Neurogéométrie des architectures fonctionnelles de la vision *

Jean PETITOT[†]

Résumé

Ces dernières années, les progrès expérimentaux en neurophysiologie, tant en ce qui concerne les enregistrements intracellulaires que les méthodes d'imagerie, ont permis de se faire une idée assez précise de la façon dont les aires visuelles primaires traitent le signal optique. Les neurones visuels agissent localement comme des filtres sur le signal et en effectuent une sorte d'analyse en ondelettes. Mais l'essentiel des propriétés globales des percepts, propriétés connues depuis le temps de la Gestalt theorie mais jamais expliquées, proviennent de l'architecture fonctionnelle de ces aires, c'est-à-dire de la micro-anatomie des connexions intracorticales. En ce qui concerne la première aire V1, on peut montrer que sa structure en "pinwheels" (roues d'orientation) implémente essentiellement la structure de contact du plan visuel. Les processus d'intégration globale des contours à partir de détections locales, et cela y compris pour les fameux contours illusoires à la Kanizsa, sont descriptibles par des méthodes variationnelles du type de celles introduites par David Mumford il y a déjà longtemps. Nous présentons une méthode récente utilisant les géodésiques de la géométrie sous-riemannienne naturellement associée à la structure de contact. Nous expliquons ensuite comment, en encodant la structure de contact dans les poids synaptiques d'un réseau de neurones à la Hopfield, Paul Bressloff, Jack Cowan, Bard Ermentrout et Martin Golubitsky ont réussi à expliquer certains phénomènes de perception spontanée dans la vision entoptique. Il s'agit là d'une nouvelle application de l'equivariant branching lemma de Golubitsky.

^{*}Journée annuelle de la SMF, 24 juin 2006, Mathématiques et Vision

[†]CAMS-EHESS (petitot@ehess.fr) & CREA-Ecole Polytechnique (jean.petitot@polytechnique.edu)

1 Introduction

Depuis quelques années les progrès spectaculaires des neurosciences intégratives et cognitives ont permis de commencer à comprendre comment le cerveau construit la géométrie de la perception. J'utiliserai le terme de *neurogéométrie* pour parler de ce domaine. La neurophysiologie anatomique et fonctionnelle, tant en ce qui concerne les enregistrements intracellulaires que les méthodes d'imagerie, fournit déjà des résultats suffisamment précis pour que l'on puisse tester des modèles mathématiques non triviaux et, depuis quelques années, on assiste à un bouillonnement d'idées assez analogue à celui qui s'est opéré en analyse du signal et en analyse d'image (cf. les autres exposés de cette journée).

J'aimerais présenter quelques résultats dans ce domaine. Mais d'abord quelques brèves considérations introductives.

1.1 Le contexte

Les travaux dont je vais parler ont bénéficié de plusieurs workshops organisés à la Fondation des Treilles grâce à Bernard Teissier que je remercie vivement pour son soutien. Jean-Michel Morel et Stéphane Mallat en ont fait partie et, du côté des neurophysiologistes j'aimerais citer Yves Frégnac directeur du Laboratoire UNIC de Gif-sur-Yvette et Jean Lorenceau du LENA.

Jean-Michel Morel a organisé le trimestre du Centre Emile Borel Questions Mathematiques en Traitement du Signal et de l'Image en septembre-décembre 1998 puis, avec David Mumford et Christoph von der Malsburg, le colloque The Mathematical, Computational and Biological Study of Vision à Oberwolfach en novembre 2001. Alessandro Sarti et Giovanna Citti, dont je parlerai tout à l'heure, ont organisé un colloque Mathematical Models in Visual Perception à Bologne en juillet 2004 qui va être suivi en septembre 2006 d'une School on Neuromathematics of Vision au Centre De Giorgi de l'Ecole Normale de Pise. Enfin, depuis deux ans un projet Neurogéométrie de l'ACI-NIM regroupe Bernard Teissier et Daniel Bennequin, Jacques Droulez et Chantal Milleret du LPPA (laboratoire d'Alain Berthoz du Collège de France), Yves Frégnac et moi-même. Daniel Bennequin a organisé avec Line Garnero un important colloque Mathématiques et Cerveau à l'IHP en juin 2005.

Avec Jean Lorenceau j'ai édité en 2003 un double numéro spécial (97, 2-3) du *Journal* of *Physiology-Paris* (dir. Y. Frégnac) : *Neurogeometry and Visual Perception*. On y trouve de nombreux articles portant en partie sur ce que j'exposerai ici.

1.2 Remarques préliminaires

1. Un certains nombre de grands géomètres et de grands psychologues se sont intéressés aux formes perceptives. Sans remonter à Poincaré, citons René Thom pour les formes, Jan Koenderink de l'Université d'Utrecht qui a appliqué la théorie des singularités de Thom à la neuropsychologie visuelle, les psychologues de la Gestalt et en particulier Gaetano Kanizsa sur lequel je reviendrai et dont l'équipe de Jean-Michel Morel a traduit La grammatica del vedere, Jacques Ninio de l'ENS qui a travaillé sur de nombreuses illusions perceptives. En relation avec le traitement d'images, il faut évidemment citer les travaux de David Mumford qui ont complètement transformé le domaine.

Ce que l'on vise par "neurogéométrie" est *l'implémentation neuronale* de cette géométrie perceptive et le problème est complètement différent, nouveau, resté en grande partie incompris jusqu'à une époque récente, car on descend à un niveau "micro" sous-jacent à partir duquel on doit faire *émerger* les structures perceptives "macro". Les expériences à ce niveau sont très délicates à effectuer.

2. Le niveau neurophysiologique pertinent dans cet exposé est celui de la neuroanatomie fonctionnelle : on ne rentre pas dans le détail des neurones individuels (canaux ioniques, potentiel de membrane, etc.) que l'on traite comme des unités fonctionnelles (par exemple des automates à seuil dans les modèles de réseaux de neurones).

3. Une caractéristique de la perception est que la "conscience phénoménale" perceptive résulte de l'intégration (au sens neurophysiologique) des traitements partiels effectués par de très nombreux modules cérébraux connectés entre eux de façon compliquée avec de nombreuses rétroactions. Le traitement est très modularisé (d'où la spécificité très fine des pathologies) mais la conscience est très intégrée. Proposer des modèles pour des aires particulières est donc nécessairement très partiel. Nous ne nous occuperons ici que de la première aire, nommée V1 (ou aire 17), du cortex visuel primaire. C'est extrêmement limité mais nous verrons que l'on peut déjà en dire pas mal de choses et cela fournit un bon exemple de ce que signifie neurogéométrie. J'adopte la "high-resolution buffer hypothesis" de Mumford-Lee selon laquelle V1 participe à tous les niveaux de traitement supérieurs qui exigent une haute résolution (cf. Mumford [52] et Lee et al. [43]).

4. La neurogéométrie concerne la géométrie interne ("immanente") de la vision de bas niveau et n'est pas du tout la géométrie classique de l'espace perçu externe. Elle se situe à un niveau plus fondamental et essaye de la comprendre "from within". C'est un peu comme en physique quand il s'agit de comprendre la genèse de l'espace physique à partir des champs et des interactions. Ici il s'agit de comprendre la genèse de l'espace perceptif à partir de l'architecture fonctionnelle des aires visuelles et des interactions neuronales.

5. En neurogéométrie, tout ce qui n'est pas neuralement implémenté n'existe pas. Cela signifie que tous les concepts mathématiques des modèles doivent avoir une contrepartie matérielle. Un peu comme en informatique : le software ne tourne que s'il est compilé et réalisé matériellement dans la physique du hardware. Cette équivalence entre idéalités géométriques et matérialisme neuronal est difficile à mettre en œuvre. En effet les choses mathématiquement les plus triviales, par exemple un alignement ou un recollement de cartes locales, seront neuralement implémentées d'une façon subtile difficile à découvrir expérimentalement.

6. Qui plus est, les implémentations peuvent être différentes selon les espèces et, comme y insiste beaucoup Daniel Bennequin, la même structure fonctionnelle abstraite peut être réalisée de différentes façons dans les différentes couches de V1 (cf. plus bas). D'où la nécessité d'études interspécifiques comparatives très soignées : rat, furet, tree shrew (tupaya), chat, macaque, homme, etc.

7. Les neurones de V1 ont des petits champs récepteurs et traitent donc l'informa-



FIGURE 1 – Un exemple de "bonne continuation" (d'après Hess et al. [32]).

tion venant des photorécepteurs de façon très *locale* (i.e. localisée dans le champ visuel). Le principal problème est de savoir comment ces données locales s'organisent en structures *globales* : lignes, bords, surfaces, formes. C'est un problème d'"intégration" (au sens mathématique) pour lequel le concept d'architecture fonctionnelle (la connectivité des neurones à l'intérieur d'une aire) est déterminant. Tous les énigmatiques phénomènes de Gestalt sont liés au fait que la perception "intègre" les données locales et les "complète" lorsqu'elles sont lacunaires.

1.3 Quelques exemples

Donnons tout de suite quelques exemples frappants d'évidences perceptives tout à fait intuitives mais théoriquement problématiques.

(i) Le concept gestaltiste de bonne continuation (figure 1) : sur un fond de distracteurs aléatoires, les patches de Gabor alignés "sautent aux yeux". C'est un phénomène typique de "pop out" perceptif résultant d'un liage (d'un "binding") de données locales en une structure globale. Des expériences de psychophysique montrent que c'est bien l'alignement qui est la cause du phénomène. Mais que signifie un alignement au niveau neuronal.

(ii) Les contours illusoires à la Kanizsa (figure 2) : les conditions aux limites engendrent des contours illusoires qui fonctionnent même comme des bords pour la diffusion de couleur dans l'"effet néon" et qui sont l'une des manifestations les plus spectaculaires des propriétés gestaltistes de complétion de données sensorielles lacunaires.

Le passage du local au global s'opère ici sur de très longues distances à l'échelle neuronale et c'est pourquoi ces phénomènes sont particulièrement énigmatiques. Ils le sont



FIGURE 2 – Un exemple de contours illusoires à la Kanizsa.

d'autant plus que l'imagerie montre que la reconstruction neuronale de contours illusoires correspond à la *même* activité cérébrale que la détection de contours réels. La figure 3, due à Catherine Tallon-Baudry [65] le montre. On présente aux sujets des stimuli cohérents (triangles illusoires ou réels)

"leading to a coherent percept through a bottom-up feature binding process".

Si on considère la

"time-frequency power of the EEG at electrode Cz (overall average of 8 subjects), in response to the illusory triangle (top) and to the no-triangle stimulus (bottom)",

on observe

"two successive bursts of oscillatory activities [...]. A first burst at about 100ms and 40Hz. It showed no difference between stimulus types. A second burst around 280ms and 30 - 60Hz. It is most prominent in response to coherent stimuli."

Or la seconde bouffée d'activation, qui correspond à l'intégration des données locales en une forme globale, est la même pour les deux types de triangles.

(iii) Nous allons voir que ces phénomènes sont déjà partiellement explicables au niveau de V1 où les neurones détectent des orientations. Si l'on tient compte de l'aire V2 dont les neurones détectent des orientations virtuelles orthogonales à des extrémités de lignes (cf. Peterhans [58], on peut alors expliquer des phénomènes plus subtils comme les effets de "peigne" (figure 4) et des contours illusoires comme ceux de la figure 5.



FIGURE 3 – D'après Tallon-Baudry [65].







FIGURE 5 – Contours illusoires faisant intervenir l'aire V2.



FIGURE 6 – Hallucinations visuelles d'après Klüver.

(iv) Les phénomènes de vision entoptique (hallucinations visuelles) classifiés il y a déjà longtemps par Heinrich Klüver, l'introducteur de la Gestalttheorie aux USA (figure 6) :

(v) le concept de *cut locus* (axe de symétrie généralisé, squelette) d'une forme dont René Thom [66] a particulièrement souligné, à la suite du psychologue Harry Blum [5], le rôle fondamental dans la perception (figure 8).

Là encore l'imagerie permet de montrer la réalité neuronale de la construction de ce squelette. Dans les images suivantes (figures 9 et 10), dues à Tai Sing Lee, un disciple de David Mumford, on considère la résponse d'une population de neurones simples de V1 dont l'orientation préferentielle est verticale à des textures dont le bord est défini par une opposition d'orientation. Jusque vers 80-100ms la réponse précoce ne concerne que l'orientation locale du stimulus. Entre 100 et 300ms la réponse concerne la structure perceptuelle globale et le cut-locus est effectivement construit.



FIGURE 7 – Modèle des figures de Klüver.



FIGURE 8 – Exemple de cut locus d'une forme.



FIGURE 9 – Réponse à un stimulus dont la forme est une opposition d'orientations de textures (d'après Lee [45]).



FIGURE 10 – Enregistrement de la construction du cut locus (d'après Lee [45]).

2 Champs récepteurs et analyse en ondelettes

2.1 Structure du système visuel

Nous n'avons pas la possibilité de présenter ici la structure fine du système visuel. La figure 11 en donne une idée très générale.

2.2 Champs récepteurs et profils récepteurs

Le premier concept neurophysiologique de base dont nous aurons besoin pour comprendre la façon dont, dès les plus bas niveaux, le système visuel représente le signal optique est celui de *champ récepteur* d'un neurone visuel (RF pour "receptive field"). Dès le bas niveau précoce, sensoriel et périphérique des cellules ganglionnaires de la rétine qui effectuent ce que l'on appelle la transduction (le codage neuronal) du signal (i.e. le mesurent et le transforment en une information neuronale exploitable par le système nerveux central), le filtrage induit un formatage géométrique.

La définition la plus simple du RF d'un neurone visuel est la zone de la rétine à laquelle il répond parce qu'il s'y trouve relié à travers la connectivité compliquée des voies rétinogéniculo-corticales menant de la rétine au cortex à travers le relais thalamique du corps genouillé latéral. On montre qu'il existe des zones – dites ON – du RF qui répondent de façon positive et excitatrice à des stimuli lumineux ponctuels (des Dirac, c'est un problème de réponse impulsionnelle). D'autres zones – dites OFF – répondent de façon négative et excitatrice. D'où le concept de profil récepteur (RP pour "receptive profile") d'un champ récepteur. Le RP est une fonction $\varphi: D \to \mathbb{R}$ qui est définie sur le domaine D du RF et s'identifie à la fonction de transfert du neurone considéré comme filtre.

En fait, la définition du RF peut varier considérablement suivant la façon dont on définit la réponse d'un neurone visuel. Les réponses impulsionnelles en termes de trains de potentiels d'action (spikes) définissent un concept classique étroit de RF dit *champ minimal de décharge* ("minimal discharge field", MDF). Mais dans la mesure où le déclenchement



FIGURE 11 – Structure des voies visuelles rétino-géniculo-corticales.

d'un spike exige le franchissement d'un seuil pour le potentiel de membrane (les neurones sont des sortes d'automates à seuil), il peut y avoir de nombreuses réponses sous-liminaires d'un neurone. Comme l'a montré Yves Frégnac (Frégnac, Shulz [26]; voir aussi Maffei [47] et Lamme [42]), cela permet de raffiner considérablement le concept classique de RF. Nous ne considérerons ici que le MDF.

Des méthodes raffinées d'électrophysiologie (cf. par ex. DeAngelis [18]) ont permis de mesurer les lignes de niveau des RPs de différents neurones visuels. On commence par utiliser des gratings sinusoïdaux de bandes claires et sombres et, en variant les largeurs des bandes, leur fréquence spatiale, leur orientation, leur vitesse de déplacement, leur fréquence temporelle et leur taille, on définit avec précision la localisation, la taille et l'orientation préférentielle du RF. Puis on utilise des séquences de flashes (par ex. 50ms) rapides et aléatoires, spots ponctuels et petites barres, placés sur une grille (par ex. 20 × 20) séparés par des intervalles d'environ 100ms-1s. On obtient ainsi quelques milliers de spikes. La corrélation entre l'input (les flashes) et l'output (les potentiels d'action, les spikes), fournit la fonction de transfert du neurone. Il s'agit là d'un véritable tour de force expérimental et les résultats en sont tout à fait remarquables.

Les profils récepteurs de neurones simples de V1 les plus communéments utilisés dans la littérature sont constitués d'un domaine ON allongé dans une direction préférentielle flanqué de deux domaines OFF plus petits. C'est eux que nous utiliserons par la suite. On peut en donner un modèle idéalisé en dérivée seconde de Gaussienne $\frac{\partial^2 G}{\partial x^2}$ (cf. figure 12).

Les données expérimentales ne pouvant pas être d'une très grande précision, ils peuvent



FIGURE 12 – Profil récepteur standard d'un neurone simple de V1.

aussi être interprétés comme des ondelettes de Gabor. La figure 13 compare le modèle en dérivée seconde de Gaussienne $\varphi(x, y) = \frac{\partial^2 G}{\partial x^2} (G = \exp(-(x^2 + y^2)))$, avec le modèle en ondelette de Gabor $\varphi(x, y) = \exp(i2x) \exp(-(x^2 + y^2))$ (partie réelle).

Mais on rencontre d'autres RP. La figure 14 due au groupe de Berkeley de DeAngelis présente par exemple le RP d'un neurone simple de V1 constitué de deux domaines symétriques ON/OFF allongés dans une direction préférentielle et flanqués de domaines plus petits respectivement OFF et ON.

Les figures 15 et 16 en donnent deux modèles :

1. un modèle en dérivée troisième de Gaussienne $\varphi(x, y) = \frac{\partial^3 G}{\partial x^3} (G = \exp(-(x^2 + y^2))),$ 2. un modèle en ondelette de Gabor $\varphi(x, y) = \exp(i4x) \exp(-(x^2 + y^2))$ (partie imaginaire).

L'intérêt de traiter les RPs comme des patches de Gabor, c.a.d. comme des fonctions trigonométriques modulées par une gaussienne, est double. D'abord on peut faire varier continûment le rapport entre l'échelle (la largeur de la gaussienne) et la fréquence spatiale, ainsi que le facteur de phase. Ensuite, on obtient des ondelettes associées aux transformées de Fourier avec fenêtrage qui sont bien adaptées à *l'analyse harmonique* sur les groupes de Lie (type groupe de Heisenberg) qui interviennent dans les modèles d'architecture fonctionnelle (cf. plus bas).

Mais prendre des modèles en "dérivées partielles de gaussiennes" est aussi fort intéressant. On obtient également le facteur d'échelle et le facteur de phase, mais la fréquence spatiale est maintenant liée à l'ordre de dérivation et est donc plus contrainte. Les modèles permettent alors de faire de la géométrie différentielle multi-échelle. Soit en effet I(x, y)l'intensité du signal optique défini sur le domaine R de la rétine. Soit $\varphi(x, y)$ le RP d'un RF centré sur 0 (le centre de R) d'un certain type de neurone visuel. Si le RF est centré en (x_0, y_0) , le RP est $\varphi(x - x_0, y - y_0)$. Un neurone visuel agissant comme un filtre sur le signal optique, sa réponse a pour valeur la moyenne du signal pondérée par φ soit l'intégrale :

$$I_{\varphi}(x_0, y_0) = \int_D I(x', y')\varphi(x' - x_0, y' - y_0)dx'dy' .$$
 (1)



FIGURE 13 – Modèles en dérivée seconde de Gaussienne $\varphi(x,y) = \frac{\partial^2 G}{\partial x^2}$ ($G = \exp(-(x^2 + y^2))$) et en ondelette de Gabor $\varphi(x,y) = \exp(i2x)\exp(-(x^2 + y^2))$ (partie réelle) d'un profil récepteur standard d'un neurone simple de V1.



FIGURE 14 – Autre profil récepteur d'un neurone simple de V1.



FIGURE 15 – Modèle du profil récepteur d'un neurone simple de V1 avec une dérivée troisième $\frac{\partial^3 G}{\partial x^3}$ de gaussienne.



FIGURE 16 – Modèle du profil récepteur d'un neurone simple de V1 avec une ondelette de Gabor.

C'est la *mesure* du signal I en (x_0, y_0) . Si un champ de RFs de profils identiques recouvre R, alors la réponse est la *convolution* de I par φ :

$$I_{\varphi}(x,y) = \int_{D} I(x',y')\varphi(x'-x,y'-y)dx'dy' = (I*\varphi)(x,y) .$$
 (2)

Comme l'a proposé Luc Florack [23], un disciple de Jan Koenderink, une bonne façon de voir les choses est de traiter le signal I (qui est une "mauvaise" fonction, très bruitée) comme une distribution au sens de Schwartz, c'est-à-dire une fonctionnelle linéaire continue sur un espace de fonctions test (fonctions C^{∞} à support compact, ou à décroissance rapide pour les distributions tempérées) et de traiter les RPs $\varphi(x - x_0, y - y_0)$ – qui sont des fonctions bien régulières et bien localisées – comme des classes de fonctions test neuralement câblées dans le système visuel.

Si maintenant le RP $\varphi(x, y)$ est une dérivée de Gaussienne DG, la formule classique I * DG = D(I * G) fournit une interprétation fonctionnelle du filtrage I * DG: le filtrage est équivalent à D(I * G), c'est-à-dire à l'application de l'opérateur différentiel D au signal I lissé à l'échelle de G. Par exemple, les cellules ganglionnaires de la rétine ou celles du corps genouillé latéral dont les RFs sont en Laplacien de Gaussienne ΔG calculent le Laplacien du signal régularisé $\Delta(I * G) = I * \Delta G$. Il est bien connu depuis longtemps des neurophysiologistes qu'elles détectent des contrastes spatiaux (cf. Buser, Imbert [13] et Marr [50]). Cela est dû au fait qu'elles effectuent une *analyse en ondelettes* permettant d'extraire les discontinuités encodées dans le signal (Mallat [49]).

De façon générale, les neurones visuels de la voie rétino-géniculo-corticale font une analyse en ondelettes du signal. On en trouve avec des RPs qui sont des dérivées partielles de gaussiennes jusqu'à l'ordre (au moins) 3 et jusqu'à l'ordre (au moins) 4 si l'on tient compte des évolutions temporelles des RPs dues à la plasticité synaptique rapide permettant une adaptabilité aux stimuli pendant le traitement. Les figures 17 et 18, tirées de travaux de DeAngelis, Daqing et Freeman [17], en donne deux exemples, le premier pour un Laplacien de gaussienne, le second pour une dérivée partielle $\frac{\partial^3 G}{\partial x^2 \partial y}$.

Ces exemples viennent d'une analyse des neurones du corps genouillé latéral du chat et sont des profils spatio-temporels (x - t). Ils sont obtenus par la méthode de "reverse correlation" résumée plus haut mais en faisant varier le délai de corrélation. Les figures 19 et 20 en donnent les modèles géométriques en termes de dérivées de gaussiennes.

2.3 Champs de profils récepteur

Il existe dans V1 des neurones simples pour toutes les positions et toutes les orientations. On peut les construire à partir d'une "ondelette mère" en lui appliquant le groupe de Lie $SE(2) = \mathbb{R}^2 > SO(2)$ des déplacements du plan euclidien. Mais les neurones de ces champs de profils récepteurs sont connectés entre eux d'une façon très particulière que l'on appelle *l'architecture fonctionnelle* de V1. Cette architecture fonctionnelle implémente neuralement une structure supplémentaire qui, nous allons le voir, est une *structure de contact* et même, si on tient compte de l'échelle, une *structure symplectique*.



FIGURE 17 – Lignes de niveau d'un profil récepteur en Laplacien de Gaussienne d'un neurone du corps genouillé latéral du chat (d'après Daqing et al. [17]).



FIGURE 18 – Lignes de niveau d'un profil récepteur en dérivée partielle troisième $\frac{\partial^3 G}{\partial x^2 \partial y}$ de Gaussienne d'un neurone du corps genouillé latéral du chat (d'après Daqing et al. [17]).



FIGURE 19 – Modèle d'un profil récepteur en Laplacien de Gaussienne.



FIGURE 20 – Modèle d'un profil récepteur en $\frac{\partial^3 G}{\partial r^2 \partial t}$.

3 Architecture fonctionnelle de V1

Le filtrage du signal optique par les neurones visuels ne peut engendrer des perceptions de formes que parce que le cortex visuel est capable de passer du local au global et d'intégrer des données locales en des formes géométriques globales. Cette performance extraordinaire repose entièrement sur l'architecture fonctionnelle des aires visuelles et c'est celle-ci que nous voulons modéliser.

3.1 La structure hypercolomnaire de l'aire V1

Les études neurophysiologiques ont permis de distinguer trois types de structures de V1, respectivement laminaire, rétinotopique et (hyper)colomnaire.

(i) La structure laminaire (d'épaisseur environ 1,8mm) est constituée de 6 couches "horizontales" (i.e. parallèles à la surface du cortex), la plus importante pour notre propos étant la couche 4. Cette structure varie suivant les espèces mais nous ne pouvons pas entrer ici dans ces considérations malgré leur grande importance.

(ii) La rétinotopie signifie que les projections (au sens neurophysiologique) de la rétine sur les couches corticales sont des applications préservant la topographie rétinienne. Un exemple typique en est la représentation conforme logarithmique existant entre la rétine et la sous-couche de la couche 4 où se projettent majoritairement les fibres issues du corps genouillé latéral. Nous y reviendrons plus bas.

(iii) La structure colomnaire et hypercolomnaire est la grande découverte des prix Nobel Hubel et Wiesel au début des années 60. Il existe dans l'aire V1 des neurones sensibles à l'orientation (cellules dites "simples" par opposition aux cellules "complexes" ne détectant pas d'orientation), à la dominance oculaire et à la couleur. Ce sont les premiers qui nous intéressent ici.

Nous avons vu plus haut la structure des champs récepteurs et des profils récepteurs de ces neurones simples. Nous allons travailler avec ceux en dérivées secondes de Gaussiennes. Si, dans un premier temps, l'on simplifie au maximum la situation en ne tenant compte ni de l'échelle (de la résolution et de la fréquence spatiale) ni de la phase, on peut dire que

ces neurones détectent des couples (a, p) d'une position rétinienne a et d'une orientation p en a, c'est-à-dire des éléments de contact du plan visuel. En effet, si l'on considère un bord traversant le champ récepteur, la réponse du neurone sera maximale lorsque le bord sera aligné avec l'orientation préférentielle.

Par les méthodes d'enregistrement de réponse à des stimuli appropriés que nous avons évoquées plus haut (barres orientées traversant le RF des neurones, etc.), on a pu montrer que, perpendiculairement à la surface du cortex, la position rétinienne a et l'orientation préférentielle p restent à peu près constantes. Cette redondance "verticale" (ce que les neurophysiologistes appellent un codage par population) définit les *colonnes d'orientation*. Comme l'a montré DeAngelis [19] c'est la variation de la *phase* qui domine dans les colonnes :

"spatial phase is the single parameter that accounts for most of the difference between receptive fields of nearby neurons".

Par ailleurs le codage par population permet au système d'avoir une résolution supérieure à celle des neurones individuels (Snippe, Koenderink [64]).

En revanche, parallèlement à la surface du cortex, l'orientation préférentielle p varie de 0° à 180° par pas d'environ 10° tous les $50 - 100\mu$. Ce regroupement "horizontal" de colonnes définit une hypercolonne d'orientation qui est un micromodule neuronal d'environ $500\mu - 1$ mm.

3.2 V1 comme fibration

À travers cette architecture fonctionnelle hypercolomnaire, à chaque position rétinienne a se trouve associé de façon rétinotopique un exemplaire (discrétisé) de l'espace P des directions p du plan (droite projective \mathbb{P}^1). Il existe par conséquent une implémentation neuronale de la fibration (triviale) $\pi : R \times \mathbb{P}^1 \to R$ ayant pour base l'espace rétinien R et pour fibre la variété P. On a là un bon exemple de ce que signifie le slogan "une structure n'existe que si elle est implémentée". La projection $\pi : R \times \mathbb{P}^1 \to R$ est mathématiquement triviale mais ne l'est pas du tout neurophysiologiquement :

(i) les champs récepteurs des cellules ganglionnaires et des neurones corticaux, ou mieux des colonnes corticales, sont des *cartes locales* s'intersectant et se recollant entre elles;

(ii) nous verrons plus bas qu'il n'est pas du tout évident de tester expérimentalement la structure de produit direct, i.e. l'indépendance des variables de position et d'orientation; là encore les différences interspécifiques sont importantes : pour certaines espèces c'est une même couche de V1 qui implémente $R \times \mathbb{P}^1$ alors que pour d'autres ce sont des couches différentes;

(iii) la projection (au sens géométrique) π est implémentée par toute la fine connectique des voies rétino-géniculo-corticales qui projettent (au sens neurophysiologique) la rétine sur V1.

La structure de fibration avec R comme espace de base et un espace de variables "secondaires" (orientation, dominance oculaire, couleur, direction du mouvement, texture, etc.) a été bien formulé par Hubel avec le concept d'"engrafted variables" : "What the cortex does is map not just two but many variables on its twodimensional surface. It does so by selecting as the basic parameters the two variables that specify the visual field coordinates (distance out and up or down from the fovea), and on this map it engrafts other variables, such as orientation and eye preference, by finer subdivisions." (Hubel [35], p. 131)

3.3 La structure en pinwheels de V1

Des expériences plus récentes et fondamentales permises par les progrès éblouissants de l'imagerie cérébrale ont montré que les hypercolonnes sont en fait géométriquement organisées en "roues d'orientation" baptisées *pinwheels*. La couche corticale (ou les couches) est réticulée par un réseau de points singuliers qui sont les centres de pinwheels locaux qui se recollent en une structure globale.

La méthode d'imagerie employée a été mise au point au début des années 1990, entre autres par Bonhöffer et Grinvald. Baptisée "in vivo optical imaging based on activitydependent intrinsic signals", elle permet d'acquérir des images de l'activité des couches corticales superficielles. On présente à l'animal plusieurs dizaines de fois (de 20 à 80 fois) des grilles de fort contraste constituées de bandes noires (par ex. de 6.25°) alternées avec des bandes blanches (par ex. de 1.25°), avec plusieurs (par ex. 8) orientations différentes et une vitesse par ex. de 22.5°/s. On ouvre une fenêtre crânienne au-dessus de V1 et l'on illumine le cortex en lumière orange. On somme ensuite les images de l'activité de V1 obtenue pour différentes grilles et l'on construit des cartes différentielles que l'on normalise (en divisant la déviation relative à la moyenne de chaque pixel par la déviation moyenne globale) et dont on élimine le bruit de basse fréquence. On obtient ainsi des cartes comme celles de la figure 21 et de la figure 22 dues à William Bosking [7] (laboratoire de David Fitzpatrick) où les orientations sont codées par des couleurs et où les lignes d'iso-orientation sont donc les lignes monochromatiques.

On remarquera qu'il existe 3 classes de points :

(i) des points réguliers où le champ d'orientation est localement trivial au sens où les lignes d'iso-orientation y sont approximativement parallèles;

(ii) des points singuliers au centre des pinwheels où convergent toutes les orientations; ils sont de chiralités opposées lorsqu'ils sont adjacents;

(iii) des points cols au centre des mailles 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.

Lorsque l'on pénètre le cortex "verticalement" en un point régulier, on retrouve les colonnes de Hübel et Wiesel avec leur redondance et leur codage par population. En revanche lorsque l'on pénètre en un point singulier on rencontre des neurones de toutes les orientations. P. E. Maldonado, I. Gödecke, C. M. Gray et T. Bonhöffer [48] ont analysé la structure fine des cartes d'orientation aux singularités. Ils ont constaté que

"orientation columns contain sharply tuned neurons of different orientation preference lying in close proximity".



FIGURE 21 – Méthode d'établissement d'une carte d'orientation de V1 (les orientations préférentielles sont codées par des couleurs).



FIGURE 22 – 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 [7]) 22



FIGURE 23 – Cartes des orientations et des pinwheels du V1 d'un tupaya. On y observe la relation entre les pinwheels (couleurs) et les orientations préférentielles. (D'après Shmuel [63])

Autrement dit, la redondance colomnaire disparaît aux points singuliers. James Schummers [62] a montré de même que

"neurons near pinwheel centers have subthreshold responses to all stimulus orientations but spike responses to only a narrow range of orientations".

Cela indique qu'aux points singuliers toutes les orientations sont en quelque sorte présentes. C'est un peu comme si les pinwheels étaient des *éclatements* de points singuliers avec ce que l'on appelle en géométrie algébrique un "diviseur exceptionnel" égal à \mathbb{P}^1 . Un réseau de pinwheels serait alors un recollement de tels éclatement locaux et fournirait une approximation discrète de la projection $\pi : R \times \mathbb{P}^1 \to R$, celle-ci correspondant à une situation limite où, en quelque sorte, tous les points de R seraient éclatés en parallèle, les diviseurs exceptionnels devenant les fibres de π .

Il est intéressant de regarder la façon dont varie l'orientation en relation avec la structure en pinwheels de V1. La figure 23 est due à Shmuel.

On voit que les pinwheels respectivement dextrogyres et lévogyres sont associés aux deux types de singularités génériques des champs de directions 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.

(i) Si l'orientation p_{θ} associée avec le rayon d'angle θ est $p_{\theta} = \alpha + \theta/2$, les deux directions seront les mêmes pour $p_{\theta} = \alpha + \theta/2 = \theta$, c.a.d. pour $\theta = 2\alpha$. Comme α est défini modulo π , il n'y a qu'une solution et l'on obtient le modèle local de la figure 24 (end point).

(ii) Si l'orientation p_{θ} associée avec le rayon d'angle θ est $p_{\theta} = \alpha - \theta/2$, les deux



FIGURE 24 – La singularité "end point".



FIGURE 25 – La singularité "point triple".

directions seront les mêmes pour $p_{\theta} = \alpha - \theta/2 = \theta$, c.a.d. pour $\theta = 2\alpha/3$. Il y a trois solutions et l'on obtient le modèle local de la figure 25 (point triple).

3.4 La généralité des pinwheels

La structure de V1 varie suivant les espèces. Mais l'existence de pinwheels est un phénomène interspécifique robuste. Bornons-nous à évoquer un seul exemple. La figure 26 (due à Liu et Pettigrew [46]) compare les cartes d'orientations des aires V1 et V2 du chat et du singe marmouset avec celle de l'équivalent du cortex visuel de la chouette hulotte. On observe également chez la chouette une structure en pinwheels (avec une distance inter-patch d'environ 0.9 mm).

3.5 L'indépendance position / orientation

La structure en pinwheels est un bon exemple de la façon dont la neurophysiologie impose de réinterroger au niveau le plus basique les structures géométriques que l'on



FIGURE 26 – Pinwheels des aires V1 et V2 du chat (A et B) et du marmouset (C et D) et des aires équivalentes dans le cortex visuel de la chouette hulotte (E et F). (D'après Liu et Pettigrew [46]).



FIGURE 27 – Neurones de V1 activés par une longue ligne localisée en une position verticale précise (d'après [8]).

utilise pour la modélisation. Dans ce qui précède, nous avons supposé que la structure de produit direct $R \times \mathbb{P}^1$ était l'espace total de la fibration $\pi : R \times \mathbb{P}^1 \to R$ et qu'elle ne posait pas de problème. Mais en fait elle suppose une indépendance entre variables de position et variable d'orientation qui ne va pas de soi. Dans notre groupe de travail de l'ACI NIM nous avons étudié en profondeur des résultats de William Bosking ([8]) qui semblent indiquer que c'est bien le cas.

La figure 27 montre

- (a) la population (bande) de neurones de V1 qui sont activés par une longue ligne localisée en une position (verticale) précise (échelle = 1mm).
- (b) comment cette bande est située dans la population de neurones de V1 répondant à la même orientation verticale mais en des positions différentes.

En analysant de façon précise comment ces bandes et les pics de réponse évoluent avec le déplacement du stimulus, on montre que les cartes des positions du stimulus et des orientations (pinwheels) sont essentiellement indépendantes. La figure 28 montre la relation entre un réseau $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ de positions de la barre et la structure en pinwheels. Dès l'échelle $4^{\circ} \times 4^{\circ}$ le recouvrement devient uniforme.



FIGURE 28 – Cartes des positions du stimulus et des pinwheels (d'après [8]).

Bref, Bosking montre que

"the map of visual space in V1 is orderly at a fine scale and has uniform coverage of position and orientation whithout local relationships in the mapping of these features."

En termes géométriques, ce la signifie que la trivialité locale de la fibration $\pi:R\times\mathbb{P}^1\to R$ est neuralement implémentée.

3.6 Autres "engrafted variables"

D'autres variables sont "engrafted" (au sens de Hubel) dans la structure en pinwheels, en particulier :

1. la variation de la phase : dans une même colonne

"spatial phase is the single parameter that accounts for most of the difference between receptive fields of nearby neurons" (DeAngelis [19]);

2. la fréquence spatiale qui varie le long des rayons des pinwheels (Bressloff et al. [12]).

3.7 Connexions horizontales et structure de contact

Pour que V1 soit capable de passer du local au global et, en particulier, intégrer des contours, il faut plus que la structure rétinotopique précédente qui est purement "verticale". Il faut aussi pouvoir comparer entre elles des orientations (et donc des fibres P_a et P_b) au-dessus de points différents a et b de R. Il s'agit d'un problème de transport parallèle qui est implémenté à travers ce que les neurophysiologistes appellent les connexions "horizontales" cortico-corticales, l'une des grandes découvertes expérimentales des années 1980.

Les connexions horizontales cortico-corticales ainsi que les projections descendantes (top down) de V1 vers le corps genouillé latéral participent grandement à rendre l'architecture fonctionnelle des RFs de V1 flexible et plastique : les RFs sont en fait adaptatifs, leurs réponses étant modulées par les stimuli.

Les connexions horizontales sont à longue portée (jusqu'à 6-7mm) et leur propriété fondamentale est de *relier des cellules de même orientation dans des hypercolonnes éloignées*. Pour les détecter, on peut mesurer les corrélations entre cellules appartenant à des hypercolonnes différentes : on compare les orientations des cellules rencontrées lors d'une pénétration corticale avec celle d'une même cellule de référence ; en établissant des crosscorrélogrammes, on constate alors que les cellules d'orientations voisines sont fortement corrélées (existence d'un pic dans le corrélogramme) et seulement elles (cf. par exemple Ts'o, Gilbert, Wiesel [67]).

On peut aussi utiliser les méthodes d'imagerie optique. La figure 29, due à William Bosking [7] montre comment un marqueur (de la biocytine) injecté localement dans une zone de V1 d'orientation donnée (codée par du bleu-vert) diffuse le long des connexions horizontales. On constate que la diffusion à courte portée est isotrope alors que la diffusion à longue portée est au contraire hautement *anisotrope* et restreinte à des domaines essentiellement de *même* orientation (de même couleur) que celle du site d'injection.

Qui plus est, on peut montrer que les connexions cortico-corticales connectent de façon préférentielle non seulement des éléments de contact parallèles (a, p) et (b, p) mais surtout des éléments coaxiaux, c.a.d. des paires telles que p soit l'orientation de l'axe ab. En résumé, comme l'explique William Bosking [7] :

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

3.8 Intégration des contours et champ d'association

Cette architecture fonctionnelle très caractéristique de V1 (mais qui, rappelons-le, peut être réalisée suivant les espèces de façon différente dans la structure laminaire de V1) permet de comprendre les mécanismes corticaux d'intégration des contours et de répondre à la question "qu'est-ce qu'une ligne au niveau neuronal?".

Sur le plan psychophysique, l'une des grandes avancées a été celle de David Field, Anthony Hayes et Robert Hess dans leur article de référence de 1993 (Field et al. [21]) où ils introduisent le concept d'"association field". A partir de protocoles expérimentaux originaux ils montrent de façon précise que la reconnaissance d'un alignement dans une grille de patches de Gabor orientés aléatoirement vient d'un "pop out" d'une suite d'éléments (a_i, p_i) dont les centres a_i sont disposés le long d'un chemin lisse γ dont la courbure n'est pas trop grande et dont les orientations p_i sont tangentes à γ (cf. la figure 1 de l'introduction). Le pop-out est dû au fait que, à cause des connexions horizontales, l'activation



FIGURE~29-La diffusion du marqueur de la biocytine le long des connexions horizontales. (D'après Bosking [7]).

d'un neurone détectant un élément de contact (a, p) "pré-active" des neurones (b, q) avec b à peu près aligné avec a dans la direction p et q à peu près parallèle à p. On peut donc dire que les connections horizontales cortico-corticales implémentent neuralement le phénomène gestaltiste de "bonne continuation".

Jean Lorenceau a fourni une confirmation tout à fait spectaculaire du lien entre les manifestations psychophysiques du champ d'association et les connexions cortico-corticales qui les implémentent neurophysiologiquement (cf. Georges et al. [28]). Il a utilisé pour ce faire une technique de vitesse apparente de séquences rapides d'éléments orientés. Cette vitesse apparente est plus rapide (surestimée) lorsque les éléments sont alignés avec la direction du mouvement et en revanche plus lente (sousestimée) lorsque le mouvement se fait dans une direction orthogonale à celle des éléments. Qui plus est, dans le premier cas, l'augmentation de vitesse mesurée par des méthodes psychophysiques est la même que la vitesse de propagation de l'activation horizontale dans les connexions cortico-corticales mesurée électrophysiologiquement (de l'ordre de 0.2m/s). Ce résultat remarquable montre qu'il existe bien un effet de facilitation et de pré-activation de certains neurones à travers les connexions horizontales.

En fait, pour bien comprendre les phénomènes de pop out perceptif il faut faire appel aux phénomènes dits de *liage* (de binding). L'idée – qui remonte à des travaux de Christoph von der Malsburg – est que la cohérence globale des constituants des percepts est la manifestation de la *synchronisation* de réponses neuronales. C'est ce qui se passe ici. Les connexions horizontales induisent une synchronisation qui rend perceptivement manifestes les effets de l'architecture fonctionnelle.

Field, Hayes et Hess [21] formulent très bien le mécanisme d'intégration du champ d'association :

"The points along the length of a curved edge can be linked together according to a set of local rules that allow the edge to be seen as a whole, even though different components of the edge are detected by independent mechanisms." (p. 174)

Le point clé est la corrélation entre position et orientation :

"Elements are associated according to joint constraints of position and orientation." (p. 187)

"There is a unique link between the relative positions of the elements and their relative orientations. (...) The orientation of the elements is locked to the orientation of the path." (p. 181)

4 V1 comme structure de contact

4.1 Relevées legendriennes et forme de contact

Ces résultats expérimentaux peuvent se formuler en première approximation en disant qu'il existe une implémentation neuronale de *la structure de contact* de la fibration π :

 $R \times \mathbb{P}^1 \to R$ et que V1 est en fait une réalisation neuronale de l'espace des 1-jets de courbes dans R. Si γ est une courbe (lisse) de R d'équations x(t) et y(t), le 1-jet $j^1\gamma(a(t))$ de γ en a(t) = (x(t), y(t)), est l'élement de contact $(a(t), \theta_{\gamma}(t))$ où tan $(\theta_{\gamma}(t)) = \frac{y'(t)}{x'(t)}$ est la pente de la tangente à γ en a(t). Nous noterons par commodité $V = J^1 R$ l'espace $R \times \mathbb{P}^1$.

Les relevées legendriennes $j^1\gamma$: $\gamma \subset R \to J^1R$ des courbes γ de R représentent ces courbes non plus comme ensembles de points dans R mais, dualement, comme enveloppes de leur tangentes. Il est remarquable que l'évolution biologique ait créé deux structures neurophysiologiques, la rétine et V1, afin d'implémenter la dualité projective pour les courbes. Les relevées legendriennes sont caractérisées dans l'ensemble de toutes les courbes $\Gamma = (a(t), \theta(t))$ dans $V = J^1 R = R \times \mathbb{P}^1$ comme celles qui satisfont la condition d'intégrabilité $\tan(\theta_{\gamma}(t)) = \frac{y'(t)}{x'(t)}$. Cela équivant à dire qu'elles annulent la 1-forme différentielle $\omega = -\sin(\theta) dx + \cos(\theta) dy$ ou encore qu'elles sont tangentes à la distribution \mathcal{C} de plans tangents $C_q V$ de $T_q V$ $(q \in V)$ $C_q V = \text{Span} \{X_1, X_2\}$ avec $X_1 = \cos(\theta) \partial_x + \sin(\theta) \partial_y$ et $X_2 = \partial_\theta$ dont le crochet de Lie est $[X_1, X_2] =$ $\sin(\theta) \partial_x - \cos(\theta) \partial_y = -X_3$. On reconnait ici la structure de contact de V comme espace de jets. ω est la forme de contact et la distribution \mathcal{C} des plans de contact est maximalement non intégrable car $d\omega = \cos(\theta) dx \wedge d\theta + \sin(\theta) dy \wedge d\theta$ et $\omega \wedge d\omega = -dx \wedge dy \wedge d\theta$ ne peut pas être nulle puisque c'est une forme volume. La condition de Frobenius $\omega \wedge d\omega = 0$ n'étant pas remplie il n'existe pas de surface intégrale de \mathcal{C} dans V (mais il existe beaucoup de courbes intégrales de \mathcal{C} : les relevées legendriennes des courbes dans R). Quant au champ de vecteurs X_3 c'est le champ caractéristique (champ de Reeb) du champ des plans de contact.

4.2 La structure de contact de V1 et le groupe des déplacements du plan

Les rares neurophysiologistes qui se sont intéressés à la modélisation de V1 l'identifient non pas à $R \times \mathbb{P}^1$ mais à $R \times \mathbb{S}^1$ et identifient R à \mathbb{R}^2 . L'espace $V = \mathbb{R}^2 \times \mathbb{S}^1$ étant isomorphe au groupe de Lie $SE(2) = \mathbb{R}^2 \rtimes SO(2)$ des déplacements du plan euclidien, il est alors intéressant de traiter V comme un groupe de Lie et l'on constate que la 1-forme ω est invariante par translation à gauche. Autrement dit, la 1-forme ω définissant la structure de contact est associée à la famille de RPs obtenue en faisant opérer SE(2) sur le profil "mère" $\varphi_0(x, y) = e^{-(x^2+y^2)}e^{2iy}$ (partie réelle) dont la réponse est maximale pour un bord le long de l'axe x (dy = 0).

Soit (p, r_{θ}) un élement of SE(2) où p est un point de \mathbb{R}^2 et r_{θ} la rotation d'angle θ . (p, r_{θ}) agit sur les points a de \mathbb{R}^2 par

$$(p, r_{\theta})(a) = p + r_{\theta}(a) .$$
(3)

Si (p, r_{θ}) et (q, r_{φ}) sont 2 élements de SE(2), leur produit (non commutatif) est donné par :

$$(q, r_{\varphi}) \circ (p, r_{\theta}) = (q + r_{\varphi}(p), r_{\varphi + \theta}) .$$

$$\tag{4}$$

Si l'on transfère cette multiplication à V on obtient le produit :

$$\begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \\ \theta_1 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} x_2 \\ y_2 \\ \theta_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_1 + x_2 \cos(\theta_1) - y_2 \sin(\theta_1) \\ y_1 + x_2 \sin(\theta_1) + y_2 \cos(\theta_1) \\ \theta_1 + \theta_2 \end{pmatrix} .$$
(5)

L'origine (0,0,0) est l'élément neutre et l'inverse de (x, y, θ) est

$$(-x\cos(\theta) - y\sin(\theta), x\sin(\theta) - y\cos(\theta), -\theta).$$

L'algèbre de Lie de V est le vectoriel $\mathfrak{v} = T_0 V \simeq \mathbb{R}^3$ muni du crochet de Lie (où les $t = (\xi, \eta, \tau)$ sont les vecteurs tangents de $T_0 V$)

$$[t, t'] = [(\xi, \eta, \pi), (\xi', \eta', \pi')] = (-\tau \eta' + \eta \tau', \tau \xi' - \xi \tau', 0) .$$
(6)

La translation à gauche L_q définie par $L_q(q') = q.q'$ est un difféomorphisme de V dont l'application tangente en 0 est l'application linéaire :

$$\begin{array}{rccc} T_0 L_q: & T_0 V & \to & T_q V \\ & t = (\xi, \eta, \tau) & \mapsto & T_0 L_q(t) = (\xi \cos\left(\theta\right) - \eta \sin\left(\theta\right), \xi \sin\left(\theta\right) + \eta \cos\left(\theta\right), \tau) \end{array}$$

Dans la base non holonome (x, y, θ) la matrice de T_0L_q est donc

$$T_0 L_q = \begin{pmatrix} \cos(\theta) & -\sin(\theta) & 0\\ \sin(\theta) & \cos(\theta) & 0\\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r_\theta & 0\\ 0 & 1 \end{pmatrix} .$$

On vérifie immédiatement que la base $\{\partial_x, \partial_y, \partial_\theta\}_0$ de T_0V est translatée en q par T_0L_q sur la base de T_qV

$$\left\{\cos\left(\theta\right)\partial_{x} + \sin\left(\theta\right)\partial_{y} = X_{1}, -\sin\left(\theta\right)\partial_{x} + \cos\left(\theta\right)\partial_{y} = X_{3}, \partial_{\theta} = X_{2}\right\}_{q}$$

(invariance à gauche).

De même, si l'on translate à gauche la valeur en 0, $\omega_0 = dy$, de la 1-forme $\omega = -\sin(\theta) dx + \cos(\theta) dy$, on obtient, puisque $\omega_q = T_0 L_q^*(\omega_0)$ est définie par $\omega_q(t') = \omega_0 \left(T_0 L_q^{-1}(t')\right)$ pour $t' = (\xi', \eta', \tau') \in T_q V$, que

$$T_0 L_q^{-1} = \begin{pmatrix} \cos(\theta) & \sin(\theta) & 0\\ -\sin(\theta) & \cos(\theta) & 0\\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

et que

$$T_0 L_q^{-1}(t') = \begin{pmatrix} \cos(\theta) & \sin(\theta) & 0\\ -\sin(\theta) & \cos(\theta) & 0\\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \xi'\\ \eta'\\ \tau' \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \xi'\cos(\theta) + \eta'\sin(\theta)\\ -\xi'\sin(\theta) + \eta'\cos(\theta)\\ \tau' \end{pmatrix},$$

la 1-forme invariante à gauche

$$\omega_q(t') = dy(T_0L_q^{-1}(t')) = -\xi'\sin\left(\theta\right) + \eta'\cos\left(\theta\right) = -\sin\left(\theta\right)dx + \cos\left(\theta\right)dy$$

qui n'est rien d'autre que ω .

En revenant de q en 0 par la translation à droite $R_{q^{-1}}$, on obtient l'automorphisme intérieur :

$$A_q: q' \mapsto q.q'.q^{-1}$$

$$q.q'.q^{-1} = \begin{pmatrix} x + (x'\cos(\theta) - x\cos(\theta')) - (y'\sin(\theta) - y\sin(\theta')) \\ y + (x'\sin(\theta) - x\sin(\theta')) + (y'\cos(\theta) - y\cos(\theta')) \\ \theta' \end{pmatrix}$$

$$(7)$$

Evidemment 0 est un point fixe de A_q , et l'application tangente $Ad_q = T_0A_q$ de A_q en 0 est un automorphisme de l'algèbre de Lie $\mathfrak{v} = T_0V$ qui définit la *représentation adjointe*. On a

$$Ad_q = \begin{pmatrix} \cos(\theta) & -\sin(\theta) & y\\ \sin(\theta) & \cos(\theta) & -x\\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} .$$
(8)

En reprenant l'application tangente de la représentation adjointe on obtient un morphisme d'algèbres de Lie, ad_t , de l'algèbre de Lie \mathfrak{v} dans l'algèbre de Lie $End(\mathfrak{v})$ de $Aut(\mathfrak{v})$. Si $t = (\xi, \eta, \tau) \in \mathfrak{v} = T_0 V$, la matrice de ad_t est

$$ad_t = \begin{pmatrix} 0 & -\tau & \eta \\ \tau & 0 & -\xi \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} .$$
 (9)

On retrouve ainsi le crochet de Lie par $ad_t(t') = (-\tau \eta' + \eta \tau', \tau \xi' - \xi \tau', 0) = [t, t'].$

5 Contours illusoires et géodésiques sous riemanniennes

5.1 Les premiers modèles variationnels dans le plan rétinien (Ullman, Horn, Mumford)

Le fait que l'architecture fonctionnelle de V1 implémente essentiellement la structure de contact de $V = \mathbb{R}^2 \times \mathbb{S}^1$ conçu comme variante de l'espace de jets permet de commencer à comprendre la formation énigmatique de contours illusoires de très longue portée comme ceux étudiés par Kanizsa (cf. la figure 2 de l'introduction). En effet, en première approximation (mais le modèle doit être complexifié en tenant compte au moins de V2), les pacmen définissent des conditions au bord (a_0, θ_0) et (a_1, θ_1) et l'hypothèse de base est que le contour est solution d'un problème variationnel.

A ma connaissance, c'est Shimon Ullman [68] qui introduisit le premier en 1976 l'idée de modèles variationnels pour les contours de Kanizsa courbes. Il remarqua que

"An important but hitherto neglected problem posed by the filling-in phenomena concerns the *shape* of the filled-in contours and trajectories" et développa l'idée que

"A network with the local property of trying to keep the contours 'as straight as possible' can produce curves possessing the global property of minimizing total curvature."

Ensuite son disciple Horn [34] raffina son modèle et introduisit en 1983 des courbes "d'énergie minimale". Puis en 1992 David Mumford introduisit dans son célèbre article "Elastica and Computer Vision" (Mumford [51], cf. aussi Nitzberg, Mumford, Shiota [55] et Williams, Jacobs [70]) les *elasticæ* qui sont des courbes minimisant à la fois la longueur et l'intégrale du carré de la courbure κ des courbes, i.e. une énergie du type

$$E = \int_{\gamma} (\alpha \kappa^2 + \beta) ds \tag{10}$$

où γ est une courbe dans \mathbb{R}^2 d'élément de longueur ds. Brady, Grimson et Langridge [9] ont montré que si l'on approxime la courbure κ d'une courbe d'équation y = f(x)

$$\kappa = \frac{f''(x)}{(1+f'(x)^2)^{3/2}} \tag{11}$$

par f''(x) lorsque le contour ne dévie pas trop d'une droite f'(x) = 0, on retrouve les splines cubiques classiques.

5.2 Le premier modèle géodésique dans V1

En 1996 j'ai introduit l'idée de traiter ce problème variationnel non plus dans le plan rétinien R mais dans V1 en utilisant l'architecture fonctionnelle. Il s'agissait alors de résoudre un problème *géodésique* dans V (pour une métrique appropriée) en cherchant à minimiser la longueur des courbes Γ dans V qui

- (i) satisfont les conditions au bord (a_0, θ_0) et (a_1, θ_1) ,
- (ii) sont des intégrales de la structure de contact.

Dans Petitot [59], en collaboration avec mon étudiant Yannick Tondut, j'ai résolu ce problème "à la main" en résolvant les équations d'Euler-Lagrange dans l'espace des 1-jets $J^1(\mathbb{R}, \mathbb{R})$ (i.e $V = \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R} = \{(x, y = f(x), p = f'(x) = \tan(\theta))\}$ et $\omega = dy - pdx$) muni de la métrique euclidienne $ds^2 = dx^2 + dy^2 + dp^2$. Le Lagrangien non contraint était $L(x) = \sqrt{\xi^2 + \eta^2 + \pi^2} = \sqrt{1 + f'(x)^2 + f''(x)^2}$ et le Lagrangien contraint valait $L + \lambda \Sigma$, Σ étant la contrainte $\Sigma = p - \eta$ et λ un multiplicateur de Lagrange. On trouvera les résultats dans Petitot [59] et [60]. Je me suis alors rendu compte qu'il s'agissait d'un problème typique de géométrie sous-riemannienne, problème déja résolu dans l'espace des 1-jets des courbes $V = J^1R = R \times \mathbb{S}^1 \simeq SE(2) = \mathbb{R}^2 \rtimes SO(2)$ que j'utilisais dans des travaux avec Alessandro Sarti et Giovanna Citti de l'Université de Bologne, il n'en allait pas de même et le problème semblait ouvert. Heureusement, Helena Frankowska nous a mis en relation avec Andrei Agrachev, un éminent spécialiste de l'utilisation de la géométrie sous-riemannienne en théorie du contrôle et après discussion du modèle de V1,

Agrachev a résolu le problème (exposé à l'IHP et article en préparation de son élève Igor Moiseev).

5.3 Les géodésiques sous-riemanniennes de V1 d'après Andrei Agrachev

Une façon de formuler les relevées legendriennes dans $V = J^1 R = R \times S^1$ est de considérer qu'elles sont solutions d'un système différentiel

$$\begin{cases} \dot{x} = u_1 \cos\left(\theta\right) \\ \dot{y} = u_1 \sin\left(\theta\right) \\ \dot{\theta} = u_2 \end{cases}$$
(12)

En effet on a alors $\frac{dy}{dx} = \frac{\dot{y}}{\dot{x}} = \frac{u_1 \sin(\theta)}{u_1 \cos(\theta)} = \tan(\theta)$ et la condition d'intégrabilité est respectée. On considère la géométrie sous-riemannienne définie par

(i) le champ de plans de contact $C_q V = \text{Span} \{X_1, X_2\}$ avec $X_1 = \cos(\theta) \partial_x + \sin(\theta) \partial_y$ et $X_2 = \partial_\theta$;

(ii) la structure d'algèbre de Lie $[X_1, X_2] = \sin(\theta) \partial_x - \cos(\theta) \partial_y = -X_3, [X_2, X_3] = X_1, [X_1, X_3] = 0$, X_3 étant le vecteur caractéristique orthogonal à $C_q V$ et définissant une échelle par $\omega(X_3) = (-\sin(\theta) dx + \cos(\theta) dy) (X_3) = \sin^2(\theta) + \cos^2(\theta) = 1$;

(iii) la métrique faisant de $\{X_1, X_2, X_3\}$ une base othonormale.

Le problème de trouver les géodésiques sous-riemanniennes peut alors s'exprimer comme un problème *hamiltonien* sur l'espace cotangent T^*V . Agrachev part de l'énergie cinétique (définie sur le fibré tangent TV)

$$\dot{q}^2 = (u_1 \cos{(\theta)})^2 + (u_1 \sin{(\theta)})^2 + u_2^2 = u_1^2 + u_2^2$$

et considère sa transformée de Legendre (définie sur le fibré cotangent T^*V)

$$h(p,q) = \langle p, \dot{q} \rangle - \frac{1}{2} \dot{q}^2$$

p étant un covecteur $p = (p_x, p_y, p_\theta) \in T^*_q V$. On vérifie immédiatement que

$$h(p,q) = \langle p, u_1 X_1(q) + u_2 X_2(q) \rangle - \frac{1}{2} \left(u_1^2 + u_2^2 \right) + \frac{1}{2} \left(u_1^2 + u_2$$

Pour obtenir l'hamiltonien des géodésiques, on maximise h(p,q) par rapport aux contrôles u_1 et u_2 . Cela donne $\frac{\partial h}{\partial u_1} = \frac{\partial h}{\partial u_2} = 0$, soit

$$\begin{cases} u_1(p,q) = \langle p, X_1(q) \rangle = p_x \cos(\theta) + p_y \sin(\theta) \\ u_2(p,q) = \langle p, X_2(q) \rangle = p_\theta \end{cases}$$

les $u_i(p,q) = \langle p, X_i(q) \rangle$ étant les coordonnées naturelles sur le cotangent T^*V avec

$$u_3(p,q) = \langle p, X_3(q) \rangle = -p_x \sin(\theta) + p_y \cos(\theta)$$

On obtient ainsi l'hamiltonien

$$H(p,q) = \frac{1}{2} \left(u_1^2 + u_2^2 \right) = \frac{1}{2} \left(\left(p_x \cos(\theta) + p_y \sin(\theta) \right)^2 + p_\theta^2 \right)$$

Les équations de Hamilton sont alors

$$\begin{cases} \dot{x} = \frac{\partial H}{\partial p_x} = p_x \cos^2(\theta) + p_y \cos(\theta) \sin(\theta) \\ \dot{y} = \frac{\partial H}{\partial p_y} = p_y \sin^2(\theta) + p_x \cos(\theta) \sin(\theta) \\ \dot{\theta} = \frac{\partial H}{\partial p_\theta} = p_\theta \end{cases}$$

 et

$$\begin{cases} \dot{p}_x = -\frac{\partial H}{\partial x} = 0\\ \dot{p}_y = -\frac{\partial H}{\partial y} = 0\\ \dot{p}_\theta = -\frac{\partial H}{\partial \theta} = (p_x \cos\left(\theta\right) + p_y \sin\left(\theta\right)) \left(-p_x \sin\left(\theta\right) + p_y \cos\left(\theta\right)\right) \end{cases}$$

et définissent des trajectoires dans $T^{\ast}V$ dont les projections sur V sont les géodésiques sous-riemanniennes cherchées.

L'impulsion (p_x, p_y) dans le plan base R est constante. Si l'on l'écrit $\rho e^{i\beta}$, l'équation pour p_{θ} devient

$$\dot{p}_{\theta} = \frac{1}{2}\rho^2 \sin\left(2\left(\theta - \beta\right)\right)$$

et ${\cal H}$ s'écrit

$$H = \frac{1}{2} \left(\rho^2 \cos^2 \left(\theta - \beta \right) + p_{\theta}^2 \right)$$

ce qui donne l'intégrale première "énergie"

$$\rho^2 \cos^2\left(\theta - \beta\right) + p_\theta^2 = c$$

et l'équation pour $\dot{\theta}$

$$\dot{\theta}^2 = p_{\theta}^2 = c - \rho^2 \cos^2\left(\theta - \beta\right)$$

Etant donnée l'invariance du problème par rotation on peut prendre $\beta = 0$, ce qui donne le système

$$\begin{cases} \dot{x} = \rho \cos^2(\theta) \\ \dot{y} = \rho \cos(\theta) \sin(\theta) = \frac{1}{2}\rho \sin(2\theta) \\ \dot{\theta} = p_{\theta} \\ \dot{p}_{\theta} = \frac{1}{2}\rho^2 \sin(2\theta) \end{cases}$$

avec $\dot{\rho} = 0$ et les conditions initiales x(0) = y(0) = 0, $\theta(0) = 0$ et $\dot{\theta}^2(0) = c - \rho^2 \cos^2(\theta)$.



FIGURE 30 – Trajectoires du pendule gouvernant les géodésiques.

5.4 Intégration dans le cas $\rho = 1$

L'équation de θ est l'équation d'un *pendule*. Pour simplifier, considérons le cas $\rho = 1$ et faisons $2\theta = \pi - \mu$ puis $\mu = 2\varphi$. On obtient pour μ l'équation classique du pendule $\ddot{\mu} = -\sin(\mu)$ avec l'intégrale première $\dot{\varphi}^2 + \sin^2(\varphi) = c$ d'où

$$dt = \pm \frac{1}{\sqrt{c}} \frac{d\varphi}{\sqrt{1 - \frac{1}{c}\sin^2(\varphi)}}$$

(choisissons le signe +). L'intégration en termes d'intégrales elliptiques de première espèce F de module c donne

$$t = \int_0^t dt = \frac{1}{\sqrt{c}} \int_{\varphi(0)}^{\varphi(t)} \frac{d\varphi}{\sqrt{1 - \frac{1}{c}\sin^2(\varphi)}} = \frac{1}{\sqrt{c}} \left(F\left(\varphi(t), \frac{1}{c}\right) - F\left(\varphi(0), \frac{1}{c}\right) \right)$$

Le plus simple est de prendre la condition initiale $\varphi(0) = 0$ (i.e. $\theta(0) = \frac{\pi}{2}$) ce qui donne, puisque $F\left(0, \frac{1}{c}\right) = 0$,

$$\theta(t) = \frac{\pi}{2} - \operatorname{am}\left(t\sqrt{c}, \frac{1}{c}\right) + k\pi$$

où am est l'amplitude de Jacobi. On en déduit $\dot{\theta}(t) = -\sqrt{c} \operatorname{dn} \left(t\sqrt{c}, \frac{1}{c}\right)$ et donc, puisque dn $\left(0, \frac{1}{c}\right) = 1$, $\dot{\theta}(0) = -\sqrt{c}$. La figure 30 montre les trajectoires $\varphi(t) = \frac{\pi}{2} - \theta(t)$ dans le plan $(\varphi(t), \dot{\varphi}(t))$ lorsque c varie. Pour c > 1 le pendule accomplit des tours complets, la vitesse angulaire minimale $\dot{\varphi} = \pm \sqrt{c-1}$ étant $\neq 0$. Pour c < 1, le pendule oscille entre $-\operatorname{Arcsin}(\sqrt{c})$ et $\operatorname{Arcsin}(\sqrt{c})$, points où $\dot{\varphi}(t)$ s'annule, la vitesse angulaire extrémale, $\dot{\varphi}(0) = \pm \sqrt{c}$, étant réalisée en 0.

Dans le cas c > 1 (module $\frac{1}{c}$ des fonctions elliptiques < 1), $\dot{x} = \cos^2(\theta) = \sin^2(\varphi)$ donne

$$dx = \frac{1}{\sqrt{c}} \frac{\sin^2(\varphi) \, d\varphi}{\sqrt{1 - \frac{1}{c} \sin^2(\varphi)}}$$

soit

$$x(t) = \int_0^x dx = \frac{1}{\sqrt{c}} \int_{\varphi(0)=0}^{\varphi(t)} \frac{\sin^2(\varphi) \, d\varphi}{\sqrt{1 - \frac{1}{c} \sin^2(\varphi)}} = \sqrt{c} \left(F\left(\varphi(t), \frac{1}{c}\right) - E\left(\varphi(t), \frac{1}{c}\right) \right)$$



FIGURE 31 – Différentes géodésiques sous-riemanniennes pour c décroissant de 2 à 1 : c = 2 (rouge), c = 1.5 (violet), c = 1.1 (bleu), c = 1.001 (vert), c = 1 (noir). (D'après les calculs d'A. Agrachev).

où E est l'intégrale elliptique de seconde espèce. Mais comme $t = \frac{1}{\sqrt{c}} \left(F\left(\varphi(t), \frac{1}{c}\right) \right)$, on a donc

$$x(t) = ct - \sqrt{c}E\left(\varphi(t), \frac{1}{c}\right) \text{ avec } \varphi(t) = \operatorname{am}\left(t\sqrt{c}, \frac{1}{c}\right) + k\pi$$

Pour y(t) l'intégration est triviale puisque $\dot{y} = -\cos(\varphi)\sin(\varphi)$ donne

$$dy = \sqrt{c}d\left(\sqrt{1 - \frac{1}{c}\sin^2\left(\varphi\right)}\right)$$

et donc

$$y(t) = \sqrt{c} \left[\sqrt{1 - \frac{1}{c} \sin^2(\varphi)} \right]_0^{\varphi(t)} = \sqrt{c} \left(\sqrt{1 - \frac{1}{c} \sin^2(\varphi)} - 1 \right)$$

Mais comme $t\sqrt{c} = F\left(\varphi(t), \frac{1}{c}\right), \sqrt{1 - \frac{1}{c}\sin^2\left(\varphi\right)} = \operatorname{dn}\left(t\sqrt{c}, \frac{1}{c}\right)$ et donc

$$y(t) = \sqrt{c} \left(\operatorname{dn} \left(t \sqrt{c}, \frac{1}{c} \right) - 1 \right)$$

La figure 31 montre différentes géodésiques pour c décroissant de 2 à 1.

Pour c < 1 (module $\frac{1}{c}$ des fonctions elliptiques > 1), il faut faire le changement de variable $\sqrt{c} \sin(\psi) = \sin(\varphi) = \cos(\theta)$ pour changer le module des fonctions elliptiques de $\frac{1}{c}$ en $c. \varphi$ variant entre – Arcsin (\sqrt{c}) et Arcsin (\sqrt{c}), ψ varie entre 0 et π . On trouve

$$\begin{cases} dt = \pm \frac{d\psi}{\sqrt{1 - c\sin^2(\psi)}} \\ t = F\left(\psi(t), c\right) \\ \psi(t) = \operatorname{am}\left(t, c\right) \\ \theta(t) = \operatorname{Arccos}\left(\sqrt{c}\operatorname{am}\left(t, c\right)\right) \end{cases}$$

L'intégration de x(t) et y(t) donne alors

$$\begin{cases} x(t) = t - E(\operatorname{am}(t, c), c) \\ y(t) = \sqrt{c}(\operatorname{cn}(t, c) - 1) \end{cases}$$

La figure 32 montre différentes géodésiques pour c croissant de 0.1 à 1. On remarquera leurs singularités cusps.

A partir de ces géodésiques on peut résoudre le problème des contours illusoires.



FIGURE 32 – Différentes géodésiques sous-riemanniennes pour c croissant de 0.1 à 1 : c = 0.1 (rouge), c = 0.5 (violet), c = 0.9 (bleu), c = 0.99 (vert), c = 1 (noir). (D'après les calculs d'A. Agrachev).

5.5 Le front d'onde sous-riemannien du groupe de Heisenberg

Pour être complet, il faudrait calculer la sphère et le front d'onde de cette géométrie sous-riemannienne c'est-à-dire le lieu des extrémités des géodésiques de longueur 1 partant de l'origine. Le problème est encore ouvert. Il complexifie le cas où V est l'espace de 1-jets standard $J^1(\mathbb{R}, \mathbb{R})$ ce dernier étant lui-même isomorphe au cas du groupe de Heisenberg H cas entièrement résolu par R. Beals, B. Gaveau, P. Greiner, A. Agrachev, A.M. Vershik et V.Y. Gershkovich.

L'espace de 1-jets standard $J^1(\mathbb{R},\mathbb{R})$ de coordonnées $(x, y, p = \tan(\theta))$ a pour produit

$$(x, y, p).(x', y', p') = (x + x', y + y' + px', p + p')$$

Le changement de variable $x = x_1$, $y = t + 2x_1x_2$, $p = 4x_2$ le transforme dans le groupe de Heisenberg H qui est un groupe de Lie de dimension 3 modèle de base des structures de contact de dimension 3. $H = \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R} = \mathbb{C} \times \mathbb{R}$ et si $v = (x_1, x_2, t) = (z, t)$ sont des coordonnées, la loi de groupe s'écrit :

$$(x_1, x_2, t) \cdot (x'_1, x'_2, t') = (x_1 + x'_1, x_2 + x'_2, t + t' + 2(x_2x'_1 - x_1x'_2))$$

Dans l'espace de base \mathbb{C} , cette loi est la translation z + z', dans la fibre \mathbb{R} elle est la translation augmentée du couplage $2(x_2x'_1 - x_1x'_2)$ qui peut être écrit

$$-2z \wedge z' = -2 \det \left(\begin{array}{cc} x_1 & x'_1 \\ x_2 & x'_2 \end{array} \right) = \langle \Lambda z, z' \rangle$$

(avec $\Lambda = \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ -2 & 0 \end{pmatrix}$ la multiplication par -2i et $\langle \bullet, \bullet \rangle$ le produit scalaire standard), c'est-à-dire $2 \operatorname{Im}(zz')$.

Les vecteurs tangents X_1 et X_2 engendrant les plans de contact K_v sont :

$$X_1 = (1, 0, 2x_2), X_2 = (0, 1, -2x_1).$$

Si T = (0, 0, 1), on a la structure d'algèbre de Lie sur T_0H : $[X_1, X_2] = -4T$, $[X_1, T] = 0$, $[X_2, T] = 0$.

Les géodésiques pour la métrique faisant de $\{X_1, X_2\}$ une base orthonormale sont déduites de l'Hamiltonien

$$H(x_1, x_2, t, \xi_1, \xi_2, \theta) = \frac{1}{2} \left[\left(\xi_1 + 2x_2 \theta \right)^2 + \left(\xi_2 - 2x_1 \theta \right)^2 \right]$$

(où (ξ_1, ξ_2, θ) sont les moments conjugués de (x_1, x_2, t)). H est l'opposé du symbole du Laplacien sous-riemannien $\Delta_H = \frac{1}{2} (X_1^2 + X_2^2)$. Comme *H* est indépendant de *t*, $\dot{\theta}(s) = -\frac{\partial H}{\partial t} = 0$ et θ est constant sur les trajectoires. Si l'on pose $\boldsymbol{\varsigma} = \boldsymbol{\xi} + \theta \Lambda(z)$ (avec $\boldsymbol{\xi} = (\xi_1, \xi_2)$), 2*H* est la norme de $\boldsymbol{\varsigma}$

$$H(z,t,\boldsymbol{\xi},\boldsymbol{\theta}) = \frac{1}{2} \left< \boldsymbol{\varsigma}, \boldsymbol{\varsigma} \right>$$

Les équations de Hamilton sont données par les formules (on utilise le fait que Λ est antisymétrique, $-\Lambda^t = \Lambda$) :

$$\begin{cases} \dot{z}(s) = \frac{\partial H}{\partial \boldsymbol{\xi}} = \boldsymbol{\varsigma}(s) \\ \dot{\boldsymbol{\xi}}(s) = -\frac{\partial H}{\partial z} = -\theta \Lambda^t \boldsymbol{\varsigma}(s) = \theta \Lambda \boldsymbol{\varsigma}(s) \\ \dot{t}(s) = \frac{\partial H}{\partial \theta} = \langle \boldsymbol{\varsigma}(s), \Lambda z(s) \rangle \\ \dot{\theta}(s) = -\frac{\partial H}{\partial t} = 0. \end{cases}$$

On cherche les géodésiques – au sens de courbes de contact localement géodésiques, les vraies géodésiques étant de longueur totale minimale – joignant en un temps τ l'origine (0,0,0) à un point $(x_1 = x_1(\tau), x_2 = x_2(\tau), t = t(\tau))$. Elles sont les projections des trajectoires du système hamiltonien. H étant constant le long de ces trajectoires, H = $H_0 = \frac{1}{2} \langle \boldsymbol{\varsigma}(0), \boldsymbol{\varsigma}(0) \rangle$, on obtient pour $\boldsymbol{\varsigma}$ l'équation différentielle triviale :

$$\dot{\boldsymbol{\varsigma}}(s) = \dot{\boldsymbol{\xi}}(s) + \theta \Lambda \dot{\boldsymbol{z}}(s) (\operatorname{car} \theta = \operatorname{cst}) \\ = \theta \Lambda \boldsymbol{\varsigma}(s) + \theta \Lambda \boldsymbol{\varsigma}(s) = 2\theta \Lambda \boldsymbol{\varsigma}(s)$$

dont la solution est $(e^{2s\theta\Lambda}$ est, comme Λ , une matrice 2×2 agissant sur $\varsigma(0)$:

$$\boldsymbol{\varsigma}(s) = e^{2s\theta\Lambda}\boldsymbol{\varsigma}(0).$$

On en tire les solutions du système hamiltonien. Par exemple $\dot{z}(s) = \varsigma(s)$ donne, si $\theta \neq 0$,

$$z(s) = \int_0^s \boldsymbol{\varsigma}(r) dr$$

= $(2\theta\Lambda)^{-1} (e^{2s\theta\Lambda} - I) \boldsymbol{\varsigma}(0)$
= $(2\theta\Lambda)^{-1} (\boldsymbol{\varsigma}(s) - \boldsymbol{\varsigma}(0)).$

Les formules explicites pour les géodésiques sont :

$$\begin{cases} x_1(s) = \frac{\sin[2s\theta]}{\sin[2\tau\theta]} \left(\cos[2(s-\tau)\theta] x_1 + \sin[2(s-\tau)\theta] x_2 \right) \\ x_2(s) = \frac{\sin[2s\theta]}{\sin[2\tau\theta]} \left(\cos[2(s-\tau)\theta] x_2 - \sin[2(s-\tau)\theta] x_1 \right) \\ t(s) = \frac{4s\theta - \sin[4s\theta]}{2(\sin[2\tau\theta])^2} \left((x_1)^2 + (x_2)^2 \right) \end{cases}$$

En particulier, la valeur finale de $t, t = t(\tau)$, est de la forme $t = \mu(2\tau\theta) \|\mathbf{x}\|^2$ avec

$$\mu(\varphi) = \frac{\varphi}{\sin^2(\varphi)} - \frac{1}{2}\frac{\sin(2\varphi)}{\sin^2(\varphi)} = \frac{\varphi}{\sin^2(\varphi)} - \cot(\varphi)$$



FIGURE 33 – La fonction $\mu(\varphi)$ intervenant dans la construction des géodésiques sousriemanniennes du groupe de Heisenberg.

 $\mu(\varphi)$ est une fonction impaire qui diverge pour $\varphi = k\pi$ $(k \neq 0)$ et possède des points critiques pour $\varphi = \tan(\varphi)$. Mais quand $\varphi = \tan(\varphi)$, on a

$$\mu(\varphi) = \frac{\tan(\varphi)}{\sin^2(\varphi)} - \cot(\varphi)$$
$$= \frac{1 - \cos^2(\varphi)}{\cos(\varphi)\sin(\varphi)} = \tan(\varphi) = \varphi$$

et les minima de $\mu(\varphi)$ sont donc sur la diagonale. Le graphe de $\mu(\varphi)$ est représenté figure 33.

Pour obtenir des géodésiques de même extrémité $(x_1 = x_1(\tau), x_2 = x_2(\tau), t = t(\tau))$ il faut résoudre l'équation $t = \mu(2\tau\theta) \|\mathbf{x}\|^2$ en $\tau\theta$. Par exemple pour $\mu(\varphi) = 20$ (et $\theta = 1$) on obtient 11 solutions : $\tau_1 = 1.36$, $\tau_2 = 1.77$, $\tau_3 = 2.84$, $\tau_4 = 3.44$, $\tau_5 = 4.34$, $\tau_6 = 5.09$, $\tau_7 = 5.83$, $\tau_8 = 6.75$, $\tau_9 = 7.32$, $\tau_{10} = 8.42$, $\tau_{11} = 8.80$. Si l'on prend par exemple $x_1 = x_1(\tau) = 2$ et $x_2 = x_2(\tau) = 1$, on obtient t = 100 et 11 géodésiques joignant (0, 0, 0)à (2, 1, 100). Nous représentons les deux cas τ_1 et τ_{10} à la figure 34.

Cette structure des géodésiques implique que la sphère sous-riemannienne S (géodésiques globalement minimisantes de longueur 1) ainsi que le front d'onde F (géodésiques de longueur 1 qui sont localement mais pas forcément globalement minimisantes) sont assez curieux. Un calcul élémentaire montre que la longueur L des géodésiques est donnée par

$$L^{2} = \nu (2\theta) (|t| + |z|^{2}) \text{ avec}$$

$$\nu (\varphi) = \frac{\varphi^{2}}{\varphi + \sin^{2} (\varphi) - \sin (\varphi) \cos (\varphi)}$$



FIGURE 34 – Deux géodésiques sous-riemanniennes du groupe de Heisenberg joignant (0,0,0) à (2,1,100). On représente les géodésiques dans V et leur projection sur le plan z.



FIGURE 35 – Le profil du front d'onde F dans le premier quadrant du plan (x, t). Le premier arc ($\varphi \in [0, \pi]$) allant de la droite de l'axe des x jusqu'à l'axe t correspond à la sphère (géodésiques globalement minimisantes de longueur 1). Ensuite, chaque intervalle de π de la variation de engendre une composante avec un cusp du front F. (D'après les calculs de Beals et al. [2]).

Comme $\left|t\right| = \mu\left(2\theta\right)\left|z\right|^2$ on a

$$L^{2} = \nu (2\theta) (\mu (2\theta) + 1) |z|^{2} = \frac{\varphi^{2}}{\sin^{2} (\varphi)} |z|^{2}$$

Pour les géodésiques de longueur 1 on a donc

$$\begin{cases} |z| = \left|\frac{\sin(\varphi)}{\varphi}\right| \\ |t| = \frac{\varphi - \sin(\varphi)\cos(\varphi)}{\varphi^2} \end{cases}$$

Nous présentons à la figure 35 la section de F dans le premier quadrant du plan (x, t). Nous présentons ensuite à la figure 36 la structure de F.

6 Ondelettes, états cohérents, analyse harmonique et géométrie sous-riemannienne

6.1 Représentations de carré intégrable et états cohérents

Ce qui précède montre que le système visuel des mammifères possède une organisation générale (avec de nombreuses variantes) dont l'interprétation mathématique naturelle fournit un nouvel exemple de structures utilisées et approfondies depuis longtemps. Cette structure est celle des *états cohérents* (cf. par exemple Kalisa, Torrésani [36]).

1. On veut analyser des signaux considérés comme vecteurs d'un Hilbert \mathcal{H} (ici $L^2(\mathbb{R}^2)$).

2. On dispose d'un groupe G localement compact (ici le groupe E(2)) agissant irréductiblement et unitairement sur \mathcal{H} par une représentation π .



FIGURE 36 – La sphère et le front d'onde sous-riemanniens du groupe de Heisenberg. (D'après les calculs de Beals et al. [2]).

3. On dispose d'une ondelette "mère" $\varphi_0 \in \mathcal{H}$ qui est bien localisée à la fois dans l'espace des positions (l'espace direct) et l'espace des fréquences (l'espace de Fourier) et approxime bien la minimisation des relations d'incertitudes associées à la non commutativité de l'algèbre de Lie de G.

4. On prend l'orbite $\{\varphi_g\}_{g\in G}$ de φ_0 sous l'action de G et on obtient un état cohérent.

5. On effectue l'analyse harmonique des signaux f de \mathcal{H} au moyen de cet état cohérent. Cela permet de représenter les signaux comme superpositions de fonctions élémentaires, c'est-à-dire de les mesurer neurophysiologiquement par des RPs à des fins de compression et d'analyse géométrique. La formule générale est

$$f(x) = \int_{G} T_{f}(g) \varphi_{g}(x) d\mu(g)$$

 $d\mu(g)$ étant la mesure de Haar sur G et $T_f(g) \in L^2(G)$ étant la transformée de f.

Les exemples sont nombreux. La transformée de Gabor des $f(x) \in L^2(\mathbb{R})$ à partir d'une ondelette mère ("fenêtre") $g \in L^1 \cap L^2$ correspond aux

$$G_f(a,\omega) = \int_{\mathbb{R}} f(x)e^{-i\omega(x-a)}g(x-a)^* dx \in L^2(\mathbb{R}^2)$$

la synthèse s'effectuant par

$$f(x) = \frac{1}{2\pi \left\|g\right\|^2} \int_{\mathbb{R}} G_f(a,\omega) e^{i\omega(x-a)} g(x-a) \, dad\omega.$$

L'état cohérent est donné par $g_{a,\omega}(x) = e^{i\omega(x-a)}g(x-a)$ et $G_f(a,\omega) = \langle f, g_{a,\omega} \rangle$.

Pour les ondelettes standard de Grossmann et Morlet où les fréquences sont remplacées par l'échelle, on considère l'état cohérent $\varphi_{a,s}(x) = \frac{1}{\sqrt{s}}\varphi\left(\frac{x-a}{s}\right)$ satisfaisant la condition d'admissibilité $c_{\varphi} = \int_{R} |\widehat{\varphi}(\xi)|^2 \frac{d\xi}{\xi} < \infty$ et on analyse les f du sous-espace de Hardy de $L^2(\mathbb{R})$ par l'identité de Calderon

$$f(x) = \frac{1}{c_{\varphi}} \int_{\mathbb{R}^{*}_{+} \times \mathbb{R}} T_{f}(a, s) \varphi_{a,s}(x) \frac{ds}{s} \frac{da}{s}$$

avec $T_f(a,s) = \langle f, \varphi_{a,s} \rangle.$

Les états cohérents φ_g permettent ainsi de représenter les $f \in \mathcal{H}$ par des transformées $T_f(g) = \langle f, \varphi_g \rangle \in L^2(G)$. Or c'est précisément ce que font les RPs des neurones (simples) d'une aire visuelle comme V1 ou V2, les $\langle f, \varphi_g \rangle$ étant les "mesures" du signal f fournies par les RPs φ_g .

La covariance de ces mesures est garantie par le fait que les ondelettes φ_g de l'état cohérent appartiennent à une sous-représentation de la représentation régulière (à gauche) λ de G dans $L^2(G)$. Autrement dit, si l'on considère la transformation

$$\begin{array}{rcccc} T : & \mathcal{H} & \to & L^2\left(G\right) \\ & f & \mapsto & T_f \end{array}$$

on a l'"intertwining" $T \circ \pi = \lambda \circ T$ au sens où $f \mapsto T_{gf}$ peut s'obtenir des deux façons.

6.2 Analyse harmonique et géométrie sous-riemannienne

Mais dans le cas de la vision, nous devons en plus tenir compte de l'architecture fonctionnelle qui correspond à une structure supplémentaire, celle de la structure de contact avec la géométrie sous-riemannienne associée. On est donc conduit tout naturellement à des problèmes d'analyse harmonique en géométrie sous-riemannienne. Pour ma part, je ne connais que peu de travaux concernant ces problèmes. Il y a ceux de Richard Beals, Bernard Gaveau, Peter Greiner et Der-Chen Chang (cf. Beals et al. [2] et Chang, Greiner [14]) sur le Laplacien sous-elliptique et le noyau de la chaleur sur la structure de contact du groupe de Heisenberg. La situation est difficile parce qu'il existe beaucoup de géodésiques entre deux points, des cut locus et des points conjugués (si γ est une géodésique issue de a, le "cut point" de a le long de γ est le premier point c au-delà duquel γ n'est plus globalement minimisante et un point c est conjugué de a le long de γ s'il existe des familles de géodésiques de a à c voisines de γ). En géométrie riemannienne, on connaît des liens entre noyau de la chaleur et géodésiques (cf. par exemple Neel, Stroock [53] et Berceanu [4]). En géométrie sous-Riemannienne la situation est plus compliquée car, comme l'expliquait Bernard Gaveau dans un séminaire de l'IHP du 26/10/2005 sur l'équation de la chaleur sur les variétés de Heisenberg, les singularités de la distance et de l'exponentielle font que la théorie classique n'est plus valide.

7 Modèles de vision entoptique d'après Bressloff, Cowan et Golubitsky

7.1 La vision entoptique

Nous allons maintenant exposer un modèle pour les phénomènes de vision entoptique évoqués dans l'introduction à la figure 6.La vision entoptique concerne des patterns géométriques (phosphènes) qui sont perçus après une exposition à des flashs violents, l'absorptions de substances comme la mescaline, le LSD, la psilocybine, la kétamine, des alcaloïdes comme le peyotle, ou des "near death" expériences. Les sujets voient de façon spontanée des patterns typiques en forme de tunnel, d'entonnoir, de spirale, de nid d'abeille, de toile d'araignée, etc. Ces formes typiques peuvent opérer sur des objets comme on le voit dans les dessins de plusieurs tribus mexicaines. Comme l'explique Yves Frégnac [27] :

"Such visual imagery is dynamic and the illusory contours usually explode from the center of gaze to the periphery, appearing initially in black and white before bright colors take over, and eventually pulsate and rotate in time as the experience progresses."

Ces formes illusoires ont été classées il y a déjà longtemps (1928) par le grand neurophysiologiste Heinrich Klüver (1897-1979) qui en fournit plusieurs descriptions cliniques. Klüver était un étudiant de Max Wertheimer et introduisit la Gestalt aux Etats-Unis.

Il existe aujourd'hui de nombreux programmes (en particulier au National Institute of Mental Health américain) visant à tester la réactivité des neurorécepteurs à différentes classes de substances de façon à explorer le substrat chimique de l'esprit. On localise chaque substance dans un espace abstrait avec une dimension par récepteur et l'on peut penser que les phénomènes observés correspondent à des bifurcations d'attracteurs des dynamiques neurales. Comme l'explique Thomas Ray (Univ. of Oklahoma) :

"Drugs shift the balance of activity of the brain away from the origin, by a vector representing the profile of binding affinities at different receptors."

"In a brain-centered reference frame, the origin is based on absolute levels of activity at each receptor population. The state of the brain is constantly on the move. We can think of it as a complex dynamical system, in which the trajectory follows high-dimensional orbits, and switches among many "attractors". [...] In this dynamic reference frame, drugs will create a perturbation along the binding vector, thereby pushing the system into a new attractor."

7.2 L'idée de base du modèle

Dans une récente série d'articles reprenant un premier travail d'Ermentrout et Cowan, Paul Bressloff, Jack Cowan, Martin Golubitsky, Peter Thomas et Matthew Wiener ont construit, en se fondant sur l'architecture fonctionnelle de V1, des modèles géométriques précis des patterns visuels qui apparaissent spontanément dans certaines expériences de vision entoptique. C'est Yves Frégnac qui m'a signalé leur importance. La méthode consiste

(i) à partir de l'EDP de Hopfield déterminant l'activité a(q, t) de V1 (q est un élément de V1),

(ii) à exprimer dans les poids synaptiques de l'EDP l'architecture fonctionnelle AF de V1 (l'organisation en pinwheels et le système des connections cortico-corticales horizontales qui implémentent la structure de contact du plan rétinien R),

(iii) à tenir compte du fait que cette AF est invariante sous l'action du groupe SE(2) des déplacements du plan rétinien R,

(iv) à montrer que la solution homogène initiale $a(q,t) \equiv 0$ devient instable et bifurque spontanément lorsque le paramètre d'excitabilté μ de V1 dépasse une certaine valeur critique μ_c ,

(v) à linéariser l'EDP au voisinage de la bifurcation,

(vi) à calculer les modes propres (eigenforms) en faisant l'hypothèse qu'il s'agit de solutions doublement périodiques sur R et en tirant les conséquences du fait que les bifurcations sont dominées par la brisure de la SE(2)-symétrie,

(vii) à faire une analyse de stabilité pour pouvoir sélectionner les eigenforms stables,

(viii) à engendrer des patterns visuels en appliquant à ces dernières l'application réciproque de la projection $R \to V1$ (qui est une application conforme de type logarithme complexe).

Les calculs sont explicites et l'accord avec les données expérimentales frappant. Il s'agit de la première application neurocomputationnelle des techniques de théorie des bifurcations par brisure de symétrie qui sont universellement présentes en physique.

7.3 Les équations de Wilson-Cowan de V1

7.3.1 De l'EDO de Hopfield à l'EDP de Wilson-Cowan

Les auteurs travaillent dans la fibration $\pi : V = \mathbb{R}^2 \times \mathbb{S}^1 \to \mathbb{R}^2$ avec des coordonnées $q = (\mathbf{x}, \theta)$ ($\mathbf{x} = (\mathbf{x}, \mathbf{y})$ et θ est la coordonnée angulaire d'orientation). Les "neurones" (il s'agit en fait de petites populations de vrais neurones) paramétrés par (\mathbf{x}, θ) ont une activité $a(\mathbf{x}, \theta, t)$ et sont connectés par des connexions de poids synaptiques $w \langle \mathbf{x}, \theta | \mathbf{x}', \theta' \rangle$. L'état d'activité nulle $a \equiv 0$ décrit *l'état de base* de l'activité cérébrale et, comme en physique, ce "ground state" peut en fait être très compliqué. Ce que décrit l'activité a est donc en fait la déviation relativement à l'état de base, c'est-à-dire des états excités. Comme le souligne Franz Vollenweider (University Hospital of Psychiatry, Zurich) :

"There is converging evidence from brain imaging, behavioural and electrophysiological studies indicating that the psychedelic effects of these drugs arise, at least in part, from their common capacity to disrupt fronto-stritato-thalamic gating or filtering of external and internal information flow to the cortex."

Comme en physique, ces modèles comprennent deux parties :

(i) une infrastructure géométrique,

(ii) un champ d'activation gouverné par une EDP..

Commençons par l'EDP gouvernant l'évolution de $a(\mathbf{x}, \theta, t)$ et, pour ce faire, partons des équations de Hopfield standard d'un réseau de neurones formels. Soit $u_i, i = 1, ..., N$ des neurones d'activité $a_i(t)$. Si le temps et l'espace sont discrets, une variante des équations de Hopfield (il y a plusieurs variantes) est :

$$a_i(t+1) = \sum_{j=1}^{j=N} w_{ij}\sigma(a_j(t)) + h_i(t)$$

où σ est un fonction de gain non linéaire (avec $\sigma(0) = 0$), h un input externe et w_{ij} le poids synaptique de la connexion entre u_i et u_j . Si le temps est continu et l'espace discret, on obtient donc un système de N EDOs :

$$\frac{da_i}{dt}(t) = -a_i(t) + \sum_{j=1}^{j=N} w_{ij}\sigma(a_j(t)) + h_i(t)$$

Si le temps et l'espace sont continus, on obtient l'EDP :

$$\frac{\partial a(q,t)}{\partial t} = -a(q,t) + \int_{V} w \langle q | q' \rangle \,\sigma\left(a(q',t)\right) dq' + h(q,t)$$

où $q \in V$ est un point courant de V1 remplaçant l'indice *i*.

Les auteurs utilisent l'équation :

$$\frac{\partial a(\mathbf{x},\theta,t)}{\partial t} = -\alpha a(\mathbf{x},\theta,t) + \frac{\mu}{\pi} \int_0^{\pi} \int_{\mathbb{R}} w \left\langle \mathbf{x},\theta | \mathbf{x}',\theta' \right\rangle \sigma \left(a(\mathbf{x}',\theta',t) \right) d\mathbf{x}' d\theta' + h(\mathbf{x},\theta,t) , \quad (13)$$

où $w \langle \mathbf{x}, \theta | \mathbf{x}', \theta' \rangle$ est le poids de la connexion entre le neurone $q = (\mathbf{x}, \theta)$ et le neurone $q' = (\mathbf{x}', \theta')$, α un paramètre de decay et μ un paramètre d'excitabilité de V1 qui exprime la façon dont la substance agit sur l'activité cérébrale.

7.3.2 L'encodage de l'architecture fonctionnelle dans les poids synaptiques

Le point est que l'architecture fonctionnelle de V1 – sa structure de contact – peut être encodée dans les poids $w \langle \mathbf{x}, \theta | \mathbf{x}', \theta' \rangle$.

1. Les connexions "verticales" locales à l'intérieur d'une hypercolonne fournissent un terme :

$$w \langle \mathbf{x}, \theta | \mathbf{x}', \theta' \rangle = w_{loc} \left(\theta - \theta' \right) \delta \left(\mathbf{x} - \mathbf{x}' \right)$$
(14)

où $w_{loc}(\varphi)$ est une fonction paire donnée (caractéristique du système) ne dépendant que de l'orientation et où le Dirac $\delta(\mathbf{x} - \mathbf{x}')$ (δ the Dirac functio force $\mathbf{x} = \mathbf{x}'$.

2. Les connexions "horizontales" entre différentes hypercolonnes fournissent un terme :

$$w \langle \mathbf{x}, \theta | \mathbf{x}', \theta' \rangle = w_{lat} \left(\mathbf{x} - \mathbf{x}', \theta \right) \delta \left(\theta - \theta' \right)$$
(15)

où le Dirac $\delta(\theta - \theta')$ force $\theta = \theta'$ et exprime le fait que ces connexions corticocorticales connectent des paires (\mathbf{x}, θ) et (\mathbf{x}', θ') avec $\theta = \theta'$. 3. Qui plus est, la coaxialité $\theta = \theta = \mathbf{x}\mathbf{x}'$ s'exprime par le fait que

$$w_{lat}\left(\mathbf{x} - \mathbf{x}', \theta\right) = w_{lat}\left(s\right)\delta\left(\mathbf{x} - \mathbf{x}' - se_{\theta}\right) = \hat{w}\left(r_{-\theta}\left(\mathbf{x} - \mathbf{x}'\right)\right)$$
(16)

où e_{θ} est le vecteur unité dans la direction θ et où $w_{lat}(s)$ est une fonction donnée (caractéristique du système) ne dépendant que de la distance

4. D'où l'expression générale des poids synaptiques :

$$w \langle \mathbf{x}, \theta | \mathbf{x}', \theta' \rangle = w_{loc} \left(\theta - \theta' \right) \delta \left(\mathbf{x} - \mathbf{x}' \right) + \beta \hat{w} \left(r_{-\theta} \left(\mathbf{x} - \mathbf{x}' \right) \right) \delta \left(\theta - \theta' \right)$$
(17)

où β est un coefficient donné (caractéristique du système) mesurant la force relative des connexions verticales et horizontales.

7.3.3 La SE(2)-équivariance de l'EDP

L'action du groupe euclidien $SE(2) = \mathbb{R}^2 \rtimes SO(2)$ sur $V1 = \mathbb{R}^2 \times \mathbb{S}^1$ est la *shift-twist* action donnée par

$$\begin{cases} \mathbf{y}(\mathbf{x}, \theta) = (\mathbf{x} + \mathbf{y}, \theta) \\ \varphi(\mathbf{x}, \theta) = (r_{\varphi}\mathbf{x}, \theta + \varphi) \\ \kappa(\mathbf{x}, \theta) = (\kappa \mathbf{x}, -\theta) \end{cases}$$

Si $a(\mathbf{x}, \theta)$ est une fonction $a : \mathbb{R}^2 \times \mathbb{S}^1 \to \mathbb{R}$ et $\gamma \in SE(2)$, la transformée de a par γ iest par définition $\gamma a(\mathbf{x}, \theta) = a(\gamma^{-1}(\mathbf{x}, \theta))$ et, pour les poids synaptiques, $\gamma w \langle \mathbf{x}, \theta | \mathbf{x}', \theta' \rangle = w \langle \gamma^{-1}(\mathbf{x}, \theta) | \gamma^{-1}(\mathbf{x}', \theta') \rangle$. Il est trivial de vérifier que, eu égard à leur forme très spécifique (17), les poids synaptiques sont SE(2)-invariants et, par conséquent, que l'EDP (13) $\frac{\partial a(\mathbf{x}, \theta, t)}{\partial t} = F(a(\mathbf{x}, \theta, t))$ (on suppose que l'input h = 0) est SE(2)-équivariant au sens où $\gamma F(a) = F(\gamma a)$. Comme y insiste Martin Golubitsky [29],

"The equivariance of the operator F with respect to the action of SE(2) has major implications for the nature of solutions bifurcating from the homogeneous resting state."

7.4 Morphologies émergentes et bifurcations

On peut maintenant expliquer au moyen de l'analyse spectrale de l'EDP (13) pourquoi et comment des morphologies géométriques peuvent émerger spontanément dans de tels réseaux neuronaux. On suppose qu'il n'existe pas d'input externe (h = 0). Pour $\mu = 0$, l'état de base $a \equiv 0$ est trivialement l'état d'équilibre du réseau et il est stable (on ne voit rien).

L'analyse spectrale de l'EDP montre que l'état de base initial $a \equiv 0$ peut devenir instable et *bifurquer* pour des valeurs critiques μ_c du paramètre μ . La croissance de μ (excitabilité de V1) est due à l'action sur les noyaux (locus coerulus, raphé) qui produisent des neurotransmetteurs comme la sérotonine ou la noradrénaline.

L'analyse spectrale de l'EDP et l'analyse des bifurcations sont assez techniques. Elles utilisent les méthodes classiques déjà évoquées :

- 1. Linéarisation de l'EDP au voisinage de la solution $a \equiv 0$ et de la valeur critique μ_c .
- 2. Analyse spectrale de l'équation linéarisée.
- 3. Calcul de ses vecteurs propres (eigenmodes).
- 4. Après avoir linéarisé l'EDP autour de la solution triviale $a \equiv 0$, on regarde des solutions de la forme :

$$a(\mathbf{x}, \theta, t) = e^{\lambda t} a(\mathbf{x}, \theta) \tag{18}$$

où une exponentielle temporelle $e^{\lambda t}$ module un pattern spatial $a(\mathbf{x}, \theta)$. Cela est justifié par le fait que, quand $\mu = 0$, les solutions de l'EDP linéaire $\frac{\partial a(\mathbf{x}, \theta, t)}{\partial t} = -\alpha a(\mathbf{x}, \theta, t)$ sont $a(\mathbf{x}, \theta, t) = e^{-\alpha t} a(\mathbf{x}, \theta)$.

- 5. Les solutions $a(\mathbf{x}, \theta, t) = e^{\lambda t} a(\mathbf{x}, \theta)$ ne peuvent être stationnaires que si $\lambda = 0$. Sinon, elles décroissent ($\lambda < 0$) ou divergent ($\lambda > 0$) exponentiellement. Dans ce dernier cas, la saturation imposée par la fonction de gain non linéaire σ les stabilise.
- 6. En substituant la solution (18) dans l'EDP (13), on obtient une équation pour les valeurs propres λ qui est de la forme :

$$\lambda a(\mathbf{x}, \theta) = -\alpha a(\mathbf{x}, \theta)$$

$$+ \sigma'(0) \mu \left(\int_0^{\pi} w_{loc}(\theta - \theta') a(\mathbf{x}, \theta') \frac{d\theta'}{\pi} + \beta \int_{\mathbb{R}^2} w_{lat}(\mathbf{x} - \mathbf{x}', \theta) a(\mathbf{x}', \theta) d\mathbf{x}' \right)$$
(19)

où β est une constante mesurant la force relative des connexions verticales et horizontales.

- 7. En utilisant les séries de Fourier de a, w_{loc} et w_{lat} pour la variable périodique θ et la transformée de Fourier pour la bivariable spatiale \mathbf{x} et en identifiant les coefficients des termes de même type des deux côtés de l'équation, on obtient des relations de dispersion de la forme $\lambda = -\alpha + \mu F(...)$ où F est une fonction (compliquée) des coefficients de Fourier. Ce qui fournit les équations $\lambda = 0$.
- 8. Pour $\mu = 0$, $\lambda = -\alpha$. Mais quand μ croît, λ s'annulera une première fois pour une certaine fonction F et une certaine valeur critique μ_c de μ .
- 9. La bifurcation activera alors les termes correspondants dans les séries et transformées de Fourier, ce qui donnera les eigenmodes.
- 10. Comme c'est la valeur propre $\lambda = 0$ qui correspond aux bifurcations de l'état de base, on travaille par conséquent dans le noyau du linéarisé.
- 11. Le point clé est que les symétries du problème imposent des contraintes extrêmement fortes. La symétrie de translation impliquera que les fonctions propres du linéarisé devront avoir en facteur des ondes planes $e^{i\mathbf{k}\cdot\mathbf{x}}$. De même, la symétrie de rotation impliquera que si un vecteur d'onde \mathbf{k} devient critique à la bifurcation, alors il en ira de même de tous les vecteurs d'onde de même module, et pour la même valeur propre, l'espace propre correspondant étant par conséquent de dimension infinie. Il s'agit de la partie la plus technique de la déduction. Il est important de souligner que si les eigenmodes sont bien mathématiquement déduits de l'équation (13) ils

jouissent néanmoins d'une certaine *autonomie* car ils dépendent de façon essentielle de brisures de symétrie *universelles*. En ce sens, une dérivabilité mathématique n'est pas un réductionnisme physicaliste. ¹

12. Comme SE(2) opère sur V et pas simplement sur la base \mathbb{R}^2 , il n'y a pas que la représentation classique, dite scalaire, sur \mathbb{R}^2 et sur les fonctions de \mathbb{R}^2 qui interviendra, mais aussi l'action dite pseudo-scalaire. Il s'agit d'un phénomène vraiment remarquable car, comme le soulignent avec force les auteurs (Bressloff et al. [10], p. 5) :

"The visual cortex models (...) provide the first example of pseudo-scalar bifurcations that are relevant in applications".

7.4.1 Développements de Fourier et équations de dispersion

La première étape consiste à linéariser l'EDP (13) au voisinade de la solution triviale $a \equiv 0$ et à regarder des solutions de la forme :

$$a(\mathbf{x},\theta,t) = e^{\lambda t} a(\mathbf{x},\theta) \tag{20}$$

où l'exponentielle temporelle $e^{\lambda t}$ module un pattern spatial $a(\mathbf{x}, \theta)$ (pour $\mu = 0$, les solutions sont $a(\mathbf{x}, \theta, t) = e^{-\alpha t} a(\mathbf{x}, \theta)$, i.e. $\lambda = -\alpha$). Ces solutions sont stationnaires seulement si $\lambda = 0$. Sinon elles décroissent ($\lambda < 0$) ou divergent ($\lambda > 0$) exponentiellement (dans ce dernier cas, la non linéarité de la fonction de gain σ les sature). En substituant dans (13), on obtient une équation aux valeurs propres en λ de la forme :

$$\lambda a(\mathbf{x}, \theta) = -\alpha a(\mathbf{x}, \theta) + \sigma'(0) \mu \left(\int_0^\pi w_{loc}(\theta - \theta') a(\mathbf{x}, \theta') \frac{d\theta'}{\pi} + \beta \int_R w_{lat}(\mathbf{x} - \mathbf{x}', \theta) a(\mathbf{x}', \theta) d\mathbf{x}' \right)$$
(21)

où $\sigma'(0)$ vient de la linéarisation.

On suppose ensuite que la partie spatiale de la solution est une onde plave de vecteur d'onde $\mathbf{k} = (\rho \cos \psi, \rho \sin \psi)$ modulée par un facteur de phase $u(\theta - \psi)$ ayant un angle ψ comme origine :

$$a(\mathbf{x}, \theta) = u(\theta - \psi)e^{i\mathbf{k}\cdot\mathbf{x}} + c.c.$$

 $u(\theta)$ satisfait l'équation

$$\lambda u(\theta) = -\alpha u(\theta) + \sigma'(0) \mu \left(\int_0^\pi w_{loc}(\theta - \theta') u(\theta') \frac{d\theta'}{\pi} + \beta \tilde{w}_{lat}(\mathbf{k}, \theta + \psi) u(\theta) \right).$$
(22)

où $\tilde{w}_{lat}(\mathbf{k}, \theta + \psi)$ est la transformée de Fourier par rapport aux variables spatiales \mathbf{x} de la fonction donnée w_{lat} .

^{1.} La situation est tout à fait analogue à celle que l'on rencontre en physique statistique où les comportements critiques des systèmes peuvent être classés, au moyen du groupe de renormalisation, en classes universelles indépendantes de la structure physique fine spécifique du substrat.

Bressloff et al. [[11]] montrent que la E(2)-symétrie impose des contraintes très fortes aux fonctions de phase $u(\theta)$. D'abord, les solutions devant être invariantes sous la réflexion κ autour de **k** et comme

$$\kappa a(\mathbf{x}, \theta) = a(\kappa \mathbf{x}, 2\psi - \theta) = u(2\psi - \theta - \psi)e^{i\mathbf{k}.\mathbf{x}} = u(\psi - \theta)e^{i\mathbf{k}.\mathbf{x}}$$

et $\kappa^2 = 1$, u doit être une fonction paire ou impaire. Soient $u(\theta) = \sum_{n \in \mathbb{Z}} U_n e^{2in\theta}$ et $w_{loc}(\theta) = \sum_{n \in \mathbb{Z}} W_{loc,n} e^{2in\theta}$ les séries de Fourier respectives des fonctions périodiques $u(\theta)$ et $w_{loc}(\theta)$. Comme $w_{loc}(\theta)$ est une fonction réelle paire, $W_{loc,-n} = \overline{W_{loc,n}} = W_{loc,n}$. Si $u(\theta)$ est paire $U_{-n} = U_n$ et si $u(\theta)$ est impaire $U_{-n} = -U_n$. Si l'on pose

$$\hat{W}_{lat,n}(\rho) = \int_0^{\pi} e^{-2in\theta} \left(\int_R w_{lat}(\mathbf{x}, 0) e^{-i\mathbf{k} \cdot r_{\theta}(\mathbf{x})} d\mathbf{x} \right) \frac{d\theta}{\pi}$$

qui est un coefficient ne dépendant que du module $\rho = |\mathbf{k}|$ du vecteur d'onde \mathbf{k} (comme $w_{lat}(\mathbf{x},0)$ est paire en \mathbf{x} , $\hat{W}_{lat,-n}(\rho) = \hat{W}_{lat,n}(\rho)$), on obtient, en identifiant les coefficients de $e^{2im\theta}$ des deux côtés de 22, une infinité de relations de dispersions :

$$\lambda U_m = -\alpha U_m + \sigma'(0)\mu W_{loc,m}U_m + \sigma'(0)\mu\beta \sum_{n\in\mathbb{Z}} \hat{W}_{lat,m-n}(\rho)U_n$$

qui peuvent s'écrire

$$\left(\frac{\lambda+\alpha}{\sigma'(0)\mu} - W_{loc,m}\right)U_m = \beta \sum_{n \in \mathbb{Z}} \hat{W}_{lat,m-n}(\rho)U_n.$$
(23)

7.4.2 Anisotropie latérale faible et β -développements

C'est un fait expérimental que les connexions horizontales sont faibles relativement aux connexions verticales. On peut donc utiliser des développements en β .

7.4.2.1 Le cas $\beta = 0$ Quand $\beta = 0$, Bressloff et al. [11] obtiennent un modèle sans connexions latérales qu'ils appellent le "ring model". Les relations de dispersion sont alors du type $\lambda = -\alpha + \sigma'(0)\mu W_{loc,m}$. Pour obtenir une solution stationnaire il faut $\lambda = 0$ c.a.d. $-\alpha + \sigma'(0)\mu W_{loc,m} = 0$. Comme α , $\sigma'(0)$ et $W_{loc,m}$ sont donnés, chacune de ces équations définit une valeur critique $\mu_c = \frac{\alpha}{\sigma'(0)W_{loc,m}}$ et, comme $W_{loc,-m} = W_{loc,m}$, cela sélectionne les modes propres associés à m et -m, qui sont de la forme

$$a(\mathbf{x}, \theta) = z_m(\mathbf{x})e^{2im\theta} + c.c$$

La première valeur propre $\mu_c = \frac{\alpha}{\sigma'(0)W_{loc,p}}$ sera rencontrée pour $W_{loc,p} = \max(W_{loc,m})$. Si on écrit $z(\mathbf{x}) = \varsigma(\mathbf{x})e^{2i\varphi(\mathbf{x})}$, on voit que

$$a(\mathbf{x}, \theta) = 2\varsigma(\mathbf{x})\cos\left(2\left(p\theta + \varphi(\mathbf{x})\right)\right)$$

et l'activité est maximale pour $\cos = 1$, c.a.d. pour $2(p\theta + \varphi(\mathbf{x})) = 2l\pi$ ou $\theta = -\varphi(\mathbf{x}) + \frac{l\pi}{p}$. Si p = 1, il existe une solution unique $\theta = -\varphi(\mathbf{x})$ et l'on obtient un contour local : "a sharply tuned response at soma angle $-\varphi(\mathbf{x})$ in a local region of V1" (Bressloff et al. [11], p. 308).

A cause de l'absence de connexions horizontales, ces contours locaux sont décorrélés.

7.4.2.2 Développements perturbatifs en β Quand $\beta > 0$ (avec toujours p = 1) Bressloff et al. [11] utilisent des développements perturbatifs en β avec $\frac{\lambda+\alpha}{\sigma'(0)\mu} = W_{loc,1}$ et $a(\mathbf{x}, \theta) = z_{\pm 1}(\mathbf{x})e^{\pm 2i\theta}$ i.e. $U_n = z_{\pm 1}(\mathbf{x})\delta_{n,\pm 1}$. Les calculs montrent que l'on obtient au deuxième ordre en β des relations de dispersion :

$$\begin{aligned} \frac{\lambda_{\pm} + \alpha}{\sigma'(0)\mu} &\simeq W_{loc,1} + \beta \left(\hat{W}_{lat,0}(\rho) \pm \hat{W}_{lat,2}(\rho) \right) + \\ &\beta^2 \left(\sum_{n \in \mathbb{N}, n \neq 1} \frac{\left(\hat{W}_{lat,1-n}(\rho) \pm \hat{W}_{lat,1+n}(\rho) \right)^2}{W_{loc,1} - W_{loc,n}} \right) \\ &= G_{\pm}(\rho) \end{aligned}$$

Cela permet d'obtenir une idée de la forme des fonctions de phase $u(\theta)$ dans les solutions $a(\mathbf{x}, \theta) = u(\theta - \psi)e^{i\mathbf{k}\cdot\mathbf{x}} + c.c.$ Supposons que nous soyons dans le meilleur des cas, celui où $G_{\pm}(\rho)$ a un unique maximum ρ_c . Alors la solution homogène $a(\mathbf{x}, \theta) \simeq 0$ deviendra *instable* quand λ_{\pm} traversera la valeur 0 pour la valeur critique de μ

$$\mu_c = \frac{\alpha}{\sigma'(0)G_{\pm}(\rho_c)}$$

Quand μ traverse μ_c , on obtient des solutions du type :

$$a(\mathbf{x}, \theta) = \sum_{j=1}^{j=N} c_j u(\theta - \psi_j) e^{i \mathbf{k}_j \cdot \mathbf{x}} + c.c.$$

avec $\mathbf{k}_j = \rho_c \left(\cos \left(\psi_j \right), \sin \left(\psi_j \right) \right)$ et $u(\theta - \psi_j) = u^{\pm}(\theta - \psi_j)$.

Le problème est que, à cause de l'invariance par rotation, le degré de dégénérescence des valeurs propres est *infini* et tous les modes propres ayant des vecteurs d'onde \mathbf{k} de même longueur ρ_c deviennent instables en même temps. D'où l'idée d'introduire une hypothèse qui permette de réduire les solutions obtenues par bifurcation à des superpostions *finies* de modes propres. C'est ici que, suivant Golubitsky, Bressloff et al. [11] introduisent leur hypothèse principale.

7.5 Modèles sur réseaux

7.5.1 L'hypothèse de double périodicité

Les auteurs supposent que les solutions sont doublement périodiques par rapport à des réseaux de la couche corticale W. Cette hypothèse heuristique peut être justifiée

- 1. par la validité expérimentale de ses conséquences,
- 2. par le fait qu'elle est vérifiée dans de nombreux cas de bifurcations dues à des brisures spontanées de symétries : dynamique des fluides, processus chimiques de réaction-diffusion, etc.

Mais il faut insister sur le fait qu'elle n'est pas pour autant évidente. Le modèle de fibration $\pi : V = \mathbb{R}^2 \times \mathbb{S}^1 \to \mathbb{R}^2$ de coordonnées $q = (\mathbf{x}, \theta)$ est trop simple. Il faut tenir compte de l'application rétinotopique χ qui projette la rétine R sur la couche corticale W de V1. Un bon modèle est un logarithme complexe. A travers χ , les droites dans W(couche de V1) correspondent à des spirales dans R (rétine). Les réseaux dans W n'ont donc rien à faire avec des réseaux dans R et leurs directions *ne sont pas* des directions dans le champ visuel.²

Les solutions contraintes par cette double périodicité sont appelées planforms.

Les auteurs travaillent dans trois réseaux de la couche corticale $W\simeq \mathbb{R}^2$:

$$\mathcal{L} = \{2\pi m_1 \ell_1 + 2\pi m_2 \ \ell_2\}, \ (m_1, m_2 \in \mathbb{Z})$$

et leurs réseaux duaux \mathcal{L}^* engendrés par les vecteurs d'onde $\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2$ tels que $\ell_i.\mathbf{k}_j = \delta_{ij}$. Si $\mathbf{k} \in \mathcal{L}^*$, l'onde plane $e^{i\mathbf{k}.\mathbf{x}}$ est \mathcal{L} -périodique.

	ℓ_1	ℓ_2	\mathbf{k}_1	\mathbf{k}_2
Carré	(1, 0)	(0,1)	(1, 0)	(0,1)
Hexagonal	$\left(1,\frac{1}{\sqrt{3}}\right)$	$\left(0, \frac{2}{\sqrt{3}}\right)$	(1, 0)	$\frac{1}{2}\left(-1,\sqrt{3}\right)$
Rhombique	$(1, -\cot \eta)$	$(0, \frac{1}{\sin \eta})$	(1, 0)	$(\cos\eta,\sin\eta)$

où dans le cas rhombique $\eta \neq 0, \frac{\pi}{3}, \frac{\pi}{2}$.

Le principal avantage qu'il y a à se restreindre à un réseau \mathcal{L} est que le groupe enclidien non compact E(2) est réduit au groupe compact $\Gamma_{\mathcal{L}} = H_{\mathcal{L}} > T^2$ où

- 1. $H_{\mathcal{L}}$ est le groupe d'holohédrie de \mathcal{L} (le sous groupe des rotations et réflexions de O(2) qui préservent \mathcal{L} ,
- 2. T^2 est le 2-tore \mathbb{R}^2/\mathcal{L} .

Les groupes d'holohédrie sont des groupes dihédraux D_n engendrés par une rotation ξ d'ordre n et une réflexion κ (symétrie par rapport à l'axe des $x \mathbf{k}_1 \to \mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2 \to -\mathbf{k}_2$ pour les réseaux carré et hexagonal, échange de \mathbf{k}_1 et \mathbf{k}_2 pour le cas rhombique). La rotation ξ est $\frac{\pi}{2}$ pour le réseau carré, $\frac{\pi}{3}$ pour le réseau hexagonal et π pour le réseau rhombique. On a toujours $\xi \kappa = \kappa \xi^{-1}$.

7.5.2 Espaces de solutions

Les auteurs étudient alors le cas le plus simple où les vecteurs d'onde critiques sont de longueur minimale $\rho_c = 1$ (c'est une hypothèse forte). Cela conduit à des solutions

^{2.} Dans notre groupe de travail de l'ACI-NIM, Daniel Bennequin a insisté sur ce point.

 \mathbb{C} -linéaires de solutions $u(\theta - \psi)e^{i\mathbf{k}\cdot\mathbf{x}} + c.c.$ qui forment un espace \mathcal{F} . Pour $\mathbf{k}_1 = (0, 1)$ (le vecteur de base de tous les \mathcal{L}^*), on obtient $u(\theta)e^{i\mathbf{k}_1\cdot\mathbf{x}}$ et les solutions $cu(\theta)e^{i\mathbf{k}_1\cdot\mathbf{x}} + c.c.$ pour u fixé engendrent un \mathbb{R} -vectoriel de dimension 2 C_u . Cet espace est T^2 -irréducible puisque les translations $\mathbf{y} \in T^2$ agissent par multiplication par un facteur $e^{i\mathbf{k}\cdot\mathbf{y}}$ (c.a.d. par une rotation d'angle $\mathbf{k}\cdot\mathbf{y}$) et qu'il n'existe donc pas de sous-vectoriel de dimension 1 de C_u qui soit T^2 -invariant. Pour obtenir des sous-espaces $\Gamma_{\mathcal{L}}$ -invariant il faut considérer les orbites $H_{\mathcal{L}}(C_u)$ dans \mathcal{F} du groupe d'holohédrie $H_{\mathcal{L}}$. On obtient ainsi tous les sous-espaces $\Gamma_{\mathcal{L}}$ -invariant de \mathcal{F} . Génériquement, le noyau \mathcal{K} de l'EDP linéarisée pour la valeur propre $\lambda = 0$ est un tel sous-espace. Ils sont du type :

$$\begin{cases} \mathcal{L} \text{ carré} & \mathcal{K} = C_u \oplus r_{\frac{\pi}{2}}(C_u) \\ \mathcal{L} \text{ hexagonal} & \mathcal{K} = C_u \oplus r_{\frac{2\pi}{3}}(C_u) \oplus r_{\frac{4\pi}{3}}(C_u) \\ \mathcal{L} \text{ rhombique} & \mathcal{K} = C_u \oplus r_{\eta}(C_u) \end{cases}$$

Il faut donc étudier des solutions du type :

$$\begin{cases} \mathcal{L} \operatorname{carr\acute{e}} & c_1 u(\theta) e^{i\mathbf{k}_1.\mathbf{x}} + c_2 u\left(\theta - \frac{\pi}{2}\right) e^{i\mathbf{k}_2.\mathbf{x}} + c.c. \\ \mathcal{L} \operatorname{hexagonal} & c_1 u(\theta) e^{i\mathbf{k}_1.\mathbf{x}} + c_2 u\left(\theta - \frac{2\pi}{3}\right) e^{i\mathbf{k}_2.\mathbf{x}} + c_3 u\left(\theta + \frac{4\pi}{3}\right) e^{i\mathbf{k}_3.\mathbf{x}} + c.c. \\ \operatorname{avec} \mathbf{k}_3 = -\left(\mathbf{k}_1 + \mathbf{k}_2\right) \\ \mathcal{L} \operatorname{rhombique} & c_1 u(\theta) e^{i\mathbf{k}_1.\mathbf{x}} + c_2 u(\theta - \eta) e^{i\mathbf{k}_2.\mathbf{x}} + c.c. \end{cases}$$

où $u(\theta)$ est une fonction paire ou impaire satisfaisant les contraintes exposées plus haut.

On peut donc travailler directement sur les coordonnées c_i de \mathcal{K} et calculer l'action sur elles du groupe de symétries $\Gamma_{\mathcal{L}}$.

7.5.3 L'action du groupe $\Gamma_{\mathcal{L}}$ sur les coordonnées de \mathcal{K}

Donnons l'exemple du réseau carré dans Bressloff et al. [11]. Considérons d'abord les translations du tore T^2 . Soit $2\pi\tau = (2\pi\tau_1\ell_1 + 2\pi\tau_2\ell_2)$ avec $\tau_1, \tau_2 \in [0, 1]$ un élément de T^2 . On note $\tau = [\tau_1, \tau_2]$. On a $\tau (u(\theta)e^{i\mathbf{k}\cdot\mathbf{x}}) = u(\theta)e^{i\mathbf{k}\cdot(\mathbf{x}-2\pi\tau)} = e^{-2i\pi\mathbf{k}\cdot\tau}u(\theta)e^{i\mathbf{k}\cdot\mathbf{x}}$ et donc

$$[\tau_1, \tau_2](c_1, c_2) = \left(e^{-2i\pi\tau_1}c_1, e^{-2i\pi\tau_2}c_2\right).$$

Considérons ensuite l'action de l'holohédrie $H_{\mathcal{L}} = D_4$ engendrée par la rotation ξ et la réflexion κ . On a :

$$\begin{aligned} \xi\left(c_{1},c_{2}\right) &= r_{\frac{\pi}{2}}\left(c_{1}u(\theta)e^{i\mathbf{k}_{1}\cdot\mathbf{x}}+c_{2}u\left(\theta-\frac{\pi}{2}\right)e^{i\mathbf{k}_{2}\cdot\mathbf{x}}+c.c.\right) \\ &= c_{1}u\left(\theta-\frac{\pi}{2}\right)e^{ir\frac{\pi}{2}(\mathbf{k}_{1})\cdot\mathbf{x}}+c_{2}u\left(\theta-\pi\right)e^{ir\frac{\pi}{2}(\mathbf{k}_{2})\cdot\mathbf{x}}+c.c. \\ &= c_{1}u\left(\theta-\frac{\pi}{2}\right)e^{i\mathbf{k}_{2}\cdot\mathbf{x}}+c_{2}u\left(\theta\right)e^{-i\mathbf{k}_{1}\cdot\mathbf{x}}+c.c. \\ &= (\overline{c_{2}},c_{1})\end{aligned}$$

où dans la dernière égalité on a échangé $c_2 u(\theta) e^{-i\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{x}}$ avec son complexe conjugué $\overline{c_2} u(\theta) e^{i\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{x}}$ de façon à obtenir une composante de forme $u(\theta) e^{i\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{x}}$. Quant à la réflexion κ , elle agit par $\mathbf{k}_1 \to \mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2 \to -\mathbf{k}_2$, et $\theta \to -\theta$. On a donc :

$$\kappa(c_1, c_2) = \kappa \left(c_1 u(\theta) e^{i\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{x}} + c_2 u\left(\theta - \frac{\pi}{2}\right) e^{i\mathbf{k}_2 \cdot \mathbf{x}} + c.c. \right)$$

$$= c_1 u(-\theta) e^{i\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{x}} + c_2 u\left(-\theta + \frac{\pi}{2}\right) e^{-i\mathbf{k}_2 \cdot \mathbf{x}} + c.c.$$

$$= \pm c_1 u(\theta) e^{i\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{x}} \pm \overline{c_2} u\left(\theta - \frac{\pi}{2}\right) e^{i\mathbf{k}_2 \cdot \mathbf{x}} + c.c.$$

$$= \pm (c_1, \overline{c_2}) \text{ suivant que } u \text{ est paire ou impaire.}$$

D'où l'action de $\Gamma_{\mathcal{L}} = D_4 \dotplus T^2$ sur $\mathcal{K} \simeq \mathbb{C}^2$:

 $1(c_1, c_2) = (c_1, c_2), \ \xi(c_1, c_2) = (\overline{c_2}, c_1), \ \xi^2(c_1, c_2) = (\overline{c_1}, \overline{c_2}), \ \xi^3(c_1, c_2) = (c_2, \overline{c_1}), \\ \kappa(c_1, c_2) = \pm(c_1, \overline{c_2}), \ \kappa\xi(c_1, c_2) = \pm(\overline{c_2}, \overline{c_1}), \ \kappa\xi^2(c_1, c_2) = \pm(\overline{c_1}, c_2), \ \kappa\xi^3(c_1, c_2) = \pm(c_2, c_1), \\ [\tau_1, \tau_2](c_1, c_2) = (e^{-2i\pi\tau_1}c_1, e^{-2i\pi\tau_2}c_2).$

Le problème est ainsi réduit à un problème purement algébrique sur le noyau $\mathcal{K} \simeq \mathbb{C}^2$ et pour analyser les bifurcations les auteurs utilisent l'equivariant branching lemma de Martin Golubitsky [29].

7.6 Application de l'equivariant branching lemma de Golubitsky

Soit Γ un groupe de Lie agissant de façon absolument irréductible sur un \mathbb{R} -vectoriel \mathcal{K} et soit Σ un sous-groupe de Γ . On note Fix (Σ) le sous-espace de \mathcal{K} fixé par Σ $(\Sigma$ est le sous-groupe d'isotropie de Fix (Σ)) et on dit que Σ est *axial* si Fix (Σ) est de dimension 1.

Equivariant Branching Lemma. Soit $F \in \mathcal{E}(\Gamma)$ (où $\mathcal{E}(\Gamma)$ est l'espace des germes en 0 Γ -équivariants d'applications C^{∞} de \mathcal{K} dans \mathcal{K}) un problème de bifurcation dépendant d'un paramètre de bifurcation λ et de groupe de symétrie Γ . Comme \mathcal{K} est absolument irréductible, le jacobien en 0 est $(dF)_{0,\lambda} = f(\lambda)I$ et on suppose que $f'(0) \neq 0$. Soit Σ un sous-groupe d'isotropie axial (dim Fix(Σ) = 1). Alors il existe une et une seule branche de solutions de F = 0 telle que le sous-groupe d'isotrope de chaque solution soit Σ .

7.6.1 Cas \mathcal{L} carré et $u(\varphi)$ paire

Soit $(c_1, c_2) \in \mathcal{K} = \mathbb{C}^2$. En utilisant l'action de $T^2[\tau_1, \tau_2](c_1, c_2) = (e^{-2i\pi\tau_1}c_1, e^{-2i\pi\tau_2}c_2)$, on peut supposer que $c_1, c_2 \in \mathbb{R}^+$. On regarde le sous-groupe d'isotropie Σ de (c_1, c_2) et on cherche s'il est axial.

Si $c_1 > 0$, $c_2 > 0$, $[\tau_1, \tau_2]$ doit être [0, 0] pour fixer (c_1, c_2) . En ce qui concerne le groupe dihédral D_4 , $1(c_1, c_2) = (c_1, c_2)$, $\xi(c_1, c_2) = (c_2, c_1)$, $\xi^2(c_1, c_2) = (c_1, c_2)$, $\xi^3(c_1, c_2) = (c_2, c_1)$, $\kappa(c_1, c_2) = (c_1, c_2)$, $\kappa\xi(c_1, c_2) = (c_2, c_1)$, $\kappa\xi^2(c_1, c_2) = (c_1, c_2)$, $\kappa\xi^3(c_1, c_2) = (c_2, c_1)$. Le sous-groupe $\Sigma = \{1, \xi^2, \kappa, \kappa\xi^2\}$ fixe tous les (c_1, c_2) réels et dim Fix $(\Sigma) = 2$. Il n'est pas axial. Mais si $c_1 = c_2$, $D_4(\xi, \kappa)$ fixe la diagonale qui est de dim Fix $(D_4) = 1$. D_4 est donc axial et il y aura une branche de bifurcation constituée de



FIGURE 37 – Cas des Even Squares : l'angle θ pour lequel l'activité $a(\mathbf{x}, \theta)$ est maximale.

planforms (modes propres) appelés Even Squares :

$$a(\mathbf{x},\varphi) = u(\theta)\cos(\mathbf{k}_1.\mathbf{x}) + u\left(\theta - \frac{\pi}{2}\right)\cos(\mathbf{k}_2.\mathbf{x})$$
$$= u(\theta)\cos(x) + u\left(\theta - \frac{\pi}{2}\right)\cos(y)$$

Considérons l'exemple où $u(\theta)$ est la fonction paire $u(\theta) = \cos(2\theta) - 0.5\cos(4\theta)$ qui s'annulle pour $x_0 = y_0 = \frac{1}{4}$ avec $x = 2\pi x_0$ et $y = 2\pi y_0$. Un domaine fondamental est $x_0, y_0 \in [0, \frac{1}{2}]$. Nous montrons dans la figure 37 l'angle θ pour lequel l'activité $a(\mathbf{x}, \theta)$ est maximale pour \mathbf{x}_0 dans le domaine $[-1.5, 1.5] \times [-1.5, 1.5]$.

Si $c_1 > 0$, $c_2 = 0$ (ou vice-versa), τ_1 doit être = 0 (mais τ_2 peut être quelconque). Le sous-groupe d'holohédrie est le sous-groupe dihédral $D_2(\xi^2, \kappa)$ de $D_4(\xi, \kappa)$. Le sousgroupe d'isotropie $D_2(\xi^2, \kappa) > S^1(\tau_2)$ est axial et correspond à une branche de bifurcation constituée de planforms appelées *Even Rolls* :

$$a(\mathbf{x}, \theta) = u(\theta) \cos(\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{x}) = u(\theta) \cos(x)$$

Si $c_1 = 0$, $c_2 = 0$, l'orbite est $\{0\}$ et le sous-groupe d'isotropie est le groupe $\Gamma_{\mathcal{L}}$ qui n'est pas axial.

7.6.2 Cas \mathcal{L} carré et $u(\varphi)$ impaire

Comme précédemment, en utilisant les translations de T^2 on peut supposer que $c_1, c_2 \in \mathbb{R}^+$. Si $c_1 > 0$, $c_2 > 0$, $[\tau_1, \tau_2]$ doit être = [0,0] pour fixer (c_1, c_2) . En ce qui concerne le



FIGURE 38 – Cas des Odd Squares : l'angle θ pour lequel l'activité $a(\mathbf{x}, \theta)$ est maximale.

groupe dihédral D_4 , on a $1(c_1, c_2) = (c_1, c_2)$, $\xi(c_1, c_2) = (c_2, c_1)$, $\xi^2(c_1, c_2) = (c_1, c_2)$, $\xi^3(c_1, c_2) = (c_2, c_1)$, $\kappa(c_1, c_2) = -(c_1, c_2)$, $\kappa\xi(c_1, c_2) = -(c_2, c_1)$, $\kappa\xi^2(c_1, c_2) = -(c_1, c_2)$, $\kappa\xi^3(c_1, c_2) = -(c_2, c_1)$. Le sous-groupe $Z_2(\xi^2)$ fixe tout le plan réel (c_1, c_2) est n'est pas axial puisque dim Fix $(\Sigma) = 2$. Pour avoir des sous-groupes axiaux, on doit avoir $(c_1, c_2) = (c_2, c_1)$ ou $(c_1, c_2) = -(c_2, c_1)$. Si $c_1 = c_2$ (= 1), ξ fixe (c_1, c_1) . Ce n'est pas le cas de la réflexion κ car $\kappa(c_1, c_1) = -(c_1, c_1)$ mais le signe moins peut être compensé par la translation

$$\left\lfloor \frac{1}{2}, \frac{1}{2} \right\rfloor (c_1, c_1) = \left(e^{-i\pi} c_1, e^{-i\pi} c_2 \right) = -(c_1, c_1).$$

Par conséquent, le sous-groupe d'isotropie $D_4\left(\xi, \kappa\left[\frac{1}{2}, \frac{1}{2}\right]\right)$ qui fixe la diagonale réelle (c_1, c_1) est axial et correspond à une branche de planforms appelées *Odd Squares* :

$$a(\mathbf{x}, \theta) = u(\theta) \cos(\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{x}) + u\left(\theta - \frac{\pi}{2}\right) \cos(\mathbf{k}_2 \cdot \mathbf{x})$$
$$= u(\theta) \cos(x) + u\left(\theta - \frac{\pi}{2}\right) \cos(y)$$

Nous montrons à la figure 38, pour $\mathbf{x}_0 \in [-1.5, 1.5] \times [-1.5, 1.5]$, l'angle θ pour lequel la solution $a(\mathbf{x}, \theta)$ avec la fonction impaire $u(\theta) = \sin(2\theta) - 0.5\sin(4\theta)$ est maximale.

Si $c_1 > 0$, $c_2 = 0$ (ou vice-versa), on obtient des *Odd Rolls* :

$$a(\mathbf{x}, \theta) = u(\theta) \cos(\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{x}) = u(\theta) \cos(x).$$

7.7 Non-contoured planforms

Il y a aussi ce que les auteurs appellent des non-contoured planforms où $u(\theta) \simeq 1$ est indépendant de la phase θ .

1. Carré

$$a(\mathbf{x}, \theta) = \cos(\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{x}) + \cos(\mathbf{k}_2 \cdot \mathbf{x}) = \cos(x) + \cos(y)$$

2. Hexagonal

$$a(\mathbf{x},\theta) = \cos(\mathbf{k}_1.\mathbf{x}) + \cos(\mathbf{k}_2.\mathbf{x}) + \cos(\mathbf{k}_3.\mathbf{x})$$
$$= \cos(x) + \cos\left(-\frac{\mathbf{x}}{2} + \frac{\sqrt{3}}{2}y\right) + \cos\left(-\frac{\mathbf{x}}{2} - \frac{\sqrt{3}}{2}y\right)$$

3. Rhombique

$$a(\mathbf{x}, \theta) = \cos(\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{x}) + \cos(\mathbf{k}_2 \cdot \mathbf{x})$$

= $\cos(x) + \cos(x \cos(\eta) + y \sin(\eta))$

Ces trois cas sont représentés aux figures de la table 1 pour $\mathbf{x}_0 \in [-2, 2] \times [-2, 2]$.



1.réseau carré.



2. réseau hexagonal. Table 1



3. réseau rhombique.

7.8 Représentations simplifiées des planforms

Les planforms $a(\mathbf{x}, \theta)$ étant des fonctions définies sur la fibration $W \times \mathbb{S}^1 \to W$ on peut les considérer comme des fonctions de phase $a_{\mathbf{x}}(\theta)$ contrôlées par l'espace de base W. Les maxima de $a_{\mathbf{x}}(\theta)$ peuvent présenter des discontinuités quand \mathbf{x} traverse un ensemble catastrophique X_a . X_a doit être invariant sous les symétries de $a_{\mathbf{x}}(\theta)$ et cela impose de fortes constraintes. Par exemple, si $a_{\mathbf{x}}(\theta)$ est κ invariant, $a(x, y, \theta) = a(x, -y, -\theta)$ et donc $a(x, 0, \theta) = a(x, 0, -\theta)$. Sur l'axe des x les maxima de $a(\mathbf{x}, \theta)$ satisfont donc $\theta = -\theta$ (mod π) c.a.d. $\theta = 0$ ou $\theta = \frac{\pi}{2}$. Considérons par exemple le cas simple d'un réseau \mathcal{L} carré avec $u(\theta) = \cos(2\theta)$. On a

$$a(\mathbf{x},\theta) = \cos(2\theta)\cos(x) + \cos(2\theta - \pi)\cos(y) = -2\cos(2\theta)\sin\left(\frac{x-y}{2}\right)\sin\left(\frac{x+y}{2}\right)$$

qui est représentée Table 2, figure 1. Le facteur de phase $\cos(2\theta)$ est maximal (=1) pour $\theta = 0$ et minimal (=-1) pour $\theta = \frac{\pi}{2}$. Le facteur spatial $-2\sin\left(\frac{x-y}{2}\right)\sin\left(\frac{x+y}{2}\right)$ s'annule pour x - y = 2k et x + y = 2l. On obtient ainsi un échiquier où le maximum de $a(\mathbf{x}, \theta)$ est au centre des cases et est donné par $\theta = 0$ ou $\theta = \frac{\pi}{2}$. D'où la représentation simplifiée de la Table 2, figure 2.



On peut appliquer cette méthode aux autres planforms.

7.9 La perception de patterns émergents comme images rétiniennes virtuelles

La dernière étape du modèle consiste à reconstruire, à partir des planforms de V1, des images rétiniennes virtuelles. Pour ce faire, il faut tenir compte de l'application conforme $\chi: R \to W$ de la rétinotopie. Les auteurs utilisent le modèle logarithmique le plus simple :

$$\mathbf{x} = z_R = x_R + iy_R = \rho_R e^{i\varphi_R} \mapsto z = x + iy = \log\left(z_R\right) = \log\left(\rho_R\right) + i\varphi_R$$

Les lignes dans V1 correspondent à des spirales virtuelles sur la rétine et si θ_R est une orientations locale dans R en $\mathbf{x} = z_R = \rho_R e^{i\varphi_R}$, elle est projetée par l'application tangente à sur $\theta = \theta_R - \varphi_R$. Si on applique alors l'inverse χ^{-1} aux planforms on obtient des modèles assez exacts de Klüver (voir les tables 3, 4, 5).



Table 4 (d'après Bressloff et al. [11])



3. Non-contoured hexagons. 4. Non-contoured rhombs. Table 5 (d'après Bressloff et al. [11])

7.10 Améliorations possibles du modèle

Les travaux de Bressloff, Cowan et Golubitsky que nous venons de résumer montrent que de nombreux patterns visuels émergeant spontanément dans la vision entoptique peuvent être expliqués comme des projection rétiniennes virtuelles d'activations spontanées de V1 qui reflètent son architecture fonctionnelle.

On peut en proposer plusieurs améliorations.

- 1. Généraliser les résultats au-delà de l'hypothèse de vecteurs d'onde critiques de longueur minimale et au-delà des applications de l'Equivariant Branching Lemma.
- 2. Etudier les équilibres dynamiques (patterns tournants, etc.).
- 3. Introduire d'autres "engrafted variables" et en particulier un paramètre d'échelle.
- 4. Prendre en compte d'autres aires que V1.
- 5. Etudier les cas où l'input h n'est pas nul dans l'EDP (13).

8 Echelle, structure symplectique et cut locus

8.1 La structure symplectique

Après cette application, revenons à l'architecture fonctionnelle de V1 qui implémente la structure de contact du groupe des déplacements du plan. Jusqu'ici nous n'avons pas tenu compte du paramètre d'échelle qui est pourtant fondamental. Si on le fait, on passe de la structure de contact à la structure symplectique qui la symplectifie. Rappelons que la 1-forme $\omega = -\sin(\theta)dx + \cos(\theta)dy$ (que nous noterons ω_0 à partir de maintenant) définissant la structure de contact est associée à la famille de RPs obtenue en faisant opérer le groupe E(2) sur le profil "mère" $\varphi_0(x, y) = e^{-(x^2+y^2)}e^{2iy}$ (en fait la partie réelle) dont la réponse est maximale pour un bord le long de l'axe x (dy = 0). Si nous tenons compte de l'échelle $s = e^{\sigma}$, nous devons considérer l'action de E(2) sur des profils

$$\varphi_{(0,\sigma)}(x,y) = \frac{1}{e^{2\sigma}} e^{\frac{-(x^2+y^2)}{e^{2\sigma}}} e^{\frac{2iy}{e^{\sigma}}}$$

et pour σ fixée, la 1-forme de contact devient

$$\omega = \omega_0 = e^{-\sigma} \left(-\sin(\theta) dx + \cos(\theta) dy \right)$$

Pour tenir compte du fait que σ peut varier, on généralise alors la description précédente en se situant maintenant dans la fibration

$$\pi: G(x, y, \theta, \sigma) = \mathbb{R}^2(x, y) \times \mathbb{S}^1(\theta) \times \mathbb{R}(\sigma) \to \mathbb{R}^2(x, y)$$

identifiée au groupe des déplacements et des homotéthies du plan. La base invariante à gauche est alors :

$$\begin{cases} X_1 = e^{\sigma} \left(\cos(\theta) \partial_x + \sin(\theta) \partial_y \right) \\ X_2 = \partial_{\theta} \\ X_3 = e^{\sigma} \left(-\sin(\theta) \partial_x + \cos(\theta) \partial_y \right) \\ X_4 = \partial_{\sigma} \end{cases}$$

Quant à la 1-forme $\omega = e^{-\sigma} (-\sin(\theta)dx + \cos(\theta)dy)$ considérée maintenant comme 1forme sur G et non plus sur V, elle induit la symplectisation de la forme de contact ω_0 sur V. En effet nous ne nous sommes intéressés qu'au noyau de ω_0 et comme $\omega_0 = 0 \Leftrightarrow s\omega_0 = 0$ $(s \neq 0)$, ker (ω_0) n'est défini par ω_0 qu'à un facteur scalaire près. On peut donc scaler ω_0 en chaque point (x, y) de l'espace de base $R \simeq \mathbb{R}^2$ et traiter s comme un champ de jauge.

La forme symplectique sur G est la 2-form $d\omega$ et comme $\sigma = \log s$ n'est plus constante, la différentielle $d\sigma$, dont le champ de vecteurs dual est le champ $\partial_{\sigma} = X_4$ conjugué X_3 , apparaît dans $d\omega$:

$$d\omega = \left(e^{-\sigma}\cos(\theta)dx + e^{-\sigma}\sin(\theta)dy\right) \wedge d\theta + \left(-e^{-\sigma}\sin(\theta)dx + e^{-\sigma}\cos(\theta)dy\right) \wedge d\sigma.$$

Sous une transformation de G le changement de repère dans $T^*_{(x,y)}R$ est donné par la matrice $e^{-\sigma} \begin{pmatrix} \cos(\theta) & -\sin(\theta) \\ \sin(\theta) & \cos(\theta) \end{pmatrix}$ qui transforme les covecteurs $dx = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}$ et $dy = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}$ en les covecteurs

$$\begin{cases} v = e^{-\sigma} \left(\cos(\theta) dx + \sin(\theta) dy \right) \\ \omega = e^{-\sigma} \left(-\sin(\theta) dx + \cos(\theta) dy \right) \end{cases}$$

duaux des vecteurs tangents X_1 et X_3 . Donc $d\omega = v \wedge d\theta + \omega \wedge d\sigma$ et $d\omega$ est la 2-forme invariante à gauche déduite de la 2-forme en 0 :

$$dx \wedge d\theta + dy \wedge d\sigma.$$

 $d\omega$ est la 2-forme symplectique canonique $d\Omega$ du fibré tangent T^*R exprimée en coordonnées log-polaires.

8.2 La structure complexe

Il est bien connu qu'une structure symplectique induit une structure complexe. Soit *B* la matrice associée à la forme symplectique $d\omega$ défine par $d\omega(X, X') = \langle BX, X' \rangle$ pour *X*, *X'* appartenant au plan tangent $T_{(x,y,\theta,\sigma)}G$:

$$\begin{cases} X = \xi \partial_x + \eta \partial_y + \vartheta \partial_\theta + \varsigma \partial_\sigma \\ X' = \xi' \partial_x + \eta' \partial_y + \vartheta' \partial_\theta + \varsigma' \partial_\sigma \end{cases}$$

On a :

$$B = e^{-\sigma} \begin{pmatrix} 0 & 0 & -\cos(\theta) & \sin(\theta) \\ 0 & 0 & -\sin(\theta) & -\cos(\theta) \\ \cos(\theta) & \sin(\theta) & 0 & 0 \\ -\sin(\theta) & \cos(\theta) & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$
 (24)

B est antisymétrique (sa transposée $B^*=-B)$ et $-B^2=BB^*$ définie non négative $-B^2=e^{-2\sigma}I.$ Donc si on écrit

$$P = \sqrt{-B^2} = e^{-\sigma}I,$$

et si on pose

$$J = BP^{-1} = e^{\sigma}B,$$

alors $J^2 = -I$ et J définit une structure complexe :

$$J = \begin{pmatrix} 0 & 0 & -\cos(\theta) & \sin(\theta) \\ 0 & 0 & -\sin(\theta) & -\cos(\theta) \\ \cos(\theta) & \sin(\theta) & 0 & 0 \\ -\sin(\theta) & \cos(\theta) & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$
 (25)

Par construction

$$d\omega(X,Y) = (JX|Y)$$

où (|) est le nouveau produit scalaire défini par $P: (X|Y) = e^{-\sigma} \langle X|Y \rangle$.

9 Filtrage, géométrie symplectique et analyse des formes

Avec Alessandro Sarti et Giovanna Citti [61] nous avons montré tout l'intérêt qu'a pour la vision cette structure symplectique et la structure complexe associée. Si l'on suppose que l'input est constitué d'un domaine D de bord une courbe fermée C et si on associe à chaque point (x, y) du plan rétinien, les réponses maximales $\bar{\theta}(x, y)$ et $\bar{\sigma}(x, y)$ des RFs en (x, y), alors $\bar{\theta}$ est la direction du bord C au point c de C le plus proche de (x, y) et $\bar{\sigma}$ code la distance d((x, y), c) par $d((x, y), c) = \frac{1}{\sqrt{2}}e^{\bar{\sigma}}$. Dans V le bord C se relève en une courbe legendrienne intégrale de la structure de contact. Mais si on tient compte de l'échelle σ , on peut relever non seulement le bord D mais tout point (x, y) de l'espace de base. On engendre ainsi une surface dans $G : \Sigma = \{(x, y, \bar{\theta}(x, y), \bar{\sigma}(x, y))\}$. D'après les propriétés de $\bar{\theta}(x, y)$ et $\bar{\sigma}(x, y)$ les projections des courbes de niveau de $\bar{\theta}(x, y)$ sont orthogonales à C et celles de $\bar{\sigma}(x, y)$ sont parallèles à C.

Plus précisément, le vecteur tangent en (x, y)

$$X_1 = e^{\bar{\sigma}} \left(\cos(\bar{\theta}) \partial_x + \sin(\bar{\theta}) \partial_y \right)$$

est parallèle à l'orientation du bord C au point de distance minimale c et donc

$$X_1\left(\bar{\sigma}\right) = 0$$

De même, le vecteur tangent en (x, y)

$$X_3 = e^{\bar{\sigma}} \left(-\sin(\bar{\theta})\partial_x + \cos(\bar{\theta})\partial_y \right)$$

est orthogonal à l'orientation de C en c et $\bar{\theta}$ est constant le long de cette direction. Donc

$$X_3(\bar{\theta}) = 0$$

On en déduit que le plan tangent $T_{x,y,\bar{\theta},\bar{\sigma}}\Sigma$ à Σ en $(x,y,\bar{\theta}(x,y),\bar{\sigma}(x,y))$ annulle la 2forme symplectique $d\omega$ et que Σ est donc une surface *lagrangienne* de G. En effet dans la base $\{X_1, \dots, X_4\}$ $T_{x,y,\bar{\theta},\bar{\sigma}}\Sigma$ est engendré par les deux vecteurs

$$\begin{cases} X_1 + X_1\left(\bar{\theta}\right) X_2 + X_1\left(\bar{\sigma}\right) X_4 \\ X_3 + X_3\left(\bar{\theta}\right) X_2 + X_3\left(\bar{\sigma}\right) X_4 \end{cases}$$

Mais comme $X_1(\bar{\sigma}) = X_3(\bar{\theta}) = 0$, il est en fait engendré par

$$\begin{cases} X_1 + X_1(\bar{\theta}) X_2 \\ X_3 + X_3(\bar{\sigma}) X_4 \end{cases}$$
(26)

et il est trivial que les vecteurs tangents de ce type annihilent la 2-forme

$$d\omega = v \wedge d\theta + \omega \wedge d\sigma = \omega_1 \wedge \omega_2 + \omega_3 \wedge \omega_4$$

où $\{\omega_1, \cdots, \omega_4\}$ est la base duale de $\{X_1, \cdots, X_4\}$.

En fait, le filtrage par la famille de RPs $\varphi_{(x,y,\theta,\sigma)}$ réalise la propagation de C par l'équation eikonale de l'optique géométrique (modèle de Huyghens). Les singularités de cette propagation définissent le "cut locus" ou l'axe de symétrie de la forme D. Le cut locus dont le rôle fondamental a été souligné de puis les travaux pionniers de Harry Blum [5] par René Thom, David Marr, David Mumford, Steve Zucker, James Damon et beaucoup d'autres (voir Kimia [38]), a donc une pertinence neurophysiologique.

Références

- [1] Agrachev A.,
- [2] Beals R., Gaveau B., Greiner, P.C., Hamilton-Jacobi theory and the heat kernel on Heisenberg groups, J. Maths Pures Appli., 79, 7 (2000) 633-689.
- [3] Bellaïche A., Risler J. (eds), Sub-Riemannian Geometry, Progress in Mathematics, 144, Basel, Birkhäuser, 1996.
- [4] Berceanu, S., Coherent states and geodesics : cut locus and conjugate locus, Journal of Geometry and Physics, 21 (1997), 149-168.
- [5] Blum H., Biological Shape and Visual Science, Journal of Theoretical Biology, 38, 205-287, 1973.
- [6] Bonhöffer T., Grinvald A., Iso-orientation domains in cat visual cortex are arranged in pinwheel-like patterns, *Nature* 353 (1991) 429-431.
- [7] Bosking, W., 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.
- [8] Bosking, W., Nature Neuroscience, 5, 9, 2002.
- [9] Brady M., Grimson W.E.L., Langridge D., Shape encoding and subjective contours, Proceedings of the AAAI, Stanford University, 1980, 15-17.
- [10] Bressloff, P., Cowan, J., Golubitsky, M., Thomas, P., Scalar and pseudoscalar bifurcations with application to pattern formation on the visual cortex, 2000.
- [11] Bressloff, P., Cowan, J., Golubitsky, M., Thomas, P., and Wiener, M., Geometric visual hallucinations, Euclidean symmetry and the functional architecture of striate cortex, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 356 (2001) 299-330.
- [12] 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.), J. Physiology (Paris), 97, 2-3 (2003) 221-236.
- [13] Buser P., Imbert M., Vision, Hermann, Paris, 1987.
- [14] Chang D-C., Greiner P., Harmonic Analysis and SubRiemannian Geometry on Heisenberg Groups, Bull. Inst. Maths Academia Sinica, 30, 3, (2002), 153-190.
- [15] Citti G., Manfredini M., Sarti A., Neuronal Oscillations in the Visual Cortex : Γ-convergence to the Riemannian Mumford-Shah Functional, SIAM Jornal of Mathematical Analysis, 35, 6, 1394 - 1419, YEAR.

- [16] Das A., Gilbert C.D., Long range horizontal connections and their role in cortical reorganization revealed by optical recording of cat primary visual cortex, *Nature* 375 (1995) 780-784.
- [17] Daqing C., DeAngelis G.C., Freeman R.D., Spatiotemporal Receptive Field Organization in the Lateral Geniculate Nucleus of Cats and Kittens, J. Neurophysiol. 78 (1997) 1045–1061.
- [18] DeAngelis G.C., Ozhawa I., Freeman R.D., Receptive-field dynamics in the central visual pathways, *Trends in Neuroscience* 18(10) (1995) 451-458.
- [19] DeAngelis G.C, Ghose G.M, Ohzawa I, Freeman R.D, Functional Micro-Organization of Primary Visual Cortex : Receptive Field Analysis of Nearby Neurons, *The Journal* of Neuroscience, 19(9) (1999) 4046–4064.
- [20] Ermentrout G.B., Cowan J.D., A Mathematical Theory of Visual Hallucinations, Biol. Cybernetics, 34 (1979) 137-150.
- [21] Field D.J., Hayes A., Hess R.F., Contour integration by the human visual system : evidence for a local "association field", *Vision Research* 33(2) (1993) 173-193.
- [22] Fitzpatrick D., The functional organization of local circuits in visual cortex : insights from the study of tree shrew striate cortex, *Cerebral Cortex*, 6,329-341, 1996.
- [23] Florack L.M.J., The Syntactical Structure of Scalar Images, PhD, University of Utrecht, 1993.
- [24] Florack L.M.J., Ter Haar Romeny B.M., Koenderink J.J., ViergeVer M.A., Scale and the differential structure of images, *Image and Vision Computing* 10(6) (1992) 376-388.
- [25] Frégnac Y., Bringuier V., Chavane F., Glaeser L., Lorenceau J., An intracellular study of space and time representation in primary visual cortical receptive fields, *Journal of Physiology* 90 (1996) 189-197.
- [26] Frégnac Y., Shulz D., Activity-dependent regulation of receptive field properties of cat area 17 by supervised Hebbian learning, *Journal of Neurobiology*, 41 (1) (1999) 69-82.
- [27] Frégnac, Y., Neurogeometry and entoptic visions of the functional architecture of the brain, *Neurogeometry and Visual Perception* (J. Petitot, J. Lorenceau, eds.), J. *Physiology (Paris)*, 97, 2-3 (2003) 87-92.
- [28] Georges S., Seriès P., Frégnac Y., Lorenceau J., Orientation-dependent modulation of apparent speed : psychophysical evidence, *Vision Res.*, 42 (2002) 2557-2572.
- [29] Golubsitsky, M., Stewart, I., Schaeffer, G. D., Singularities and Groups in Bifurcation Theory, Springer-Verlag, New York, 1988.
- [30] Gromov M., Carnot-Carathéodory spaces seen from within, Subriemannian Geometry, Bellaïche A., Risler J. (eds), Progress in Mathematics 144, Basel, Birkhäuser, 1996, 79-323.
- [31] Gromov M., Metric Structures for Riemannian and Non Riemannian Spaces, Progress in Mathematics, 152, Boston, Birkhäuser, 1999.

- [32] 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, 105-119.
- [33] Hoffman W.C., The visual cortex is a contact bundle, *Applied Mathematics and Computation*, 32 (1989) 137-167.
- [34] Horn B.K.P., The curves of least energy, ACM Transactions on Mathematical Software, 9(4) (1983) 441-460.
- [35] Hubel D.H., Eye, Brain and Vision, Scientific American Library, 1988.
- [36] Kalisa C., Torrésani B., N-Dimensional Affine Weyl-Heisenberg Wavelets, Université Catholique de Louvain.
- [37] Kanizsa G., Organization in Vision : Essays on Visual Perception, Praeger, 1979.
- [38] Kimia B.B., On the role of medial geometry in human vision, Neurogeometry and Visual Perception (J. Petitot and J. Lorenceau eds), Journal of Physiology-Paris, 97, 2-3, 155-190, 2003.
- [39] Klüver, H., Mescal vision and eidetic vision, Am. J. Psychol., 37 (1926) 502-515
- [40] Klüver, H., Mescal and Mechanisms of Hallucinations, University of Chicago Press, Chicago, 1966.
- [41] Koenderink J.J., Operational significance of receptive field assemblies, *Biological Cybernetics* 58 (1988) 163-171.
- [42] Lamme V.A.F., Super H., Speckreijse H., Feedforward, horizontal and feedback processing in the visual cortex, *Current Opinion in Neurobiology* 8 (1998) 529-535.
- [43] Lee T.S., Mumford D., Romero R., Lamme V.A.F., The role of primary visual cortex in higher level vision, *Vision Research* 38 (1998) 2429-2454
- [44] Lee T.S., Nguyen M., Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex, Proceedings of the National Academy of Sciences 98(4) (2001) 1907-1911.
- [45] Lee T.S., Computations in the early visual cortex, Neurogeometry and Visual Perception (J. Petitot, J. Lorenceau, eds.), Journal of Physiology – Paris, 97, 121-139.
- [46] Liu G.B., Pettigrew J.D., Orientation mosaic in barn owl's visual Wulst revealed by optical imaging : comparison with cat and monkey striate and extra-striate areas, *Brain Research*, 961 (2003) 153-158.
- [47] Maffei M., Fiorentini A., The unresponsive regions of visual cortical receptive fields, Vision Research 16 (1976) 1131-1139.
- [48] Maldonado P. E., Gödecke I., Gray C. M., Bonhöffer T., Orientation Selectivity in Pinwheel Centers in Cat Striate Cortex, *Science*, 276 (1997) 1551-1555.
- [49] Mallat S.G., Multifrequency Channel Decompositions of Images and Wavelet Models, *IEEE Transactions on Acoustics, Speech, and Signal Processing* 37(12) (1989) 2091-2110.
- [50] Marr D., Vision, Freeman, 1982.

- [51] Mumford D., Elastica and computer vision, in : C. BAJAJ (Ed), Algebraic Geometry and Applications, Heidelberg, Springer Verlag, 1992.
- [52] Mumford D., Pattern theory : a unifying perspective, in : Knill D.C., Richards W. (Eds), *Perception as Bayesian inference*, Cambridge University Press, 1996, 25-62.
- [53] Neel R., Stroock D., Analysis of the Cut Locus via the Heat Kernel, Harvard University.
- [54] Ninio J., L'Empreinte des Sens, Odile Jacob, Paris, 1996.
- [55] Nitzberg M., Mumford D., Shiota T., Filtering, segmentation and depth, Lecture Notes in Computer Science, 662, Springer Verlag, 1993.
- [56] Pansu P., Métriques de Carnot-Carathéodory et quasiisométries des espaces symétriques de rang un, Ann. of Maths., 129(1) (1989) 1-60.
- [57] Pauls S., Minimal surfaces in the Heisenberg group (forthcoming).
- [58] Peterhans E., Von Der Heydt R., Subjective contours : bridging the gap between psychophysics and psychology, *Trends in Neuroscience* 14(3) (1991) 112-119.
- [59] Petitot J., Vers une Neuro-géométrie. Fibrations corticales, structures de contact et contours subjectifs modaux, *Mathématiques, Informatique et Sciences Humaines*, 145 (1999) 5-101, EHESS, CAMS, Paris.
- [60] 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, 265-309.
- [61] Sarti A., Citti G., Petitot J., On the Symplectic Structure of the Primary Visual Cortex, to appear.
- [62] Schummers, J., Neuron, 36, 2002.
- [63] Shmuel, A., Grinvald, A., Coexistence of linear zones and pinwheels within orientation maps in cat visual cortex, Proc Natl Acad Sci U S A, 97, 10 (2000) 5568–5573.
- [64] Snippe H.P., Koenderink J.J., Discrimination thresholds for channel-coded systems, Biological Cybernetics 66 (1992) 543-551.
- [65] Tallon-Baudry C., Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation, *Trends in Cognitive Science*, 3, 4, 1999.
- [66] Thom R., Modèles mathématiques de la morphogenèse, Paris, Bourgois, 1980.
- [67] Ts'o D., Gilbert C.D., Wiesel T.N., Relationships between horizontal interactions and functional architecture in cat striate cortex as revealed by cross-correlation analysis, *Journal of Neuroscience* 6(4) (1986) 1160-1170.
- [68] Ullman S., Filling in the gaps : the shape of subjective contours and a model for their generation, *Biological Cybernetics* 25 (1976) 1-6.
- [69] von der Malsburg C., Kybernetik, on self-organization of orientation selectivity, 1973.
- [70] Williams L.R., Jacobs D.W., Stochastic completion fields : a neural model of illusory contour shape and salience, Proc. Intern. Conf. Comp. Vis., 5, (1995) 408-415.
- [71] Zeki S., A Vision of the Brain, Blackwell Scientific Publications, 1993.O