

Calcul différentiel neuronal et architectures fonctionnelles

Jean Petitot (EHES-PSL)

2018

1 Introduction

1. Les progrès spectaculaires des techniques d'enregistrement et d'imagerie ont transformé le cerveau de "boîte noire" en boîte un peu plus transparente. Cette révolution des moyens d'observation a conduit à une complète transformation de tout ce qui implique des activités mentales puisque l'on peut désormais se proposer d'en explorer scientifiquement les activités neuronales sous-jacentes et/ou corrélatives. D'où la prolifération naturelle et justifiée du préfixe "neuro" devant tout un ensemble de disciplines classiques, qu'elles soient psychologiques, linguistiques, esthétiques, sociologiques, anthropologiques, économiques, etc.

2. Deux aspects essentiels des réseaux neuronaux constituant les différentes aires cérébrales primaires sont leur modularité (leur composition à partir de modules neuro-anatomiquement définissables) et leur connectivité (axones, arbres dendritiques, synapses). Cette dernière est très spécifique pour chaque réseau et définit ce que l'on appelle son "*architecture fonctionnelle*". Si l'on pense l'activité neuronale sous-jacente et/ou corrélative à une activité mentale comme une implémentation dans un hardware, alors on peut dire que la spécificité des architectures fonctionnelles signifie que les hardwares neuronaux de ces aires primaires sont *dédiés*.

3. Sur le plan de la modélisation, l'univers des neuromathématiques s'est évidemment considérablement développé. Des modèles de champs récepteurs et de profils récepteurs neuronaux inspirés des analyses en ondelettes en théorie du signal, des modèles d'activités sous-liminaire et supra-liminaire (trains de potentiels d'action) de neurones individuels en termes d'équations différentielles dérivant de celles de Hodgkin et Huxley ou FitzHugh et Nagumo, des énormes systèmes d'équations différentielles modélisant en ces termes des réseaux neuronaux complexes dont on étudie les propriétés de synchronisation, les rythmes, etc., jusqu'à des modèles de dynamiques globales décrivant des interactions entre plusieurs aires, le domaine d'investigation est immense.

4. Dans cet univers neuromathématique, ce que nous avons proposé d'appeler *neurogéométrie* se focalise sur l'utilisation de concepts fondamentaux de *géométrie* différentielle. Dans le cas de la perception visuelle qui nous intéressera ici (il y en a bien d'autres, par exemple dans le système vestibulaire ou le système moteur, dans la perception auditive ou haptique) la neurogéométrie ne concerne qu'un aspect très précis et très limité, mais fondamental et problématique. C'est un fait d'expérience que la perception visuelle, avec son rapport constitutif à la motricité, est fortement structurée géométriquement et que sa phénoménologie et ses intuitions sont à la source de nombreuses théories mathématiques : la géométrie métrique euclidienne classique depuis l'antiquité, la géométrie projective depuis la Renaissance, la géométrie différentielle depuis le calcul infinitésimal et intégral au XVII^e siècle (mais cela remonte en fait à Archimède), la géométrie riemannienne (faut-il rappeler les liens entre Riemann et Herbart, ainsi que la réponse de Helmholtz [28] au texte fonda-

teur de Riemann [49]), ou encore la réinterprétation des différentes géométries en termes de théorie des groupes (faut-il rappeler des textes de Poincaré comme [48]). Il y a une énorme masse de travaux successifs, accumulés génération après génération, sur l'enracinement de différentes théories mathématiques dans la phénoménologie de la perception visuelle.¹

Conformément à ce qui a été dit plus haut, toute ces traditions scientifiques d'une richesse et d'une diversité inouïes doivent être entièrement repensées en termes de fondements neuronaux.

C'est en particulier le cas pour la géométrie différentielle des courbes (et aussi des surfaces mais, pour simplifier, nous ne parlerons ici que des courbes). Dans les scènes visuelles nous voyons partout des formes délimitées par des contours qui sont des lignes avec des tangentes, des courbures, des points d'inflexion, des points de rebroussement, des coins, des croisements. Nous savons parfaitement décrire toutes ces données locales en termes de calcul différentiel. Nous avons tous appris à l'école comment se calculent la tangente en un point à une courbe comme limite de sécantes ou la courbure comme inverse du rayon du cercle osculateur.

Mais quelle peut être l'implémentation neuronale de tels algorithmes différentiels? La neurogéométrie concerne ici la compréhension *des architectures fonctionnelles dédiées implémentant un calcul différentiel neuronal*.

2 La difficulté principale

Dans la mesure où toute donnée différentielle concerne des petites variations de position, les aires visuelles primaires concernées doivent être rétinotopiques et les modèles de leurs architectures fonctionnelles doivent être élaborées sur cette base. La rétinotopie d'une aire primaire C , à savoir l'existence d'une projection ρ de C sur la rétine R décomposant C en micro-modules C_a paramétrés par les positions a de R de façon régulière, pose un problème délicat. Les aires $V1$ et $V2$ semblent rétinotopiques, mais déjà l'aire $V4$ (aire essentielle au traitement de la couleur que Semir Zeki a profondément étudiée) n'est plus rétinotopique. On sait que la hiérarchie anatomique des aires n'implique en rien un traitement feedforward hiérarchique des informations. Comme l'ont expliqué Jay Hegdé et Daniel Jay Felleman dans [27],

“the anatomical hierarchy cannot be taken as a strict flowchart of visual information.”

Pour des données expérimentales et des références à ce sujet, le lecteur intéressé pourra consulter les chapitres sur les aires visuelles dans mon ouvrage [47].

Ceci dit, les progrès vertigineux des méthodes d'enregistrement d'activités neuronales depuis les travaux pionniers de Vernon Mountcastle, David Hubel et Torsten Wiesel et de l'imagerie optique in vivo (“in vivo optical imaging based on activity-dependent intrinsic signals”) depuis les travaux pionniers d'Amiram Grinvald et Tobias Bonhoffer ont permis d'accéder à des renseignements très précis sur les architectures fonctionnelles rétinotopiques primaires. La question devient donc de comprendre comment celles-ci peuvent se relier au calcul différentiel. Nous allons voir que pour ce faire il faut utiliser, pour des raisons fondationnelles de principe, des formulations non classiques du calcul différentiel, formulations sophistiquées dues à de grands géomètres comme Pfaff, Frobenius, Lie, Darboux, (Élie) Cartan, Weyl ou Goursat.

1. Cf. l'Introduction de notre ouvrage [47]

2.1 Champs et profils récepteurs

La difficulté principale vient de la façon dont les neurones (du moins ceux des aires visuelles primaires qui nous intéressent ici) détectent les traits (“features”, “cues”) auxquels ils sont dédiés dans la géométrie fonctionnelle. A travers la connectivité neuronale rétino-géniculo-corticale et intracorticale, chaque neurone est lié à un petit domaine de la rétine appelé son champ récepteur et il traite le signal optique en agissant comme un filtre dont la fonction de transfert s’appelle son profil récepteur. Le lecteur trouvera de très nombreuses précisions dans nos travaux cités en bibliographie.

Beaucoup de profils récepteurs sont des dérivées de gaussiennes² G ou des patches de Gabor (*i.e.* des fonctions sinusoidales modulées par des gaussiennes G) et la largeur σ de G définit une *échelle*. Le filtrage du signal optique possède le statut d’une analyse en ondelettes, autrement dit d’une analyse de Fourier spatialement localisée et multi-échelle (cf. Mallat [35]). Il est important de souligner à ce propos que ce type d’analyse du signal est un compromis, que l’on cherche à rendre optimal, entre, d’un côté, une représentation spatiale et, d’un autre côté, une représentation fréquentielle.³ La façon dont, à différents niveaux de traitement, les types de profils récepteurs (*i.e.* d’ondelettes) se transforment pose un joli problème. Par exemple, dans sa thèse [3] dirigée par Daniel Bennequin, Alexandre Afgoustidis a montré comment des profils récepteurs de cellules ganglionnaires ou de neurones du corps genouillé latéral, qui sont des laplaciens de gaussiennes à symétrie de rotation, peuvent, en se regroupant, briser cette symétrie et engendrer des profils récepteurs de neurones simples de $V1$, qui ont, eux, une orientation privilégiée.

Ceci dit, quelle que soit la forme de son profil récepteur, un neurone dédié à la détection d’une multi-variable v (par exemple un triplet (a, p) d’une position a dans le plan et d’une orientation p en a) code à chaque instant (par exemple au moyen de son taux de décharge de potentiels d’action, ou “firing rate”, dans ce qu’on appelle le “rate coding”) une et une seule valeur numérique de v . En ce sens, il traite des données *ponctuelles*, ou mieux σ -ponctuelles – “point-like” – à l’échelle σ définie par la taille de son profil récepteur.

Bref, comme le souligne Jan Koenderink, les neurones sont des “point processors”. Cela soulève un problème fondamental pour comprendre comment peut bien être implémenté un calcul différentiel neuronal.

2.2 Prolongement et intégration

En effet, quand on idéalise mathématiquement cette situation on passe à la limite $\sigma = 0$, *i.e.* à des données ponctuelles. Or, si l’on s’en tient aux intuitions classiques, il est apparemment *impossible* de construire un calcul différentiel à partir de données ponctuelles finies. Un calcul différentiel neuronal serait donc *antinomique*.

Pour avoir une chance de dépasser cette antinomie, il faut pouvoir résoudre deux problèmes qui plongent jusqu’aux racines du calcul différentiel.

1. Comprendre comment des données différentielles (orientations, directions, tangentes, courbures, etc.), c’est-à-dire locales au sens de multi-ponctuelles peuvent être malgré tout reformulées en termes ponctuels au moyen de *formats* et de structures appropriées. Dans les formulations “sophistiquées” que nous venons d’évoquer, ce problème s’appelle celui du “prolongement”.

2. Cf. par exemple [44]

3. Cette dualité est bien connue en physique puisqu’il s’agit de la dualité onde-corpuscule en mécanique quantique. D’ailleurs, Gabor a introduit les fonctions dites depuis “de Gabor” comme des compromis position/fréquence optimisant les relations d’incertitude de Heisenberg. C’est la même problématique que nous rencontrons ici (cf. Barbieri-Citti-Sanguinetti-Sarti [5]).

2. Comprendre comment ces données différentielles locales prolongeant des données ponctuelles peuvent être intégrées en structures géométriques globales (lignes, bords, contours, formes, etc.). C'est le problème de l'intégration.

Le second problème correspond aux intuitions classiques. Sa difficulté dans notre contexte vient de son lien avec le premier problème qui, lui, est complètement non-classique. Il s'agit en effet, répétons-le, de savoir si l'on peut formuler le calcul différentiel dans un format ponctuel.

Jan Koenderink a beaucoup insisté sur ce point crucial :

“Geometrical features [are] multilocal objects, *i.e.*, in order to compute [boundary or curvature] the processor would have to look at different positions simultaneously, whereas in the case of jets⁴ it could establish a format that provides the information by addressing a single location. Routines accessing a single location may aptly be called *point processors*, those accessing multiple locations *array processors*. The difference is crucial in the sense that point processors need no geometrical expertise at all, whereas array processors do (e.g., they have to know the environment or neighbours of a given location). ” ([32], p.374)

C'est bien le point : les aires visuelles primaires rétinitopiques doivent effectuer leurs tâches géométriques en ne mettant en jeu aucune “expertise” géométrique (aucun “geometrical knowhow”). Mais cela n'est possible que si la géométrie concernée s'y trouve neurale-ment câblée de façon à ce que “être activé” devienne équivalent à “faire de la géométrie différentielle”.

Et c'est précisément à cela que sert une architecture fonctionnelle.

3 La Neurogéométrie comme géométrie “from within”

La Neurogéométrie concerne donc ici la géométrisation *interne* – immanente – des connectivités de la vision de bas niveau, et non pas la géométrie “transcendante” classique de l'espace perçu externe. Pour utiliser une belle expression de Gromov (à propos de la géométrie sous-riemannienne), elle vise à modéliser l'espace perçu *from within*, à partir de l'implémentation neuronale de ses structures constitutives.

3.1 Idéalité transcendantale et matérialisme neuronal

En neurogéométrie, tout ce qui n'est pas neurale-ment implémenté n'existe pas et cela implique que tous les concepts mathématiques utilisés opératoirement dans les modèles doivent avoir une contrepartie matérielle. Unifier dans les modèles des idéalités géométriques relevant, comme chez Kant, d'une “Esthétique transcendantale”, avec des processus neuronaux matériels est un défi scientifique *et* philosophique considérable qui est l'équivalent pour le couple “idéautés géométriques/cerveau” de ce qu'a pu être le défi des ordinateurs pour le couple “idéautés logiques/machine de Turing”.

Qui plus est, sur le plan empirique, les implémentations peuvent varier de façon significative suivant les espèces, et la même structure fonctionnelle abstraite peut être réalisée matériellement de façon différente dans les couches corticales chez le rat, le furet, le tupaya (tree shrew), le douroucoulis (owl monkey), le chat, le macaque, l'homme, etc.

4. Voir plus bas.

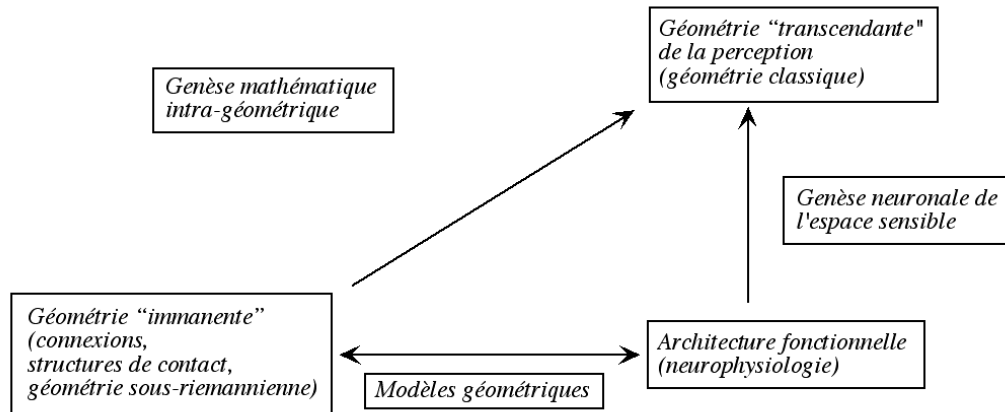


Figure 1 – Schéma des liens entre géométrie “immanente” et géométrie “transcendante”.

3.2 La “twofold way” de la géométrie

La chaîne d’implications “architectures fonctionnelles \rightarrow propriétés géométriques de l’espace perçu externe” est un processus causal de type “structures neurales \rightarrow genèse spatiale”. Mais si les structures neurales sont elles-mêmes géométrisables au moyen d’autres structures géométriques *sui generis*, alors, une fois ainsi modélisée, la genèse neuronale de l’espace externe *s’internalise dans les mathématiques elles-mêmes* pour venir s’identifier à une genèse mathématique d’une géométrie macro et globale “transcendante” à partir d’une géométrie micro et locale “immanente” se globalisant par prolongement et intégration. Le schéma de la figure 1 explique cette interaction entre différents niveaux d’opérativité de la géométrie.

Or il se trouve que cette genèse intra-mathématique “from within” de la géométrie différentielle classique a été élaborée à partir de la seconde moitié du XIX^e siècle par certains des géomètres les plus innovateurs, ceux que nous avons cités (Pfaff, Frobenius, Lie, Darboux, Cartan, Weyl, Goursat) ou, plus proches de nous, Whitney, Ehresmann, Thom, Mather, Arnold, Gromov, Montgomery, et plusieurs autres⁵.

La neurogéométrie se fonde sur la *reconnaissance* du fait que tout un ensemble de résultats empiriques très pointus en neurosciences de la vision, en particulier les *cartes d’orientation* du cortex visuel primaire (aires V1 et V2, appelées aussi aires 17 et 18 chez le chat) sont descriptibles en utilisant des concepts comme ceux (nous allons y revenir) :

1. de la *fibration* des orientations au-dessus du plan rétinien (structuration des neurones dits “simples” de V1 en hypercolonnes d’orientation) ;
2. des *k-jets* de courbes régulières dans le plan ;
3. de l’action naturelle du groupe $SE(2)$ des déplacements du plan (qui est le produit semi-direct du groupe des translations $(\mathbb{R}^2, +)$ par le groupe des rotations $SO(2)$) sur les espaces de jets ;
4. de la *structure de contact* du fibré V des 1-jets ;
5. de la structure du groupe non commutatif H (groupe de Heisenberg polarisé) sous laquelle la structure de contact est invariante par translations à gauche ;

5. Pour des précisions sur les géomètres dont la neurogéométrie s’est inspirée, cf [44], [45], [47] et leurs bibliographies.

6. de la géométrie sous-riemannienne naturelle de cette structure de contact H -invariante⁶ ;
7. de la généralisation du fibré $V = \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^2$ des 1-jets (où \mathbb{R}^2 est le plan visuel identifié au plan rétinien et \mathbb{R} l'ensemble des pentes $p = \tan(\theta)$ des orientations du plan) au fibré principal $V' = \mathbb{R}^2 \times SO(2) \rightarrow \mathbb{R}^2$; dans ce cas, V' peut s'identifier à $SE(2)$ et l'action de $SE(2)$ sur V' s'identifie alors à l'action (à gauche) de $SE(2)$ sur lui-même.

Cela est intéressant au niveau de l'histoire des sciences. Il existe plusieurs exemples bien connus où des résultats empiriques très pointus et des constructions théoriques très spécialisées ont conduit d'abord à *reconnaître* dans un champ particulier des structures mathématiques profondes *déjà* élaborées par les mathématiciens purs, puis ensuite à les appliquer dans des modèles. Cette possibilité rare et remarquable est très différente des formalisations obtenues par une simple idéalisation directe des données empiriques. Trois exemples classiques sont :

1. Gravitation et astrophysique \rightarrow idée d'espace courbe chez Einstein \rightarrow reconnaissance de la géométrie riemannienne préexistante et du rôle de la courbure de Ricci \rightarrow modèles d'univers dérivés des équations d'Einstein-Hilbert du champ gravitationnel.
2. Raies spectrales des atomes (formule de Balmer-Rydberg) \rightarrow nouveau calcul introduit par Heisenberg dans son article fondateur de 1925 sur la "Réinterprétation des relations entre Cinématique et Mécanique en Mécanique quantique" \rightarrow reconnaissance par Max Born et Pascual Jordan qu'il s'agissait d'un calcul non commutatif matriciel \rightarrow modèles des phénomènes quantiques en termes d'opérateurs sur des espaces de Hilbert.
3. Morphologies observées dans la formation de patterns et en embryogenèse \rightarrow idée de champs morphogénétiques chez Conrad Hal Waddington et Charles Manning Child \rightarrow reconnaissance par Turing et Thom qu'il s'agit de déploiements, dans l'extension spatiale externe des substrats matériels, de singularités instables des dynamiques biochimiques couplant les morphogènes internes au substrat \rightarrow modèles de réaction-diffusion à la Turing et modèles morphodynamiques à la Thom.

Ici, nous introduisons un nouvel exemple, évidemment beaucoup plus modeste et limité, concernant la vision de bas niveau :

4. Expériences d'enregistrement à partir d'électrodes \rightarrow Idée de "engrafted variables" et premières cartes d'orientation et de direction (Hubel et Wiesel, Braitenberg, Swindale : voir ci-dessous) \rightarrow reconnaissance que ces cartes implémentent des fibrés de jets et des structures comme la structure de contact (Koenderink [32] : fibrations et jets, Hoffman [30] : structure de contact, J.P. : voir ci-dessous) \rightarrow confirmation par la neuro-imagerie \rightarrow modèles neurogéométriques (J.P., Citti-Sarti [21]).

3.3 Quelques repères historiques

Le lecteur intéressé trouvera dans nos travaux cités en bibliographie des détails sur l'histoire de la neurogéométrie et ses différentes étapes. Elle ne fut possible que grâce aux progrès décisifs réalisés dans les années 1960-1970 en théorie des singularités : utilisation des espaces de jets (Thom, Mather, Arnold⁷), stabilité *vs* instabilité structurelles et déploiements universels d'instabilités, systèmes dynamiques compliqués (Thom, Smale, Ruelle), bifurcations (Golubitsky), etc ; applications fondamentales en physique et en chimie : caustiques in optique (Michael Berry [10] et Vladimir Arnold, cf. l'exposé Bourbaki [7] de Daniel Bennequin),

6. Pour des informations sur les liens entre V et H , voir [6] et [45]. Pour des traités classiques de géométrie sous-riemannienne, voir [4] et [36].

7. Voir l'article princes de Thom [54], [55] et aussi [39] et sa bibliographie.

défauts des milieux ordonnés, phénomènes critiques, transitions de phases (cf. le colloque de Cerisy de 1982 [33] *Logos et théorie des catastrophes*). C’est dans ce contexte que furent élaborés les premiers modèles géométriques de la phénoménologie de la perception visuelle⁸. Les modèles neurogéométriques en prirent le relai en plusieurs étapes :

1. En 1990, création du DEA de Sciences cognitives (EHESS, Paris VI, École Polytechnique) par Michel Imbert ; collaborations avec Yves Frégnac et Jean Lorenceau (UNIC), Alain Berthoz, Jacques Droulez, Chantal Milleret (LPPA), cours et séminaires à l’EHESS puis à Polytechnique. Colloques interdisciplinaires à la Fondation des Treilles (1993–94–98) grâce à Bernard Teissier. Liens avec le développement des algorithmes d’ondelettes (Stéphane Mallat, pour ce thème voir [35]). Liens également avec les travaux de David Mumford (voir [37]), Jean-Michel Morel, Olivier Faugeras, Giuseppe Longo. Première synthèse de la neurogéométrie en 1999 [43].
2. En 2001 début d’une collaboration étroite avec Alessandro Sarti et Giovanna Citti de l’Université de Bologne et développement du modèle géodésique de 1999 pour les contours illusoire courbes à la Kanizsa. Introduction des modèles de géométrie sous-riemannienne ([44], [21]). Deuxième synthèse de la neurogéométrie en 2003 dans le numéro spécial (97, 2 – 3) *Neurogeometry and Visual Perception* du *Journal of Physiology-Paris* (J. Lorenceau, J.P., Y. Frégnac, eds). Nombreuses conférences organisées par Citti et Sarti (Bologne, Pise) et nouvelles relations avec (entre autres) Jack Cowan et Paul Bressloff, Steve Zucker, Fred Wolf (voir ci-dessous), Remco Duits (pour tous ces thèmes, voir par exemple [20], [9], [24]).
3. Ma collègue Hélène Frankowska me mit en contact avec Andrei Agrachev et son groupe de théorie du contrôle et de géométrie sous-riemannienne (Jean-Paul Gauthier, Ugo Boscain, Yuri Sachkov, pour ce thème, voir [4], [16]) et il s’ensuivit de nombreuses nouvelles collaborations avec plusieurs spécialistes de ces disciplines.

4 “Bridging Scales”

La neurogéométrie géométrise un niveau d’analyse mésoscopique. Les modèles neuronaux réalistes de niveau micro sont d’une complexité inouïe et ne peuvent être que simulés avec des moyens computationnels considérables. Il suffit de penser au *Human Brain Project* (HBP) qui utilise des puissances de 10^6 teraflops. Etablir des ponts entre les différents niveaux d’analyse est donc une impérieuse nécessité. Comme l’a récemment noté Yves Frégnac dans *Science* [26] : “big-data is not knowledge”, “the search for a unified theory (...) remains at a rudimentary stage for the brain science”, “bottom-up emergence remains an open issue”.

4.1 Le niveau micro

Au niveau expérimental, les nouvelles méthodes d’imagerie optique in vivo fondées sur la microscopie confocale biphotonique et la mesure des signaux calciques évoqués par les stimuli visuels arrive à atteindre le niveau de résolution des neurones individuels. Par exemple, dans [38], Kenichi Ohki a pu mesurer chez le chat, à différentes profondeurs de la couche corticale (de 130 à 290 μm par pas de 20 μm), l’orientation préférentielle de centaines de neurones individuels sensibles à l’orientation.

8. Une synthèse en anglais de ces premiers travaux se trouve dans [42]

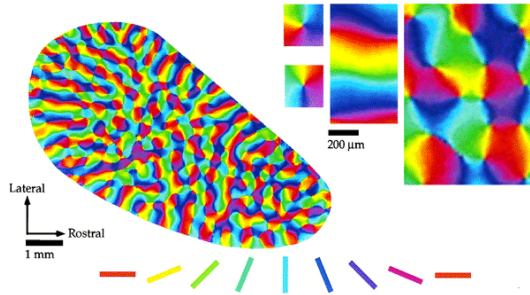


Figure 2 – $V1$ d'un tree shrew (tupaya). Les différentes orientations sont codées par des couleurs. À droite, zoom sur des exemples de points réguliers et de points singuliers de chiralités opposées. (D'après Bosking *et al.* [17]).

4.2 Le niveau méso-1

Mais les méthodes d'imagerie introduites au début des années 1990 par Grinvald et Bonhoffer se situaient à un niveau mésoscopique, analogue à celui des méthodes de champ moyen en physique statistique et c'est à ce niveau que se situe également, pour l'instant, la neurogéométrie.

Un nombre considérable de travaux ont été consacrés aux cartes d'orientation représentant les réponses des neurones à des barres ou des grilles de barres parallèles (gratings) se déplaçant dans le champ visuel et traversant les champs récepteurs. Un exemple typique, que nous avons souvent cité, est celui de la carte d'orientation du tupaya obtenue par William Bosking *et al.* [17]. Elle est représentée à la figure 2 : chaque point correspond à un petit groupe de neurones et la couleur en ce point représente l'orientation préférentielle moyenne de ce petit groupe.

On remarquera qu'à ce niveau méso on ne tient compte ni des profils récepteurs ni des courbes de réponse (tuning curves) des neurones individuels. Nous y reviendrons.

On remarque qu'il existe trois classes de points :

- (i) Des points réguliers où le champ d'orientation est localement trivial au sens où les lignes d'iso-orientation (*i.e.* iso-chromatiques) y sont approximativement parallèles.
- (ii) Des points singuliers où convergent toutes les orientations. Ils ont une "chiralité" positive ou négative suivant que, lorsqu'on tourne autour, les orientations tournent ou non dans le même sens. Ils sont de chiralités opposées lorsqu'ils sont adjacents. Les roues d'orientation centrées sur ces singularités s'appellent des "pinwheels".
- (iii) Des points cols au centre des cellules du réseau, points où les lignes d'iso-orientation bifurquent : deux lignes d'iso-orientation voisines partent du même point singulier mais aboutissent à deux points singuliers opposés.

4.3 Fibrations hypercolumnnaires et connexions horizontales

Deux résultats empiriques fondamentaux, munis de leur interprétation théorique par les neurophysiologistes les ayant découverts, ont été la clef de l'exemple princeps de la neurogéométrie.

1. L'intuition (et non pas évidemment la formalisation) de la structure de *fibration* bien exprimée par David Hubel avec son concept de "engrafted variables" dans [31] (p. 131) :

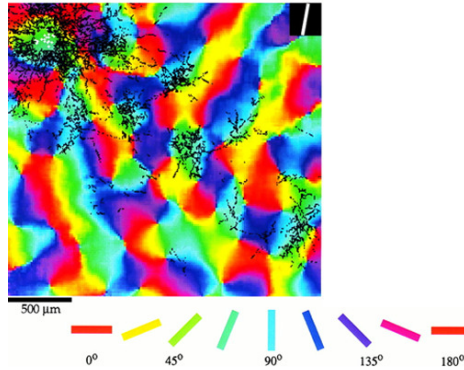


Figure 3 – La diffusion du marqueur de la biocytine le long des connexions horizontales de la couche 2/3 du V1 d’un tupaya (tree shrew). La distribution est anisotrope et “patchy”, concentrée localement dans des domaines de même orientation que celle du site d’injection en haut à gauche (parallélisme) et globalement le long de la diagonale haut-gauche → bas-droite (on montre que cela correspond à l’alignement). (D’après Bosking *et al.* [17]).

“What the cortex does is map not just two but many variables on its two-dimensional surface. It does so by selecting as the basic parameters the two variables that specify the visual field coordinates (...), and on this map it engrafts other variables, such as orientation and eye preference, by finer subdivisions.”

Les neurones sensibles à l’orientation se regroupent ainsi en “colonnes” et en “hypercolonnes” d’orientation qui sont des petits modules neuro-anatomiquement définissables. Une hypercolonne d’orientation “met en fibre” au-dessus d’une même position toutes les orientations possibles.

2. La figure 3 qui montre (en faisant diffuser un marqueur comme la biocytine le long des connexions) que les connexions “horizontales” cortico-corticales de longue portée (découvertes dans les années 1990) relient de façon très particulière des neurones détectant des orientations dans différentes hypercolonnes :

- (i) d’abord les orientations sont à peu près *parallèles* : il s’agit de ce que l’on appelle en géométrie différentielle depuis Cartan (au début des années 1920) un “transport parallèle” ;
- (ii) ensuite les orientations sont, qui plus est, approximativement *alignées* : nous allons voir qu’il s’agit de ce l’on appelle une structure de contact définie par une forme différentielle.

Nous sommes ainsi en présence d’un exemple typique d’architecture fonctionnelle. Elle est bien résumée par William Bosking [17] :

“The system of long-range horizontal connections can be summarized as preferentially linking neurons with co-oriented, co-axially aligned receptive fields.”

4.4 Codage par population

Avant de poursuivre, notons que le niveau méso-1 est très “patchy”. La figure de Bosking *et al.* 4 montre les neurones de V1 qui sont activés par une longue barre verticale localisée en une position (verticale) précise x . On voit qu’il s’agit d’une bande d’une part assez épaisse et d’autre part très “patchy” et pas du tout d’une ligne. Sont représentés :

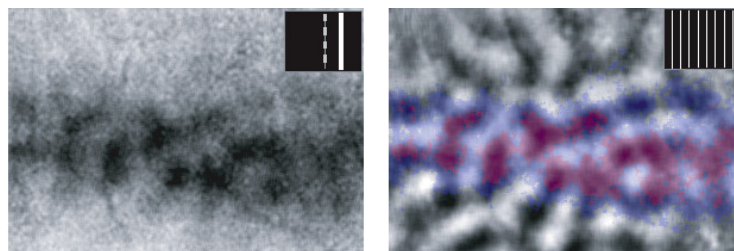


Figure 4 – Neurons de $V1$ activés par une longue barre verticale située à une position précise. D’après [18].

- (a) à gauche : la bande des neurones dans $V1$ qui sont activés par la ligne (échelle = 1mm) ;
- (b) à droite : comment cette bande se trouve située dans la population de neurones de $V1$ répondant à la même orientation verticale mais en des positions différentes.

Comme le souligne Ulf Eysel [25],

“A continuous line across the whole visual field would be cortically depicted in a patchy discontinuous fashion.”

4.5 Les cartes fonctionnelles comme champs : le “spatial layout”

4.5.1 L’abduction de Braitenberg

Les réseaux de pinwheels avec leurs lignes d’iso-orientation ressemblent à des “champs” physiques, les singularités munies de leur chiralités ressemblant à des charges positives et négatives. Une telle structure de champ a été introduite très tôt par Valentino et Carla Braitenberg, dès 1979, bien avant l’introduction des méthodes d’imagerie optique *in vivo*, dans leur article pionnier “Geometry of Orientation Columns in the Visual Cortex” [19]. Partant des résultats de 1962 de Hubel et Wiesel sur le singe et le chat et de leur découverte (i) que l’orientation préférentielle des neurones variait de façon régulière lors des pénétrations tangentielles des électrodes, (ii) qu’il existait une chiralité et (iii) que celle-ci pouvait s’inverser le long d’une pénétration, les Braitenberg cherchèrent à reconstruire des champs d’orientations. A travers de remarquables inférences abductives ils arrivèrent à la conclusion suivante :

“We believe that the most natural explanation of the facts observed would be in terms of orientations arranged with circular symmetry around centers, either radially or along concentric circles.”

Ils ont donc clairement anticipé la structure en pinwheels découverte plus tard expérimentalement. On trouvera à la figure 5 la façon dont une pénétration rectiligne L rencontre des pinwheels et inverse la chiralité lorsque les singularités sont de part et d’autre de L .

4.5.2 L’abduction de Swindale

Dans un papier étonnant de 1987 [52] (toujours avant l’apparition des techniques d’imagerie optique), Nicholas Swindale, Joanne Matsubara et Max S. Cynader ont reconstruit abductivement, pour l’aire 18 du chat, la première carte d’orientation 2D (bidimensionnelle) présentant des pinwheels. Il s’agit d’une vraie performance car la configuration 2D – le “spatial layout” – des orientations préférentielles n’était pas connue à l’époque. Leurs données

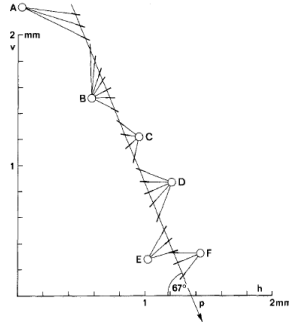


Figure 5 – Reconstruction théorique, par abduction, de la structure en pinwheels de V1 par les Braitenberg. (D’après Braitenberg [19]).

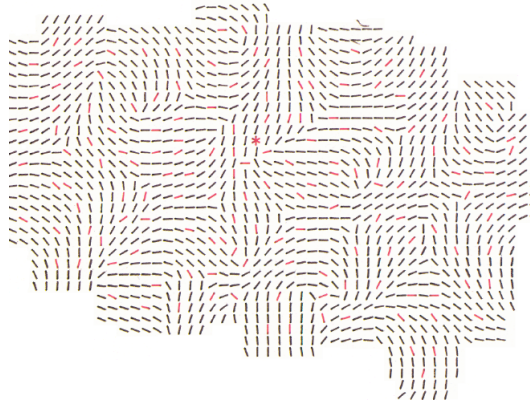


Figure 6 – La reconstruction par Swindale d’une carte d’orientation 2D “fine grained” à partir d’enregistrements d’électrodes. (D’après [52]).

provenaient d’électrodes séparées de 150 à 300 μm à une profondeur entre 400 et 700 μm de la couche corticale. En utilisant des techniques de transformée de Fourier, ils purent interpoler entre les orientations préférentielles mesurées à ces différents sites et construire une carte “fine grained” représentée à la figure 6.

Ils découvrirent alors les fameux futurs pinwheels qui confirmaient l’organisation radiale anticipée par les Braitenberg et qu’ils appelèrent des “180° singularities” parce que l’orientation tourne de π lorsque l’on tourne de 2π autour du point singulier. Géométriquement, cela signifie que l’indice du point singulier est $\pm\frac{1}{2}$ par rapport au champ d’orientations mais d’indice ± 1 relativement aux lignes d’iso-orientation.

Il faut bien voir qu’à l’époque (1987),

“the nature of the 2-dimensional layout of orientations has remained uncertain”

et que ces résultats étaient remarquables. La compréhension du “spatial layout” 2D était essentielle pour comprendre la géométrie de la structure fibrée hypercolumnaire de Hubel et Wiesel.

En introduisant un code-couleur pour les orientations, les auteurs obtinrent alors une carte d’orientation (figure 7) analogue à celles construites plus tard par imagerie in vivo (cf. plus haut la figure 2).

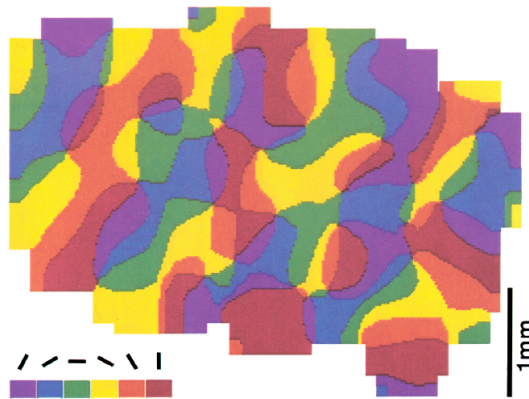


Figure 7 – Carte d’orientation avec code couleur obtenue à partir des données de la figure 6. (D’après [52]).

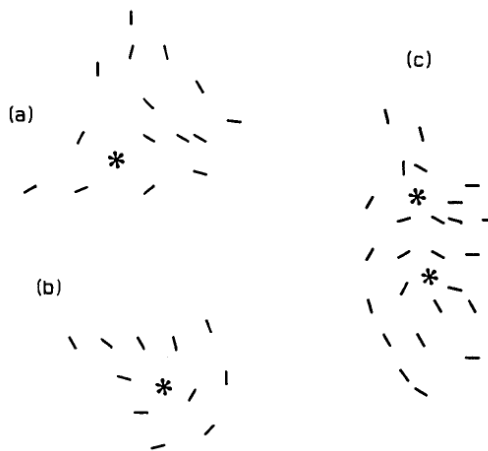


Figure 8 – Singularités “à 180°” du champ des orientations : points d’arrêt et points triples. (D’après [52]).

Mais les auteurs allèrent d’emblée plus loin. D’abord ils comprirent la structure du champ des orientations près des singularités “à 180°”. Comme le montre la figure 8, ce sont soit des points d’arrêt soit des points triples.

Ils expliquèrent ensuite que, comme les directions de mouvement préférentielles (définies modulo 2π) des neurones considérés étaient orthogonales aux orientations préférentielles (définies modulo π), il devait exister pour des raisons topologiques, des “fractures” de la carte des directions à la traversée desquelles la direction sautait de π . Et ils firent aussi quelques remarques sur la distribution globale de ces fractures (voir figure 9).

“This would depend on whether orientation changed clockwise or anticlockwise between the 2 points. Such reconstructions showed that the majority of singularities gave rise to a single line of discontinuity. (...) There was no obvious tendency for the lines to run across the cortex in any particular direction or to run orthogonal to the boundaries of the isoorientation domains. Nor was there any obvious preferred orientation at which the direction reversals would occur,

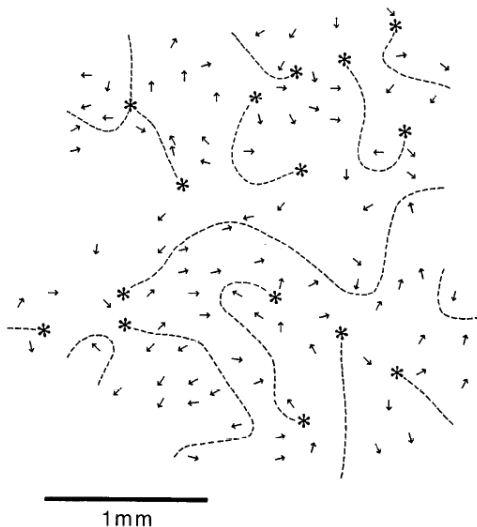


Figure 9 – Fractures de la carte des directions. (D’après [52]).

the orientation often varying along the length of such lines.”

A partir du début des années 1990, la structure “pinwheel-like” des hypercolonnes d’orientation fut spectaculairement confirmée par les méthodes d’imagerie in vivo (cf. [15]).

4.6 Le niveau méso-2 des fibrations

Le modèle neurogéométrique de l’architecture fonctionnelle de $V1$ que nous avons développé repose sur une façon d’idéaliser les résultats qui précèdent en y reconnaissant des structures basiques de géométrie différentielle.⁹ Il part de la fibration $\pi : \mathbb{R}^2 \times P \rightarrow \mathbb{R}^2$ où \mathbb{R}^2 est le plan visuel identifié au plan rétinien et P l’ensemble des orientations du plan. Il se situe au niveau méso-1. Mais il possède deux caractéristiques supplémentaires :

1. Il représente, comme il se doit, les trois degrés de liberté (position, orientation) dans un espace 3D (*i.e.* de dimension 3). Les cartes d’orientation 2D résultent d’une *réduction dimensionnelle* qui écrase sur une couche 2D une structure 3D en discrétisant les positions $a \in \mathbb{R}^2$ et en projetant sur \mathbb{R}^2 la fibre P_a au-dessus de a en l’enroulant en un petit pinwheel centré sur a .
2. Il est mésoscopique en un second sens (niveau méso-2). Il considère en effet *la limite* d’un réseau de pinwheels dont la maille $\rightarrow 0$. Autrement dit, il place en fibre un exemplaire de l’espace 1D des orientations au-dessus de *chaque* position rétinienne $a \in \mathbb{R}^2$.

⁹. Comme l’a remarqué l’un des rapporteurs de l’article, il y a sans doute d’autres modes d’idéalisation mathématique possibles.

5 Les jets comme solution du problème du prolongement

5.1 Le fibré des 1-jets

On considère le fibré $\pi : V = \mathbb{R}^2 \times P \rightarrow \mathbb{R}^2$. P est soit $P = \mathbb{P}^1$ la droite projective des OR (angle θ modulo π) soit $P = \mathbb{R}$ si P est décrite par la tangente $p = \tan \theta$. Dans ce dernier cas, il faut admettre la valeur $p = \infty$ pour tenir compte du cas $\theta = \frac{\pi}{2}$.

Supposons alors qu'une courbe régulière γ soit le graphe $\{(x, f(x))\}$ d'une fonction régulière $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$. Le jet d'ordre 1 de f en x , $j^1 f(x)$, est caractérisé par 3 arguments : x , la valeur $y = f(x)$ de f en x , et la valeur $p = f'(x)$ de la dérivée de f en x , *i.e.*, la pente de la tangente au graphe de f au point $a = (x, f(x))$. Un 1-jet est donc une paire $c = (a, p)$ d'une position et d'une OR. On l'appelle aussi un *élément de contact*. Neurophysiologiquement, c'est une étiquette pour un neurone simple de $V1$ détectant l'OR p à la position a (à l'échelle du profil récepteur). On remarquera qu'il s'agit d'une donnée *ponctuelle*. La fibration $\pi : V = \mathbb{R}^2 \times P \rightarrow \mathbb{R}^2$ est la projection $c = (a, p) \mapsto a$. Neurophysiologiquement, c'est la fibration de $V1$ en hypercolonnes d'OR.

Réciproquement, on peut associer à chaque élément de contact $c = (a, p)$ (c'est-à-dire à un neurone simple) l'ensemble des fonctions régulières f dont le graphe est tangent à c en a (c'est-à-dire l'ensemble des stimuli de type "courbe" qui activent le neurone). On obtient ainsi l'interprétation de V comme espace des 1-jets $J^1(\mathbb{R}, \mathbb{R})$ (que l'on peut aussi noter $J^1\mathbb{R}^2$).

Dans la base 2D (\mathbb{R}^2) de la fibration, la détermination de l'OR p tangente à γ en a exige de *comparer* les valeurs de γ *au voisinage* de a . Comme nous l'avons déjà fortement souligné, relativement à \mathbb{R}^2 , p est une donnée locale, multi-ponctuelle. Mais on peut accéder à cette information géométrique 2D locale au moyen d'un format *ponctuel* si l'on calcule dans l'espace 3D des 1-jets. Cela ouvre une voie vers la résolution du problème du "prolongement" de la section 2.

5.2 Relevées legendriennes et condition d'intégrabilité

Mais il faut payer le prix. Si γ est une courbe différentiable dans \mathbb{R}^2 , l'image Γ de $j^1\gamma$ dans V s'appelle la *relevée legendrienne* de γ . Elle représente γ non plus comme ensemble de points mais, de façon duale, comme *enveloppe de ses tangentes*. C'est ce que l'on appelle la *dualité projective*, et il est remarquable que l'évolution l'ait inventée pour passer de la rétine à $V1$.

Mais les relevées legendriennes Γ sont des courbes gauches très particulières dans V . En effet, soit $\Gamma = v(s) = (a(s), p(s)) = (x(s), y(s), p(s))$ une courbe gauche régulière (paramétrée par s) quelconque de V . Sa projection $a(s) = (x(s), y(s))$ est une courbe γ dans \mathbb{R}^2 . Mais il n'y a aucune raison pour que Γ soit la relevée legendrienne $j^1\gamma$ de sa projection γ . Cela ne sera le cas que si $p(s) = \frac{y'(s)}{x'(s)}$. Autrement dit, à supposer que l'on puisse prendre (localement) x comme variable indépendante, une courbe régulière Γ de V définie (localement) par des équations

$$y = f(x), p = g(x)$$

est la relevée d'une courbe γ dans \mathbb{R}^2 si et seulement si

$$g(x) = f'(x), \text{ i.e., } p = y'.$$

Cette condition est appelée une *condition d'intégrabilité*.

5.3 La structure de contact

C'est ici qu'intervient l'approfondissement mathématique majeur.

La condition d'intégrabilité $p = dy/dx$, *i.e.*

$$y = f(x), \quad p = g(x), \quad g(x) = f'(x), \quad \text{ou } p = y'$$

peut trivialement se reformuler en disant que $dy - p dx = 0$. Toute la question devient alors de savoir comment interpréter l'expression symbolique $\omega = dy - p dx$. C'est ici que l'on rejoint les fondements du calcul différentiel. Dans la tradition classique, disons leibnizienne, les symboles dx et dy représentent des "infinitésimales" et l'on connaît les débats ininterrompus auxquels cette représentation a donné lieu, des critiques de Berkeley contre Leibniz à l'interprétation des dérivées comme limites à l'époque de Weierstrass, jusqu'à la reprise des symboles leibniziens par Abraham Robinson et l'Analyse non standard.¹⁰

Mais la réinterprétation majeure est celle introduite par Élie Cartan en 1899 avec sa théorie des *formes différentielles*. Il n'est pas possible d'introduire ici à cette théorie qui constitue l'un des progrès majeurs de la géométrie différentielle. Disons simplement que les symboles dx , dy et dp y deviennent des *opérateurs linéaires* opérant sur des vecteurs tangents relatifs aux coordonnées locales (x, y, p) au voisinage d'un point v de V . Pour des raisons que nous ne pouvons pas expliciter ici, les vecteurs tangents peuvent s'interpréter comme des *dérivations* et la base de vecteurs tangents est celle des dérivées par rapport aux coordonnées. Elle se note donc $\left(\frac{\partial}{\partial x}, \frac{\partial}{\partial y}, \frac{\partial}{\partial p}\right)$ et si $t = \xi \frac{\partial}{\partial x} + \eta \frac{\partial}{\partial y} + \pi \frac{\partial}{\partial p}$ est un vecteur tangent en (x, y, p) , l'opérateur dx (resp. dy , dp) sélectionne ξ (resp. η , π).

Dans notre cas, soit donc $t = (x, y, p; \xi, \eta, \pi)$ un vecteur tangent à V en $v = (x, y, p)$. Le long de la courbe Γ qui relève dans V la courbe γ de \mathbb{R}^2 , on a $t = (x, y, p; 1, y', p')$ et $p = y'$ signifie donc $t = (x, y, p; 1, p, p')$. Mais cela signifie que t est dans le *noyau* de la 1-forme différentielle sur V $\omega = dy - p dx$. En chaque point v de V , ce noyau est le plan K_v d'équation $-p\xi + \eta = 0$ et la condition d'intégrabilité peut donc se reformuler en disant qu'une courbe gauche régulière Γ dans V est une relevée legendrienne si et seulement si elle est une *courbe intégrale* du champ \mathcal{K} des plans noyaux K_v de la 1-forme différentielle $\omega = dy - p dx$.

La 1-forme ω s'appelle la *forme de contact* et les plans noyaux K_v , d'équation $-p\xi + \eta = 0$, de \mathcal{K} s'appellent les *plans de contact*. Les lecteurs connaissant la notion d'algèbre de Lie noteront que les vecteurs tangents

$$X_1 = \frac{\partial}{\partial x} + p \frac{\partial}{\partial y} = (\xi = 1, \eta = p, \pi = 0), \quad X_2 = \frac{\partial}{\partial p} = (\xi = 0, \eta = 0, \pi = 1),$$

en constituent d'évidents générateurs et que leur crochet de Lie est $[X_1, X_2] = -X_3 = (0, -1, 0) = -\partial/\partial y$.

On notera aussi que si $p = y'$, alors la composante "verticale" $\pi = p'$ de t dans la direction de l'axe des p est la *courbure* de la projection γ car $p' = y''$.

5.4 Formes différentielles et connectivité neuronale

C'est ainsi la structure de contact qui permet de résoudre les deux problèmes cruciaux du prolongement et de l'intégration et permet de reformuler le calcul différentiel classique de façon implémentable dans des architectures fonctionnelles de processeurs ponctuels. Sans les espaces de jets et leurs systèmes de formes différentielles caractéristiques, le fait que le système visuel puisse "calculer" des traits géométriques comme la tangente ou la courbure

10. Cf. notre étude [41]

d'une courbe se heurte à une antinomie. Jan Koenderink avait donc fondamentalement raison d'insister sur le fait que les (hyper)colonnes implémentent neurophysiologiquement des espaces de jets :

“The modules (like ‘cortical columns’ ...) are local approximations (*Nth order jets*) of the retinal illuminance that can be addressed as a *single datum* by the point processors.” ([32], p.374)

La notion de forme différentielle de contact est cruciale parce qu'au moyen de la dualité projective elle permet d'exprimer de façon *universelle* dans V la condition d'intégrabilité ; “universelle” c'est-à-dire indépendamment de toute courbe particulière. Une fois implémentée, la question de savoir si un ensemble de données rétinienne peut engendrer une perception globale saillante de courbe revient à savoir si ces stimuli envoyés dans $V1$ par la voie rétino-géniculo-corticale y produisent ou non une propagation d'activités cohérentes le long des connexions de l'architecture fonctionnelle (connexions “horizontales” cortico-corticales inter-hypercolumnnaires) !¹¹ Cela serait impossible en restant dans le plan de base \mathbb{R}^2 .

Dans [45], [46] et [47], le lecteur trouvera des suppléments sur la détection des courbures par des jets d'ordre 2 et sur la structure, dite d'Engel, associée. Dans [50], il trouvera des suppléments sur la structure symplectique obtenue en adjoignant à la structure de contact un paramètre d'échelle.

5.5 Jets et “Simplexité”

La notion de jet est un bel exemple de *simplexité* au sens qu'Alain Berthoz a donné à ce terme.

Dans [14], Alain Berthoz a introduit cette notion pour qualifier les solutions originales trouvées par l'évolution pour traiter l'intraitable complexité du réel. Ce qu'il a appelé le “détour” de la simplexité, consiste à

“décomposer les problèmes compliqués en sous-problèmes plus simples, grâce à des modules spécialisés, quitte à devoir ensuite recomposer l'ensemble.” (p.22)

Dans le cas des jets, le problème complexe est de calculer des dérivées relativement aux variables de position (x, y) et/ou de les intégrer. Il est trop complexe pour être effectué par des processeurs ponctuels comme les neurones. La solution “simplexe” trouvée par l'évolution à ce problème complexe est la structure de contact :

1. On ajoute une variable indépendante p : l'orientation.
2. On organise en modules spécialisés les valeurs de la nouvelle variable, c'est-à-dire les éléments de contact (a, p) : hypercolonnes d'orientation.
3. Le processus de traitement consiste alors simplement à mesurer les valeurs ponctuelles des (a, p) .
4. Pour recomposer, on introduit une architecture fonctionnelle – la structure de contact – qui garantit que prendre des valeurs ponctuelles en des points $v = (x, y, p)$ de V qu'elle *connecte* équivaut bien à dériver et intégrer relativement aux variables initiales (x, y) .

11. Il existe de magnifiques confirmations psychophysiques des conditions d'intégrabilité à travers la notion de “champ d'association” (association field) introduite par David Field, Anthony Hayes et Robert Hess en 1993. Cf. par exemple [29] et [43], [44].

6 Les pinwheels comme champs de phases

Dans nos ouvrages cités en bibliographie, notamment [44], [45], [46] et [47], le lecteur trouvera de nombreux développements de la neurogéométrie au niveau méso-2. Dans la suite de cette étude nous allons quitter ce niveau pour revenir au niveau méso-1 où l'implémentation de la structure de contact s'effectue au moyen d'un réseau *discret* de pinwheels.

6.1 Le concept de champ de phases

Comme nous l'avons déjà noté à la section 4.5.1, les réseaux discrets de pinwheels ressemblent à des champs physiques 2D. A leur échelle (niveau méso-1), les cartes fonctionnelles d'OR assignent une orientation $\psi(a)$ (modulo π) à chaque point $a = z = x + iy$ du plan \mathbb{R}^2 identifié au plan complexe \mathbb{C} de coordonnée z . On peut associer à ψ le nombre complexe $e^{i\varphi}$ du cercle unité \mathbb{S}^1 , où φ est la *phase* $\varphi = 2\psi$ (modulo 2π). Le champ de phases assignant la phase $\varphi(a)$ à chaque point $a \in \mathbb{R}^2$ est donc une section $\Phi : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{S}^1$, $\Phi(a) = e^{i\varphi(a)}$ du fibré en cercles $\pi : \mathbb{R}^2 \times \mathbb{S}^1 \rightarrow \mathbb{R}^2$. Les singularités où $\varphi(a)$ n'est pas définie sont des points isolés (le réseau S des centres des pinwheels) et $\varphi(a)$ est régulière en dehors de S .

De tels champs de phases se rencontrent dans de nombreux phénomènes physiques, par exemple en optique et dans les mésophases (cristaux liquides). La littérature à leur sujet est très vaste.¹² Dans ces contextes, on appelle souvent les singularités des *dislocations*. Des applications aux pinwheels ont été élaborées par Fred Wolf et Theo Geisel [56], [57], Daniel Bennequin et Alexandre Afgoustidis [8], [2], [3], Giovanna Citti et Alessandro Sarti [22], et également nous-mêmes dans [46] et [47].

Dans un champ de phases, les singularités jouent un rôle structurel déterminant et contiennent l'essentiel de l'information. Comme l'a noté Michael Berry pour l'optique en reprenant la "philosophie" de René Thom :

"Each singularity is a window to a deeper theory." ([11])

"[Singularities] can be regarded as a skeleton, characterizing and supporting the full structure of the wave." ([13])

Bien sûr, même si l'application $\varphi(a)$ est régulière sur $\mathbb{R}^2 - S$, elle peut avoir des singularités au sens classique, c'est-à-dire des *points critiques* où le gradient $\nabla\varphi$ s'annule. Génériquement, ils peuvent être de trois types : extrema (*i.e.*, maxima ou minima) et points cols. Expérimentalement, on n'observe pas d'extrema (où les lignes isochromatiques seraient localement comme des cercles concentriques), mais on observe de nombreux cols au centre des domaines définis par le réseau S (cf. figure 2).

6.2 Le champ complexe et ses singularités

Fred Wolf and Theo Geisel [56] ont proposé d'utiliser la sélectivité à l'OR (l'étroitesse de la courbe de réponse) pour introduire une *amplitude*, c'est-à-dire un *module* $r(a)$ du champ de phases. La section Φ devient alors la partie "phase" d'un *champ complexe* $Z : \mathbb{C} \rightarrow \mathbb{C}$. En coordonnées polaires (ρ, θ) , *i.e.* $z = \rho e^{i\theta}$, on a $z = \rho e^{i\theta} \mapsto r(z) e^{i\varphi(z)}$. En coordonnées cartésiennes, on a $Z(a) = X(a) + iY(a)$.

Les singularités du champ Z sont les points où la phase φ n'est pas définie, mais où Z prend la valeur 0 ou ∞ (zéros et pôles). Si $|Z|$ est borné alors il n'y a que des zéros et, contrairement à φ , Z est définie partout.

Au voisinage d'un point a_0 de \mathbb{R}^2 pris pour origine 0, on a au premier ordre

¹² Le lecteur intéressé trouvera dans nos anciennes compilations [39] et [40] sur la théorie des singularités et les phénomènes critiques tout un ensemble d'informations, en particulier bibliographiques, à ce propos.

$$Z(x, y) \approx X(0) + x \frac{\partial X}{\partial x}(0) + y \frac{\partial X}{\partial y}(0) + i \left[Y(0) + x \frac{\partial Y}{\partial x}(0) + y \frac{\partial Y}{\partial y}(0) \right],$$

et donc

$$Z(a) \approx Z(0) + a \cdot \nabla_0 X + ia \cdot \nabla_0 Y,$$

où ∇_0 est la valeur du gradient en 0.

Par conséquent,

$$|Z(a) - Z(0)|^2 \approx R^2 = (a \cdot \nabla_0 X)^2 + (a \cdot \nabla_0 Y)^2,$$

et les courbes de niveaux $R = \text{cste}$ sont des *ellipses* à cet ordre d'approximation. Ce ne sont des *cercles* que si $Z(a)$ peut s'écrire comme une fonction $Z(z)$ de z , autrement dit si, d'une part, $x \frac{\partial X}{\partial x} + iy \frac{\partial Y}{\partial y}$ est proportionnel à z , ce qui suppose $\frac{\partial X}{\partial x} = \frac{\partial Y}{\partial y}$, et, d'autre part, si $y \frac{\partial X}{\partial y} + ix \frac{\partial Y}{\partial x}$ est proportionnel à iz , ce qui suppose $\frac{\partial X}{\partial y} = -\frac{\partial Y}{\partial x}$. Ces conditions fondamentales, dites de *Cauchy-Riemann*, expriment que les gradients ∇X et ∇Y de Z sont *orthogonaux*. Elles caractérisent la propriété dite *d'holomorphic*.

Comme $Z = X + iY$, les points singuliers où Z s'annule sont les intersections des courbes d'équation $X = 0$ et $Y = 0$. La condition $X = 0$ correspond à $r \cos(\varphi) = 0$, *i.e.* $\varphi = \frac{\pi}{2} \bmod \pi$ si $r \neq 0$ et $Y = 0$ correspond à $r \sin(\varphi) = 0$, *i.e.* $\varphi = 0 \bmod \pi$ si $r \neq 0$. Génériquement, les courbes $X = 0$ et $Y = 0$ se coupent transversalement en des points isolés (car les points qui satisfont aux deux conditions sont de codimension 2 et, comme l'espace ambiant \mathbb{R}^2 est de dimension 2, ils sont isolés).

6.3 Périodicité et équation de Helmholtz

Comme le montre la figure 2, les cartes d'OR ont une sorte de maille caractéristique, un *nombre d'onde*. En utilisant les techniques de transformée de Fourier, on peut les idéaliser comme des superpositions d'ondes planes ayant le même *nombre d'onde*. Cela revient à écrire Z comme une superposition d'ondes planes $U = Ae^{i\kappa \cdot a}$, où A est une amplitude complexe $Ee^{i\phi}$, $\kappa = (\kappa_x, \kappa_y)$ un vecteur d'onde de nombre d'onde $k = |\kappa|$ et $\kappa \cdot a$ le produit scalaire $x\kappa_x + y\kappa_y$. La longueur d'onde associée est $\Lambda = 2\pi/k$.

Il est trivial de vérifier que $U = Ae^{i\kappa \cdot a}$ satisfait l'équation de Helmholtz :

$$\Delta U + k^2 U = 0$$

et comme l'équation de Helmholtz est linéaire, toute superposition linéaire de solutions avec des κ différents mais de même module k est aussi une solution. Il est donc naturel de supposer que le champ Z satisfait l'équation de Helmholtz pour une certaine longueur d'onde $\Lambda = \frac{2\pi}{k}$:

$$\Delta Z + k^2 Z = 0.$$

Soit \mathcal{H}_k l'espace des solutions régulières de l'équation de Helmholtz de nombre d'onde k . On peut montrer que \mathcal{H}_k est $SE(2)$ -invariant, autrement dit que si $Z(a) \in \mathcal{H}_k$ et si $g \in G = SE(2)$, alors $gZ(a) = Z(g^{-1}(a))$ est aussi un élément de \mathcal{H}_k . L'action du groupe G sur \mathcal{H}_k définit donc une représentation de G et celle-ci possède une propriété *d'irréductibilité* au sens où il n'existe pas de sous-espace *fermé* qui soit G -invariant.

La figure 10, recalculée à partir de données de Michael Berry pour des modèles d'optique, montre une superposition de 10 ondes planes de même k . On voit la ressemblance avec une carte d'OR avec ses lignes d'iso-phase, *i.e.* d'iso-orientation, ses lignes de gradient qui leur sont orthogonales, et ses points cols.

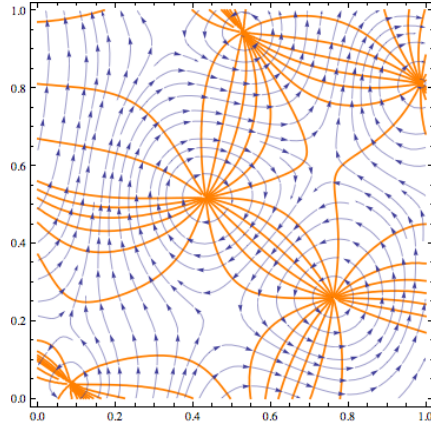


Figure 10 – Superposition de 10 ondes planes de même nombre d’onde k . (Figure recalculée à partir de données de M. Berry dans [12]).

6.4 Géométrie de l’exemple de Berry

Précisons l’exemple de Michael Berry :

$$Z = r e^{i\varphi} = \sum_{j=1}^{j=10} E_j \exp \left[i \left[\phi_j + 2\pi x \cos(\alpha_j) + 2\pi y \sin(\alpha_j) \right] \right],$$

Le nombre d’onde est $k = 2\pi$ (et donc la longueur d’onde est $\Lambda = \frac{2\pi}{k} = 1$) et les vecteurs d’onde sont $\kappa_j = (2\pi \cos(\alpha_j), 2\pi \sin(\alpha_j))$. Les angles α_j sont choisis aléatoirement dans $[0, 2\pi]$, le décalage de phase ϕ_j aléatoirement dans $[0, 2\pi]$ et les amplitudes E_j aléatoirement dans $[0, 1]$.

La figure 11 montre les pinwheels de Z . Les lignes blanches sont des coupures où φ saute de 2π , cela étant dû au fait que φ est à valeurs dans \mathbb{S}^1 mais est représenté comme ayant ses valeurs dans \mathbb{R} . Les coordonnées des 5 pinwheels sont

$$\{0.528545, 0.942654\}, \quad \{0.988124, 0.811337\}, \quad \{0.433271, 0.516137\}, \\ \{0.761954, 0.258734\}, \quad \{0.0838329, 0.0359263\}.$$

Ils sont donnés par les intersections des lignes de niveau $X = 0$, $Y = 0$. La figure 12 représente ces lignes, $X = 0$ en rouge et $Y = 0$ en bleu.

La figure 13 montre plus de pinwheels de $Z(x, y \in [0, 3])$. On notera qu’il y a 29 pinwheels dans une aire de $3^2 = 9$, ce qui donne une *densité* d de $\frac{29}{9} \sim 3.2$. Or il existe un résultat fondamental, démontrable en supposant que le champ Z est une réalisation de ce que l’on appelle un “champ gaussien” et en utilisant la formule dite de Kac-Rice, disant que la statistique des singularités donne, sous des hypothèses naturelles, une densité $d = \frac{\pi}{\Lambda^2}$, soit, dans notre cas où $\Lambda = 1$, $d = \pi$.¹³ On voit que l’approximation est excellente.

Nous représentons également à la figure 14 les lignes de champ du champ de phases Z associé à $\varphi(a)$ (à ne pas confondre avec les lignes d’isophase) ainsi que les lignes de champ du champ d’orientation $W = \sqrt{Z}$ associé à $\psi(a)$. Nous allons expliquer leur géométrie typique de point d’arrêt et de point triple que nous avons déjà rencontrée à la section 4.5.2 consacrée aux singularités “à 180°” de Swindale.

13. Pour des informations sur les propriétés statistiques d’un champ gaussien, voir par exemple [1] et [23].

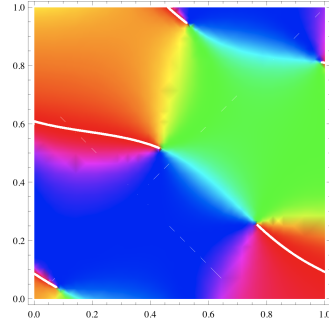


Figure 11 – Pinwheels du champ de phases Z pour $x, y \in [0, 1]$. Les coupures blanches représentent $\varphi = 0 = 2\pi$.

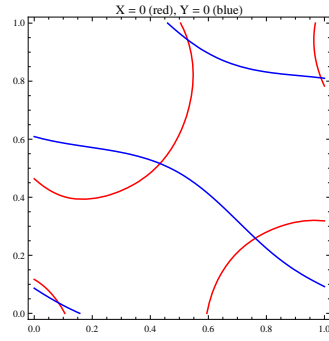


Figure 12 – Lignes $X = 0$ (en rouge) et $Y = 0$ (en bleu) du champ de phases Z .

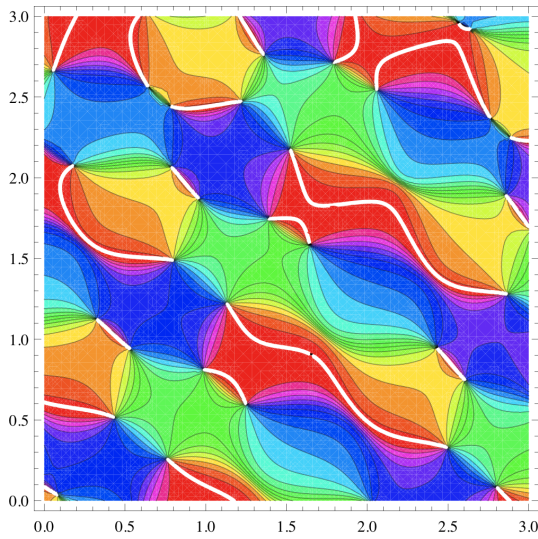


Figure 13 – Pinwheels de Z pour $x, y \in [0, 3]$. Les coupures blanches représentent $\varphi = 0 = 2\pi$.

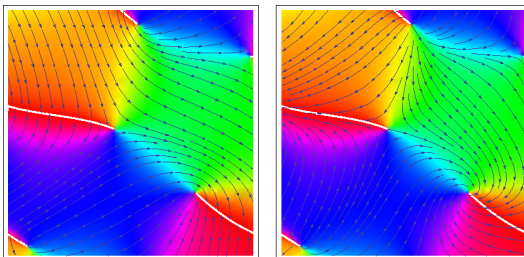


Figure 14 – Lignes de champ de $W = \sqrt{Z}$ et de Z dans le cas de l'exemple de la figure 11

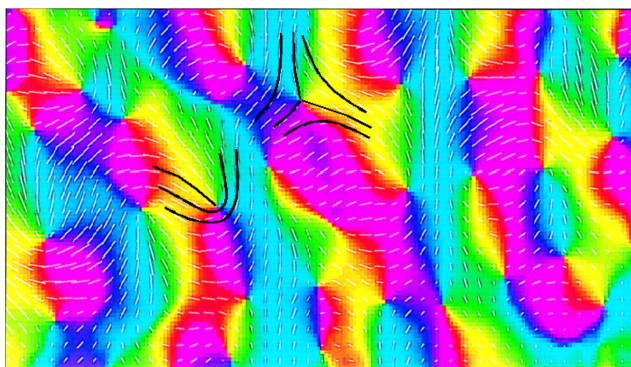


Figure 15 – Cartes des orientations et des pinwheels du V1 d'un tupaya. On y observe la relation entre les pinwheels (couleurs) et les orientations préférentielles. (En partie d'après Shmuel [51],. Copyright (2000) National Academy of Sciences, U.S.A.)

7 Le champ des directions du mouvement

7.1 Points d'arrêt et points triples

La figure 15 est due à Amir Shmuel [51]. Nous y avons ajouté les lignes de champ d'OR au voisinage de deux singularités de chiralités opposées.

On voit que les pinwheels respectivement dextrogyres et lévogyres sont associés aux deux types de singularités génériques des champs d'orientations dans le plan. Cela est dû au fait que quand le rayon tourne autour du centre du pinwheel d'un angle θ , l'orientation associée tourne de $\theta/2$. Donc, deux rayons diamétralement opposés correspondent à des orientations orthogonales.

Si l'orientation ψ_θ associée avec le rayon d'angle θ est $\psi_\theta^+ = \alpha + \frac{\theta}{2}$, les deux directions seront les mêmes pour $\psi_{\theta_0}^+ = \alpha + \frac{\theta_0}{2} = \theta_0$, *i.e.* pour $\theta_0 = 2\alpha$. Comme α est défini modulo π , il n'y a qu'une solution et l'on obtient le modèle local de la figure 16 dit "point d'arrêt" ("end point"). Les courbes intégrales du champ d'OR sont représentées à gauche de la figure 18. On note que le demi-axe $\theta = 0$ correspond à une courbe intégrale dégénérée repliée sur elle-même.

Si au contraire l'orientation ψ_θ associée avec le rayon d'angle θ est $\psi_\theta^- = \alpha - \frac{\theta}{2}$, les deux directions seront les mêmes pour $\psi_{\theta_0}^- = \alpha - \frac{\theta_0}{2} = \theta_0$, *i.e.* pour $\theta_0 = \frac{2\alpha}{3}$. Il y a trois solutions et l'on obtient le modèle local de la figure 17 dit "point triple". Les courbes intégrales sont

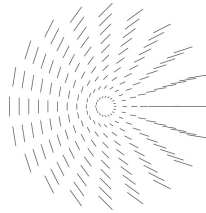


Figure 16 – La singularité “point d’arrêt” (“end point”) pour $\alpha = 0$.

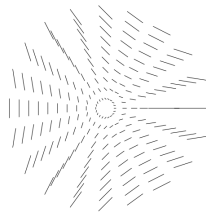


Figure 17 – La singularité “point triple” pour $\alpha = 0$.

représentées à droite de la figure 18

7.2 Modèles locaux de direction (DR) du mouvement

Les neurones détectant des DR détectent en général les deux DR opposées, et cela avec des sélectivités différentes. Il est donc naturel de considérer les modèles de DR associés aux points d’arrêt et aux points triples.

Pour les points d’arrêt, on obtient le champ de la figure 19 et le champ inverse. On note que chacun des deux champs a une “auto-fracture” le long du demi-axe $\theta = \pi$ symétrique de la courbe intégrale dégénérée des OR $\theta = 0$.

Pour les points triples on obtient le champ de la figure 20 et le champ inverse. Il y a toujours le demi-axe $\theta = \pi$ comme “auto-fracture”.

En pondérant de façon différente les deux champs de DR opposés on peut obtenir de très nombreuses cartes de DR avec des lignes de fracture très diversifiées. Cela était mal compris avant les travaux de Nicholas Swindale en 2003.

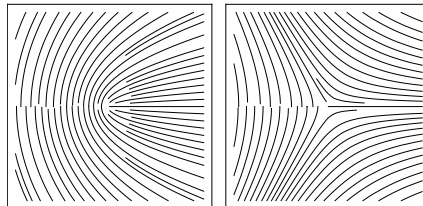


Figure 18 – Les courbes intégrales du champ d’OR au voisinage d’un point d’arrêt (à gauche) et d’un point triple (à droite).

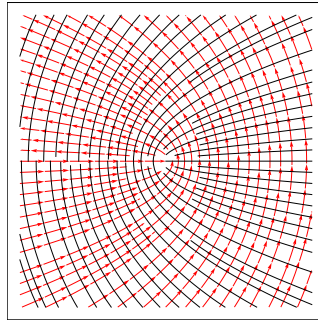


Figure 19 – Directions à un point d'arrêt.

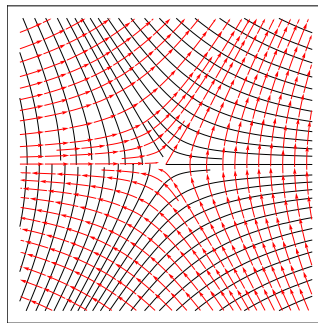


Figure 20 – Directions à un point triple.

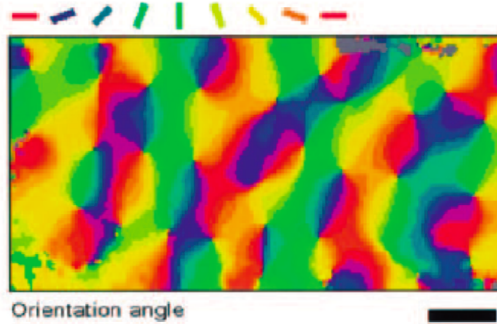


Figure 21 – La carte des OR. (D’après [53].)

7.3 Les données de Swindale (2003)

Nous allons nous focaliser maintenant sur le papier remarquable de 2003 [53] dû à Nicholas Swindale, Amiram Grinvald et Amir Shmuel et concernant *The spatial pattern of response magnitude and selectivity for orientations and directions in cat visual cortex* (aire 18). Ce papier contient en effet des données expérimentales précises et celles-ci sont essentielles pour l’élaboration de modèles.

Les auteurs utilisent des gratings de haut contraste, de fréquence spatiale entre $0.15 - 0.18 c/d^\circ$, de fréquence temporelle entre $2.5 - 6$ Hz et testent $N = 16$ DR (secteurs d’angle $\pi/8$). Les courbes de réponse (tuning curves) ont un pic pour les OR et deux pics pour les DR et, comme une gaussienne, chaque pic a une largeur et une hauteur. Soit $R_a(\theta)$ la réponse du neurone à l’orientation θ à la position a . Le minimum des $R_a(\theta)$ pour a fixé donne la ligne de base b_a (*i.e.* le niveau de réponse non spécifique du stimulus). Les auteurs normalisent les réponses en prenant

$$R'_a(\theta) = 100 (R_a(\theta) - b_a) / (\text{Max}_a - \text{min}_a).$$

Toutes les réponses varient donc dans l’intervalle $[0, 100]$.

Les 4 figures suivantes (21, 22, 23, 24) montrent

- (i) La carte des OR.
- (ii) La carte des DR : les fractures se terminent sur des pinwheels.
- (iii) Les relations entre les fractures (lignes noires) de la carte des DR et les pinwheels d’OR avec leur chiralités $+/-$ (vert/rouge). On remarquera que les fractures peuvent se terminer sur des pinwheels de chiralité quelconque.
- (iv) La superposition des deux cartes OR et DR.

Soit S_0 l’ensemble des (centres singuliers des) pinwheels d’OR et $S \supset S_0$ le lieu singulier des fractures de DR et des pinwheels. Le grand intérêt de l’étude de Swindale est de prendre en compte le fait que l’OR préférée ψ_a en $a \in \mathbb{R}^2 - S_0$ et la DR préférée θ_a en $a \in \mathbb{R}^2 - S$ sont les maxima de courbes de réponse $G_a(\psi)$ et $F_a(\theta)$ définies sur les fibres complètes \mathbb{P}_a^1 ou \mathbb{S}_a^1 . Les champs d’OR et de DR ne sont donc plus de simples champs de valeurs mais des familles de fonctions $G_a(\psi)$ ou $F_a(\theta)$, paramétrées par la position a et dont les OR ou DR préférées sont des *points critiques* (des maxima).

Nous voyons ainsi les approfondissements successifs des modèles :

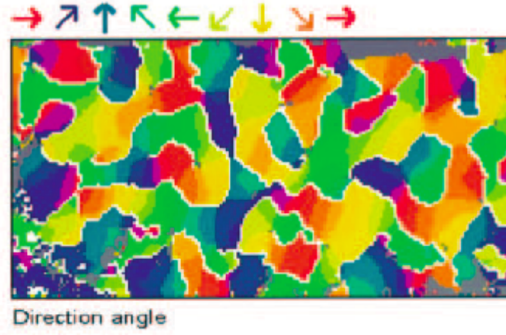


Figure 22 – La carte des DR. (D'après [53].)

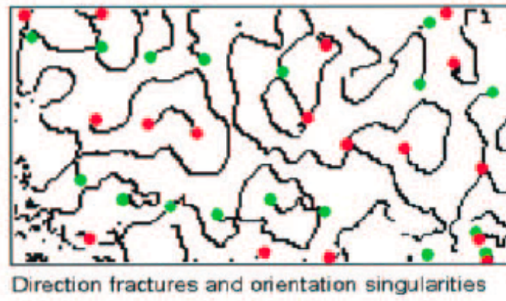


Figure 23 – Les relations entre les fractures (lignes noires) de la carte des DR et les pinwheels d'OR avec leur chiralités +/- (vert/rouge). (D'après [53].)

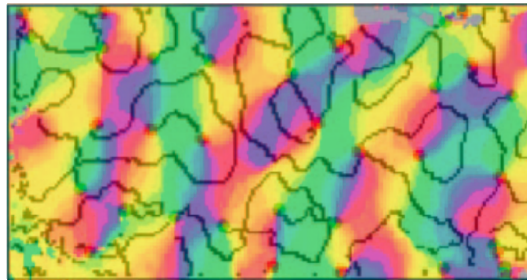


Figure 24 – La superposition des deux cartes OR et DR.

1. Les OR préférentielles $\psi(a)$ (modulo π), les phases $\varphi(a) = 2\psi(a)$ (modulo 2π), le champ de phases $\Phi(a) = e^{i\varphi(a)}$ (section 6.1).
2. Les OR préférentielles et les amplitudes (réponse maximale) : le champ complexe $Z = r(a) e^{i\varphi(a)}$ (section 6.2).
3. Les OR préférentielles, les amplitudes et les courbes de réponse en entier : les familles $G_a(\psi)$.

Dans leur papier, Swindale et ses co-auteurs ajustent les données d'OR en faisant l'hypothèse que les $G_a(\psi)$ sont des gaussiennes sur le cercle \mathbb{S}^1 , c'est-à-dire des fonctions normales circulaires :

$$M(\psi) = Ae^{k(\cos 2(\psi - \psi_0) - 1)}$$

où A est une amplitude (corrélée à la hauteur empirique h), k l'inverse d'une largeur ($\frac{1}{k}$ étant corrélé à la largeur empirique w), ψ_0 l'OR préférée (le -1 est un facteur de normalisation) et où le facteur 2 dans le cosinus tient compte du fait que l'OR ψ n'est définie que modulo π .

Dans les statistiques "circulaires", c'est-à-dire portant sur des quantités angulaires φ modulo 2π , on utilise traditionnellement la loi de von Mises définie par

$$N(\varphi) = \frac{1}{2\pi I_0(\kappa)} e^{\kappa \cos(\varphi - \varphi_0)}$$

où $I_n(\kappa)$ est la fonction de Bessel modifiée d'ordre n , $I_0(\kappa)$ étant

$$I_0(\kappa) = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} e^{\kappa \cos(\varphi)} d\varphi .$$

Si l'on compare à la formule de Swindale (avec $\varphi = 2\psi$), on voit que $Ae^{-k} = \frac{1}{2\pi I_0(k)}$. Si par ailleurs, pour les valeurs proches de φ_0 , on développe $\cos(\varphi - \varphi_0)$ en $1 - \frac{1}{2}(\varphi - \varphi_0)^2$ et si l'on compare $N(\varphi)$ à la loi normale sur \mathbb{R}

$$\frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(x-x_0)^2}{2\sigma^2}}$$

où l'amplitude varie en $\frac{1}{\sigma}$, on voit que, dans la formule de Swindale avec le terme -1 , A correspond à $\frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}}$ et k à $\frac{1}{\sigma^2}$.

De façon générale, la loi de Mises est approximable par la loi normale "enroulée" (wrapped)

$$NW(\varphi) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \sum_{j \in \mathbb{Z}} e^{-\frac{(\varphi - \varphi_0 + 2\pi j)^2}{2\sigma^2}} .$$

Le fit des $M(\psi)$ avec les données expérimentales est excellent. Comme le montrent les figures 25 et 26, h et w sont fortement corrélées empiriquement et varient en raison inverse l'une de l'autre.

La figure 27 montre certaines courbes de réponse d'OR $G_a(\psi)$ (l'axe des x varie de 0 à π , les étiquettes numériques sont les mi-largeurs $w/2$ aux mi-hauteurs $h/2$). Bien sûr, des rayons opposés correspondent à des OR orthogonales.

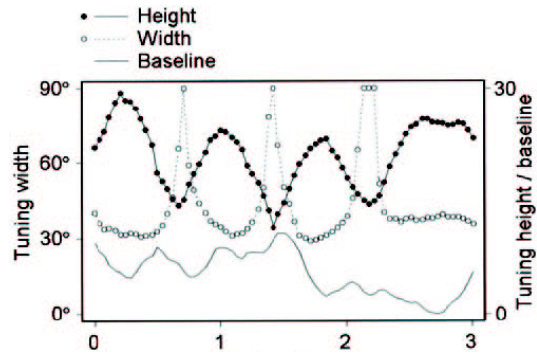


Figure 25 – Corrélation entre la hauteur h et la largeur w des $G_a(\psi)$ le long d’une ligne traversant trois pinwheels. (D’après [53]).

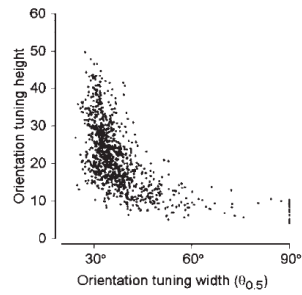


Figure 26 – Relation en “hyperbole” entre w et h ($\theta_{0.5}$ est en fait la demi-largeur). (D’après [53]).

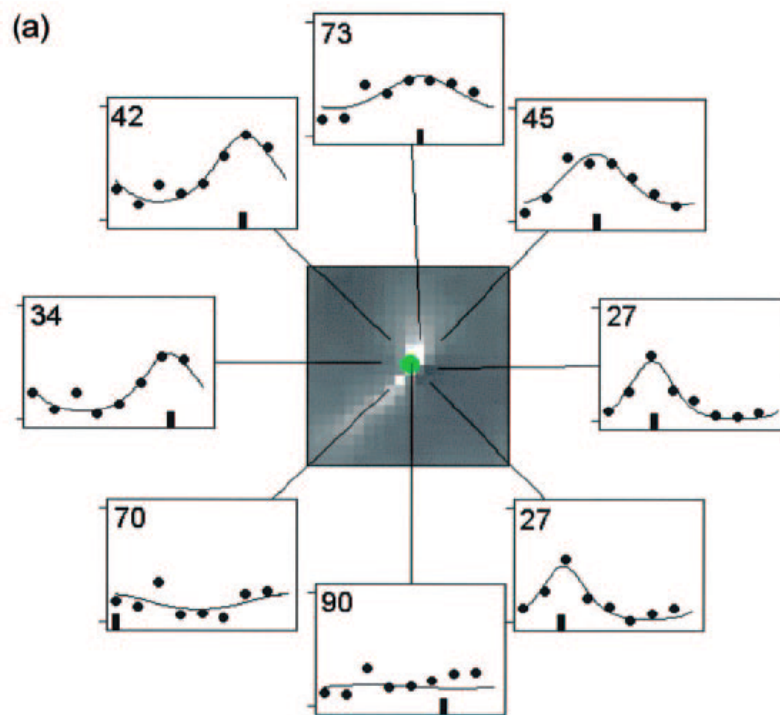


Figure 27 – Courbes de réponse d'OR $G_a(\psi)$ (les étiquettes numériques sont les mi-largeurs $w/2$ aux mi-hauteurs $h/2$). (D'après [53]).

7.4 Le biais méthodologique des mesures de DR

Pour les DR, les courbes de réponses $F_a(\theta)$ sont plus compliquées et possèdent deux maxima locaux même si, en général, elles n'ont qu'un seul maximum global. Ce fait a induit pendant longtemps un biais méthodologique dans les mesures. En effet, la méthode classique était celle du “vector averaging” qui consiste à faire la moyenne vectorielle sur les DR des réponses codées comme des vecteurs (angle, amplitude). Pour les courbes de réponse à un pic, cette méthode est acceptable (même si une réponse faible peut venir d'un h faible ou d'un w large) mais elle ne l'est plus du tout pour des courbes de réponse à deux pics. Ce biais se manifeste dans les résultats par le fait que dans les cartes les DR préférentielles ne sont pas orthogonales aux OR préférentielles.

7.5 Correction du biais méthodologique

Pour corriger ce biais méthodologique, Swindale et ses co-auteurs ont utilisé des modèles de courbes de réponse à deux pics dépendant de la variable “interne” θ :

$$M(\theta) = A_1 e^{k_1(\cos(\theta-\theta_1)-1)} + A_2 e^{k_2(\cos(\theta-\theta_2)-1)} .$$

Les A_i et k_i ne sont pas indépendants (voir ci-dessus, A_i varie un peu comme $1/k_i$) et $\theta_2 = \theta_1 + \pi$. Il y a donc essentiellement 3 contrôles contrôlant le tuning. Dire que la famille des $F_a(\theta)$ paramétrée par a est de ce type signifie que ces contrôles sont des fonctions de a , $A_i = A_i(a)$, $k_i = k_i(a)$ et $\theta_1 = \theta_1(a)$, avec a variant dans l'espace “externe” \mathbb{R}^2 .

Lorsque a varie, les deux maxima de $F_a(\theta)$, c'est-à-dire les deux DR préférentielles possibles θ_1 et θ_2 entrent en *compétition* et chaque fracture $\Omega \subset S$ s'interprète en disant qu'à la traversée de Ω il se produit une inversion de dominance d'une DR sur l'autre, c'est-à-dire que l'on passe de $h_1 > h_2$ (ce qui sélectionne h_1) à $h_1 < h_2$ (ce qui sélectionne h_2) en traversant $h_1 = h_2$ (conflit). Si l'on met au-dessus de chaque point régulier $a \in \mathbb{R}^2 - S$ les points critiques de $F_a(\theta)$ on obtient une surface Σ à 4 feuillet dans $\mathbb{R}^2 \times \mathbb{S}^1$, deux correspondant à une sélectivité localement maximale et deux correspondant à une sélectivité localement minimale. Le long d'une fracture Ω , la surface Σ présente une falaise sautant de π . Certains feuillet pourraient éventuellement disparaître si l'un des pics disparaît.

7.6 “Spatial layout” et déploiements

Nous rencontrons ici une question délicate. Mathématiquement, nous sommes en présence d'une famille $F_a(\theta)$ de fonctions paramétrées par la position a . Leurs contrôles θ_i , A_i , k_i varient avec a . Cette dépendance est appelée “spatial layout” par les auteurs. En géométrie, elle s'appelle un *déploiement* (unfolding). Elle possède une réalité empirique et, conformément au principe matérialiste de la neurogéométrie, son idéalisation géométrique doit être neuralemement implémentée. Il est naturel de penser qu'elle l'est dans la connectivité fine des arbres dendritiques, mais nous ne traiterons pas ici de cette possibilité. Nous nous focalisons sur les propriétés du déploiement $F_a(\theta)$.

La figure 28 montre la variation des deux pics de $F_a(\theta)$ lorsque a parcourt un chemin *orthogonal* à une ligne de fracture Ω . On voit que la discontinuité de la DR préférentielle correspond à ce que l'on appelle une “catastrophe de conflit” : θ_1 et $\theta_2 = \theta_1 + \pi$ restent plus ou moins constants mais d'un côté de Ω c'est θ_1 qui domine alors que c'est θ_2 de l'autre côté de Ω . Sur Ω , θ_1 et θ_2 s'équilibrent et Ω s'appelle une *strate de conflit*.

Des catastrophes de conflit se rencontrent dans un grand nombre de phénomènes naturels. Un des exemples les plus connus et celui des transitions de phase du premier ordre et, dans

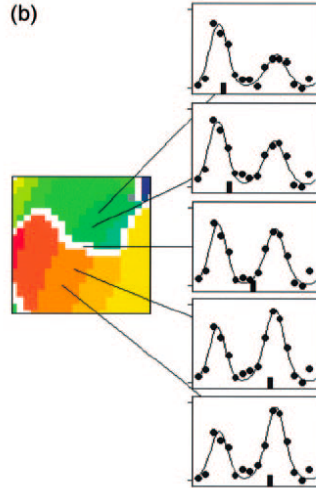


Figure 28 – Variation de la courbe de réponse DR à deux pics $F_a(\theta)$ lorsque a traverse orthogonalement une ligne de fracture. La marque verticale sur l’axe des x indique la moyenne entre les deux pics. (D’après [53]).

ce cas, les strates de conflit s’appellent souvent des “strates de Maxwell”.¹⁴

Mais il est également important de savoir ce qui se passe lorsque l’on suit *tangentiellement* la fracture Ω . La même figure 28 montre que l’on passe graduellement du rouge à l’orange, puis au jaune, ce qui signifie que la DR préférentielle *tourne* le long de \mathbb{S}^1 .

On voit ainsi comment se structure localement le “spatial layout” dans un repère local *adapté* à la fracture Ω .

1. Orthogonalement à Ω , θ_1 et θ_2 varient peu mais la dominance des deux DR l’une par rapport à l’autre (*i.e.* le rapport entre h_1 et h_2) s’inverse.
2. Tangentiellement à Ω , θ_1 et $\theta_2 = \theta_1 + \pi$ tournent et h_1 et h_2 croissent ou décroissent de concert.

La figure 29 est encore plus intéressante. Elle montre en effet ce qui se passe lorsqu’une fracture Ω de DR s’arrête sur un pinwheel (de chiralité quelconque) de la carte des OR. La roue des 8 directions est 0 (rouge), $\frac{\pi}{4}$ (violet), $\frac{\pi}{2}$ (bleu), $\frac{3\pi}{4}$ (bleu-vert), π (vert), $\frac{5\pi}{4}$ (vert-jaune), $\frac{3\pi}{2}$ (jaune), $\frac{7\pi}{4}$ (orange), 2π (rouge). On voit bien la discontinuité de π (vert/rouge) à la traversée de Ω et on voit aussi que lorsque l’on contourne le pinwheel on suit un continuum rouge \rightarrow violet \rightarrow bleu \rightarrow bleu-vert \rightarrow vert pour le maximum dominant qui tourne de π et saute de π à la traversée de la fracture. Seulement la moitié de la roue des directions ($0, \frac{\pi}{4}, \frac{\pi}{2}, \frac{3\pi}{4}, \pi$) est donc pertinente.

On remarque également qu’à la singularité du pinwheel, $a = 0$, où la fracture Ω se termine la courbe de réponse $F_0(\theta)$ devient très plate et *dégénère*. Cela signifie que la hauteur commune $h_1 = h_2 = h \rightarrow 0$. $F_0(\theta)$ s’appelle le “centre organisateur” du déploiement $F_a(\theta)$. Son modèle est une fonction constante sur \mathbb{S}^1 qui exprime l’*indifférence* aux OR, ce qui est bien la caractéristique des singularités des pinwheels.

Pour comprendre la configuration globale de tels déploiements locaux, il faudrait des données empiriques supplémentaires, mais il s’agit là d’une autre histoire.

14. Cf. [40].

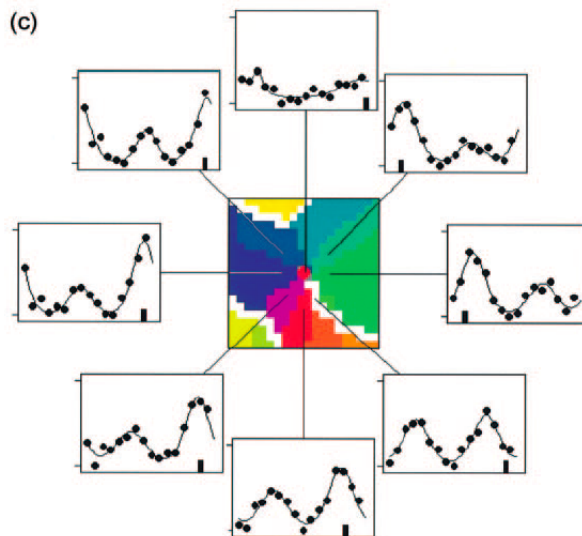


Figure 29 – Point d’arrêt d’une fracture des DR sur un pinwheel. Il y a une discontinuité de π (vert/rouge) à la traversée de la fracture. Au centre du pinwheel, $a = 0$, la distribution $F_0(\theta)$ devient plate. Lorsque l’on contourne le pinwheel les maxima s’échangent. (D’après [53]).

8 La notion de déploiement universel

Pour comprendre mathématiquement la situation de façon correcte, il faudrait utiliser les outils introduits dans les années 1940-1960 par des géomètres comme Whitney, Thom, Arnold ou Mather.¹⁵ Nous ne pouvons pas le faire ici. De façon très intuitive l’idée directrice est la suivante.

Nous voulons analyser “qualitativement” la structure d’une classe de fonctions f (ici des fonctions du genre $F_a(\theta)$) sur un espace “interne” E (ici \mathbb{S}^1). Soit \mathfrak{F} leur espace fonctionnel. On suppose que l’on sait définir une topologie \mathcal{T} sur \mathfrak{F} (par exemple la topologie de la convergence uniforme des f et de toutes leurs dérivées, topologie qui formalise l’intuition de petites déformations régulières des contrôles A_i et k_i associés aux valeurs h_i et w_i). On considère l’action sur \mathfrak{F} du groupe G des changements de coordonnées de E et de \mathbb{R} admissibles dans le contexte considéré. L’action de G définit une équivalence sur les f (“avoir le même type qualitatif”) et l’on veut étudier les f à cette équivalence près.

Pour cela, on introduit l’idée clé de *stabilité structurelle* : f est structurellement stable si toute fonction g assez voisine dans \mathfrak{F} lui est équivalente. On cherche alors à caractériser la stabilité structurelle et à introduire des “degrés” d’instabilité, appelés, pour des raisons techniques évoquées ci-dessous, *codimension*. Un exemple typique d’instabilité est un conflit $h_1 = h_2$: par petites déformations il peut se stabiliser en $h_1 > h_2$ ou en $h_1 < h_2$. Il est de codimension 1 (un seul degré d’instabilité).

L’idée de déploiement universel est alors la suivante. Elle a pu être définie rigoureusement dans de nombreux cas de *petite* codimension. Soit $f \in \mathfrak{F}$ et soit \tilde{f} son orbite sous l’action du groupe G . Si f est structurellement stable, \tilde{f} contient par définition un voisinage ouvert entier de f . Mais si f est instable ce n’est plus le cas et \tilde{f} est localement un sous-espace

¹⁵. Cf. [39] et sa bibliographie.

strict de \mathfrak{F} . Supposons alors que ce sous-espace local soit “régulier” et que l’on sache définir son “espace tangent” $T_f \tilde{f}$ en f . Dans les bons cas, $T_f \tilde{f}$ admettra localement des espaces supplémentaires U en f qui auront une dimension c égale à la codimension de f . Si l’on paramétrise les points $u \in U$ par des coordonnées locales (u_1, \dots, u_c) (avec 0 correspondant à f) et si l’on considère le déploiement h_U de f défini par U (et donc dont U est l’espace “externe”), alors toute fonction $g \in \mathfrak{F}$ assez voisine de f sera équivalente à l’une des fonctions h_u de h_U .

L’idéal est alors de pouvoir démontrer un théorème du déploiement *universel* disant que tous les déploiements suffisamment locaux f_A de f d’espace externe A peuvent s’obtenir à partir de h_U comme image réciproque de h_U par une application $j : A \rightarrow U$. Si tel est le cas, on peut alors résoudre le problème crucial du lien qui peut exister entre un déploiement f_A et la nature de l’instabilité structurelle de f . En effet, le déploiement universel h_U *externalise* dans U cette instabilité *interne*. Il s’agit là d’une propriété absolument fondamentale.¹⁶

Dans notre cas, l’espace \mathfrak{F} est celui des fonctions qualitativement de type $M(\theta)$ et les f y dépendent de trois contrôles. $F_0(\theta) = f_0(\theta)$ y est de codimension 3¹⁷ et correspond à $h_1 = h_2$ minimaux et $w =$ tout le cercle S^1 . $f_0(\theta)$ est donc invariante par rotation (*i.e.* S^1 -invariante) et les $F_a(\theta)$ *brisent* cette symétrie. A priori, des petites déformations f_u de f_0 dans le déploiement universel f_U peuvent n’avoir qu’un pic. Mais les données empiriques de Swindale sur l’apparition d’une ligne de fracture montre que les $F_a(\theta)$ ont deux pics. Le “spatial layout” $F_a(\theta)$ s’obtient ainsi par image inverse du déploiement universel f_U par une application générique d’un petit voisinage du pinwheel dans $(U, 0)$.

Simplex en utilisant un mélange de deux lois de von Mises de même κ centrées sur θ_0 et $\theta_0 + \pi$

$$M_a(\theta) = \frac{\alpha(a)}{2\pi I_0(\kappa)} e^{\kappa \cos(\theta - \theta_0(a))} + \frac{(1 - \alpha(a))}{2\pi I_0(\kappa)} e^{-\kappa \cos(\theta - \theta_0(a))},$$

en faisant varier a le long d’un petit cercle $a = \rho e^{i\varphi}$ centré sur la singularité, en faisant tourner de π les extrema θ_0 et $\theta_0 + \pi$, on peut déjà obtenir une bonne approximation des données. Pour raffiner le modèle il faudrait tenir compte de la variation des largeurs et faire varier les κ en fonction de a , et aussi faire varier ρ de façon à obtenir en 0 la distribution constante $M_0(\theta) = \frac{1}{2\pi}$ avec $\kappa = 0$ pour $\rho = 0$.

La figure 30 montre un tel déploiement simple. Il correspond à $\kappa = 3$, et démarre avec $\theta_0(a) = \frac{\pi}{2}$ sur la strate de conflit Ω positionnée à $\varphi_0 = -\frac{\pi}{4}$. Lorsque φ accomplit un tour dans le sens direct, $\theta_0(a)$ tourne de π dans le sens rétrograde par pas de $\frac{\pi}{8}$. Quant à $\alpha(a)$, il démarre par $\alpha(a) = 1 - \alpha(a) = \frac{1}{2}$ sur la strate de conflit Ω où $\varphi_0 = -\frac{\pi}{4}$, décroît jusqu’à 0.27 pour $\varphi = \frac{3\pi}{4}$ et recroît jusqu’à $\frac{1}{2}$.

9 Conclusion

Pour conclure cette étude, nous résumons sous forme d’un tableau les idéalizations mathématiques de réalités neurophysiologiques matérielles que nous avons explorées pour comprendre ce que peut être un calcul différentiel neuronal effectuable par des processeurs ponctuels.

16. Depuis les travaux visionnaires de Turing et de Thom, cette possibilité d’externaliser des instabilités internes dans des espaces externes est la clé des modèles mathématiques de la morphogenèse.

17. Cela n’est possible que parce que \mathfrak{F} est une classe très contrainte de fonctions. Dans l’espace des fonctions régulières quelconques, $F_0(\theta)$ constante serait de codimension infinie.

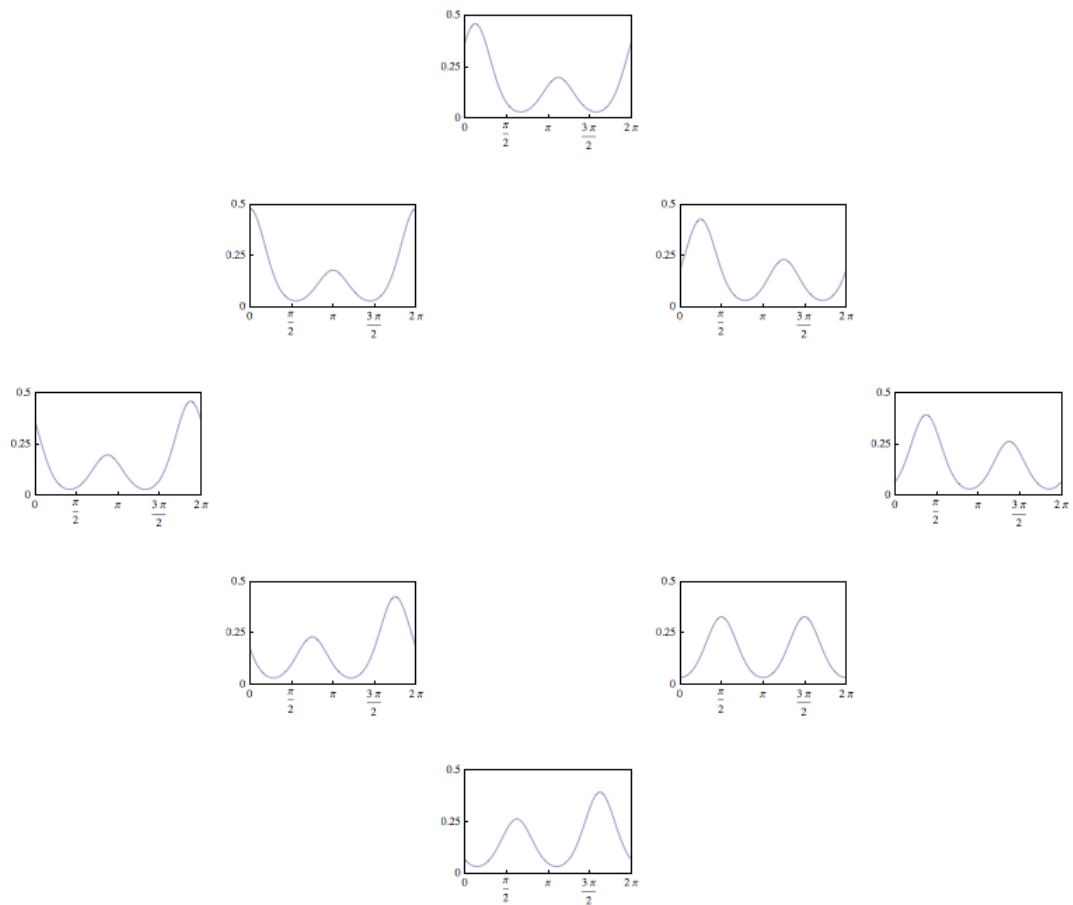


Figure 30 – Un déploiement simple approximant les données de Swindale. Il correspond à $\kappa = 3$ et démarre avec $\theta_0(a) = \frac{\pi}{2}$ sur la strate de conflit Ω positionnée à $\varphi_0 = -\frac{\pi}{4}$. Lorsque φ accomplit un tour dans le sens direct, $\theta_0(a)$ tourne de π dans le sens rétrograde par pas de $\frac{\pi}{8}$. $\alpha(a)$ démarre par $\alpha(a) = 1 - \alpha(a) = \frac{1}{2}$ sur la strate de conflit Ω , décroît jusqu'à 0.27 pour $\varphi = \frac{3\pi}{4}$ et recroît jusqu'à $\frac{1}{2}$.

1.	Neurones simples. Champs et profils récepteurs.	Patches de Gabor ou dérivées de gaussiennes.
2.	Filtrage.	Analyse en ondelettes.
3.	Colonnes comme processeurs ponctuels.	Élément de contact (position, orientation), $c = (a, p)$.
4.	Hypercolonnes comme “engrafted variables”.	Fibration 3D $\pi : V = \mathbb{R}^2 \times P \rightarrow \mathbb{R}^2$. Espace des 1-jets (niveau méso-2).
5.	“Greffé” de la variable d’orientation.	Traitement dans un format ponctuel de dérivations de format infinitésimal, local, multi-ponctuel.
6.	Architecteure fonctionnelle (connexions cortico-corticales à longue portée entre hypercolonnes voisines).	Struture de contact définie par le noyau de la 1-forme différentielle $\omega = dy - pdx$.
7.	Symétries de l’architecture fonctionnelle.	Action du groupe $SE(2)$. Invariance par les translations du groupe de Heisenberg polarisé.
8.	Pop-out (saillance perceptive) de courbes globales à partir d’éléments de contact (cf. la notion de “champ d’association”).	Résolution des deux problèmes de prolongement et d’intégration. Courbes intégrales du champ des plans de contact.
9.	Contours illusoires.	Géodésiques de la géométrie sous-riemannienne naturelle de la structure de contact.
10.	Cartes d’orientation 2D (OR).	Discrétisation de la fibration en réseau de positions. Réduction dimensionnelle 3D \rightarrow 2D. Projection des fibres de V sur des petits pinwheels centrés sur les positions discrètes.
11.	Géométrie des cartes d’OR 2D.	Champ de phases Φ des $\varphi = 2\psi$.
12.	Amplitude de la sélectivité à l’OR.	Champ complexe Z .
13.	Géométrie locale des pinwheels comme “singularités à 180°”.	Singularités génériques du champ d’OR W (angle ψ) : points d’arrêt et points triples.
14.	Périodicité des cartes d’OR.	Superposition d’ondes planes solutions de l’équation de Helmholtz.
15.	Densité des pinwheels proche de $d = \frac{\pi}{\lambda^2}$.	Hypothèse que Z réalise un champ gaussien, formule de Kac-Rice.
16.	Géométrie locale des terminaisons des fractures aux pinwheels.	Modèles locaux de DR aux points d’arrêt et points triples des OR.
17.	Courbes de réponse $G_a(\psi)$ et $F_a(\theta)$.	Fonctions normales circulaires à un pic ou deux pics des variables “internes” ψ et θ .
18.	“Spatial layout”.	Déploiement.
19.	Implémentation du “spatial layout” dans les arbres dendritiques.	Dépendance des contrôles des fonctions circulaires par rapport au paramètre “externe” a .
20.	Fracture.	Strate de conflit.
21.	Extrémité d’une fracture.	Centre organisateur $F_0(\theta)$ du déploiement $F_a(\theta)$.

Références

- [1] Adler, R.J., Taylor, J.E., *Random Fields and Geometry*, Springer, Berlin, New York, 2007.
- [2] Afgoustidis, A., Monochromaticity of orientation maps in V1 implies minimum variance for hypercolumn size, *Journal of Mathematical Neuroscience*, 5, 10 (2015).
- [3] Afgoustidis, A., Représentations de groupes de Lie et fonctionnement géométrique du cerveau, *Thèse* (D. Bennequin dir.), Université Paris VII, 2016.
- [4] Agrachev, A.A., Sachkov, Y., *Control Theory from the Geometric Viewpoint*, Springer, Berlin, New York, 2004.
- [5] Barbieri, D., Citti, G., Sanguinetti, G., Sarti, A., An uncertainty principle underlying the functional architecture of V1, *Journal of Physiology-Paris*, 106, 5-6 (2012), 183-193.
- [6] Beals, R., Gaveau, B., Greiner, P.C., Hamilton-Jacobi theory and the heat kernel on Heisenberg groups, *Journal de Mathématiques Pures et Appliquées*, 79, 7 (2000) 633-689.
- [7] Bennequin, D., Caustique mystique, *Séminaire Bourbaki*, 634, 1984.
- [8] Bennequin, D., Remarks on Invariance in the Primary Visual Systems of Mammals, *Neuromathematics of Vision*, (G. Citti, A. Sarti, eds.), Springer, Berlin, New York, 2014, 243-333.
- [9] Ben-Shahar, O., Huggins, P.S., Izo, T., Zucker, S., Cortical connections and early visual function : intra- and inter-columnar processing, *Neurogeometry and Visual Perception*, (J. Petitot, J. Lorenceau, eds.), *Journal of Physiology-Paris*, 97 (2003) 191-208.
- [10] Berry, M.V., Upstill, C., Catastrophe Optics : Morphologies of Caustics and their Diffraction Patterns, *Progress in Optics*, (E. Wolf ed.), North-Holland, Amsterdam, 258-345.
- [11] Berry, M.V., Much ado about nothing : optical dislocation lines (phase singularities, zeros, vortices...), *Singular Optics*, SPIE (Society of Photographic Instrumentation Engineers) Proceedings, vol.3487, 1998.
- [12] Berry, M.V., Optical Currents, *Journal of Optics A : Pure and Applied Optics*, 11, 9 (2009) 094001.
- [13] Berry, M.V., Dennis, M.R., Reconnections of wave vortex lines, *European Journal of Physics*, 33 (2012) 723-731.
- [14] Berthoz, A., *La simplicité*, Odile Jacob, Paris, 2009.
- [15] Bonhöffer, T., Grinvald, A., Iso-orientation domains in cat visual cortex are arranged in pinwheel-like patterns, *Nature*, 353 (1991) 429-431.
- [16] Boscain, U., Duits, R., Rossi, F., Sachkov, Y., *Curve cusplless reconstruction via sub-Riemannian geometry*, arXiv : 1203.3089v4 (2013).
- [17] Bosking, W.H., Zhang, Y., Schoenfield, B., Fitzpatrick, D., Orientation Selectivity and the Arrangement of Horizontal Connections in Tree Shrew Striate Cortex, *Journal of Neuroscience* 17, 6 (1997) 2112-2127.
- [18] Bosking, W.H., Crowley, J.C., Fitzpatrick, D., Spatial coding of position and orientation in primary visual cortex, *Nature Neuroscience*, 5, 9 (2002) 874-882.
- [19] Braitenberg, V., Braitenberg, C., Geometry of Orientation Columns in the Visual Cortex, *Biological Cybernetics*, 33 (1979) 179-186.

- [20] Bressloff, P., Cowan, J., The functional geometry of local and horizontal connections in a model of V1, *Neurogeometry and Visual Perception* (J. Petitot, J. Lorenceau, eds.), *Journal of Physiology-Paris*, 97, 2-3 (2003) 221-236.
- [21] Citti, G., Sarti, A., A cortical based model of perceptual completion in the roto-translation space, *Journal of Mathematical Imaging and Vision*, 24, 3 (2006) 307-326.
- [22] Citti, G., Sarti, A., From Functional Architectures to Percepts : A Neuromathematical Approach, *Neuromathematics of Vision*, (G. Citti, A. Sarti, eds.), Springer, Berlin, New York, 2014, 131-171.
- [23] Dennis, M.R., *Topological Singularities in Wave Fields*, PhD Thesis, H.H. Wills Laboratory, University of Bristol, 2001.
- [24] Duits, R., Ghosh, A., Dela Haije, T., Sachkov, Y., Cuspless Sub-Riemannian Geodesics within the Euclidean Motion Group $SE(d)$, *Neuromathematics of Vision*, (G. Citti, A. Sarti, eds.), Springer, Berlin, New York, 2014, 173-215.
- [25] Eysel, U., Turning a corner in vision research, *Nature*, 399 (1999) 641-644.
- [26] Frégnac, Y., Big data and the industrialization of neuroscience : A safe roadmap for understanding the brain ?, *Science*, 358 (2017) 470-477.
- [27] Hegdé, J., Felleman, D.J., Reappraising the functional implications of the primate visual anatomical hierarchy, *Neuroscientist*, 13-5 (2007) 416-421.
- [28] Helmholtz, H. von, Über die Tatsachen, die der Geometrie zum Grunde liegen, *Nachrichten von der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen*, 9, 1868. *Wissenschaftliche Abhandlungen*, Vol. II, Johann Ambrosius Barth, Leipzig, 1883, 618–639. Eng. transl. in *Epistemological Writings*, Reidel, Dordrecht, 1977, 39-58.
- [29] Hess, R.F., Hayes, A., Field, D.J., Contour integration and cortical processing, *Neurogeometry and Visual Perception* (J. Petitot, J. Lorenceau, eds.), *Journal of Physiology-Paris*, 97, 2-3 (2003) 105-119.
- [30] Hoffman, W.C., The visual cortex is a contact bundle, *Applied Mathematics and Computation*, 32 (1989) 137-167.
- [31] Hubel, D.H., *Eye, Brain and Vision*, Scientific American Library, W.H. Freeman & Co, New York, 1988.
- [32] Koenderink, J.J., Van Doorn, A.J., Representation of local geometry in the visual system, *Biological Cybernetics*, 55 (1987) 367-375.
- [33] LTC, *Logos et Théorie des Catastrophes. Colloque de Cerisy en l'honneur de René Thom* (J. Petitot, éd.), Editions Patiño, Genève, 1989.
- [34] Lu, H.D., Chen, G., Tanigawa, H., Roe, A.W., A Motion Direction Map in Macaque V2, *Neuron*, 68 (2010) 1-12.
- [35] Mallat, S., *A Wavelet Tour of Signal Processing*, Academic Press, New York, 1998.
- [36] Montgomery, R., *A Tour of Subriemannian Geometries, Their Geodesics and Applications*, American Mathematical Society, 2002.
- [37] Mumford, D., Elastica and computer vision, *Algebraic Geometry and Applications* (C. Bajaj, ed.), Springer, Heidelberg, 1992, 491-506.
- [38] Ohki, K., Chung, S., Kara, P., Hübener, M., Bonhöffer, T., Reid, R.C., Highly ordered arrangement of single neurons in orientation pinwheels, *Nature*, 442 (2006) 925-928.
- [39] Petitot, J., *Eléments de théorie des singularités*, 1982, http://jean.petitot.pagesperso-orange.fr/ArticlesPDF_new/Petitot_Sing.pdf.

- [40] Petitot, J., *Introduction aux phénomènes critiques*, 1982, http://jean.petitot.pagesperso-orange.fr/ArticlesPDF_new/Petitot_CritPh.pdf.
- [41] Petitot, J., Rappels sur l'Analyse non standard, *La Mathématique non standard* (J.-M. Salanskis, H. Barreau, eds.), Éditions du CNRS, Paris, 1989, 187-209.
- [42] Petitot J., Morphological Eidetics for Phenomenology of Perception, *Naturalizing Phenomenology : Issues in Contemporary Phenomenology and Cognitive Science* (J. Petitot, F. J. Varela, J.-M. Roy, B. Pachoud, eds.), Stanford University Press, Stanford, 1999, 330-371.
- [43] Petitot, J., (avec Tondut, Y.), Vers une Neurogéométrie. Fibrations corticales, structures de contact et contours subjectifs modaux, *Mathématiques, Informatique et Sciences Humaines*, 145 (1999) 5-101, EHESS, Paris.
- [44] Petitot, J., The Neurogeometry of Pinwheels as a Sub-Riemannian Contact Structure, *Neurogeometry and Visual Perception* (J. Petitot, J. Lorenceau, eds.), *Journal of Physiology-Paris*, 97, 2-3 (2003) 265-309.
- [45] Petitot, J., *Neurogéométrie de la vision*, Éditions de l'École Polytechnique, Palaiseau, 2008.
- [46] Petitot, J., Landmarks for Neurogeometry, *Neuromathematics of Vision*, (G. Citti, A. Sarti, eds.), Springer, Berlin, New York, 2014, 1-85.
- [47] Petitot, J., *Elements of Neurogeometry. Functional Architectures of Vision*, Lecture Notes in Morphogenesis, Springer, Berlin, New York, 2017.
- [48] Poincaré, H., *La Science et l'Hypothèse*, Flammarion, Paris, 1902. Réédition avec une préface de J. Vuillemin, 1968.
- [49] Riemann, B., [1854], Über die Hypothesen, welche der Geometrie zu Grunde liegen, *Bernhard Riemanns Gesammelte Mathematische Werke* (R. Dedekind, H. Weber, eds.), Druck und Verlag von B. G. Teubner, Leipzig, 1892.
- [50] Sarti, A., Citti, G., Petitot, J., On the Symplectic Structure of the Primary Visual Cortex, *Biological Cybernetics* 98, 1 (2008) 33–48
- [51] Shmuel, A., Grinvald, A., Coexistence of linear zones and pinwheels within orientation maps in cat visual cortex, *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences USA)*, 97, 10 (2000) 5568–5573.
- [52] Swindale, N.V., Matsubara, J., Cynader, M.S., Surface Organization of Orientation and Direction Selectivity in Cat Area 18, *The Journal of Neuroscience*, 7,5 (1987) 1414-1427.
- [53] Swindale, N.V., Grinvald, A., Shmuel, A., The Spatial Pattern of Response Magnitude and Selectivity for Orientation and Direction in Cat Visual Cortex, *Cerebral Cortex*, 13, 3 (2003) 225-235.
- [54] Thom, R., Les Singularités des applications différentiables, *Annales de l'Institut Fourier*, 6 (1956) 43-87. *Œuvres mathématiques*, vol.1, 337-382, SMF, Paris.
- [55] Thom, R., Ensembles et morphismes stratifiés, *Bulletin of the American Mathematical Society*, 75, 2 (1968) 240-284.
- [56] Wolf, F., Geisel, T., Spontaneous pinwheel annihilation during visual development, *Nature*, 395 (1998) 73-78.
- [57] Wolf, F., Geisel, T., Universality in visual cortical pattern formation, *Neurogeometry and Visual Perception* (J. Petitot, J. Lorenceau, eds.), *Journal of Physiology-Paris*, 97, 2-3 (2003) 253-264.