

UNIVERSITE DU QUEBEC

MEMOIRE

PRESENTÉ A

L'UNIVERSITE DU QUEBEC A TROIS-RIVIERES
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAITRISE EN PSYCHOLOGIE

PAR

REGIS GAGNON

ORGANISATION ANATOMIQUE DES AFFERENCES ET DES EFFERENCES
DE L'AIRE VISUELLE ECTOSYLVIANNE ANTERIEURE CHEZ LE CHAT

JUILLET 1985

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

Table des matières

Introduction.....	1
Chapitre premier - Contexte théorique et expérimental.....	4
Chapitre II - Description de l'expérience.....	19
Sujets.....	20
Techniques opératoires.....	20
Méthodes d'observations.....	26
Localisation des sites d'injections.....	29
Chapitre III - Analyse et présentation des résultats.....	32
Méthodes d'analyse.....	33
Résultats.....	33
Organisation des projections cortico-corticales.....	33
Organisation des projections thalamo-corticales.....	48
Distribution laminaire et morphologie cellulaire....	56
Chapitre IV - Interprétation des résultats et discussion..	60
Connexions cortico-corticales intra-hémisphériques.....	61
Connexions cortico-corticales inter-hémisphériques.....	64
Connexions thalamo-corticales.....	67
Discussion.....	69
Conclusion.....	87
Appendice - Liste des abréviations.....	90

Remerciements.....	93
Références.....	94

Sommaire

Cette étude porte sur l'organisation anatomique d'une région corticale récemment reconnue comme ayant des propriétés visuelles. Il s'agit d'une zone distincte située dans le flanc ventral de la portion caudale du sulcus ectosylvien antérieur, nommée aire visuelle ectosylvienne antérieure (AEV).

L'utilisation de la technique de marquage cellulaire rétrograde employant différents traceurs fluorescents a permis de mettre en évidence un certain nombre d'afférences et d'efférences axonales de cette nouvelle région visuelle. L'investigation de ces connexions cellulaires s'est effectuée à trois niveaux: 1) intra-hémisphérique, 2) inter-hémisphérique et 3) thalamo-cortical.

Nos résultats démontrent que AEV possède des connexions axonales avec les trois niveaux encéphaliques étudiés. Au niveau intra-hémisphérique, AEV se projette sur le cortex strié et est reliée bidirectionnellement avec l'aire suprasylvienne latérale (LSS). De plus, AEV envoie des connexions à la fois aux aires 17 et LSS par branchement axonal. Au niveau inter-hémisphérique, AEV se projette également aux aires 17, LSS ainsi que sur

son homologue et reçoit des afférences de ces deux dernières. En outre, AEV est à l'origine de projections croisées par voies collatéralisées sur l'aire striée visuelle (aire 17) ainsi que sur LSS. Finalement au niveau thalamo-cortical, AEV reçoit des afférences thalamiques ayant comme origine les subdivisions médiane (LPm) et intermédiaire (LPi) du complexe latéral postérieur (LP). Par ailleurs la technique de double marquage a permis de mettre en lumière une projection de la zone limite entre ces deux subdivisions du thalamus extra-géniculé sur AEV et LSS par branchement axonal collatéralisé. Les différentes données anatomiques obtenues indiquent un rôle fonctionnel commun entre AEV et LSS.

Les résultats fournis par la présente étude ainsi que ceux démontrés dans d'autres recherches physiologiques et comportementales suggèrent des similitudes dans l'organisation anatomo-fonctionnelle entre AEV du félin et le cortex inféro-temporal (IT) du singe.

Introduction

Nous savons actuellement que le traitement de l'information visuelle est imputable à plusieurs régions corticales. Chez le chat, au moins 14 de ces zones sont actuellement connues. La mise en évidence de nouvelles régions visuelles apportent des précisions concernant différentes spécialisations et rôles fonctionnels de ces zones dans le traitement de l'information. L'aire visuelle ectosylvienne antérieure (AEV) est une de ces nouvelles zones (Guiloff et al., 1971; Mucke et al., 1982) mais il existe peu d'éléments au sujet de ses relations anatomiques avec d'autres régions visuelles de l'encéphale.

Ainsi les études plus récentes de Mucke et al., (1982) et de Olson et Graybiel (1982, 1983) ont permis de définir précisément la localisation corticale de AEV. Ces études de même que celle de Squatrito et al. (1981b) utilisant différentes techniques d'investigation (anatomiques, électrophysiologiques) mettent en évidence des échanges axonaux entre AEV et l'aire suprasylvienne latérale (LSS).

Par ailleurs, diverses études rapportent que les aires visuelles sont reliées entre elles par voies commissurales (Bellucci, 1972; Henry et al., 1978; Ptito et al., 1981; Squatrito et al., 1981a). En ce qui a trait à AEV, aucune donnée n'est

retrouvée dans la littérature.

Le complexe thalamique latéral postérieur (LP) est également à l'origine de projections sur le cortex visuel et particulièrement sur AEV. En effet les études de Mucke et al. (1982), de Olson et Graybiel (1981, 1983) et de Updyke (1977, 1983) montrent que certaines subdivisions thalamiques (LPi, LPM) sont à l'origine de projections sur AEV et LSS. Cependant, très peu d'informations concernent l'organisation anatomique précise des connexions de AEV aux niveaux intra-hémisphérique, inter-hémisphérique et thalamo-cortical.

La présente étude a donc pour but premier de fournir de nouveaux renseignements liés à l'organisation des voies afférentes et efférentes de AEV. Pour ce faire, une récente technique de marquage cellulaire utilisant trois fluorochromes est employée (Kuypers et al., 1977; Van der Kooy et al., 1978). Deuxièmement, cette étude se propose d'examiner la distribution différentielle et les couches des cellules à l'origine de projections axonales et ce, sur les différents niveaux encéphaliques étudiés.

Chapitre premier

Contexte théorique et expérimental

Il est actuellement admis que le champ visuel du chat soit représenté au niveau de plusieurs régions du cortex, ces dernières étant délimitées cytoarchitectoniquement. Ces zones sont principalement les aires 17, 18 et 19 localisées dans le gyrus latéral; l'aire suprasylvienne latérale (LSS) aussi appelée l'aire de Clare-Bishop, subdivisée en six parties et situées pour la plupart, tout comme les aires 5, 7, 20a et 21, dans le gyrus suprasylvien et finalement, l'aire visuelle ectosylvienne antérieure (AEV) logée dans le flanc ventral du sulcus ectosylvien antérieur (Guiloff et al., 1971; Palmer et al., 1978; Shoumura, 1972; Spear et Baumann, 1975).

Les études en potentiels évoqués de Guiloff et al. (1971) mettent en évidence une zone visuelle distincte dans le flanc ventral de AEV, reconnue jusqu'à tout récemment comme étant une région corticale essentiellement auditive ou polysensorielle. Cependant, Mucke et al. (1982) ainsi que Olson et Graybiel (1981) démontrent que la région visuelle de AEV est bien distincte et se situe approximativement aux deux tiers postérieurs du flanc ventral de ce sulcus. Au cours de l'élaboration de la présente recherche, Olson et Graybiel (1983), en employant une technique électrophysiologique, confirment ces résultats et ajoutent qu'

une partie du flanc dorsal est aussi impliquée dans le processus visuel (figure 1).

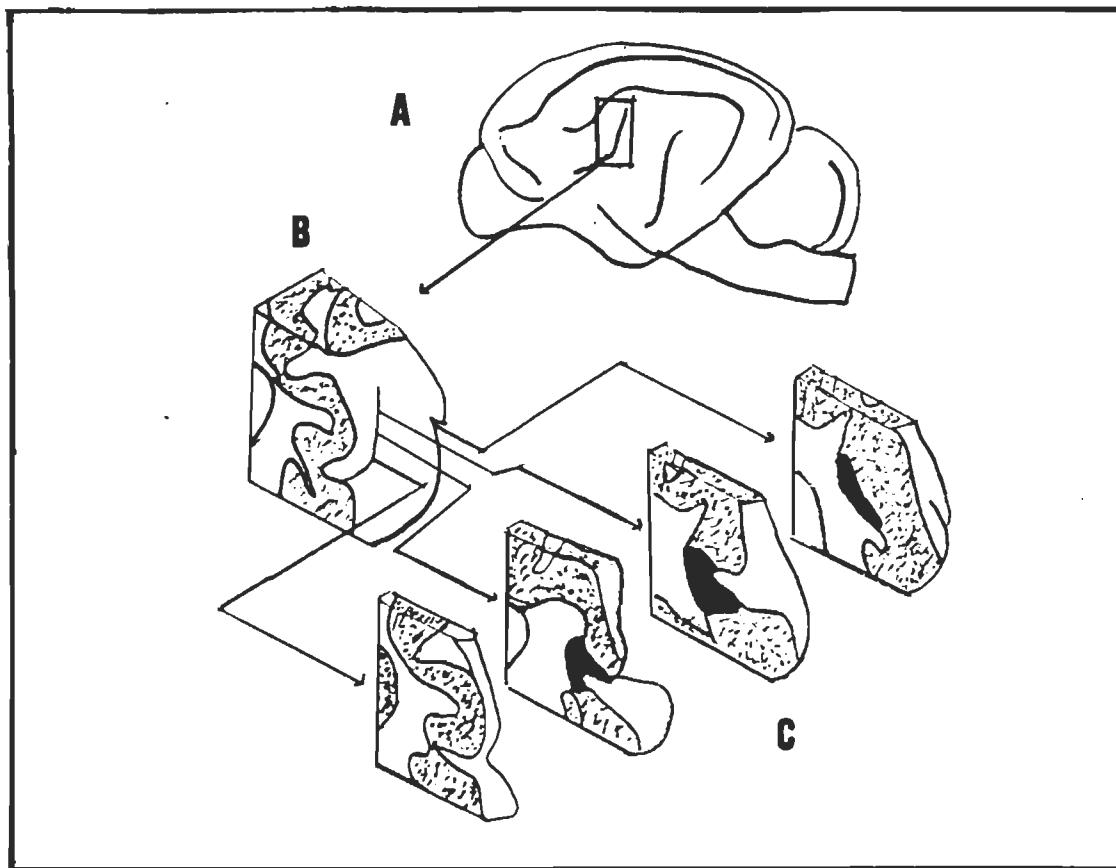


Fig. 1 - Dissection schématique démontrant la localisation de AEV. A: Vue latérale de l'hémisphère gauche (le cadre rectangulaire indique la partie caudale du sulcus ectosylvien antérieur). B: Partie du cortex comprise dans le cadre (la partie est tournée de sorte que la face latérale apparaît à la droite; les espaces pointillés indiquent la matière grise). C: Les coupes sont formées en sectionnant la partie du cortex sur le plan frontal à 1.3 mm de largeur (AEV est représentée par la surface foncée). (Tirée de Olson et Graybiel, 1983).

Par ailleurs, la représentation du champ visuel dans les

différentes régions corticales implique qu'elles soient inter-reliées entre elles dans un ou les deux hémisphères. On sait qu'il existe de nombreuses interconnexions entre ces dernières. La communication corticale inter-hémisphérique repose sur un mode de projections homotopique et hétérotopique qui sont impliquées dans des mécanismes de transfert.

A cet effet, l'étude comportementale de Berlucchi et al. (1978), de Elberger et Smith (1983) et de Ptito et al. (1981) mettent en évidence le rôle du corps calleux dans le processus de transfert inter-hémisphérique. Ainsi, chez le chat chiasmatomisé, une section de la commissure antérieure n'élimine pas le transfert de l'input visuel à l'autre hémisphère. Cependant une section supplémentaire du corps calleux provoque alors chez un tel sujet une incapacité totale à transférer, d'un hémisphère à l'autre, une tâche de discrimination apprise en vision monoculaire. Par ailleurs d'autres études ont démontré que les communications inter-hémisphériques sont maintenues en l'absence de l'une ou l'autre des aires visuelles 17, 18, 19 et LSS ou après une callosotomie (Berlucchi et al., 1978; Ptito et al., 1981). Dans le même sens, Jouandet (1982) observe un transfert inter-hémisphérique du traceur HRP (horseradish peroxydase) au niveau de AEV alors que seule la commissure antérieure des chats demeure intacte.

En ce qui concerne AEV, des études ont démontré qu'elle re-

çoit des informations des régions antérolatérale (ALLS) et postérolatérale (PLLS) de LSS (Guiloff et al., 1971). Plus récemment Squatrito et al. (1981b) utilisant la technique de radioautographie ainsi que Mucke et al. (1982) dans des études anatomiques et électrophysiologiques, découvrent également des projections suprasylviennes afférentes à AEV. La majorité des cellules efférentes de ces projections ont leur corps cellulaire situés dans la couche corticale III et plus faiblement dans la couche V de LSS. Une projection réciproque et efférente de AEV est observée dans les mêmes couches de PMLS et de PLLS.

De plus, la distribution différentielle des cellules marquées lors des investigations utilisant la radioautographie et le traceur HRP témoigne l'existence de projections réciproques et une certaine organisation topographique entre AEV et LSS du même hémisphère (Mucke et al., 1982; Olson et Graybiel, 1981).

Cette dernière, LSS, reçoit et envoie des informations visuelles principalement aux cortex strié (aire 17) et péristrié (aires 18 et 19) (Heath et Jones, 1971; Kawamura et Naito, 1981; Squatrito et al., 1981a; Tong et al., 1982). Des afférences proviendraient également de LSS controlatérale (Berlucchi, 1972; Henry et al., 1978; Hicks et Guides, 1983; Ptito et al., 1981; Shoumura, 1981; Tong et al., 1982). Il convient de souligner que la couche VI du cortex suprasylvien est afférente ipsilatéralement aux aires 17/18 alors que controlatéralement, il a été

démontré dans le cas de PMLS que les couches V et VI sont à l'origine de ces projections callosales (Segraves et Rosenquist, 1982; Shatz, 1977). Par ailleurs des expériences effectuées chez des chatons et des chats adultes révèlent que la binocularity des neurones de LSS demeure inchangée après une callosotomie (Elberger et Smith, 1983; Marzi et al., 1982) alors que cette propriété semble altérée au niveau des aires 17 et 18 (Payne et al., 1980).

Selon l'étude de Mucke et al. (1982), il n'existe aucune projection directe des cortex strié et péristrié à AEV, ce qui appuie les résultats de Squatrito et al. (1981b). Par ailleurs dans AEV on peut enregistrer une réponse après une stimulation électrique dans l'aire 17. Cependant, la latence des réponses neuronales s'avère plus longue par rapport à une stimulation dans LSS. Mucke et al. (1982) interprètent ces résultats par l'existence d'une connexion striato-ectosylvienne indirecte impliquant possiblement LSS et/ou le complexe LP du thalamus.

Les champs récepteurs de AEV se distinguent de ceux des aires 17, 18, 19 et LSS par leur grande dimension (Albus, 1975; Albus et Beckmann, 1980; Hubel et Wiesel, 1962, 1965). En effet même s'il existe de très grands champs récepteurs, particulièrement dans le cortex suprasylvien, ils n'atteignent pas la taille de ceux rencontrés dans AEV (Mucke et al., 1982; Olson et Graybiel, 1981).

Principales voies visuelles rétino-corticales

Les axones cellulaires ganglionnaires de la voie optique acheminent les informations visuelles de chaque œil à un certain nombre de structures au niveau diencéphalique et mésencéphalique :

- a) le noyau géniculé latéral dorsal (LGNd),
- b) le noyau intralaminaire (MIN),
- c) le pulvinar (structure située latéralement au complexe LP,
- d) les subdivisions latérale (LPl), médiane (LPM) et intermédiaire (LPI) du complexe LP,
- e) le préTECTUM,
- f) le colliculus supérieur (CS).

La totalité des efférences thalamiques se répartit dans le cortex visuel ipsilatéral (Burrow et Haybow, 1971; Wilson et Cragg, 1967). Les couches A et Al du LGNd se projettent aux aires 17 et 18 (Garey et Powell, 1967; Hollander et Vanegas, 1977; Kennedy et Baleydier, 1977; Levay et Gilbert, 1976; Maciewiez, 1975). Les efférences géniculées des couches C et C1-C3 présentent des arborisations au niveau des aires 17, 18 et 19 ainsi qu'au niveau de FMLS (Leventhal *et al.*, 1980; Niimi et Sprague, 1970; Niimi *et al.*, 1981b; Tong *et al.*, 1982).

Le MIN du LGNd se projette sur les cortex strié et péristrié (Hughes, 1980; Norita et Creutzfeldt, 1982) ainsi que faiblement

sur PMLS et AMLS (Geisert, 1980; Kennedy et Baleydier, 1977; Marcotte et Updyke, 1981; Tong et al., 1982; Wilson, 1982).

La partie latérale du préTECTUM reçoit une projection rétinienne directe (Berman et Jones, 1977; Kawamura et al., 1979) et une afférence cérébelleuse (Itoh et Mizuma, 1979). Cette zone envoie des fibres denses au pulvinar (Berman, 1977; Berson et Graybiel, 1978; Graybiel et Berson, 1980; Itoh, 1977). Ce dernier décrit par Updyke (1977, 1983) comme étant la structure située latéralement par rapport au complexe LP, est équivalent au noyau du même nom décrit par Rioch (1929). Cette région thalamique appelée pulvinar latéral par Niimi et Kuwahara (1973), exhibe divers modèles d'interconnexions avec les aires corticales. Ainsi, le pulvinar reçoit des projections des régions 19, AMLS, PMLS, 20a, 20b, 21a, 21b, 7 (Kawamura et al., 1974; Robertson et Cunningham, 1981; Updyke, 1977, 1981a, b, 1983) et émet des efférences sur les zones précédentes en plus du gyrus cingulé antérieur, de l'aire visuelle spléniale (Marcotte et Updyke, 1981; Raczkowski, 1979; Symonds et al., 1981) et de l'aire 5 (Symonds et al., 1981).

Le thalamus visuel du chat a d'abord été subdivisé en noyaux et en zones selon des bases cytoarchitecturales (Rioch, 1929; Niimi et Kuwahara, 1973). Cependant, même s'il existe de très claires subdivisions entre les groupes de cellules visuelles extragéniculées du thalamus, on ne retient que peu d'informations sur les propriétés fonctionnelles de ces subdivisions.

mation au sujet de leur rôle respectif dans le traitement de l'information visuelle. Une autre approche de division du thalamus visuel est proposée par Graybiel (1972a, b) et Updyke (1977, 1983). Ils démontrent, qu'outre le pulvinar, trois régions thalamiques peuvent être différenciées en se basant sur les efférences soit du cortex visuel, du colliculus ou du préTECTUM.

Médiamente au pulvinar, Updyke (1977, 1983) détermine une subdivision qui constitue la partie latérale du complexe LP (LPl). Cette zone inclut le noyau postérieur de Rioch (1929) recevant des fibres du colliculus supérieur (Graham, 1977; Berson et Graybiel, 1978) et le pulvinar inférieur de Niimi et Kuwahara (1973). LPl reçoit des afférences corticales des cortex strié, péristrié et extrastrié (Kawamura et al., 1974; Symonds et al. 1981; Updyke, 1977, 1983). Plus spécifiquement, Graybiel et Berson (1980) mettent en évidence un noyau dans la partie rostrale de la subdivision LPl décrite par Updyke (1977). Ce noyau appelé lateralis intermedius (LI) par Rioch (1929) reçoit des projections du préTECTUM et de l'aire 7 alors que la partie caudale de LPl projette principalement sur les aires 17, 18, 19, AMLS, PMLS, 20a et 21a (Geisert, 1980; Hughes, 1980; Levay et Gilbert, 1976; Martotte et Updyke, 1981; Niimi et al., 1981b; Raczkowski et Rosenquist, 1980).

La subdivision intermédiaire du complexe LP (LPi) est située médiamente à LPl (Updyke, 1977). Celle-ci inclut la ma-

jeure portion de la partie latérale du noyau de Rioch (1929), une grande part du pulvinar médian proposé par Niimi et Kawahara (1973) et est possiblement similaire à la zone que Berson et Graybiel (1978) ainsi que Graybiel et Berson (1980) nomment partie médiane du complexe LP (LPm). La subdivision LPi reçoit des afférences des différentes couches du colliculus supérieur (Caldwell et Mize, 1981; Kawamura et al., 1974; Roda et Reinoso-Suarez, 1983). Les projections tectales sur LPi sont considérées comme un relais principal de la voie rétinienne ascendante extra-géniculée. Cette zone reçoit également des projections corticales efférentes des aires ALLS, PLLS, de la région dorso-latérale (DLS) du sulcus suprasylvien latéral, 20b, 21b (Updyke 1977, 1981a, 1982b) et de AEV (Mucke et al., 1982; Olson et Graybiel, 1981; Updyke, 1983). Inversement, LPi se projette sur ces mêmes régions visuelles corticales de ISS (Hughes, 1980; Marcotte et Updyke, 1981; Raczkowski, 1979; Updyke, 1982b) et sur AEV (Mucke et al., 1982; Olson et Graybiel, 1981, 1983). Ainsi, LPi représente un point de convergence des informations en provenance du colliculus supérieur et des aires visuelles extra-striées.

Des études récentes démontrent que la subdivision LPm du complexe LP telle que définie par Updyke (1977) est interconnectée avec le cortex visuel (Mucke et al., 1982; Olson et Graybiel, 1981; Updyke, 1983). Cette région thalamique étudiée depuis peu

envoie de nombreux axones sur AEV et en reçoit également de cette même zone corticale. L'existence de relations cortico-thalamiques et thalamo-corticales de LPM avec AEV suggère que LPM est aussi impliquée dans le processus de traitement de l'information visuelle. Par ailleurs, la subdivision LPM envoie aussi des fibres sur les cortex insulaire et préfrontal (Berson et Graybiel, 1978; Markowitsch et al., 1978; Moran et al., 1981). Des recherches ont démontré des connexions réciproques entre ces régions corticales et AEV (McNair et Avendano, 1980; Cavado et Reinoso-Suarez, 1981a, b). Les travaux de Kievit et Kuypers (1977) effectués chez le singe mettent en évidence une organisation anatomique similaire. Ces connexions de LPM avec les cortex insulaire et temporal du chat (Cranford et al., 1976; Berson et Graybiel, 1978; Graybiel et Berson, 1980) apparaissent comparables à celles du pulvinar médian (PM) du singe avec les aires 20, 21, 22 du lobe temporal et 8a, 11, 12, 45, 46 du lobe frontal (Trojanowski et Jacobson, 1976). Le parallèle entre les systèmes LPM du félin et PM du primate appuie les arguments de Niimi et Kuwahara (1973) et ceux de Updyke (1981a) à savoir la prise en considération de la zone LPM comme partie intégrante du complexe LP du chat.

L'étude de Mucke et al. (1982) localise anatomiquement deux zones thalamiques spécifiques à l'origine des projections sur AEV. La première est située principalement à la limite latéra-

le de la subdivision LPi et s'étend tout près du noyau postérieur de Rioch (NP) occupant la partie inférieure de IPL. Quantitativement plus importante, la deuxième zone se retrouve surtout médalement dans la subdivision IPi et traverse légèrement la limite LPi-LPm.

Par ailleurs, Updyke (1983) considère que AEV reçoit beaucoup plus de projections de la subdivision LPm que de LPi. Partiellement en accord avec cet énoncé, Roda et Reinoso-Suarez (1983) restreignent davantage cette source d'efférences thalamiques à la subdivision médiane représentée par LPm. Subséquemment, il a été démontré que cette zone s'étend ventralement et latéralement jusqu'au noyau supragéniculé (SG) (Berson et Graybiel, 1978; Cranford et al., 1976; Graybiel et Berson, 1980; Roda et Reinoso-Suarez, 1983; Updyke, 1983).

Sur le plan électrophysiologique, les neurones de AEV se caractérisent par leur grande sensibilité aux petits stimuli ronds plutôt qu'aux longues barres lumineuses (Mucke et al., 1982). Les neurones s'avèrent également très sensibles au mouvement et à la direction du mouvement. En effet la majorité d'entre eux répondent à une large gamme de directions, toutefois une seule est clairement préférée. Cette dernière caractéristique est aussi observée au niveau du colliculus supérieur (Sprague et al., 1973), du complexe thalamique LP (Godfraind et al., 1972) ainsi qu'à un degré moindre de LSS (Spear et Baumann, 1975;

Camarda et Rizzolatti, 1976).

Les études anatomiques pré-citées ont démontré, par l'emploi de la technique HRP, l'importance des subdivisions thalamiques dans l'acheminement de l'information visuelle vers le cortex. L'une d'entre elles, celle de Symonds et al. (1981), rapporte qu'une même région thalamique envoie des axones à plusieurs régions du cortex visuel. En revanche, une aire visuelle peut recevoir des projections axonales de plusieurs régions thalamiques. Cependant, cette dernière étude ne tient pas compte de la subdivision LP_m du complexe thalamique LP , celle-ci étant présumée alors comme non-visuelle.

A la lumière des différentes données obtenues jusqu'ici, certaines questions restent à être élucidées.

- 1) Au niveau cortical, AEV possède-t-elle des connexions anatomiques intra-hémisphériques autres que celles mises en évidence avec LSS (Guiloff et al., 1971; Mucke et al., 1982; Squatrito et al., 1981b)?
- 2) Existe-t-il des relations entre AEV et d'autres aires visuelles corticales controlatérales comme c'est le cas pour LSS (Berlucchi, 1972; Henry et al., 1978; Hicks et Guides, 1983; Ptito et al., 1981; Tong et al., 1982)?
- 3) Au niveau diencéphalique, le thalamus est-il à l'origine d'afférences corticales autres que celles récemment mises en évidence dans AEV (Mucke et al., 1982; Roda et Reinoso-Suarez,

1983)?

Pour répondre à ces questions de recherche et mettre en évidence d'éventuelles voies de communications axonales, nous utilisons dans la présente étude la technique de multiple marquage rétrograde en fluorescence. Aucune expérience employant cette méthode de tracage neuronal n'a été effectuée jusqu'à maintenant en vue d'investiguer les projections thalamiques afférentes à AEV ainsi que son organisation intra- et inter-hémisphériques. Cette technique présente comme avantages un haut niveau de résolution, une distribution différentielle plus détaillée et rend possible la mise en évidence de systèmes axonaux collatéralisés (Bentivoglio et al., 1980; Kuypers et al., 1977; Van der Kooy et al., 1978).

L'étude des afférences et des efférences de AEV se fera donc en tenant compte des étapes suivantes. Dans un premier temps, cette étude se propose d'examiner l'organisation anatomique intra-hémisphérique entre AEV et les aires visuelles 17/18, 19 et LSS. Dans un deuxième temps, elle porte sur l'organisation des connexions inter-hémisphériques de AEV avec ces mêmes aires visuelles situées controlatéralement. Dans un troisième temps, cette étude a comme objectif de déterminer la répartition des efférences du complexe thalamique LP se terminant dans AEV ainsi que dans les aires visuelles 17/18, 19 et LSS. Enfin, dans un quatrième temps, cette étude désire apporter des infor-

mations concernant la densité des efférences axonales, les types cellulaires et leur localisation topographique tant dans le complexe thalamique LP que dans les couches corticales.

Chapitre II
Description de l'expérience

Sujets

L'expérience utilise dix chats adultes (*felis catus*) des deux sexes, pesant entre trois et cinq kilogrammes. Ces animaux n'ont servi à aucune expérimentation ni à aucune chirurgie auparavant. Les sujets ont pour seul contact une technicienne préposée aux soins des animaux. Ils sont placés dans des cages individuelles et reçoivent eau et nourriture, ad libitum. Pendant la période post-opératoire, ils séjournent de trois à cinq jours dans une chambre d'isolation. Cette précaution permet d'éviter le plus possible les risques d'infection susceptible d'atteindre l'animal dont le système immunitaire est affaibli momentanément.

Techniques opératoires

Vingt-quatre heures avant la chirurgie, l'animal est privé de sa ration quotidienne de nourriture. Cette mesure préventive a pour but d'éviter l'apparition de nausées et de vomissements qui pourraient obstruer les voies respiratoires lors de l'opération. Les chirurgies s'effectuent dans des conditions d'asepsie partielle.

La première étape chirurgicale commence par la détermina-

tion du poids exact de l'animal afin de doser avec précision les différents médicaments qui lui seront administrés. Le chat reçoit une injection d'atropine 1% (Atro-sol, 0,2 mg/kg) par voie intra-musculaire (i.m.) dans le but d'éviter les excès de sécrétions salivaires et bronchiques. Ensuite l'animal est profondément anesthésié par une injection i.m. de chlorhydrate de kétamine (Ketaset, 10 mg/kg) et de xylazine (Rompum, 0,1 mg/kg). Préalablement rasée et nettoyée, la tête du chat est placée en contention dans un appareil stéréotaxique de type Horsley-Clarke. L'immobilisation totale de la tête survient lorsque les barres d'oreilles, d'yeux et d'incisives sont mises en place.

La deuxième étape chirurgicale débute par l'incision de la peau sur le plan médian puis les muscles rattachés au dessus du crâne sont largement rétractés latéralement. Après avoir été ainsi dégagée, la boîte crânienne est trépanée à l'aide de trépans et de rongeurs. La méninge supérieure (dure-mère) est incisée et repliée de chaque côté près du plan sagittal latéral. L'animal reçoit alors stéréotaxiquement 0,2 à 0,4 ul de substances fluorescentes au moyen d'une seringue Hamilton de 1,0 ul à raison de 0,1 ul/min. Cette dernière demeure en place environ cinq minutes après quoi elle est légèrement remontée. Une infime quantité du traceur injecté est retirée dans le but de réduire la pression intra-corticale. Toute fuite de substance fluorescente vers la surface du cortex est rapidement épongée afin

d'éviter les risques de contamination vers les régions environnantes. Les traceurs fluorescents sont dissous dans de l'eau distillée: Fast Blue (5% P/V), Nuclear Yellow (3%) et finalement, Evans Blue (10% de solution contenant 1% de poly-L-ornithine). Les injections dans les aires visuelles 17, 17/18, 18, 17/18/19, ISS et AEV sont effectuées, selon le cas, dans l'un ou les deux hémisphères (i.e. les trois traceurs ipsilatéraux, ou encore, un ipsilatéral et deux controlatéraux). La localisation des sites d'injections corticaux est faite selon les cartes de Mucke et al. (1982), de Palmer et al. (1978) et de Tusa et al. (1981). Les injections sont pratiquées à des profondeurs allant de 1,5 à 4,5 mm à partir de la surface du cortex.

La troisième étape chirurgicale inclut la remise en place de la méninge supérieure et de la partie osseuse découpée ainsi que la suturation du plan cutané du sujet. L'animal est ensuite retiré de l'appareil stéréotaxique. Il subit un traitement post-opératoire d'antibiotiques (15-20 000 u.i./kg de pénicilline-streptomycine) renouvelé au besoin.

La quatrième et dernière étape consiste à sacrifier l'animal après une période post-opératoire variant entre trois et cinq jours; c'est-à-dire la durée de temps optimale permettant aux traceurs d'être transportés de façon rétrograde par les neurones. Le chat est alors profondément anesthésié avec les mêmes produits que lors de la chirurgie (Ketaset et Rompum). Une

perfusion intracardiaque est pratiquée d'abord avec une solution saline suivie d'une solution de fixateur composée de 10% de formol. L'encéphale est ensuite prélevé de la boîte crânienne et déposé dans une solution contenant 30% de sucre et 10% de formol pour une période d'environ 24 h. Le cerveau est coupé à une température se situant autour de -12°C et à une épaisseur de 40 um dans le plan frontal à l'aide d'un microtome à congélation (American optical, modèle 855).

Etant donné le nombre considérable de coupes obtenues dans un cerveau, seulement celles alternées (chaque troisième ou cinquième) sont gardées. Elles sont immédiatement montées sur des lames pré-gélatinées (no: 12-550B). Cette précaution favorise la fixation des coupes sur les lames. Il s'agit de passer préalablement les lames utilisées dans une solution formée de 500 ml d'eau distillée chauffée à 40°C dans laquelle on dissout 10 g de gélatine et 0,5 g d'Alun Chrome le tout suivit d'une période de séchage de 24 h.

Une première déshydratation est obtenue pour l'ensemble des coupes en les laissant à l'air ambiant pendant une journée. Une deuxième déshydratation consiste à passer successivement 50% des lames et coupes (une sur deux) pendant environ 20 s dans des solutions d'alcool à 70%, à 100% et dans du xylène pur. Finalement les lames, préalablement munies de résine synthétique, sont aussitôt recouvertes d'une lamelle (no: 12-545H) afin de

les sceller. Ce procédé a l'avantage de conserver plus long-temps à sa qualité originale le marquage fluorescent et surtout, il rend l'observation microscopique plus détaillée et plus précise.

Les coupes alternées sont colorées principalement selon deux techniques. La coloration au Violet de Crésyl est utilisée lorsqu'il s'agit d'identifier les couches cellulaires d'une coupe corticale. Cette préparation se compose des produits suivants :

- 1 l d'eau distillée, 1 g de Violet de Crésyl, - 3 g d'acide acétique glacial, - 0,205 g d'acétate de sodium. La solution colorante est filtrée avant d'être employée. Les coupes sont déposées pendant 20 min dans ce composé, puis passées successivement dans des bains d'alcool à 50%, à 70%, à 95% et à 100%. Ce dernier bain dans l'alcool pur vise à enlever le surplus de colorant sur les coupes. Le processus de coloration est ralenti puis arrêté après l'immersion des coupes dans deux bains consécutifs de xylène durant une période d'une à deux minutes chacun. Finalement les lames sont scellées selon le procédé décrit antérieurement.

La deuxième technique de coloration utilisée dans cette étude est celle de Kluver et Barrera. La solution colorante est la même que celle décrite pour la technique précédente sauf que les temps d'immersion ainsi que l'ordre des bains diffèrent quel-

que peu. Voici les étapes de coloration des coupes.

- bain d'alcool à 95% pendant une semaine,
- bain d'alcool à 70% pendant 10 à 15 min,
- bain de colorant durant 12 h,
- bain d'alcool à 95% pendant 1 h,
- bain de rincage contenant 900 ml d'eau distillée et 100 ml de carbonate de lithium durant 1 à 2 min,
- deux bains d'alcool à 70% durant 1 à 2 min,
- bain d'eau distillée pendant 1 h,
- bain composé de 900 ml d'eau distillée et 100 ml de carbonate de lithium durant 1 à 2 h,
- deux bains d'alcool à 70% jusqu'à l'obtention d'un contraste entre les fibres blanches et grises,
- bain d'eau distillée pendant 1 h,
- bain de colorant durant 15 min.

La dernière étape de cette technique consiste à plonger successivement les coupes, durant quelques secondes, dans chacune des solutions suivantes:

- eau distillée et 5 gouttes d'acide acétique,
- alcool à 70% et 5 gouttes d'acide acétique,
- alcool à 95% et 3 gouttes d'acide acétique,
- bain d'alcool pur et 3 gouttes d'acide acétique,
- 2 bains consécutifs de xylène pendant 1 à 2 min,
- les lames sont scellées (procédé démontré antérieurement).

Méthodes d'observations

Le marquage neuronal s'observe en utilisant un microscope à fluorescence de type Leitz Floemopack Dialux 20 équipé de filtres de 360 nm (système A) et de 390 nm (système D) permettant de visualiser les marquages Fast Blue (FB) et Nuclear Yellow (NY) et d'un filtre de 550 nm (système N2) pour le marquage Evans Blue (EB).

Dans le cas d'observation avec les systèmes A et D, les cellules Fast Blue démontrent un corps cellulaire et des dendrites bleu fluorescent, souvent associés à de nombreuses granulations jaunes lumineuses dans le cytoplasme alors que le noyau apparaît peu marqué. Avec ces mêmes systèmes les cellules Nuclear Yellow présentent un marquage nucléaire brillant de couleur jaune-argent et dans la majorité des cas, une faible fluorescence cytoplasmique. Les cellules Evans Blue, observées avec le système N2, montrent une fluorescence rouge homogène et brillante dans l'ensemble du soma.

Certaines cellules exhibent une combinaison du marquage fournit par deux traceurs à la fois. Ce double marquage présente donc des caractéristiques propres à chacun des traceurs injectés. Au point de vue technique, une cellule doublement marquée avec les traceurs Fast Blue et Nuclear Yellow s'observe uniquement avec les systèmes A et D. Cette cellule présente un

corps cellulaire et des dendrites de couleur bleu fluorescent alors que le noyau est de couleur jaune-argent. En revanche, une cellule doublement marquée avec les traceurs Evans Blue et Nuclear Yellow s'observe en alternant le filtre N2 avec les filtres A et D ce qui permet de révéler les deux traceurs qui émettent à des longueurs d'ondes différentes. Sur micro-photographie obtenue en double exposition (procédé expliqué ultérieurement) cette cellule présente un cytoplasme rouge avec un marquage nucléaire brillant de couleur jaune-argent. Une cellule doublement marquée avec les traceurs Evans Blue et Fast Blue s'observe aussi en alternant les filtres N2 et A ou D. Une microphotographie en double exposition de cette cellule montre un marquage rouge clair du cytoplasme alors que le noyau apparaît bleu clair.

Cette méthode de marquage multiple mise au point par Kuypers et al. (1977) et reprise par quelques chercheurs dont Bentivoglio et al. (1980), Kuypers et al. (1980), Miceli et al. (1983, 1984) et Van der Kooy et al. (1973) est employée dans la présente expérience.

L'analyse du marquage s'effectue en trois étapes. La première étape consiste en l'observation du marquage cellulaire. Deux méthodes sont utilisées à cette étape. La première s'effectue de façon traditionnelle par visionnement microscopique. La deuxième méthode est d'observer l'image du champ microscopi-

que retransmis sur un moniteur vidéo de marque Panasonic (modèle ZVM-121) par l'entremise d'une caméra de Panasonic (modèle WV-1850) sensible à un faible niveau d'éclairage adaptée au microscope et relié à un micro-ordinateur (Apple II+). Ce système présente un niveau de résolution élevé quant à la clarté et la précision des marquages d'une coupe.

La deuxième étape consiste à faire une cartographie du marquage cellulaire pour une région donnée. Pour ce faire, l'image d'une coupe est agrandie grâce à un projecteur (modèle Mascot). Une feuille transparente est employée directement sur l'écran du projecteur pour reproduire les détails anatomiques d'une partie de la coupe. Le marquage observé à l'aide du microscope, est placé manuellement sur l'image agrandie de la coupe. Sur le graphique, un symbole différent identifie les cellules marquées par l'un ou l'autre des trois traceurs.

La troisième étape est celle de la prise de micro-photographies de structures et de leurs marquages à partir d'une coupe visualisée au microscope. Un appareil micro-photographique (modèle Leitz Wild, MPS-51) fixé dans l'oculaire du microscope est relié à un posemètre (modèle Leitz Wild, MPS-45). Ce dernier règle automatiquement l'ouverture du diaphragme et le temps d'exposition en fonction de la luminance du champ microscopique. Lors de la prise de photographie d'une cellule doublement marquée, une exposition séquentielle en employant deux des filtres

(N2 et A ou D) est nécessaire. Le changement de filtre se fait manuellement après que la première moitié du temps d'exposition soit écoulée.

Localisation des sites d'injections

La localisation des injections pour les différents cas expérimentaux est présentée au tableau 1. Les injections sont effectuées selon plusieurs combinaisons. Les chats 3, 4, 5, 8 et 10 reçoivent séparément les trois traceurs dans trois aires visuelles distinctes du même hémisphère.

Les chats 2 et 7 reçoivent des injections dans les mêmes aires visuelles pour chacun des hémisphères mais avec des traceurs différents bilatéralement. Tandis que les chats 1, 6 et 9 subissent des injections dans chacun des hémisphères mais dans des aires visuelles différentes. La figure 2 montre un exemple de combinaisons d'injections. Ces procédés offrent la possibilité de connaître non seulement les afférences ipsilatérales aux sites d'injections mais aussi les afférences bilatérales sur ces mêmes sites. De plus, les cellules doublement marquées par des traceurs dans des hémisphères différents révèlent l'existence de projections bilatérales collatéralisées. La superposition de traceurs dans un site donné, suite aux injections dans les aires visuelles, fournit des renseignements sur la distribution différentielle des afférences neuronales.

Tableau 1
Localisations des sites d'injections¹

Chat no /	<u>Hémisphère gauche</u>					<u>Hémisphère droit</u>					
	17	18	19	PMIS	PLIS	AEV	17	18	19	PMIS	PLIS
1			X-0				*	*			
2	0	0	0				*	*	*		
3	0	X		*							
4	0	*		X							
5	X	*		0							
6			0		X					*	*
7	*	*					0	0			
8			*	X		0					
9			*	*	0	X					
10	*	*	X		0						

¹Les symboles 0, X et * représentent respectivement les tra-ceurs Nuclear Yellow, Fast Blue et Evans Blue.

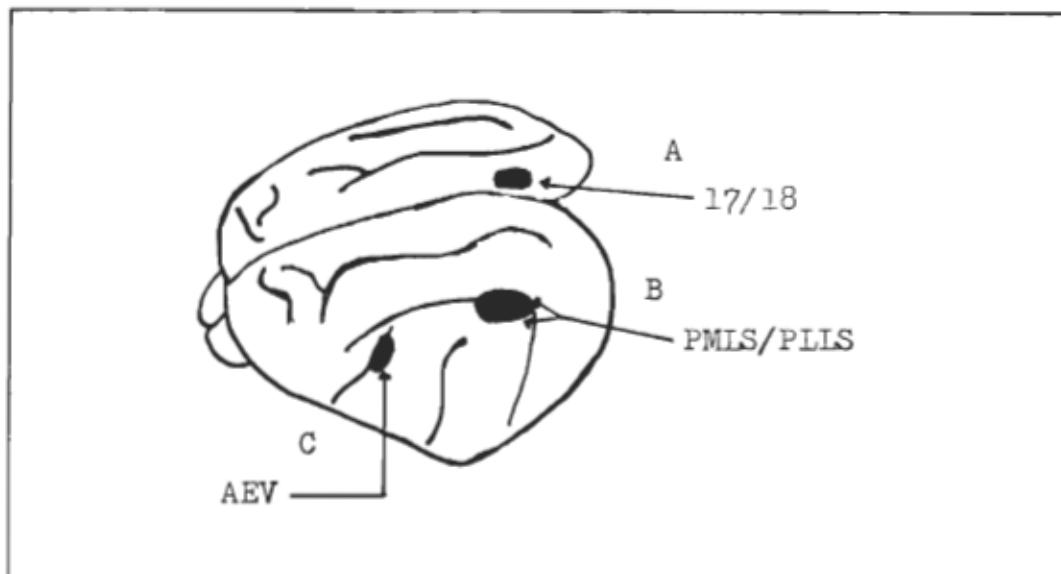


Fig. 2 - Vue latérale supérieure des hémisphères. A: Localisation des injections dans la zone 17/18 de l' hémisphère droit. B: Localisation des injections dans PMLS et PLLS. C: Localisation des injections dans la partie caudale du sulcus ectosylvien antérieur. L'étendue des traceurs est représentée par les surfaces foncées.

Chapitre III
Analyse et présentation des résultats

Méthodes d'analyse

L'analyse des résultats se fait en trois parties. La première tient compte de l'organisation des voies visuelles afférentes et efférentes de AEV identifiées au niveau cortical intra- et inter-hémisphérique. La deuxième partie de l'analyse porte sur les projections thalamiques extragéniculées (complexe thalamique LP) afférentes aux différentes régions corticales et plus particulièrement à AEV. La présente étude utilise les subdivisions des régions internes du complexe thalamique LP selon la nomenclature de Updyke (1977, 1979, 1981a, b, 1983) (voir chapitre I). Cette même nomenclature a également été employée par des auteurs dans des études anatomiques et électrophysiologiques (Marcotte et Updyke, 1981; Symonds et al., 1981). Enfin, la troisième partie concerne la distribution laminaire et la morphologie cellulaire des neurones à l'origine des projections associées à AEV.

Résultats

Organisation cortico-corticale de l'aire visuelle ectosylvienne antérieure

A. Projections corticales afférentes à AEV

Les données du tableau 2 montrent les résultats obtenus pour l'ensemble des quatre cas d'injections de traceurs dans le flanc ventral de AEV (figure 3). Dans l'hémisphère du même



Fig. 3 - Reproduction d'une micro-photographie montrant l'étendue du traceur NY dans le flanc ventral de AEV (40X).

côté que le site d'injection, la présence du traceur fluorescent s'observe dans la région de LSS. Le marquage de grande densité se situe surtout sur les subdivisions postéromédiane (PMLS) et postérolatérale (PLLS) du sulcus suprasylvien (figure 4). Nous localisons un plus faible marquage cellulaire également sur les deux parois du sulcus situé plus rostralement, soit dans les subdivisions antéromédiane (AMLS) et antérolaté-

Tableau 2
Localisation et densité du marquage
rétrograde cellulaire cortical

Zones marquées / Sites d'injections					
	AEV ¹	17 ²	17/18 ³	17/18/19 ⁴	LSS ⁵
LSS ipsil.	***	***	***	***	0
LSS control.	**	***	***	***	***
AEV ipsil.	0	*	*	*	***
AEV control.	***	*	*	*	**
17/18 ipsil.	---	0	0	0	*
17/18 control.	---	?	?	?	*
17/18/19 ipsil.	---	0	0	0	*
17/18/19 control.	---	?	?	?	*

Légende *** : Marquage de forte densité
 ** : Marquage de moyenne densité
 * : Marquage de faible densité
 --- : Aucun marquage observé
 ? : Non examiné
 0 : Site d'injection
 1 : Chats 6, 8, 9, 10
 2 : Chats 3, 4, 5, 9
 3 : Chats 1, 7 (bilatéralement), 10
 4 : Chat 2 (bilatéralement)
 5 : Chats 1, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10



Fig. 4 - Reproduction d'une micro-photographie prise dans PLIS et indiquant la répartition des cellules marquées par le traceur NY injecté dans AEV (148X).

rale (ALLS). Un marquage similaire à ce dernier se distribue sur les subdivisions dorsolatérale (DLS) et ventrolatérale (VLS), les composantes les plus postérieures de LSS.

Du côté hémisphérique opposé au site d'injection dans AEV, nous constatons également un marquage dans les mêmes régions prasylviennes latérales que celles décrites précédemment. La densité du marquage cellulaire est cependant moins élevée (figure 5). Indépendamment de l'hémisphère recevant le traceur, les concentrations de cellules imprégnées de substances fluorescen-



Fig. 5 - Reproduction d'une micro-photographie prise dans PLLS, soit du côté hémisphérique opposé au site d'injection du traceur NY dans AEV (370X).

tes demeurent plus élevées et le marquage plus étendu sur la paroi latérale par rapport à la paroi médiane du sulcus suprasylvien latéral.

Aucun marquage cellulaire rétrograde n'a été observé ipsilateral ou controlatéralement dans les cortex strié (aire 17) et péristrié (aires 18 et 19).

Un marquage rétrograde de forte densité provenant de AEV d'un hémisphère se retrouve approximativement situé dans la même position du sulcus AEV controlatéralement (figure 6). Cette

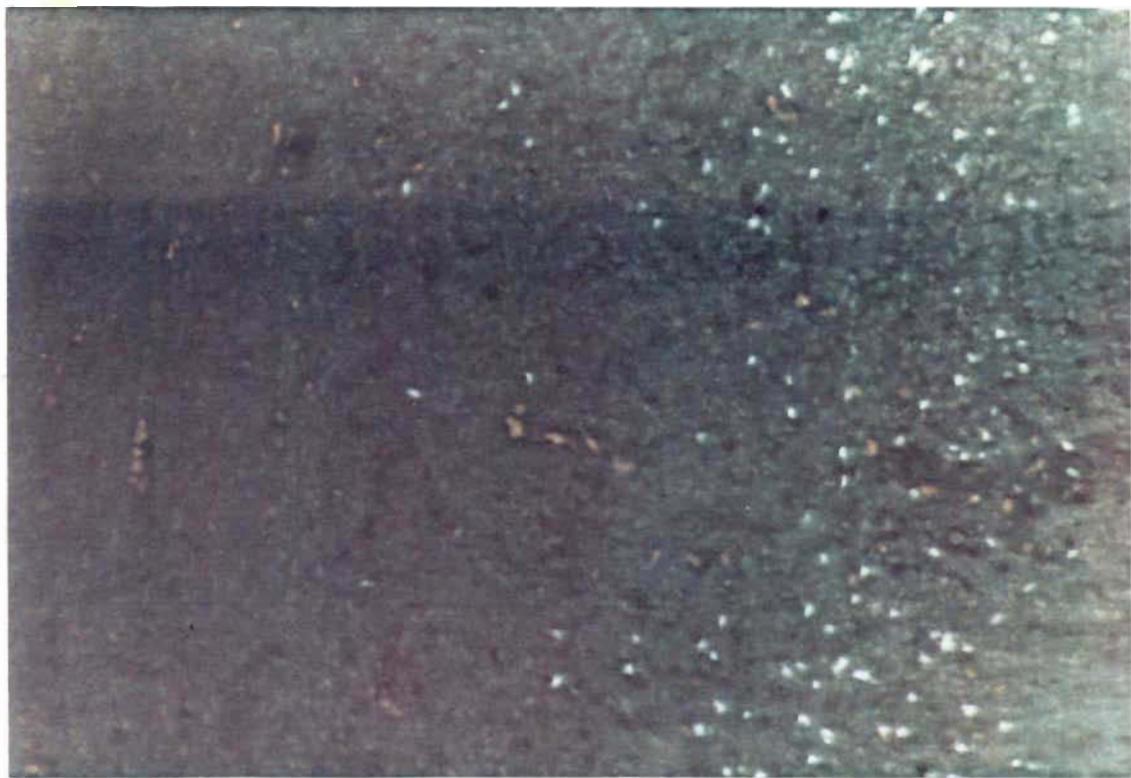


Fig. 6 - Reproduction d'une micro-photographie montrant la répartition du marquage cellulaire dans le flanc ventral de AEV suite à l'injection du traceur NY dans la même zone de l'autre hémisphère (148X).

interrelation entre les deux mêmes régions corticales d'hémisphères différents semble être organisée de façon homotopique.

Ces derniers résultats indiquent que les afférences corticales sur AEV proviennent bilatéralement du sulcus suprasylvien latéral (PMLS et PLLS surtout) et homotopiquement de AEV contralatérale.

B. Projections corticales efférentes de AEV et LSS sur d'autres aires visuelles corticales



Fig. 7 - Reproduction d'une micro-photographie prise dans le flanc ventral de AEV suite à une injection de traceur NY à la limite des aires 17/18 (590X).

Suivant l'injection de différentes combinaisons de traceurs dans le cortex strié (aire 17) et dans la région bordant les aires 17 et 18, des résultats semblables ont été obtenus (tableau 2). Dans les deux situations, nous constatons un marquage cellulaire de faible densité dans AEV du côté ipsilatéral, celui-ci se distribuant dans le fundus ainsi que le long du flanc ventral (figure 7). Du côté controlatéral, la densité des cellules contenant le traceur s'avère également faible et ces dernières sont localisées essentiellement dans le flanc ventral de AEV.

Par ailleurs, un fort marquage est présent bilatéralement dans LSS avec prédominance du même côté de l'injection. Tout comme nous l'avons constaté suite aux cas d'injections dans AEV (figure 4), le marquage se situe principalement sur les subdivisions médianes (PMLS et PLLS) et plus faiblement sur les composantes rostrales (AMLS et ALLS) et caudales (DLS et VLS) du LSS.

Dans un des cas expérimentaux (chat 2), le site d'injection occupe à la fois le cortex strié (aire 17) et le cortex péristrié (18 et 19) bilatéralement. Les résultats obtenus ne démontrent aucune différence significative par rapport aux cas d'injections, soit uniquement au niveau de l'aire 17, soit dans la zone plus latérale atteignant à la fois les aires 18 et 19.

Les données du tableau 2 montrent également l'emplacement des cellules marquées par transport rétrograde suite aux différentes combinaisons d'injections de traceurs dans les subdivisions PMLS et PLLS (figures 8A et 8B). Nous observons un marquage bilatéral dans AEV. Il apparaît de forte densité ipsilatéralement au site d'injection (figure 9) alors que le marquage du côté opposé est moyen. Ce marquage couvre la majeure partie du flanc ventral, le fundus et atteint très faiblement le flanc dorsal de AEV.

Le marquage également observé dans LSS controlatérale occu-

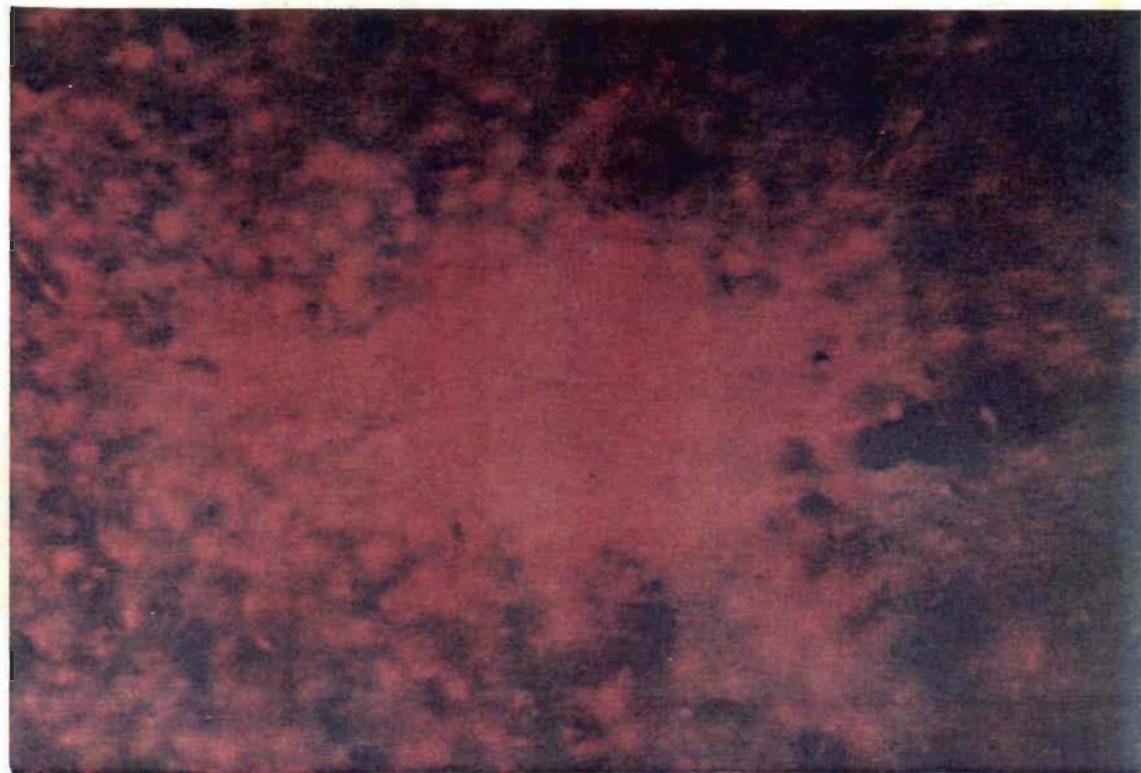


Fig. 8A - Reproduction d'une micro-photographie montrant l'étendue du traceur EB dans PMLS (60X).

pe approximativement les mêmes zones que celles faisant partie du site d'injection. Les résultats obtenus suggèrent une inter-relation homotopique et bidirectionnelle dans les projections inter-hémisphériques entre les deux régions LSS. Notons finalement qu'un marquage de faible densité est localisé bilatéralement dans le cortex strié et péristrié pour chacun des huit cas d'injections dans le sulcus LSS.

En résumé, les résultats obtenus démontrent donc que les différences corticales bilatérales de AEV se rendent aux cortex strié et/ou péristrié tout comme les projections bilatérales

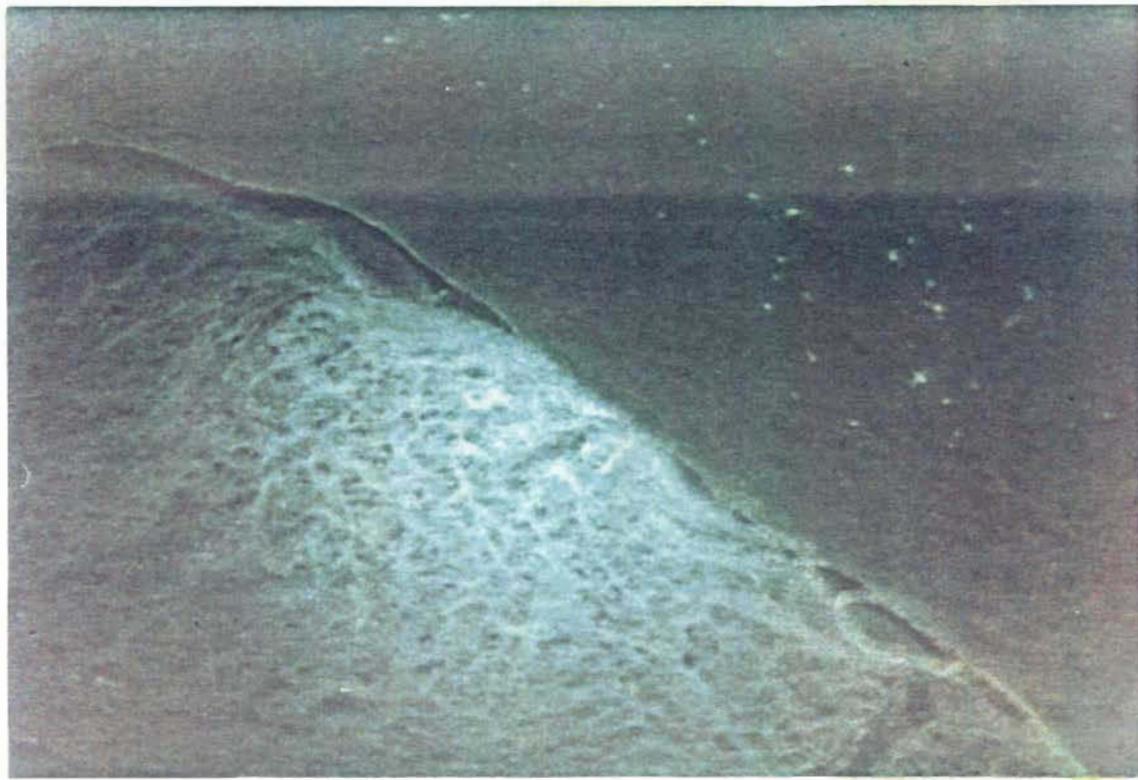


Fig. 8B - Reproduction d'une micro-photographie prise dans LSS. La partie inférieure gauche représente l'étendue du traceur FB dans PLLS. La partie supérieure droite démontre les cellules marquées dans PMLS suite à l'injection du traceur NY dans AEV. Les subdivisions PMLS et PLLS sont séparées l'une de l'autre par le sulcus suprasylvien latéral (93X).

de LSS. De plus le cortex suprasylvien latéral (PMLS et PLLS) reçoit une projection homotopique de cette même zone corticale située controlatéralement ainsi qu'une projection bilatérale de AEV. Par ailleurs, la densité des projections est généralement plus grande en ce qui concerne les interconnexions intra-hémisphériques.

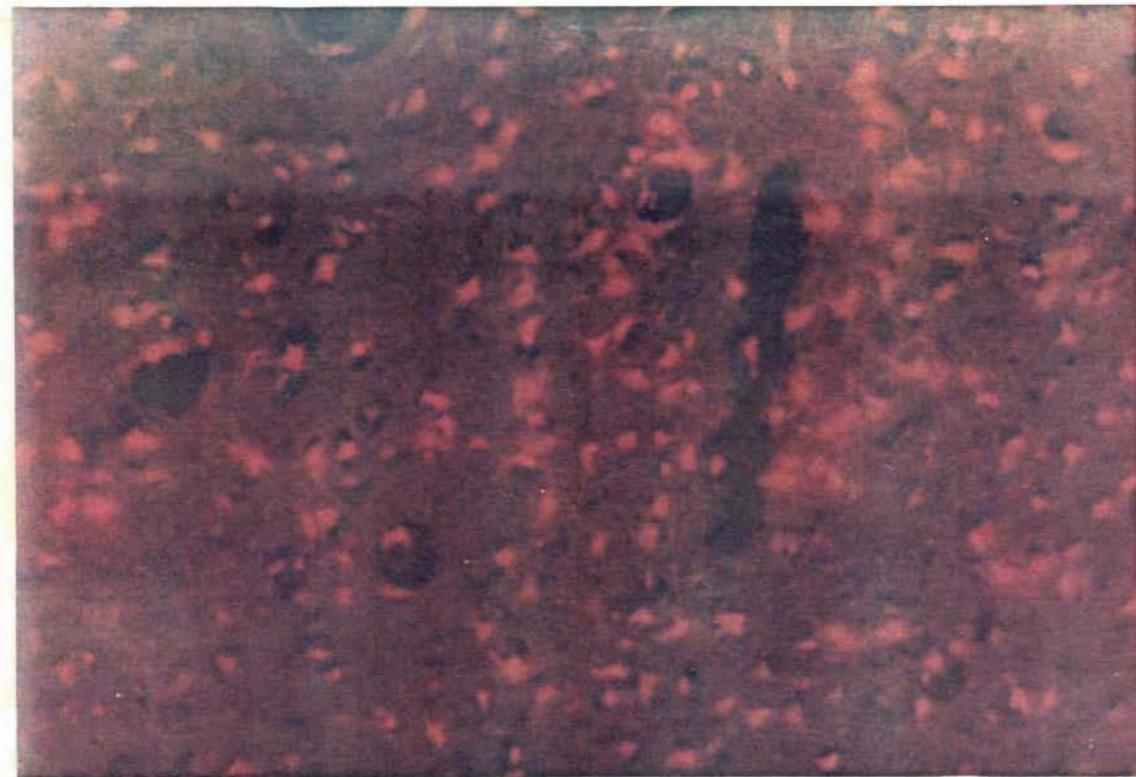


Fig. 9 - Reproduction d'une micro-photographie prise dans le flanc ventral de AEV suivant l'injection du traceur EB dans LSS (148X).

C. Efférences visuelles de AEV par voies collatéralisées

La présence de cellules doublement marquées, c'est-à-dire qui démontrent les caractéristiques de marquage de deux traceurs rétrogrades injectés séparemment dans chacun des hémisphères, indique une projection axonale collatéralisée. Ces données ainsi que les suivantes sont présentées au tableau 3.

Suite à l'injection d'un marqueur fluorescent spécifique dans le(s) cortex strié et/ou péristrié de chaque hémisphère, nous retrouvons dans quelques cas expérimentaux des cellules

Tableau 3

Localisation des cellules à l'origine de projections
par voies collatéralisées

Origine / Distribution		17/18	AEV	LSS
AEV	i ¹ c ¹	---	---	i ² c ²
	i ³	---	---	c ³
	i ⁴	---	---	i ⁴
	c ⁵	---	---	c ⁵
LSS	---	---	c ⁶	c ⁶
	i ⁷	i ⁷	---	---

Légende i: cellule dont l'un des prolongements axonaux se distribue ipsilatéralement au site d'injection.

c: cellule dont l'un des prolongements axonaux se distribue controlatéralement au site d'injection.

(Les paires de chiffres identiques indiquent la distribution corticale de deux prolongements axonaux originant d'une même cellule doublement marquée).

doublement marquées au niveau de AEV. Il en est de même suivant, d'une part, une injection de traceur dans PLLS d'un hémisphère et, d'autre part, l'injection dans PMLS et PLLS de l'hémisphère controlatéral.

L'aire visuelle ectosylvienne antérieure exhibe également

des cellules doublement marquées; 1) lorsque des injections sont effectuées dans LSS et les aires 17/18 du même hémisphère, 2) lorsque des injections sont effectuées dans les aires 17/18 d'un hémisphère et dans LSS controlatéralement, 3) lorsque des injections sont effectuées controlatéralement dans ces mêmes aires visuelles (17/18, LSS). Ceci implique qu'une même cellule de AEV se projette sur les deux régions corticales par voies collatéralisées.

D. Efférences visuelles corticales collatéralisées à part
tir de LSS

Des cellules doublement marquées ont été également observées dans PMLS et PLLS suivant l'injection de traceur dans les régions correspondantes de l'hémisphère opposé ainsi que dans le flanc ventral de AEV (figures 10A et 10B). D'autres cellules présentant un double marquage à ce niveau de LSS apparaissent suite aux injections controlatérales dans les aires 17/18 et LSS.



Fig. 10A - Reproduction d'une micro-photographie montrant une cellule dans PMLS (couches intermédiaires) dont le noyau est marqué par le traceur NY injecté dans AEV controlatérale (590X).

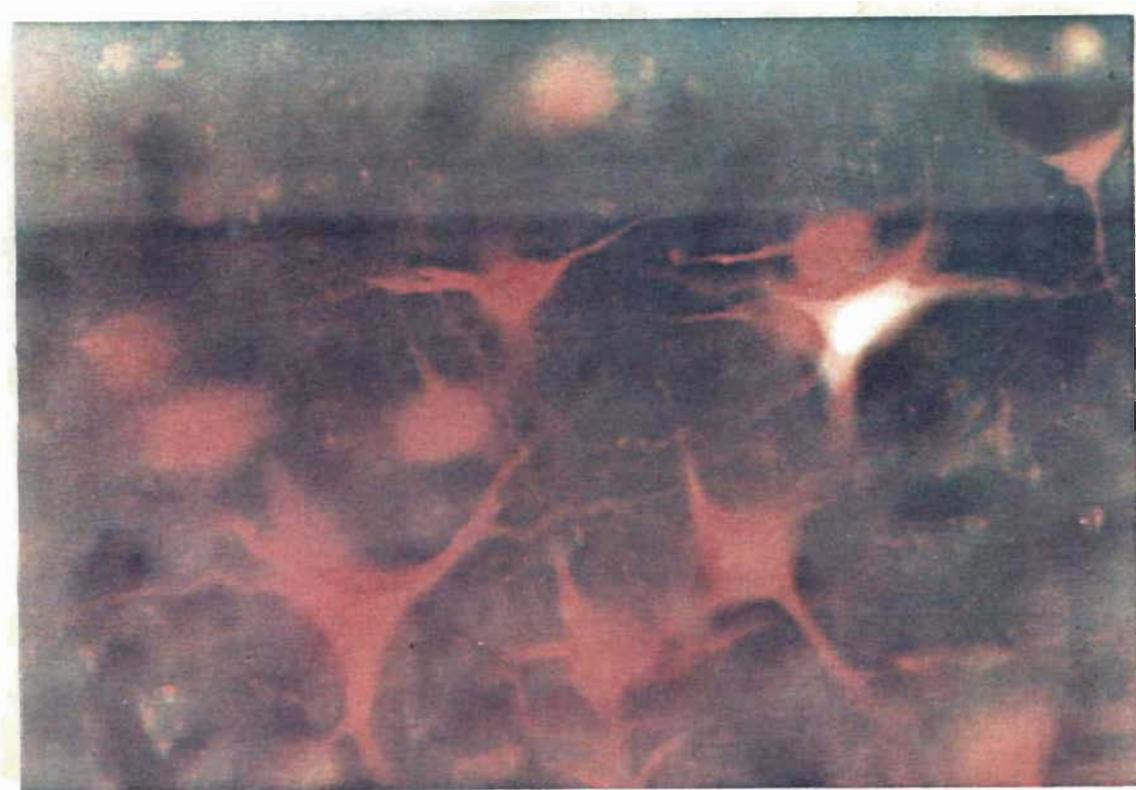


Fig. 10B - Reproduction d'une micro-photographie prise dans la même zone que 10A mais en double exposition. La cellule doublement marquée présente les caractéristiques du traceur NY (injecté dans AEV) dans le noyau alors que le corps de cette même cellule démontre celles du traceur EB (injecté dans LSS) (590X).

Organisation des projections thalamo-corticales sur l'aire visuelle ectosylvienne antérieure

L'analyse comprend l'établissement d'une cartographie de la population différentielle et un dénombrement de la densité des cellules marquées dans le complexe thalamique LP suivant l'injection concomitante de différents traceurs dans les aires visuelles corticales.

A. Efférences thalamiques vers AEV

Suite aux quatre cas (chats 6, 8, 9, 10) d'injections de substances fluorescentes rétrogrades dans le flanc ventral de AEV, nous constatons du côté ipsilatéral la présence de cellules marquées dans le complexe thalamique LP. Cette région du thalamus est délimitées approximativement par les mesures stéréotaxiques +9,0 et +4,0 sur l'axe antéro-postérieur (Berman, 1968).

Comme l'indiquent le tableau 4 et les figures 11 et 12, un marquage de forte densité occupe la zone LPm du complexe thalamique LP. Les cellules marquées par le traceur sont distribuées en densité croissante en s'approchant à la limite latérale de cette zone. Cependant le marquage demeure relativement uniforme sur l'axe vertical. La subdivision adjacente et latérale à LPm, soit la zone LPi démontre un marquage de densité moyenne. Les cellules fluorescentes se répartissent médiale-

Tableau 4
Localisation et densité du marquage thalamique

Zones marquées / Sites d'injections	AEV ¹	LSS ²	17/18 ³	17 ⁴	18 ⁵
LP1	---	***	**	***	**
LPi	**	**	*	*	---
LPm	***	*	---	---	---
LPi-LPm	(*	*)	---	---	---
Pulvinar	---	***	**	**	**

Légende *** : Marquage de forte densité
 ** : Marquage de moyenne densité
 * : Marquage de faible densité
 --- : Aucun marquage observé
 () : Présence de cellules doublement marquées
 1 : Chats 6, 8, 9, 10
 2 : Chats 1, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10
 3 : Chats 1, 7 (bilatéralement), 10
 4 : Chats 3, 4, 5, 9
 5 : Chats 3, 4, 5, 9

ment dans cette subdivision, à proximité de la bordure LPi-LPm. Aucun marquage n'est observé dans les subdivisions LP1 et Pulvinar (tableau 4 et figure 11).

B. Efférences thalamiques vers LSS

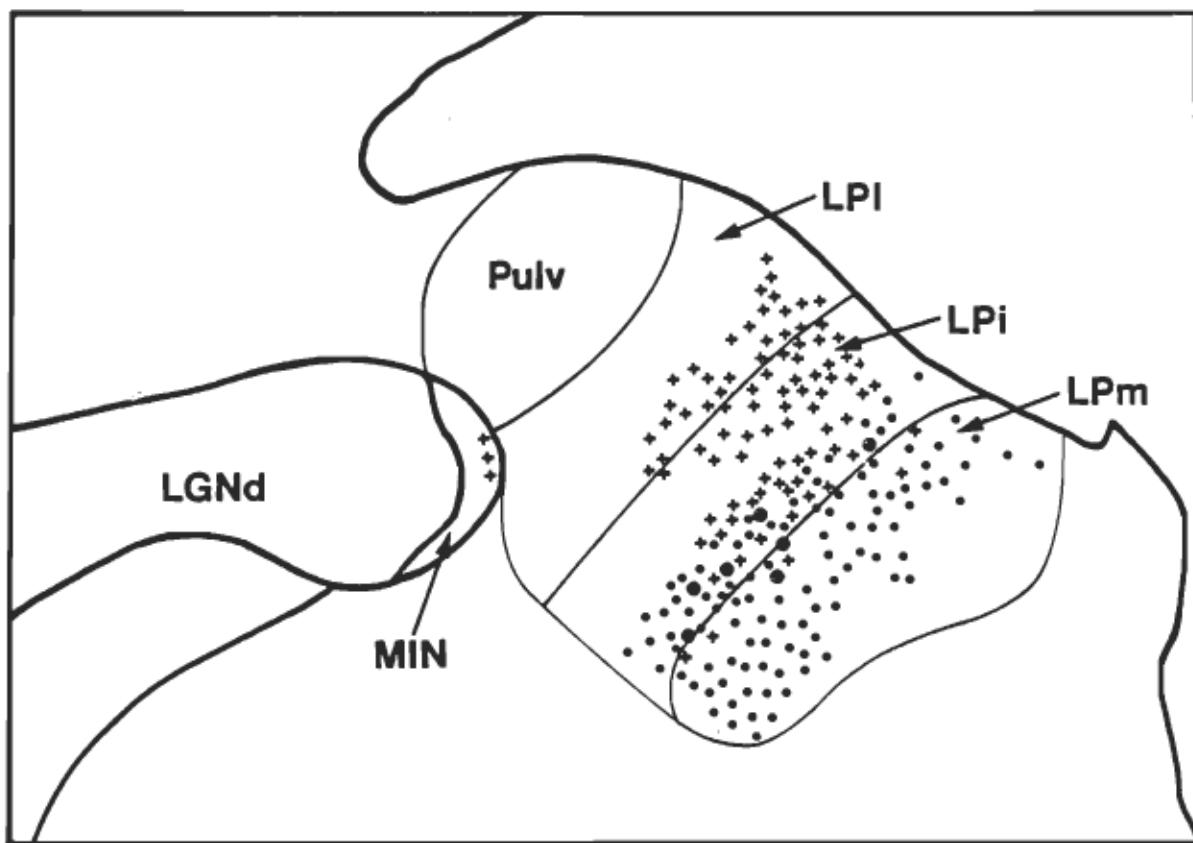


Fig. 11 - Représentation schématique de la distribution des neurones thalamiques marqués rétrogradement par les traceurs NY injecté dans AEV et EB injecté dans LSS. Les points (•) et les croix (+) indiquent respectivement les marquages rétrogrades des traceurs NY et EB. Les croix encerclées (⊛) démontrent l'emplacement des neurones doublement marqués par les deux traceurs et qui se projettent à la fois sur AEV et LSS.

Dans huit expériences (chats 1, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10) d'injections effectuées au niveau du cortex suprasylvien latéral (PMLS et PLLS) nous observons un marquage dans plusieurs zones thalamiques (tableau 4, figures 11 et 13). D'abord LPm contient une faible densité de cellules positives réparties très latéralement mais qui s'étendent jusqu'à la subdivision LPI. Dans



Fig. 12 - Reproduction d'une micro-photographie prise à la limite de la zone thalamique LPi-LPm suite à l'injection du traceur NY dans AEV. Le marquage cellulaire est très dense dans la moitié supérieure; ce qui correspond à la partie latérale de LPm. La densité du marquage s'affaiblit vers la moitié inférieure représentant la partie médiane de LPi (148X).

cette dernière zone, le marquage diminue progressivement jusqu'à sa limite latérale puis s'accroît fortement en traversant la subdivision LPi adjacente (tableau 4 et figure 14). Cette répartition des cellules positives dans LPi et médialement dans LPi prend plus ou moins la forme de bandes qui sont orientées parallèlement aux limites des trois subdivisions du complexe thalamique LP. Le pulvinar, situé dorsomédialement au LGNd,



Fig. 13 - Reproduction micro-photographique de la même zone que celle présentée à 12. Sur la moitié inférieure, le traceur EB injecté dans LSS est fortement capté par les cellules de la partie médiane de LPi. Sur la moitié supérieure, le même marquage est plus faible et s'étend dans la partie latérale de LPm (148X).

montre un marquage de forte densité sur la majeure partie de sa surface.



Fig. 14 - Reproduction d'une micro-photographie prise dans la partie médiane de LPl suite à l'injection du traceur EB dans LSS (148X).

C. Efférences thalamiques sur les aires corticales 17/18

Dans quatre cas (chats 1, 7 bilatéralement, 10) d'injections dans 17/18 un marquage de densité moyenne est obtenu dans LPl et dans le pulvinar alors qu'il est faible dans la zone LPi (tableau 4). Aucun neurone positivement marqué n'a été mis en évidence dans la subdivision LPm.

Les résultats obtenus dans quatre cas (chats 3, 4, 5, 9) d'injections dans l'aire 17 diffèrent de ceux obtenus suite à des injections dans l'aire 18 (chats 3, 4, 5) (tableau 4). Dans la



Fig. 15 - Reproduction micro-photographique en double exposition de la zone LPi-LPm, soit la même qu'en 12 et 13. On peut voir le chevauchement dans la répartition des cellules marquées suivant les injections dans LSS (EB) et dans AEV (NY). C'est également dans cette zone limite que l'on retrouve des cellules contenant simultanément les deux traceurs injectés (148X).

zone LP1, le marquage provenant de 17 est de forte densité alors que celui-ci est de densité moyenne lorsque les injections sont pratiquées dans l'aire 18. De plus, LPi présente quelques cellules marquées par le traceur injecté dans le cortex strié tandis qu'aucun marquage n'est observé dans cette même zone après injection dans l'aire 18. Dans les deux situations aucun traceur n'apparaît dans la subdivision LPm. Au niveau du pulvinar, un marquage de distribution similaire et de densité moy-



Fig. 16 - Reproduction d'une micro-photographie prise en double exposition dans la zone LPi-LPm et montrant une cellule doublement marquée. Le noyau de cette cellule démontre les caractéristiques du traceur NY injecté dans AEV alors que le corps cellulaire présente celles du traceur EB injecté dans LSS (1480X).

enne est noté dans les deux localisations d'injections.

D. Cellules doublement marquées dans le complexe LP

L'analyse du marquage thalamique, figurant au tableau 4, montre également la présence de cellules positives doublement marquées suivant l'injection unilatérale de différents traceurs dans LSS et AEV (figure 15). Des comptages cellulaires indiquent que le nombre de ces cellules peut être d'une dizaine

dans une coupe donnée et qu'elles occupent la limite des subdivisions LPi et LPm (figure 16). La présence de cellules doublément marquées dans le thalamus (limite LPi-LPm), se projetant à la fois à LSS et à AEV, témoignent l'existence d'une organisation axonale par voies collatéralisées. Mentionnons qu'aucun marqueur fluorescent n'apparaît dans le thalamus suite aux cas d'injections dans l'hémisphère opposé.

Distribution lamineaire et morphologie cellulaire

A. Afférences à AEV

Le traceur Nuclear Yellow (NY) est utilisé comme substance tracante lors de trois des quatre cas d'injections dans le cortex ventral de AEV. Le marquage neuronal, identifié dans LSS du même côté que le site d'injection ainsi que dans AEV controlatérale, est situé essentiellement dans les couches corticales III, V et VI. Cependant un petit nombre de cellules occupe uniquement la couche II de LSS ipsilatérale. Il s'agit là de cellules de type pyramidal ainsi que de type polymorphe ayant des dimensions moyennes et larges. Nous observons quelques petits neurones de type fusiforme dans les couches corticales V et VI. Dans LSS controlatérale la distribution du marquage est analogue sauf que la couche corticale II ne semble pas présenter de marquage cellulaire. La répartition lamineaire des afférences à AEV ainsi que les types de cellules à l'origi-

ne de telles projections figurent au tableau 5.

B. Efférences de AEV

Les neurones de AEV marqués suite à l'injection de l'un ou l'autre des traceurs (selon les combinaisons figurant au tableau 1) au niveau des cortex suprasylvien, strié et péristrié sont situés dans les couches corticales V et VI. Beaucoup de cellules de type pyramidal ont une dimension moyenne et occupent particulièrement la couche V alors que de petites cellules de type fusiforme sont localisées profondément dans la couche corticale VI de AEV. Quelques cellules marquées par le traceur injecté dans le cortex suprasylvien sont aussi identifiées superficiellement dans la couche III de AEV et ce, du même côté que le si-te d'injection.

Les résultats regroupés au tableau 5 nous informent également que le traceur injecté dans LSS se retrouve controlatéralement dans les couches III, V et VI et quelques petites cel-lules apparaissent dans la portion supérieure de la couche III. Les neurones dans LSS, marqués par le traceur injecté ipsilatéralement dans 17 ou 17/18, sont principalement des petites cel-lules de type fusiforme occupant les couches V et VI. Quel-ques autres cellules sont également visibles à la limite des couches II et III. Aucune cellule doublement marquée n'est ob-servée bilatéralement dans les couches V et VI de LSS alors que

Tableau 5
Distribution laminaire et morphologie des cellules marquées

Zones marquées / sites d'injections	AEV	LSS	17/18
LSS ipsilarérale	II, III (F, Po) V (F), VI (F)	---	II, III, V (F) VI (F, pr)
LSS controlatérale	III (P, Po) V (F), VI (F)	III (P, s) V (F), VI (F, pr)	V (F) VI (F)
AEV ipsilatérale	---	III (s) V (P), VI (F, pr)	V (P) VI (F, pr)
AEV controlatérale	III (P, Po) V (F) VI (F)	III (P, s) V (P), VI (F, pr)	V (P) VI (F, pr)

Légende

- F : cellules de type fusiforme
- P : cellules de type pyramidal
- Po : cellules de type polymorphe
- pr : cellules localisées profondément
- s : cellules localisées superficiellement
- : site d'injection
- I-VI : couches corticales

quelques-unes sont notées dans la couche III de l'hémisphère opposé aux injections de traceurs respectivement dans LSS et AEV. La répartition des neurones positifs suite à ces mêmes injections de traceurs (dans LSS et AEV d'un côté) se retrouve dans les couches V et VI de AEV controlatérale. Généralement la plupart des cellules présentant les caractéristiques du traceur injecté dans LSS sont situées profondément dans la couche corticale VI mais aucune ne démontre la présence de cellules doublement marquées selon les diverses combinaisons d'injections effectuées.

Chapitre IV
Interprétation des résultats et discussion

L'interprétation des résultats traite dans un premier temps l'organisation des connexions anatomiques cortico-corticales selon qu'elles soient intra- ou inter-hémisphériques. Dans un deuxième temps, elle porte sur les données concernant l'organisation des connexions thalamo-corticales. Les informations ayant trait à la localisation et à la morphologie cellulaire sont traitées dans les subdivisions d'analyses correspondantes ci-haut mentionnées.

Connexions cortico-corticales intra-hémisphériques

Projections entre AEV et LSS

En premier lieu, les résultats démontrent l'existence d'une projection axonale entre AEV et principalement les subdivisions PMLS et PILS de LSS. Il s'agit de connexions réciproques entre ces deux régions corticales et qui proviennent essentiellement des couches corticales V et VI pour chacune de ces régions. On note cependant une projection prédominante n'ayant vraisemblablement comme origine que la couche corticale III de LSS et se terminant au niveau de AEV. La distribution des cellules à l'origine des projections efférentes tant de AEV que de LSS ne suggère pas d'organisation topographique entre ces deux

dernières régions corticales. En effet, nous observons qu'à la suite d'une injection de traceur dans I_{SS}, le marquage rétrograde se disperse sur une partie relativement grande du flanc ventral et parfois du fundus de AEV. De plus, le traceur injecté dans AEV se concentre majoritairement dans les cellules de P_{LLS} et rarement dans celles de P_{MIS}. Cependant dans quelques uns des cas expérimentaux étudiés, la localisation du marquage dans I_{SS} atteint parfois les régions plus rostrales (A_{LLS} et A_{MIS}) et apparaît reliée à l'antériorité du site d'injection dans AEV. Le marquage généralement consistant et de forte densité observé dans P_{LLS} semble également en relation avec la position anatomique des sites d'injections corticaux. Dans AEV, ces derniers se situent à un niveau très caudal et dans le flanc ventral du sulcus. Seul les cas dont l'étendue du traceur respectait ces limites ont été retenus. Ainsi, uniquement la région couvrant le flanc ventral et parfois le fundus de AEV ont été injectés avec les substances fluorescentes. Les cas dont la portion rostrale adjacente à cette zone visuelle de AEV a été atteinte sont par conséquent épargnés dans cette analyse.

Les connexions unilatérales dans la direction AEV-I_{SS}, quoique particulièrement denses, s'avèrent quantitativement moins nombreuses que celles dans le sens contraire (I_{SS}-AEV). Par ailleurs, deux cas (chats 6, 8) d'injections ipsilatérales de traceurs différents dans P_{MIS} et P_{LLS} mettent en évidence la répartition de la distribution zonale des neurones de AEV projetés

différentiellement. Les résultats montrent que les cellules marquées par le traceur injecté dans PLLS sont regroupées dans le flanc ventral de AEV alors que celles marquées par le traceur injecté dans PMLS sont situées plus médialement dans le fundus de cette même région.

Projections afférentes à 17/18

Lorsque le traceur rétrograde NY est injecté en grande quantité (0,3 - 0,5 ul) dans les aires visuelles 17/18, on observe une faible projection efférente de AEV. Cette connexion AEV-17/18 n'apparaît pas suite à de petites injections de traceurs dans les aires 17, 18, 17/18 et lorsque les traceurs EB et FB sont utilisés. Outre les efférences déjà décrites, AEV est à l'origine de projections intra-hémisphériques sur LSS et 17/18 par branchement axonal. Mentionnons toutefois que le nombre de ces cellules doublement marquées est très faible. Les différents cas d'injections ne révèlent aucune voie directe entre les aires 17/18 et AEV.

L'aire visuelle suprasylvienne latérale est à l'origine de fortes projections sur les cortex strié et péristrié ipsilatéralement. Cette région de LSS qu'est le PLLS présente un certain nombre de cellules marquées à la fois par le traceur injecté dans AEV et par celui injecté dans 17/18. Ceci traduit l'existence de projections ipsilatérales par voies collatéralisées

sur les deux sites injectés.

Les aires visuelles striée et péristriée exhibent un marquage de faible densité suite à l'injection de traceur dans LSS. Cependant les observations microscopiques ne mettent pas en lumière de projections topographiques entre ces régions corticales.

Connexions cortico-corticales inter-hémisphériques

Malgré son isolement topographique par rapport aux autres aires visuelles corticales situées caudalement dans les hémisphères, les résultats démontrent par ailleurs, que AEV exhibe, en plus des projections ipsilatérales précédemment décrites, des interconnexions avec quelques unes de ces mêmes aires situées dans l'autre hémisphère.

Projections efférentes de AEV

D'abord, une très faible projection qui a comme origine AEV se distribue, non seulement ipsilatéralement mais aussi controlatéralement sur les aires 17/18. Quelques unes de ces cellules sont doublement marquées par chacun des traceurs injectés bilatéralement dans 17/18. Le marquage cellulaire est distribué dans les couches corticales V et profondément dans VI composées essentiellement de cellules de type fusiforme.

L'aire visuelle ectosylvienne antérieure est également à l'origine de projections bilatérales sur LSS. La densité des interconnexions n'est toutefois que moyenne controlatéralement. Par ailleurs, un petit nombre de cellules y sont doublement marquées suite aux injections dans LSS bilatéralement. Le marquage se distribue dans la couche III ainsi que dans la V, toutes deux composées en grande partie de cellules de type pyramidal de même que profondément dans la couche VI formée de cellules de type fusiforme. Une autre connexion impliquant des projections collatéralisées ayant comme origine AEV s'observe suivant l'injection d'un traceur dans les aires 17/18 d'un hémisphère et d'une autre injection de traceur dans LSS controlatérale. Concrètement cela signifie que l'information d'une cellule est acheminée vers le cortex strié et, par le même branchement axonal, à LSS de l'autre hémisphère. Une dernière connexion par voies de projections collatéralisées est observée dans AEV suivie aux injections controlatérales respectivement dans les aires 17/18 et LSS. D'autre part, les connexions homotopiques inter-hémisphériques de AEV mises en évidence pour la première fois par cette étude, sont identifiées comme originant des couches cellulaires III, V et VI. Il s'agit, pour la couche III de cellules de type pyramidal et polymorphe alors que les couches V et VI sont composées de cellules de type fusiforme.

Projections efférentes de LSS

L'aire visuelle suprasylvienne latérale, comme il a été mentionné dans la première partie de ce chapitre, démontre des connexions réciproques avec AEV. Nos résultats révèlent également des projections bilatérales avec AEV. Ainsi, suite à une injection de traceur dans AEV, un fort marquage s'observe ipsilatéralement dans LSS alors qu'il est de densité moyenne dans cette même structure de l'autre hémisphère. Ce sont les couches II et III composées de cellules de type polymorphe et pyramidal ainsi que les couches V et VI contenant des cellules de type fusiforme qui sont marquées ipsilatéralement. Dans l'autre hémisphère, la distribution laminaire est similaire sauf qu'aucun marquage n'est identifié dans la couche corticale II. Les résultats montrent l'existence d'interconnexions homotopiques entre LSS et son homologue controlatéral. Les couches corticales marquées sont les mêmes que celles décritent précédemment.

L'aire visuelle suprasylvienne latérale est à l'origine de projections par voies collatéralisées sur son homologue et sur AEV de l'hémisphère controlatéral. Par ailleurs, lorsqu'un traceur est injecté dans les aires 17/18, un marquage de forte densité s'observe bilatéralement dans LSS. Ipsilatéralement, les couches II, III, V et VI profonde sont marquées. Dans l'autre hémisphère, seulement les couches V et VI présentent des cellules positives qui sont aussi de type fusiforme.

Une projection impliquant un système par voies collatéra-

lisées origine de ISS et se distribue ipsilatéralement dans AEV et 17/18. Ce dernier résultat suggère que LSS puisse jouer le rôle d'intermédiaire entre les aires visuelles primaires et AEV. Ajoutons finalement que LSS reçoit une faible densité d'efférences corticales des régions 17/18/19 bilatéralement. Les interconnexions LSS-17/18/19 sont visiblement plus nombreuses que celles dans le sens inverse.

Connexions thalamo-corticales

Dans un troisième temps, nous interprétons les résultats concernant les connexions thalamo-corticales impliquées dans l'acheminement de l'information visuelle extra-géniculée. Nous avons démontré dans le chapitre précédent que la majorité des afférences thalamiques sur AEV proviennent principalement de la subdivision LPm. Les observations microscopiques révèlent aussi une zone de marquage de densité moyenne dans la partie médiane de LPi. Il s'agit en fait d'une région de chevauchement des deux subdivisions thalamiques que nous désignons par l'abréviation LPi-LPm. C'est précisément dans cette même zone que l'on retrouve des cellules doublement marquées suivant l'injection de traceurs différents dans ISS et AEV. Il faut se rappeler que leur nombre est relativement faible, soit une dizaine par coupe, et qu'il témoigne également de la présence d'un système de projections par voies collatéralisées. D'autant plus que dans quatre cas expérimentaux (chats 6, 8, 9, 10), nos résultats sont

analogues en terme du nombre de cellules doublement marquées ainsi que leur distribution approximative dans la région IPi-IPm .

En ce qui concerne les projections thalamiques afférentes à LSS, elles ont comme origine des cellules qui se distribuent principalement en nombre croissant en approchant la partie latérale de IP1 et occupe la majeure partie du noyau pulvinar. On retrouve aussi une faible densité de cellules positives très latéralement dans IPm et qui s'affaiblit davantage dans IPi pour enfin augmenter par la suite dans IP1 . Etant donné le petit nombre de cellules marquées dans la zone IPi-IPm par le traceur en provenance de LSS, il est relativement facile d'identifier microscopiquement celles ayant capté également le traceur injecté dans AEV. Il est important de préciser que la mise en évidence de projections thalamiques collatéralisées sur AEV et LSS tend à renforcer les liens fonctionnels entre ces deux aires corticales.

Les afférences thalamiques à 17 et 17/18 se ressemblent en ce qui concerne leurs projections de densité moyenne et faible originant respectivement des subdivisions pulvinar et IPi . Cependant les efférences de IP1 sont plus denses lors d'injections uniquement dans le cortex strié. Ceci peut s'expliquer par le fait que le traceur injecté dans 17 est capté rétrogradement presqu'exclusivement par des cellules originant de IP1 . Il est

intéressant de noter qu'aucun marquage n'apparaît dans LPI suivante à une injection de traceur dans l'aire 18. Ces résultats démontrent que les différences de LPI se rendent non pas à l'aire 18 mais spécifiquement à l'aire striée.

Par ailleurs cette projection thalamo-striatale identifiée comme originant de LPI signifie que l'aire 17 reçoit des informations rétiniennes ascendantes via le colliculus supérieur comme c'est le cas pour AEV. Etant donné la régularité et la similitude du marquage dans LPI suite à l'expérimentation effectuée sur plusieurs cas, il est peu probable que le traceur injecté dans le cortex strié puisse avoir atteint la matière blanche puis avoir été transporté par les fibres s'arborisant sur les aires extrastriées et provenant du thalamus.

Discussion

Projections au niveau intra-hémisphérique

Nous démontrons par la présente étude que AEV est une composante du système visuel cortical qui présente des interrelations particulièrement complexes avec des aires visuelles corticales et sous-corticales. Bien que physiquement distante du cortex visuel primaire, AEV l'est également du point de vue connectionnel. Nous entendons par cette dernière précision que AEV ne présente qu'une faible proportion de fibres se projetant directement aux aires 17/18. Ceci va partiellement à l'encontre

des résultats de Olson et Graybiel (1983) qui utilisent toutefois une technique de marquage cellulaire différente (HRP). Ces derniers n'ont pu démontrer une telle projection. Du point de vue fonctionnel, cette pauvreté de communications intra-corticales entre AEV et les aires primaires doit alors être suppléeée par voies de connexions synaptiques au niveau des zones corticales intermédiaires (aires visuelles extrastrriées situées dans le gyrus suprasylvien latéral) auxquelles ces dernières sont rattachées.

En effet, nous confirmons l'existence d'une interconnexion entre AEV et certaines régions de LSS, notamment avec PLLS. Ces résultats sont en accord avec ceux de Guiloff et al. (1971) obtenus par la méthode de potentiels évoqués ainsi que ceux de Mucke et al. (1982) suivant l'utilisation de la technique de marquage cellulaire HRP. Nos résultats corroborent ceux de Heath et Jones (1971), de Kawamura et Naito (1981) et de Tong et al. (1982) en ce qui concerne les interrelations entre LSS et les aires striée et péristriée ipsilatéralement. Nous précisons cependant que les efférences de LSS sont beaucoup plus denses que les afférences réciproques.

La réciprocité des interconnexions observée entre LSS et AEV lors de la présente étude est en tout point analogue à celle suggérée par Olson et Graybiel (1981) suite à l'utilisation de la méthode d'autoradiographie orthograde. Ces connexions o-

riginent des couches corticales V et VI tant de LSS que de AEV mais avec une projection prédominante identifiée comme étant efférente de la couche corticale III de LSS. En ce qui concerne les projections impliquant les couches III et V, mentionnons qu'elles ont été également observées lors des expériences en autoradiographie de Squatrito et al. (1981b) ainsi que celles en anatomie et en électrophysiologie de Mucke et al. (1982).

Certaines évidences d'organisations topographiques sont constatées entre AEV et LSS dans une étude employant la technique de marquage rétrograde HRP (Mucke et al., 1982). Cependant, en ce qui nous concerne, il s'avère difficile de déterminer si effectivement les connexions entre les deux aires visuelles possèdent une telle organisation. Cela peut s'expliquer principalement par l'étendue relativement grande occupée par le traceur dans AEV résultant d'une injection dans LSS ainsi qu'au fait que les neurones marqués dans LSS suivant une injection dans AEV, sont presqu'entièrement localisés dans PLLS. Cependant, chez quelques cas étudiés, nous constatons que la localisation du marquage rétrograde dans PLLS et PMLS tend à se transporter rostralement, atteignant ALLS et AMLS, selon un déplacement correspondant à l'antériorité du site d'injection dans AEV.

En ce qui concerne la localisation anatomique de AEV, nous sommes en accord avec Guilloff et al. (1971), Mucke et al. (1982) ainsi qu'avec Olson et Graybiel (1981) lorsqu'ils situent cel-

le-ci très caudalement dans le gyrus ectosylvien antérieur. De plus, ces derniers restreignent AEV au flanc ventral et occasionnellement au fundus. Cependant nos observations démontrent, tout comme celles de Olson et Graybiel (1983), que le flanc dorsal de ce même gyrus de l'ectosylvien antérieur est également impliqué dans le processus visuel mais à un degré beaucoup moins que le flanc ventral.

La présente expérience ne révèle aucune voie directe à partir des aires 17/18 sur AEV, ce qui appuie à la fois les résultats électrophysiologiques de Mucke et al. (1982) et anatomiques de Squatrito et al. (1981b). Ces derniers proposent l'existence probable d'une connexion striato-ectosylvienne indirecte impliquant soit LSS et/ou le complexe thalamique LP. Il s'avère important de mentionner que les connexions AEV-17, mises en évidence par la technique de marquage en fluorescence, n'ont jamais été décrites par quelque méthode d'investigation traditionnelle que ce soit. D'autres connexions intra-hémisphériques par voies de projections collatéralisées ayant comme origine AEV et LSS corroborent l'existence de liaisons fonctionnelles entre AEV-17/18. En effet, quelques cellules de AEV sont identifiées comme se projetant sur LSS et la région 17/18 par le même branchemen t axonal. D'autres cellules localisées dans LSS envoient, également par collatéralisations axonales, des connexions sur AEV et la région 17/18.

Les résultats démontrés jusqu'ici répondent positivement à la première question de recherche formulée à savoir que AEV possède d'autres relais hodologiques intra-hémisphériques que ceux mis en évidence avec LSS (Guiloff et al., 1971; Mucke et al., 1982; Squatrito et al., 1982b).

Projections au niveau inter-hémisphérique

En plus des connexions réciproques que s'échangent AEV et LSS, chacune de ces aires visuelles se projette bilatéralement sur l'autre. Parmi ces projections, un certain nombre qui ont comme origine AEV se rendent par le même branchement axonal dans LSS bilatéralement. Par ailleurs des études antérieures démontrent que les couches V et VI de PMLS se projettent controlatéralement sur les aires 17/18 alors qu'ipsilatéralement c'est la couche VI qui en est à l'origine (Kelly et Innocenti, 1981; Segraves et Rosenquist, 1982; Shatz, 1977). Nos observations confirment les précédents résultats et suggèrent en plus que PLLS contribuent significativement à la projection sur 17/18 en ayant comme origine la couche VI, mais aussi les couches II, III et V ipsilatéralement.

A. Projections par voies collatéralisées

Les différentes projections axonales bilatérales mises en évidence dans la présente étude, notamment celles par voies collatéralisées, soulignent l'importance du rôle interrelationnel

entre certaines aires visuelles corticales (17/18, LSS, AEV) situées dans chacun des hémisphères. Concernant AEV, nos résultats montrent qu'elle est à l'origine d'autres connexions bilatérales par voies collatéralisées. Cependant ces dernières sont généralement de faible densité et n'ont jamais été décrites auparavant. La première se termine bilatéralement sur les régions 17/18, la seconde, sur la région 17/18 ipsilatéralement et sur celle de LSS controlatéralement alors que la troisième présente des arborisations entièrement dans l'hémisphère opposé atteignant à la fois les régions 17/18 et LSS.

Tous ces résultats vérifient la deuxième question de recherche qui stipule que AEV est en relation directe avec les aires visuelles controlatérales comme c'est le cas pour LSS (Berlucchi, 1972; Henry et al., 1978; Hicks et Guides, 1983; Ftito et al., 1981; Tong et al., 1982).

B. Transfert inter-hémisphérique

A partir des données décrites ci-haut, il reste à savoir par quel substrat anatomique s'effectue le transfert inter-hémisphérique associé à AEV. Un certain nombre de renseignements est fourni par l'étude comportementale de Berlucchi et al. (1978) qui attribue au corps calleux la capacité à transférer, d'un hémisphère à l'autre, une tâche de discrimination apprise en vision monoculaire. De même le marquage orthograde observé sui-

te à l'injection du traceur NY dans AEV indique que les voies axonales de LSS passent à travers la partie caudale (splénium) du corps calleux. Toutefois les voies de projections homotopiques vers AEV controlatérale apparaissent plus étendue sur le plan rostro-caudal de cette même commissure impliquant aussi la portion rostrale à un niveau correspondant à AEV.

En dépit des projections inter-hémisphériques de type homotopiques ou hétérotopiques en provenance de AEV, certaines évidences suggèrent la possibilité que le transfert ne soit pas entièrement effectué par le corps calleux. En effet une récente étude s'est penchée sur la comparaison de la distribution controlatérale du marquage rétrograde obtenu après des injections séquentielles de différents traceurs fluorescents dans les mêmes régions de AEV réalisées avant et suivant une section complète du corps calleux. Les résultats démontrent que quelques cellules marquées par le traceur injecté après la callosotomie sont observables dans AEV controlatérale (Miceli et al., 1984). Cela signifie que les projections controlatérales à AEV sont en partie extra-callosales. Quoiqu'aucun marquage orthograde n'est été observé dans la commissure antérieure après des injections de traceurs NY ou de FB dans AEV, il semble que quelques cellules de cette aire visuelle envoient des axones à travers cette même commissure. Ces derniers résultats ont été obtenus par Jouandet (1982) en employant la technique de marquage HRP.

Les projections inter-hémisphériques mettant en cause AEV s'avèrent très pertinentes pour une meilleure compréhension du transfert de l'information visuelle. Plus spécifiquement, l'existence de telles projections peut expliquer quelques unes des données comportementales qui ont démontré que les communications inter-hémisphériques sont maintenus en l'absence de l'une ou l'autre des aires visuelles 17, 18, 19 et LSS ou suivant une callosotomie (Berlucchi *et al.*, 1978; Ptito *et al.*, 1981). Les présents résultats de même que ceux de Miceli *et al.* (1984) proposent qu'un tel transfert visuel qui a généralement été attribué à la partie postérieure (splénium) du corps calleux puisse en plus croiser dans la portion rostrale de cette commissure ainsi que via un trajet extra-callosal. De plus, on sait que chez des chatons et des chats adultes la binocularité des neurones de LSS reste inaltérée après une callosotomie (Elberger et Smith, 1983) tandis que cette propriété paraît être interrompue au niveau des aires 17 et 18 (Payne *et al.*, 1980). Il est plausible d'envisager la possibilité que la représentation binoculaire dans LSS puisse être projetée à travers d'une part, une voie extra-callosale indirecte impliquant AEV sur la base de ses relations intra-hémisphériques avec d'autres aires visuelles, d'autre part, avec LSS et AEV de l'hémisphère opposé.

Projections au niveau thalamo-cortical

Certaines expériences ont démontré que les propriétés des

réponses des cellules de AEV présentent des similitudes avec celles retrouvées dans LSS en ce qui concerne la grandeur de leurs champs récepteurs, la nécessité d'un stimulus de taille spécifique, la direction et la vitesse du mouvement (Albus, 1975; Albus et Beckmann, 1980; Hubel et Wiesel, 1962, 1965; Mucke et al., 1982; Olson et Graybiel, 1981). De telles similitudes physiologiques peuvent être interprétées sur la base des interconnexions réciproques AEV-LSS démontrées dans la présente étude mais pourraient également être attribuées à l'information directe du thalamus. En effet les présents résultats mettent en évidence des projections provenant de la subdivision LPI du complexe thalamique LP et se terminant d'une part, dans LSS (Hughes, 1980; Marcotte et Updyke, 1981; Raczkowski, 1979; Symonds et al., 1981; Updyke, 1982b) et d'autre part, dans AEV (Mucke et al., 1982; Olson et Graybiel, 1981, 1983). Nous confirmons également une interconnexion de LPm avec AEV (Mucke et al., 1982; Olson et Graybiel, 1981; Updyke, 1977).

A. Projections efférentes de LPm et de LPI-LPm

La projection de faible densité ayant comme origine LPm et se rendant à LSS n'avait encore jamais été démontrée, tout comme les cellules doublement marquées dans la zone LPI-LPm qui envoient des connexions à la fois sur LSS et AEV. Il est opportun de préciser que la mise en évidence de cette projection thalamique par branchement axonal renforce davantage les liens fonc-

tionnels entre ces deux aires corticales. Aussi, nous avons démontré précédemment que AEV est à l'origine de projections collatéralisées sur ISS bilatéralement. Par conséquent, les mêmes informations sont acheminées simultanément à AEV et à ISS par l'entremise de cellules individuelles situées à la fois au niveau thalamique et au niveau cortical.

Nos résultats confirment l'existence de projections efférentes de LPi qui s'arborisent dans les aires striée, péristriée ainsi qu'à la subdivision PMLS de ISS (Geisert, 1980; Hughes, 1980; Levay et Gilbert, 1976; Marcotte et Updyke, 1981; Niimi et al., 1981b; Raczkowski et Rosenquist, 1980). Ces données sont en accord avec celles de Kawamura et al. (1974), de Robertson et Cunningham (1981) et de Updyke (1977, 1981a, b, 1983) pour ce qui est des efférences du pulvinar sur la région PMLS. Cependant ces projections sont identifiées aussi au niveau de PLLS et des aires corticales 17 et 18.

Les deux nouvelles projections thalamo-corticales, c'est-à-dire celles originant de LPi-LPm et s'acheminant simultanément dans AEV et ISS ainsi que celles efférentes de LPm et se terminant dans ISS permettent de répondre positivement à la troisième question de recherche à savoir que le thalamus est à l'origine d'afférences visuelles corticales autres que celles récemment identifiées comme s'arborisant sur AEV (Jucke et al., 1982).

B. Sites d'origines des efférences thalamiques

Concernant la localisation anatomique des sites de projections thalamiques sur AEV, nos résultats diffèrent quelque peu de ceux de Mucke *et al.* (1982). En effet ces derniers localisent le principal site d'origine de ces efférences dans la partie médiane de LPi et s'étendant jusqu'à la limite LPi-LPm. Un autre site toutefois de moins grande importance est signalé à la limite latérale de LPi et s'étend à la bordure du noyau postérieur de Rioch lui-même localisé dans la partie inférieure de LPi (Updyke, 1983). Les présents résultats démontrent clairement que c'est LPm qui constitue la majeure source d'arborisation axonale sur AEV. Les efférences de LPi sont de moins grande densité et occupent la partie médiane de cette subdivision thalamique. Parmi les cas expérimentaux, LPi n'a jamais été démontrée comme étant à l'origine d'afférences sur AEV. En accord avec les résultats de Updyke (1983), nous démontrons que AEV reçoit quantitativement plus de projections de LPm que de LPi. Toutefois l'étude de Roda et Reinoso-Suarez (1983) restreint à LPi l'origine des efférences sur AEV. Il est nécessaire de préciser que ces derniers auteurs considèrent les afférences à AEV comme étant d'ordre multisensoriel. Un certain nombre d'auteurs s'entend cependant pour situer la zone d'efférences thalamiques de AEV plus ventralement et latéralement jusqu'au noyau supragéniculé (Berson et Graybiel, 1978; Cran-

ford et al., 1976; Graybiel et Berson, 1980; Roda et Reinoso-Suarez, 1983; Updyke, 1983). Par ailleurs, mentionnons que la zone LPi-LPm décrite par Mucke et al. (1982) comme envoyant des afférences à AEV correspond approximativement à celle que nous avons démontrée comme étant à l'origine de projections collatéralisées respectivement sur AEV et LSS.

C. Autres efférences thalamiques

Dans la présente étude, l'ensemble des autres efférences thalamiques observées comme étant acheminées ipsilatéralement aux différents cortex visuels sont en accord avec la plupart des études précédentes dont celles de Burrow et Haybow (1971) et de Wilson et Cragg (1967). De plus, nos observations permettent de confirmer certaines efférences des régions thalamiques telles le LGNd et MIN. Cependant ces noyaux ne sont pas des composantes du système extra-géniculé. Par conséquent, ils ne sont mentionnés que brièvement dans le présent chapitre. D'abord les couches superficielles (A, A1) du LGNd envoient des connexions aux aires 17 et 18 (Garey et Powell, 1967; Hollander et Vanegas, 1977; Kennedy et Baleydier, 1977; Levay et Gilbert, 1976; Maciewiez, 1975) alors que les couches plus profondes (C, C1-C3) se projettent sur ces mêmes régions corticales en plus de l'aire 19 ainsi qu'au niveau de PMLS (Leventhal et al., 1980; Niimi et Sprague, 1970; Niimi et al., 1981; Tong et al., 1982) auxquelles nos observations permettent d'é-

tendre les sites d'arborisation à PLLS. Ensuite le MIN démontre des connexions avec les aires striée et péristriée (Hughes, 1980; Norita et Creutzfeldt, 1982) ainsi qu'avec la composante PMLS (Geisert, 1980; Kennedy et Baleydier, 1977; Marcotte et Updyke, 1981; Tong et al., 1982; Wilson, 1982) de même que le PLLS selon nos résultats.

Comparaison avec le système visuel des primates

Dans cette dernière partie de la discussion, nous soulignons d'une façon particulière les similitudes pouvant exister entre certaines régions visuelles du chat et du singe.

A. Similitudes entre ISS et OAa

Des études antérieures (Hubel et Wiesel, 1969; Wright, 1969; Zeki, 1974) ont démontré chez le primate une région visuelle corticale dans le flanc postérieur du sulcus temporal supérieur (OAa) qui est, au point de vue fonctionnel et anatomique, homologue à ISS du chat. Ces deux structures corticales se partagent un certain nombre de caractéristiques communes. D'abord, elles possèdent des cellules avec des champs récepteurs plus larges, pour des parties comparables du champ visuel, que ceux de l'aire 17. Ensuite, la majorité de ces cellules sont sélectives quant à la direction des stimuli et relativement insensibles aux formes. Finalement, elles reçoivent des informations corticales directement des cortex strié et péristrié.

Plus récemment, l'étude de Seltzer et Pandya (1978) appuie les précédentes données et mentionne de plus que OAa est en quelque sorte un relais majeur d'information visuelle entre le cortex strié et l'aire inféro-temporale (IT). Par ailleurs, la région corticale péristriée et IT sont reconnues depuis plusieurs années déjà pour leur implication dans la fonction visuelle (Dean, 1976; Gross, 1973; Gross et al., 1972; Hubel et Wiesel, 1968; Weiskrantz, 1974). Il est clairement établit que les voies corticales qui émanent du cortex visuel primaire passent d'abord dans la ceinture péristriée (aires 18 et 19) puis dans IT (Jones, 1974; Kuypers et al., 1965; Zeki, 1969). De plus, l'étude de Seltzer et Pandya (1978) précise que la portion latérale de l'aire 19, située dans le gyrus pré-occipital, est également une importante source d'afférence à IT. En retour, cette zone corticale envoie des projections à IPa située, tout comme OAa, dans le fundus du sulcus temporal supérieur mais plus rostrallement cependant.

B. Similitudes entre AEV et IT

D'autres caractéristiques observées au niveau du cortex IT du singe (Desimone et Gross, 1979; Seacord et al., 1979) sont vraisemblablement comparables à celles démontrées dans la région AEV du chat (Mucke et al., 1982). En effet, dans les deux cas, les champs récepteurs sont très larges et bilatéraux, contrairement à ceux du cortex primaire qui sont plutôt petits et qui

contiennent des représentations rétinotopiques du champ visuel controlatéral. De plus, ils se révèlent particulièrement sensibles aux stimulations effectuées sur de grandes étendues du champ visuel. Les neurones de IT et de AEV répondent à des stimuli présentés dans une vaste gamme de directions en démontrant toutefois une préférence pour l'une d'elles. Ces mêmes neurones requièrent également des stimulations de formes et de grandeurs spécifiques et qui se déplacent à des vitesses déterminées. De par sa localisation anatomique et de sa distance physique du cortex primaire, AEV est, sur cet autre point, tout à fait comparable aux aires visuelles hautement organisées du primate telle IT (Desimone et Gross, 1979; Olson et Graybiel, 1983).

C. Similitudes entre L_{PM} et P_M

La similitude de certaines régions des systèmes visuels du chat et du singe, telle que démontrée par les études antérieures, peut être davantage renforcée si l'on tient compte de l'organisation des projections thalamo-corticales mises en évidence au cours de la présente expérience. En effet, la répartition axonale démontrée comme originant de L_{PM} et se terminant ipsilatéralement sur AEV et LSS ressemble, en de nombreux points, à celle obtenue chez le primate. Ainsi, la partie médiane (P_M) du complexe thalamique pulvinar (correspondant à L_{PM} du chat) s'arborise aux cortex frontal et temporal, notamment à IT et à

0Aa (Trojanowski et Jacobson (1976). Par conséquent, nos résultats appuient les arguments de Niimi et Kawamura (1973) et de Updyke (1981a), à savoir la prise en considération de la zone LPm du chat comme faisant partie intégrante du complexe thalamique LP.

D. Similitudes au niveau du transfert inter-hémisphérique

Concernant le transfert inter-hémisphérique chez le singe, l'étude de Seacord et al. (1979) démontre que le cortex IT est nécessaire pour l'échange d'information visuelle. Par ailleurs, le splénium et la commissure antérieure doivent être tous deux sectionnés pour éliminer d'une part, le transfert inter-hémisphérique et d'autre part, la capacité des neurones de IT à répondre bilatéralement. De plus, il apparaît que ces deux commissures sont primordiales pour un tel transfert précisément parce qu'elles pourvoient les neurones de IT avec des informations convergeantes des deux demi-champs visuels.

Les récents résultats de Miceli et al. (1984), réalisés chez le chat, montrent des données analogues en ce qui à trait à la participation de la commissure antérieure pour l'acheminement de l'information visuelle de AEV vers son homologue controllatéral. Quant à nos résultats, ils permettent de vérifier qu'une partie des projections de AEV sont dirigées dans cette même zone de l'autre hémisphère via le splénium. Ainsi, le trans-

fert de l'information visuelle de AEV implique les mêmes structures commissurales que IT du primate.

Les similitudes anatomo-fonctionnelles présentées précédemment portent à croire que des aires corticales d'espèces animales différentes puissent avoir une organisation et une fonction très ressemblantes.

E. Recherches ultérieures

A partir de l'ensemble des résultats proposés dans cette étude, un grand nombre d'éclaircissements sont fournis concernant l'organisation anatomique de l'aire visuelle ectosylvienne antérieure. Néanmoins, il reste encore à ce jour des points obscurs. Ainsi, des recherches ultérieures pourraient se concentrer sur la répartition laminaire corticale des afférences au complexe thalamique LP. Pour ce faire, il s'agirait d'injecter des traceurs fluorescents rétrogrades dans les différentes subdivisions du complexe LP et d'observer subséquemment la distribution du marquage au niveau du cortex visuel, notamment dans AEV. En utilisant des techniques de marquages cellulaires orthogrades (WhA-HRP, autoradiographie, Fink-Heimer), il serait également possible de mettre en évidence les sites de terminaisons des projections corticales (de AEV, LSS, 17/18) afférentes au complexe LP. De plus, l'existence éventuelle d'une boucle de connexions cortico-thalamo-corticales impliquant AEV, LSS et les zones LPi, LPm et/ou LPm serait vraisemblablement

révélée. Il est également permis de penser que certaines cellules respectivement de AEV et LSS puissent être à l'origine de connexions collatéralisées sur LPi et/ou LPm.

Certains résultats obtenus nécessitent une investigation sur un plus grand nombre d'animaux, particulièrement les projections AEV-17/18. Ces données n'ont encore jamais été démontrées par d'autres études et demandent donc une interprétation prudente. Quoiqu'il en soit, cette étude ne saurait se restreindre à l'identification de relations anatomiques entre des régions visuelles. En effet, elle peut servir de base pour des investigations physiologiques et comportementales. Ainsi, il serait intéressant de vérifier l'effet de lésions dans AEV chez des chats soumis à des tâches d'apprentissages.

Conclusion

L'objectif de cette étude était, dans un premier temps, d'apporter de nouveaux renseignements concernant l'organisation anatomique d'une zone corticale récemment reconnue comme ayant des propriétés visuelles, soit l'aire visuelle ectosylvienne antérieure (AEV); dans un deuxième temps, d'examiner la distribution différentielle et les couches des cellules à l'origine de projections afférentes et efférentes sur AEV.

Afin d'effectuer ces investigations, dix chats adultes ont reçu des injections intra-corticales de fluorochromes dans AEV, l'aire suprasylvienne latérale (LSS) et les cortex visuels strié et péristrié selon différentes combinaisons (un et/ou l'autre des hémisphères). L'identification des connexions axonales liées à AEV a porté sur trois niveaux: 1) intra-hémisphérique, 2) inter-hémisphérique et 3) thalamo-cortical.

Les résultats obtenus suite à l'utilisation de la technique de marquage rétrograde multiple en fluorescence montrent que AEV est inter-liée avec des structures aux trois niveaux encéphaliques investigués.

D'abord au niveau intra-hémisphérique, AEV est à l'origine de projections sur le cortex strié et est en relation bidirectionnelle avec LSS. De plus AEV envoie, par branchement axo-

nal, des connexions à la fois au cortex strié et LSS. Quant au niveau inter-hémisphérique, AEV envoie des connexions axonales sur son homologue ainsi que sur les aires 17 et LSS. En retour, AEV reçoit des afférences de AEV et LSS de l'autre hémisphère. De plus, AEV est impliquée dans des projections croisées par voies collatéralisées sur l'aire 17 et LSS. Le transfert d'information visuelle inter-hémisphérique à partir de AEV semblerait emprunter les portions du corps calleux situées en avant du splénium. Par ailleurs au niveau thalamo-cortical, AEV reçoit des afférences des subdivisions médiane (LPm) et intermédiaire (LPi) du complexe thalamique latéral postérieur (LP). En outre, une projection originant de la zone limite LPi-LPm se distribue, par branchement axonal collatéralisé, sur AEV et LSS.

Les différents résultats anatomiques observés tendent à démontrer un rôle fonctionnel commun entre AEV et LSS. Ces données ainsi que celles d'autres études physiologiques et comportementales suggèrent des similitudes dans l'organisation anatomo-fonctionnelle entre AEV du félin et le cortex inféro-temporal (IT) du singe (Desimone et Gross, 1979; Miceli et al., 1984; Olson et Graybiel, 1983; Seltzer et Pandya, 1978).

Appendice
Liste des abréviations

Liste des abréviations¹

À, Al	: Couches du noyau géniculé latéral
AEV	: Aire visuelle ectosylvienne antérieure
ALLS	: Partie antérolatérale de l'aire suprasylvienne latérale
AMLS	: Partie antéromédiane de l'aire suprasylvienne latérale
'C	: Celcius
C, Cl-C3	: Couches du noyau géniculé latéral
cm ³	: Centimètre cube
CC	: Corps calleux
CS	: Colliculus supérieur
DLS	: Partie dorsolatérale de l'aire suprasylvienne latérale
EB	: Evans Blue
FB	: Fast Blue
g	: Gramme
h	: Heure
HRP	: Horseradish peroxidase
i.m.	: Intra-musculaire
IPa	: Partie antérieure du sulcus temporal supérieur
IT	: Partie inférieure du lobe temporal
kg	: Kilogramme
LGNd	: Partie dorsale du noyau géniculé latéral
LI	: Noyau lateralis intermedius
LP	: Complexe thalamique latéral postérieur
LPi	: Partie intermédiaire du complexe thalamique latéral postérieur
LPl	: Partie latérale du complexe thalamique latéral postérieur
LPm	: Partie médiane du complexe thalamique latéral postérieur

LSS	:	Aire suprasylvienne latérale
u	:	Micron
ul	:	Microlitre
mg	:	Milligramme
min	:	Minute
MIN	:	Noyau intralaminaire
mm	:	Millimètre
nm	:	Nanomètre
NP	:	Noyau postérieur de Rioch
NY	:	Nuclear Yellow
OA	:	Gyrus pré-occipital (aire 19)
OAa	:	Partie postérieure du sulcus temporal supérieur
OB	:	Cortex péristraïé
OC	:	Cortex strié
PLLS	:	Partie postérolatérale de l'aire suprasylvienne latérale
PM	:	Partie médiane du complexe thalamique pulvinar
PMLS	:	Partie postéromédiane de l'aire suprasylvienne latérale
PU	:	Noyau pulvinar
P/V	:	Rapport poids/volume
s	:	Seconde
SG	:	Noyau supragéniculé
u.i.	:	Unité internationale

¹Traduction libre extraite de Mucke et al. (1982) et de Updyke (1977, 1983).

Remerciements

L'auteur désire exprimer une grande reconnaissance à son directeur de mémoire, monsieur Dom Miceli, Ph.D., pour l'assistance et l'encouragement qu'il lui a témoigné tant au niveau de l'expérimentation que de l'élaboration de ce manuscrit. L'auteur tient aussi à souligner les nombreuses connaissances qu'il a acquises dans le domaine de la recherche en neuroanatomie en travaillant sous sa direction. Sa gratitude va enfin à toute l'équipe du laboratoire de neuropsychologie expérimentale, particulièrement à mesdames Louise Tremblay et Rolande C. Benoît pour leur aide et conseils techniques.

L'auteur veut remercier d'une façon toute spéciale son épouse, Marie-Mireille, pour le support moral qu'elle lui a manifesté tout au long de la réalisation de ce mémoire.

Références

- ALBUS, K. (1975). A quantitative study of the projection area of the central and the paracentral visual field in area 17 of the cat. I. The precision of the topography. Experimental brain research, 24, 159-179.
- ALBUS, K., BECKMANN, R. (1980). Second and third visual areas of the cat: Interindividual variability in retinotopic arrangement and cortical location. Journal of physiology (London), 299, 247-276.
- BENTIVOGLIO, M., KUIPERS, H.G.J.M., CATSMAN-BERREVOTZ, C.E., LOEWS, H., DANN, O. (1980). Two new fluorescent retrograde neuronal tracers which are transported over long distances. Neuroscience letters, 18, 25-30.
- BERLUCCI, G. (1972). Anatomical and physiological aspects of visual functions of corpus callosum. Brain research, 32, 371-392.
- BERLUCCI, G., SPRAGUE, J.M., LEPORE, F., MASCETTI, G.G. (1978). Effects of lesions of areas 17, 18 and 19 on interocular transfer of patterns discrimination in split-chiasm cats. Experimental brain research, 31, 275-297.
- BERMAN, A.L. (1968). The brain stem of the cats: a cytoarchitectonic atlas with stereotaxic coordination. Madison: University of Wisconsin Press.
- BERMAN, N. (1977). Connections of the prepectum in the cat. Journal of comparative neurology, 174, 227-254.
- BERMAN, N., JONES, E.G. (1977). A retino-pulvinar projection in the cat. Brain research, 134, 237-248.
- 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.
- BURROWS, G.R., HAYBOW, W.R. (1971). The organization of the thalamo-cortical visual pathways in the cat. An experimental degeneration study. Brain research evolution, 4, 220-272.

- CALDWELL, R.B., MIZE, R.R. (1981). Superior colliculus neurons which projects to the cat lateral posterior complex have varying morphologies. Journal of comparative neurology, 203, 53-66.
- CAMARDA, R., RIZZOLATTI, G. (1976). Visual receptive fields in the lateral suprasylvian area (Clare-Bishop area) of the cat. Brain research, 101, 427-443.
- CAVADA, C., REINOSO-SUAREZ, F. (1981a). Interhemispheric corticocortical connections to the prefrontal cortex in the cat. Neuroscience letters, 24, 211-214.
- CAVADA, C., REINOSO-SUAREZ, F. (1981b). Intrahemispheric corticocortical afferent connections of the prefrontal cortex in the cat. Brain research, 223, 128-133.
- CRANFORD, J.L., LADNER, S.J., CAMPBELL, C.B.G., NEFF, W.D. (1976). Efferent projections of the insula and temporal neocortex of the cat. Brain research, 112, 195-210.
- DEAN, P. (1976). Effects of inferotemporal lesions on the behavior of monkeys. Psychological bulletin, 83, 41-71.
- DESIMONE, R., GROSS, C.G. (1979). Visual areas in the temporal cortex of the macaque. Brain research, 178, 363-380.
- ELBERGER, J.A., SMITH, E.L. (1983). Binocular properties of lateral suprasylvian cortex are not affected by neonatal corpus callosum section. Brain research, 278, 295-298.
- GAREY, L.J., JONES, E.G., POWELL, T.P.S. (1968). Interrelationships of striate and extrastriate cortex with the primary relay sites of the visual pathway. Journal comparative neurology, neurosurgery and psychiatry, 31, 135-157.
- GAREY, L.J., POWELL, T.P.S. (1967). The projection of the lateral geniculate nucleus upon the cortex in the cat. Proceedings of the royal society of London, 169b, 107-126.
- GEISERT, J.R. (1980). Cortical projections of the lateral geniculate nucleus in the cat. Journal of comparative neurology, 190, 793-812.
- GODFRAIND, J.M., KEULDERS, M., VERAART, C. (1972). Visual properties of neurons in pulvinar, nucleus lateralis posterior and nucleus suprageniculatus thalami in the cat. Brain research, 44, 503-526.

- GRAYBIEL, A.M. (1972a). Some ascending connections of the pulvinar and nucleus lateralis posterior of the thalamus in the cat. Brain research, 44, 99-125.
- GRAYBIEL, A.M. (1972b). Some extrastriate visual pathways in the cat. Investigative ophthalmology, 11, 322-333.
- GRAYBIEL, A.M., BERSON, D.M. (1980). Histochemical identification and afferent connections of subdivisions in the lateralis posterior-pulvinar complex and related thalamic nuclei in the cat. Neuroscience, 5, 1179-1238.
- GROSS, C.G. (1973). Inferotemporal cortex and vision, in J.M. Sprague (Ed.): Progress in physiological psychology, vol. 5 (pp. 77-123). New York: Academic Press.
- 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.
- GUILOFF, R.D., LIFSCHITZ, W.S., ORMENO, G.O., ADRIAN, H.A. (1971). Visual evoked potentials in cortical auditory and anterior ectosylvian areas of cat. Vision research, 11 (3), 339-364.
- HEATH, C.J., JONES, E.G. (1971). The anatomical organization of the suprasylvian gyrus of the cat. Ergebnisse der anatomi- my und entwicklungsgeschichte, 45, 1-64.
- HENRY, G.H., LUND, J.S., HARVEY, A.R. (1978). Cells of the striate cortex projecting to the Clare-Bishop area of the cat. Brain research, 151, 154-158.
- HICKS, T., GUIDES, C.A. (1983). Neuropharmacological properties of electrophysiologically identified, visually responsive neurons of the posterior lateral suprasylvian area. Experimental brain research, 42, 157-173.
- HOLLANDER, H., VANEGAS, H. (1977). The projection from the lateral geniculate nucleus onto the visual cortex in the cat. Journal of comparative neurology, 173, 519-536.
- HUBEL, D.H., WIESEL, T.N. (1965). Receptive fields and functional architecture in two non-striate visual areas (18 and 19) of the cat. Journal of neurophysiology, 28, 229-289.
- HUBEL, D.H., WIESEL, T.N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey prestriate cortex. Journal of physiology (London), 195, 215-243.

- 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. (1969). Visual area of the lateral suprasylvian gyrus (Clare-Bishop area) of the cat. Journal of physiology (London), 202, 251-260.
- HUGHES, H.G. (1980). Efferent organization of the cat pulvinar complex with a note on bilateral claustro-cortical and reticulo-cortical connections. Journal of comparative neurology, 193, 937-963.
- ITOH, K. (1977). Efferent projections of the pretectum in the cat. Experimental brain research, 30, 89-105.
- ITOH, K. (1979). A cerebello-pulvinar projection in the cat as visualized by the use of anterograde transport of horseradish peroxidase. Brain research, 171, 131-134.
- JONES, E.G. (1974). The anatomy of extrageniculostriate visual mechanisms, in F.O. Schmitt, F.G. Worden (Ed.): The neurosciences: Third study programm (pp. 215-227). Cambridge: M.I.T. Press.
- JOUANDET, M.L. (1982). Neocortical and basal telencephalic origins of the anterior commissure of the cat. Neuroscience, 2, 1731-1752.
- KAWAMURA, K. (1973). Corticocortical fiber connections of the cat cerebrum. III. The occipital region. Brain research, 51, 41-60.
- KAWAMURA, S., FUKUSHIMA, N., HATTORI, S. (1979). Topographical origin and ganglion cell type of the retino-pulvinar projection in the cat. Brain research, 173, 419-429.
- KAWAMURA, K., NAITO, J. (1981). Corticocortical neurons projecting to the medial and lateral banks of the middle suprasylvian sulcus in the cat: An experimental study with the horseradish peroxidase method. Journal of comparative neurology, 193, 1009-1022.
- KAWAMURA, S., SPRAGUE, J.M., NIIMI, K. (1974). Corticofugal projections from the visual cortices to the thalamus, pretectum and superior colliculus in the cat. Journal of comparative neurology, 158, 339-362.

- KENNEDY, H., BALLYDIER, C. (1977). Direct projections from thalamic intralaminar nuclei to extra-striate visual cortex in the cat traced with horseradish peroxidase. Experimental brain research, 28, 133-140.
- KIEVIT, J., KUYPERS, H.G.J.M. (1977). Organization of the thalamo-cortical connections to the frontal lobe in the rhesus monkey. Experimental brain research, 29, 299-322.
- KUYPERS, H.G.J.M., BENTIVOGLIO, M., CATSMAN-BERREVOETZ, C.E., BHAROS, A.T. (1980). Double retrograde neuronal labeling through divergent axon collaterals, using two fluorescent tracers with the same excitation wave-length, which label different features of the cell. Experimental brain research, 40, 383-392.
- KUYPERS, H.G.J.M., CATSMAN-BERREVOETZ, C.E., FADT, R.E. (1977). Retrograde axonal transport of fluorescent substances in the rat's forebrain. Neuroscience letters, 6, 127-135.
- KUYPERS, H.G.J.M., SWARCBART, H., MISHKIN, M., ROSVOLD, H.E. (1965). Occipito-temporal cortico-cortical connections in the rhesus monkey. Experimental neurology, 11, 245-262.
- LEVAY, S., GIBERT, C.D. (1976). Laminar patterns of geniculocortical projection in the cat. Brain research, 113, 1-19.
- LEVENTHAL, A.G., KEENS, J., TORK, I. (1980). The afferent ganglion cells and cortical projections of the retinal recipient zone (RRZ) of the cat's pulvinar complex. Journal of comparative neurology, 194, 535-554.
- MACIENIEZ, R.J. (1975). Thalamic afferents to area 17, 18 and 19 of the cat cortex traced with horseradish peroxidase. Brain research, 84, 308-312.
- MARCOTTE, R.R., UPDYKE, B.V. (1981). Thalamic projections onto the visual areas of the middle suprasylvian sulcus in the cat. The anatomical record, 199, 160a.
- MARKOWITSCH, H.J., PRITZEL, M., DIVAC, I. (1978). The prefrontal cortex of the cat: Anatomical subdivisions based on retrograde labeling of the cells in the mediodorsal thalamic nucleus. Experimental brain research, 32, 335-344.
- MARZI, C.A., ANTONINI, A., DI STEPHANO, M., LEGG, C.R. (1982). The contribution of the corpus callosum to receptive fields in the lateral suprasylvian areas of the cat. Behavioral brain research, 4, 155-176.

- McNAIR, J.L., AVENDANO, C. (1980). Cortico-cortical afferents of the motor cortex in the cat. Neuroscience letters, 5, 110.
- MICELI, D., GAGNON, R., PTITO, M., REPERANT, J. (1983). Projections of the anterior ectosylvian visual upon areas 17/18 and lateral suprasylvian in the cat as demonstrated by the retrograde multiple-label fluorescence technique. Society for neuroscience abstract, 2, 1219.
- MICELI, D., PTITO, M., LEPORE, J., REPERANT, J. (1984). Interhemispheric connections of the anterior ectosylvian visual area in the cat. ARVO abstracts.
- MORAN, A., AVENDANO, C., REINOSO-SUAREZ, F. (1981). Thalamo-cortical projections to the motor cortex in the cat. The anatomical record, 199, 176a-177a.
- MUCKE, L., NORITA, M., BENEDEK, G., CREUTZFELDT, O. (1982). Physiologic and anatomic investigation of a visual cortical area situated in the ventral bank of the anterior ectosylvian sulcus of the cat. Experimental brain research, 46, 1-11.
- NIIMI, K., KUWAHARA, E. (1973). The dorsal thalamus of the cat and comparison with monkey and man. Journal für hirnforschung, 14, 303-325.
- NIIMI, K., MATSUOKA, H., AISOKA, T., OKADO, Y. (1981a). Thalamic afferents to the prefrontal cortex in the cat traced with horseradish peroxidase. Journal für hirnforschung, 22, 221-241.
- NIIMI, K., MATSUOKA, H., YAMAZAKI, Y., MATAUMOTO, H. (1981b). Thalamic afferents to the visual cortex in the cat studied by retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. Brain, behavior and evolution, 18, 114-139.
- NIIMI, K., SPRAGUE, J.M. (1970). Thalamo-cortical organization of the visual system in the cat. Journal of comparative neurology, 138, 219-250.
- NORITA, M., CREUTZFELDT, O.D. (1982). An HRP and ^{3}H -apo HRP study of the thalamus projections to visual cortical areas. Archives italiennes de biologie, 33(2-3), 269-275.
- OLSON, C.R., GRAYBIEL, A.M. (1983). An outlying visual area in the cerebral cortex of the cat. Progress in brain research, 58, 239-245.

- OLSON, C.R., GRAYBIEL, A.M. (1981). A visual area in the anterior ectosylvian sulcus of the cat. Society for neuroscience abstract, 2, 831.
- 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., EIBERGER, A.J., BERMAN, N., MURPHY, E.H. (1980). Binocularity in the cat visual cortex is reduced by sectioning the corpus callosum. Science, 207, 1097-1099.
- PTITO, M., LEFORT, F., LASSONDE, M., NICELI, D. (1981). Le rôle du corps calleux et autres commissures dans le transfert interhémisphérique de l'information visuelle. Revue canadienne de biologie, 40, 61-68.
- RACZKOWSKI, D. (1979). Connections of the LP-Pulvinar complex with the extrastriate visual cortex in the cat. Society for neuroscience abstract, 5, 803.
- RACZKOWSKI, D., ROSENQUIST, A.C. (1980). Connections of the parvocellular C laminae of the dorsal lateral geniculate nucleus with visual cortex in the cat. Brain research, 199, 447-451.
- RIOCH, D.M. (1929). Studies on the diencephalon of carnivora - I. The nuclear configuration of the thalamus, epithalamus, and hypothalamus of the dog and cat. Journal of comparative neurology, 49, 1-119.
- ROBERTSON, R.T., CUMMINGHAM, T.J. (1981). Organization of corticothalamic projections from parietal cortex in the cat. Journal of comparative neurology, 199, 569-585.
- RODA, J.M., REINOSO-SUAREZ, F. (1983). Topographical organization of the thalamic projections in the cortex of the anterior ectosylvian sulcus in the cat. Experimental brain research, 49, 131-139.
- SEACORD, L., GROSS, C.G., KISHKIN, M. (1979). Role of inferior temporal cortex in interhemispheric transfer. Brain research, 162, 259-272.
- SEGRAVES, R.A., ROSENQUIST, A.C. (1982a). The afferent and efferent callosal connections of retinotopically defined areas in the cat cortex. Journal of neuroscience, 2, 1090-1107.

- SEGRAVES, M.A., ROSENQUIST, A.C. (1982). The distribution of the cells of origin of callosal projections in the cat visual cortex. Journal of neuroscience, 2, 1079-1089.
- SEITZER, B., PANDYA, D.N. (1978). Afferent cortical connections and architectonics of the superior temporal sulcus and surrounding cortex in the rhesus monkey. Brain research, 149, 1-24.
- SHATZ, C.J. (1977). Abnormal interhemispheric connections in the visual system of Boston Siamese cats. A physiological study. Journal of comparative neurology, 171, 229-246.
- SHOUMURA, K. (1981). Further studies on the size specificity of commissural projecting neurons of layer III in areas 17, 18, 19 and the lateral suprasylvian area of the cat's visual cortex. Archivum histologicum japonicum, 44, 51-69.
- SHOUMURA, K. (1972). Patterns of fiber degeneration in the lateral wall of the suprasylvian gyrus (Clare-Bishop area) following lesions in the visual cortex in cats. Brain research, 43, 264-267.
- SHOUMURA, K., ITOH, K. (1972). Intercortical projection from the lateral wall of the suprasylvian gyrus, the Clare-Bishop area, of the cat. Brain research, 29, 536-539.
- SPEAR, P.S., BAUMANN, T.F. (1975). Receptive field characteristics of single neurons in the lateral suprasylvian visual area of the cat. Journal of neurophysiology, 38, 1403-1420.
- SFRAGUL, J.M., BEREUCCHI, G., RIZZOLATTI, G. (1973). The role of the superior colliculus and pretectum in vision and visually guided behavior, in D. Janeson, D.M. Hurvich (Ed.): Handbook of sensory physiology (pp. 27-201). Springer: Berlin Heidelberg New York.
- SQUATRITO, S., GALLETTI, C., BATTAGLINI, P.P., RIVA SANSEVERINO, E. (1981a). Bilateral cortical projections from cat visual areas 17 and 18. An autoradiographic study. Archives italiennes de biologie, 112, 1-20.
- SQUATRITO, S., GALLETTI, C., MAIAZZI, M.G., BATTAGLINI, P.P. (1981b). Cortical visual input to the orbito-insular cortex in the cat. Brain research, 221, 71-79.
- SYMONDS, L.L., ROSENQUIST, A.C., EDWARDS, S.B., PALMER, T.A. (1981). Projections of the pulvinar-lateral posterior complex to visual cortical areas in the cat. Neuroscience, 10, 1995-2020.

- TONG, L., KALIL, R.E., SPEAR, P.D. (1982). Thalamic projections to visual areas of the middle suprasylvian sulcus in cat. Journal of comparative neurology, 212, 103-117.
- TROJANOWSKI, J.Q., JACOBSON, S. (1976). The areal and laminar distribution of cortical pulvinar efferents in rhesus monkey. Journal of comparative neurology, 169, 371-392.
- TUSA, R.J., PALMER, T.A., ROSENQUIST, A.C. (1981). Multiple cortical visual areas in cat, in C.N. Woolsey (Ed.): Cerebral localization in somatic, visual and auditory systems, Vol. 7b. New York: Humana Press.
- UPDYKE, B.V. (1982b). An additional retinotopically organized visual area (PS) within the cat's posterior suprasylvian sulcus and gyrus. Society for neuroscience abstract, 8, 810.
- UPDYKE, B.V. (1983). A reevaluation of the functional organization and cytoarchitecture of the feline lateral posterior complex, with observations on adjoining cell groups. Journal of comparative neurology, 219, 143-181.
- UPDYKE, B.V. (1981b). Multiple representations of the visual field: Cortico-thalamic and thalamic organization in the cat, in C.N. Woolsey (Ed.): Cortical sensory organization, Vol. 2, (pp. 83-101). New-Jersey: Human Press.
- UPDYKE, B.V. (1981a). Projections from visual areas of the middle suprasylvian sulcus onto the lateral posterior complex and adjacent thalamic nuclei in cat. Journal of comparative neurology, 201, 477-506.
- UPDYKE, B.V. (1977). Topographic organization of the projections from the cortical areas 17, 18 and 19 onto the thalamus, pretectum and superior colliculus in the cat. Journal of comparative neurology, 172, 81-122.
- VAN der KOOY, D., KUIPERS, H.G.J.M., CATSMAN-BERREVOETZ, C.E. (1979). Single mammillary body cells with divergent axon collaterals. Demonstration by a single fluorescent retrograde labeling technique in the rat. Brain research, 158, 189-196.
- WEISKRANTZ, L. (1974). The interaction between occipital and temporal cortex in vision: an overview, in F.G. Worden (Ed.): The neurosciences: Third study program (pp. 189-204). Cambridge: M.I.T. Press.

- WILSON, J.R. (1982). An electron microscopic comparison of the medial interlaminar nucleus and the A laminae in the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. Journal of comparative neurology, 212, 89-101.
- WILSON, J.R., FRIEDLANDER, M.J., SHERMAN, S.M. (1980). Synaptic A morphology of X- and Y- cells in the cat's dorsal lateral geniculate nucleus. Society for neuroscience abstracts, 6, 583.
- WILSON, M.E. (1968). Cortico-cortical connections of the cat visual areas. Journal of physiology (London), 102, 375-386.
- WILSON, M.E., CRAGG, B.G. (1967). Projections from the lateral geniculate nucleus in the cat and monkeys. Journal of physiology (London), 101, 677-692.
- WRIGHT, M.J. (1969). Visual receptive fields of cells in a cortical area remote from striate cortex in the cat. Nature, 223, 973-975.
- ZEKI, S.M. (1974). Functional organization of a visual area in the posterior bank of the superior temporal sulcus of the rhesus monkey. Journal of physiology (London), 236, 549-573.
- ZEKI, S.M. (1969). The secondary visual areas of the monkey. Brain research, 13, 197-226.