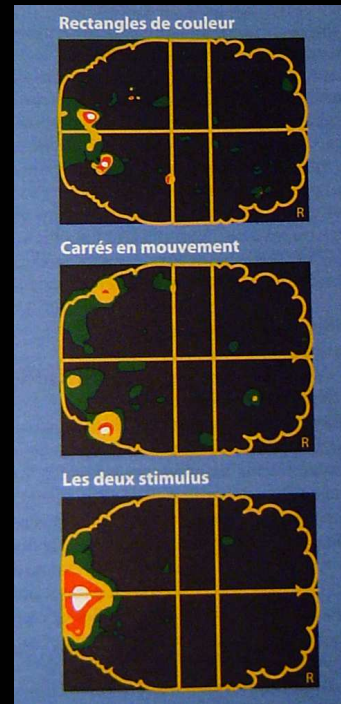
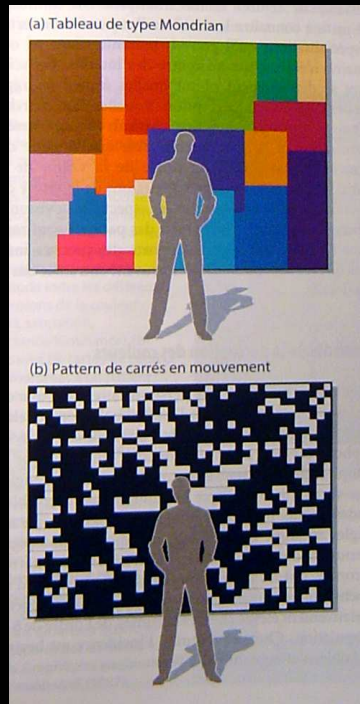
D'après IMBERT, PLS Décembre 2002



Les aires visuelles représentent environ 50% du tissu cérébral chez le macaque.

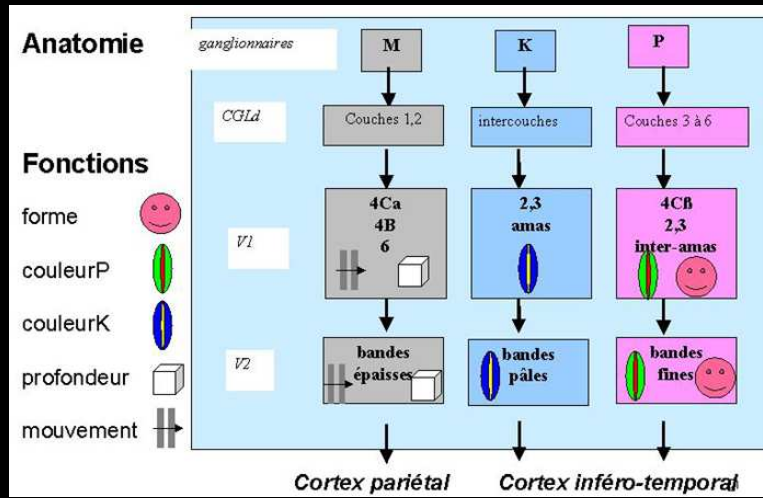
Double dissociation

Introduction
Notions
Œil
Rétine
Champ récepteur
Voies visuelles
Aire 17: V1
Aires visuelles
What, where
Reconnaissance objet
Perception couleur
Profondeur



Aires visuelles

- Introduction
- Notions
- Œil
- Rétine
- Champ récepteur
- Voies visuelles
- Aire 17: V1
- Aires visuelles**
- What, where
- Reconnaissance objet
- Perception couleur
- Profondeur



Aires visuelles

- Introduction
- Notions
- Œil
- Rétine
- Champ récepteur
- Voies visuelles
- Aire 17: V1
- Aires visuelles
- What, where
- Reconnaissance objet
- Perception couleur
- Profondeur

