



HAL
open science

Collecte d'information tactile chez le rat : biomécanique de la vibrisse et stratégie d'exploration

Yves Boubenec

► **To cite this version:**

Yves Boubenec. Collecte d'information tactile chez le rat : biomécanique de la vibrisse et stratégie d'exploration. Neurobiologie. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2012. Français. NNT : . tel-00743739

HAL Id: tel-00743739

<https://theses.hal.science/tel-00743739>

Submitted on 19 Oct 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**THÈSE DE DOCTORAT DE
L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE**

Spécialité

Neurosciences

École doctorale Cerveau, Cognition et Comportement (Paris)

Présentée par

Yves BOUBENEC

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR de L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

Sujet de la thèse :

**Collecte d'information tactile chez le rat : biomécanique de la
vibrisse et stratégie d'exploration**

soutenue le 27 septembre 2012

devant le jury composé de :

M. Georges DEBREGES	Examineur
Mme Sylvie GRANON	Rapporteur
M. Florent HAISS	Rapporteur
M. Vincent HAYWARD	Président du jury
M. Daniel SHULZ	Directeur de thèse

Remerciements

En ces ultimes moments de rédaction de ce manuscrit, je réunis mes dernières forces pour convoquer mentalement en un grand aréopage toutes les personnes qui m'ont aidé et/ou soutenu durant ma thèse. Que ceux que je ne cite pas directement dans les lignes qui suivent ne s'y trompent pas : je les remercie chaleureusement !

Je tiens toutefois à manifester à Dan toute la gratitude qui convient pour l'environnement de travail exceptionnel qu'il a su construire et faire prospérer durant ces quatre années. La liberté et le respect des choix de travail ne sont que quelques-uns des ingrédients de la savante recette pour obtenir la meilleure ambiance qui soit au sein de l'équipe. Sans doute les moments gastronomiques à évoquer ses supposés talents culinaires y sont aussi pour quelque chose.

Ensuite, je me dois de faire un geste envers les membres de l'équipe de Georges, à l'ENS, qui ont su supporter avec patience mes incursions et nos conversations (sauf peut-être Didier). Par cette litote, c'est en fait à Georges lui-même que je m'adresse, pour lui témoigner ma sympathie et le plaisir que j'ai eu à travailler avec lui, avec son naturel et son efficacité dans tout le travail réalisé (j'espère que sa petite famille n'a pas encore mis ma tête à prix).

Merci aussi à Valérie pour sa gentillesse, sa générosité incommensurable (ton vélo s'en souvient...), son sérieux et ses recettes divines (bien concrètes celles-ci...).

Viennent ensuite tous les autres membres de l'équipe que j'ai pu croiser et apprécier tout au long de cette période : Luc pour son esprit enjoué combiné à une endurance à toute épreuve, Julie, pour m'avoir expliqué les bébés (honne soit qui mal y pense !), Guillaume pour avoir couru avec moi le fameux cross de Gif, Vincent, pour son étrange conception de l'écologie, Isabelle et Marie, les demoiselles de la matrice.

Tout ce travail a été permis par le professionnalisme de nombreuses personnes de l'institut. Yves, pour m'avoir accueilli dans l'unité. Aurélie, qui sait que je sais qu'elle sait que je sais qu'elle va me demander la date de ma prochaine expérience. Ne t'en fais pas, il ne devrait plus y en avoir beaucoup. Merci à Aline et à Hélène, les deux meilleures gestionnaires que nous ayons eues parmi tous ceux et celles qui se sont succédés à ce poste. Mon admiration à Patrick et à Jean-Yves pour leur compétence bien sûr, mais encore plus pour leur dévouement et leur engagement. J'espère que M. Stinnakre ne m'en voudra pas d'avoir abdiqué sur la partie électronique du sac à dos de rat.

Enfin, je présente mes excuses aux différents stagiaires que j'ai eu le plaisir d'encadrer : Sham, Timothée et Camila. A ces trois-là, je crois bien avoir refilé le virus du code. J'espère qu'ils n'en pâtiront pas.

Les différentes personnes qui ont travaillé avec moi à Jussieu et à Paris-Sud ne liront sans doute pas cette thèse, mais ils en font finalement un peu partie. Merci à Nouari, Frédéric, Annick et Christian, par ordre chronologique. Et puis il y a la vulgarisation. Pierre-Yves et Aurélie, montrez-vous ; c'est à votre tour ! Encore merci à Dan de sa compréhension pour ma participation à ces différentes activités.

Et enfin je remercie Sylvie Granon et Florent Haiss pour la lecture de ce manuscrit malgré les délais pour le moins raccourcis ainsi que tous les membres du jury, pour avoir accepté d'assister à la défense de cette thèse.

Je remercie aussi toutes les personnes qui m'ont nourri intellectuellement de pensée sociétale et politique durant ces quatre ans, Pierre-Jean et Pierre pour ne citer que les plus antinomiques d'entre elles. Mais il serait malheureux d'oublier Christophe, pour son exigence aiguisée d'explications et de résultats sur ... la conscience (sic) ; ainsi qu'Hélène, pour ses questions physiques sur l'origine de l'univers et ses textes incroyables sur la vision haptique (à l'inverse, je ne remercie pas M. Jacques Derrida pour son sens de la clarté).

Plusieurs personnes entendirent souvent parler de l'avancement de cette thèse, alors je leur suis gré de m'avoir (le plus souvent) écouté : Rémi, malgré le retard pris dans nos "personal projects", Thomas, pour les escapades déambulatoires et Émilien, pour les nombreuses excursions dans le swinging London et le grand Albion, dans le whisky et dans la boue.

Je remercie tous les membres de ma famille pour leur aide, leur compréhension, leur intérêt et leur support, malgré les difficultés de la vie, pour la partie du chemin que chacun a pu parcourir avec moi. Ce manuscrit doit beaucoup à ce qu'ils m'ont appris et au soleil méditerranéen.

Enfin, dernière mais ô combien pas la moindre, je me tourne vers Élodie pour la gaité et l'envie de me dépasser qu'elle sait susciter en moi. Tu m'as vu grandir (en esprit) depuis le stagiaire de M2 au peut-être docteur, tu m'as initié au théâtre (merci d'ailleurs à l'Archicube), tu m'as encouragé dans diverses expériences, tu as écouté mes divagations sur des mondes meilleures et que sais-je encore. C'est ainsi : "vers l'infini et au-delà", depuis Notre-Dame-des-Champs en passant par la Montagne Sainte Geneviève, je crois que l'aventure est loin d'être terminée.

“Le sens du toucher réside dans les extrémités des doigts et dans les papilles nerveuses dont ceux-ci sont munis pour que, par le contact de la surface d’un corps solide, il soit possible d’en reconnaître la forme. [...] Ce sens est aussi le seul qui contribue à la perception externe immédiate, et c’est justement pourquoi il est aussi le plus important et celui qui nous apporte les enseignements les plus sûrs, tout en étant le plus grossier”

Kant. Anthropologie du point de vue pragmatique

“Là où il est question du toucher, il n’est pratiquement question que des doigts de sa main”

J. Derrida. Le toucher, Jean-Luc Nancy

... et des vibrisses de son museau ?

Résumé

La connaissance des mécanismes physiologiques de la perception sensorielle nécessite la compréhension de la manière dont le système nerveux central récolte et traite le flux de stimuli sensoriels qui le bombardent en permanence. Dans le cas de la perception tactile, le système des vibrisses chez les rongeurs est un modèle d'étude largement répandu car il permet d'appréhender le fonctionnement d'un système sensoriel depuis la transduction du stimulus jusqu'aux boucles sensorimotrices. De plus, le rat, en raison de son mode de vie, utilise de manière extensive ses vibrisses afin de percevoir tactilement son environnement. Par rapport à la vision et l'audition, une spécificité remarquable du toucher vient de la nécessité d'un contact physique entre l'objet appréhendé et le senseur. De ce fait, le stimulus parvenant aux mécanorécepteurs à la base des vibrisses ne peut exister en soi et est façonné tant par les caractéristiques de l'objet que du senseur, ici la vibrisse.

On comprend alors pourquoi il est essentiel de caractériser de manière précise : 1) les stratégies d'exploration qu'utilise le rat pour positionner ses vibrisses par rapport à son environnement. Ainsi, à la fois la locomotion de l'animal et les mouvements propres des vibrisses (mouvement de whisking) déterminent les conditions dans lesquels les senseurs vont récolter de l'information tactile. 2) la manière dont ces organes senseurs produisent et transmettent un signal mécanique pertinent pour les mécanorécepteurs situés à la base de la vibrisse. Ce signal mécanique est interprété par le système nerveux central qui peut en extraire des informations, par exemple la position de l'objet touché par rapport à la tête de l'animal ou encore la granulométrie des textures palpées. C'est en fonction de ces constatations que nous avons pensé la démarche de cette thèse. Dans la suite de ce manuscrit, nous présenterons des résultats portant sur ces différents aspects. Ces résultats proviennent principalement de données obtenues par vidéographie basse (60 Hz) et haute vitesses (>1 kHz) ainsi que de développements théoriques sur la biomécanique des vibrisses. Des enregistrements électrophysiologiques corticaux sont aussi analysés.

Dans une première partie, nous nous sommes penchés sur le comportement du rat en situation d'exploration. Nous avons ainsi investigué l'influence de la vitesse de locomotion de l'animal sur différents paramètres de mouvement vibrissal, tels que l'intensité du whisking et la position moyenne des vibrisses. Nous avons trouvé que l'amplitude du whisking décroît avec la vitesse de locomotion du rat, tandis que les vibrisses sont globalement plus protractées quand l'animal court plus vite.

Dans la seconde partie de la thèse, nous nous sommes proposés d'étudier la transduction mécanique réalisée par la vibrisse dans différentes situations. Plus particulièrement, nous avons validé un modèle théorique de transduction mécanique en comparant des prédictions théoriques avec des mesures expérimentales. Ainsi nous avons pu décrire des événements dynamiques rapides ayant lieu après un choc sur un objet, ainsi que la propagation de ces ondes de déformation le long de la vibrisse, jusqu'au follicule. Notre modèle théorique indique que la courbure en base de vibrisse est un bon candidat pour le codage de la distance radiale du choc, cohérent avec des expériences de psychophysique existantes dans la littérature.

Cette partie explore aussi le couplage mécanique qui a lieu entre une vibrisse et un follicule voisin. Nous avons pu mettre en évidence une transmission d'énergie mécanique depuis une vibrisse stimulée jusqu'à un follicule voisin, ce qui provoquait des mouvements de la vibrisse adjacente à celle stimulée. Ce processus peut être un élément de transduction mécanique.

Dans une troisième et dernière partie, nous avons caractérisé les oscillations rapides induites par le glissement de la vibrisse sur une texture de topographie contrôlée en confrontant des données expérimentales à un modèle théorique de transduction mécanique. Ce modèle ramène

la topographie du substrat à une force tangentielle qui agit sur la vibrisse au point de contact. La courbure locale au point de contact semble être un élément critique de la transduction de la topographie du substrat. Nous avons rejoué les déformations induites par la texture sur des vibrisses et avons constaté que l'enveloppe de ces oscillations rapides mène le taux de décharge neuronale. Nous avons quantifié la relation entre la vitesse moyenne du stimulus et la réponse neuronale.

Ces travaux s'inscrivent dans une démarche plus large de la littérature qui se propose d'établir un modèle théorique complet de la chaîne de traitement sensoriel depuis le senseur jusqu'aux premiers potentiels d'action. Des applications en robotique pourront aussi être considérées.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le système nerveux central reçoit et traite le flux d'informations récoltées par les organes sensoriels. Nous voulons ici participer à la compréhension des mécanismes physiologiques de la perception et, comme nous allons le voir, cela nécessite l'examen approfondi de l'interaction entre les stimuli et les organes sensoriels, entre l'environnement et les senseurs. Suivant les stratégies retenues par l'évolution, l'échantillonnage du monde sensible peut se faire par l'intermédiaire d'un processus actif. Par actif, nous entendons ici la nécessité pour l'animal d'imprimer un mouvement à ses senseurs pour récolter de l'information, que ce soit en les déplaçant ou en se déplaçant soi-même. Les différentes modalités sensorielles se différencient notamment par l'existence et l'utilisation d'un tel processus actif. Nous pouvons qualitativement classer quelques modalités sensorielles couramment étudiées par la complexité des stratégies mises en œuvre et leur coût énergétique.

Passif	Actif sans rétroaction	Actif avec rétroaction
Audition	Goût	Vue
Ligne latérale du poisson	Olfaction	Toucher
		Sens électrique

Cette classification qualitative veut mettre en évidence comment un sujet passif peut entendre. Pour sentir ou goûter, il suffit d'amener à sa bouche ou de renifler, à peu près de la même manière quelque soit l'objet à investiguer. Dans le cas de la vue ou du toucher, le traitement des stimuli sensoriels génère une rétroaction sur les mouvements de l'œil, de la main ou des vibrisses de rat, ce qui complexifie l'étude des processus en jeu. Dans le cas de la perception tactile, la rétroaction peut consister en des modifications de la vitesse du senseur (main, vibrisse, antenne...) ou bien de la pression exercée sur une surface. Dans ce cadre, le système des vibrisses chez les rongeurs est un modèle d'étude largement répandu. Leur mode de vie nocturne les conduit à utiliser extensivement la modalité tactile dans la perception de l'environnement. La perception engage à la fois des mouvements du corps et de la tête de l'animal ainsi que de ses vibrisses. Chez le rat, l'étude de la perception tactile permet d'appréhender le fonctionnement d'un système sensoriel, depuis la transduction du stimulus jusqu'aux boucles sensorimotrices qui implémentent le contrôle rétroactif des mouvements vibrissaux en réponse à un stimulus.

Le choix du modèle animal utilisé contraint les approches privilégiées pour l'étude de la perception sensorielle. La possibilité de finement mesurer la manière dont le senseur et le rat récoltent de l'information a grandement contribué à populariser des études où le comportement de l'animal et l'activité cérébrale sont conjointement enregistrés. L'ambition de ce type de travail réside dans la compréhension de l'entière intégration sensorimotrice qui comprend : a) la locomotion de l'animal, b) le mouvement des vibrisses, c) le traitement sensoriel de l'information tactile, d) le retour moteur en fonction de la perception et d) ultimement la décision de l'animal basée sur la perception de l'environnement.

Par rapport à la vision et à l'audition, une spécificité remarquable du toucher vient de la nécessité d'une interaction physique entre l'objet appréhendé et le senseur. Ceci advient en amont de tout processus neuronal. L'échantillonnage d'un objet réalisé par la main ou une vibrisse préconditionne la nature du stimulus qui va effectivement parvenir aux mécanorécepteurs. Ceux-ci transforment alors une énergie mécanique en une énergie électrique. La description du traitement sensoriel nécessite la compréhension de ce traitement préneuronal effectué par le senseur. Un exemple analogue est celui du poisson électrique qui génère autour de son corps un champ électrique modulé et déformé par l'environnement de l'animal. Ces interactions entre le champ électrique et les objets permettent au poisson d'extraire des informations sur le matériau, la forme et la position de l'objet en question. C'est donc un tout autre type de traitement préneuronal qui a lieu, mais qui détermine aussi la nature du stimulus parvenant au système nerveux. On peut reclasser les différentes modalités sensorielles en fonction de l'existence ou de l'absence d'un tel traitement préneuronal.

Sans traitement préneuronale	Avec traitement préneuronale
Audition	Toucher
Ligne latérale du poisson	Sens électrique
Goût	
Olfaction	
Vue	

Le traitement préneuronale détermine ainsi la forme – le format pourrait-on dire – sous lequel le stimulus parvient aux récepteurs qui transduisent certaines de ses caractéristiques sous forme d'activité propagée. Autrement dit, les objets touchés ne peuvent exister en soi, et les caractéristiques d'un stimulus qui sont accessibles à notre perception sont contraintes tant par les caractéristiques de l'objet que par celles du senseur. Pour la perception tactile chez le rat, les conditions du contact physique entre les vibrisses et un objet vont critiquement déterminer le format des informations récoltées et le contenu sensoriel perçu.

Dans cette thèse, nous étudions divers aspects relatifs à la récolte d'information tactile que réalise le rat avec ses vibrisses. Les deux axes principaux que nous avons choisis sont la perception active du rat ainsi que le traitement préneuronale effectué par ses vibrisses. Plus spécifiquement, nous avons explicité a) le lien entre le comportement de l'animal et les mouvements des vibrisses et b) les déflexions que subissent les vibrisses lorsqu'elles touchent un objet, durant le choc ou le glissement.

Table des matières

Abréviations	21
I INTRODUCTION : LA PERCEPTION TACTILE CHEZ LE RAT	23
1 Contexte de vie du rat	25
1.1 L'activité nocturne et souterraine du rat	25
1.2 Éthologie du rat en rapport aux vibrisses	25
2 Les vibrisses, organe sensori-moteur	26
2.1 Musculature et tissu à la base des vibrisses	26
2.2 L'objet vibrisse, un senseur simple	30
2.2.1 Matériau et origine des vibrisses	30
2.2.2 Les mécanorécepteurs dans le follicule	33
2.2.3 Chaîne de traitement de l'information tactile	40
2.2.4 Résonance des vibrisses	41
Stratégie et objectifs	45
II EXPLORATION ET WHISKING	47
1 Le whisking chez le rat	49
1.1 Cinématique du whisking	49
1.2 Perception et whisking	52
1.3 Séquence spatio-temporelle de contact des vibrisses durant le whisking	52
2 Un comportement modulé par des stratégies d'exploration	55
2.1 Détermination des conditions de contact	55
2.2 Plan moteur du whisking	55
3 Résultats : effet de la locomotion sur le whisking	57
3.1 Méthodes	57
3.2 Résultats	60
3.3 Discussion	68
III TRANSDUCTION D'ÉVÉNEMENTS MÉCANIQUES ÉLÉMENTAIRES DURANT L'EXPLORATION ACTIVE	71
1 Richesse perceptuelle de la localisation d'objets	73
1.1 Positionnement des objets par rapport à la tête	73
1.2 Codage de la position des objets	76
1.2.1 Codage vibrissal de la position des objets (préneuronal)	76
1.2.2 Codage neuronal de la position des objets	78
2 Publication 1 : Whisker encoding of mechanical events during active tactile exploration (Frontiers in Behavioral Neuroscience)	84

3 Résultats : couplage mécanique entre vibrisses via le tissu mystacial chez le rat anesthésié	106
3.1 Méthodes	107
3.2 Résultats	109
3.3 Discussion	113
4 Discussion	116
IV COMPORTEMENT DYNAMIQUE DE LA VIBRISSE DURANT LE BALAYAGE D'UNE TEXTURE	119
1 Perception de texture chez le rat : une transduction à plusieurs niveaux	122
1.1 Discrimination de textures chez le rat	122
1.1.1 Performance comportementale dans la discrimination de texture	122
1.1.2 Macrovibrisses et microvibrisses dans le toucher des textures	123
1.1.3 Interaction entre la vibrisse et les surfaces	124
1.2 Traitement préneuronal des textures	126
1.3 Encodage neuronal des textures	128
2 Publication 2 : Pre-neuronal texture-to-whisker transduction in rats : a predictive model of whisker deflections	133
3 Discussion	167
3.1 Perception de texture chez l'homme	167
3.2 Perception de textures auditives	168
V DISCUSSION GÉNÉRALE	171
1 Espace perceptuel du toucher	173
2 Perception de la forme	173
Références	176

Abréviations

DVN : nerf vibrissal profond (**D**eep **V**ibrissal **N**erve)
EMG : électromyogram (**e**lectromyogram)
FSC : complexe follicule-sinus (**F**ollicle-**S**inus **C**omplex)
FNE : terminaisons nerveuses libres (**F**ree **N**erve **E**ndings)
IoN : nerf infraorbital (**I**nfraorbitalis **N**erve)
M1 : cortex moteur primaire (primary **M**otor cortex)
macroV : **macro**vibrisse
microV : **micro**vibrisse
RA : à adaptation rapide (**R**apidly **A**dapting)
S1 : cortex somatosensoriel primaire (primary **S**omatosensory cortex)
SA : à adaptation lente (**S**lowly **A**dapting)
SVN : nerf vibrissal superficiel (**S**uperficial **V**ibrissal **N**erve)
TG : ganglion trigéminal (**T**rigeminal **G**anglion)
vM1 : cortex moteur primaire des vibrisses (vibrissal primary **M**otor cortex)
vS1 : cortex somatosensoriel primaire des vibrisses (vibrissal primary **S**omatosensory cortex)

Première partie

**INTRODUCTION : LA PERCEPTION
TACTILE CHEZ LE RAT**

1 Contexte de vie du rat

1.1 L'activité nocturne et souterraine du rat

Le rat est un animal souterrain qui construit son terrier en creusant sous terre des réseaux de galeries dont la longueur totale peut aller de 3 [34] à 20 mètres [35] suivant la nature du sol. La profondeur des galeries se situe entre 20 et 30 cm de profondeur avec des couloirs de diamètre 4 à 5 cm. L'organisation de ces habitats est assez conservée avec 1 à 2 tanières sphériques (d'environ 15 cm de diamètre) dans le terrier et une ou plusieurs issues de secours dans le cas où l'issue principale serait menacée ou condamnée. Les terriers comportent aussi des lieux de stockage et de préparation de la nourriture (écossage de graines [34], dépouilles de mollusques [35]...). On voit que l'activité souterraine du rat est intense : déplacement, sommeil et alimentation. De plus, il vit selon un rythme nocturne, avec deux pics d'activité pendant la nuit (3 heures après le coucher du soleil et 3 heures avant le lever [36]). Peu d'informations visuelles lui sont donc disponibles et il semble intuitif que le rat utilise des modalités sensorielles autre que la vision.

Des tests comportementaux [37] et des mesures électrophysiologiques [38] ont mis en évidence que les bâtonnets de la rétine et le seuil perceptif du rat voient leur sensibilité à la lumière décroître à partir d'une longueur d'onde de 600 nm. Les longueurs d'onde au-delà de 650 nm (rouge lointain) ne sont pas perçues. Enfin la rétine du rat ne contient que peu de cônes [39], indiquant une vision peu précise. En accord avec cette constatation, des observations expérimentales ont montré comment le rat se repose préférentiellement sur son sens tactile, via ses vibrisses, plutôt que sur son sens visuel, pour estimer une hauteur quand il doit sauter depuis une plateforme, même quand les informations visuelles et tactiles sont contradictoires [40]. L'ablation des vibrisses (vibrissectomie) réduit considérablement la capacité des animaux à descendre de la plateforme sur laquelle ils sont placés.

Par ailleurs, le comportement de prédation du rat repose lui aussi sur l'utilisation des vibrisses, par exemple dans l'attaque de souris [41] ou de cafards [42]. La vibrissectomie diminue critiqueusement la performance de l'animal (nombre de souris tuées) [41]. Notons en passant combien il est aussi nécessaire pour la musaraigne d'utiliser ses vibrisses pour l'attaque de cafards [43]. Pour ces prédateurs, la courte distance entre eux et la proie implique des temps de réaction très brefs. Le rat peut détecter un stimulus sur une vibrisse et prendre une décision motrice en moins de 300 ms [44]. A la vue de ces observations, on conçoit aisément que la représentation sensorielle de l'environnement de ce rongeur se construise principalement par le toucher avec ses vibrisses.

1.2 Éthologie du rat en rapport aux vibrisses

En présence d'un environnement contrôlé, on observe chez le rat et la souris un comportement dit de thigmotactisme, c'est-à-dire une forte propension à se déplacer le long des murs [45]. Étonnamment, cette observation se retrouve chez d'autres animaux, le poisson cavernicole par exemple [46]. Il n'est pas clair si ce comportement est relié à la vie dans la tanière ou bien à un évitement de possibles dangers en environnement ouvert. Par contre, ce type de locomotion induit les vibrisses du rat à toucher les surfaces environnantes. Une vibrissectomie totale d'un côté du museau amène le rat à positionner ses vibrisses intactes plus souvent au contact des murs [47]. Dans sa vie courante, le rat doit suivre des murs, détecter une ouverture ou des contours, ses congénères, des proies ou encore des prédateurs à l'aide de ses vibrisses [48]. Cette variété de situation nécessite d'obtenir des informations précises sur la qualité des objets touchés et leur position par rapport à la tête de l'animal. Enfin, il a été mis en évidence une latéralisation de la performance dans l'utilisation des vibrisses, à peu près deux tiers des rats étant « droitiers » vibrissalement parlant [49].

Après ablation des vibrisses, les rats font montre d'un comportement excessivement agressif

avec une augmentation du nombre de morsures des congénères [50]. Les rongeurs dominants ébarbent les vibrisses des dominés. Plus surprenant encore, dans une expérience où un grillage aux mailles larges séparait des souris dominantes des dominées, ces dernières exhibaient tout de même des vibrisses coupées, alors que le grillage empêchait justement les rats de passer d'un côté de la cage à l'autre. Les souris dominées présentaient en fait d'eux-mêmes leurs vibrisses aux dominants qui les leur rongeaient [51]. L'équipe de M. Brecht a récemment entamé des travaux pour essayer de déterminer le rôle du système vibrissal dans la reconnaissance et la communication entre rats. Toutefois il leur a été difficile de montrer une fonction autre que celle de détection et de localisation du congénère [52].

Le caractère incontournable des vibrisses dans la perception tactile chez le rat nous amène maintenant à décrire le système vibrissal en détail.

2 Les vibrisses, organe sensori-moteur

2.1 Musculature et tissu à la base des vibrisses

Les vibrisses des rongeurs sont disposées autour de leur museau et sur les côtés de leur tête. Elles sont généralement divisées en deux groupes, les micro- et les macrovibrisses, les premières étant situées en avant du museau de l'animal, autour de sa bouche, tandis que les secondes se trouvent localisées plus caudalement. Les macrovibrisses sont organisées selon des positions fixes, en arc (de 1 à 10) et en rangée (de A à J), c'est pourquoi l'on parle de la matrice mystaciale. Les macrovibrisses sont au nombre de 33, de chaque côté de la face de l'animal [7, 2]. On compte ainsi les 4 et 6 vibrisses des rangées A et B, ainsi que les 7 (respectivement 6) vibrisses de la rangée C (respectivement D et E). Il faut rajouter à ces 29 vibrisses les vibrisses les plus caudales, notées de α à δ . Ces vibrisses, dites « grecques », sont intercalées entre les rangées A à E, en position caudale par rapport à l'arc 1. Enfin, les vibrisses les plus rostrales de ces trois rangées accompagnées de toutes les vibrisses des rangées de F à J constituent les microvibrisses (Figure I.1).

Chaque vibrisse est ancrée à la base par la papille vibrissale. La vibrisse est entourée de différentes couches. Les Figures I.2 et I.10 détaillent ces enveloppes successives qui constituent le follicule vibrissal¹ ; la vibrisse est prise dans une structure en poupée russe dans laquelle on trouve d'abord une **gaine épithéliale** (interne et **externe**) qui est elle-même entourée d'une membrane basale, autour de laquelle est apposée une **gaine mésenchymateuse** [13, 53, 5]. Autour du follicule on trouve deux tissus sanguins dont la rigidité peut être contrôlée par l'afflux sanguin en leur sein. Le sinus annulaire, creux, entoure la partie médiane supérieure du follicule tandis que le **sinus caverneux**, poreux, enserme la moitié inférieure (proximale) de l'organe. La Figure I.3 montre ces deux sinus ainsi que le tissu mystacial les entourant, un tissu conjonctif très richement vascularisé. Le sinus annulaire contient une structure en C au rôle méconnu (le *ringwulst*) dont il a été suggéré qu'elle pourrait augmenter la sensibilité à l'accélération des mécanorécepteurs sous-jacents en agissant comme un petit masse qui se déplacerait dans le sinus [53]. Le sinus annulaire est chapeauté d'abord par le **corps conique interne** et ensuite par le corps conique externe. La capsule délimite le complexe follicule-sinus (FSC²) depuis la partie proximale jusqu'à la partie distale et se prolonge au niveau de la peau par le **bourrelet épidermique**. Il n'a pas encore été caractérisé de rôle précis pour les sinus, mais des hypothèses ont toutefois été formulées. Ainsi, il se pourrait qu'ils jouent un rôle d'amortisseur des vibrations vibrissales en absorbant une partie de l'énergie mécanique de vibrations non mécanotransduites. De plus, ils pourraient comprimer les mécanorécepteurs contre la vibrisse (notamment pour le

1. dans la suite de ce paragraphe, les structures pourvues de mécanorécepteurs chez le rat et la souris seront écrites en caractères gras.

2. dans la suite du manuscrit, les abréviations ont toujours été reprises de la terminologie anglo-saxonne afin de permettre au lecteur une correspondance plus aisée avec la littérature du domaine.

sinus annulaire, qui entoure directement nombre de mécanorécepteurs), ce qui augmenterait leur sensibilité [54]. Enfin, un rôle majeur de ces complexes sanguins serait de fournir un squelette hydrostatique rigide qui permettrait au muscle d'avoir des pivots sur lequel s'appuyer [55].

Le tissu mystacial est un tissu très riche en collagène, en adipocytes [10] et en vaisseaux sanguins, comme nous l'avons vu précédemment (Figure I.3). Ses parties inférieures et supérieures sont appelées la plaque et le corium. Les fibres de collagène sont agencées depuis la surface en couches dont les organisations sont fonctions de leur profondeur à l'intérieur du tissu mystacial. Les couches I (dans le corium) et II (de la plaque) de fibres de collagène sont connectées aux extrémités distale et proximale des follicules (couches I et II dans la Figure I.5E). La couche I est composée d'un ensemble assez diffus de fibres. Par contre, au niveau de la plaque (couche II), ces fibres sont disposées suivant un réseau hexagonal où chaque hexagone a un diamètre proche de 30-40 μm . De plus, des adipocytes sont logées au sein de ce réseau [10]. La couche III, aussi accrochées aux extrémités proximales des follicules, est composée de fibres orientées rostro-caudalement. Ces différentes couches servent de point d'ancrage à tout un ensemble de muscles striés que nous allons détailler. Avant cela, il nous faut indiquer que la plupart des rongeurs et même certains marsupiaux sont capables de bouger un large groupe de leurs vibrisses selon une oscillation rythmique d'avant en arrière (protraction et rétraction) [56]. Ces mouvements se font à des fréquences variables entre 5 et 25 Hz [18]. Ce comportement de déplacement actif des vibrisses n'a pas de nom en français, c'est pourquoi nous utiliserons le terme anglo-saxon qui le qualifie : le *whisking*. Chaque oscillation est constituée d'une protraction (en avant) et d'une rétraction (en arrière). Nous reviendrons plus spécifiquement sur le whisking par la suite (Partie II).

On sépare l'ensemble des muscles associés aux vibrisses en 2 sous-groupes, que ce soit chez la souris [7] ou chez le rat [8]. Premièrement, les muscles intrinsèques forment des courroies qui relient deux à deux les follicules adjacents d'une même rangée (Figure I.4A et B) [54], selon le schéma suivant : la courroie entoure la partie supérieure du follicule de la vibrisse caudale tout en s'ancrant à la base du follicule de la vibrisse rostrale (Figure I.4C et D). Les deux extrémités des muscles intrinsèques sont fixées aux faces latérales du follicule. L'extrémité la plus caudale du muscle intrinsèque est par ailleurs attachée au corium, près de la peau. Les seuls muscles à être directement associés aux follicules des macrovibrisses sont les muscles intrinsèques [7]. Deuxièmement, les muscles extrinsèques, au nombre de 5, ne sont jamais directement fixés aux follicules (Figure I.5D). Ils sont accrochés aux fibres de collagène (couche I et III) qui transmettent à leur tour les forces exercées par les muscles aux follicules. Quatre de ces muscles sont superficiels ; ce sont le *M. maxillolabialis*, le *M. nasolabialis*, le *M. nasolabialis superficialis*, et le *M. buccinatorius* (Figure I.5A). Le *M. maxillolabialis*, le *M. nasolabialis* s'ancrent dans la partie supérieure du tissu mystaciale, et ces deux muscles tirent caudalement le corium durant leur contraction. Les fibres de collagène du corium étant fixées à la partie distale des follicules, ce mouvement caudal va faire basculer vers l'arrière la partie externe de la vibrisse (mouvement de rétraction). Le *M. nasolabialis profundus* se sous-divise en 5 sous-muscles. Deux sont ancrés dans le corium, mais en raison de l'ancrage rostral (près du nez) de ces muscles, leur contraction génère un mouvement de protraction (les vibrisses sont tirées vers l'avant) (Figure I.5B). Les trois autres sous-muscles du *M. nasolabialis profundus* sont fixés à la plaque du tissu mystacial. Leur contraction va tirer la base des follicules rostralement, ce qui a pour effet de projeter la vibrisse caudalement dans un mouvement de rétraction (Figure I.5C). Cette variété de muscles met en évidence comment la séquence de leur activité génère potentiellement des mouvements de protraction/rétraction très finement contrôlés.

Il a été montré que le tissu mystacial bouge de manière synchronisée avec les vibrisses durant le whisking [57, 25]. Les points d'ancrage de chaque muscle déterminent l'effet de sa contraction (Figure I.5E). En fonction de l'accroche du muscle dans les couches I ou III du tissu, le mouvement du follicule peut changer de signe, dépendant de la fixation des fibres de collagène à la partie distale ou proximale du follicule. Les fibres de collagène peuvent être modéli-

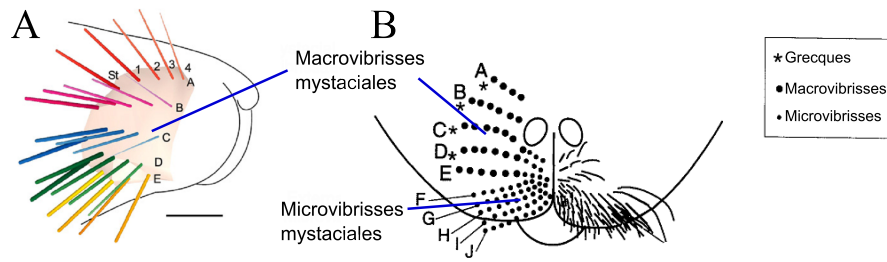


FIGURE I.1 – Macro- et microvibrissae mystaciales du rat. A, Vue de côté de la matrice de vibrissae mystaciales. Reconstruction 3D des 24 macro-vibrissae mystaciales d'un rat Wistar de 300 g à partir de mesures réalisées sur un rat anesthésié. Seuls les 7 premiers mm de chaque vibrissae sont montrés. Barre d'échelle : 5 mm. Adapté de Jacob et al., 2010 [1]. B, Vue frontale schématique des microvibrissae mystaciales. Seule la position des follicules est indiquée sur un des côtés du museau. Adapté de Brecht et al., 1997 [2].

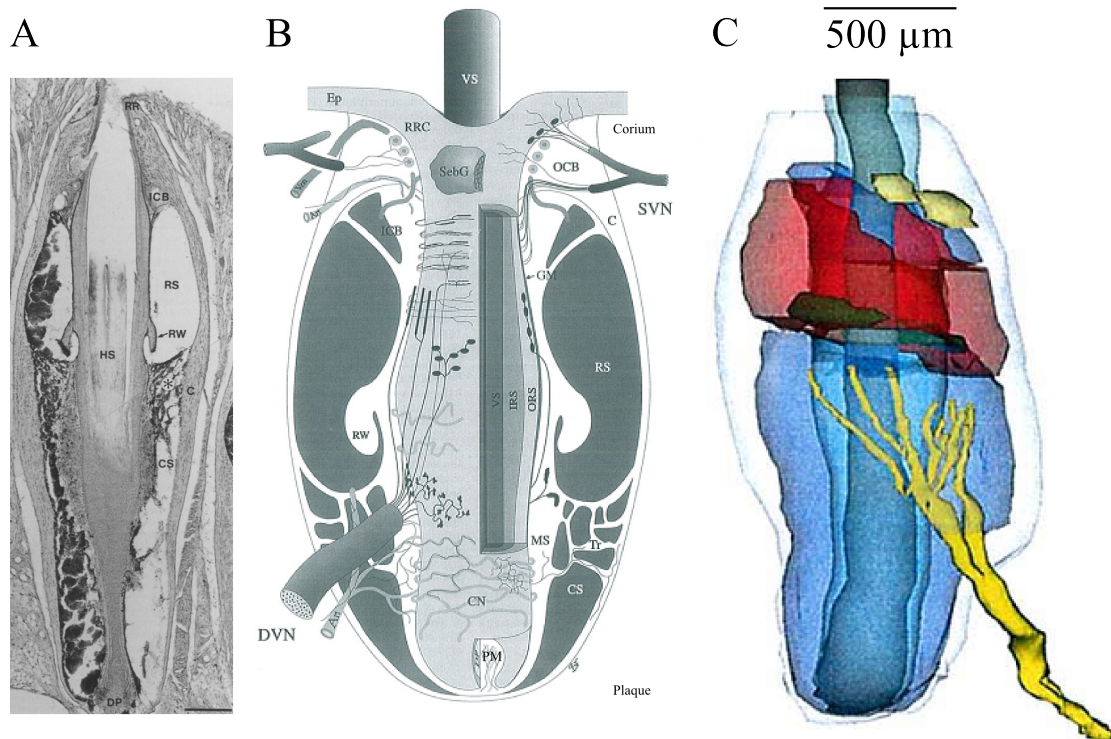


FIGURE I.2 – A, Coupe longitudinale d'un complexe follicule-sinus après injection de B-HRP (marqueur axonal) dans le ganglion trigéminal et contre-marquage au cresyl violet. Tiré de Fundin et al., 1994 [3]. B, Schéma de coupe longitudinale de FSC illustrant les différentes structures le composant. c, capsule. DP/PM, papille vibrissale. ERS, gaine épithéliale externe. HS/VS, vibrissae. RW, ringwulst. CS, sinus caverneux. RS, sinus annulaire. RR/RRC, bourrelet épidermique. ICB, corps conique interne. ICB, corps conique externe. SebG, glande sébacée. GM, membrane basale. Tr, réseau trabéculaire (étoile noire). SVN, nerf vibrissal superficiel. DVN, nerf vibrissal profond. CN, réseau de capillaires. IRS, gaine épithéliale interne. ERS, gaine épithéliale externe. Ep, épiderme. Ven, veinule. Art, artériole. Adapté de Rice et al., 1997 [4]. C, Reconstruction tridimensionnelle d'un FSC. Les différentes structures emboîtées sont montrées en transparence. Le nerf vibrissal superficiel qui atteint le follicule aux abords du corps conique n'est pas visible. Tiré de Kim et al., 2011 [5].

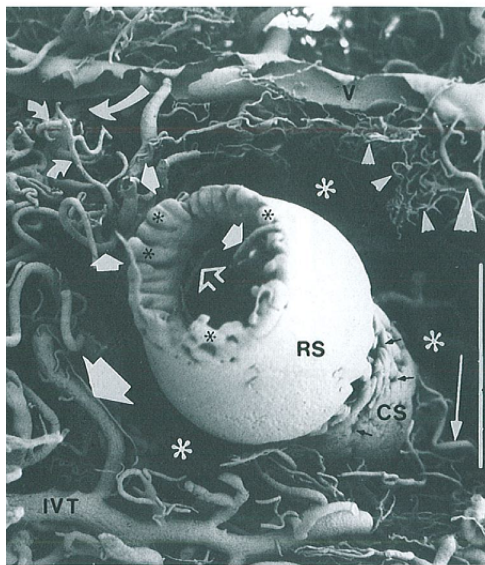


FIGURE I.3 – Vue en microscopie électronique du réseau vasculaire du tissu mystacial. Le réseau vasculaire est fixé par injection de méthyl methacrylate dans le système sanguin. Les tissus non fixés sont ensuite dissous par un bain d'acide formique. Les astérisques blanches indiquent les régions où la capsule du follicule a été dissoute, révélant le sinus annulaire (RS), pourvu d'un lumen ouvert. Les astérisques noirs localisent la jonction entre le corps conique interne (dissous) et le sinus caverneux (CS). Le CS a une surface plus irrégulière (petites flèches noires). Tiré de Fundin et al., 1997 [6].

sées comme des ressorts ayant une fonction de rappel élastique quand les follicules s'éloignent de leur position de repos sous l'effet de la contraction musculaire. A cela se rajoute la couche d'adipocytes et de collagène (couche II), moins compressible que les autres couches de collagène qui l'enserrent, et qui joue sans doute un rôle d'amortisseur (Figure I.5E) [10]. Il est aussi intéressant de noter que le *M. nasolabialis superficialis* et le *M. buccinatorius* n'engendrent ni rétraction ni protraction durant leur contraction. Le premier élève les rangées A et B (mouvement ventro-dorsal), à l'opposé du second qui abaisse (dorso-ventralement) les rangées C, D et E. Remarquons que cet assemblage de muscles et de fibres de collagènes connecte physiquement les follicules entre eux. C'est pourquoi nous avons étudié le couplage mécanique entre vibrisses, à savoir comment les déflexions d'une vibrisse donnée peuvent affecter le follicule (et donc les mécanorécepteurs) des vibrisses voisines (Partie III,3).

2.2 L'objet vibrisse, un senseur simple

2.2.1 Matériau et origine des vibrisses

Chez les rongeurs, les vibrisses sont des cônes tronqués et leur diamètre diminue linéairement³ si l'on s'éloigne de la peau [59, 58, 60]. Le lion de mer et le phoque ont des vibrisses cylindriques, qui leur permettent de s'orienter et de détecter des flux sous-marins [61]. Notons que les vibrisses du phoque sont ondulées, perlées pourrait-on dire, ce qui a pour effet d'augmenter la sensibilité des senseurs aux écoulements hydrodynamiques. La Figure I.7 montre que chez le rat, l'angle de conicité varie peu à travers animaux et entre macrovibrisses d'identité différente. C'est un point intéressant qui indique qu'en première approximation, la géométrie d'une macrovibrisse n'est caractérisée que par son diamètre à la base, ainsi que par son point de troncature. Les microvibrisses sont très courtes et il n'est pas possible de définir précisément leur conicité. Une autre différence notable existe à travers la matrice de vibrisses le long de l'axe caudo-rostral ; la courbure intrinsèque de chacune d'entre elles est fonction de sa position le long d'une rangée (*i.e.* le long de l'axe rostro-caudal, ou encore antéro-postérieure ; Figure I.6) [11]. Il n'est pas encore évident quelle fonction potentielle pourrait avoir cette courbure mais de récentes mesures indiquent que les forces générées en base de vibrisse lors d'un contact sont plus grandes pour des vibrisses à concavité vers l'avant plutôt que vers l'arrière [62]. Cette concavité vers l'avant induit aussi des temps de contact plus longs avec une surface ou un objet car la vibrisse ne va pas passer soudainement de l'autre côté de l'objet. De plus, les rats font glisser leurs vibrisses de manière à ce que leur courbure soit tangente aux textures durant une tâche de discrimination [63]. Les auteurs de cette dernière étude remarquent notamment que l'animal ne discrimine jamais en touchant par la pointe de la vibrisse, indiquant que la courbure intrinsèque des vibrisses pourrait être un moyen de faciliter la mise en contact tangent de la vibrisse à une surface. C'est cette condition de contact tangent que nous avons étudié dans notre travail sur la transduction de la topographie d'un substrat texturé (Partie IV,2).

Les vibrisses présentent à leur surface une structure en écaille [58] qui pourrait intervenir dans les phénomènes de friction lors du glissement sur une surface. La plus grande partie du volume de la vibrisse est constituée par le cortex. La partie la plus interne de la vibrisse, la medulla, est creuse ou partiellement remplie (à l'inverse des poils dont la medulla est constituée de cellules). Son diamètre est inférieur à 15% du diamètre totale de la vibrisse. De ce fait, elle n'est présente que sur environ la moitié de la vibrisse, ce qui pourrait induire des différences minimes (en raison du volume très faible qu'occupe la medulla par rapport à l'ensemble de la vibrisse) de rigidité le long de la vibrisse. D'ailleurs, un débat existe actuellement sur les variations de rigidité du matériau le long du cône [64, 65], mais quoi qu'il en soit, il est important de retenir que la rigidité flexurale de la vibrisse diminue avec le diamètre du cône [64]. Autrement dit, en

3. si l'on ne prend pas en compte la légère variation de l'angle de conicité observée à mi-longueur chez la plupart des macrovibrisses (Figure 4 de Voges et al., 2012 [58]).

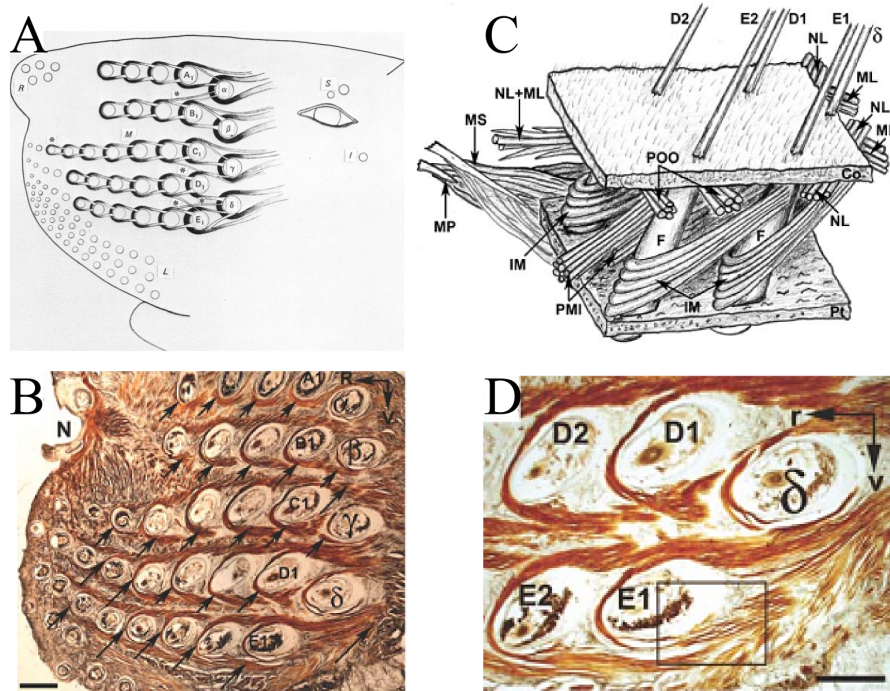


FIGURE I.4 – Muscles intrinsèques du tissu mystacial chez le rat. A, Dessin schématique de la musculature intrinsèque gauche du rat. Les astérisques indiquent des muscles rarement présents. Tiré de Dorfl et al., 1982 [7]. B, Coupe tangentielle du tissu mystacial passant par les muscles intrinsèques (indiqués par des flèches). La plupart des courroies ne sont présentes que partiellement dans la coupe. C, Vue schématique du compartiment ventro-dorsal du tissu mystacial du rat. Co, corium. F, follicule. IM, muscle intrinsèque. ML, *M. maxillolabialis*. MP, MS, PMI, *M. nasolabialis profundus*. NL, *M. nasolabialis*. POO, *M. buccinatorius*. Pt, plaque. D, Coupe parasagittale représentant les fibres des muscles intrinsèques de la partie ventro-caudale du tissu mystacial. B-D, Tiré de Haidarliu et al., 2010 [8].

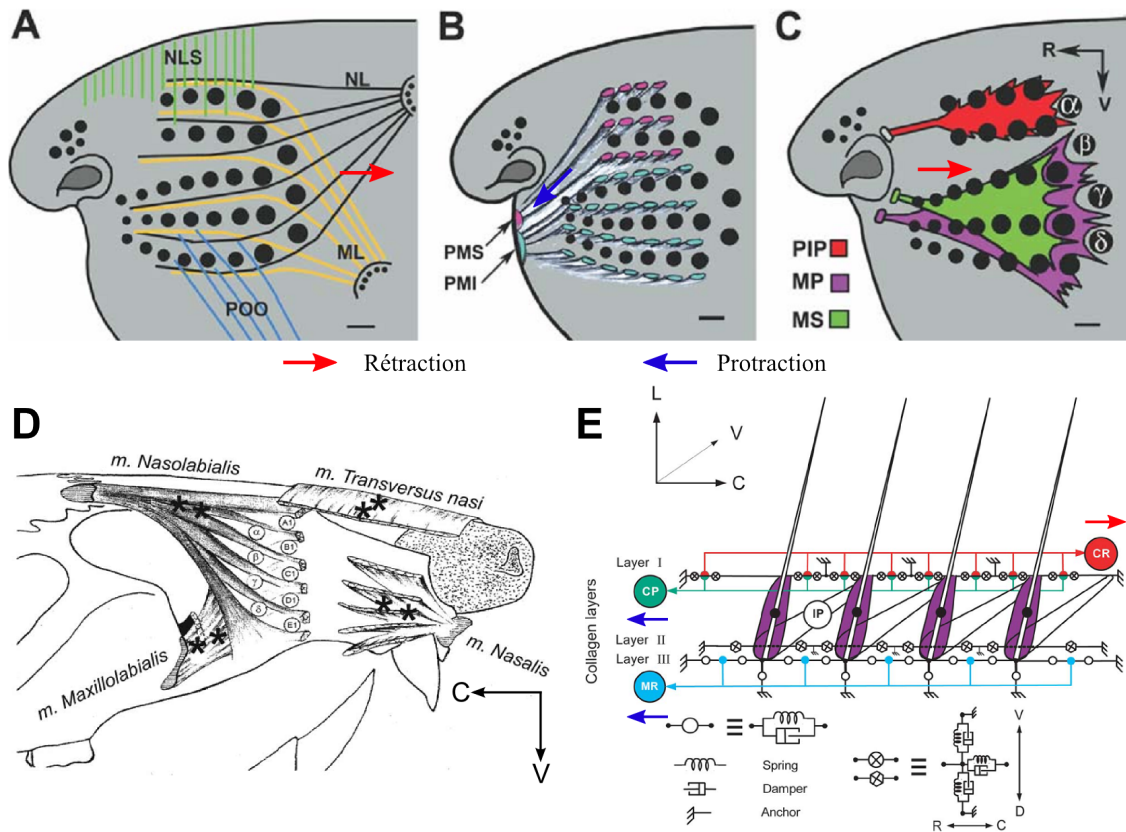


FIGURE I.5 – A-C, Représentation schématique des muscles insérés dans le tissu mystacial de rat. Barre d'échelle : 1 mm. A, Muscles superficiels. ML, *M. maxillo-labialis*. NL, *M. nasolabialis*. NLS, *M. nasolabialis superficialis*. POO, sous-muscle du *M. buccinatorius*. B, Muscles profonds induisant la protraction. PMI et PMS, sous-muscles du *M. nasolabialis profundus*. C, Muscles profonds induisant la rétraction. PIP, MP et MS, sous-muscles du *M. nasolabialis profundus*. D, Schéma de la musculature extrinsèque du tissu mystacial. Le *M. nasolabialis* s'attache dorso-caudalement aux vibrisses et projette superficiellement sous la peau. Le *M. maxillo-labialis* s'attache ventro-caudalement aux vibrisses et le *M. nasolabialis* rostralement. Le *M. nasalis* s'attache rostralement aux vibrisses proche du nez de l'animal et se prolonge caudalement vers les parties profondes des follicules. *M. transversus nasi* plonge transversalement de manière superficielle le long du museau. E, Dessin schématique représentant un modèle biomécanique possible. Les vibrisses d'une rangée sont représentées en position de repos. Les différents couches du tissu mystacial (I, II et III) sont symbolisées. CP, partie du corium où sont attachés les muscles de protraction (ligne et cercles verts). CR, partie du corium où sont attachés les muscles de rétraction (ligne et cercles rouges). IP, muscles intrinsèques. MR, plaque où sont attachés muscles de protraction (ligne et cercles bleus). Le centre de masse de chaque vibrisse est représenté par un cercle noir plein. Les cercles vides symbolisent un ressort couplé avec un amortisseur, circuit modélisant l'élasticité du tissu le long de l'axe rostro-caudal (R-C). Les cercles avec une croix et les hexagones représentent l'équivalent selon les axes rostro-caudal (R-C) et dorso-ventral (D-V) dans les couches I et II. Les ancrages hachurés indiquent des sites non élastiques du tissu mystacial. L, latéral (= distal). A-C, Adapté de Haidarliu et al., 2010 [8]. D, Adapté de Hill et al., 2008 [9]. E, Adapté de Haidarliu et al., 2011 [10].

raison de la différence de diamètre le long du cône, une petite force appliquée près de la pointe d'une vibrisse peut facilement déformer l'extrémité de la vibrisse. Cette caractéristique permet d'obtenir un petit rayon de courbure local (grande courbure) au point de contact quand la vibrisse touche une texture. Nous avons étudié par la suite l'impact de ce rayon de courbure local sur la transduction d'une topographie par la vibrisse (Partie IV,2). Remarquons enfin que seule une vibrisse courte se déformera jusqu'à sa base, alors que de longues vibrisses avec un diamètre important à la base seront plus rigides et ne transmettront pas forcément la déformation jusqu'au follicule.

La croissance des vibrisses se fait par kératinisation de cellules qui s'agglomèrent à la vibrisse dans le follicule [54, 66]. Cette croissance des vibrisses est linéaire. La pousse des vibrisses chez le rat est d'1.5 mm par jour (1 mm chez la souris). Les vibrisses les plus longues croissent ainsi durant environ 3 semaines, puis arrêtent leur croissance en moins d'une semaine durant laquelle la seconde vibrisse commence à pousser. 3 semaines plus tard, la vieille vibrisse tombe pour être définitivement remplacée par la nouvelle. Ce qui est fascinant, c'est la pousse synchronisée d'une vibrisse donnée sur les deux faces de l'animal. Des mesures quotidiennes ont montré que la pousse d'une vibrisse homologue était désynchronisée au bout de 8 mois de 2 mm (*i.e.* 2 jours), soit une désynchronisation de moins d'1% [59]. Durant la croissance de la seconde vibrisse à l'intérieur du follicule, la vibrisse la plus âgée est progressivement expulsée vers l'orifice du follicule, tandis que la nouvelle vibrisse grandit à partir de la papille vibrissale (Figure I.8). Dans l'ensemble de nos études portant sur des animaux anesthésiés, nous avons coupé la vibrisse en croissance (la plus courte) afin de s'affranchir de la variabilité de morphologie des vibrisses dont la pousse est incomplète.

2.2.2 Les mécanorécepteurs dans le follicule

Le FSC reçoit de nombreuses fibres afférentes depuis le ganglion trigéminal (TG). Le nombre de fibres afférentes par follicule est estimé à 150-200 chez le rat [54, 67] et entre 50 et 200 chez la souris [68, 69], soit environ 6000 pour l'ensemble des macrovibrisses d'un côté du museau, à comparer avec les 17000 afférences tactiles d'une main humaine [70]. L'organisation générale du FSC et des nerfs afférents est extrêmement conservée entre espèces depuis le chat jusqu'à la souris, en passant par le rat, la musaraigne, le hamster, le lapin, le gerbille ou encore le chinchilla [13]. Les neurones du ganglion trigéminal innervent l'ensemble de la face de ces animaux via le nerf trigéminal. Ce dernier se sous-divise en plusieurs nerfs, dont le nerf maxillaire. Une des sous-divisiones du nerf maxillaire est le *N. infraorbitalis* (ou nerf infraorbital, IoN) qui innerve l'ensemble du tissu à la base des vibrisses. Le *N. infraorbitalis* est le plus gros nerf périphérique chez la souris [12]. A l'approche du tissu mystacial, il se ramifie en autant de nerfs que de rangées (Figure I.9A). Chacun de ces nerfs va remonter une rangée de vibrisses selon l'axe caudo-rostral, en donnant lieu à deux branches pour chaque follicule. La première est le nerf folliculaire (ou nerf vibrissal profond, DVN) qui va pénétrer le follicule dans sa partie caudale médiane (Figure I.2C et I.9B) tandis que le second, le nerf dermique, remonte proche de la peau et projette sur le corps conique du follicule via le nerf vibrissal superficiel (SVN) (Figure I.9B).

Chaque neurone du TG innervant une vibrisse n'est associé qu'à un seul follicule, d'où le caractère monovibrissal de la réponse de ces neurones [71]. Leurs axones peuvent avoir une gaine de myéline (fibres A) ou ne pas en disposer (fibres C). Les axones sans myéline interviennent dans les sensations de plaisir ou de douleur chez les mammifères [72]. Étant donné que nous nous intéressons ici à la perception sensorielle, nous ne les considérerons pas dans cette description. Les axones à myéline projetant sur les follicules sont principalement de 2 types chez le rat : à terminaisons lancéolées ou à terminaison de Merkel. Nous verrons que cette classification n'est pas exhaustive mais décrit une grande partie des mécanorécepteurs observés au niveau du follicule (Table I.1). Les terminaisons lancéolées, qui réalisent la mécanotrans-

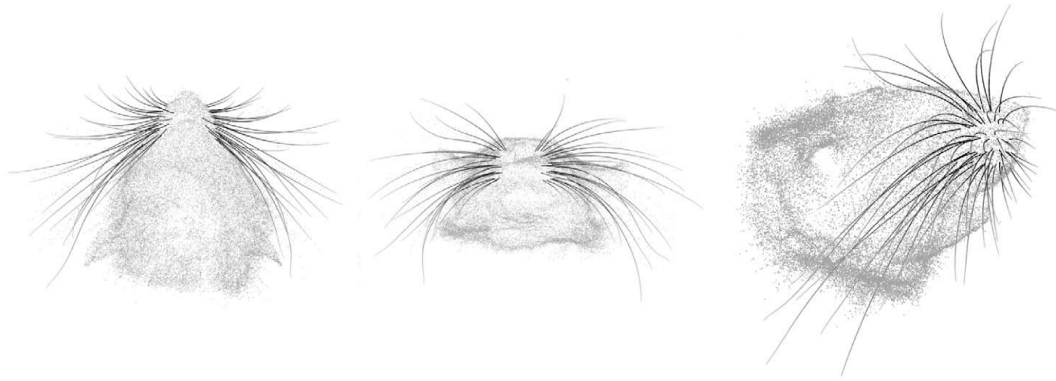


FIGURE I.6 – Scan 3D d’une tête de rat. Tiré de Towal et al., 2011 [11].

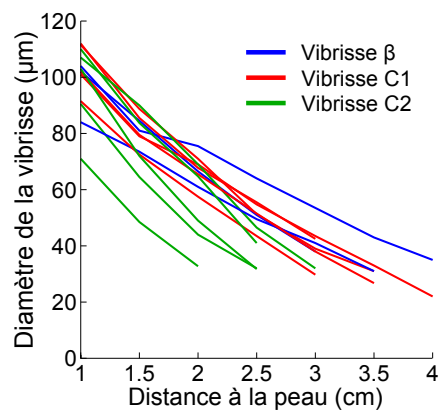


FIGURE I.7 – Conicité des vibrisses β , C1 et C2. Mesures de diamètre vibrissal réalisées en microscopie optique (n = 6 rats). Données du laboratoire.

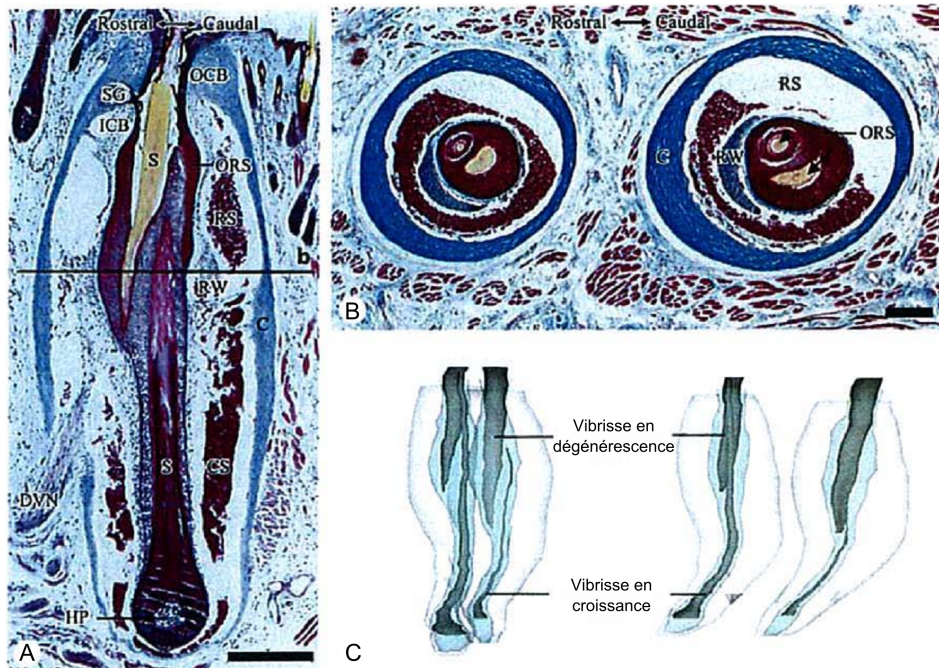


FIGURE I.8 – Complexe follicule-sinus de vibrisses doubles. A, Coupe sagittale d'un follicule pourvu de deux canaux folliculaires. B, Coupe transverse montrant deux canaux folliculaires et deux vibrisses. Une des vibrisses, en croissance, présentent une section circulaire (tête de flèche noire) tandis que la seconde, en dégénérescence, a une section aplatie (flèche noire). C, Vues antérieures et latérales de vibrisses doubles. CS, sinus caverneux. DVN, nerf vibrissale profond. HP, papille vibrissale. ICB, corps conique interne. OCB, corps conique externe. SG, glande sébacée. RS, sinus annulaire. RW, ringwulst. S, vibrisse. ORS, gaine épithéliale externe. Barre d'échelle : 200 μ m. Adapté de Kim et al., 2011 [5].

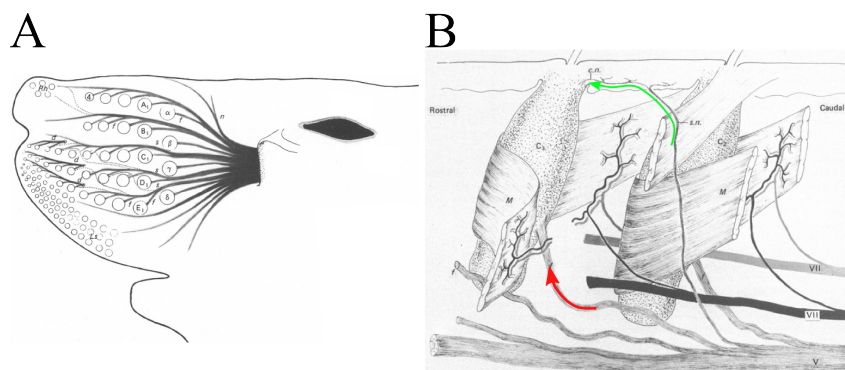


FIGURE I.9 – A, Schéma de la distribution des branches du nerf infraorbital aux différentes régions du museau chez la souris. Le tiers ventrolatéral du nerf projette sur la région des follicules labiaux (Ls) (dont les microvibrisses). Les deux tiers dorso-médians se divisent en cinq nerfs qui pénètrent ventralement à chacune des cinq rangées (de A à E) de vibrisses mystaciales. Ces nerfs longent les follicules en les innervant via les nerfs vibrissaux (f). Les nerfs des rangées C, D et E sont composées de deux sous-divisions, une superficielle (s) et une profonde (d). Io, nerf infraorbital. Rh, follicules rhinaux. So, follicules supraorbitaux. n, nerf nasal. B, Schéma de deux follicules voisins (C2 et C3) avec leur afférences motrices et sensorielles. Les deux branches du nerf facial moteur (VII) envoient des projections aux muscles intrinsèques (M). Le nerf innervant une rangée de vibrisse (V) se divise en un nerf vibrissal profond (f, flèche rouge) et un nerf vibrissal superficiel (s.n., flèche verte) qui atteignent tous deux le follicule dans leur partie postérieure. Adapté de Dorfl et al., 1985 [12].

duction, sont allongées et recouvertes de prolongements de cellules de Schwann [73]. Elles sont sensibles à l'étirement [74]. Les terminaisons de Merkel sont associées à des cellules de Merkel, au cytoplasme très dense. Le complexe terminaison de Merkel/cellule de Merkel est le siège de la mécanotransduction [75] et est préférentiellement activé par des contraintes de compression [13]. Ces terminaisons constituent une des branches du T axonal de chaque neurone du TG ; la seconde branche du T projette sur les noyaux trigéminaux mésencéphaliques, étape suivante du traitement sensoriel tactile.

Mosconi et al. ont décrit les mécanorécepteurs terminant les axones des nerfs vibrissaux superficiels (Table I.1). Ceux-ci pénètrent le corps conique intérieur et sont pourvus de terminaisons lancéolées (~10 par follicule) qui enserrant en anneau la structure [73]. Une étude ultérieure a précisé que les fibres des SVN projetant sur le bourrelet épidermique ont des terminaisons de Merkel [53] (Figure I.2A). Le reste des axones des SVN innervent la peau intervi-brissale, notamment via des terminaisons libres [73].

Le nerf vibrissal profond pénètre le follicule sur sa face caudale, en position médiane. Sur la Figure I.2, on peut voir les ramifications du DVN qui se partagent entre les régions du sinus annulaire et du sinus caverneux (Table I.1). La région du sinus annulaire est la plus richement innervée de tout le FSC : a) la gaine mésenchymateuse est recouverte de terminaisons lancéolées disposées en « dents de fourchette » pointant vers l'apex du follicule (~20 axones par follicule [67]) et b) les fibres afférentes pénètrent la membrane basale pour s'associer à des cellules de Merkel (environ 15 par afférence [67]) dans la gaine épithéliale externe. Les zones délimitées par chaque terminaison de Merkel sont ici très circonscrites, un peu comme des pièces de puzzle qui s'emboîteraient [53], ce qui laisse suggérer une forte sensibilité à la direction de déflexion de la vibrisse. Le sinus caverneux est parsemé de différents type de terminaisons, notamment des terminaisons à bouts libres et de Ruffini. Leur localisation dans des zones où la membrane basale et la gaine mésenchymateuse sont particulièrement épaisses laisse à penser que ces mécanorécepteurs vont répondre à des translations du follicule plutôt qu'à des déflexions vibrissales [53].

Nous pouvons ici revenir sur deux points remarquables quand on compare l'organisation des FSC chez différentes espèces. Tout d'abord, seules les espèces « whiskant » présentent une innervation notable au niveau du corps conique interne (le chat, le lapin et le cochon d'Inde en sont par exemple quasiment dépourvus). Il n'est pas à exclure que ces neurones à terminaisons lancéolées soient impliqués dans la proprioception du whisking. Ensuite, le nombre de fibres afférentes dans le nerf vibrissal profond est étonnamment conservé entre espèces. Rice et al. ont dénombré des écarts inférieurs à 20% dans le nombre d'axones de ce nerf pour des espèces très diverses [13].

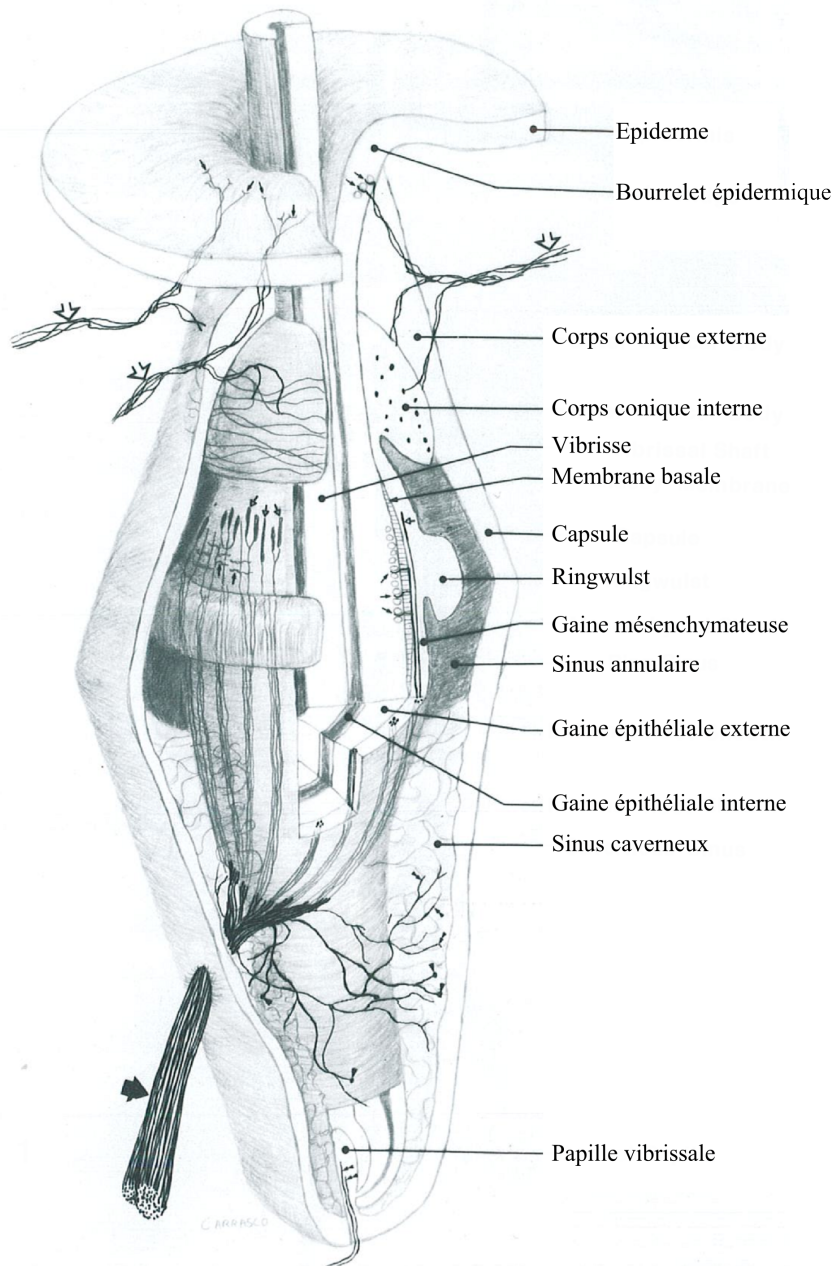


FIGURE I.10 – Vue schématique d'un complexe follicule-sinus de rat et de l'innervation de ses différentes structures. Sur la partie gauche du diagramme, seule la capsule a été retirée pour laisser en place l'organisation tridimensionnelle de l'innervation fournie par les nerfs vibrissaux profond (grosse flèche noire) et superficiel (grosses flèches blanches). Sur le côté droit, plusieurs couches du follicule ont été enlevées (vibrisse, épiderme, gaine épithéliale interne et externe, membrane basale, corps conique interne, ringwulst, gaine mésenchymateuse et papille vibrissale) afin d'illustrer la position des terminaisons nerveuses. Les types de terminaisons nerveuses sont indiquées : terminaisons de Merkel (petites flèches noires), terminaisons lancéolées (petites flèches blanches), terminaisons de Ruffini, terminaisons libres (têtes de flèches simples et doubles). Adapté de Rice et al., 1986 [13].

Localisation le long de la vibrisse (à partir de la papille vibrissale)	Nerf vibrissal profond				Nerf vibrissal supérieur	
	Sinus caverneux	Gaine épithéliale externe	Gaine mésenchymateuse	Gaine més. Ringwulst	Corps conique interne	Bourrelet épidermique
Type de mécanorécepteurs	FNE, Ruffini	Merkel	lancéolées	en forme de club	lancéolées	Merkel
Distribution le long de la circonférence de la vibrisse	Diffuse	Très circonscrite		Peu circonscrite	Très diffuse	Très diffuse
Particularités		Cellules de Merkel très proches de la vibrisse			Présent uniquement chez les espèces whiskant	Cellules de Merkel peu proches de la vibrisse

TABLE I.1 – Distribution des mécanorécepteurs le long du FSC chez le rat [13, 73, 53]

On peut diviser les types de réponse électrophysiologique à des stimuli mécaniques observés dans le TG en deux classes. Les cellules du ganglion trigéminal à adaptation lente (SA) maintiennent leurs réponses pour des stimuli prolongés tandis que les cellules à adaptation rapide (RA) voient leur réponse s'atténuer rapidement. On peut aussi dire que les cellules SA répondent à des stimuli continus tandis que les cellules RA vont plutôt encoder des stimuli variant rapidement. Les neurones du TG ne présentent que peu ou pas d'activité spontanée. Un tiers des neurones enregistrés dans le TG sont des neurones à adaptation rapide (RA) [13], et ce quel que soit la vibrisse innervée par le neurone ganglionnaire [76]. L'étude que nous avons réalisée sur la réponse des vibrisses à des stimuli élémentaires tel qu'un choc isole deux composantes des variations de courbure en base de vibrisse : une rapide, due à des événements dynamiques, susceptibles de déclencher la réponse des cellules RA et une plus lente, résultant de l'évolution quasi-statique du profil de la vibrisse. Cette dernière évoque vraisemblablement l'activité des cellules SA (Partie III,2).

Le manque d'une caractérisation précise du lien entre mécanorécepteurs et réponse électrophysiologique réside dans le fait qu'il est très délicat d'enregistrer la réponse des mécanorécepteurs tout en visualisant ce qu'il se passe au niveau du follicule. Même dans une préparation de follicule isolé [77, 78], il n'est pas possible de visualiser la terminaison des fibres afférentes du TG enregistrées. C'est pourquoi il existe toujours une incertitude sur le site précis où se fait la mécanotransduction (transformation de l'énergie mécanique du stimulus en énergie électrique des potentiels d'action) dans le cas des mécanorécepteurs SA. Pour certains, les premiers potentiels d'action en réponse à un stimulus mécanique seraient produits par les cellules de Merkel [79]. Toutefois les cellules SA du ganglion trigéminal peuvent répondre avec un potentiel d'action à chaque cycle d'une stimulation sinusoïdale à 1200 Hz [75]. En raison de l'impossibilité des synapses chimiques à assurer une transmission à cette fréquence et de l'absence de synapse électrique reportée entre les cellules de Merkel et les terminaisons des fibres afférentes, les auteurs ont donc conclu que ce serait à l'extrémité des fibres afférentes de Merkel que prendrait place la mécanotransduction proprement dite. Ogawa réconcilie ces deux points de vue dans une revue où il réunit des éléments indiquant les cellules de Merkel seraient responsables de la

réponse tonique à un stimulus mécanique tandis que les terminaisons des fibres afférentes produiraient la composante phasique de la réponse SA [80]. Les cellules de Merkel pourraient aussi avoir un rôle trophique vis-à-vis des terminaisons de Merkel voire de modulation en relâchant des neuropeptides sur ces mêmes terminaisons [81].

Gottschaldt et al. ont enregistré l'activité électrique de neurones du TG tout en excisant du tissu mystacial le follicule associé [77]. Cette dissection ne change que de manière quantitative la sélectivité à la direction des neurones enregistrés. Ils ont ainsi directement pu stimuler mécaniquement les pourtours du follicule. Cela leur a permis de démontrer que les neurones SA déchargeaient pour une stimulation sur le côté du follicule opposé à la direction de déflexion préférée, tandis que les neurones RA avaient une décharge beaucoup moins spécifique. De plus, l'ouverture du sinus annulaire affectait la réponse des cellules RA mais pas celle des cellules SA, indiquant une localisation des neurones à adaptation rapide au niveau du sinus annulaire et de la gaine mésenchymateuse sous-jacente. Pour ces raisons, les neurones à terminaisons de Merkel sont décrits comme des cellules SA tandis que les neurones à terminaisons lancéolées sont classiquement vus comme des cellules RA (Table I.2).

Dans une étude très complète, Lichtenstein et al. ont montré qu'une large proportion des cellules du TG (81 %) est sélective à la direction de déflexion de la vibrisse. Toutefois, les neurones SA présentent une très forte sélectivité, c'est-à-dire sont activés par des déflexions de directions comprises dans une gamme de 45 à 90°. Au contraire, les neurones RA répondent à quasiment toutes les directions de déflexion à l'exception des directions comprises dans une gamme de 45 à 90° [74] (Table I.2). Autrement dit, les cellules à adaptation rapide, quoique sélective à la direction de déflexion, répondent à une gamme de stimuli plus large que les cellules à adaptation lente.

La mise en relation des terminaisons supposées des neurones SA et RA permet de comprendre cette observation. Le sinus annulaire étant la région du FSC la plus innervée, on peut faire l'approximation que la plupart des neurones SA enregistrés dans le TG ont une arborisation de terminaisons de Merkel au périmètre restreint au niveau du sinus annulaire. Similairement, les neurones RA sont associés à des terminaisons lancéolées à la répartition plus diffuse autour de la gaine mésenchymateuse. Lors d'une stimulation, la vibrisse comprime une zone assez réduite de la gaine épithéliale externe dans le sens opposé à sa déflexion, activant spécifiquement les terminaisons de Merkel qui y sont localisées. Par contre, les contraintes d'étirement vont déformer une région beaucoup plus large de la gaine mésenchymateuse externe, en négatif de la zone de compression et du même côté que la direction de déflexion vibrissale. L'étrange forme en C du ringwulst pourrait ici amplifier ce phénomène en répartissant les contraintes sur une plus large zone de la gaine mésenchymateuse, au contact de laquelle elle se trouve, même si aucune preuve ne vient étayer cette hypothèse [13].

Type de terminaisons au niveau du follicule	Merkel	lancéolées	Ruffini	FNE
Contrainte physique déclenchant une réponse	Compression	Etirement	Etirement	

Type de réponse électrophysiologique	SAI	RA	SAII	SA/RA
Sélectivité à la direction	haute (<90°)	basse (<300°)		
Seuil de réponse en amplitude	haut	bas		
Seuil de réponse en vitesse	bas	haut		

TABLE I.2 – Relation entre les mécanorécepteurs et les types électrophysiologiques [74, 13, 77, 82, 53, 67]

Des enregistrements du TG réalisés chez le rat en comportement ont montré que toutes les

cellules du ganglion augmentaient leur taux de décharge durant le whisking dans l'air ou au contact d'une surface [83]. Cela complexifie le tableau dressé jusqu'à présent car chaque mécanorécepteur convoie potentiellement de l'information sur le mouvement de la vibrisse, que ce soit un déplacement auto-généré (whisking) ou induit par un objet ou une surface. Toutefois, les neurones SA augmentait 3 fois plus leur taux de décharge durant le whisking dans l'air que les neurones RA. A l'inverse, par rapport aux cellules SA, les cellules RA augmentait 5 fois plus leur taux de décharge durant le whisking sur une texture que dans l'air, même si au final le taux de décharge des mécanorécepteurs SA et RA était similaire lors du whisking sur une surface (~130 Hz). La diversité de localisation des mécanorécepteurs et de leur type établit dès le premier étage dans la chaîne de traitement neuronal de l'information des possibilités d'encodage très vastes de la dynamique de la vibrisse. La vitesse et le temps d'application du stimulus vont par exemple activer différenciellement les mécanorécepteurs. Il est donc nécessaire de caractériser de manière précise la réponse d'une vibrisse à une stimulation.

2.2.3 Chaîne de traitement de l'information tactile

Les neurones primaires du TG sont des neurones dits pseudo-unipolaires, ou encore à axone en T, c'est-à-dire que leur axone se divise rapidement en deux branches, une allant à un follicule, tandis que la seconde conduit les potentiels d'action générés à la terminaison mécanoréceptrice jusqu'aux noyaux trigéminaux. L'information sensorielle va ensuite se propager au thalamus et enfin au cortex somatosensoriel primaire S1 (Figure I.11). Dans ces différents étages (noyaux trigéminaux jusqu'au cortex), on observe des structures architectoniques spatialement très définies et denses en corps cellulaires [84, 85]. Une stricte correspondance entre l'arrangement des follicules sur la face de l'animal et celui de ces structures indique un traitement sensoriel en module de l'information tactile provenant de chaque vibrisse. Cette somatotopie repose sur un substrat de connexion qui ségrège l'information de chaque vibrisse. La Figure I.11 montre combien les différents follicules sont clairement distingués dans les cartes somatotopiques du thalamus et du cortex. En raison de la forme tridimensionnelle en tonneau de cet amas de corps cellulaires dans la couche 4 de S1, ces structures sont nommées des tonneaux. Tous les neurones d'un tonneau répondent préférentiellement à la stimulation d'une vibrisse donnée [84, 86], bien que nombre de ces neurones répondent à un plus grand nombre de vibrisses [87]. Entre ces tonneaux sont définies des zones moins denses en corps cellulaires, les septa.

Le ganglion trigéminal présente aussi une somatotopie, quoi que plus floue que dans les autres étages du traitement sensoriel [76], sans doute en raison du fait que les faisceaux de fibres innervant chaque follicule contiennent des axones provenant des follicules de vibrisses adjacentes [88]. De plus, les nerfs vibrissaux supérieurs peuvent parfois innerver un follicule voisin, pouvant ainsi flouter la somatotopie du TG.

Au niveau du tronc cérébral, les noyaux trigéminaux peuvent être globalement décomposés en deux structures : le noyau trigéminal principalis, dit PrV et le noyau trigéminal spinal, dit SpV, lui-même sous-divisé en oralis (SpVo), interpolaris (SpVi) et caudalis (SpVc). Ces noyaux trigéminaux donnent lieu à quatre voies parallèles d'acheminement de l'information tactile jusqu'au cortex, chacune avec son propre schéma de connexion indépendant.

Considérons tout d'abord la voie lemniscale. Cette dernière émerge depuis le PrV et montent au noyau thalamique ventro-postéro-médian dorso-médian (VPMdm). D'un côté, certains neurones du corps du VPMdm (VPMc) projettent sur les tonneaux de la couche 4 du cortex somatosensoriel primaire associé aux vibrisses (vS1). D'un autre côté, les cellules de la tête du VPMdm (VPMh) envoient leur terminaisons sur les septa, situés entre les tonneaux de la couche 4 du vS1. Ensuite, la voie paralemniscale est constituée du SpVir (partie rostrale du SpVi) qui projette sur la partie médiane du complexe postérieur du thalamus (POm) dont les afférences vont innerver les couches 1 et 5 du vS1. Pour finir, la voie extralemniscale émerge de la partie caudale du SpVi (SpVic). Elle diverge donc de la voie paralemniscale et projette sur le VPM

ventrolatéral (VPMvl) puis sur les cortex somatosensoriels primaires et secondaires (S1 et S2). Une très bonne revue de cette anatomie a été écrite par M. Deschênes et N. Urbain en 2009 dans Scholarpédia (Vibrissal afferents from trigeminus to cortices).

Il a été proposé que les voies paralemniscales et lemniscales ségrégeraient les mouvements vibrissaux de basse et haute fréquence [89]. La voie paralemniscale fournirait une information sur la position de la vibrisse durant un cycle de whisking ; la voie extralemniscale convoie une information sur le toucher [90]. Combiner une information sur le timing d'un choc avec le signal de whisking permettrait au système nerveux de déduire la position d'un objet rencontré par la vibrisse (Partie III). La voie lemniscale quant à elle porterait à la fois un signal de whisking et de toucher [90] mais serait aussi impliquée dans l'encodage du signal de texture, via les hautes fréquences de vibration de la vibrisse [89]. Nous décrivons dans la suite de ce manuscrit une composante rapide et une lente de la dynamique vibrissale en réponse à un choc durant le whisking (Partie III,2) ainsi que les oscillations rapides de la vibrisse induites par une texture (Partie IV,2). Il est pertinent d'investiguer de telles propriétés de la vibrisse puisque les mécanorécepteurs en base de vibrisse vont ségréger les informations tactiles pour les acheminer vers ces trois différentes voies.

2.2.4 Résonance des vibrisses

Les vibrisses sont des poutres élastiques coniques. En réponse à une excitation, elles peuvent exhiber des oscillations de résonance, à une fréquence caractéristique [91, 15]. Ces oscillations ont été largement étudiées en raison de leur implication potentielle dans l'encodage de stimuli au niveau périphérique. Une première approche consista à mesurer les fréquences de résonance d'une vibrisse libre, à la fois ex-vivo et chez l'animal anesthésié. Le fait que les vibrations observées soient de haute fréquence (90-700 Hz ; Figure I.12) est particulièrement intéressant pour l'encodage neuronal que cela rend possible. Rappelons que les mécanorécepteurs sont capables de répondre à chaque cycle d'un stimulus vibrissale sinusoïdale de 1 kHz [75, 92] et que les neurones du cortex en tonneaux pourraient suivre des fréquences jusqu'à 700 Hz [93]. Ces mesures ont aussi permis de quantifier l'amortissement des oscillations vibrissales. Cet amortissement doit pour une large partie se faire au niveau du follicule et du tissu mystacial, dont les fibres de collagène peuvent jouer, suivant leur organisation, un rôle d'amortisseur (voir plus haut en 2.1).

Une approche classique pour étudier des objets résonants est la décomposition en mode [94]. Les modes résonants caractérisent à la fois le profil spatial de déformation de la vibrisse, ainsi que ses caractéristiques temporelles. Ces modes et leurs fréquences associées dépendent de plusieurs facteurs, depuis l'angle de conicité jusqu'à la longueur libre de vibrisse, tout en prenant en compte les conditions au bord. Les contraintes exercées sur la base de la vibrisse, enserrée dans le follicule, vont varier en fonction de la tension des muscles ou encore de la pression qui peut y être exercée par les sinus sanguins. Pareillement, la configuration du contact (ponctuel ou non, glissant ou non,...) va aussi déterminer les modes de vibration. La Figure I.13 illustre comment des conditions au bord variables vont déterminer le profil spatial de déformation d'un objet. Nous développerons ultérieurement le calcul des modes et de leur fréquences associées dans le cas de la vibrisse (Partie III,2). Remarquons en passant que la mécanique d'un tel senseur intéresse aussi le champ de la robotique, notamment dans la détection des formes [95, 96, 97], des distances [98, 99] ou encore des textures [100, 101, 102].

Si ces approches ont apporté des informations sur la biomécanique pure de la vibrisse, une question essentielle reste de savoir si ces oscillations sont d'une quelconque valeur perceptuelle pour l'animal [103]. Il est vrai que la résonance d'une vibrisse permet d'amplifier des oscillations haute-fréquence de basse amplitude. Les neurones de la voie somatosensorielle semblent préférentiellement encoder la vitesse du mouvement de la vibrisse [104, 105], l'amplification due à la résonance déclenche donc des potentiels d'action dans le système nerveux central

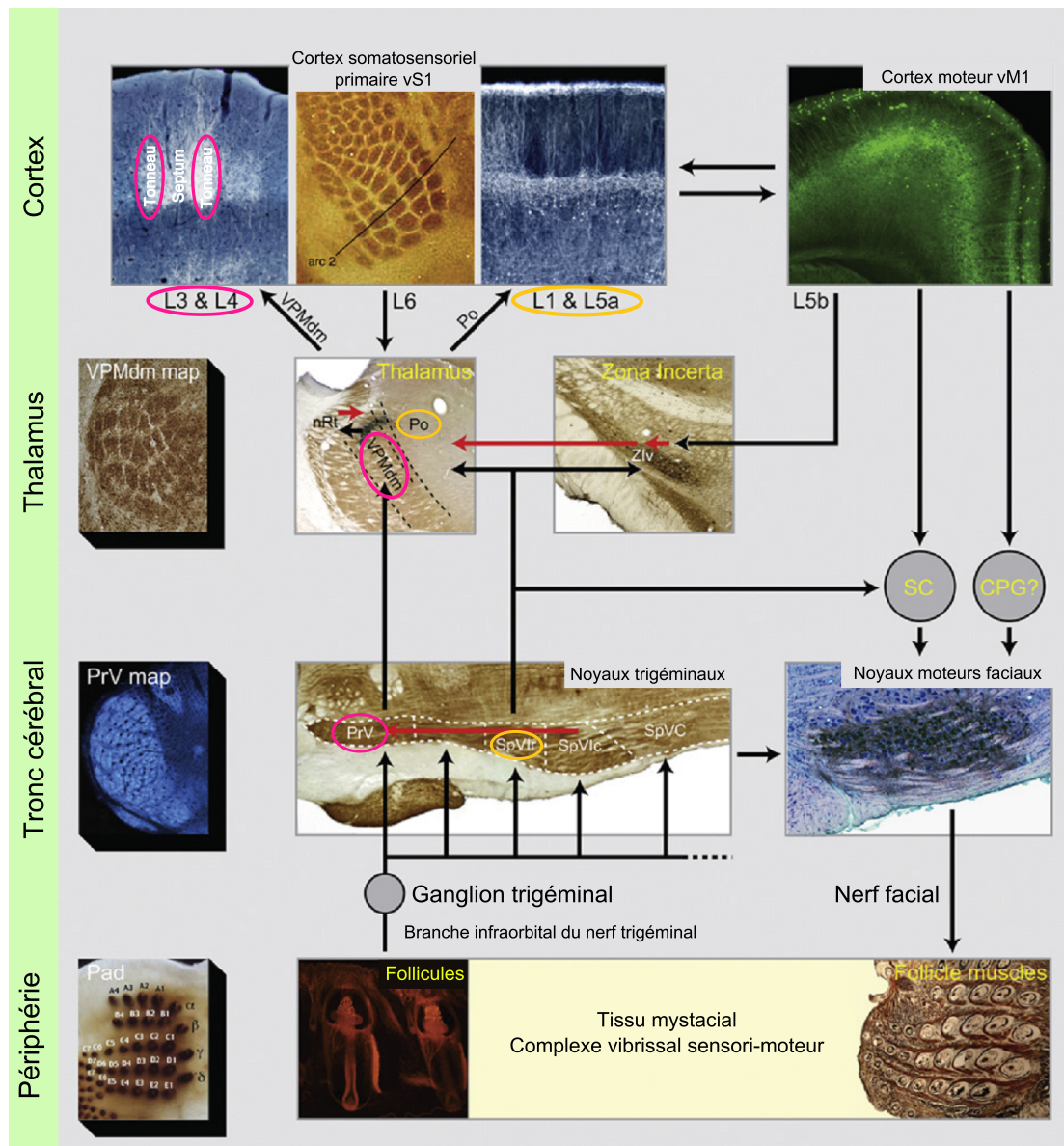


FIGURE I.11 – Schéma de l’anatomie des deux voies parallèles du système sensorimoteur vibrissal. Seules les voies depuis les vibrisses jusqu’au cortex via le tronc cérébral et le thalamus sont représentées. Le nom des structures du tronc cérébral, du thalamus et du cortex impliquées titrent chaque cliché (microscopie optique). Les flèches noires indiquent des projections excitatrices tandis que les flèches rouges symbolisent des projections inhibitrices. Les structures dont les noms sont entourées en rose sont des relais de la voie lemniscale passant par le VPMc, tandis que celles entourées en jaune appartiennent à la voie paralemniscale (voir texte). SC, colliculus supérieur. CPG, générateur central de rythme du whisking localisé dans le tronc cérébral. Adapté de Kleinfeld et al., 2011 [14].

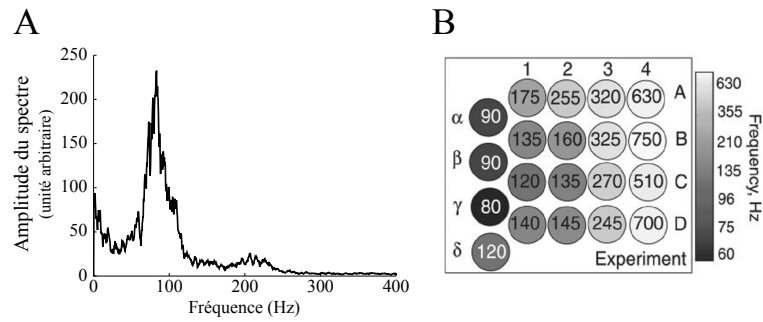


FIGURE I.12 – Résonance des vibrisses de rat. A, Spectre fréquentiel du déplacement d'un point d'une vibrisse (C1) en glissement sur une texture. Le pic de résonance du 1^{er} mode est dominant tandis que le 2^{ond} mode est visible autour de 200 Hz. Données du laboratoire. B, Carte de la fréquence de résonance des vibrisses mystaciales chez un rat. Les fréquences sont obtenues en agitant à différentes fréquences la vibrisse à l'aide d'un actuateur piézoélectrique proche de sa pointe. Tiré de Neimark et al., 2003 [15].

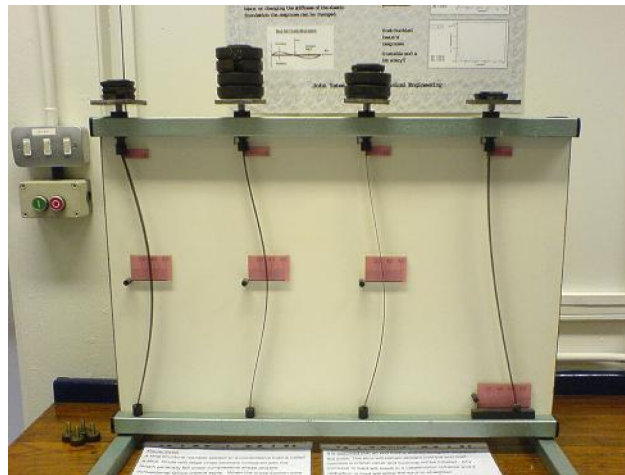


FIGURE I.13 – Quatre cylindres de même section mais pourvus de conditions aux bords différentes exhibent des profils spatiaux de déformation différents. De gauche à droite et de bas en haut, les conditions aux bords sont : position fixée/position fixée, tangente nulle/tangente nulle, position fixée/tangente nulle, libre/tangente nulle. Les poids posés sur les plateaux permettent de varier la force appliquée à l'extrémité. Tiré du site internet de la School of Mechanical, Aerospace and Civil Engineering, Manchester University.

[106, 107]. Suite à cela, il a été suspecté une implication des propriétés de résonance de la vibrisse dans la transduction des textures. Comme on est en droit de s'y attendre, la friction d'une vibrisse sur une surface texturée (papier de verre par exemple) excite la vibrisse qui va résonner, principalement à sa fréquence intrinsèque [15, 30]. Une hypothèse du codage de l'identité des textures complètement basée sur la résonance des vibrisses a été proposée [15] mais s'est vue invalidée par la suite [30] (voir Partie IV,1.2). Il n'en reste pas moins que le caractère résonant du senseur façonne ses oscillations [29] et qu'il est donc nécessaire de comprendre comment ce phénomène advient, ce que nous avons fait dans le cas d'un choc, d'un détachement (Partie III) et d'un glissement sur un texture (Partie IV). On peut aussi imaginer divers autres contextes éthologiques où la résonance des vibrisses pourrait être mise à profit par un rongeur. Ainsi en est-il de la détection de bord [91], de son [108] ou encore de vibrations du sol provoquées par les pas d'un animal au-dessus du terrier [109] ou même de déplacements d'air induits par l'approche d'un congénère, d'une proie ou d'un prédateur. Quoi qu'il en soit, la biomécanique de la vibrisse est un élément nécessaire pour la compréhension du codage neuronal des stimuli, en aval.

Stratégie et objectifs

Ce rapide tour d'horizon sur la manière dont le rat collecte et acquiert de l'information tactile est à la croisée de l'éthologie du rat, des caractéristiques biophysiques des vibrisses et de l'anatomie des follicules à leur base. Cela met en lumière comment la perception tactile de cet animal se construit sur des informations déterminées à la fois par son comportement, son anatomie et par les conditions de contact des senseurs avec l'environnement proche. On comprend alors pourquoi il est essentiel de caractériser de manière précise :

- les stratégies d'exploration qu'utilise le rat pour positionner ses vibrisses par rapport à son environnement. Ainsi, à la fois la locomotion de l'animal et les mouvements propres des vibrisses (mouvement de whisking) déterminent les conditions dans lesquels les senseurs vont récolter de l'information tactile.
- la manière dont ces organes senseurs produisent et transmettent un signal mécanique pertinent pour les mécanorécepteurs situés à la base de la vibrisse. Ce signal mécanique est interprété par le système nerveux central qui peut en extraire des informations, par exemple la position de l'objet touché par rapport à la tête de l'animal ou encore la granulométrie des textures palpées.

C'est en fonction de ces constatations que nous avons pensé la démarche de cette thèse. Dans cette démarche, nous nous sommes posés les objectifs suivants :

- caractériser l'interaction entre la locomotion du rat et le whisking
- établir un modèle biomécanique permettant de comprendre et de prédire les déformations dynamiques de la vibrisse dans différents contextes (choc, détachement, glissement sur une texture)
- déterminer en quoi les oscillations vibrissales prédites par un tel modèle sont pertinentes pour les neurones du cortex somatosensoriel des vibrisses.

Dans la suite de ce manuscrit, nous allons présenter des résultats attaquant ces différents objectifs. Ces résultats proviennent principalement de données obtenues par vidéographie basse (60 Hz) et haute vitesses (>1 kHz) ainsi que de développements théoriques sur la biomécanique des vibrisses. Des enregistrements électrophysiologiques corticaux sont aussi analysés.

Nous nous pencherons tout d'abord sur le comportement du rat en situation d'exploration. Nous avons investigué l'influence de la vitesse de locomotion de l'animal sur différents paramètres de mouvement vibrissal, tel que l'intensité du whisking, sa fréquence ainsi que la position moyenne des vibrisses.

Dans la seconde partie de la thèse, nous nous proposons d'étudier la transduction mécanique réalisée par la vibrisse dans des situations de contact avec un objet. Plus particulièrement, nous avons développé un modèle théorique de transduction mécanique dont nous avons comparé les prédictions théoriques avec des mesures expérimentales. Ainsi nous avons pu décrire des événements dynamiques rapides ayant lieu après un choc de la vibrisse sur un objet. Nous mettrons en évidence un couplage mécanique entre vibrisses via le tissu mystacial.

Dans un troisième temps, nous caractériserons les oscillations rapides induites par le glissement de la vibrisse sur une texture de topographie contrôlée. Ces résultats ont été rendus possibles par l'application de notre modèle mécanique à une vibrisse en friction sur une surface.

A la fin de chaque partie et pour conclure cette thèse, nous discuterons nos résultats et mettrons en perspective les travaux effectués et les résultats obtenus.

Deuxième partie

EXPLORATION ET WHISKING

1 Le whisking chez le rat

La récolte d'informations tactiles par les vibrisses ne se cantonne pas à la transduction biomécanique du senseur et des tissus à la base. La cinématique des mouvements vibrissaux détermine l'instant des chocs ainsi que la géométrie des contacts, cette dernière donnée étant critique pour la modélisation ultérieure que nous avons fait de la dynamique vibrissale. Notre première étude des chocs et détachements (Partie III,2) se place dans un contexte de perception active (whisking) et passive (objet rentrant en contact avec une vibrisse) de l'animal. Le second travail portant sur la transduction des textures (Partie IV,2) considère le glissement des vibrisses sur un substrat durant la course du rat. On peut donc en conclure que la cinématique vibrissale qui nous intéresse concerne à la fois la locomotion de l'animal et le whisking. C'est pourquoi nous avons étudié l'influence du déplacement du rat sur les caractéristiques du whisking. Dans un premier temps, nous décrirons les caractéristiques basiques du whisking, puis nous nous pencherons sur le contrôle de l'asymétrie et de l'amplitude du whisking en fonction de l'orientation de la tête et de la proximité d'objets.

1.1 Cinématique du whisking

Durant l'exploration, le rat agit très souvent ses vibrisses dans un mouvement rythmique de whisking. On peut faire le rapprochement avec les mouvements de la main chez l'humain durant l'exploration tactile d'une surface. L'activation séquentielle des muscles extrinsèques et intrinsèques permet des cycles protraction/rétraction de grande amplitude. Quand l'animal explore un environnement où peuvent apparaître des objets nouveaux, le mode prédominant du whisking correspond à des oscillations à des fréquences comprises entre 5 et 15 Hz (Figure II.1) [63, 110]. Ce whisking dit exploratoire s'oppose à un whisking qualifié de fovéal, de plus petite amplitude, à 15-25 Hz (Figure II.1B). Le whisking fovéal semble être limité à des conditions expérimentales très précises où le rat tend son cou pour scanner une région de l'espace, avec ses vibrisses ramassées toutes ensemble. Par contre, on retrouve un whisking aux caractéristiques proches de celle du whisking exploratoire chez plusieurs rongeurs mammifères et même chez les marsupiaux [56]. La vitesse angulaire des vibrisses durant le whisking est estimée aux alentours de 1000-1500°/s, la protraction étant un peu moins rapide que la rétraction (respectivement 1081°/s vs. 1564°/s) [111, 112]. Une approximation de la vitesse relative de la vibrisse sur une surface est d'environ 400 mm/s [113, 114]. La vitesse maximale durant un whisk peut aller de 2000°/s pour la protraction à 4000°/s pour la rétraction [115, 116]. En terme de courbure, la vibrisse a sa concavité tournée vers l'arrière durant la phase de protraction et inversement, durant la rétraction, c'est-à-dire la concavité vers l'avant (Figure II.1A) [16]. Nous n'avons pas pris en compte cette courbure intrinsèque dans nos travaux de modélisation pour des raisons de simplification. Notons qu'il est possible de prendre en compte cette courbure dans les équations décrivant le profil statique de la vibrisse (voir *Méthodes* dans Partie IV,2). Par ailleurs, nous avons considéré que la courbure induite par la pression d'une texture sur la vibrisse durant le glissement prenait le pas sur la courbure spontanée.

Une récente étude démontre la corrélation entre les reniflements du rat (*sniffing*) et les oscillations du whisking pour les mouvements de basse fréquence (<5 Hz) [117]. Ce couplage est vraisemblablement médié par certains muscles du museau qui coordonnent le whisking et le sniffing [118]. D'autres auteurs avaient déjà remarqué la synchronie entre les mouvements respiratoires et vibrissaux [119, 110]. Le centre générateur de ce rythme commun aurait été localisé très précisément dans le tronc cérébral, selon un travail non encore publié de M. Deschênes et D. Kleinfeld. Le cortex moteur associé aux vibrisses (vM1) est aussi impliqué dans la commande motrice de ces muscles [120, 14]. Notons à ce sujet qu'un comportement particulier des vibrisses de tremblement (*tremor*) a été corrélé à l'activité corticale. Ces saccades de petite amplitude sont observées autour de 9 Hz. Des fréquences similaires sont retrouvées dans

l'activité corticale [110, 121]. Une cortectomie abolit ces saccades vibrissales [121]. Il est fort possible que ces saccades n'ait absolument aucune fonction perceptive et soient dues à un état de somnolence, voire à de brèves périodes d'épilepsie [122].

Berg et al. ont étudié l'activité électromyographique (EMG) des muscles intrinsèques et extrinsèques en fonction du type de whisking réalisé par des rats [18]. Les auteurs ont pu montrer comment la rétraction active n'a lieu que durant le whisking exploratoire, tandis que, dans le cas du whisking fovéal, la rétraction était un processus passif, *i.e.* uniquement dû au retour élastique des fibres de collagène après relâchement des muscles intrinsèques (Figure II.1B) [10]. Carvell et al. ont observé que les animaux ne font du whisking qu'avec leurs macrovibrisses alors qu'ils palpent avec les microvibrisses, sans doute en raison de l'absence de musculature propre de ces vibrisses rostrales [63]. Des travaux assez récents ont établi des modèles biomécaniques de l'activité musculaire au niveau du tissu mystacial durant le whisking [9, 123]. Ces travaux ont insisté sur l'importance des muscles extrinsèques pour assurer une rétraction efficace à basse fréquence (*M. nasolabialis* et *M. maxillolabialis*). Pour les fréquences de whisking plus grandes (whisking fovéal), ils ont mis en évidence que seul un point moyen de whisking plus protracté ainsi qu'une rétraction passive permettent d'assurer des amplitudes respectables [9].

Les amplitudes des oscillations durant le whisking exploratoire sont de l'ordre de 40° quand l'animal « whiske » dans l'air [111, 124] mais sont de moindre amplitude (10-15°) durant le contact avec un mur par exemple [114, 20]. Suivant les tâches demandées à un rat, le nombre de cycles de whisking sur un objet ou une texture s'étend de 1 à 6 [125, 126]. Des différences notables dans les caractéristiques du whisking sont apparues en fonction des performances des rats. Carvell et al. ont noté des variations de l'amplitude dans la bande fréquentielle du whisking dans une tâche de discrimination de textures [112] tout comme d'autres études l'ont confirmé dans une tâche de discrimination de forme [127] ou de position [125]. Zuo et al. n'ont pas trouvé de changement de fréquence ayant rapport avec la palpation de texture ou avec la performance dans la discrimination de rugosité [28].

Il s'est révélé que les muscles intrinsèques de chaque couple de follicule peuvent être actionnés indépendamment du déplacement global induit par le whisking, générant des mouvements divergents entre vibrisses voisines [128]. L'étalement des vibrisses le long d'une rangée change au cours du whisking, et même à l'intérieur d'un arc, car les vibrisses rostrales sont plus rapprochées entre elles que les caudales [21]. Durant un cycle de whisking, de brefs épisodes de ralentissement/accélération sont responsables de mouvements de battements doubles (*double pump*) durant la protraction et la rétraction (rectangles verts en Figure II.1A) [116]. De ce fait, une large variabilité de profil de vitesse est observée durant les oscillations de whisking. Il a été suggéré que le rat pouvait ainsi positionner, au sein d'un cycle de whisking, un épisode à plus grande vitesse susceptible d'améliorer la réponse des neurones du TG. Un tel mécanisme pourrait être impliqué dans la localisation d'objet en augmentant la réponse des mécanorécepteurs à un contact.

Non content d'exercer une force sur les follicules via le tissu conjonctif environnant, les muscles extrinsèques translatent totalement le tissu mystacial durant le whisking. Cela a été observé chez la souris où le tissu à la base des vibrisses bougent en synchronie avec celles-ci durant les mouvements de whisking de grande amplitude, avec une amplitude de translation d'un mm [25]. De plus, l'animal bouge sa tête et son corps pendant le whisking [124, 28, 114, 21, 29]. Ces mouvements dilatent en quelque sorte l'espace exploré par les vibrisses autour de la tête de l'animal durant le whisking.

Towal et al. ont montré que le whisking compense l'asymétrie d'occupation de l'espace par les vibrisses durant la rotation de la tête du rat. Une asymétrie d'amplitude de whisking entre les deux côtés de la face anticipe la nouvelle position du museau [19]. Plus simplement, on peut dire que les vibrisses du côté contralatéral à la rotation de la tête protractent plus dans le but de « rattraper » le futur espace en avant de la tête (Figure II.2A). Cette asymétrie n'est pas une réaction mais bien une anticipation de la rotation de la tête car la corrélation entre l'asymé-

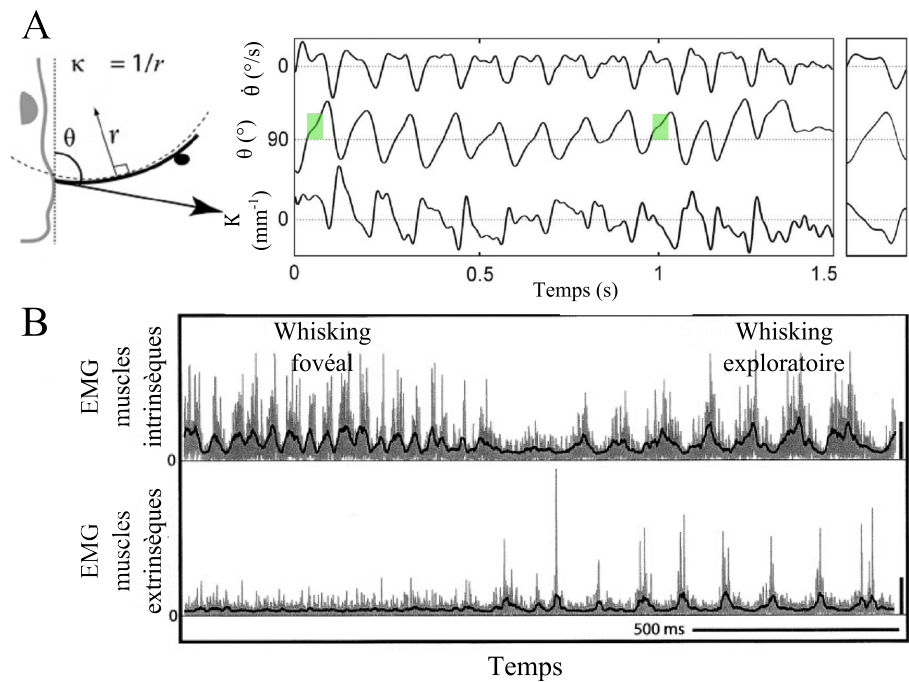


FIGURE II.1 – Whisking exploratoire et fovéal chez le rat. A, (Gauche) Traces de haut en bas : vitesse angulaire, position angulaire θ et courbure à la base ($1/\text{rayon de courbure}$) d'une vibrisse suivie durant un épisode de whisking à environ 8.5 Hz avec des amplitudes variables entre 20 et 40° (échantillonnage de la caméra : 500 Hz ; traces filtrées à 60 Hz). La concavité de la vibrisse est tournée vers l'arrière de l'animal. (Droite) : moyenne de la vitesse angulaire, de la position angulaire et de la courbure à la base durant un whisk. Barres d'échelle (de haut en bas) : 1000 °/s, 50° et 0.005 mm⁻¹. Les carrés verts surlignent des événements de battements doubles. Adapté de Knutsen et al., 2005 et 2008 [16, 17]. B, Exemple de transition entre un whisking exploratoire (9 Hz) et un whisking fovéal (22 Hz). Traces de haut en bas : EMG des muscles intrinsèques (ligne noire = données lissées) ; EMG des muscles extrinsèques. Les muscles extrinsèques ne sont actifs que durant le whisking exploratoire. Barre d'échelle : 100 μV . Adapté de Berg et al., 2003 [18].

trie des vibrisses droite/gauche et la rotation de la tête est maximale pour une anticipation de l'asymétrie de 116 ms.

En conclusion, les mouvements de whisking, même s'ils ont une forte ressemblance d'un animal à l'autre, ne sont pas stéréotypés et peuvent changer d'un instant à l'autre lors de l'exploration d'un même objet ou surface. Toutefois l'étude de la cinématique du whisking est nécessaire pour comprendre comment le rat amène ses vibrisses au contact des objets. En cohérence avec nos travaux de modélisation, nous voulons voir en quoi la locomotion de l'animal influe sur le whisking.

1.2 Perception et whisking

Le comportement de thigmotactisme a pour conséquence que les rongeurs explorent préférentiellement les abords des murs. Ce comportement est intimement relié aux vibrisses car une vibrissectomie d'un côté du museau conduit l'animal à ne longer les murs que du côté où subsistent des vibrisses [47]. Quand le rat se déplace le long d'un couloir où ses vibrisses touchent les deux murs, on observe une tendance amoindrie au whisking ; le rat ne fait du whisking que dans environ 30% des essais [114]. Ceci indique qu'il n'est toujours pas clair si le whisking est essentiel à la perception tactile. Une étude comportementale portant sur la détection de nouveauté a montré que la section du nerf moteur chez le rat empêche l'animal de détecter une nouveauté de texture sur un objet à la forme et à la taille connues [129]. Mais la névrectomie du nerf moteur facial entraîne une rétraction excessive des vibrisses. De ce fait, cette expérience ne tranche pas non plus sur la perception que peut avoir le rat dans un état normal sans whisking. Notre modèle de transduction mécanique des textures (Partie IV,2) se place dans un contexte de déplacement du rat sans whisking. Dans le cas où l'animal ne pourrait pas discriminer de textures sans whisking, il serait envisageable de transposer ce modèle pour une perception active, c'est-à-dire pour en situation de whisking (voir *Discussion* associée en Partie IV,2).

1.3 Séquence spatio-temporelle de contact des vibrisses durant le whisking

De par leur position sur le museau, les vibrisses les plus rostrales sont celles qui touchent en premier le plus fréquemment un objet durant le whisking [130]. Pendant un cycle de whisking, les vibrisses restent en contact moins de 50 ms avec un objet [131] ou une texture [28]. Quand il s'agit d'une surface infranchissable, la première vibrisse à toucher reste plus longtemps en contact (environ 50 ms) que les vibrisses plus caudales (environ 30 ms) [130]. La protraction qu'effectue l'animal amène une grande partie de la vibrisse en contact avec l'objet ou la texture touchée, et non pas la pointe de la vibrisse [63, 130]. Quand le rat fait du whisking face à un objet, chaque vibrisse effectue un contact en suivant l'ordre spatio-temporel décrit ci-dessus mais selon une forme spatiale en étoile autour du museau de l'animal [48]. Cela assure à la fois un échantillonnage de la texture et de la forme de l'objet, respectivement à grande et petite échelles. Les domaines de la surface échantillonnés par les vibrisses ne constituent pas des zones unidimensionnelles centrées sur une droite mais ont une structure plus complexe, en deux voire trois dimensions (Figure II.3), résultant des mouvements de tête de l'animal. Ces domaines sont disjoints quand l'objet se trouve en face de l'animal (Figure II.3), même s'ils peuvent se recouper quand l'animal explore une région particulière de l'espace [132, 25].

Une fois proche d'un objet, il a été très récemment observé des hochements de la tête du rat quand les microvibrisses sont posées sur la surface. La fréquence de ces mouvements est de 8 Hz, étonnamment similaire de celle du whisking [133]. Les microvibrisses étant dépourvues de musculature propre, ces hochements pourraient se substituer à un whisking généré par la musculature mystaciale pour permettre d'échantillonner avec le plus de vibrisses possibles l'objet investigué.

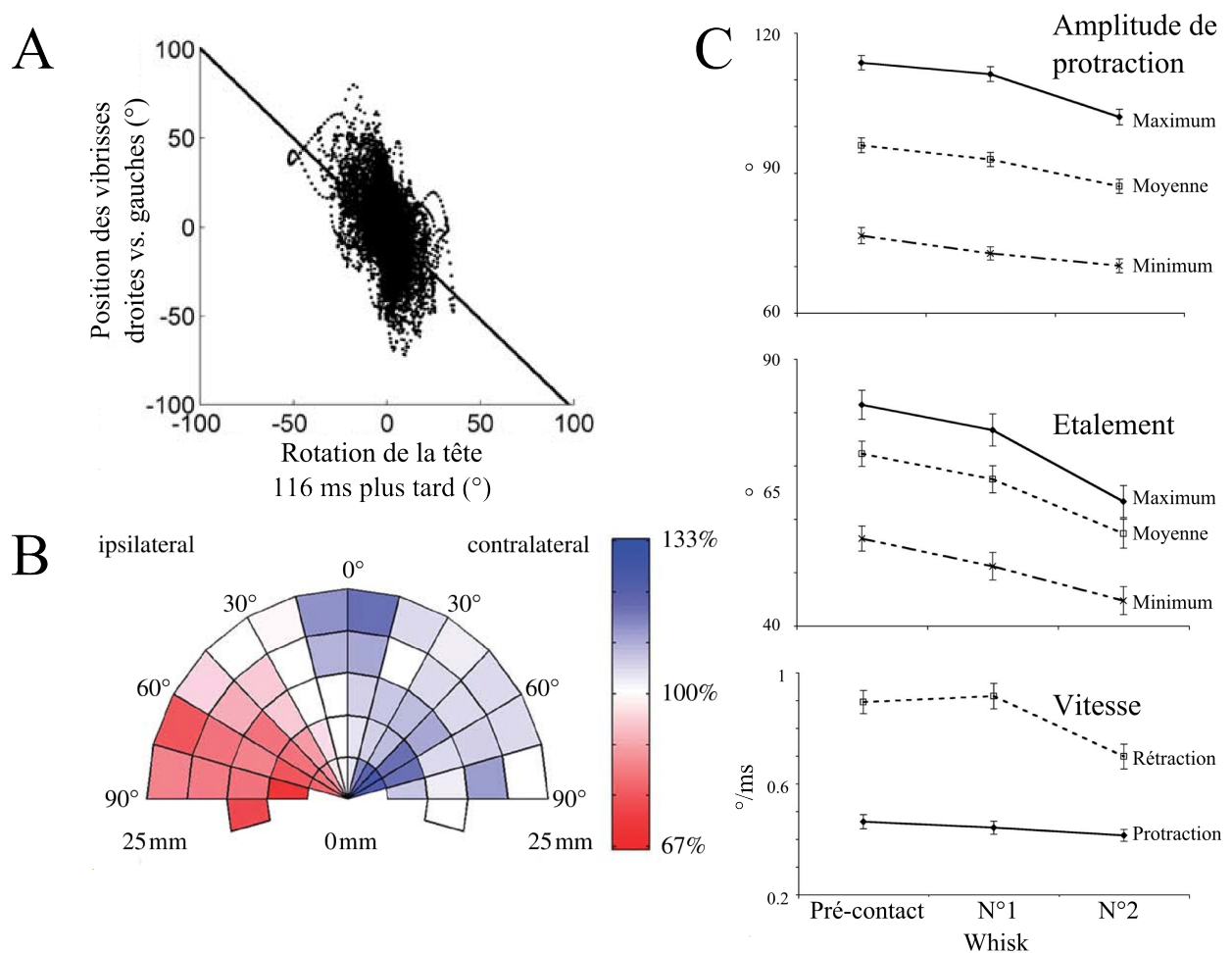


FIGURE II.2 – Adaptation du whisking à l’environnement. A, L’asymétrie des vibrisses anticipe les mouvements de la tête. Différence entre la position des vibrisses gauches et des vibrisses droites au temps présent ($t=0$) en fonction de la rotation de la tête 116 ms plus tard. La pente (ligne noire) n’est pas statistiquement différente de 1. Tiré de Towal et al., 2006 [19]. B, Graphe en coordonnées polaires de l’amplitude moyenne de whisking ipsilatérale (partie gauche du graphe) et contralatérale (partie droite du graphe) au mur. Le code couleur indique le rapport du whisking pour une condition d’orientation et de distance au mur par rapport à l’amplitude moyenne de whisking. La présence d’un mur provoque une réduction du whisking du côté ipsilatéral et une augmentation du côté contralatéral. La réduction ipsilatérale est plus prononcée quand l’animal est de flanc au mur ($45-90^\circ$). Il semble aussi que la présence d’un mur en face de l’animal à une certaine distance (>15 mm) induit un whisking bilatéral. Tiré de Mitchinson et al., 2007 [20]. C, Variations dans l’amplitude de protraction, l’étalement et la vitesse du whisking après contact avec une surface inattendue. De bas en haut : amplitude de protraction (en degrés) ; étalement des vibrisses (en degrés) ; vitesse de protraction et rétraction. Le tout est montré pour des cycles de whisking avant contact ainsi que pour les deux premiers cycles de whisking après contact. Toutes ces mesures, exceptée la vitesse de protraction, sont réduites significativement au moment du second cycle de whisking après contact. Tiré de Grant et al., 2009 [21].

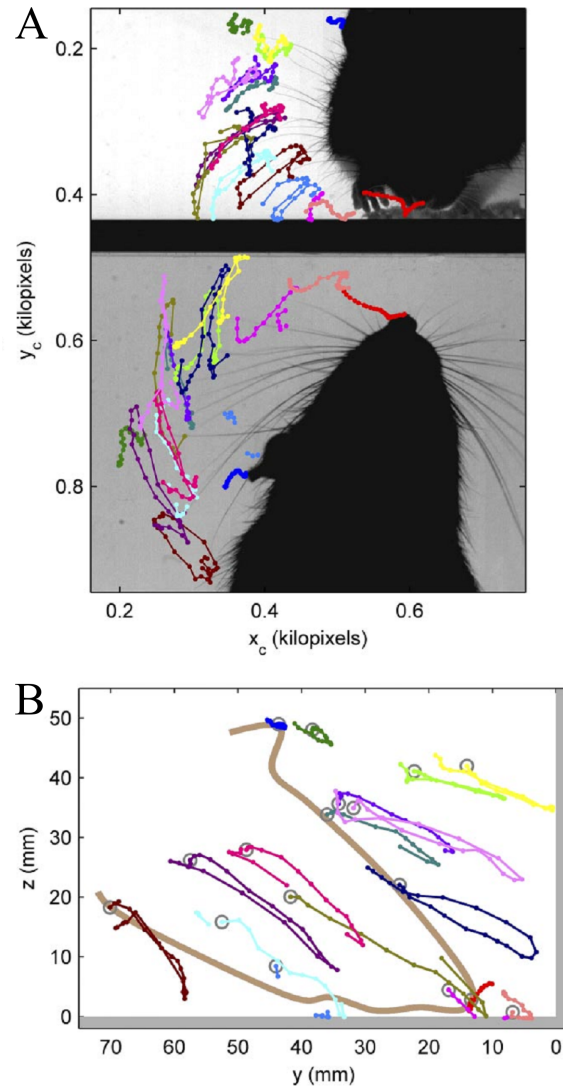


FIGURE II.3 – Trajectoire de l'extrémité des vibrisses durant le premier contact avec une surface. De haut en bas : image d'un film haute vitesse avec la trajectoire de l'extrémité des vibrisses superposées de face et de dessus. Le museau (ligne marron) et une oreille (ligne bleue) sont suivis . Tiré de Grant et al., 2009 [21].

2 Un comportement modulé par des stratégies d'exploration

2.1 Détermination des conditions de contact

Outre le fait que la musculature mystaciale permet un contrôle précis des séquences spatio-temporelles de contact des vibrisses et de leur vitesse, ces paramètres cinématiques sont aussi modulés par l'environnement immédiat de l'animal. Les stratégies utilisées pour l'exploration sont fonctions de la configuration du contact afin d'optimiser l'échantillonnage tactile. Ainsi il semble que l'animal adapte le temps de contact de chaque vibrisse disponible sur l'objet d'intérêt au nombre de vibrisses au contact. Un moyen expérimental de manipuler le nombre de vibrisses au contact est d'en couper un certain nombre. On observe alors une augmentation du temps de contact des vibrisses restantes durant un cycle de whisking sans augmenter le nombre de ces cycles [28]. Cette tendance se retrouve chez l'animal doté de toutes ses vibrisses ; le nombre de vibrisses au contact évolue inversement avec le temps de contact durant un cycle de whisking [130].

Quand l'animal s'attend à ce qu'une de ses vibrisses rencontre un objet durant sa course, on observe un pic d'activité musculaire juste au moment de ce contact (et non après) [134]. Une fois le contact établi, c'est l'inverse qui s'observe, en ce sens que les vibrisses ipsilatérales au contact voient leur protraction diminuée tandis que les vibrisses contralatérales sont d'autant plus protractées afin de toucher l'objet [20] (Figure II.2B). Cette asymétrie induite par le contact rappelle l'asymétrie induite par la rotation de la tête (cf. 1.1). Elle va avoir pour effet de maximiser le nombre de vibrisses au contact sans pour autant les pousser exagérément durant le toucher. On peut tout à fait imaginer que la musculature intrinsèque permet d'ajuster le niveau de protraction de chaque vibrisse pour exercer une pression optimale du senseur sur la surface.

On peut aussi indiquer que les cycles de whisking qui se succèdent sur un objet vont aussi différer. Il y a une adaptation des contacts au toucher. Une fois un objet contacté durant un premier cycle, le second contact est plus long [21]. Ce n'est pas tout ; les vibrisses des contacts subséquents vont être moins rapides, moins étalées et moins protractées (Figure II.2C). Il y a donc une diminution rapide de la protraction qui maximise le nombre de vibrisses au contact tout en évitant d'écraser les senseurs contre la surface touchée. De plus, les vibrisses de chaque côté du museau peuvent se désynchroniser dès le second contact avec deux objets positionnés de part et d'autre de la tête, afin de rentrer en contact simultanément avec l'objet ipsilatéral [131].

Un suivi de vibrisses en trois dimensions a pu mettre en évidence la torsion que le follicule imprime à la vibrisse durant un cycle de whisking. La vibrisse effectue ainsi une rotation autour de son axe d'environ 30° , présentant ainsi une face différente le long de sa course de protraction [17]. Cette torsion n'est pas contrôlée indépendamment de la protraction. Les muscles qui en sont responsables sont vraisemblablement coactivés avec des muscles⁴ impliqués dans les mouvements de protraction.

Le whisking est donc totalement asservi à la récolte d'information via la vibrisse. Ce qui est très intéressant, c'est que le whisking est non seulement un processus adaptatif, mais que cette adaptation se fait en temps réel (durant la rotation de la tête par exemple) et de manière rapide (d'un cycle de whisking à l'autre).

2.2 Plan moteur du whisking

La planification des mouvements de whisking, même très précise, n'est en soi peu utile s'il n'existe pas une information sur le mouvement vibrissal qui peut être utilisée par le cerveau pour

4. on pense par exemple au *M. nasolabialis superficialis* et au *M. buccinatorius* dont les ancrages tirent ventralement et dorsalement les follicules. Les vibrisses de la rangée B tournant dans le sens inverse de celles des rangées C et D [17], leur implication semble plausible.

localiser dans l'espace la position de ses senseurs, et donc des objets touchés. Cette information peut se présenter sous la forme d'une copie de la commande motrice ; on parle alors de copie (motrice) d'efférence. Ce peut aussi être un retour proprioceptif depuis la périphérie ; dans ce cas les récepteurs renvoient au système nerveux central le résultat de la commande motrice sur la périphérie. S'il n'est pas encore très clair comment est exactement généré le signal moteur envoyé aux muscles mystaciaux, plusieurs expériences ont tenté de retrouver où étaient encodés les paramètres du whisking.

Il n'a pas été retrouvé de neurones encodant directement la position angulaire θ de la vibrisse à tout instant (Figure II.1A et II.4). Par contre, le vS1 encode la phase des vibrisses en temps réel durant chaque cycle de whisking [135, 120]. Cette information est une copie d'efférence interne, soit générée au sein de vS1, soit provenant de vM1 [14]. D'un autre côté, le vM1 encode les paramètres plus lents de la cinétique du whisking, à savoir le point moyen de chaque cycle de whisking ainsi que son amplitude [9]. Le plan moteur du whisking est donc gardé en mémoire par le cerveau du rat sous le triplet phase/amplitude/point moyen, qui permet de déduire la position de la vibrisse autour du museau. Dans l'étude qui suit, nous avons investigué l'amplitude spectrale associée aux fréquences du whisking, une variable reliée à l'amplitude du whisking, ainsi que le point moyen des cycles de whisking au cours du temps. Ces métriques ont été corrélées à la vitesse de locomotion instantanée du rat.

Au regard des différents résultats expérimentaux présentés dans cette partie, deux contraintes majeures semblent exercer leur influence sur le mouvement des vibrisses durant le whisking, à savoir a) la maximisation du temps de contact vibrisses/surface T pendant un cycle de whisking (avec $T = \sum_1^n \text{durée de contact}_i$ où n est le nombre de vibrisses au contact) et b) une pression modérée des vibrisses sur la surface à explorer. Ces règles sont actuellement implémentées dans des robots utilisant des stratégies bio-inspirées pour se déplacer et s'orienter [136].

Pour satisfaire à ces contraintes, différentes stratégies semblent être utilisées par le rat : 1) l'asymétrie due à la rotation de la tête, 2) l'asymétrie due au contact avec un objet et 3) la cessation rapide de protraction.

Toujours dans l'idée de disséquer la manière dont le whisking est modulé pour récolter efficacement de l'information tactile, nous nous sommes intéressés à l'influence que peut avoir la locomotion de l'animal sur le whisking. Plus précisément, les questions suivantes nous ont motivés :

Si le whisking permet d'assurer une vitesse relative entre les surfaces touchées et les vibrisses, qu'en est-il lorsque la vitesse du corps de l'animal augmente ?

La fréquence, l'amplitude moyenne du whisking ou encore la position moyenne des vibrisses est-elle affectée par la vitesse de l'animal ?

3 Résultats : effet de la locomotion sur le whisking

3.1 Méthodes

Les expériences ont été conduites par Yves Boubenec, Aurélie Daret et Timothée Devaux (stagiaire de M1 sous ma supervision). Les analyses ont été réalisées par Yves Boubenec et Timothée Devaux.

Préparation des animaux

Pour cette étude, nous avons utilisé des rats de 3 mois ($n = 7$), âge auquel le comportement exploratoire semble pleinement développé [137]. Afin d'étudier le mouvement des vibrisses, nous avons décidé de suivre le déplacement d'une vibrisse individuelle représentative du mouvement de l'ensemble des vibrisses, conformément à des études réalisées précédemment par l'équipe de M. Brecht [115, 52]. Les animaux ont été anesthésiés par voie respiratoire (isoflurane 1,5-3%) la veille du premier enregistrement. Sur chaque animal, nous avons marqué une vibrisse de chaque côté du museau à l'aide d'une boule de cyanoacrylate (~ 1-2 mm et <1 g) recouverte de fluide correcteur blanc (Impega), un matériau qui constitue un bon réflecteur de la lumière infrarouge (Figure II.5). Le choix des vibrisses étudiées a été motivé par trois points : a) l'absence de vibrisse double qui indiquerait la chute prochaine de la vibrisse, b) un diamètre assez important afin de supporter la boule de cyanoacrylate sans courber ventralement et c) une position centrale dans la matrice vibrissale (autour de C2) pour avoir une vue verticale dégagée sur le marqueur optique. Nous avons ensuite raccourci la vibrisse en question à 1 cm de la peau afin que cette vibrisse n'entre pas en contact avec l'environnement proche du ra. De plus la portion de vibrisse restante est assez rigide en raison de son diamètre important et peut donc supporter le marqueur optique. Nous avons alors déposé la boule de cyanoacrylate à 1 mm de son extrémité. Une fois légèrement raffermie, la boule était recouverte de fluide correcteur blanc ce qui accélérât son durcissement. Le marqueur optique a une durée de vie fixée par celle de la vibrisse marquée, jusqu'à ce que cette dernière ne tombe. Nous avons pu garder des animaux marqués par la même boule pendant 5 semaines.

Avant chaque enregistrement, deux points d'environ 5 mm - 1 cm de diamètre ont été tracés au marqueur noir à la base du cou et à la racine des yeux (Figure II.5A et C). Au début de chaque journée, avant tout enregistrement, nous avons recouvert à nouveau chaque marqueur optique de fluide correcteur afin d'optimiser la réflectance des boules fixées aux vibrisses.

Dispositif expérimental

Les animaux ont été introduits dans une boîte de base carrée (450 mm de côté) en PVC noir (Figure II.5A). Les parois de la boîte sont d'une hauteur de 400 mm. Ces dimensions ont été choisies afin de permettre à l'animal de ne pas être effrayé par l'espace central et de le traverser [138]. Afin d'éviter un biais expérimental, l'orientation de l'animal lors de son introduction dans l'arène a été déterminée au hasard. Le fond de la boîte est recouvert de papier Canson noir ne réfléchissant pas la lumière infrarouge. Une caméra sensible à l'infrarouge est placée au-dessus de la boîte (480x640 pixels ; 60 Hz ; résolution : 1.24 mm/pixel) (caméra : Guppy F-046B, Allied Vision Technologies ; objectif : Fujinon DF6HA-1B 6mm f/1.2). Des projecteurs infrarouges (Kemo Electronic) sont disposés au sommet des parois de la boîte (x8) et autour de la caméra (x4). Ce dispositif permet d'illuminer suffisamment les marqueurs optiques vibrissaux sans être gêné par des quelconques reflets du sol.

Suivant le protocole, un objet était fixé au centre de la boîte afin de motiver l'exploration de l'arène par l'animal et de pouvoir observer le comportement d'un animal durant l'habituation à un objet. Nous disposons de 6 objets de dimension (34x3x3 cm) et volume identiques pourvus

de macro-textures diverses (quadrillages, rainures, obliques, trous, bosses, surface lisse, surface poncée). Nous n'avons pas noté de préférence particulière des animaux vis-à-vis des objets.

Entre chaque enregistrement, l'objet et la boîte ont été nettoyés par un mélange d'isopropanol 30% afin d'éliminer tout indice olfactif [138, 139]. Toutes les manipulations ont été faites avec des gants. De plus, un haut-parleur est disposé à chaque coin de la boîte afin de diffuser du bruit blanc et de masquer tout bruit sonore perturbateur. L'animal a été habitué au noir complet au moins 30 mn (généralement 1 heure) avant le premier enregistrement de chaque jour. Les enregistrements sont effectués sans lumière visible, sous infrarouge. Les animaux ne disposent donc pas d'incide olfactif, auditif ni visuel pour s'orienter dans la boîte. Seules les informations tactiles leur sont disponibles.

Dans les 2 protocoles utilisés, les animaux sont préalablement habitués à l'arène afin d'éviter un stress qui diminuerait les interactions entre les animaux et les objets [140, 141] (voir détail aux paragraphes suivants).

Protocole expérimental n°1 : habitude à un objet sur plusieurs jours et présentation d'un objet nouveau

Ce protocole permet de suivre l'habitude d'un rat à un objet sur plusieurs jours. Les animaux ($n = 4$ rats Wistar mâles ; poids = $330\text{g} \pm 24$) sont habitués préalablement à la boîte sans objet, sous obscurité et en bruit blanc pendant une semaine. Le protocole dure ensuite 4 jours consécutifs au cours desquels on réalise chaque jour deux enregistrements d'1 mn 30 de l'exploration de l'arène par l'animal. La dernière présentation (jour 4 - essai 8) se fait avec un objet exhibant une texture nouvelle. Chaque animal n'a subi ce protocole qu'une seule fois.

Protocole expérimental n°2 : présentation d'un objet nouveau

Ce protocole permet de suivre le comportement d'un rat en présence d'un objet connu. Les animaux ($n = 3$ rats Wistar mâles ; poids = $220\text{g} \pm 13$) sont habitués préalablement à la boîte avec un objet en son centre, sous obscurité et en bruit blanc pendant une semaine. Le protocole dure ensuite une journée au cours de laquelle sont réalisés 4 enregistrements d'1 mn 30 de l'exploration de l'arène par l'animal. La dernière présentation (essai 4) se fait avec un objet exhibant une texture nouvelle. Chaque animal a été testé 4 fois avec ce protocole, toujours avec des objets différents et à 1 semaine d'intervalle.

Suivi de la tête et des vibrisses

Le suivi de la direction de la tête de l'animal a été réalisé automatiquement à l'aide d'un logiciel commercial (ViewPoint, Lyon, France) qui a été développé et optimisé pour nos besoins en collaboration. L'algorithme de ce logiciel repère la pointe du museau et les 2 points noirs à la base du cou et à la racine des yeux. Nous avons défini une ellipse centrée sur le museau de l'animal et dont le grand axe était orthogonal à l'axe de la tête. A l'intérieur de cette ellipse nous avons repéré la position des deux marqueurs, à droite et à gauche de la tête, en filtrant cette zone par une différence de gaussienne (DoG en chapeau mexicain) bidimensionnel d'une taille caractéristique proche de celle du marqueur optique (Figure II.5B). La position angulaire de chacun des marqueurs optiques a été calculée en prenant comme origine un point situé à un tiers du nez sur l'axe nez/yeux. L'axe de la tête constitue l'angle nul (convention horaire avec vibrisse droite : $0-180^\circ$ et vibrisse gauche : $180-360^\circ$; Figures II.5C et II.6A).

Le point moyen du whisking (Figure II.4) a été récupéré en calculant la moyenne entre l'angle maximal de protraction et de rétraction pour chaque cycle de whisking. Ces points ont ensuite été interpolés par une spline (fonction *interp1* de Matlab) (Figure II.12A).

Les segments de vidéo où les points sur la tête n'étaient pas visibles et où la tête de l'animal était en contact direct avec les murs ont été défaussés. Cette sélection a éliminé les épisodes de

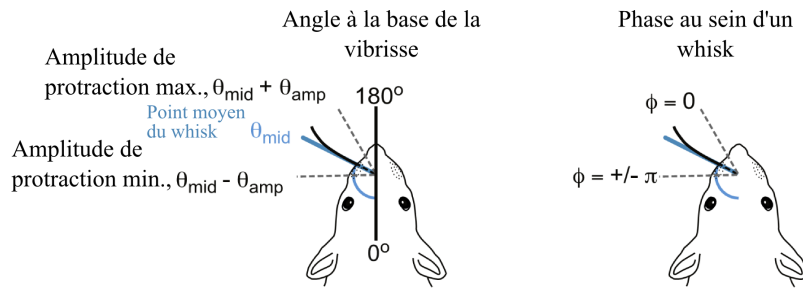


FIGURE II.4 – Schéma des différents paramètres angulaires et leur relation à la phase durant le whisking. Adapté de Hill et al., 2011 [22].

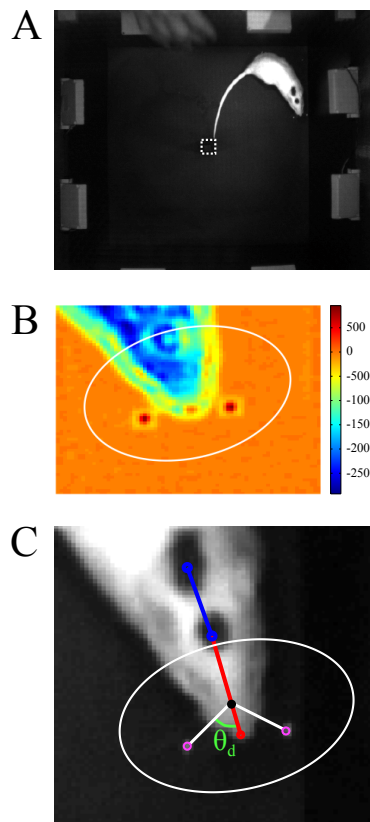


FIGURE II.5 – Suivi de la tête et des vibrisses d'un rat libre de tout mouvement. (A) Image extraite d'un enregistrement d'1 mn 30. L'objet au centre de l'arène est entouré d'un pointillé blanc. Les projecteurs infrarouge sont visibles sur les côtés. (B) Extraction de la position des marqueurs optiques après filtrage des images. Une région d'intérêt autour de la tête du rat a été extraite de l'image en (A). Une convolution avec un chapeau mexicain bidimensionnel met en évidence la position des marqueurs optiques. L'ellipse blanche délimite la zone où sont cherchés les marqueurs optiques (idem en (C)). L'échelle des couleurs est en unité arbitraire. (C) Position des marqueurs de tête et de vibrisses. Les marqueurs de tête tracés au stylo sont identifiés par des cercles bleus reliés entre eux d'un trait de la même couleur. Le nez est entouré d'un cercle rouge. L'axe reliant le nez au marqueur situé entre les yeux (ligne rouge) constitue l'axe de la tête. Les vibrisses sont mises en évidence par des cercles mauves. La position angulaire de chacun des marqueurs est définie en prenant comme origine un point situé à un tiers du nez sur l'axe nez/yeux. L'axe de la tête constitue l'angle nul. La position angulaire du marqueur optique droit θ_d est montrée en exemple (convention horaire).

grooming, de levée sur les pattes arrière et d'escalade sur les murs ainsi que sur l'objet central.

La vitesse de locomotion a été approximée par la vitesse du point à la base de la nuque de l'animal afin de ne pas contaminer la vitesse de déplacement du rat par la vitesse de rotation de sa tête.

Analyse

Toutes les analyses (sauf le suivi de la tête) ont été réalisées en Matlab. Les cartes de distribution spatiale ont été calculées avec des fenêtres de 12x12 pixels (15x15 mm). L'analyse en ondelettes a été effectuée sur la position angulaire vibrissale (Figure II.6) à l'aide d'un script de C. Torrence et G. Compo (disponible à <http://paos.colorado.edu/research/wavelets/>). Contrairement à la transformée de Fourier discrète, cette analyse est moins sujette à des contraintes de taille minimale d'échantillon. Seuls les segments de plus de 250 ms sans interruption dans le suivi des vibrisses ont été analysés ; la valeur moyenne de ces segments était soustraite afin de ramener les signaux autour de 0 et de ne pas perturber l'analyse spectrale par une composante continue. Nous disposons ainsi d'un spectre fréquentiel entre 0 et 30 Hz pour toutes les images des segments de vidéo retenus pour analyse.

Si aucune précision n'apparaît dans le texte, les analyses portant sur les interactions entre la vitesse de locomotion et les différents paramètres du whisking ont été effectuées en groupant l'ensemble des données des 2 marqueurs optiques (les 2 protocoles avec l'ensemble de leurs essais, objet nouveau compris) car des tendances identiques sont observées quels que soient les essais sélectionnés.

3.2 Résultats

Contenu fréquentiel du whisking

La Figure II.7 montre le spectre fréquentiel moyen pour les vibrisses droite et gauche de chaque animal et à travers toutes les expériences du protocole n°1 (n = 4 animaux ; 7 essais par animal sur le même objet d'habituation). Un pic à 7.5 Hz apparaît clairement chez tous les animaux, caractéristique du whisking. Nous remarquons que le spectre fréquentiel moyen de certains animaux contient un second pic vers 15 Hz, de moins grande amplitude, correspondant à des épisodes de whisking à plus haute fréquence comme on peut voir dans la Figure II.6. Dans la suite de ce manuscrit, le whisking a été quantifié par la valeur moyenne du spectre entre 5 et 12 Hz (zone grisée en Figure II.7) ; cette quantité correspond à l'énergie moyenne dans la bande fréquentielle du whisking exploratoire (E_{5-12Hz}). Cette gamme de fréquence a été choisie conformément au pic observé dans nos données ainsi qu'en raison de nombreuses observations du whisking exploratoire chez le rat en comportement (cf. le résumé en Table 1 de Berg et al., 2003 [142]). Des augmentations de cette variable E_{5-12Hz} indiquent que le whisking est plus présent dans le comportement de l'animal, c'est-à-dire que les épisodes de whisking sont plus nombreux ou que l'amplitude moyenne du whisking augmente.

Cinétiques d'habituation à un objet

Le protocole n°1 permet de suivre la mise en place de l'habituation du rat à un objet car le même objet est présenté 2 fois durant les 3 premiers jours et une dernière fois le 4ème jour (essai 1 à 7). On remarque que les animaux passent moins de temps à proximité de l'objet (tête à moins de 2 cm de l'objet) au fil des 7 premiers essais (Figure II.8A), ce qui type l'habituation à l'objet. Le protocole prévoit aussi une exposition à un objet nouveau de texture. Les animaux manifestent plus d'intérêt pour l'objet nouveau lorsque l'on compare le temps passé près de

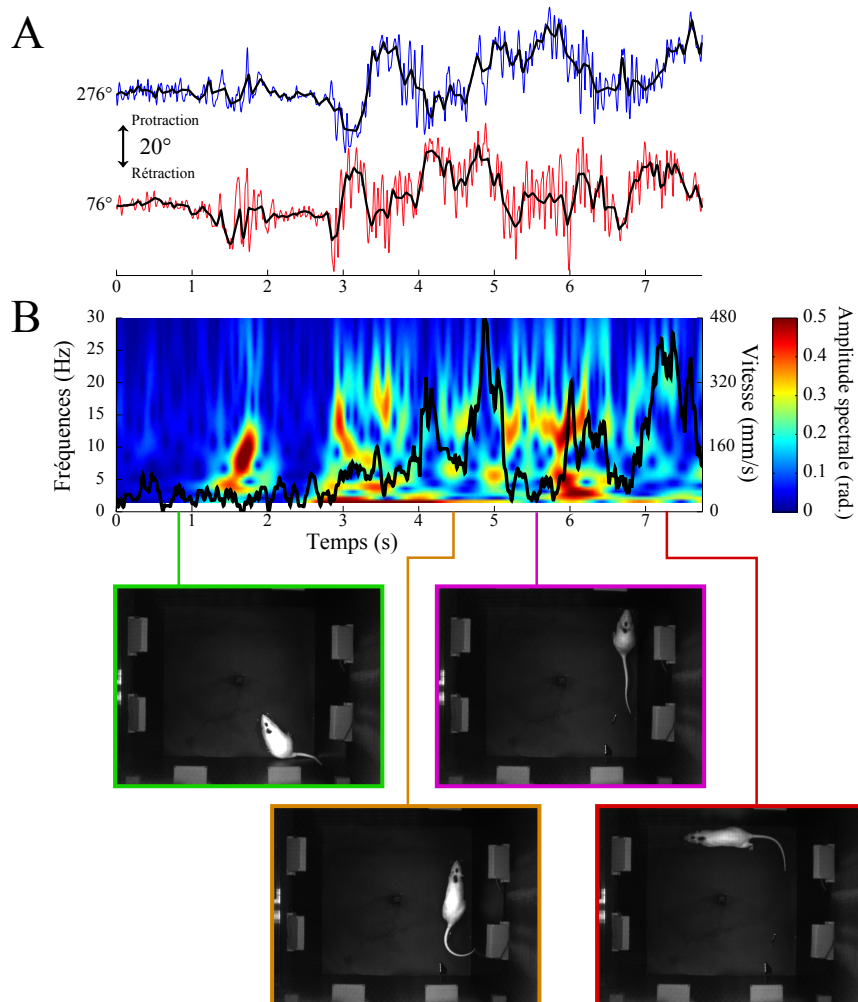


FIGURE II.6 – Analyse spectrale des mouvements vibrissaux. (A) Position angulaire des marqueurs optiques droit (rouge) et gauche (bleu). Les lignes noires représentent l'évolution du point moyen du whisking au cours du temps. (B) Spectrogramme du déplacement angulaire du marqueur optique droit montré en (A). La fréquence de whisking du rat se situe entre 5 et 12 Hz. La vitesse de locomotion de l'animal est superposée (ligne noire). On peut remarquer que les amplitudes spectrales associées aux basses vitesses sont plus importantes, sauf quand l'animal est absolument immobile (3 premières secondes de la vidéo). Des images extraites du film sont affichées pour illustrer les pauses et les déplacements du rat.

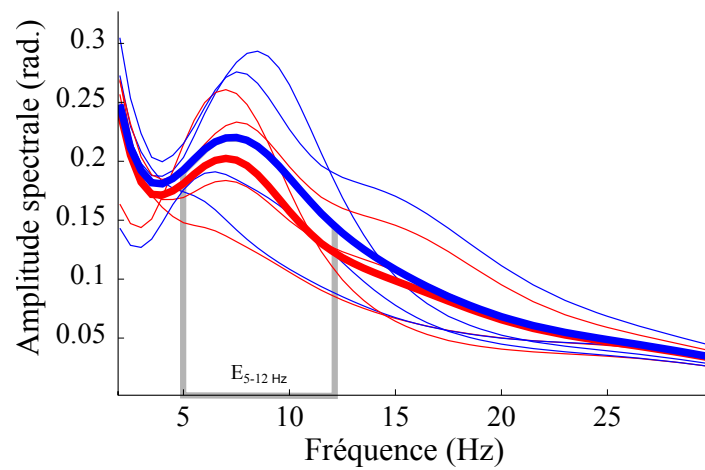


FIGURE II.7 – Spectre fréquentiel moyen (protocole n°1). Chaque ligne fine correspond au spectre moyen pour un animal et une vibrisse (droite = rouge ; gauche = bleu) (moyenne sur 7 essais avec le même objet). Les lignes épaisses indiquent le spectre moyen pour différents animaux ($n = 4$ rats). Les traits gris indiquent la zone du spectre utilisée pour calculer l'énergie moyenne dans la bande fréquentielle du whisking (E_{5-12Hz}).

l'objet lors de la dernière exposition à l'objet connu (essai 7 - jour 4) et la première exposition à l'objet nouveau (essai 8 - jour 4), comme attendu [143, 144].

Le premier essai du jour 4 (essai 7) présente pour la septième fois au rat le même objet. Lors de l'essai suivant, une heure plus tard (essai 8 - jour 4), l'animal est exposé pour la première fois à l'objet nouveau, qui diffère de par sa texture. Le premier contact entre les vibrisses et l'objet revêt un caractère particulier dans le sens où ce toucher va potentiellement fournir au rat le contenu tactile pour détecter la nouveauté. Notamment, en fonction d'une mise en contact par un mouvement de whisking ou uniquement par un mouvement de tête sans whisking, on peut distinguer les premiers contacts en deux catégories : perception active (*i.e.* whisking) et perception non-active (mouvement du corps et/ou de la tête). Si l'on était capable de marquer le contact qui provoque le basculement dans la perception du rat de l'objet habitué à l'objet nouveau, nous pourrions avoir des éléments de comparaison entre les perceptions active et non-active des textures.

Toutefois il ne nous est pas possible de déterminer précisément quand le rat détecte la nouveauté, car seul le temps proche de l'objet cumulé sur une session donne un indicateur de cet état. Le temps instantané n'est pas assez influencé par cette détection de nouveauté pour être un marqueur de l'instant précis du changement d'état dans la perception du rat. Chez certains animaux, il semblerait même que ce soit l'inverse ; après toucher de l'objet nouveau, le rat passe quelques dizaines de secondes dans le reste de l'arène (peut-être pour chercher d'éventuels autres éléments nouveaux) avant de revenir sur l'objet.

Le whisking aux abords de l'objet semble suivre une cinétique d'habituation différente de celle du temps passé près de l'objet. L'énergie moyenne dans la bande fréquentielle du whisking lorsque l'animal est proche de l'objet augmente durant les 3 premiers jours (essai 1 à 5) puis décroît à partir du troisième jour (essai 6 à 7) (ligne rouge dans la Figure II.8B). On ne trouve pas de changement clair relié à la nouveauté de texture présentée lors de l'essai 8.

Aucune évolution nette du whisking n'est distinguée à l'échelle de l'arène entière (ligne noire dans la Figure II.8B), indiquant que l'augmentation de whisking et l'habituation subséquente sont spécifiques de l'objet central.

Les cinétiques d'habituation pour la position et le whisking sont donc différentes. Il semble qu'au fil des jours, le rat passe moins de temps aux abords de l'objet, mais fait globalement plus de whisking sur ce dernier lorsqu'il interagit avec lui, avant que l'on observe une baisse de ce taux de whisking (à partir du 3ème jour).

Distribution spatiale de la vitesse de locomotion et du whisking

Durant l'exploration, le rat parcourt l'arène en faisant des arrêts momentanés [145]. Nous avons examiné les 3 premiers essais du protocole n°2 (enregistrements réalisés le même jour à chaque fois), où le rat est déjà habitué à l'objet central (1 semaine d'habituation préalable). La répartition spatiale de la vitesse de l'animal illustre la navigation du rat de point en point, notamment de coin en coin. En effet, la vitesse de déplacement du rat est plus élevée dans les zones entre l'objet et les murs (Figure II.9A). Le rat effectue donc des déplacements à grande vitesse dans les zones ouvertes de l'arène et proches des murs, ce qui nous permet de disposer d'épisodes de déplacements du rat à vitesses variables. L'augmentation de vitesse quand l'animal longe les murs est un comportement connu chez les rongeurs [146], relié au thigmotactisme. En contraste, l'énergie dans la bande fréquentielle du whisking est plutôt localisée dans les zones de l'arène où le rat se déplace en moyenne à plus basse vitesse (Figure II.9B). Les deux cartes de la Figure 4 semblent être en négatif, ce qui nous a conduit à examiner les relations entre la vitesse de locomotion du rat et les caractéristiques du whisking.

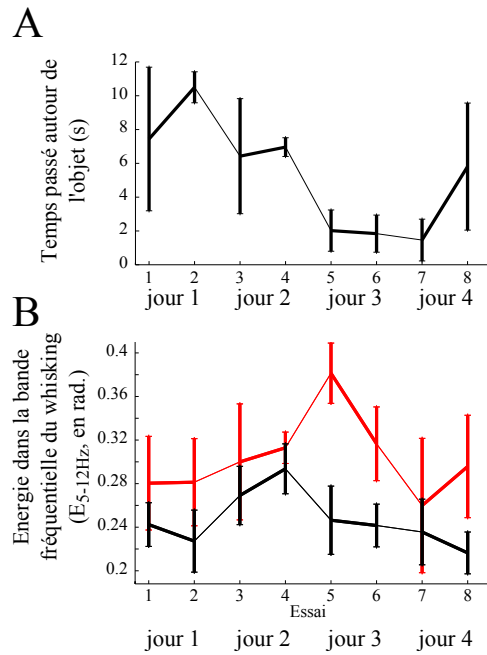


FIGURE II.8 – Habituation à un objet et détection de nouveauté de texture (protocole n°1). (A) Temps moyen passé aux abords de l'objet (tête de l'animal à moins de 2 cm de l'objet ; durée de l'essai : 1 mn 30). Les sessions d'une même journée sont reliées par un trait épais (barre d'erreur \pm sem ; n = 4 animaux). (B) Énergie moyenne dans la bande fréquentielle du whisking (5-12 Hz). La ligne noire correspond à l'énergie moyenne de whisking dans la totalité de l'arène tandis que la ligne rouge est calculée à partir des données à proximité de l'objet.

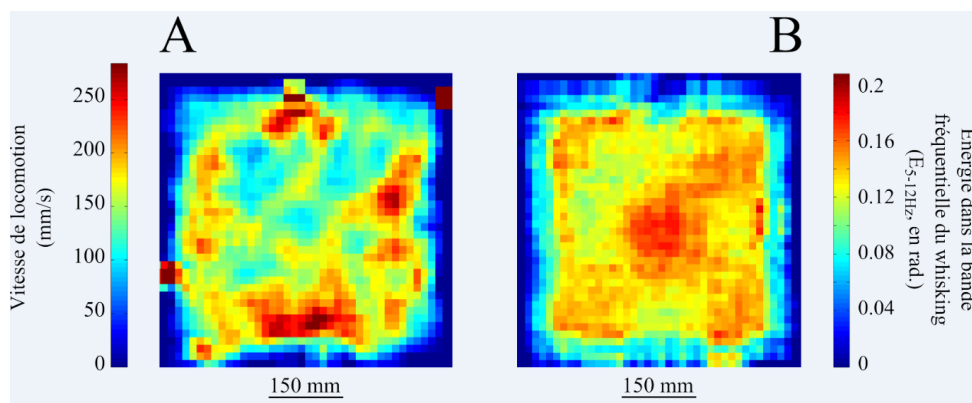


FIGURE II.9 – Distribution spatiale du mouvement des rats et du whisking dans une arène où l'objet est connu (1 semaine d'habituation au préalable ; protocole n°2 ; essai 1 à 3). (A) Carte de répartition spatiale de la vitesse des animaux (n = 4 animaux ; 33 essais). (B) Carte de répartition spatiale de l'énergie dans la bande fréquentielle du whisking (n = 4 animaux ; 33 essais ; vibrisse droite) (lissage bidimensionnelle d'une taille de 3x3 fenêtrés).

Effet de la locomotion sur l'amplitude du whisking

Dans la Figure II.9B, nous avons vu que le rat réalise des excursions à plus grande vitesse, notamment quand il se déplace entre le mur et les objets. La Figure II.10A montre les spectres moyens du déplacement angulaire vibrissal récoltés pour différentes gammes de vitesses de déplacement durant un essai. Chaque spectre est obtenu en moyennant tous les spectres instantanés des instants où la vitesse du rat est dans la gamme de vitesse considérée. Bien que le pic signalant le whisking autour de 5-12 Hz soit présent sur l'ensemble des courbes, on remarque que l'amplitude moyenne des courbes dans la gamme 5-12 Hz décroît avec la vitesse de l'animal. Cette tendance se retrouve à l'échelle de tous nos enregistrements. Nous avons comparé l'énergie dans la bande fréquentielle du whisking E_{5-12Hz} avec la vitesse de locomotion du rat (Figure II.10B). A partir de 100 mm/s, cette énergie moyenne décroît avec la vitesse de locomotion (d'environ ~30% entre 100 et 500 mm/s). Pour des vitesses plus faibles (<100 mm/s), remarquons que l'énergie moyenne de whisking est faible par rapport aux vitesses plus élevées. Cela est dû à des épisodes où l'animal reste sans bouger ni faire de whisking lorsqu'il ne se déplace pas ou que très lentement.

Nous avons examiné l'énergie moyenne dans la bande fréquentielle 0-4 Hz (E_{0-4Hz}) et avons pu constater que les vitesses de locomotion supérieures à 50 mm/s n'ont aucune influence sur cette quantité E_{0-4Hz} (Figure II.11). Ceci confirme la spécificité de l'effet vitesse-dépendant sur les fréquences reliées au whisking (5-12 Hz). Par ailleurs, la diminution de E_{5-12Hz} entre 50 et 700 mm/s peut avoir deux causes : a) des amplitudes de whisking plus faibles ou b) des épisodes sans aucun whisking plus nombreux (comme observé pour des vitesses < 50 mm/s).

La Figure II.10C nous renseigne sur l'énergie moyenne instantanée à chaque pas de temps en fonction de la vitesse de locomotion du rat. On remarque une plus grande variabilité d'énergie moyenne pour des vitesses inférieures à 200 mm/s. Pour des vitesses élevées (>200 mm/s), il y a au contraire une diminution de cette variabilité avec un resserrement des valeurs extrêmes (lignes bleues) autour de la moyenne (ligne rouge). On peut donc en déduire que le whisking du rat est plus stéréotypé à haute vitesse. Pour des vitesses plus faibles, le whisking peut être de petite ou grande amplitude, d'où la dispersion des points, même si la moyenne à travers ces points est plus grande (0.24 rad. pour 50 mm/s) que pour les grandes vitesses (0.16 rad. pour 600 mm/s).

La vitesse moyenne de balayage du whisking que nous observons est d'environ 100 mm/s (pour une vibrisse de 3 cm). Une diminution de 30% de cette vitesse ($E_{5-12Hz;50mm/s} = 0.24$; $E_{5-12Hz;600mm/s} = 0.16$) serait de l'ordre de 30 mm/s, ce qui ne correspond pas aux vitesses de locomotion mises en jeu (variation de vitesse de locomotion d'environ 500 mm/s). L'augmentation de la vitesse relative entre la vibrisse et l'environnement pour des vitesses de locomotion élevées est donc supérieure à la baisse de vitesse de balayage due au whisking et ces deux effets ne se compensent pas.

Effet de la locomotion sur le point moyen du whisking

Un autre paramètre du whisking est le point moyen de chaque cycle [22], repéré ici comme la moyenne entre les points maximaux de protraction et de rétraction (lignes épaisses dans la Figure II.12A ; voir aussi Méthodes en 3.1 et Figure II.4). Nous avons observé que les vibrisses sont plus protractées quand la vitesse de locomotion du rat augmente (Figure II.12A). A l'échelle de l'ensemble de nos enregistrements, nous retrouvons cette tendance. Nous avons récolté l'angle moyen instantané du whisking afin de le comparer à la vitesse instantanée du rat (Figure II.12B). Nous notons une protraction des vibrisses de 15-20° sur la gamme de vitesse de locomotion considérée (0-700 mm/s).

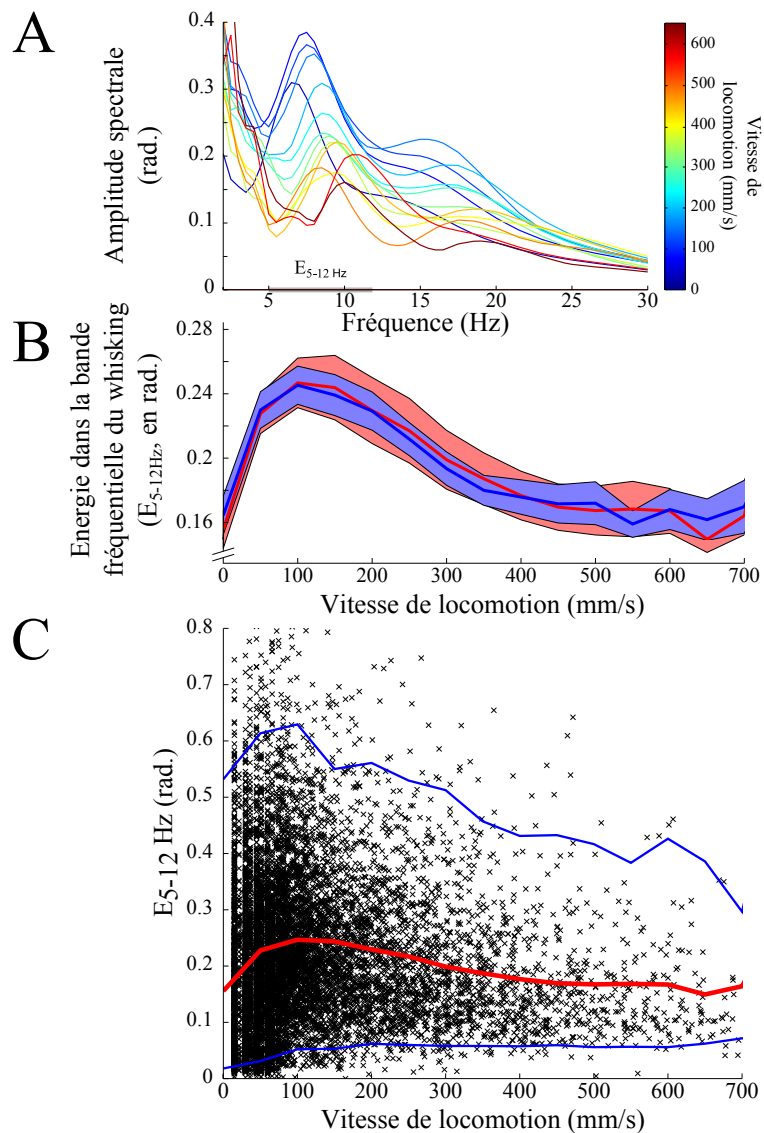


FIGURE II.10 – Modulation vitesse-dépendant du whisking. (A) Spectres moyens associés à différentes gammes de vitesses de locomotion durant un essai. Les vitesses de locomotion sont affichées par un code couleur. La bande fréquentielle utilisée pour calculer E_{5-12Hz} (en B) est indiquée par un trait gris. (B) Énergie moyenne dans la bande fréquentielle 5-12 Hz caractéristique du whisking en fonction de la vitesse de locomotion (rouge : marqueur optique droite ; bleu : gauche) (les zones autour de la moyenne correspondent à \pm sem ; $n = 7$ animaux). (C) Valeurs instantanées de E_{5-12Hz} en fonction de la vitesse instantanée de locomotion. 1 point sur 50 seulement est montré par souci de clarté. La moyenne à travers animaux, vibrisses et essais est superposée en rouge (moyenne des deux courbes en B) ($n = 7$ animaux). Les moyennes des 100 points les plus extrêmes (ligne bleue du haut : valeurs maximales ; ligne bleue du bas : valeurs minimales) pour chaque vitesse (fenêtre de 50 mm/s) sont affichées. Le même nombre d'échantillons ($n = 2000$) est tiré au hasard dans chaque fenêtre de vitesse ; les points extrêmes sont ensuite pris dans ce sous-population afin éviter un biais dû à la distribution non homogène du nombre d'échantillons à travers les vitesses.

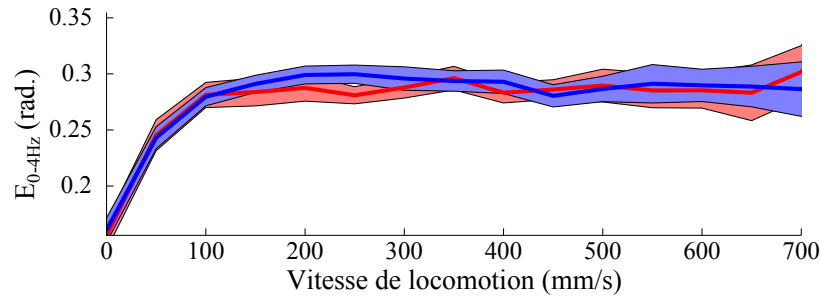


FIGURE II.11 – Caractéristique de l’effet vitesse-dépendant sur le whisking. Énergie moyenne dans la bande fréquentielle 0-4 Hz (E_{0-4Hz}) en fonction de la vitesse de locomotion (rouge : marqueur optique droite ; bleu : gauche) (les zones autour de la moyenne correspondent à \pm sem ; $n = 7$ animaux).

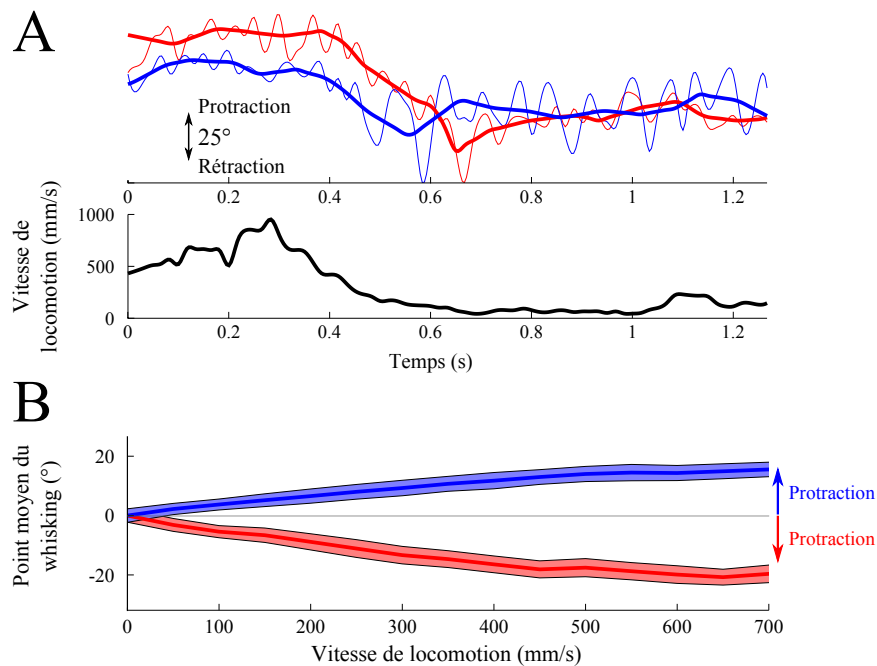


FIGURE II.12 – Modulation vitesse-dépendant du point moyen de whisking. (A) Exemple d’une protraction (panneau du haut) corrélée avec une augmentation de la vitesse de locomotion (panneau du bas). Les courbes (rouge : marqueur optique droite ; bleu : gauche) sont arrangées pour afficher la protraction dans le même sens pour les deux vibrisses. Le point moyen du whisking est tracé par une ligne épaisse. (B) Variation du point moyen du whisking par rapport au point moyen à vitesse nulle, en fonction de la vitesse de locomotion (zones grisées \pm sem ; $n = 7$ animaux). En raison de la convention horaire choisie pour les deux côtés du museau, la protraction correspond à un différentiel <0 pour la vibrisse droite (rouge) et >0 pour la vibrisse gauche (bleu).

3.3 Discussion

Habituation Dans cette étude, nous avons observé des rats en exploration durant l'habituation à un objet (protocole n°1) ou en présence d'un objet déjà connu (protocole n°2), puis face à un objet nouveau de par la texture (protocoles n°1 et 2). Durant l'habituation à un objet, le temps de présence autour de l'objet en question diminue au fur et à mesure des jours (Figure II.8A). Renner et al. ont observé la quantité d'événements de reniflage et d'interaction proche avec un objet durant une habituation sur plusieurs jours (présentation de 10 mn quotidienne) [147]. Ils ont noté une augmentation progressive de ces événements durant les 3 premiers jours, puis une décroissance à partir du 4^{ème} jour. Ici, la cinétique du whisking à proximité de l'objet dans le protocole n°1 augmente aussi pendant les 3 premiers jours, puis décroît à partir de la seconde exposition du 3^{ème} jour (Figure II.8B), de manière cohérente avec leur étude. Dans notre protocole, les rats sont habitués au préalable à l'arène vide. L'objet introduit le premier jour est donc totalement nouveau pour l'animal, ce qui peut expliquer que le rat n'interagisse avec l'objet que progressivement, malgré le fait que le temps passé proche de l'objet diminue rapidement. L'habituation dans la position de l'animal et dans le whisking obéissent donc à deux cinétiques différentes.

Détection de nouveauté Dans nos protocoles, les rats ne doivent pas faire de choix, ni ne subissent de renforcement positif ou négatif sur l'objet. Une étude assez ancienne a adopté la même approche pour étudier l'influence sur la détection de nouveauté de l'intervalle de temps entre présentation des objets [143]. Un intervalle d'une heure, tel que nous l'utilisons, permet à l'animal de détecter efficacement un objet nouveau par rapport à un objet connu. Cela corrobore la détection de nouveauté que l'on a pu mettre en évidence par l'augmentation du temps passé par les rats à proximité de l'objet nouveau après habituation au premier objet durant 7 séances (protocole n°1 ; Figure II.8A). Cette détection de nouveauté ne se manifeste pas dans l'énergie associée au whisking proche de l'objet nouveau (dernier point de la ligne rouge de la Figure II.8B). Il est probable qu'il ne faille plusieurs jours d'exposition pour observer une augmentation du whisking sur l'objet nouveau, comme vu durant les jours 1 à 3.

Il a été remarqué que, suite à un signal d'alarme, les musaraignes rentrent précipitamment dans leur terrier sans prendre en considération les éléments nouveaux, tels que des obstacles placés sur leur chemin ou encore des objets retirés de leur trajet. Dans ce cas, le déficit de perception peut tout aussi bien être attribué à l'urgence de la fuite qu'à la haute vitesse de locomotion de l'animal [148]. D'autre part, une étude comportementale a essayé de mettre en évidence la nécessité de whisking pour que le rat puisse avoir une perception des textures. Le travail en question analysait la détection de nouveauté de texture chez des rats aux muscles vibrissaux paralysés (section du nerf moteur) [129]. Dans ce contexte, le rat n'est pas capable de percevoir une nouveauté de texture. Malheureusement, les vibrisses de l'animal sont totalement rétractées après cette opération, ce qui empêche de trancher véritablement la question posée. Néanmoins, d'autres études semblent indiquer que le rat pourrait être capable d'extraire des informations sur les objets touchés durant la course [47, 114], donc vraisemblablement quand le whisking diminue, mais nous n'avons pas traité ici cette question. Par contre, bien que nous n'ayons pas inclus cette question dans la définition initiale de notre protocole, nous avons trouvé une modulation du whisking par la vitesse à laquelle l'animal se meut.

Whisking et vitesse de locomotion Il a été précédemment montré que le rat effectue des excursions à basse vitesse à partir d'une station de départ auquel il revient ensuite à plus haute vitesse [145]. Au fil du temps, les excursions se font de plus en plus longues et de plus en plus distantes de la station de départ [149]. La vitesse du rat est donc intimement liée à sa stratégie d'exploration. Nous avons mis en évidence une adaptation de deux paramètres du whisking à la vitesse de locomotion de l'animal : a) l'énergie spectrale associée aux fréquences typiques

du whisking (5-12 Hz) diminue avec la vitesse de déplacement et b) les vibrisses se protractent d'autant plus que l'animal court vite. Ces corrélations ont pu être établies sans considérer de décalage entre la vitesse de locomotion et le whisking, alors que l'on sait que l'animal anticipe par son whisking les rotations de sa tête [21]. Nous avons d'autre part investigué l'influence de la vitesse sur la fréquence de whisking, mais aucune tendance systématique n'a pu être trouvée à l'échelle des 7 animaux enregistrés.

La vitesse moyenne de balayage calculée à partir de l'ensemble de nos données pour une vibrisse de 3 cm se situe autour de 100 mm/s, proche des valeurs de la littérature (différentes estimations ont été précédemment réalisées : 200 [63, 130], 300 [114] et 400 [21] mm/s). Les variations de vitesse de balayage dues à la modulation vitesse-dépendante du whisking n'excède pas 30% de l'énergie dans la bande fréquentielle de whisking. L'impact que va avoir cette modulation sur la vitesse de balayage de la vibrisse (30 mm/s) est donc à un ordre de grandeur des vitesses de locomotion du rat (~500 mm/s). Quand l'animal court, la vitesse relative entre les vibrisses et l'environnement est donc supérieure à la vitesse induite durant le whisking au repos, malgré la diminution de whisking observé. Comme indiqué dans le paragraphe précédent, il n'est pas encore élucidé si le rat peut avoir une perception de texture quand il court et quand le whisking diminue.

Ces résultats peuvent être mis en parallèle avec le comportement d'un être humain dans le noir. Il nous semble, intuitivement, que l'être humain a tendance à tendre aussi ses bras vers l'avant quand il se déplace rapidement dans le noir. Ainsi, la détection d'un obstacle est plus précoce et les chances d'échapper à une collision sont plus importantes. Identiquement, une diminution de l'amplitude du whisking permettrait aussi de maintenir les vibrisses le plus en avant possible.

Troisième partie

**TRANSDUCTION D'ÉVÉNEMENTS
MÉCANIQUES ÉLÉMENTAIRES DURANT
L'EXPLORATION ACTIVE**

1 Richesse perceptuelle de la localisation d'objets

Comme nous l'avons vu dans la Partie I (section 1), le rat vit dans un environnement où les informations tactiles lui sont primordiales. Il doit sans cesse juger de la position de ses proies par rapport à sa tête [42, 115] ou encore de la distance à laquelle se situent ses congénères ou les murs de son terrier.

Nous savons que toute une panoplie de mécanorécepteurs est placée le long du follicule afin d'encoder certains paramètres du mouvement de la base de la vibrisse (Partie I,2.2.2). Le but du travail présenté dans cette partie est de créer un cadre théorique décrivant les oscillations rapides se propageant sur la vibrisse suite à des événements discrets de type contact ou détachement. Ce genre d'événement constitue un signal pertinent pour le rat étant donné que le whisking est modulé par le toucher avec un substrat (Partie II,2.1). De plus, les rongeurs sont capables de percevoir la localisation du contact très efficacement. En raison de l'accessibilité des mouvements des vibrisses au suivi vidéographique et du conditionnement comportemental possible chez les rongeurs, plusieurs études ont sondé les limites de leur perception dans la localisation d'objets. Nous présentons certains de ces travaux afin de situer en quoi une description mécanique des événements vibrissaux rapides présente un intérêt.

1.1 Positionnement des objets par rapport à la tête

La position d'un objet peut être encodée dans un repère cartésien centré sur la tête de l'animal et décomposée en 3 coordonnées : horizontale (le long de l'axe antéro-postérieur), verticale (le long de l'axe ventro-dorsal) et radiale (le long de l'axe proximo-distal) (Figure III.1A). Plus spécifiquement si l'on définit des coordonnées polaires le long d'une vibrisse attachée à la face du rongeur et parcourant l'espace jusqu'à toucher l'objet en question, nous parlerons de distance radiale pour la distance à la tête ainsi que d'élévation et d'azimut pour les deux angles relatifs à la hauteur et à l'axe antéro-postérieur par rapport à la tête (Figure III.1B). Les expériences conduites pour mieux caractériser les capacités des rongeurs à localiser des objets autour de leur tête se sont focalisées sur les localisations horizontale et radiale (Table III.1). Le travail qui fait suite (en 2) a des implications pour ces deux types de tâches.

La plupart du temps, on demande au rat (ou à la souris) de comparer la position de poteaux placés à sa droite et à sa gauche⁵, selon qu'ils diffèrent par leur position horizontale (selon l'axe antéro-postérieur) ou radiale (proximo-distale). Une des positions relatives des poteaux a une valence positive et le rongeur est motivé dans la tâche par une récompense. Au fur et à mesure de l'apprentissage de la tâche (entre 1 semaine et 1 mois selon les études), la difficulté de la tâche est augmentée. La discrimination entre les positions des deux poteaux est rendue plus ardue en diminuant la différence de position entre les poteaux. On a déterminé la résolution maximale du système vibrissal pour la localisation radiale : 3 mm le long de la vibrisse (i.e. une différence inférieure à 5% de la distance radiale à juger) [150] et le positionnement horizontal : 1° d'azimut [125]. Les temps de réaction des animaux sont très courts ; la construction du percept peut se faire dès 200 ms après le contact [25], soit 1 ou 2 whisks [94]. La durée de la transduction préneuronal doit donc être réduite à sa portion congrue, chaque milliseconde comptant, notamment celles de la durée du temps de propagation de l'onde de déformation depuis le point de contact jusqu'aux mécanorécepteurs.

5. on peut aussi demander à une souris de juger la position absolue d'un poteau [25].

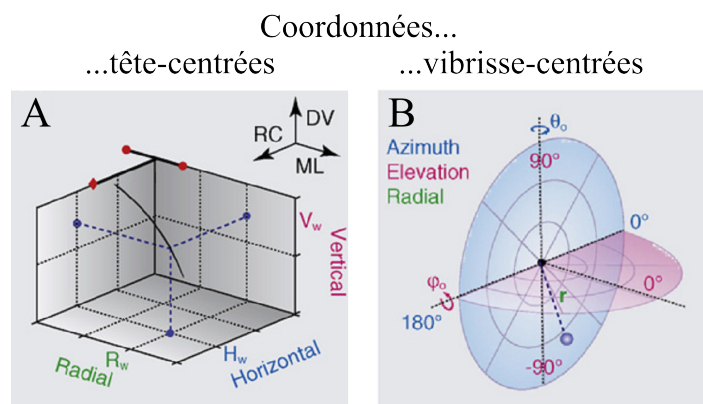


FIGURE III.1 – Système de coordonnées disponibles dans la localisation d’objets. A, Coordonnées de la vibrisse et de l’objet dans un repère cartésien centré sur la tête. La position de la vibrisse peut être décrite par rapport à la tête, indiquée ici par la position des yeux (points rouges) et du nez (losange rouge) et par ses coordonnées horizontale (rostro-caudal ; H), verticale (dorso-ventral ; V) et radiale (proximo-distal ; R). B, Coordonnées d’un objet dans le repère polaire de la vibrisse. La position du contact avec un objet est marquée avec une boule violette. Adapté de Knutsen et al., 2009 [23].

Localisation	
horizontale	radiale

Auteurs	Knutsen et al., 2006 [125]	Mehta et al., 2007 [151]	O'Connor et al., 2010 [25]	Krupa et al., 2001 [150]	Shuler et al., 2002 [152]
Whisking	Nécessaire	Observé	Observé	Non nécessaire	Non observé
Résolution	1° (0.24 mm)	<15°	<6°	3 mm	< 11 mm
Effet de la section du nerf moteur	Performance nulle			Performance non affectée	
Effet de la section des vibrisses	Possible jusqu'à 1 seule vibrisse restante si réalisée progressivement	Idem	Idem	Performance décroissante avec le nombre de vibrisses coupées	
Inactivation/lésion de vS1			Performance nulle	Performance nulle	Performance réduite

TABLE III.1 – Résumé des expériences comportementales portant sur des tâches de localisation d'objet.

La résolution très fine selon les axes proximo-distal et antéro-postérieur requiert l'utilisation de vibrisses et un cortex somatosensoriel intact dans les deux hémisphères, comme l'ont démontré des vibrissectomies totales et des lésions/inactivations du cortex en tonneaux [152]. Les performances atteintes par les animaux sont très élevées (généralement au-delà de 75% des essais sont réussis après apprentissage, même si une forte variabilité inter-animal existe [25]).

La résolution selon l'azimut (1°) est proche du seuil perceptif mis en évidence durant la stimulation passive d'une vibrisse chez un animal éveillé [153]. Cette résolution angulaire correspond à une distance horizontale (axe rostro-caudal) de 0.23 mm, soit un dixième de la distance entre deux vibrisses adjacentes de la même rangée. La position horizontale ne peut donc pas être détectée seulement par l'identité de la vibrisse touchant l'objet. C'est pourquoi l'on parle d'hyperacuité en référence au système visuel où la résolution finale est inférieure à la distance entre deux cellules photoréceptrices [125].

La résolution radiale est quand à elle inférieure à la différence de longueur entre les vibrisses, d'où l'idée que le système fait aussi montre d'hyperacuité dans la localisation radiale. Ceci exclut une détection de la distance radiale basée sur un mécanisme binaire où les vibrisses touchées indiqueraient par leur longueur une borne supérieure de la distance radiale du contact tandis que les vibrisses non touchées fixeraient une borne inférieure [2].

La localisation horizontale des objets nécessite de la part de l'animal qu'il fasse du whisking. La section du nerf moteur afférent au niveau des muscles vibrissaux empêche la localisation. La performance de l'animal est corrélée à la puissance spectrale dans la bande fréquentielle comprenant le whisking (5-25 Hz), sans pour autant être relié au nombre de cycles de whisking [125]. Toutefois, une fois en contact, on observe que le whisking devient peu synchrone entre les deux faces du museau, voire s'atténue grandement (cf. Figure 4 de Ahissar et al., 2008 [154]). Si l'on compare les temps de contact entre cycles de whisking successifs sur les poteaux, on remarque que, dès le second cycle de whisking sur les poteaux, la différence entre les temps

de contact des vibrisses de chaque côté se réduit. Tout se passe comme si le rat asymétrisait à dessein son whisking pour minimiser une différence de temps de contact et maximiser la différence de position angulaire des vibrisses au moment du contact [131]. Il y a là un changement d'encodage de l'azimut du contact entre le premier cycle et les cycles de whisking subséquents, d'une information temporelle (différence entre les temps de contact) en une information spatiale (différence de la position angulaire des vibrisses au moment du contact simultané).

En un peu plus d'une dizaine d'années, il a été mis en évidence que les trois différentes coordonnées sont encodées selon des systèmes différents et de manière parallèle. Le multiplexage de ces informations se fait aussi bien au niveau préneuronale que neuronale.

1.2 Codage de la position des objets

1.2.1 Codage vibrissal de la position des objets (préneuronale)

La perception du contact avec un objet résulte en premier lieu de la transduction mécanique qui a lieu a) au point de contact et b) le long de la vibrisse jusqu'aux mécanorécepteurs. Les coordonnées de ce contact (Figure III.1) doivent être préservées d'une manière ou d'une autre et acheminées jusqu'à la base de la vibrisse puisque les animaux sont capables de détecter finement la position de l'objet, selon des modalités différentes (nécessité ou pas de whisking). En partant de cette constatation, on peut d'ors et déjà conclure que le mouvement du senseur doit être parfaitement connu pour une localisation horizontale, ce qui n'est pas le cas pour la localisation radiale. En accord avec cette remarque fut la proposition de Birdwell et al. d'une transformation de la distance radiale en un moment mesuré à la base de la vibrisse [24]. À l'aide d'un modèle théorique de la vibrisse, les auteurs ont pu relier l'évolution quasi-statique du moment en base de vibrisse à la distance du point de contact le long du senseur (Figure III.2A). Dans cette approche dite quasi-statique, les mouvements vibrissaux sont considérés comme infiniment lents et à l'équilibre à tout instant. Une fois au contact, l'évolution du moment est linéaire avec l'angle en base de vibrisse (Figure III.2B).

Rappelons que le moment M est relié à la courbure κ de vibrisse (Figure II.1A) selon la relation $M = EI\kappa$ où E est le module d'Young de la vibrisse et I est le moment géométrique d'inertie ($\pi r^4/4$ avec r le rayon en base). Le module d'Young caractérise la résistance à la déformation d'un matériau ; plus sa valeur est élevée, plus le matériau est rigide. Une valeur typique pour les vibrisses se situe autour de 3-4 GPa (de 1 à 6 GPa selon la vibrisse) [91, 65, 64].

Cependant, le moment ne peut encoder la position angulaire du contact car à une même position angulaire peut correspondre différents moments en fonction de la localisation du contact le long de l'objet. Il a donc été proposé un mécanisme reposant sur la connaissance du plan moteur du mouvement du senseur. À tout instant, la phase, l'amplitude et le point moyen du whisking sont encodés. Plus précisément, la phase de la vibrisse dans un cycle de whisking est codée dans vS1 [120] tandis que les composantes lentes (point moyen et amplitude) du whisking sont accessibles au système nerveux dans vM1 [22]. La phase du whisking ne suffit pas à retrouver la position de la vibrisse à l'instant du choc, comme illustré sur la Figure III.2C. Si les mécanorécepteurs à la base de la vibrisse peuvent indiquer l'instant du choc, on doit avoir d'autre part connaissance de la phase, de l'amplitude et du point moyen de la commande motrice du whisking pour pouvoir inférer la position angulaire de la vibrisse touchée au moment du choc.

Le signalement du contact est donc un élément essentiel pour la localisation d'un choc, à la fois selon l'axe horizontal et radial. Lors du contact avec un objet durant la protraction, il a été observé que la courbure s'inverse globalement ($\sim 0.01-0.02 \text{ mm}^{-1}$ en 250 ms ; Figure 3E de Knutsen et al., 2008 [17]), c'est-à-dire que la concavité tournée vers l'avant se tourne vers l'arrière. O'Connor et al. ont mesuré plus précisément les variations de courbure en base de vibrisse durant le contact. La phase initiale du contact révèle des variations de courbure plus élevées qu'estimées auparavant, autour de 0.02 mm^{-1} en 50-100 ms (Figure III.3). Pris sur une

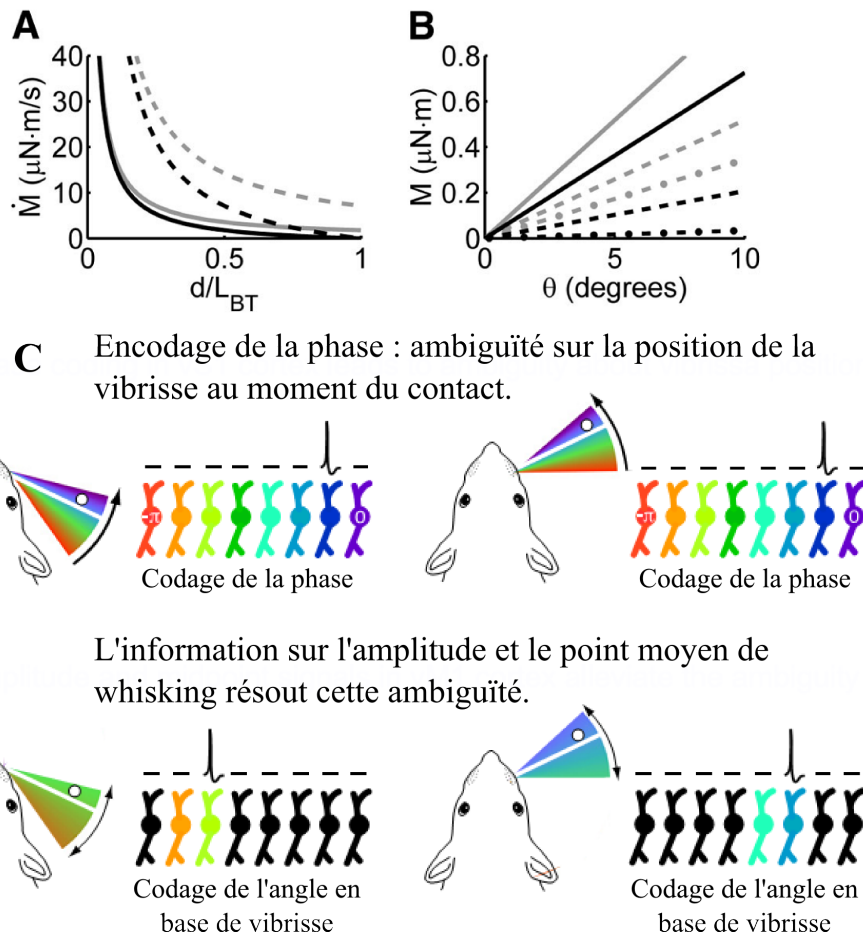


FIGURE III.2 – Hypothèses théoriques du codage de la distance radiale et de l'azimut d'un contact. A, Variation théorique du moment en fonction de la distance de contact normalisée pour une vibrisse conique (ligne noire) et cylindrique (ligne grise) tournant à différentes vitesses. Lignes pleines : vitesse 1 radian/s ; lignes pointillées : vitesse 4 radian/s. d , distance radiale de l'objet touché ; L_{BT} , longueur totale de vibrisse. B, Moment théorique en base de vibrisse en fonction de l'angle de la vibrisse à partir du contact avec un objet situé en $0.3 L_{BT}$. \dot{M} , variation du moment ; M , moment ; θ , angle de déflexion. Simulations réalisées avec un module d'Young de 3.5 GPa, un rayon à la base de $60 \mu\text{m}$ et une longueur totale de 6 cm. A-B, Tiré de Birdwell et al., 2007 [24]. C, Ambiguïté posée par le codage en phase durant le whisking. (Haut) Le codage en phase du contact de la vibrisse avec un objet (point blanc) pose un dilemme. Un whisking à deux points moyens différents (gauche et droite) peut conduire à la même activité dans vS1 (pour une même phase). Par simplicité, les neurones représentent l'intervalle de phase $[-\pi, 0]$ durant la protraction (neurones de vS1 par exemple). Le point noir indique le neurone activé. (Bas) Codage sans ambiguïté de la position horizontale du contact en terme d'angle. Des neurones encodent un angle unique en base de vibrisse (neurones en couches profondes de vS1 ou vM1) du moment que leur sont accessibles des informations sur la phase (vS1), l'amplitude et le point moyen du whisking (vM1). Les neurones colorés sont ceux potentiellement activés pour la gamme de ce whisking, tandis que les potentiels d'action indiquent le neurone particulier activé par le contact. Adapté de Kleinfeld et al., 2011 [14].

échelle de temps un peu plus grande, on retrouve les valeurs citées précédemment, *i.e.* 0.01 mm^{-1} en 200 ms. Il est donc totalement possible que des mécanorécepteurs puissent générer des potentiels d'action en réponse à une sollicitation mécanique sous la forme de variation de moment imposée par la vibrisse dans la follicule. C'est ce qui a motivé l'enregistrement de neurones du ganglion trigéminal.

1.2.2 Codage neuronal de la position des objets

Comme nous l'avons vu les tâches de positionnement d'objet nécessitent un cortex somatosensoriel vibrissal intact (Table III.1). Au niveau du ganglion trigéminal déjà, les informations de position de l'objet touché sont encodées. Des enregistrements électrophysiologiques ont été réalisés chez l'animal anesthésié en simulant des épisodes de whisking. Pour ce faire, des stimulations électriques du nerf facial moteur déclenchent des cycles de protraction/rétraction aux caractéristiques approchantes de celles retrouvées chez l'animal en comportement ; c'est ce que l'on dénomme le whisking électrique.

Deux études de l'équipe d'E. Ahissar ont grandement contribué à la compréhension du codage neuronal de la position durant un choc. Durant le whisking électrique, Szwed et al. ont trouvé une réponse dans 75% des neurones enregistrés dans le ganglion trigéminal. En plaçant sur la trajectoire des vibrisses un obstacle, ils ont pu distinguer différents types de réponses (Figure III.4A-D) [155]. Les cellules de whisking répondent quand l'animal fait du whisking, qu'il y ait ou pas contact avec un objet (~25 % des cellules). À l'inverse, les cellules de toucher ne sont actives qu'en contexte de choc avec un obstacle (~50 % des cellules). Enfin ~25% des cellules répondent à la fois au whisking et au toucher. On peut sous-diviser les cellules de toucher entre cellules de contact, qui répondent de manière transiente aux premiers instants du choc (<40 ms), cellules de détachement, qui répondent aussi de manière phasique au détachement de l'objet et enfin les cellules de pression, qui sont actives durant la totalité du contact, de manière tonique (> 80 ms), du moment que la vibrisse est poussée contre une surface.

Les cellules de whisking répondent de manière très ciblées à une latence au début du whisk/position/phase durant chaque cycle. En combinant le délai de réponse des cellules de contact (Figure III.4E) et le signal des cellules de whisking, on peut retrouver la position angulaire à laquelle la vibrisse a touché un obstacle, en adéquation avec ce que suggéraient les enregistrements dans vS1 et vM1 (cf. Partie II et Figure III.5). Par ailleurs, les cellules de pression encodent la distance radiale du contact par leur taux de décharge (Figure III.4F) [156]. Ces différents neurones du ganglion trigéminal ont aussi été caractérisés électrophysiologiquement ; en fonction de leur type de réponse, on peut suggérer une possible correspondance avec les mécanorécepteurs observés anatomiquement (Table 1.2.2) :

- Le groupe de cellules de whisking est composé pour moitié de neurones SA et pour l'autre moitié de neurones RA. Si l'on se ramène à l'anatomie du follicule tel que décrit en introduction (2.2.2), l'innervation du col du follicule est préférentiel chez les espèces « whiskant » (surtout au niveau du corps conique interne). On peut donc faire l'hypothèse que ces cellules de whisking ont des terminaisons majoritairement localisées dans la partie distale du follicule, notamment à ce niveau des terminaisons lancéolées pour les cellules RA et des terminaisons de Merkel pour les cellules SA (Tables I.1 et I.2). Les mécanorécepteurs qui y sont situés ne sont pas à l'abri du sinus annulaire et il est vraisemblable que la tension sur la peau durant le whisking les active.
- Rice et al. ont suggéré que le ringwulst, cette étrange structure en forme de C qui flotte dans le sinus annulaire, déforme la gaine mésenchymateuse spécifiquement durant les fortes accélérations ou décélérations, de par son inertie [13]. Les événements de contact ou de détachement pourrait déclencher ce type de stimulation, ce qui plaiderait pour une localisation des terminaisons des cellules de contact/détachement à ce niveau. Les cellules RA que l'on trouve dans le follicule sont des neurones à terminaisons lancéolées (Tables

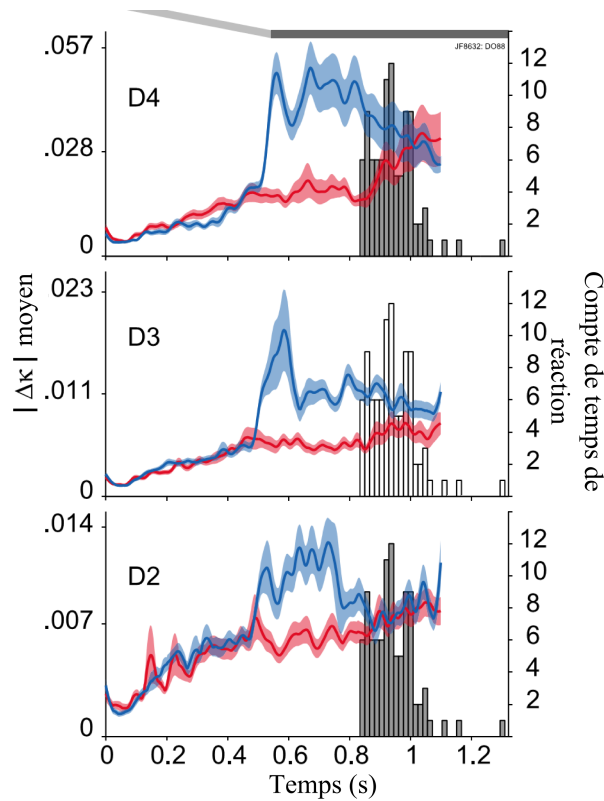


FIGURE III.3 – Variation de courbure à la base de la vibrisse en fonction de la performance d’une souris dans une tâche de localisation horizontale d’un objet. De bas en haut, les moyennes de courbure pour les essais où l’animal touche la barre et détecte sa position (trace bleu) et les essais où il échoue à détecter la position (trace rouge) pour 3 vibrisses différentes sont présentées. L’erreur standard est montrée en zones ombrées. La distribution des temps de réaction pour les essais réussis est sous forme d’histogramme. La barre grise en haut indique le temps mis par le poteau pour descendre en position sur la trajectoire des vibrisses. La barre noire indique quand le poteau est en position. Les variations de courbure $\Delta\kappa$ correspondent à la différence entre la courbure à un instant t et la courbure moyenne durant les 100 premières ms d’un essai. Tiré de O’Connor et al., 2010 [25].

I.1 et I.2).

- Les cellules de pression sont des cellules SA qui maintiennent leur réponse durant le glissement sur une surface. Ce pourrait être des cellules à terminaisons de Merkel localisées au niveau de la gaine épithéliale externe et faisant partie des mécanorécepteurs impliqués dans la transduction des textures.

Type de cellules	Contact	Détachement	Pression	Whisking	
Type de réponse électrophysiologique	RA	RA	SA	SA	RA
Mécanorécepteurs putatifs	lancéolés	lancéolés	Merkel	Merkel	lancéolés
Localisation putative	gaine mésenchymateuse	gaine mésenchymateuse	gaine épithéliale externe	bourrelet épidermique	corps conique externe

TABLE III.2 – Relation entre les mécanorécepteurs et les types fonctionnels [155].

Des enregistrements réalisés dans le TG par Leiser et al. chez l'animal en comportement floutent quelque peu les limites de cette classification. Contrastant avec les données obtenues chez le rat anesthésié, toutes les cellules du ganglion augmentent leur taux de décharge durant le whisking dans l'air [83]. La totalité des neurones du TG enregistrés électrophysiologiquement seraient donc sensibles au whisking. Il n'y a donc pas de cellules spécifiques de toucher ou de détachement comme l'a décrit Szwed et al. [155], mais des cellules de whisking/toucher et de whisking/détachement. De plus, aucune cellule de whisking (c'est-à-dire exhibant la même réponse qu'il y ait ou pas contact durant le cycle de whisking) ne fut trouvée dans les enregistrements de Leiser et al. chez l'animal en comportement. Toutes les cellules augmentaient leur réponse durant le whisking sur une surface, par rapport à une situation de whisking dans l'air. Ces différences d'observation entre Szwed et al. et Leiser et al. résultent probablement de variations dans le seuil d'activation des neurones pour le whisking et le toucher. Ainsi, les cellules de toucher de Szwed et al. ont probablement un seuil de décharge pour le whisking plus haut que les cellules de whisking. Alors que le whisking électrique, durant l'anesthésie, n'exerçait sans doute pas une contrainte suffisante pour activer ces cellules de toucher, elles déchargeraient néanmoins durant l'exploration chez l'animal éveillé réalisant du whisking. Il n'est pas impossible que les sinus folliculaires puissent aussi jouer un rôle durant l'éveil du rat, par exemple en comprimant les mécanorécepteurs (rôle discuté dans la Partie I,2.1 et par Vincent [54]). Par là même, ces résultats ne changent pas le cadre théorique d'encodage de la position de la vibration au moment d'un choc. En effet, les neurones de haut seuil pour le whisking (cellules de whisking/toucher pour Leiser et al. [83]) encoderont malgré tout préférentiellement l'instant du choc, qui, combiné à la phase du whisking, permettra de déduire la localisation horizontale du contact (Figure III.5).

Dans les expériences détaillées en Table III.1, seule la localisation d'un objet ponctuel est étudiée. Toutefois, au cours du glissement d'un senseur le long d'un objet, le suivi en continu de la distance radiale du point de contact peut permettre de reconstituer la forme de l'objet touché le long de la trajectoire du point de contact. Divers travaux dans le champ de la robotique ont ainsi tenté de reconstituer des formes en scannant un objet de manière tactile, avec éventuellement plusieurs senseurs [96, 97, 98, 95].

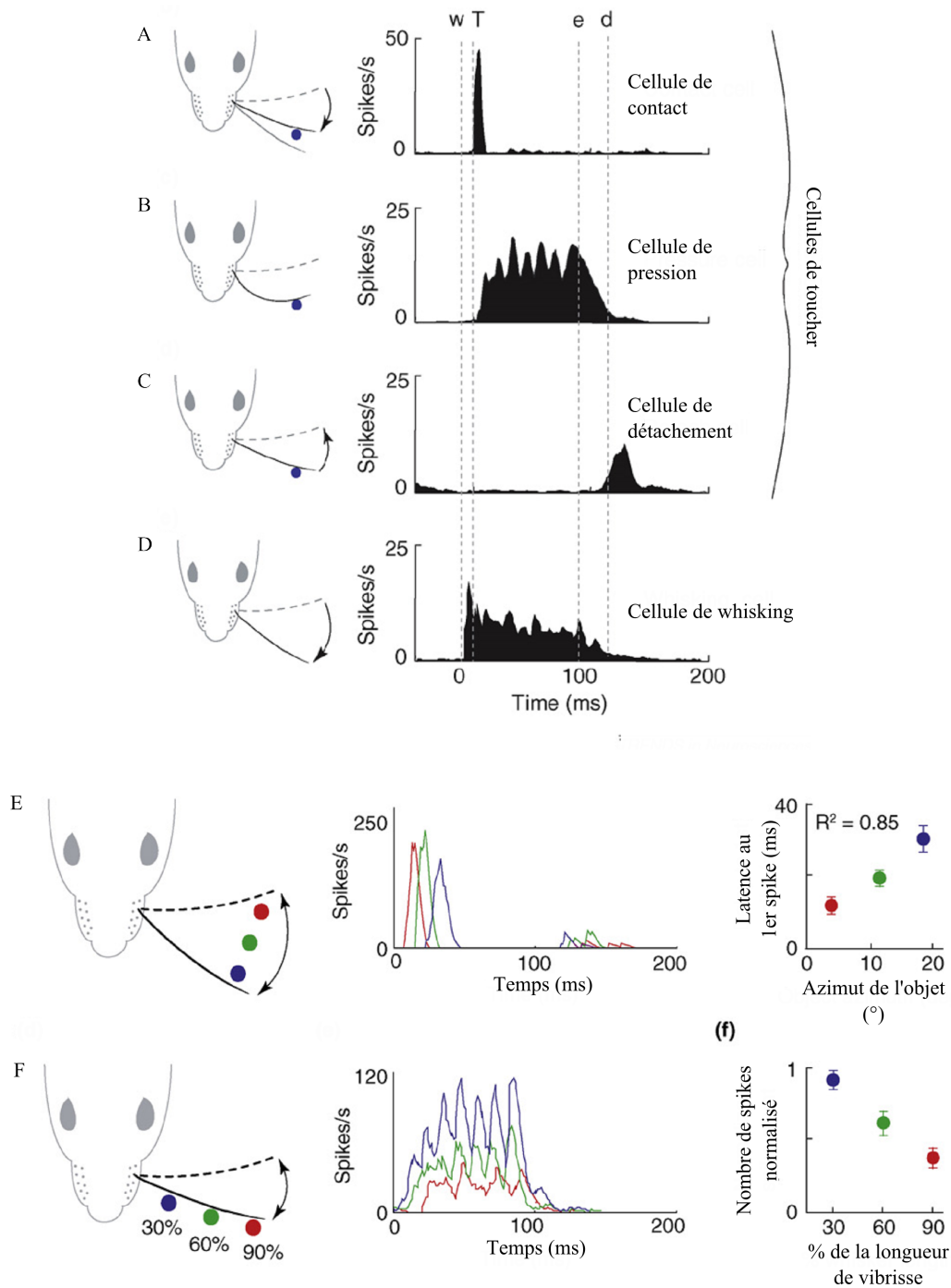


FIGURE III.4 – Réponse électrophysiologique au contact des cellules du ganglion trigéminal durant le whisking électrique chez le rat anesthésié. A, Les cellules de contact répondent seulement de manière phasique au contact. B, Les cellules de pression répondent au contact aussi longtemps qu’il est maintenu. C, Les cellules de détachement répondent uniquement au détachement de l’objet. D, Les cellules de whisking répondent au mouvement des vibrisses et ne sont pas affectés par les contacts ou les détachements. E, Les cellules de toucher encodent l’azimut du contact en augmentant la latence du premier potentiel d’action par rapport au début de la protraction. F, Les cellules de pression encodent la distance radiale du contact en diminuant leur taux de décharge pour des contacts distaux ($n = 38$). Adapté de Knutsen et al., 2009 [23].

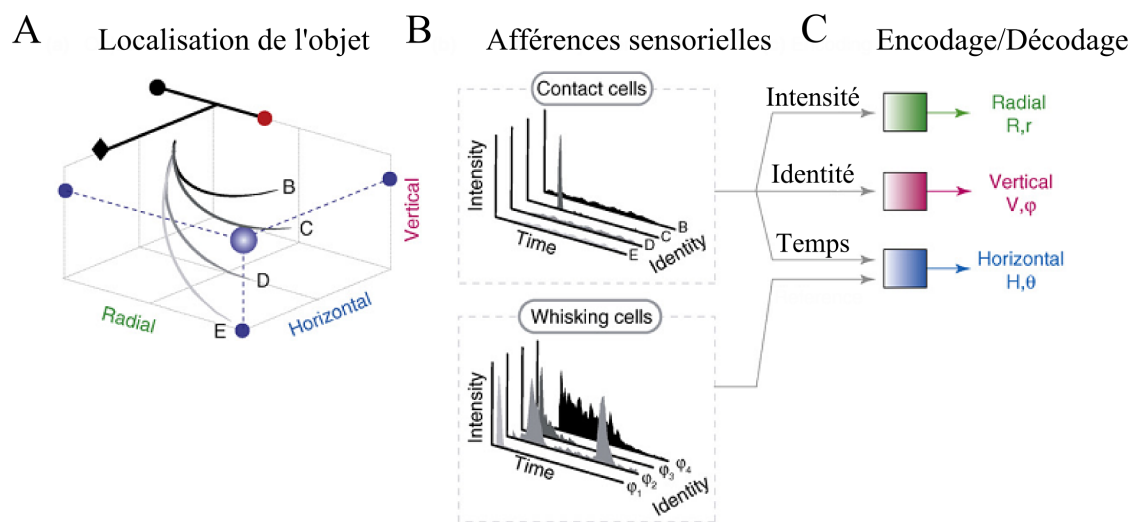


FIGURE III.5 – Codage de la localisation d'un objet. A, Différentes vibrisses (lignes grises) interagissent avec un objet différemment selon leur longueur ou leur position sur le museau. Ici, les vibrisses des rangées B à E d'un même arc sont montrées en protraction. Le contact est localisé au niveau de la rangée C (sphère bleue). B, Durant le whisking et le toucher, l'activation des afférences provenant des follicules caractérisent la phase du whisking et la position du contact par l'identité de la cellule activée (rangée B, C, D ou E), l'intensité et le temps de son activation. La phase préférée de chaque cellule de whisking est constante à travers essais mais très variable à travers la population ($\varphi_1 - \varphi_4$). C, Le contact d'une vibrisse avec un objet active une cellule de toucher correspondante. La conjonction de son activité avec la décharge de cellules de whisking permet de déduire l'azimut du contact. Tiré de Knutsen et al., 2009 [23].

Dans l'étude suivante, nous nous sommes proposés de caractériser l'évolution de la déformation vibrissale due à un contact ou à un détachement. Pour ce faire, nous avons décomposé le profil vibrissal en deux composantes : une partie quasi-statique telle que décrite antérieurement dans la littérature [24, 62] à laquelle se superpose une composante dynamique capturant le caractère résonant de la vibrisse en excitation. Nous argumentons le fait que ce type d'événements rapides, même si de petite amplitude, pourrait constituer un signal pertinent de choc et de distance radiale du contact pour les mécanorécepteurs.

2 Publication 1 : Whisker encoding of mechanical events during active tactile exploration (Frontiers in Behavioral Neuroscience)

Yves Boubenec¹, Daniel E. Shulz¹, Georges Debrégeas^{2,*}

¹ Unité de Neurosciences Information et Complexité, UPR 3293 (Centre National de la Recherche Scientifique), 1 avenue de la terrasse, 91198 Gif-sur-Yvette, France

² Laboratoire Jean Perrin, FRE 3231 (CNRS, UPMC Université Paris 6), Ecole Normale Supérieure, 24 rue Lhomond, 75005 Paris, France

* E-mail : georges.debregeas@lps.ens.fr

Abstract

Rats use their whiskers to extract a wealth of information about their immediate environment, such as the shape, position or texture of an object. The information is conveyed to mechanoreceptors located within the whisker follicle in the form of a sequence of whisker deflections induced by the whisker/object contact interaction. How the whiskers filter and shape the mechanical information and effectively participate in the coding of tactile features remains an open question to date. In the present article, a biomechanical model was developed that provides predictions of the whisker dynamics during active tactile exploration, amenable to quantitative experimental comparison. This model is based on a decomposition of the whisker profile into a slow, quasi-static sequence and rapid resonant small-scale vibrations. It was applied to the typical situation of a rat actively whisking across a solid object. Having derived the quasi-static sequence of whisker deformation, the resonant properties of the whisker were analyzed, taking into account the boundary conditions imposed by the whisker/surface contact. We then focused on two elementary mechanical events that are expected to trigger significant neural responses, namely (i) the whisker/object first contact and (ii) the whisker detachment from the object. Both events were found to trigger a deflection wave propagating upward to the mystacial pad at constant velocity of $\approx 3 - 5\text{m/s}$. This yielded a characteristic mechanical signature at the whisker base, in the form of a large peak of negative curvature occurring $\approx 4\text{ms}$ after the event has been triggered. The dependence in amplitude and lag of this mechanical signal with the main contextual parameters (such as radial or angular distance) was investigated. The model was validated experimentally by comparing its predictions to high-speed video recordings of shock-induced whisker deflections performed on anesthetized rats. The consequences of these results on possible tactile encoding schemes are briefly discussed.

Introduction

The vibrissal system of the rat is one of the prominent model systems for investigating the mechanisms of sensory information processing in the tactile modality. Rats use their whiskers to sense their close environment and gather information about object features such as location [150, 25], shape [2, 157], texture [63, 139], and size [43]. Active movements of body, head [63, 47, 20, 19], or whiskers themselves during whisking [63, 18, 119] induce contact between the whisker and the probed environment. This mechanical interaction elicits sequences of whisker deflection. Each whisker is embedded in a follicle in the skin [53], where mechanoreceptors transduce whisker base deflections into neural signals [74, 156]. Neurons along the trigeminal pathway respond to various aspects of the whisker base movements, such as high acceleration events [33, 158, 32], whisker speed [105], average noise level [31], or characteristic features of the whisker motion spectra [159]. These different properties of the whisker base dynamics are then processed by the central nervous systems to extract relevant features of the environment.

In order to decipher the underlying neural code, one needs to relate the dynamics of the whisker to the physical and geometrical characteristics of the contacting surface. This amounts to understanding the way the whisker carries and shapes information from the contact point to the follicle.

Consider a typical exploration task during which a rat whisks across an object (Figure III.6). This sequence can be broken up into three consecutive phases. First, the whisker rotates freely in air ; second, it slides over the object and is submitted to a frictional contact at the whisker tip ; the whisker then detaches and pursues its motion in air (no contact). Recently, several groups have studied how the rat could extract the contour of an object from the time evolution of the torque at the base of each of its whiskers [98, 160, 161, 162, 97]. The encoding mechanism requires proprioceptive information (the angular position of the whisker with respect to the snout) and the knowledge of the relationship between the radial distance and the resulting torque in the follicle. This relationship was derived by computing the successive equilibrium profiles of the whiskers for a non-frictional contact. Due to the slender geometry of the whisker, any change in the contact configuration (during the first contact or following the whisker detachment from the object) is expected to trigger a burst of whisker oscillations ignored in these quasi-static descriptions. During the sliding phase itself, stick-slip instabilities are bound to occur, which should also result in brief vibrating episodes. Several studies have suggested that these mechanical events are encoded by specific mechanoreceptors. In particular, Szwed *et al.* [155] established that distinct populations of trigeminal ganglion neurons specifically respond to first contact and/or detachment. Other works [29, 30, 32, 33] have further suggested that surface roughness may in large part be encoded by the rate of discrete high acceleration events elicited by stick-slip instabilities at the whisker/object contact. Notice that analogous mechanical events, separating different action phases, have been shown to play a central role in the planning and control of manipulation tasks in the context of active human touch [163].

In the present article, we focused on the encoding of the first contact and detachment events by the whisker. A biomechanical model is developed to quantitatively predict the sequence of whisker deformation that these events elicit in realistic conditions of tactile exploration. Specific predictions of the model were validated through high-speed video recordings of shock-induced whisker deflections. By investigating how various contextual parameters (such as radial and angular distance or friction coefficients) control the mechanical signature at the whisker base, we aimed to understand what information can be extracted by the neural system. The consequence of these results on possible tactile encoding schemes are discussed, which we believe may be of interest to the fields of whisker tactile perception as well as neurorobotics.



FIGURE III.6 – Schematic view of a tactile exploration task.

Results

Our biomechanical approach is based on a decomposition of the whisker dynamics into rapid small amplitude resonant oscillations superimposed onto a slow (quasi-static) sequence of deformation. The oscillating term is further decomposed along a series of resonant modes whose spatial and temporal properties are computed numerically. c

In a first section, we describe the quasi-static evolution of the whisker as it is swept across a rectangular obstacle. In the second section, the mode decomposition scheme used to describe the rapid dynamics of the whisker is presented. Two distinct mechanical events are then successively examined : (i) the initial contact (shock) between the whisker and the object ; (ii) the detachment of the whisker from the object. In both cases, the precise time-sequence of the whisker dynamics can be accurately predicted. A particular focus is put on the time-evolution of the moment at the whisker base (in the follicle) as it constitutes the relevant peripheral input for the mechanoreceptors.

Quasi-static evolution of a whisker scanned across a rectangular object

In this first section, the quasi-static evolution of the whisker, *i.e.* the series of equilibrium configurations, is calculated as it is swept across a rectangular object. Several robotics studies analyzed the shape of a whisker submitted to a contact force. Most of those works used numerical solutions to determine whisker profiles [160, 161, 97]. In the limit of small deflections, a small angle approximation can be used which yields an analytical solution to this mechanical problem [24]. All of those studies however ignored any frictional interaction between the whisker and the substrate. Here, we numerically derive the quasi-static sequence of whisker deflection as it is swept across an obstacle, taking into account the frictional force. In line with physiological observations made in rats [58] and other whisker-bearing animals [60], the whisker is modeled as a truncated tapered rod. We denote L the length of the non-truncated cone, b the maximum (base) radius and $\alpha = b/L$ the cone angle (Figure III.7A). In order to simplify the equations governing the whisker mechanics, the whisker profiles are described using a curvilinear coordinate s defined as the normalized arc length such that the cone tip (the end of the

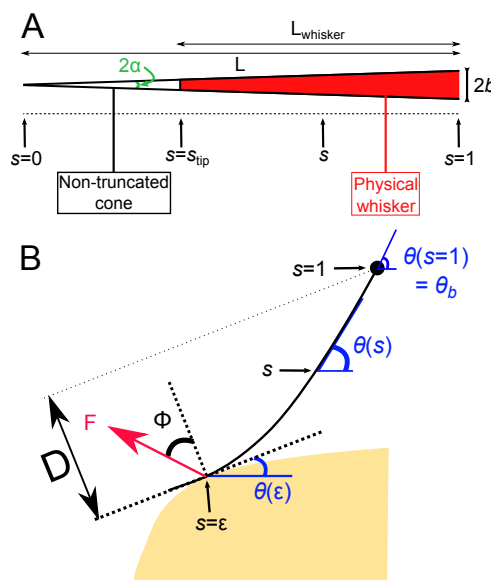


FIGURE III.7 – **Geometry of the whisker in contact.** (A) Whisker as a truncated cone. (B) The whisker is submitted to a localized frictional contact imposed at $s = \epsilon$ and oriented at a friction angle ϕ with respect to the direction normal to the surface. Notice that the whisker is locally tangent to the surface. The whisker rotates at constant rate around a fixed point that corresponds to the whisker base ($s = 1$).

non-truncated whisker) position defines the origin $s = 0$ and the whisker base is located at $s = 1$. The radius of the whisker at position s thus reads $r(s) = \alpha sL$. In this coordinate, the whisker physical tip is located at $s_{tip} = 1 - L_{whisker}/L$. Note that, owing to the truncation of the whiskers, L can be significantly larger than the actual whisker length $L_{whisker}$.

The whisker profile is described in curvilinear angular coordinates as $\theta = \theta(s)$ (Figure III.7B). The whisker is embedded in the pad tissue down to 4-5mm [53], which strongly constrains the angular position of the whisker base. Although the pad does exhibit some level of elastic compliance, as established by Jenks et al. (2010) in awake rats [114], here we assume the anchorage to be strictly rigid and thus impose $\theta(1) = \theta_b$. The whisking process is modeled by imposing a rotation of the whisker around its base at constant rate γ . The base angle $\theta_b = \theta(s = 1)$ thus grows linearly with time such that $\theta_b(t) = \gamma t$. The whisker is considered linearly elastic with a uniform Young's modulus E and density ρ . Any intrinsic (spontaneous) curvature and out-of-plane deformations are also ignored. When in contact with the object, the whisker is submitted to a frictional force F which is assumed to apply at a single point located at $s = \varepsilon$ along the whisker. The present analysis is restricted to configurations where $\varepsilon > s_{tip}$, which constrains the whisker to be locally tangent to the object surface. The orientation of the force F with respect to the direction normal to the whisker at $s = \varepsilon$ is set by the friction angle $\phi = \tan(\mu)$ where μ is the friction coefficient [164]. Within these hypothesis, the equation governing the whisker bending moment equilibrium reads (see *Methods* for the detailed derivation) :

$$(s^4 \theta')' - \tilde{F} \cos(\phi - \theta + \theta(\varepsilon)) = 0 \quad (2.1)$$

where $\tilde{F} = 4F / (\pi \alpha^4 E L^2)$ is an adimensional force. The single contact point hypothesis further imposes that the moment is null at the contact point such that $\theta'(\varepsilon) = 0$. For given values of θ_b (imposed by the rotation of the whisker base), the friction angle ϕ and the contact point ε , one can numerically compute a series of equilibrium whisker profiles by imposing different values of the contact angle $\theta(\varepsilon) < \theta_b$. This method is first used to derive the quasi-static evolution of the whisker as it rolls over the edge of the rectangular obstacle. In this regime, the position of the contact point on the object is fixed. This condition yields, for each whisking angle θ_b , a unique solution associated with a contact location ε along the whisker. As θ_b increases, the contact angle $\theta(\varepsilon)$ decreases and eventually vanishes. This time marks the onset of a second phase during which the whisker slides along the surface of the object. In this second regime, the contact angle $\theta(\varepsilon)$ is null while the radial distance D (the distance from the whisker base to the free surface) remains constant. Again, a unique solution, associated with a contact location ε , is obtained for each whisking angle θ_b . When the contact point reaches the edge of the object, the whisker snaps off and then continues to rotate in air at a constant rotation rate.

Figure III.8A shows the quasi-static evolution of the whisker profile for a friction coefficient $\mu = 0.4$, a radial distance $D = 0.83L$, and a rotation rate $\gamma = 400^\circ/s$. During this sequence, the contact point position along the whisker varies within a small range $0.08 < \varepsilon < 0.15$ (Figure III.8A2). The graphs A3 and 4 display the evolution of the base moment $\kappa(t) = \theta'(s = 1)$ and its time-derivative $\dot{\kappa}(t)$. In all graphs, and throughout the article, double scales are used in order to show the data both in reduced (all lengths being normalized by L) and physical units. For the latter, a typical whisker length $L = 3cm$ is used. Figure III.8B displays similar traces for various friction coefficients $\mu = \{0.2, 0.4, 0.6, 0.8\}$. This range should encompass most physical situations [164]. Although the associated profiles appear quite similar, increasing the friction coefficient yields a significant amplification of the base moment signal $\kappa(t)$ as shown in Figure III.8B4. One may notice that the effect becomes significant when the whisker is sufficiently deformed while the different graphs collapse in the early moments following the initial contact, *i.e.* when the whisker is essentially straight. The friction coefficient also controls the time (or base angle) at which the whisker detaches from the object. Although these frictional effects are significant, the base moment $\kappa(t)$ appears to be mostly controlled by the radial distance D as shown in Figure III.8C. Reducing this distance by 10% yields a five fold increase of the

maximum base moment experienced during the exploratory sequence. It thus seems unlikely that this quantity provides significant cue for the discrimination of surfaces exhibiting different frictional properties.

Whisker resonant dynamics

The preceding section addressed the quasi-static evolution of the whisker as it is swept across a rectangular object. This sequence is expected to be valid for a massless whisker or at infinitely slow scanning speed [62]. For a real whisker however, inertia effects will induce significant deviations. In particular, the contact and detachment processes, which mark the transition between distinct mechanical conditions at the whisker tip, will trigger brief episodes of oscillations.

These dynamic modulations are treated perturbatively in the form of a small displacement $u(s,t)$ normal to the quasi-static profile sequence (see Figure III.9A). We assume that both the quasi-static deformation and dynamic oscillations amplitude remain sufficiently moderate

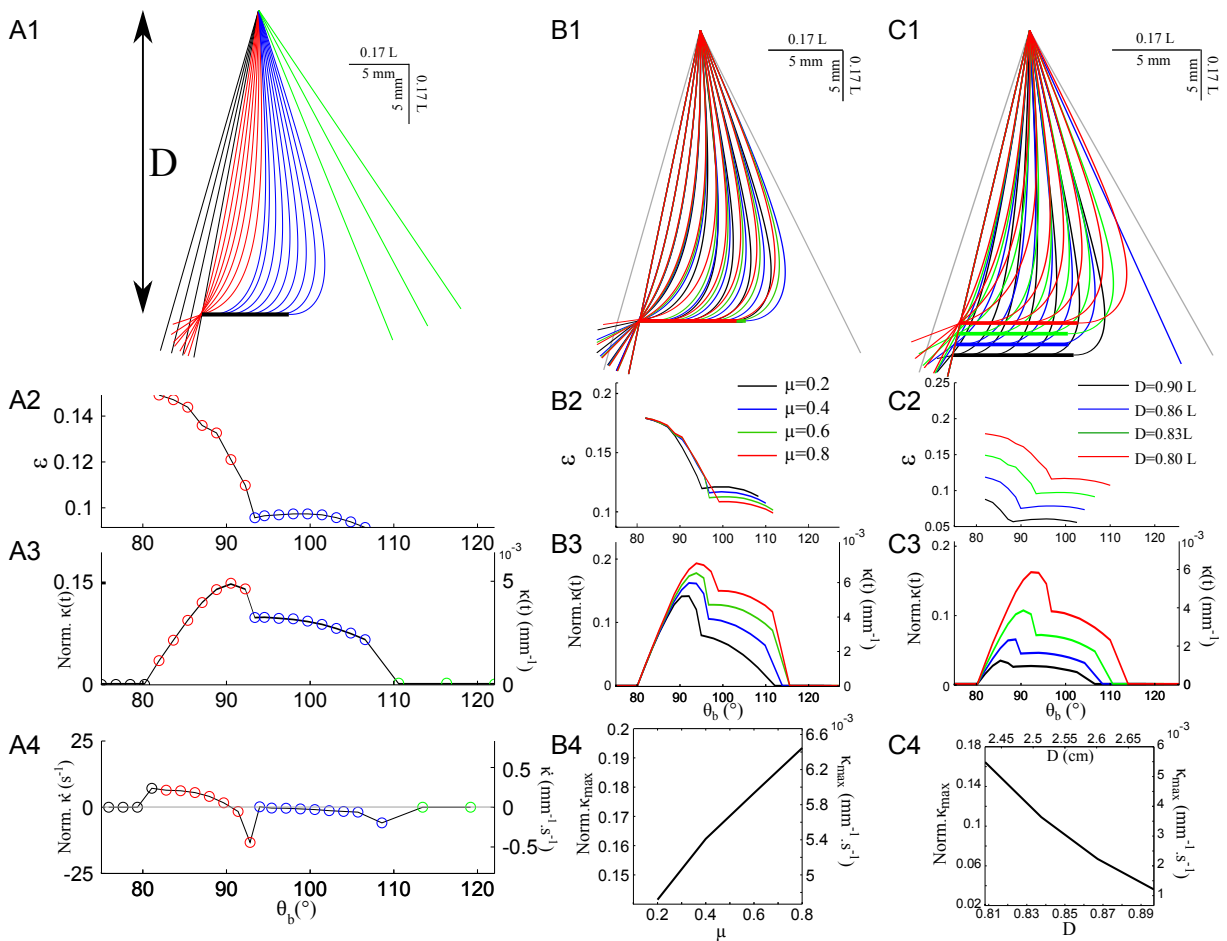


FIGURE III.8 – **Quasi-static evolution of a whisker rotating across a rectangular object.** (A1) quasi-static sequence of whisker deformation for a friction coefficient $\mu = 0.4$ and a radial distance $D = 0.83L$. Different colors correspond to distinct phases : the whisker rotates in air (black), rolls over the obstacle edge (red), slides over the flat surface (blue) and, after detachment, rotates in air (green). The color code is conserved throughout the graphs. (A2) Evolution of the contact point location ε as a function of the base angle θ_b (θ_b step=1.7°). (A3) Evolution of the whisker base moment $\kappa(t)$ and (A4) its time derivative $\dot{\kappa}(t)$. (B1-3) Same data shown for 4 different values of the friction coefficient μ . (B4) Maximum base moment as a function of μ . (C1-3) Same data for different values of the radial distance D . (C4) Maximum base moment as a function of D .

such that a small angle approximation ($\theta(s) \ll 1$) can be implemented. The validity of this hypothesis, for both mechanical events, will be discussed *a posteriori*. In this limit, the classical Euler-Bernoulli equation that governs the force equilibrium normal to the whisker can be expanded around the quasi-static profile, yielding for $u(s, t)$ (see [165]) :

$$\frac{\partial^2}{\partial s^2} \left(EI \frac{\partial^2 u}{\partial s^2} \right) + \rho A \frac{\partial^2 u}{\partial t^2} = 0 \quad (2.2)$$

where $A = \pi r^2$ is the whisker section area. This equation is re-written in reduced coordinates (all distances being expressed in unit of the ideal non-truncated whisker length L) in the form :

$$\frac{\partial^2}{\partial s^2} \left(s^4 \frac{\partial^2 u}{\partial s^2} \right) + k^2 s^2 \frac{\partial^2 u}{\partial t^2} = 0 \quad (2.3)$$

where $k = 2\sqrt{\rho/EL}/\alpha$ is a time-scale characterizing the mechanical resonance of the isolated whisker : the fundamental resonance frequency of the freely vibrating whisker reads $f_{FRF} =$

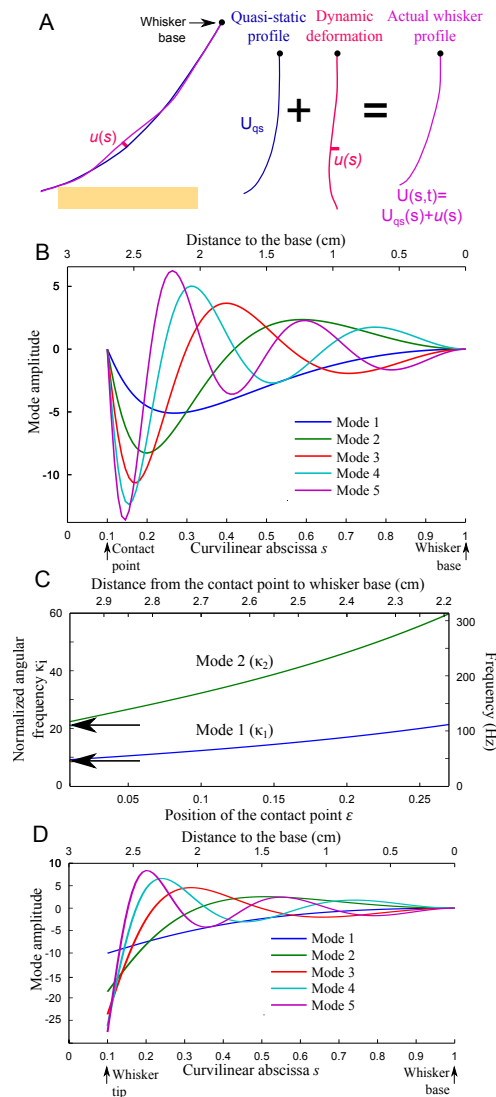


FIGURE III.9 – **Resonant properties of the whisker.** (A) The whisker deformation is decomposed into a quasi-static profile $U_{qs}(s, t)$ and a small amplitude deformation $u(s, t)$ normal to the quasi-static profile. (B) First spatial modes for a whisker in contact at $s = \epsilon = 0.1$ with boundary conditions $V(\epsilon) = V''(\epsilon) = 0$. (C) Resonant reduced angular frequency and resonant frequency (double scale) for the first two modes as a function of the contact location ϵ . (D) First spatial modes for a freely oscillating whisker ($V(\epsilon) = (s^4 V')''(\epsilon) = 0$).

$1.39/k$. In this expression, all lengths are expressed in units of L . Equation (2.3) is classically solved by separation of time and space variables : $u(s,t) = V(s)q(t)$. The spatial term $V(s)$ obeys the following equation :

$$(s^4 V'')'' - k^2 \omega^2 s^2 V = 0 \quad (2.4)$$

The choice of boundary conditions (discussed below) sets the series of admissible angular frequencies $\omega_i (i = 1, 2, \dots) = \kappa_i/k$ and corresponding resonant spatial modes $V_i(s) (i = 1, 2, \dots)$. Each mode is associated with a harmonic equation of motion that reads :

$$\ddot{q} + 2\zeta \omega_i \dot{q} + \omega_i^2 q = 0 \quad (2.5)$$

In the absence of any knowledge on the underlying mechanism, dissipative processes are accounted for by introducing a linear damping term in the time-dependent equation with a mode-independent damping ratio ζ . The general solution of equation (2.3) finally reads :

$$u(s,t) = \sum_i V_i(s) \left(\alpha_i \cos(\sqrt{1 - \zeta^2} \omega_i t) + \beta_i \sin(\sqrt{1 - \zeta^2} \omega_i t) \right) e^{-\zeta \omega_i t} \quad (2.6)$$

Dependence of the whisker resonance frequency on the contact point location

The resonant spatial modes $V_i(s)$ and associated angular frequencies ω_i depend on the boundary conditions. As already mentioned, the whisker is assumed to be rigidly anchored at its base, which imposes $V(1) = V'(1) = 0$. The different phases of the exploration correspond to distinct boundary conditions at the whisker tip.

(a) As the whisker rolls over the object's edge, the maintained contact imposes a constant position of the whisker at $s = \varepsilon$. Ignoring the inertia of the whisker tip (the region $s_{tip} < s < \varepsilon$), the moment at contact is null. The boundary conditions thus read $V(\varepsilon) = V''(\varepsilon) = 0$.

(b) As the whisker slides onto the object's flat surface, the maintained frictional contact imposes both a constant position and orientation of the whisker at $s = \varepsilon$, so that $V(\varepsilon) = V'(\varepsilon) = 0$.

(c) After detachment of the whisker from the object, the whisker oscillates freely in air. This yields a null moment and null force condition at the whisker tip, such that $V''(\varepsilon) = (s^4 V'')'(\varepsilon) = 0$.

For each value of the contact location ε in the range $0.01 < \varepsilon < 0.2$, the first five modes $V_{1-5}(s)$ and associated adimensional angular frequencies κ_{1-5} are numerically computed using Mathematica v8.0 (Wolfram Research). Figures III.9B and D display the spatial resonant modes obtained for $\varepsilon = 0.1$ and boundary conditions (a) and (c), respectively. Their strong asymmetry results from the tapered geometry of the whiskers. The resonant normalized angular frequencies κ_1 and κ_2 are shown in Figure III.9C as a function of ε for boundary conditions (a). Both angular frequencies are found to increase as the contact point moves towards the base. The arrows indicate the corresponding angular frequencies for an isolated (freely vibrating) whisker. In order to express the resonant frequencies $f_i = \kappa_i/(2\pi k)$ in physical units (right axis scale), a typical time-scale k is computed using data from the literature [91]. This value $k = 30.4ms$ is conserved throughout the article.

The slender geometry of the whisker confers it the property of a resonant oscillator, which thus acts as a mechanical band-pass filter. Neimark et al. observed resonance when shaking the whisker near its tip with a piezoelectric actuator (fixed-fixed boundary conditions) [15]. Although the boundary conditions were different between those data (fixed-fixed) and our model (fixed-pinned), the frequencies they reported for β and C1 fell within our predicted range (Figure III.9C). Owing to their various lengths, the resonant frequencies of the freely vibrating whiskers span a wide range across the pad. This observation led Neimark et al. to propose a tonotopic scheme for texture encoding in which each whisker would transduce one particular

spatial wavelength [15]. The present model may in part explain why this encoding scheme hypothesis failed to receive experimental validation so far. The effective resonant frequencies varies with the location of the contact point along the whisker and the way that the whisker is pinned and/or fixed at the contact point (see Figure III.9C). The optimal transduction frequencies in real sensing situations, rather than being whisker specific, are thus expected to vary by a factor of up to 3 over the course of a single sensing task. It is tempting to suggest in reverse that the instantaneous resonant frequency may used by the rat to extract information about the distance from the pad to the touched object. However, the dependence being relatively weak (owing to the tapered geometry of the whisker), the spectral characteristic of the whisker dynamic is unlikely to play a significant role in the precise determination of radial distance.

Shock against the object's edge

The resonant modes are now used to investigate the dynamics induced by the shock of the whisker against the object's edge. The whisker initially rotates in air at constant angular velocity γ around the whisker base. At time $t = 0$, the whisker makes contact with the object's edge at a position $s = \varepsilon$ along the whisker. In line with previous observations [91], the collision is assumed to be inelastic such that the whisker tip remains in constant contact with the object at $t > 0$ (no rebound). The duration of the shock-induced oscillation is expected to damp out over a time period of order τ/ζ , where τ is the period of the fundamental mode. During this time, the contact point location ε , deduced from the quasi-static sequence, varies by less than 0.02 (0.002 after one resonant period). We ignore this minute change and assume ε to be constant, which allows one to describe the oscillating dynamics on a well-defined series of resonant modes.

The whisker profile $U(s, t)$ at time $t > 0$ is decomposed as $U(s, t) = U_{qs}(s, t) + u(s, t)$ where $U_{qs}(s, t)$ is the quasi-static profile evolution and $u(s, t)$ characterizes the shock-induced dynamics. By introducing this decomposition in equation (2.3), $u(s, t)$ is found to obey the dynamic equation (see *Methods*) :

$$\frac{\partial}{\partial s^2} \left(s^4 \frac{\partial^2 u}{\partial s^2} \right) + k^2 s^2 \frac{\partial^2 u}{\partial t^2} = -k^2 s^2 \ddot{U}_{qs}(s, t) \quad (2.7)$$

One thus needs to compute the second time-derivative of the quasi-static profile $\ddot{U}_{qs}(s, t)$. Prior to the shock, the whisker experiences a solid rotation at constant rotation rate γ . Immediately after the shock, within the small deflection approximation, the quasi-static profile also evolves linearly in time (see *Methods*). The expression of $\ddot{U}_{qs}(s, t)$ can thus be written as :

$$\ddot{U}_{qs}(s, t) = \delta(t) \gamma \bar{U}(s) \quad (2.8)$$

where $\delta(t)$ is the Dirac function and $\bar{U}(s)$ is a normalized profile that depends on ε and γ (see *Methods* for analytical derivation). The dynamic term $u(s, t)$ is decomposed onto the resonant modes $V_i(s)$ corresponding to boundary conditions $V(\varepsilon) = V''(\varepsilon) = 0$, in the form $u(s, t) = \sum_i q_i(t) V_i(s)$. Projecting expression (2.7) onto each mode $V_i(s)$, the mode amplitudes $q_i(t)$ are found to obey the dynamic equation (see *Methods*) :

$$\ddot{q}_i + 2\zeta \omega_i \dot{q}_i + \omega_i^2 q_i = - \int_{\varepsilon}^1 s^2 \ddot{U}_{qs}(s, t) V_i(s) ds = - \delta(t) \gamma \int_{\varepsilon}^1 s^2 \bar{U}(s) V_i(s) ds \quad (2.9)$$

After integration, the complete shock-induced dynamics reads :

$$U(s, t > 0) = \gamma t \bar{U}(s) - \gamma \sum_i V_i(s) \left(\int_{\varepsilon}^1 s^2 \bar{U}(s) V_i(s) ds \right) \frac{e^{-\zeta \omega_i t} \sin \left(\sqrt{1 - \zeta^2} \omega_i t \right)}{\sqrt{1 - \zeta^2} \omega_i} \quad (2.10)$$

Figure III.10A shows the successive whisker profiles for a contact located at $\varepsilon = 0.2$. The damping factor is set at $\zeta = 0.1$, consistent with values reported in the literature for the fundamental mode [91, 15]. Figure III.10B displays the same sequence in the reference frame of the whisker base (the imposed rotation of the whisker base has been subtracted). This graph illustrates how the shock at the tip of the whisker triggers a wave of deflection that travels up to the whisker base. Notice that the first maximum (indicated by an arrow in Figure III.10B) is negative, *i.e.* opposite to the long time scale whisker deflection induced by the object. The position of the first minimum displays a linear dependence with the time elapsed since the shock (Figure III.10C). This constant wave velocity results from the tapered geometry, since a \sqrt{t} dependence is expected in the case of a cylindrical rod [166]. From dimensional analysis of equation (2.3), the wave velocity is expected to be of order $c_{wave} = \alpha c$ where α is the cone angle and $c = \sqrt{E/\rho}$ is the sound velocity in the bulk material. The apparent wave velocity obtained by linear fitting on graph C is consistently found to be $2.54c_{wave}$ ($5.02m/s$ in physical units). Figure III.10D shows the evolution of the moment $\kappa(t) = \partial^2 U / \partial s^2 (s = 1, t)$ at the base of the whisker (black solid line). The graph also displays both the dynamic ($\kappa_{dyn}(t) = \partial^2 u / \partial s^2 (s = 1, t)$, grey solid line) and quasi-static ($\kappa_{qs}(t) = \partial^2 U_{qs}^2 / \partial s^2 (s = 1, t)$, dotted line) components for comparison. Although the maximum amplitude of the deflection wave is of the order of $15\mu m$, *i.e.* a small fraction of the whisker base diameter, it yields a significant negative dip in the whisker base curvature dynamics. The time-derivative $\dot{\kappa}(t)$ signal (Figure III.10E) in turn exhibits a clear signature of the whisker/object contact in the form of large amplitude oscillation with a peaked

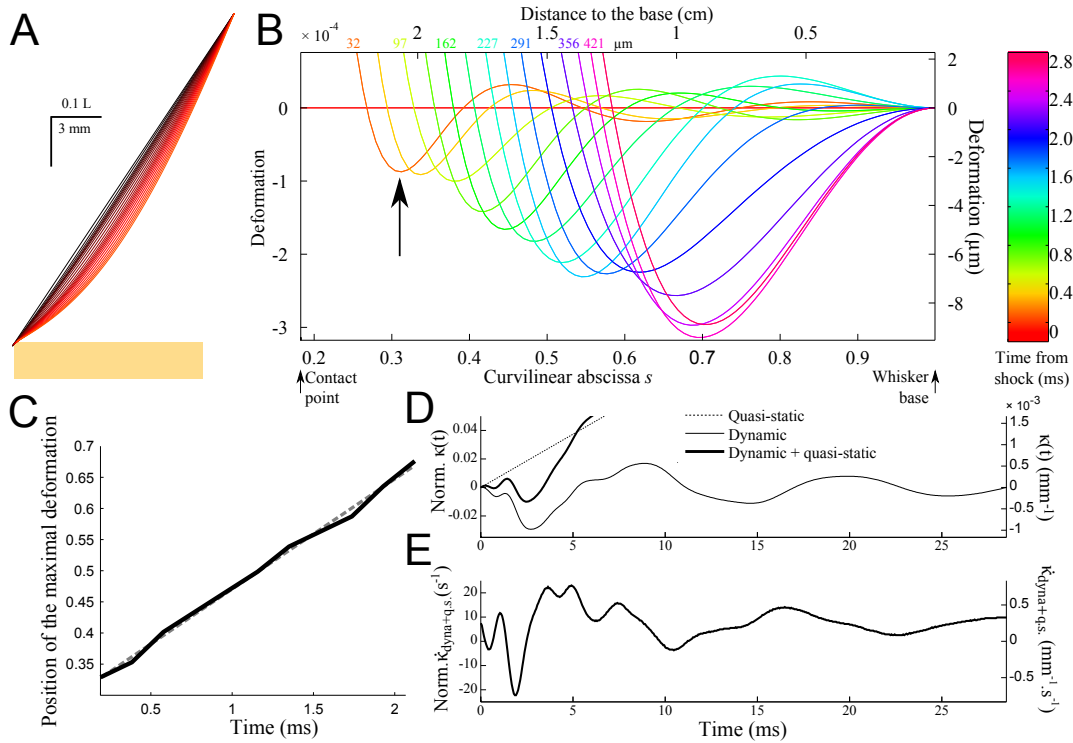


FIGURE III.10 – **Shock-induced whisker dynamics.** (A) Successive whisker profiles (from dark to light red) plotted at regular time interval ($\delta t = 1.06ms$) following the first whisker/object contact at $\varepsilon = 0.2$. The shock-induced oscillations are visible through the varying density of the profiles. (B) Whisker profiles in the reference frame of the whisker base ($\delta t = 0.2ms$). The distance indicated on each graph corresponds to the displacement of the contact point in μm . (C) Position of the maximal deformation as a function of the time elapsed since the shock (see arrow in B). (D) Time-evolution of the quasi-static $\kappa_{qs}(t)$ (dotted line) and dynamic $\kappa_{dyn}(t)$ (solid line) base moment. (E) Evolution of the time-derivative of the base moment $\dot{\kappa}(t)$. The dotted line is the best linear fit and corresponds to a velocity $2.54c_{wave}$.

maximum occurring at a time $\tau_{peak} \approx 4ms$ after the shock.

Equation (2.10) indicates that the peak amplitude $\Delta\dot{\kappa}_{max}$ should be linearly proportional to the rotation rate γ . It also increases as the contact point moves towards the whisker base *i.e.* for shorter radial distances (Figure III.11A-C). Notice that the peak amplitude remains larger than the quasi-static value $\dot{\kappa}_{qs}(\tau_{peak})$ (Inset). The last graph of Figure III.11 shows the delay τ_{peak} between the shock event and the arrival of the mechanical signal at the whisker base as a function of the contact location. The dependence is quasi-linear within the range of ϵ explored, which allows us to extract an approximate velocity $0.69c_{wave}$ ($1.36m/s$ in physical units) of the same order as the wave velocity determined in Figure III.10.

In the range of parameters explored, the maximum angular deflection of the whisker during the process is 0.06. This value validates the small angle hypothesis underlying the present analysis [24].

Experimental measurements of shock-induced oscillation

These predictions are tested experimentally on an anesthetized rat using high-speed videography (see *Methods*). The rat, and thus the whisker base, are maintained fixed while a thin bar is moved at constant speed $V_{bar} = 60mm/s$ against the whisker tip (Figure III.12A). We used a

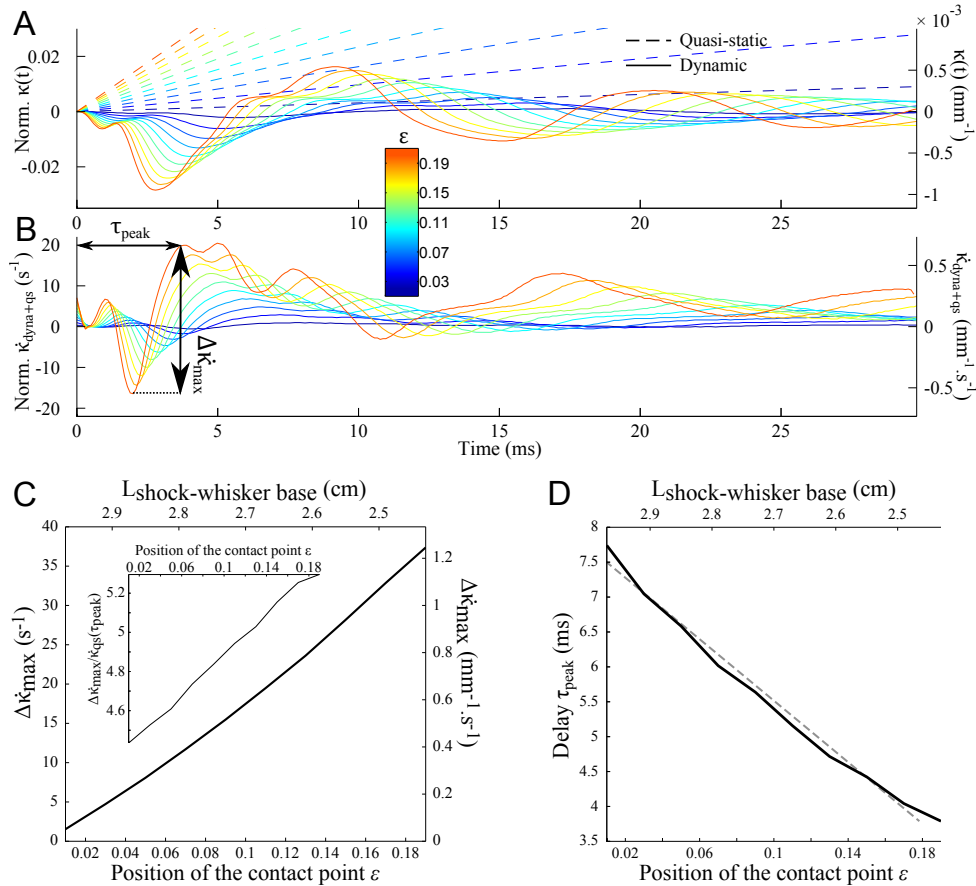


FIGURE III.11 – **Shock-induced mechanical signal at the whisker base** (A) Time-evolution of the quasi-static $\kappa_{qs}(t)$ (dotted line) and dynamic $\kappa_{dyn}(t)$ (solid line) base moment for different contact location (color code). (B) Evolution of the time-derivative of the base moment $\dot{\kappa}(t)$. (C) Peak amplitude $\Delta\dot{\kappa}_{max}$ as a function of the contact location. The inset shows the same data normalized by the quasi-static component $\dot{\kappa}_{qs}(\tau_{peak})$. (D) Delay τ_{peak} (see arrows on panel B) as a function of the contact location. The dotted line corresponds to the best linear fit, yielding an effective velocity $0.69c_{wave}$

constant speed and not a tap since in that case a sudden acceleration would happen, which is a different condition and ethologically more unlikely to happen. The bar is vertical and fixed by its edge to a rectilinear motor. During the early instants following the shock, which are analyzed here, the whisker did not slip onto the bar such that the contact point along the whisker can be considered invariant. Whisker movements are captured using a bird's-eye view high-speed camera operating at 2.5kHz (Figure III.12A). Whisker centerline profiles are tracked within each frame between the fur and the bar with a custom-designed semi-automatic script. The shock-induced whisker deflection profile $U(s,t)$ is obtained by subtracting, for each frame, the whisker intrinsic profile as determined from images recorded before the shock.

The resulting sequence of shock-induced whisker deflections is shown in Figure III.12B for a β whisker (length 46mm) during the first 3ms from the instant of collision. Consistent with the model, a deflection wave is observed characterized by a negative maximum deflection propagating upward. As expected, the wave appears to propagate at constant speed as indicated by the linear dependence of the location of the maximum deflection with time (Figure III.12C). This allows us to extract an effective wave velocity equal to 5.6m/s, in close agreement with the typical value predicted before.

In order to more quantitatively compare these results with the biomechanical model, we decomposed the whisker dynamics into rapid resonant oscillations superimposed onto a slow quasi-static sequence of deformation imposed by the moving bar. The quasi-static evolution $U_{qs}(s,t)$ is first evaluated using the profiles measured at long time scale, *i.e.* when the relative contribution of the dynamic oscillation is expected to be negligible ($t > 8ms$). As expected, in this regime, $U_{qs}(s,t)$ can be linearized as $U_{qs}(s,t) = V_{bar}t\bar{U}(s)$. The normalized profile $\bar{U}(s)$ is well fitted by the static theoretical profile in the limit of small deflection (see *Methods*). The best fit yields a value of $\varepsilon = 0.25$. Using the long time-scale normalised profile $\bar{U}(s)$, the complete sequence of whisker deflection $U(s,t)$ is computed using the same scheme as described earlier (adapted to the linear displacement configuration (see *Methods*)). The comparison, for each parameter, is shown in Figure III.12B-D. The model quantitatively captures not only the wave propagation dynamics ($r^2 = 0.96$, $p < 2.10^{-9}$) (Figure III.12C), but also the amplitude of the maximum deflection ($r^2 = 0.94$, $p < 2.10^{-8}$) (inset in Figure III.12C) and, most importantly, the base curvature signal ($r^2 = 0.94$, $p < 2.10^{-8}$) (Figure III.12D).

Identical measurements were performed for a C1 whisker (length 36mm; $\varepsilon = 0.15$). The wave dynamics was found consistent with the model prediction ($r^2 = 0.95$, $p < 10^{-5}$) with a wave velocity of 5.8m/s, close to the value obtained for the β whisker. The measured wave amplitude appeared significantly lower than predicted during the first ms following the shock, resulting in low values of correlation for this parameter ($r^2 = 0.41$, $p = 0.06$). After this initial period however, a very consistent match was recovered ($r^2 = 0.97$, $p < 5.10^{-5}$). The measured curvature signal at the whisker base being rather unaffected by the early deflections of the whisker tip, it was found to agree with the prediction for all the duration of the process ($r^2 = 0.65$, $p = 0.0027$).

Consequence for event-based object position encoding

As the rat repetitively whisks onto an object, it produces a series of shocks. The present work demonstrates that each of them triggers, a few ms after contact, a characteristic signature in the base curvature signal which can be quantitatively predicted using a first order mechanical model of the whisker. The resulting mechanical stimulation at the whisker pad should be sufficiently intense to trigger a clear neural response. As displayed in Figure III.12, the whisker peak base curvature is of the order of $10^{-3}mm^{-1}$ and its maximum time-derivative varies up to $1mm^{-1}.s^{-1}$. Stimuli of comparable intensity have been shown to elicit reliable cortical discharges [167, 168].

Notice that the peak in the base curvature time derivative has an opposite sign and a larger

amplitude compared to the long-time component, which may explain how so-called touch cells may specifically respond to first contact [155]. It has been recently proposed that these cells may mediate the coding of object angular position with respect to the pad through the precise timing of the shock event within the whisking cycle [23]. The present biomechanical analysis allows us to estimate how the pre-neural whisker transduction contributes to the horizontal resolution of such an encoding scheme.

If one assumes that the neural response is triggered by the maximum of $\dot{\kappa}(t)$, the jitter ΔT in the mechanoreceptor response (the dispersion in spike timing) should be a fraction of the fundamental resonant period, *i.e.* a few ms. With a characteristic rotation rate during whisking of order $\gamma = 400^\circ$, this yields an angular resolution of $\gamma\Delta T \approx 1^\circ$ consistent with available behavioral data [125]. This crude evaluation implicitly ignores the lag between the shock and the arrival of the deflection wave at the whisker base that elicits the mechanoreceptors' response. This delay was shown to be of the order of $c_{wave}L_{contact-base}$ where $L_{contact-base}$ is the arc length between the contact point and the whisker base. This lag effect induces an additional error of up to a few degrees on the angular position of the object if its radial distance is unknown.

One may therefore suggest that the radial distance is evaluated using a parallel coding channel. One possible scenario, as originally proposed by Szwed et al. [155], relies on the intensity of the mechanical signal which appears to decay rapidly with the radial distance, as shown in Figure III.11C. By combining both information (timing and intensity of the shock-induced

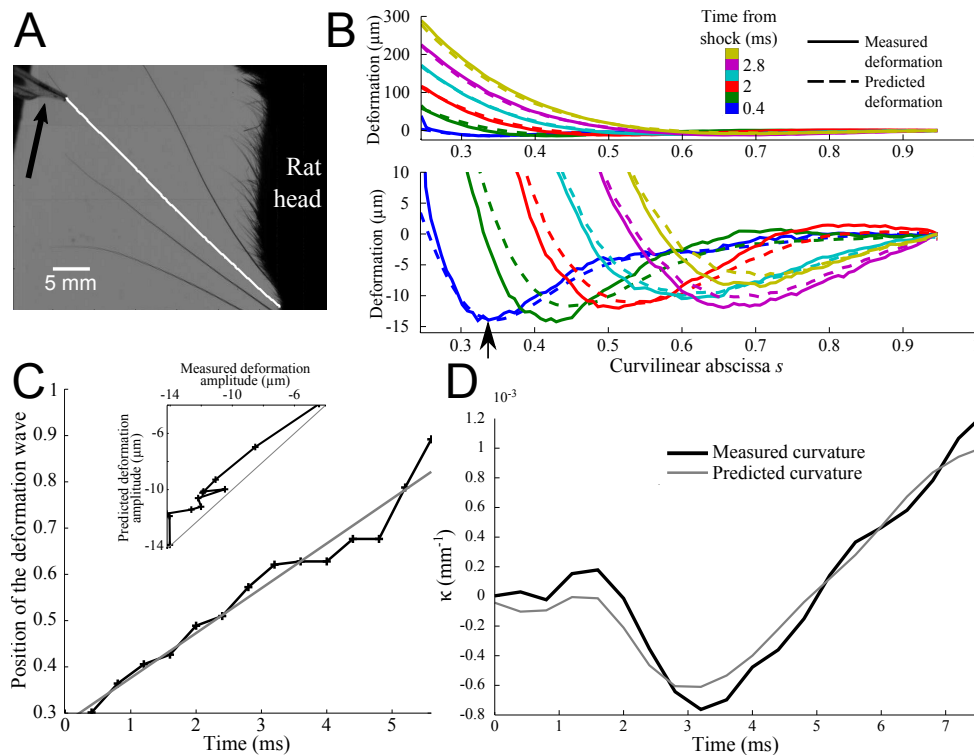


FIGURE III.12 – **Experimental shock-induced whisker dynamics.** (A) Snapshot of the whisker/object initial contact (sampling rate $2.5kHz$) between the vertical bar and the β whisker. The result of the whisker tracking is superimposed (white line) on the frame. The direction of movement of the bar is indicated by an arrow. (B) Whisker profiles in the reference frame of the whisker base ($\delta t = 0.8ms$). The bottom panel is a magnified view of the low amplitude deformation in the top panel. Solid and dotted lines correspond to experimental and theoretical profiles, respectively. (C) Position of the maximal deformation as a function of the time elapsed since the shock (see arrow in B). The grey line is the best linear fit and corresponds to a wave velocity $5.6m/s$. (D) Time-evolution of the experimental (solid line) and predicted (grey line) $\kappa(t)$ base curvature signal.

whisker base mechanical signal), a precise localization of the object can be recovered [23].

Detachment

We now turn to the detachment process that occurs when the whisker tip reaches the second edge of the object. We note $t = 0$ the time at which the whisker snaps off. At $t > 0$, the whisker detaches from the object then oscillates freely in air. The profile is decomposed as $U(s, t) = U_{qs}(s, t) + u(s, t)$ where $U_{qs}(s, t)$ is the quasi-static evolution. The continuity of the position and velocity profiles at time $t = 0$ imposes :

$$u(s, t = 0) = \Delta U_{qs}(s) \quad (2.11)$$

$$\dot{u}(s, t = 0) = \Delta \dot{U}_{qs}(s) \quad (2.12)$$

where $\Delta U_{qs}(s) = U_{qs}(s, 0-) - U_{qs}(s, 0+)$ and $\Delta \dot{U}_{qs}(s) = \dot{U}_{qs}(s, 0-) - \dot{U}_{qs}(s, 0+)$. The term $u(s, t)$ is decomposed along the resonant modes with boundary conditions $V''(\varepsilon) = (s^4 V''')'(\varepsilon) = 0$ as in equation (2.6) :

$$u(s, t) = \sum_i V_i(s) \left(\alpha_i \cos(\sqrt{1 - \zeta^2} \omega_i t) + \beta_i \sin(\sqrt{1 - \zeta^2} \omega_i t) \right) e^{-\zeta \omega_i t} \quad (2.13)$$

Projecting equations (2.11, 2.12) on each spatial mode, the coefficients α_i and β_i can be written, in the limit $\zeta \ll 1$:

$$\alpha_i = \int_{\varepsilon}^1 s^2 \Delta U_{qs}(s) V_i(s) ds \quad (2.14)$$

$$\beta_i = \frac{1}{\omega_i} \int_{\varepsilon}^1 s^2 \Delta \dot{U}_{qs}(s) V_i(s) ds \quad (2.15)$$

In order to obtain an expression of ΔU_{qs} and $\Delta \dot{U}_{qs}$, the quasi-static profiles are computed at time $\{-\delta t, 0-, 0+, \delta t\}$ with $\delta t \ll 1/\gamma$. This allows us to obtain linearized expressions of the quasi-static profile sequences around $t = 0$, before and after the shock, in the form :

$$U_{qs}(s, t < 0) = U_{qs}(s, 0-) + \frac{U_{qs}(s, 0-) - U_{qs}(s, -\delta t)}{\delta t} t \quad (2.16)$$

$$U_{qs}(s, t > 0) = U_{qs}(s, 0+) + \frac{U_{qs}(s, \delta t) - U_{qs}(s, 0+)}{\delta t} t \quad (2.17)$$

This yields :

$$\Delta U_{qs}(s) = U_{qs}(s, 0-) - U_{qs}(s, 0+) \quad (2.18)$$

$$\Delta \dot{U}_{qs}(s) = \frac{1}{\delta t} (U_{qs}(s, 0-) - U_{qs}(s, -\delta t) - U_{qs}(s, \delta t) + U_{qs}(s, 0+)) \quad (2.19)$$

Figure III.13A shows the evolution of the whisker profile just after the detachment, for different base angle θ_b at detachment. When the quasi-static evolution is subtracted (graph B), one recovers a wave propagation mechanism qualitatively similar to that observed after the shock (wave speed of order $3.5m/s$). This event produces a characteristic signature at the whisker base shown in Figure III.13B-C. Notice that the mechanical signal is rather insensitive to the whisker base angle prior to the detachment.

As indicated earlier, the present analysis is based on the assumption that the whisker remains weakly deformed during the whole process. As shown in Figure III.13A, this hypothesis becomes valid only a few hundreds of microseconds after the event is triggered. At very early

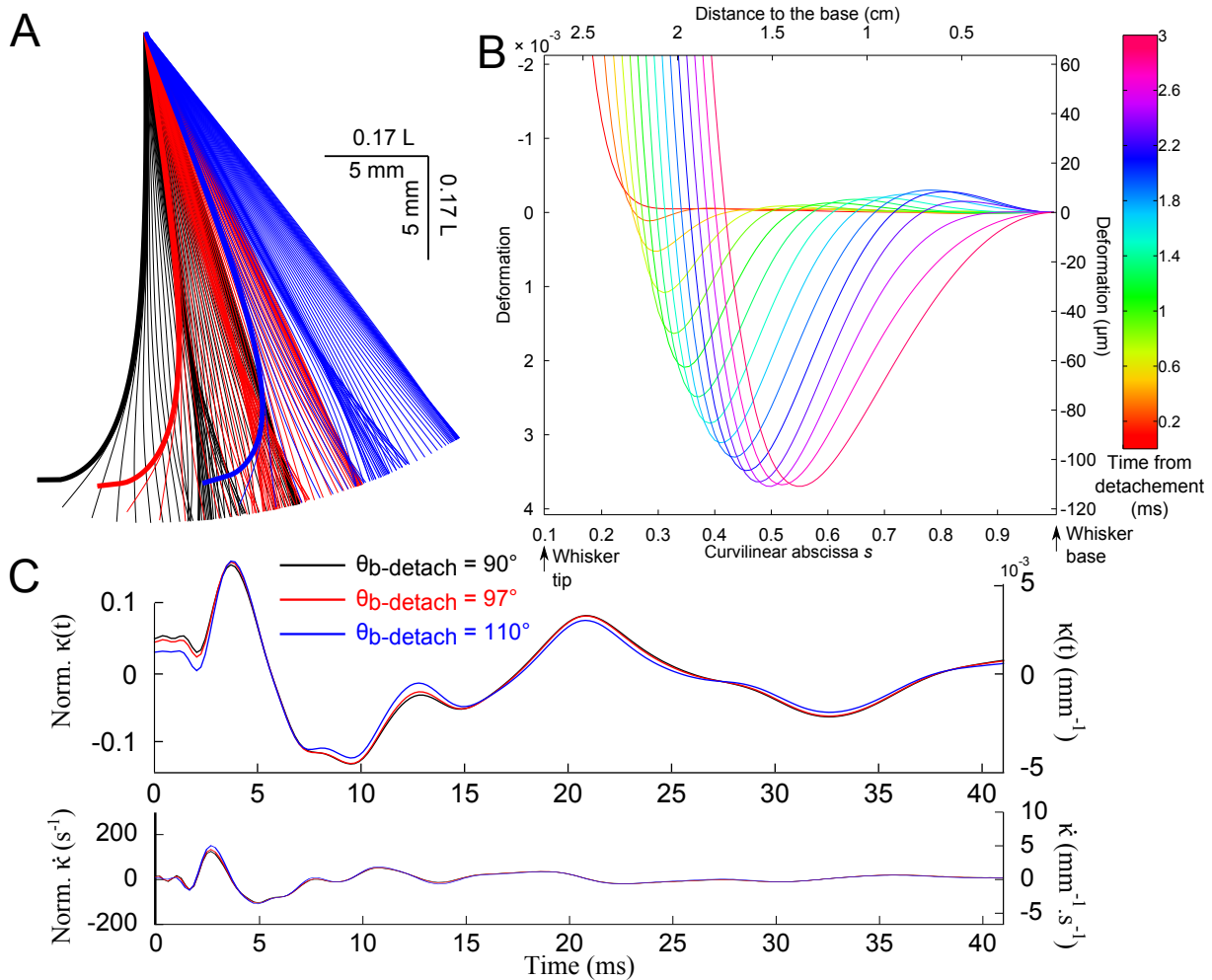


FIGURE III.13 – **Detachment-induced whisker dynamics.** (A) Consecutive whisker profiles ($\delta t = 0.6ms$) for different base angle θ_b at detachment. (B) Dynamic profiles (the quasi-static evolution has been subtracted ($\delta t = 0.2ms$)). (C) Base moment $\kappa(t)$ and its time-derivative signals for different base angle at detachment.

time, and for large angular and small radial distances to the object, the tip of the whisker exhibits large deflection angle. However, owing to the conical shape of the whisker, the large deformation appears to be confined to the very end of the whisker : in the range of configurations explored, 80% of the whisker, *i.e.* 99% of the mass, displays a deflection angle smaller than 0.5. The small angle approximation should therefore provides a reasonable first order approximation of the detachment dynamics for all situations explored.

Consequence for coding of surface properties

The whisker detachment from the object also triggers a deflection wave that propagates upward at a speed comparable to that observed for the shock event. The resulting signal at the whisker base appears to be ≈ 10 times more intense than for the shock. It should thus trigger significant neural response, as confirmed by the existence of so-called detachment cells whose response is specifically triggered by such events [155]. Our study shows that an increase in the friction coefficient delays the detachment process (Figure III.8B). The precise timing of the detachment-induced signal may thus provide an indication on the surface frictional properties. Such a scenario would however require the independent knowledge of the angular position of the object edge. Surface adhesion might be a better candidate for a time-based encoding of surface properties. Consider the situation of a rat whisking on a surface by a series of protraction and retraction phases (Figure III.14). Any adhesive interaction between the whisker and the

substrate (induced for instance by capillary forces if the surface is wet) will yield a negative pull-up force during the retraction phase. The difference between the whisker angle at first contact and detachment should be directly related to the pull-up maximum force and thus gives a direct indication of the surface adhesive properties.

Discussion

The biomechanical model presented here provides a generic method to describe the mechanical transduction operated by the whisker in realistic conditions of exploration. The theoretical approach consists of successively computing the slow (quasi-static) evolution of the whisker and the rapid resonant dynamics. It provides prediction of the complete whisker deflection, and in particular of the mechanical signal elicited in the follicle which conveys the relevant peripheral input for the mechanoreceptors. It is therefore directly amenable to experimental comparison, as illustrated here in the case of first contact. Beyond the specific context in which it is implemented in the present study, this biomechanical model may constitute a useful tool for understanding the neural encoding of tactile information. It may in particular guide the type of stimuli that needs to be played at the whisker base during electrophysiological recordings in the somatosensory cortex. It should also find direct applications in robotic rats by easing the development of decoding algorithms allowing one to extract relevant physical information from the whisker inputs [162]. This approach, unlike finite-element models, allows one to clearly identify the consequences of whiskers' resonant properties.

The model is based on several simplifying assumptions and should therefore be considered as a first order description of the whisker dynamics. First, the whisker spontaneous curvature and out-of-plane deflections are ignored. For moderately curved whisker, the spontaneous curvature can be accounted for when deriving the quasi-static sequence by modifying equation (2.1) as explained in the *Methods* section. The prediction of the dynamic model itself does not depend on the resting state. However, for largely deformed whisker, the paradigmatic scenario envisioned here might be changed. In particular, the hypothesis of a shock normal to the whis-

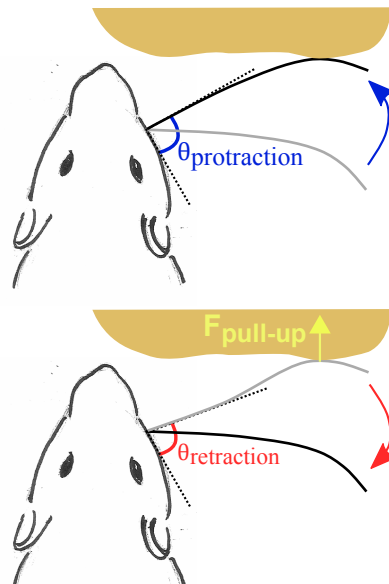


FIGURE III.14 – **Time-based coding scenario of adhesive properties.** A rat whisks onto a surface. The first contact triggers a neural response that encodes for the whisker base angle $\theta_{protraction}$. During retraction, the adhesive interaction induces a maximum pull-up force $F_{pull-up}$ which delays the detachment, such that $\theta_{retraction} < \theta_{protraction}$. The difference between the first contact and detachment angles is directly related to the surface adhesive properties.

ker axis might be unrealistic for strongly concave-forward whiskers [62]. For such vibrissae, the out-of-plane deflections are bound to be also significant.

Second, the whisker is assumed to exhibit a conical shape and to be linearly elastic, with uniform density and elastic modulus. It has been recently reported that the Young's modulus E may vary significantly along the whisker, owing to its internal structure [65], although conflicting results exist [64]. However, one should notice that the modulus appears in the equation through the bending stiffness which scales as $r^4 E$ (r whisker radius), so that the most critical hypothesis should actually lie in the conical shape assumption. Indeed, a 10% deviation to the conical shape is expected to induce a larger deviation than a 40% variation of E along the whisker.

Third, the model assumes linear damping, characterized by a unique parameter ζ in the dynamic equation. This ad-hoc introduction of a damping term is not based on any sort of physical modeling and reflects the absence of prior knowledge on the nature of dissipative processes. At least five different mechanisms may contribute to damping : visco-elastic dissipation in the whisker itself, mechanical radiation in the tissue, air friction, interfacial dissipation at the whisker/substrate contact, visco-elastic dissipation in the follicle. In the absence of well-established mechanical descriptions of the dissipative mechanism, it is common for lightly damped systems (*i.e.* effective damping ratio < 0.2) to assume proportional damping [165], as done in the present work. One should notice that typical damping ratios reported in the literature for the fundamental mode lies in the range $0.1 < \zeta < 0.2$ such that the resonant system is well within the underdamped limit. As a result, the resonant frequency is not strongly affected by the precise choice of the damping ratio. During the review process, one of the referees pointed to us that the linear damping hypothesis with a unique damping ratio appears at odds with resonance curves experimentally obtained by Hartmann *et al.* on isolated whiskers [91]. When re-analyzed using the resonant modes description, these data are in fact consistent with this hypothesis as demonstrated in the *Methods* section.

Within this set of hypothesis, it appears that the whisker transduction mechanism depends on the whisker intrinsic properties through only three independent parameters : (i) the length of the equivalent non-truncated whisker L (ii) the wave velocity $c_{wave} = \alpha \sqrt{E/\rho}$ that characterizes the speed at which information is conveyed from the whisker tip to the follicle, and (iii) the damping factor ζ that reflects the dissipative processes (the intrinsic time-scale k is the product $2c_{wave}L$). Notice that the Young's modulus E , the density ρ , and the cone angle α vary in a small range across the whisker pad [64, 91, 58] so that c_{wave} should weakly depend on the whisker identity. Similarly, the values reported for the damping factor appear to lie within a rather small range [91, 15]. When displayed in reduced coordinates (all lengths being expressed in units of L), the present results should therefore provide a reasonable description of the rapid whisker dynamics, regardless of the whisker identity.

The last and most limiting hypothesis of the proposed dynamic model is that its validity requires the whisker deflection to remain small. For large deflections, the dynamic equation should include additional terms that reflect the coupling between the quasi-static (deformed) state and the oscillating dynamic. This correction might become significant when one attempts to describe situations in which the whisker vibrates around strongly pre-deformed configurations, such as encountered during exploration of textured surfaces for instance. At the expense of significant mathematical developments, it should be possible to derive the resonant spatial modes in this regime and then implement the same theoretical scheme. However, as illustrated with the detachment process, the whisker tapered shape tends to confine the large deflection to the very end of the whisker even for large angular distances. One may thus hope that this first order description provides a good approximation in most realistic exploratory conditions. We postpone the discussion of this regime of whisker oscillations during sliding to a forthcoming publication.

Methods

Equilibrium profile of a frictional whisker

The whisker is modeled as a slender tapered rod of length L and maximum base radius b . The cone angle b/L is noted α . The whisker base is rigidly clamped with a fixed angle $\theta(s=1) = \theta_b$ and submitted to a frictional force F assumed to be applied at a single point located at $s = \varepsilon$ along the whisker. The present analysis is restricted to configurations where $\varepsilon > s_{tip}$ which constrains the whisker to be locally tangent to the object surface. The orientation of the friction force F with respect to the direction normal to the whisker at $s = \varepsilon$ is set by the friction angle $\phi = \tan(\mu)$ where μ is the friction coefficient (see Figure III.7B). Forces balance along the whisker yields an expression for the normal $N(s)$ and tangential force $T(s)$ at location $s > \varepsilon$:

$$N(s) = F \cos(\phi - \theta + \theta(\varepsilon)) \quad (2.20)$$

$$T(s) = F \sin(\phi - \theta + \theta(\varepsilon)) \quad (2.21)$$

The momentum equilibrium further imposes :

$$\frac{\partial M}{\partial s} - N(s) = 0 \quad (2.22)$$

where the bending moment can be expressed as $M(s) = EI\theta'$, $I = \frac{\pi\alpha^4 s^4}{4}$ is the area moment of inertia and E is the Young's modulus. From equations (2.20) and (2.22), one obtains the dimensionless static equilibrium equation :

$$(s^4\theta')' - \tilde{F} \cos(\phi - \theta + \theta(\varepsilon)) = 0 \quad (2.23)$$

where all distances are scaled by the length of the non-truncated cone L and the reduced force $\tilde{F} = 4F / (\pi\alpha^4 EL^2)$. Notice that the intrinsic in-plane whisker curvature $\theta'_{int}(s)$ could be taken into account by substituting the first (derivative) term by $(s^4(\theta' - \theta'_{int}))'$. In the present study, the intrinsic whisker curvature is supposed to be null. Equation (2.23) is solved numerically using Mathematica v8.0 (Wolfram Research) through integration of the following equation :

$$\frac{\partial}{\partial s} \left(\frac{(s^4\theta')'}{\cos(\phi - \theta + \theta(\varepsilon))} \right) = 0 \quad (2.24)$$

We assume the whisker to be rigidly clamped in the pad such that $\theta(1) = \theta_b$. The friction force is assumed to apply at a single location so that the bending momentum is null at the contact point : $\theta'(\varepsilon) = 0$. For any values of the friction coefficient μ , maximum angle θ_b , and contact point location ε , one finds a unique solution when further imposing the contact angle $\theta(\varepsilon) < \theta_b$.

For weakly deformed whiskers, a small angle approximation of equation (2.24) can be used which reads, in Cartesian coordinates :

$$(s^4U'')'' = 0 \quad (2.25)$$

Orthogonality of the resonant modes

Multiplying equation (2.4) for mode i by sV_j and integrating between ε and 1 gives the equality :

$$\int_{\varepsilon}^1 (s^4V_i'')'' V_j ds = k^2 \omega_i \int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i V_j ds \quad (2.26)$$

Integrating the left member by part (twice) yields :

$$[(s^4V''_i)' V_j]_{\varepsilon}^1 - [s^4V''_i V'_j]_{\varepsilon}^1 + \int_{\varepsilon}^1 s^4 V''_i V''_j ds = k^2 \omega_i \int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i V_j ds \quad (2.27)$$

The boundary conditions involve that the bracket terms are null. One can rewrite the same expression by swapping i and j . If we now subtract both equations, we obtain :

$$(\omega_i^2 - \omega_j^2) \int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i V_j ds = 0 \quad (2.28)$$

The spatial mode $V_i(s)$ are normalized such that $\int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i^2 = 1$. This yields the orthogonality property of the resonant modes :

$$\begin{aligned} \int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i V_j ds &= 0 \text{ for } i \neq j \\ \int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i V_j ds &= 1 \text{ for } i = j \end{aligned} \quad (2.29)$$

This relationship has practical consequences. First, let's consider a dynamic evolution of the whisker in the form : $u(s,t) = \sum_i q_i(t) V_i(s)$. The amplitude of mode i can be directly computed as :

$$q_i(t) = \int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i(s) u(s,t) ds \quad (2.30)$$

Second, if we now consider a situation where the whisker oscillates through the application of a distributed normal force gradient $f(s,t)$, equation (2.3) reads :

$$\frac{\partial}{\partial s^2} \left(s^4 \frac{\partial^2 u}{\partial s^2} \right) + k^2 s^2 \frac{\partial^2 u}{\partial t^2} = f(s,t) \quad (2.31)$$

Introducing the mode decomposition in this equation, we write :

$$\sum_i [(s^4 V_i'')'' q_i + k^2 s^2 V_i \ddot{q}_i] = f(s,t) \quad (2.32)$$

The modes V_i being solutions of equation (2.4), the equation can be written as :

$$\sum_i s^2 V_i [\ddot{q}_i + \omega_i^2 q_i] = \frac{1}{k^2} f(s,t) \quad (2.33)$$

Projecting this equation on the spatial mode $V_i(s)$ and using the orthogonality property, one obtains the dynamic equation for the mode amplitude $q_i(t)$:

$$\ddot{q}_i + \omega_i^2 q_i = \frac{1}{k^2} \int_{\varepsilon}^1 f(s,t) V_i(s) ds \quad (2.34)$$

Coupling the whisker's rapid dynamics to its quasi-static evolution

The whisker displacement $U(s,t)$ is decomposed in the form $U(s,t) = U_{qs}(s,t) + u(s,t)$ where $U_{qs}(s,t)$ describes the quasi-static evolution. We assume $U_{qs}(s,t)$ to obey the small deflection equilibrium equation (2.25). By introducing this decomposition in equation (2.4), one obtains the dynamic equation for $u(s,t)$:

$$\frac{\partial^2}{\partial s^2} \left(s^4 \frac{\partial^2 u}{\partial s^2} \right) + k^2 s^2 \frac{\partial^2 u}{\partial t^2} = -k^2 s^2 \ddot{U}_{qs}(s,t) \quad (2.35)$$

Using the mode-decomposition $u(s,t) = \sum_i q_i(t) V_i(s)$ and the orthogonality of the resonant modes (see equation (2.31) and (2.34)), the amplitude of each mode $q_i(t)$ is found to obey the dynamic equation :

$$\ddot{q}_i + 2\zeta \omega_i \dot{q}_i + \omega_i^2 q_i = - \int_{\varepsilon}^1 s^2 \ddot{U}_{qs}(s,t) V_i(s) ds \quad (2.36)$$

This approach is implemented in the case of a shock. Prior to the shock, the whisker experiences a solid rotation at constant rotation rate γ . which simply reads : $U_{qs}(s, t < 0) = \gamma(1-s)t$. Integrating equation (2.25) with boundary conditions $U(1) = 0, U'(1) = \gamma t, U(\varepsilon) = U''(\varepsilon) = 0$, one obtains the evolution of the quasi-static profile immediately after the shock :

$$U_{qs}(s, t > 0) = \gamma t \frac{(1-s)(2s^2 + \varepsilon^2(1+s) - \varepsilon s(3+s))}{2(1-\varepsilon)^2 s^2} \quad (2.37)$$

Based on these two expressions, one can compute the second time-derivative of the quasi-static profile $\ddot{U}_{qs}(s, t)$:

$$\ddot{U}_{qs}(s, t) = \delta(t) \gamma \bar{U}(s) \quad (2.38)$$

where $\delta(t)$ is the Dirac function and $\bar{U}(s)$ is a normalized profile that reads :

$$\bar{U}(s) = \dot{U}_{qs}(s, 0+) - \dot{U}_{qs}(s, 0-) = \frac{\varepsilon(1-s)^2(\varepsilon - 3s + 2s\varepsilon)}{2(1-\varepsilon)^2 s^2} \quad (2.39)$$

In order to integrate equation (2.36), one needs to compute the Green function $G(t)$, *i.e.* the response of the dynamic system to a Dirac of unit force :

$$\left(\frac{d^2}{dt^2} + 2\zeta \omega_i \frac{d}{dt} + \omega_i^2 \right) G(t) = \delta(t) \quad (2.40)$$

The solution reads :

$$\begin{aligned} \text{For } t > 0 : G(t) &= \frac{1}{\omega_i \sqrt{1-\zeta^2}} e^{-\zeta \omega_i t} \sin \left(\omega_i \sqrt{1-\zeta^2} t \right) \\ \text{For } t < 0 : G(t) &= 0 \end{aligned} \quad (2.41)$$

The mode amplitude $q_i(t)$ of the dynamic component associated with the event occurring at time $t = 0$ simply follows, for $t > 0$:

$$q_i(t) = - \left(\int_{\varepsilon}^1 s^2 \bar{U}(s) V_i(s) ds \right) G(t) \quad (2.42)$$

Re-visiting Hartmann *et al*'s study of whisker resonance using the mode decomposition approach

In 2003, Hartmann *et al.* [91] reported on experiments that aimed at characterize the resonance properties of isolated whiskers. In order to estimate their damping characteristics, they glued a whisker onto a vibrating table and optically measured the tip amplitude of vibration at different driving frequencies (Figure III.15A). The authors then plotted (Figure III.15B) the ratio between the maximum tip amplitude and the (imposed) base amplitude. They noticed that this graph exhibits a series of maxima corresponding to the whisker's resonant frequencies, whose amplitude increases with the mode number. This somehow unexpected observation led them to suggest the existence of important non-linear dissipative processes :

« [...]Second, the amplitude of the resonance peaks increases with mode. This is a surprising result, because the amplitude of the resonance peaks in typical engineering applications decreases with mode number (Gorman, 1975). We suggest that this result is due at least in part to nonlinear effects of viscous and/or hysteretic damping. Viscous damping, arising from the motion of a body through a fluid, varies with velocity; hysteretic damping, resulting from the stresses placed on an imperfectly elastic material, varies with displacement (Tongue, 2002). Standard engineering analyses of beam vibrations, in which the amplitude of the resonance peaks typically decreases with mode number, usually assume small-amplitude deflections and

linear viscous damping. These conditions were unlikely to hold during our experiments. If damping was nonlinear, in either velocity or displacement, then the lower modes would be more strongly damped, because these quantities are greater at lower frequencies for constant acceleration input. »

Here we show that, at odds with the authors' proposed interpretation, a linearly damped model of whisker with a mode-independent damping ratio, as assumed in the present work, allows one to correctly capture this measurement. It also illustrates how the mode-decomposition approach introduced in the present study, may allow to quantitatively re-analyze earlier data on whisker dynamics.

Throughout the calculation, we use the same notation as in the present article. The text indicates that the whisker has a length $L_{whisker} = 53\text{mm}$, a base radius $b = 105\mu\text{m}$ and a tip radius $r_{tip} = 5.5\mu\text{m}$. Assuming a conical shape, this yields $\varepsilon = r_{tip}/b = 0.05$. Using the Young modulus $E = 3.02\text{GPa}$ and $\rho = 1.14\text{mg/mm}^3$ indicated in the article, the values for the (undamped) resonant frequencies can be computed and read : $F_i = \{37.9\text{Hz}, 93.4\text{Hz}, 175.4\text{Hz}\}$. The whisker base is forced with a sinusoidal motion, starting at $t = 0$:

$$A_{base}(t) = A_{base} \sin(\omega t) \quad (2.43)$$

The whisker response is derived using the same scheme as detailed in the present article. The displacement sequence is broken into $U(s, t) = U_{qs}(s, t) + u(s, t)$ where the first term represents the massless whisker response : $U_{qs}(s, t) = A_{base} \sin(\omega t)$. The dynamic term can thus be written as :

$$u(s, t) = \sum_i V_i(s) \int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i(s) ds \int_0^t G(t-t') \ddot{U}_{qs}(s, t') dt' \tilde{O} \quad (2.44)$$

$$= -A_{base} \sum_i V_i(s) \int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i(s) ds \int_0^t G(t-t') \omega^2 \sin(\omega t') dt' \tilde{O} \quad (2.45)$$

where $G(t)$ is the Green function of the resonant system (equation 2.41)

The time-dependent term in equation (2.45) can be analytically integrated. It oscillates at the driving frequency with an amplitude that can be written as $2F(\omega/\omega_i, \zeta)$. The ratio between the whisker tip oscillation amplitude (the maximum amplitude of $U(s, t)$ measured at $s = \varepsilon$) and the driving base amplitude $2A_b$ thus reads :

$$R(\omega) = 1 + \sum_i \left[V_i(\varepsilon) \int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i(s) ds \right] F(\omega/\omega_i, \zeta) \quad (2.46)$$

The dependence of the maxima of the response signal with mode number thus depends primarily on the series of prefactors $V_i(\varepsilon) \int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i(s) ds$, such that no conclusion can be drawn without prior knowledge of the resonant spatial modes. In the present case, this prefactor reads, for the first three modes : $\{3.7, 6.5, 7.6\}$ and thus does increase with the mode number. Notice that the evolution of the peak amplitude results from the conical shape of the whisker - it would decrease for a cylindrical rod. Figure III.15B compares the prediction obtained for a damping ratio of 0.15 (a characteristic value given by the authors) identical for all three modes. Although no adjustable parameter has been used to produce this plot, it does captures the evolution of the whisker tip response. The slight over-estimation of the two first modes can be due to the fact that the whisker displays significant spontaneous curvature, such that the small angle limit is not strictly valid.

It thus appears that the data reported in Hartmann et al. [91] are, to first order, consistent with a linear damping model with a unique damping ratio for all modes.

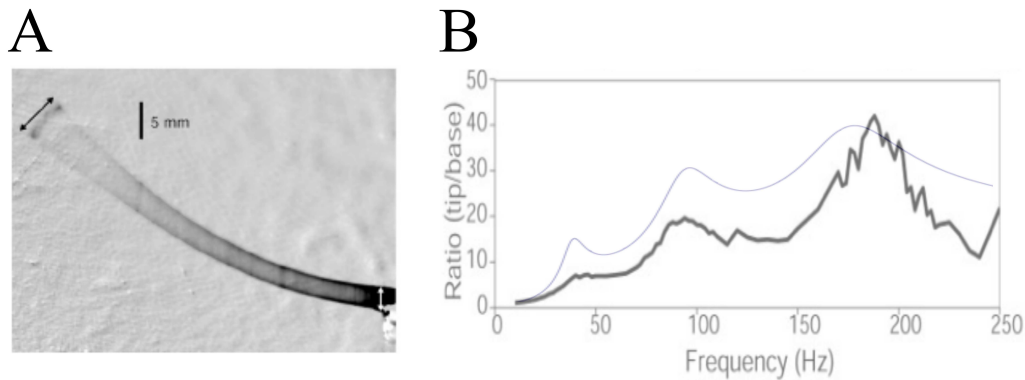


FIGURE III.15 – **Comparison with Hartmann et al. 2003 [91]** (A) Figure 1 from Hartmann et al. 2003, showing the whisker vibration driven by the base imposed sinusoidal motion. (B) Resonance curves : the black line is the experimental measurements of the tip to base amplitude ratio reported by Hartmann et al. The blue line is the result of the present calculation.

Surgical preparation and whisker stimulation for in vivo experiments

Experiments were conducted in conformity with French (JO 2001-464) and European legislation (86/609/CEE) on animal experimentation. An adult male Wistar albino rat (318g) was anesthetized with urethane (1.5g/kg, i.p.). Body temperature was maintained at 37°C. The scalp was retracted after a subcutaneous injection of a local anesthetic (Lidocaine 1%). The skull was then cemented to a metal bar. A 1mm thick metal bar was moved by a linear stepper motor (Linear Motor MLL302, Systro GmbH) at a speed $V_{bar} = 60\text{mm/s}$. The bar contacted the whisker near its tip. The whiskers were trimmed at the end of the experiment, and their diameters were measured at different positions, from base to tip. This allowed us to determine the length L of the ideal (non-truncated) cone.

High-speed videography of whisker deflections

Whisker movements were recorded at a frame rate of 2.5kHz with a high-speed camera (Photron Fastcam SA3/105mm f-2.8 DG Macro Sigma ; pixel resolution 55 μm) mounted vertically above the animal. Whiskers were illuminated from below using a backlight (SSLUB, Phlox and PP520, Gardasoft). The camera produces bird's-eye view movies of the whiskers. We choose to study whiskers β and C1 whose curvature plane are essentially horizontal and can thus be entirely imaged with the present optical configuration (Figure III.12A).

Whisker tracking

Detecting the shock-induced deflection wave, whose typical amplitude is of the order of a few tens of microns, required subpixel determination of the whisker centerline profile in each frame. The whisker deflected by the object was tracked using a semi-automated algorithm written in Python. We subtracted the average background image from each frame in the movie. Whisker centerline profiles were then extracted : we scanned all columns of each movie frame in order to extract the pixel of maximal intensity defining the approximate position of the whisker. The precise position of the whisker centerline in each column of the frame was then defined as the barycenter (each pixel is weighted by its intensity) of the pixels surrounding the pixel of maximal intensity (center position ± 2 pixels) . In order to extract the shock-induced deflection sequence (Figure III.12B), the whisker profile determined before the shock was subtracted to each post-shock profile. The deflection sequence was then smoothed using a five pixel wide sliding window. This procedure yields a spatial resolution of ≈ 1 micron on the shock-induced whisker deflection.

Analysis of experimental data

Our experimental configuration slightly differed from that considered in the model. In the latter, the whisker rotated at constant speed across a fixed obstacle. In the experiment, the whisker was fixed, and the obstacle was moved linearly at constant speed V_{bar} . For this shock configuration, it is easy to show that equation (2.10) becomes :

$$U(s, t > 0) = V_{bar}t\bar{U}(s) - V_{bar} \sum_i V_i(s) \left(\int_{\varepsilon}^1 s^2 \bar{U}(s) V_i(s) ds \right) \frac{e^{-\zeta \omega_i t} \sin(\sqrt{1-\zeta^2} \omega_i t)}{\sqrt{1-\zeta^2} \omega_i} \quad (2.47)$$

The back-illumination geometry combined with the bird's-eye optics results in a shadow region in the vicinity of the object that prevented the tracking of the whisker down to the whisker/object contact point. Similarly, the fur hampered a proper observation of the whisker near the skin. As a consequence, the positions $s = \varepsilon$ and $s = 1$ could not be determined from the images, and were thus left as free parameters. The wave speed was determined by linear fitting the position of the first deflection minimum as a function of the time elapsed since the first contact (Figure III.12C). The four first resonant modes were used to fit the data. Fitting was performed with Matlab's `fminsearch` function. Correlation between experimental and theoretical data was assessed with Pearson's correlation test on the first 3 and 5 ms for C1 and β whiskers, respectively.

Acknowledgments

We thank D. Golomb and S. Neukirch for stimulating discussions, V. Ego-Stengel and L. Bourdieu for helpful comments on the manuscript and E. Coudert for drawing. This work was supported by CNRS, ANR (project TRANSTACT 0294) and EU 7th Framework Program under grant N° 269921 (BrainScaleS).

3 Résultats : couplage mécanique entre vibrisses via le tissu mystacial chez le rat anesthésié

A partir de ce travail sur la nature des déformations vibrissales suite à un contact discret, il apparaît que les processus en jeu au niveau du follicule sont cruciaux car c'est en cette structure anatomique que les déformations mécaniques sont sélectivement encodées par les mécanorécepteurs. Toutefois chacun de ces follicules est connecté à ses voisins et peut donc potentiellement dissiper une partie de l'énergie mécanique de son mouvement en la diffusant aux follicules voisins par l'intermédiaire des muscles et fibres de collagène environnantes. A notre connaissance, seuls deux travaux ont été réalisés sur ce couplage mécanique entre vibrisses :

- Une figure reproduite ci-dessous d'un article de D. J. Simons montre la réponse d'un mécanorécepteur spécifique de la vibrisse D2 durant une stimulation de D2 (Figure III.16A). La réponse de ce neurone est typique d'une cellule SA. La stimulation consiste en une déflexion d'1 mm appliquée à 5 mm de la peau (durée de la rampe : 200 ms). Puis la vibrisse rostrale D3 est stimulée (Figure III.16B) et on observe une réponse du même mécanorécepteur à la rampe de montée et de descente, alors que ce neurone est spécifique des mouvements de D2. Cette figure démontre que, pour de larges déflexions, il peut y avoir transmission d'énergie mécanique via la peau de l'animal d'une vibrisse à un follicule voisin.
- Une figure non publiée de l'équipe d'Ehud Ahissar (disponible sur le site de son laboratoire à l'adresse suivante : <http://www.weizmann.ac.il/neurobiology/labs/ahissar/unpub/WeakMechCoupling.pdf>) présente le mouvement d'une vibrisse C2 durant un whisking électrique. Deux conditions sont montrées : avec et sans blocage de la vibrisse adjacente C1 durant son mouvement. Ils concluent de leur observation que l'obstruction du mouvement de C1 ne produit aucun effet significatif sur l'amplitude des oscillations de C2. On note toutefois sur la figure en question que le mouvement de C2 était très légèrement réduit (moins de 3%) quand la trajectoire de la vibrisse C1 était bloquée.

Partant de l'idée qu'une étude plus systématique d'une possible interaction de vibrisse à follicule voisin était nécessaire à la clarification de ce phénomène, nous avons défléchi une à une les vibrisses d'un animal anesthésié et filmé concomitamment une vibrisse non stimulée à la position centrale dans la matrice de vibrisses, à savoir C2.

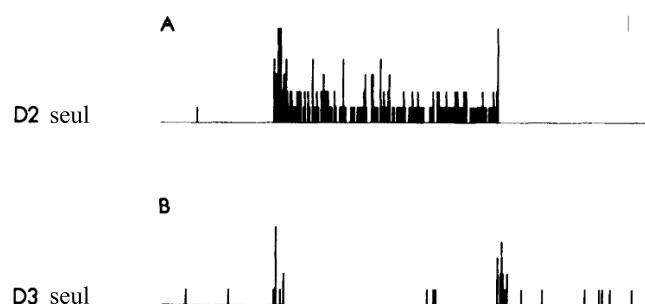


FIGURE III.16 – Effet de la stimulation de différentes vibrisses sur une cellule du ganglion trigéminal. A, Réponse de la cellule à une stimulation de la vibrisse D2. B, Réponse de la cellule à une stimulation de la vibrisse D3. La réponse de ce neurone à une stimulation de D3 est plus grande quand D2 est maintenue (non montré ici). Adapté de Simons, 1985 [26].

3.1 Méthodes

Les expériences ont été conduites par Yves Boubenec, Valérie Ego-Stengel et Camila Pulido (stagiaire de M2 sous notre supervision). Les analyses ont été réalisées par Yves Boubenec et Camila Pulido.

Préparation chirurgicale Les expériences ont été réalisées en conformité avec la législation française (JO 87-848) et européenne (86/609/CEE). Des rats adultes mâles Wistar d'environ 2 mois ($N = 2$ rats, 290 et 305 g) ont été anesthésiés sous uréthane (1.5 g/kg, i.p.) et placés dans un cadre stéréotaxique. Le museau était maintenu dans un fourreau laissant les vibrisses du côté droit accessibles. Des doses supplémentaires d'uréthane ont été administrées quand cela était jugé nécessaire, après estimation de la présence d'un réflexe cornéen ou de mouvements vibrissaux ou encore d'une réponse de retrait à un pincement de la patte. La température corporelle a été maintenue à 37°C avec une couverture chauffante rétro-contrôlée. De l'atropine méthyl nitrate (0.3 mg/kg, i.m.) a été injecté afin de réduire les sécrétions respiratoires. Le crâne a été exposé après une injection sous-cutanée d'un anesthésique local (Lidocaïne 1%) et cimenté à une barre en métal rigidement fixée au cadre stéréotaxique.

Matrice de stimulation Les 24 vibrisses postérieures du côté droit du museau ont été défléchies selon l'axe rostro-caudal à l'aide d'un stimulateur spécifiquement construit pour la stimulation multi-vibrissale [1]. Chaque vibrisse peut être déplacée individuellement par un actuateur piézoélectrique. Les vibrisses étaient coupées à 10 mm et une goutte de vernis était déposée à leur extrémité. La ou les vibrisses stimulées étaient ensuite insérées dans des tubes en plastique de petit diamètre (<1 mm à l'extrémité) collés aux éléments piézoélectriques de stimulation (Figure III.17B). La goutte de vernis à l'extrémité de chaque vibrisse permet de limiter l'espace entre la vibrisse et la paroi interne du tube et ainsi de s'assurer que le mouvement de la vibrisse est imposé par les déplacements du stimulateur sans délai. La position de repos était utilisée comme l'angle 0° des stimulations. Les vibrisses non-défléchies dans chaque protocole étaient libres de tout mouvement.

Stimulus élémentaire Nous avons stimulé individuellement chaque vibrisse à l'exception de C2 ; seule la vibrisse stimulée était insérée dans le tube relié à un actuateur piézoélectrique. Le stimulus appliqué à 7 mm de la vibrisse était un plateau de 10 ms (114 μm d'amplitude) précédé d'un montée de 10 ms (vitesse 93°/s) et suivi d'une descente de 10 ms (Figure III.17C).

Stimulation globale : mouvement apparent Nous avons appliqué des déflexions rostro-caudales aux 23 vibrisses les plus postérieures (C2 n'étant pas stimulée) dans un ordre spatio-temporel qui génère un mouvement global apparent (Figure III.17D). 8 directions de mouvement global ont été utilisées. La durée d'un passage dans les directions horizontales et verticales étaient de 70 ms (intervalle inter-stimulus de 10 ms) et la vibrisse C2 était défléchie 20 ms après le début du passage. Pour les déflexions obliques, un passage durait 86.6 ms (intervalle inter-stimulus : $10/\sqrt{2} = 7.1$ ms) et le début de la stimulation de la vibrisse C2 était 28 ms après le début du passage [27].

Certains protocoles de mouvements apparents étaient dotés de déflexions locales de plus grande amplitude mais de même vitesse. Pour un plateau à 114 μm , le temps de montée est de 10 ms, tandis qu'il sera de 20 ms (resp. 40 ms) pour des valeurs du plateau de 228 μm (resp. 456 μm). La durée du plateau reste fixée à 10 ms.

Vidéographie haute-vitesse des déflexions vibrissales Les mouvements vibrissaux ont été enregistrés à 1 kHz avec une caméra haute-vitesse montée au-dessus de l'animal (Photron Fastcam SA3 / macro Schneider Apo-Componon 12 40 mm f-2.8 ; temps d'exposition : 1/3000 s ;

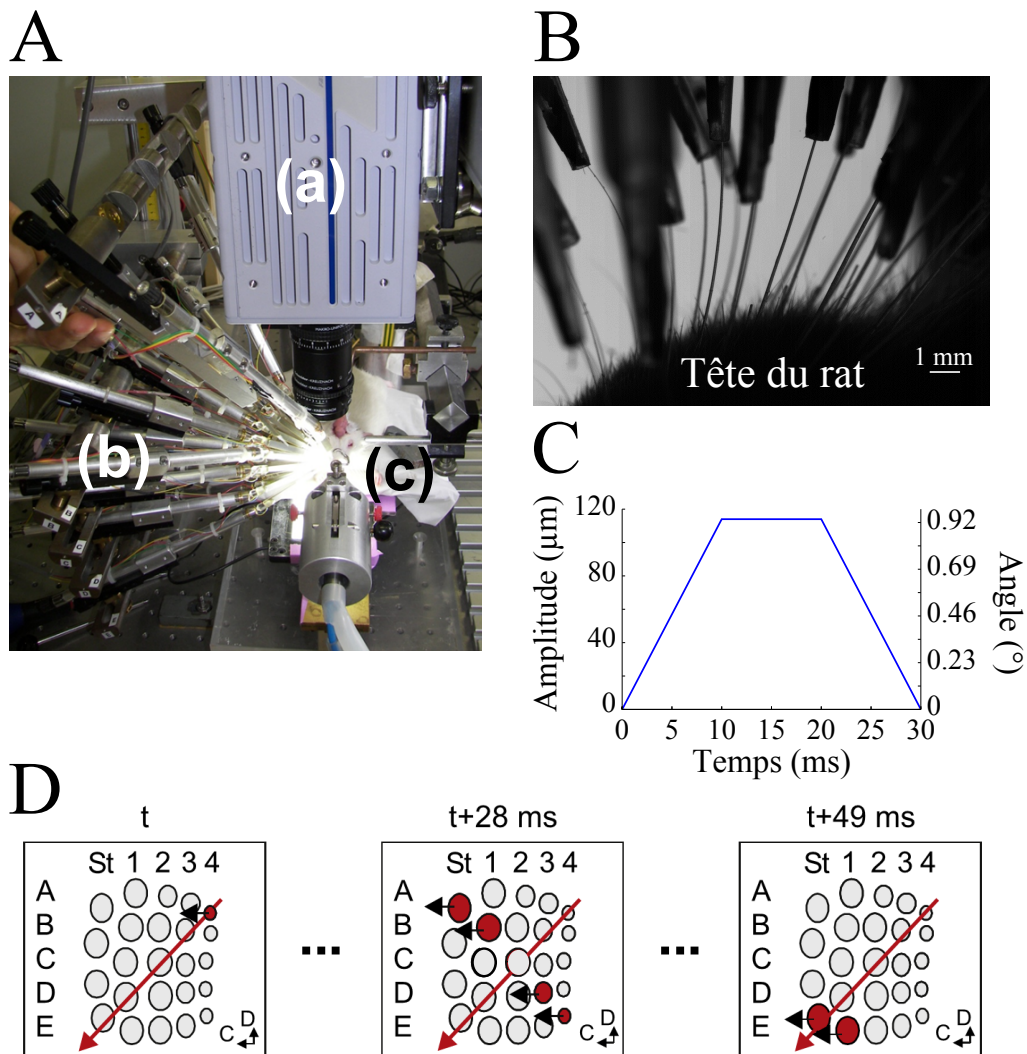


FIGURE III.17 – Protocole de stimulation vibrissale. A, Dispositif expérimental pour l'enregistrement de mouvements vibrissaux chez le rat. L'animal (c) est anesthésié sous uréthane et tenu par une barre fixée à son crâne. Une rétro-éclairage est placé sous le rat afin que la caméra (a) positionnée au-dessus des vibrisses puisse filmer à haute vitesse (1 kHz). Une matrice de stimulation (b) permet de déplacer les vibrisses du côté droit de l'animal. B, Vue du dessus du champ de vibrisses mystaciales droites. Sur cette photo prise par la caméra, l'extrémité de toutes les vibrisses (même C2) a été placée dans un tube gaine relié à un actuateur piézoélectrique (en haut de l'image). C, Stimulus élémentaire appliquée à chaque vibrisse. L'amplitude indiquée en μm correspond au mouvement de la pointe du tube, à 7 mm de la base de la vibrisse. D, Mouvement global dorso-ventral/rostro-caudal (225°). Le mouvement local du chaque vibrisse est une déflexion caudale (voir C). La vibrisse C2 n'est pas stimulée durant le mouvement global. ST : *straddlers*, i.e. vibrisses grecques. C = caudal et D = dorsal. Adapté de Jacob et al., 2008 [27].

résolution du pixel : 15 μm ; champ de vue typique : 384x512 pixels ; voir Figure III.18A). Les films sont pris du dessus et l'animal est rétro-éclairé par une plaque de LED placée en dessous des vibrisses (SSLUB, Phlox / PP520, Gardasoft) (Figure III.17A).

Suivi des vibrisses Les déflexions observées au niveau de la base de la vibrisse sont de très petite amplitude, de l'ordre de la dizaine de microns, ce qui nécessite d'obtenir une résolution finale sur la position de la vibrisse sous le pixel (1 pixel = 15 μm). La vibrisse a été suivie par un script en Matlab. Nous avons soustrait la luminosité de fond à chaque image puis nous avons localisé la position du point le plus sombre de la vibrisse d'intérêt dans chaque ligne, définissant ainsi la position approximative de la vibrisse. La position exacte de la vibrisse a été calculée comme le barycentre (chaque pixel est pondéré par son intensité) des pixels entourant celui d'intensité minimale (± 5 pixels) (Figure III.18A). Cette procédure nous a permis d'atteindre une résolution d'approximativement 1 μm (Figure III.18B).

Prédiction de la déflexion de C2 lors d'un mouvement apparent Le déplacement de C2 est prédit comme la combinaison linéaire des contributions de chacune des vibrisses stimulées durant un passage de mouvement apparent. Prenons δ_i l'instant de début de déflexion de la vibrisse i ($i \in [1, 24] \setminus j_{C2}$) dans la séquence spatio-temporelle du mouvement apparent. Sous l'hypothèse de linéarité, la série temporelle de déflexion de la vibrisse C2 s'écrit $d_{C2}(t) = \sum_i d_i(t - \delta_i)$ où $d_i(\tau) = 0$ pour $\tau < 0$ et, pour $\tau \geq 0$, $d_i(\tau)$ est le déplacement moyen de C2 en réponse à la stimulation d'une vibrisse i à l'instant $\tau_0 = 0$.

Analyse L'ensemble des analyses a été réalisé en Matlab 7.8.0 (MathWorks, Natick, MA). La corrélation entre les déflexions de C2 prédites et enregistrées a été testée avec la fonction *corr* sur les 80 premières ms de chaque série temporelle (Figure III.21).

3.2 Résultats

Couplage mécanique entre les vibrisses du rat anesthésié

Nous avons stimulé séquentiellement, une par une, chaque vibrisse du côté droit du museau d'un rat et avons enregistré les mouvements induits sur la vibrisse C2, libre dans l'air. La stimulation des vibrisses induit un déplacement contingent de la vibrisse C2 (exemple d'une stimulation de C1 dans la Figure III.18B). Le mouvement de C2 dû à la stimulation d'une autre vibrisse est très reproductible, comme l'attestent les différents essais montrés dans la Figure III.18B. La latence du mouvement de C2 est très courte (1 à 2 ms). En répétant systématiquement cette stimulation de vibrisse en vibrisse, nous avons établi une cartographie du mouvement maximal de C2 (flèche noire dans la Figure III.18B) en réponse au déplacement d'une autre vibrisse (Figure III.19).

Les mouvements contingents de la vibrisse C2 sont dus à une transmission d'énergie mécanique via le tissu mystacial du rat, et ce pour deux raisons. Seule la vibrisse stimulée est reliée à un actuateur, ce qui élimine toute possibilité de contamination par des vibrations conduites via la matrice de stimulation. D'autre part, les déplacements d'air générés par le mouvement de l'actuateur auraient pu faire vibrer la vibrisse C2, elle-même libre dans l'air. Toutefois, l'effet de la vibrisse C3 et C1 serait équivalent dans cette hypothèse. Or ici, on observe une très forte asymétrie entre le mouvement induit par les vibrisses postérieures et antérieures, surtout pour les déflexions rostrales (panneau de gauche dans la Figure III.19). Ceci indique que le couplage mécanique se produit par l'intermédiaire du tissu mystacial. Nous discuterons les voies possibles de ce couplage mécanique.

Les déflexions de C2 dues à ce couplage mécanique se font toujours dans une direction identique à celle de la stimulation, sauf pour la stimulation rostrale de la vibrisse B2 (aucune

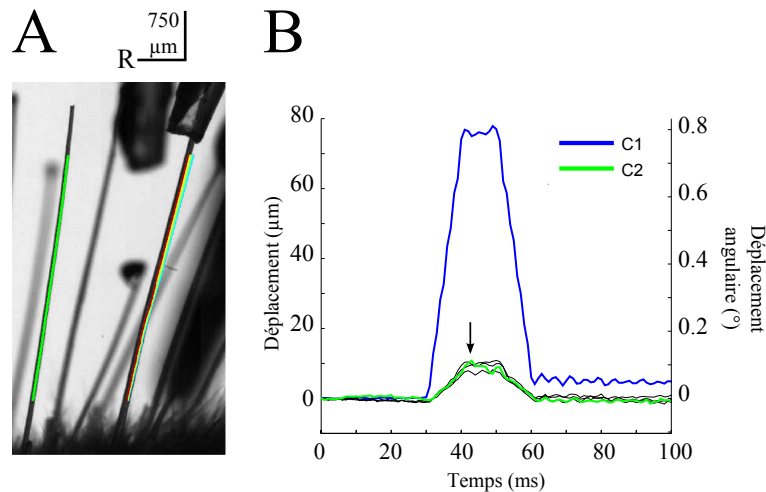


FIGURE III.18 – Mouvement de C2 induit par un couplage mécanique entre vibrisses. A, Vue de la vibrisse C2 libre durant la stimulation de C1. L’extrémité de la vibrisse C1 est la seule à être insérée dans un tube relié à un actuateur. Les autres vibrisses sont libres (plusieurs sont visibles en arrière-plan). Les positions successives de C1 dues à la déflexion caudale de l’actuateur piézoélectrique sont affichées dans des couleurs différentes. R : rostral. B, Mouvement des vibrisses C1 et C2 durant la déflexion caudale de C1. Le déplacement est mesurée à environ 5.5 mm de la base des vibrisses. La valeur maximale de déflexion est indiquée par une flèche. Les lignes noires correspondent à d’autres déflexions dans les mêmes conditions.

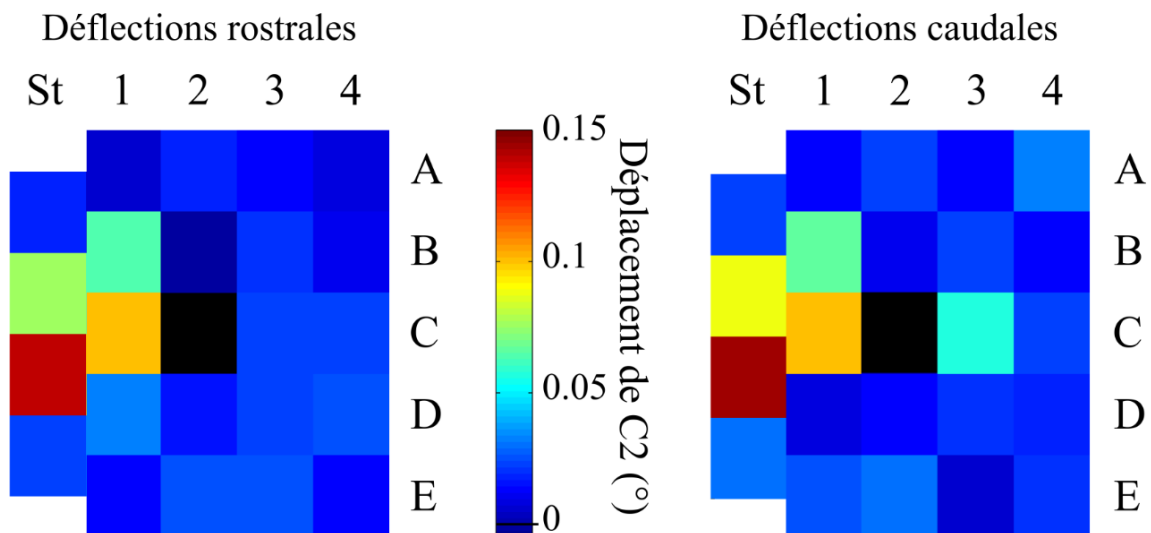


FIGURE III.19 – Carte des déflexions maximales de la vibrisse C2 induites par la stimulation d’une autre macro-vibrisse. La valeur maximale de déflexion de C2 (flèche noire dans la Figure III.18B) est affichée en code couleur. La cartographie est réalisée pour des déflexions rostrales (gauche) et caudales (droites) (n = 4 déflexions pour chaque case ; 1 rat). Un déplacement angulaire de C2 positif indique que le mouvement de C2 se fait dans la même direction que la vibrisse directement stimulée.

déflexion n'est en réalité observable sur les traces). Il n'est pas clair pourquoi la rangée D n'affecte pas la vibrisse C2. Au vu du mouvement induit par C1, on s'attendrait à observer aussi un déplacement de C2 provoqué par D1 or il n'en est rien.

Simulation du passage d'un objet sur la matrice de vibrisses et sommation du couplage mécanique

Nous avons voulu élargir notre observation à des stimulations plus globales, engageant l'ensemble des vibrisses séquentiellement. Pour ce faire, nous avons choisi un protocole déjà utilisé dans l'équipe, qui consiste à mimer un mouvement apparent sur la matrice de vibrisses dans différentes directions [27] (Figure III.17D), un peu comme le ferait une barre virtuelle qui défilerait à travers les vibrisses. Le mouvement local est par contre toujours le même, quelle que soit la direction globale (déflexion caudale ; voir en Figure III.17C). Bien sûr, la déflexion de C2 est omise lors du passage de l'objet virtuel à travers la matrice de vibrisses. Nous avons quantifié le mouvement maximal induit de C2 lors du passage du mouvement apparent. Quelle que soit la direction du mouvement global, la déflexion induite de C2 est plus grande que celle observée pour des déflexions individuelles ($\sim 0.1^\circ$ pour une stimulation individuelle de C1 contre $\sim 0.4^\circ$ pour un mouvement apparent). La déflexion de C2 provoquée par le mouvement des autres vibrisses montre une dépendance à la direction du mouvement apparent (Figure III.20A). Les angles 90° et 270° semblent induire un plus grand déplacement de C2 ($90^\circ : 0.47 \pm 1.1 \cdot 10^{-2}$; $270^\circ : 0.46 \pm 1.1 \cdot 10^{-2}$) tandis que le mouvement apparent rostro-caudal provoque le moins de déplacement de C2 ($180^\circ : 0.36 \pm 9.8 \cdot 10^{-3}$). Les deux directions de mouvement apparent 90° (ventro-dorsal) et 270° (dorso-ventral) correspondent à une séquence de stimulation simultanée de chaque rangée. On peut supposer que les effets individuels de chaque vibrisse s'additionnent lors de la stimulation d'une rangée, par exemple pour les vibrisses γ et C1.

Nous avons aussi varié l'amplitude des déflexions locales : $114 \mu\text{m}$ (amplitude de base pour les stimulations individuelles), $228 \mu\text{m}$ et $456 \mu\text{m}$, puis examiné la dépendance de la déflexion maximale induite pour C2 en fonction de l'amplitude du plateau de stimulation (Figure III.20B). On remarque tout d'abord que chez cet autre animal, l'amplitude de $114 \mu\text{m}$ produit un mouvement de C2 plus faible que vu précédemment ($\sim 0.2^\circ$ contre $\sim 0.4^\circ$ pour les données du rat montré en Figure III.20A). Ceci est vraisemblablement due à de la variabilité inter-individu dans la rigidité du tissu mystacial, peut-être provoquée par une différence dans le niveau d'anesthésie. Malgré cela, il est clair que l'effet du couplage mécanique entre vibrisses dépend fortement de l'amplitude des stimulations locales. La Figure III.20C semble indiquer que la déflexion maximale induite pour C2 dépend linéairement de l'amplitude de stimulation des autres vibrisses, du moins pour les directions du mouvement apparent où la déformation de C2 est maximale (90° et 270°). Le tissu mystacial semble capable de conduire de fortes déformations mécaniques entre vibrisses sans saturer.

Prédiction linéaire du couplage mécanique durant une stimulation multi-vibrissale

L'apparente sommation des effets du couplage mécanique lors de la stimulation concomitante des vibrisses d'une même rangée ainsi que la dépendance linéaire à l'amplitude des stimulations locales nous amène à questionner la linéarité de ce couplage mécanique. Nous voulons tester si l'effet de la direction du mouvement apparent résulte d'une sommation linéaire des effets individuels de chaque vibrisse. Nous avons donc réalisé une prédiction linéaire de la déflexion maximale de C2 induite par le mouvement apparent. Pour cela, nous avons utilisé les profils moyens de déflexion de C2 en réponse à la stimulation individuelle des autres vibrisses (Figure III.18 ; $n = 4$ déflexions pour chaque vibrisse). L'instant de stimulation de chacune des vibrisses durant le mouvement apparent nous étant connu, nous avons pu intégrer le mouvement induit de C2 lors de la stimulation individuelle de chacune des vibrisses selon la séquence spatio-temporelle du mouvement apparent (voir *Méthodes*). La prédiction obtenue

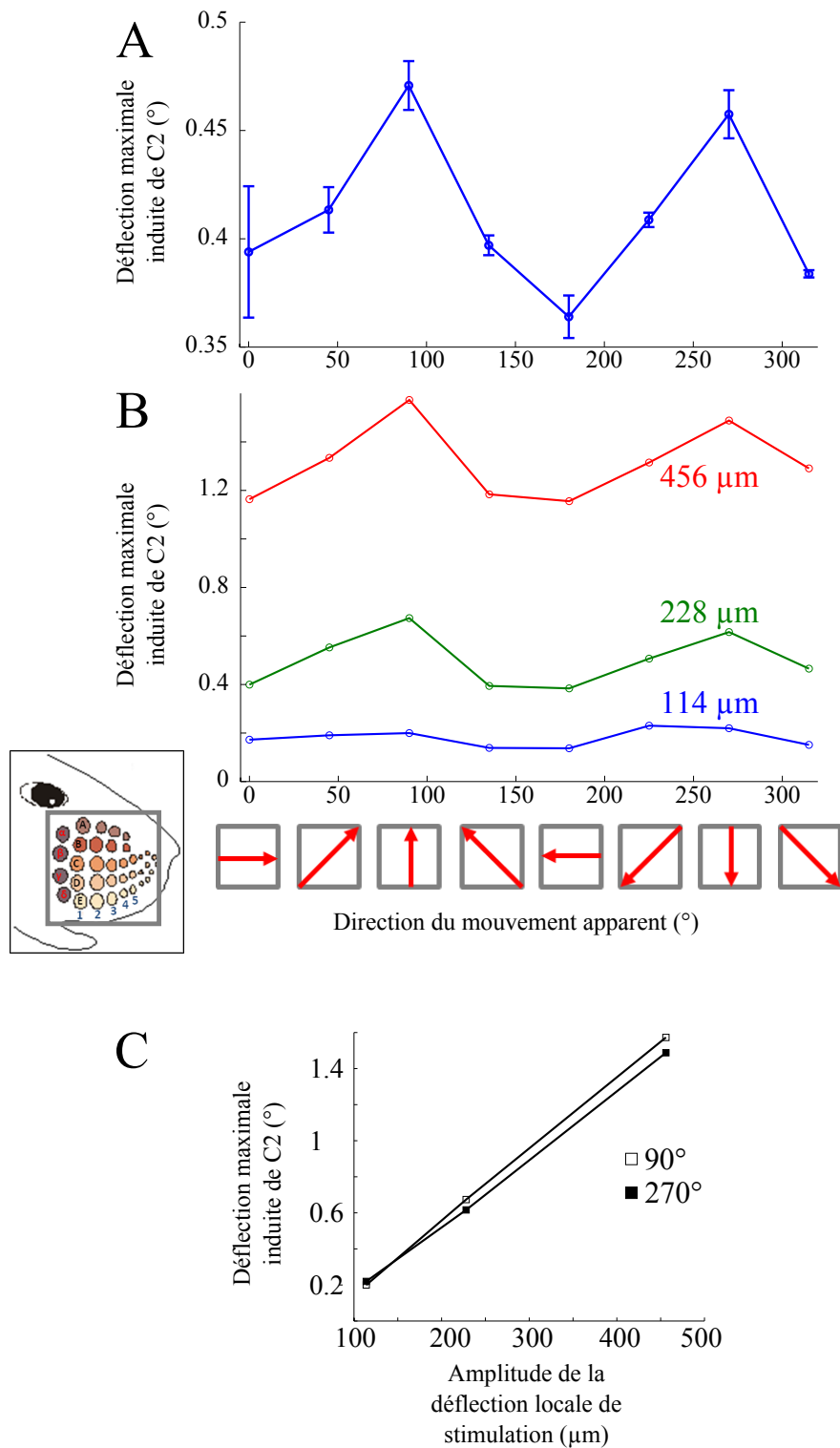


FIGURE III.20 – Déplacement de C2 induit par un mouvement apparent sur la matrice de vibrisses d'un rat anesthésié. A, Déflexion maximale de C2 en fonction de la direction du mouvement apparent (\pm std ; $n = 4$ passages pour chaque direction de mouvement apparent ; 1 animal ; plateau à 114 μm). B, Déflexion maximale de C2 pour différentes amplitudes de stimulations locales (plateau à 114, 228 et 456 μm) ($n = 1$ passage par point ; 1 animal). C, Linéarité de la déflexion maximale de C2 en fonction de l'amplitude des stimulations locales. Les courbes pour les deux directions de mouvement apparent entraînant les plus grandes déflexions de C2 (90° et 270°) sont tracées.

affiche des amplitudes cohérentes pour toutes les directions de mouvement apparent (Figure III.20 ; $p < 10^{-10}$ pour toutes les traces). Il semble néanmoins que les traces prédites sont en avance par rapport aux traces expérimentales pour les mouvements apparents de -90° à 45° (*i.e.* 270° , 315° , 0° et 45°) et en retard pour un mouvement apparent de 180° . On retrouve cette tendance pour les valeurs de corrélations (ρ sur la Figure III.21) qui sont maximales pour les angles de 90° , 135° et 225° .

3.3 Discussion

Tissu mystacial et transmission de l'énergie mécanique entre vibrisses Nous avons mis en évidence l'existence d'un couplage mécanique entre vibrisses. Celui-ci est vraisemblablement médié par le tissu mystacial situé entre les follicules. Plusieurs modèles ont été proposés pour décrire ce tissu, notamment en décrivant par un circuit de ressorts et d'amortisseurs les muscles et la matrice de collagène connectant les follicules (voir par exemple le modèle de Hill et al., 2008 [9] dont traite une des figures reproduites dans ce manuscrit ; Figure I.5E). En 1913, Vincent avait déjà évoqué l'idée que les muscles vibrissaux puissent convoier des vibrations d'une vibrisse à une autre [54].

Pourtant, les muscles intrinsèques ne semblent pas de particulièrement bons candidats puisque la rétraction d'une vibrisse postérieure (C1) devrait provoquer la protraction de la vibrisse antérieure (C2). Or nous observons des mouvements induits de C2 toujours dans la direction de la stimulation initiale. Par ailleurs, les vibrisses grecques β et γ ont une influence sur le mouvement de C2 égale ou supérieure à celle que peut avoir C1, dont le follicule est pourtant rattaché spécifiquement à celui de C2 par la courroie d'un muscle intrinsèque (voir Figure I.4A et B). Il faut donc plutôt considérer les muscles extrinsèques ou les fibres de collagène comme les vecteurs potentiels de la transmission d'énergie mécanique entre follicules. Le modèle de Simony et al. [123] et de Lottem et al. [169] ne connectant pas les follicules via ces structures, nous pensons que le modèle de Hill et al. [9] ou encore une de ses versions révisées [10] pourraient nous aider à reproduire les déflexions de C2 observées.

Modèle linéaire du couplage mécanique lors de stimulation multi-vibrissale La prédiction linéaire que nous avons réalisée amène des résultats satisfaisants. Il semble toutefois que cette prédiction de 1^{er} ordre ne capture pas totalement la dynamique du mouvement de la vibrisse C2 pour certaines directions de mouvement apparent. Quatre directions de mouvements apparents semblent déclencher un déplacement de C2 à la cinétique plus lente que celle attendue. Trois d'entre eux (sur quatre) ont une composante caudo-rostrale (prédictions pour 315° , 0° et 45° à l'exception de 270° ; Figure III.21). Pour ces trois directions, c'est un peu comme si une des vibrisses caudales ne pouvait transmettre une partie de son énergie mécanique à C2 alors que cela se produirait si la vibrisse était stimulée individuellement. En toute logique, il s'agirait des vibrisses grecques β ou γ dont au moins une des deux est défléchie strictement avant C1 dans tous les protocoles où la direction du mouvement global est comprise entre -90° et 45° . Il se peut que des interactions d'ordre 2 interviennent dans ce couplage mécanique. En effet, les conditions de stimulation individuelle des vibrisses étaient différentes de celles réunies lors du mouvement apparent : seule la vibrisse stimulée était insérée dans un tube pendant les stimulations individuelles alors que l'ensemble des vibrisses (sauf C2) était inséré dans les gaines de stimulation durant le mouvement apparent. Le fait que la vibrisse C1 soit contrainte dans un tube pourrait alors bloquer la transmission mécanique depuis les vibrisses β et γ jusqu'à C2. Cela expliquerait éventuellement la diminution de la qualité de la prédiction, au moins pour des angles de mouvement apparent caudo-rostraux.

Sens physiologique du couplage mécanique et décharge neuronal La question la plus importante suscitée par ce travail porte sur la décharge des mécanorécepteurs du follicule suite

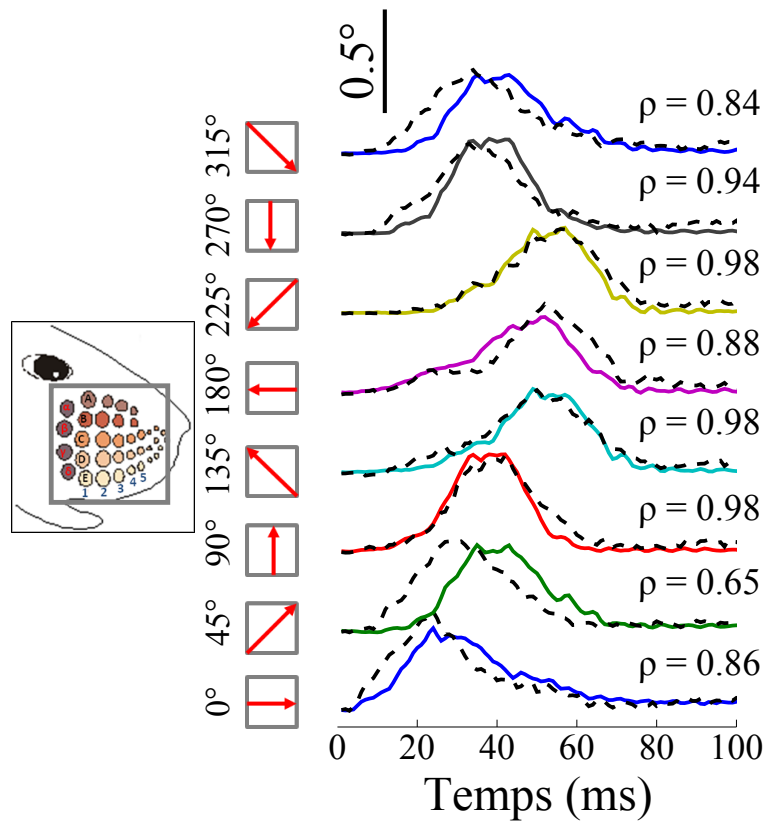


FIGURE III.21 – Prédiction de la déflexion induite de la vibrisse C2 durant le passage d'un mouvement apparent. Les traits pleins colorés représentent la déflexion observée de la vibrisse C2 due au couplage mécanique entre vibrisses pour différentes directions du mouvement apparent. L'instant $t = 0$ ms définit le début de la propagation du mouvement apparent. Les traits noirs pointillés sont les prédictions réalisées à partir des mouvements de C2 suite aux déflexions individuelles des autres vibrisses. Les valeurs de corrélation entre les prédictions et les enregistrements sont indiquées. Les directions rostro-caudales induisent un mouvement de C2 plus tardif puisque les vibrisses caudalement adjacentes à C2 (à savoir C1, β et γ) sont stimulées plus tardivement par rapport à une direction rostro-caudale.

à un couplage mécanique entre deux vibrisses. La stimulation de la peau entre les vibrisses ne provoquant pas de décharge dans les mécanorécepteurs du TG associés aux vibrisses [170], c'est donc directement les contraintes appliquées sur le follicule qui peuvent activer les mécanorécepteurs des follicules. Simons a remarqué que la stimulation d'une vibrisse peut provoquer une décharge de potentiels d'action dans les cellules du ganglion trigéminal spécifiques de la vibrisse adjacente [26] (Figure III.16). Toutefois, la stimulation appliquée dans cette étude est massive (1 mm de déflexion à 5 mm de la peau) et déforme vraisemblablement assez largement le tissu mystacial environnant. Ici, nous avons utilisé des stimulations d'une amplitude 10 fois plus petite. Pour des stimulations de vibrisses individuelles (B1, C1,...), l'ordre de grandeur de la déflexion maximale observé pour C2 est de 0.1° . Si une telle stimulation était directement appliquée sur la vibrisse, cela provoquerait une activation de 10-15% de la population de neurones du TG, comme l'a montré une étude systématique de l'effet de l'amplitude d'une stimulation vibrissale sur la décharge des cellules du TG [71].

Attention cependant, la contrainte exercée au niveau du follicule par les muscles vibrissaux diffère de celle produite par la vibrisse bougeant à l'intérieur du follicule suite à une stimulation le long de sa structure, à l'extérieur de la peau. Les mécanorécepteurs activés peuvent être très différents entre ces deux situations ; Rice et al. ont suggéré qu'un signal intervibrissal peut être perçu par les mécanorécepteurs (Merkel) du bourrelet épidermique [13]. On peut imaginer que ce couplage puisse avoir un rôle d'amplification dans le signalement d'un choc mais sans enregistrement électrophysiologique dans le ganglion trigéminal, il est difficile de conclure sur ce point. Des expériences d'enregistrement des cellules ganglionnaires concomitantes de déflexions induites de C2 seront réalisées dans le laboratoire.

Pour conclure, de nombreuses expériences dans d'autres équipes ont utilisé des protocoles de stimulation mono-vibrissaux en faisant l'hypothèse d'une non-activation des mécanorécepteurs des follicules voisins. Nous avons montré qu'un couplage mécanique entre vibrisses existe. Dans le cas où ce couplage mécanique induirait de l'activité neuronale dans les follicules voisins de la vibrisse stimulée, il conviendrait d'être particulièrement prudent durant la stimulation des vibrisses afin de ne pas générer de stimulation non contrôlée. Simons indique que la réponse du neurone enregistré à une vibrisse adjacente (Figure III.16) est plus grande quand la vibrisse principale du neurone est maintenue fixe [26]. Cependant, dans le cas des protocoles utilisés dans notre laboratoire, le fait de restreindre toutes les vibrisses dans les stimulateurs diminue les déflexions induites des vibrisses voisines sous le seuil d'activation neuronale d'après le mouvement réel de la vibrisse [71].

4 Discussion

Nous avons dans cette partie étudié sous deux aspects différents le traitement préneuronal de stimulations simples. Tout d'abord, nous avons construit un cadre théorique permettant la prédiction d'événements rapides se propageant sur la vibrisse suite à une déflexion élémentaire proche de sa pointe. Nous avons analysé des données expérimentales enregistrées durant un choc et avons pu montrer une bonne correspondance entre ces observations et la dynamique vibrissale prédite.

Dans un second temps, nous avons investigué l'effet que peut avoir la stimulation d'une vibrisse sur une autre vibrisse. Nous avons mis en évidence un couplage mécanique entre vibrisses voisines, complexifiant encore le traitement préneuronal qui a lieu au niveau du tissu et des vibrisses mystaciaux.

Les contraintes appliquées aux mécanorécepteurs sont la manifestation de ces deux phénomènes et le signal convoyé par le système nerveux dépend de leur influence. Une telle prévalence du traitement préneuronal n'est pas l'apanage de tous les systèmes sensoriels. En dehors du domaine tactile, on pense au poisson électrique qui génère autour de son corps un champ électrique [171]. Ce dernier interagit avec l'environnement de l'animal et la perception des modifications de ce champ fournit à l'animal quantité d'informations sur la matière, la forme et la taille des objets proches, un peu à la manière d'un sonar. Avant tout traitement neuronal, le champ électrique génère filtre et récolte des informations sur l'environnement du poisson. Migliaro et al. ont modélisé le champ électrique puis comparé les variations prédites à celles observées en présence d'un cube près du poisson [172]. Nous avons pour notre part utilisé une approche similaire en modélisant le senseur préneuronal pour ensuite confronter les vibrations prédites à celles mesurées sur la vibrisse durant un choc.

Nous souhaitons maintenant établir certains parallèles entre le système des vibrisses et le toucher chez l'humain.

Des similarités avec le système tactile chez l'homme

Contact et détachement : des événements sensoriels discrets Les mécanorécepteurs RA1 dans la peau de la main de l'homme, à terminaison de Meissner, encodent les contours et sont insensibles aux forces statiques [163]. Leur profil de décharge durant la préhension d'un objet est très comparable à celui de cellules de toucher et de détachement chez le rongeur [155]. Ces récepteurs s'activent durant le contact des doigts avec l'objet et durant le relâchement de l'objet. On retrouve ici un système d'encodage des événements discrets (toucher/détachement) tandis que la pression, les défauts de texture et les vibrations vont être encodées par d'autres mécanorécepteurs (Merkel et Pacini dans la peau, Merkel et terminaisons lancéolées au niveau des follicules). Ce système de signalement est donc très proche de celui actuellement décrit chez le rat et auquel nous fournissons un substrat biomécanique.

Filtrage des fréquences du stimulus Tout comme le tissu mystacial, la peau du doigt est un agent de la transduction préneuronal des informations tactiles. Il a été montré que la propagation des ondes dans la peau a un important rôle de filtrage en atténuant les fréquences en dehors de la gamme 200-300 Hz [173]. Une autre étude sur un doigt biomimétique a mis en avant le rôle des empreintes digitales dans la génération de fréquences autour de 200 Hz [174]. Outre le fait que les mécanorécepteurs de Pacini répondent spécifiquement aux stimulations à ces fréquences, on peut aussi remarquer que le fait de générer des oscillations à assez haute fréquence va provoquer des événements à la dynamique rapide.

Chez l'homme, de nombreuses expériences en psychophysique ont investigué la dépendance du seuil perceptif de sujets à la fréquence de stimulation du doigt. Le seuil perceptif présente une courbe en U où la perception est la plus fine pour des fréquences de stimulation entre 200

et 300 Hz [175]. Chez le rat, deux expériences de psychophysique ont étudié l'influence de la fréquence de stimulation des vibrisses sur les seuils perceptifs mais aucune n'a pu déterminer une inversion du seuil perceptif comme chez l'homme. Stüttgen et al. ont défléchi une vibrisse d'un rat avec des séries de sinusoïdes à 10, 20 et 100 Hz et ont noté que les performances de détection de ces stimulations augmentent avec la fréquence de stimulation [44]. Une autre étude stimulant les vibrisses à 37.5 et 75 Hz trouvent un résultat similaire [176]. Les événements haute-fréquence ont donc un seuil perceptif plus bas et sont plus facile à détecter. Par ailleurs, ils ont une dynamique plus rapide, ce qui avance dans le temps et réduit la fenêtre temporelle où le contact est signalé.

Dans le cas du choc sur un objet, la détermination du temps de contact peut se faire a) par l'évolution quasi-statique du moment en base de vibrisse, lente et donc peu précise temporellement ou b) par le pic rapide de courbure que nous avons décrit, peu de temps après le choc. Dans ce dernier cas, le franchissement du seuil perceptif se fait plus rapidement et est plus surement signalé tandis que la latence à la détection du choc est sans doute plus courte, deux éléments en faveur d'une meilleure précision temporelle.

Quatrième partie

**COMPORTEMENT DYNAMIQUE DE LA
VIBRISSE DURANT LE BALAYAGE D'UNE
TEXTURE**

Introduction

La reconnaissance de texture est un élément essentiel de la perception dans le sens où les textures participent de la segmentation des objets, que ce soit pour le sens visuel [177] ou auditif [178]. Les modalités sensorielles les plus diverses sont exploitées par le monde du vivant pour créer une perception des textures physiques des objets : la vision bien sûr mais aussi l'audition, comme peuvent en être capables de manière inattendue les chauve-souris en scannant leur environnement avec des ultrasons [179]. Le phoque discrimine des textures avec ses vibrisses sans véritablement effectuer de whisking mais avec des mouvements de tête pour les frotter contre les surfaces [180]. Enfin, la reconnaissance des textures est aussi un élément essentiel pour l'orientation dans l'espace des robots à modalité haptique [102, 100]. La perception des textures chez le rat est devenue en quelques années un champ d'expérimentation très important. Dans la plupart des cas, ces études utilisent des papiers de verre comme discriminanda. Bien que très pratiques, ces textures ne permettent pas un contrôle précis des profils contactés par les vibrisses. Ici, nous avons étudié le traitement préneuronale des vibrisses en contact avec des textures en une dimension dont la topographie est parfaitement connue (Figure IV.1).

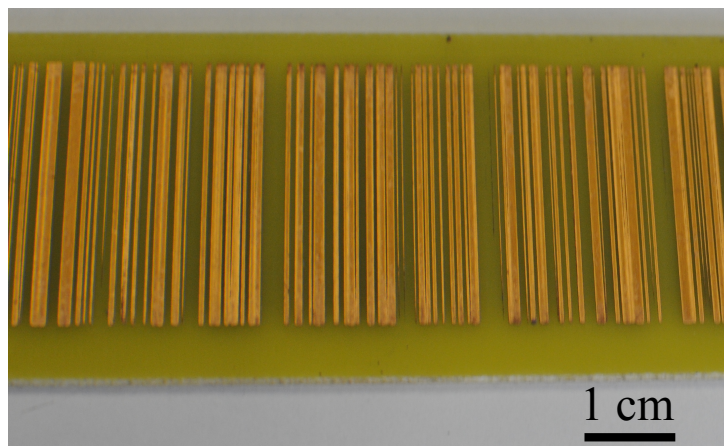


FIGURE IV.1 – Photographie d'une texture utilisée pour la stimulation vibrissale.

1 Perception de texture chez le rat : une transduction à plusieurs niveaux

1.1 Discrimination de textures chez le rat

1.1.1 Performance comportementale dans la discrimination de texture

Un certain nombre d'expériences ont montré que les rats sont capables de discriminer des textures. Nous nous proposons de passer en revue celles de ces expériences qui sont le plus informatives sur la manière dont l'animal récolte des informations sur la rugosité ou la topographie d'une texture. Le paradigme expérimental varie peu selon les travaux : l'animal est placé face à deux textures de granulométrie différente ; il reçoit une récompense s'il détecte la texture la plus ou la moins rugueuse. En diminuant la distance entre les granulométries au cours de l'apprentissage, on peut ainsi converger vers le seuil perceptif minimal, c'est-à-dire la plus petite différence de granulométrie que l'animal est capable de discriminer dans une expérience de psychophysique. Dans la table ci-dessous, les expériences sont classées par ordre chronologique. On observe que le rat fait montre d'une incroyable capacité de discrimination en détectant des différences de granulométrie jusqu'à 60 μm pour des textures usinées avec des rainures [112] et 15 μm pour des papiers de verres [139] (Table IV.1 et Figure IV.2A). Cette discrimination peut se faire avec une unique vibrisse (Table IV.1) et est dépendante de l'intégrité du cortex, comme l'a montré la diminution des performances du rat après une ablation du cortex somatosensoriel [181]. En psychophysique, la loi de Weber stipule que le seuil de perception évolue proportionnellement à la grandeur physique mesurée. Le rapport entre la résolution maximale (le seuil différentiel) dans la discrimination d'une grandeur physique et la grandeur physique perçue doit être constant [182]. Ici, le seuil différentiel relatif $\Delta\lambda / \lambda$ correspond au rapport entre le seuil différentiel (= la résolution maximale dans la perception de granulométrie $\Delta\lambda$) et la période de la granulométrie perçue λ . La Figure IV.2B présente le seuil différentiel relatif pour chacune des expériences. L'étude de Carvell et al. exhibe le plus bas seuil relatif, indiquant le caractère exceptionnel d'une résolution de 60 μm lors de la discrimination entre des rainures espacées d'1 et de 1.06 mm [112].

Auteurs	Guic-Robles et al. 1989 [181]	Carvell et al., 1990 [63]	Carvell et al., 1995 [112]	Prigg et al., 2002 [183]
Meilleure discrimination	1.6 mm (0.4 mm vs. 2 mm)	90 μ m	450 μ m (500 μ m vs. 50 μ m) 60 μ m (1.06 mm vs. 1 mm)	250 μ m
Vibrisses en place	Toutes coupées : performance nulle Repousse : réapprentissage	Une seule rangée		
Type de textures	Papier de verre	Rainurées vs. lisse	Rainurées	Rainurées vs. lisse

Auteurs	Aggestam et al., 2007 [49]	von Heimendahl et al., 2007 [126]	Morita et al., 2011 [139]	Zuo et al., 2011 [28]
Meilleure discrimination	100 μ m (200 μ m vs. 100 μ m)	160 μ m	9.2 μ m (21.8 μ m vs. 12.6 μ m) 48 μ m (100 μ m vs. 52 μ m)	1 mm (2 mm vs. 1 mm)
Vibrisses en place		Rangée C ou D	MicroV : performance nulle MacroV : aucun effet 1 MacroV : performance réduite	Rangée C ou D
Type de textures	Papier de verre	Papier de verre vs. lisse	Papier de verre	Rainurées

TABLE IV.1 – Résumé des expériences comportementales portant sur des tâches de discrimination de textures. MicroV = microvibrisses. MacroV = macrovibrisses.

D'autres séries d'expériences ont investigué les capacités psychophysiques des animaux à détecter des stimuli élémentaires (sinusoïde, rampe,...) appliqués à une ou plusieurs vibrisses. Ces expériences permettent de mieux contrôler la nature des stimulations vibrissales et de définir clairement des seuils psychophysiques en terme de vitesse et amplitude, quitte à les comparer ensuite avec des seuils neurométriques pour faire le lien entre les performances comportementales et neuronales. Hutson et al. ont montré dans un premier temps que le rat est capable de détecter des mouvements de vibrisse de l'ordre d' 1° [153]. Stüttgen et al. ont par la suite repris ce type d'expérience pour distinguer deux voies perceptives aux caractéristiques psychophysiques différentes. Le rat détecte d'un côté les mouvements vibrissaux de basse amplitude/haute vitesse ($<3^\circ$; $>750^\circ/s$) et d'autre part les déflexions haute amplitude/basse vitesse ($>3^\circ$; $<750^\circ/s$) [82]. Par ailleurs, Adibi et al. se sont penchés sur la discrimination de couple fréquence/amplitude lors de l'application de sinusoïdes sur les vibrisses. Ils ont pu mettre en évidence comment le rat ne peut pas discriminer séparément l'amplitude et la fréquence durant la perception de ce type de stimulus. Le seul paramètre pertinent pour décrire la réponse comportementale des animaux s'est révélé être Axf , *i.e.* l'amplitude A du sinus multipliée par sa fréquence f . Axf est la vitesse moyenne du sinus, un paramètre sur lequel nous reviendrons (1.2).

1.1.2 Macrovibrisses et microvibrisses dans le toucher des textures

Il a été démontré que les microvibrisses ne sont pas nécessaires dans une tâche de discrimination de textures [139]. On peut relier cette constatation au fait qu'un nombre plus grand de neurones du ganglion trigéminal projettent sur les follicules caudaux par rapport aux rostraux ; les vibrisses les plus caudales (les macrovibrisses) sont donc plus représentées au sein du TG

[76]. On peut inférer qu'une plus grande quantité d'information tactile transite via ces vibrisses. Rappelons que, à l'inverse des microvibrisses, les macrovibrisses peuvent être contrôlées indépendamment les unes des autres par les muscles intrinsèques qui ensèrent leur follicule [128]. Cette observation confirme le besoin pour l'animal de maîtriser finement le glissement de ses vibrisses caudales sur une surface, tandis que les vibrisses rostrales vont être totalement en synchronie durant le whisking. On pourrait faire le parallèle entre les microvibrisses et les tentacules du condylure à nez étoilé ; chez cet animal, les appendices autour de la bouche ont une fonction somatosensorielle de reconnaissance d'objet et de localisation des proies proches de la bouche [184]. Cette fonction est tout à fait compatible avec la localisation anatomique des microvibrisses sur le pourtour de la bouche. Une expérience plaide pour un tel rôle, où l'ablation des microvibrisses prive le rat de la capacité de reconnaissance des formes [2]. Nous nous sommes attachés à l'étude des macrovibrisses qui semble critique dans la discrimination des textures.

1.1.3 Interaction entre la vibrisse et les surfaces

Sous couvert de discrimination de textures, les rats jugent des surfaces de natures différentes. Dans l'étude princeps de Guic-Robles et al. [181], les textures à différencier consistaient en deux papiers de verre de granulométrie très différente (l'un lisse, l'autre rugueux). L'étude de Carvell et al. qui suivit avait pour paradigme expérimental la présentation de textures rainurées à l'animal [63]. Un récent travail utilisa un panel exhaustif de papiers de verre [139]. L'équipe de M. Diamond a utilisé à plusieurs reprises des surfaces creusées avec des rainures de 1 mm de profondeur et espacées latéralement d'au moins 1 mm [183, 28, 185]. Nous suggérons de regrouper ces textures en deux types de granulométrie : d'un côté les macro-textures, où les défauts de la texture sont de grande échelle (> 1 mm) telles que les rainures usinées dans du plexiglas utilisées dans plusieurs études (Table IV.1). On aurait ainsi le bois (écorce), des roches, le velours côtelé... D'un autre côté, les micro-textures, que l'on peut globalement identifier aux papiers de verre (taille maximale des grains $<$ quelques centaines de μm) mais qui peuvent regrouper d'autres textures, tels que la soie, le plastique et le papier. L'avantage des macro-textures comparativement aux papiers de verre réside dans leur caractère contrôlé. L'expérimentateur peut construire son stimulus tactile selon les statistiques qui l'intéressent, ce qui n'est pas permis par l'utilisation d'un papier de verre ou de tout autre stimulus dit « naturel » dont on ne maîtrise par définition que les caractéristiques moyennes de la granulométrie [186]. L'étude que nous allons introduire en 2 utilise des micro-textures à la topographie complexe mais contrôlée, exhibant ainsi une large variété de topographies comme le ferait un papier de verre, tout en conservant le caractère déterministe d'un stimulus artificiel (Figure IV.1).

On peut préciser que les deux types de texture utilisés dans ces expériences comportementales diffèrent par le contact que les vibrisses ont avec elles. Dans le cas des macro-textures, la vibrisse s'accroche dans la profondeur des creux durant le déplacement du museau le long de la texture ou durant le whisking sur la texture (Figure IV.3A et IV.4). La base de la vibrisse va continuer la trajectoire qui lui est imposée tandis que le point de contact reste accroché à la texture ; c'est le *stick* où l'interaction vibrisse/texte est caractérisée par un coefficient de friction statique. Quand la force exercée par le mouvement global de la vibrisse dépasse la force de friction statique qui retient la vibrisse au contact, on a un événement de *slip* où la vibrisse lâche soudainement son point de contact et où le coefficient de friction devient dynamique ($\mu_{\text{dynamique}} < \mu_{\text{statique}}$). Cet événement de stick-slip génère une forte vitesse et accélération de la vibrisse durant la phase de slip [30]. Le slip est suivie d'oscillations subséquentes qui correspondent à la résonance (*ringing*) de la vibrisse durant la poursuite de sa course ; la fréquence de résonance est plus faible que la fréquence due au slip ($f_{\text{slip}} > f_{\text{ringing}}$) [32]. Les interactions entre la vibrisse et la macro-texture peuvent être ramenées par une suite de sauts. Cela a aussi été observé pour le papier de verre le plus rugueux disponible dans le commerce (P60) [187].

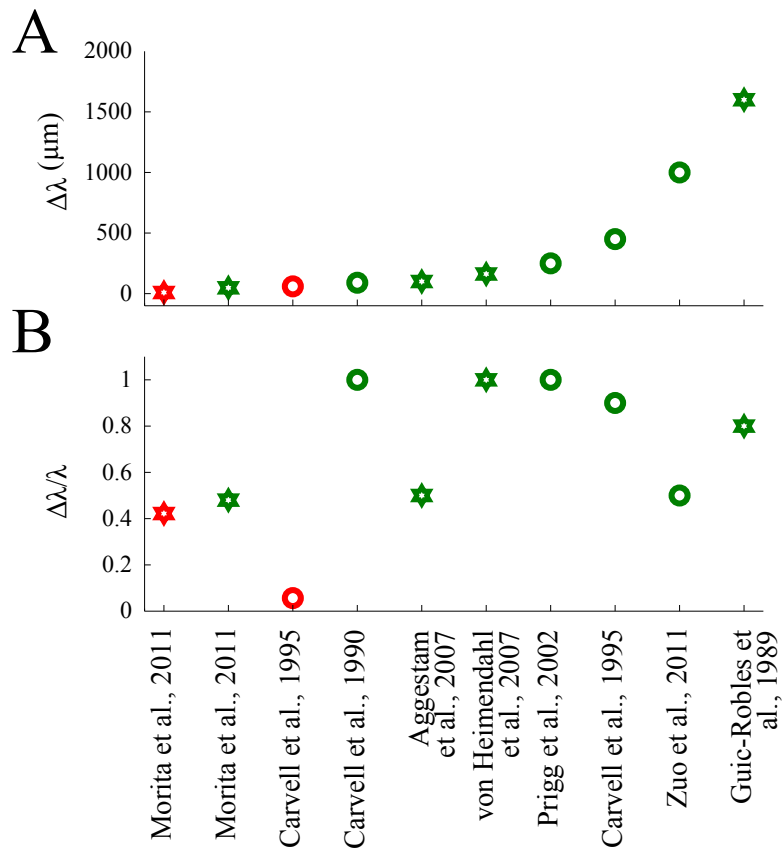


FIGURE IV.2 – Revue des performances discriminatoires des rongeurs dans la discrimination de textures. A, Seuils différentiels $\Delta\lambda$ atteints dans chaque étude, classés par ordre croissant (en μm) et calculées comme la plus petite différence de période spatiale de texture discriminée avec succès (Table IV.1). λ = période de la texture, *i.e.* taille moyenne des grains pour le papier de verre ou distance entre deux creux pour les textures rainurées. B, Seuil différentiel relatif de chaque expérience. Le seuil différentiel relatif $\Delta\lambda/\lambda$ est le rapport entre le seuil différentiel et la période de la texture la plus rugueuse du couple de textures pris en compte pour le calcul de la résolution. Un seuil relatif de 1 correspond à une discrimination avec une surface lisse ($\lambda = 0 \mu\text{m}$). Les marqueurs correspondent aux expériences portant sur des textures usinées avec des rainures (macro-textures) et les étoiles avec des papiers de verre. Les cercles rouges correspondent à la résolution minimale trouvée à travers toutes les études pour les macro-textures (cercle) et micro-textures (étoile).

Notons enfin que peu d'études ont véritablement visualisé le point de contact de la vibrisse sur le substrat comme dans la Figure IV.3 [29, 28], ce qui fait que le terme de stick-slip a parfois été utilisé abusivement pour désigner des événements de haute vitesse, sans pouvoir vérifier s'il y avait véritablement de stick.

Durant la friction sur une micro-texture, les interactions entre la vibrisse et la texture ne se résument pas qu'à une suite de stick-slip ; la vibrisse présente aussi des périodes d'oscillations et de glissement le long de la surface touchée (Figure IV.3B). L'animal contrôle toujours la force exercée par ses vibrisses sur le substrat, de façon à ce qu'elle soit minimale [112, 21]. Ce n'est pas tant la pointe de la vibrisse qu'un point le long du senseur qui est mis en contact avec la surface [63, 130] (Partie II, 2.1 ; voir aussi la Figure 3C de Morita et al., 2011 [139]). Nous avons décrit comment ce point de contact définit un rayon de courbure local qui est un paramètre critique de la transduction d'une topographie lors du glissement de la vibrisse à sa surface.

1.2 Traitement préneuronal des textures

Les vibrisses sont des senseurs résonants (Partie I,2.2.4). A ce titre, la friction sur des surfaces texturées les excite. La correspondance entre la fréquence spatio-temporelle d'un stimulus (dépendant aussi de la vitesse de glissement) et la fréquence intrinsèque de résonance de la vibrisse génère une amplification des oscillations vibrissales [15]. Il fut proposé une hypothèse de codage de la rugosité de textures où la matrice de vibrisses scannait en quelque sorte la texture à de multiples fréquences intrinsèques. Les variations de longueur des vibrisses le long de la matrice permettaient ainsi d'explorer une large gamme de fréquences (Figure I.12), à la manière d'une cochlée tactile. L'échantillonnage de la texture après transfert via les vibrisses devait encoder l'identité de la vibrisse, du moins le contenu spectral pertinent pour la discriminer. Toutefois les rats sont capables de discriminer des textures de fine granulométrie avec une seule vibrisse, une situation où l'animal ne peut plus comparer la réponse de ses différentes vibrisses aux textures présentées [139]. De plus, l'analyse spectrale des vibrations de différentes vibrisses en glissement sur des papiers de verre de rugosité variable chez l'animal en comportement n'a pas permis de mettre en évidence une quelconque variation systématique de la réponse des vibrisses (Figure 8 de Wolfe et al., 2008 [30]).

Malgré tout, il se pourrait que les statistiques moyennes des oscillations de chaque vibrisse porte une information sur la rugosité de la texture. L'analyse spectrale des mouvements vibrissaux permet de classer avec un relatif succès des papiers de verre [159]. Le contenu fréquentiel de la topographie de papiers de verre semble être conservé par les vibrations, surtout la puissance totale dans la bande 50-500 Hz [32]. Dans cette logique, la vitesse moyenne de la vibrisse en friction sur la surface (calculée comme le « niveau de bruit équivalent ») encoderait l'identité de la texture [31].

Une autre hypothèse se révèle complémentaire de cette dernière. En partant de la constatation que la vibrisse exhibe des stick-slip durant le contact avec des surfaces, différentes équipes ont tenté de vérifier si la fréquence d'apparition de ces événements était directement liée à la rugosité d'une texture. Les événements de haute fréquence sont plus nombreux par cycle de whisking sur des textures plus rugueuses [30], de 0.6 par cycle de whisking et par vibrisse pour les papiers de verre les plus rugueux à 0.2 pour les plus fins. Toutefois, le nombre de stick-slip observés sur des textures rainurées ($\lambda=0.2$ mm ou 0.4 mm) varie peu en fonction de la rugosité ou de la performance de l'animal (*i.e.* l'échec ou la réussite à discriminer les deux textures) [28]. Une autre possibilité serait que les paramètres cinétiques de ces événements reflètent la rugosité des textures. Ritt et al. ont ainsi remarqué que les vibrations sur le papier de verre étaient caractérisées par des événements de haute amplitude ($\sim 5^\circ$), c'est-à-dire conjuguant haute vitesse et longue durée [29]. Deux autres études ont confirmé que les papiers de verre plus rugueux

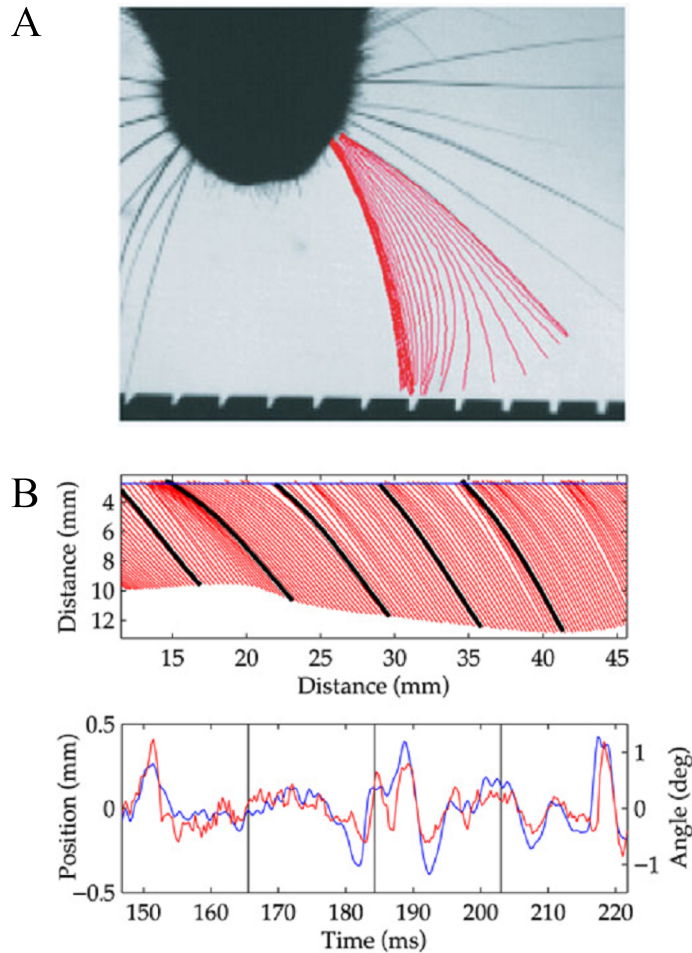


FIGURE IV.3 – Cinématique de vibrisse en glissement sur une texture. A, Glissement sur une macro-texture. La vibrisse C3 durant un événement de stick-slip est tracée en rouge, chaque courbe étant séparée d'1 ms. Les régions où les traces sont plus denses indiquent une vitesse plus lente (stick). Tiré de Zuo et al., 2011 [28]. B, Glissement sur une micro-texture. Haut : Chaque courbe est séparée de la suivante par 1 ms. Bas : la courbe rouge est l'angle de déplacement à 5 mm de la tête et la ligne bleue est le déplacement de la vibrisse à 1 mm de la texture (en haut du graphe). L'origine du temps définit le début du contact avec le papier de verre. Les lignes verticales noires indiquent les vibrisses tracées en noires dans le panneau du haut. La vibrisse exhibe aussi des événements de stick-slip où elle décélère, se met en tension (stick) et bouge très rapidement (slip) pour ensuite glisser jusqu'à un prochain stick. Tiré de Ritt et al., 2008 [29].

induisent des événements haute-fréquence de plus haute vitesse⁶ [187] et accélération (Figure IV.4 et IV.7A) [33]. Notons que l'ablation d'un certain nombre de vibrisses pousse les rats à appuyer plus fortement avec leurs vibrisses restantes sur les surfaces durant la discrimination [139, 28], ce qui augmente le nombre de stick-slip par cycle de whisking [28].

La vitesse moyenne de la vibrisse est dictée à la fois par les stick-slip et aussi par les oscillations durant le glissement sur la texture. Dans l'étude qui va suivre, nous nous sommes attachés à décrire ce régime d'oscillations continues quand la vibrisse se déplace le long d'une texture. La vitesse moyenne peut aussi être vue comme l'enveloppe des oscillations rapides induites par la texture, une variable qui nous semble pertinente pour le système nerveux en aval comme le montre l'étude qui suit.

1.3 Encodage neuronal des textures

L'activité du nerf trigéminal est porteuse d'information sur la texture touchée [188]. Il n'est toutefois pas encore très clair quels mécanorécepteurs sont cruciaux pour la perception des textures. Les neurones à terminaison de Merkel semblaient être un bon candidat de par leur localisation et leur réponse prolongée au contact. Il a de plus été démontré qu'ils sont essentiels pour la discrimination de deux textures de granulométrie extrêmement différente [189]. Toutefois un rôle des mécanorécepteurs SA est toujours possible pour la discrimination de textures plus proches. Au niveau du ganglion trigéminal et du cortex, il est établi que les neurones déchargent préférentiellement pour les déflexions de haute vitesse [71], voire même ne répondent qu'aux stimuli haute vitesse comme peuvent l'être les neurones du TG à haut seuil enregistré chez le rat anesthésié [155]. La Figure IV.5 montre comment les neurones du TG et de vS1 répondent préférentiellement aux hautes vitesses mais aussi comment l'amplitude moyenne du spectre des vibrations induites (aussi appelé « niveau de bruit équivalent » qui quantifie la vitesse moyenne des mouvements vibrissaux) semble être reliée à l'activité neuronale. Nous reviendrons sur cette observation en détail puisque nous avons étudié la réponse corticale aux oscillations rapides induites par une microtexture.

Les événements de stick-slip sont donc de bons candidats pour provoquer la décharge neuronale. Le choc de la vibrisse contre un objet génère une dynamique ressemblant quelque peu à un stick-slip, Lottem et al. ont enregistré la réponse des cellules du TG à des chocs [32]. La majorité des potentiels d'actions des neurones du TG advient durant la très forte accélération induite par les hautes fréquences du slip, et non pas durant les oscillations induites par la résonance [32] (Figure IV.6). Ceci ne va pas dans le sens d'un encodage de l'enveloppe du signal vibrissal résonant par le système nerveux [91]. La décharge des neurones du TG suite à un stick-slip se répercute sur le cortex puisque les neurones de vS1 voient leur taux de décharge augmenter avec le nombre de stick-slip [33].

Lors du glissement des vibrisses sur du papier de verre, le taux de décharge des neurones du TG est corrélé à la puissance dans la bande fréquentielle 50-500 Hz, correspondant aux oscillations vibrissales et aux événements de haute fréquence [32]. Le taux de décharge des neurones de vS1 suit quant à lui la vitesse moyenne de la vibrisse ; dans le cas de sinus appliqués en bout de vibrisse, la vitesse moyenne est égale à Axf (cf. 1.1.1) [190] ; pour des papiers de verre elle suit le niveau de bruit équivalent (Figure IV.5B) [31]. Une texture rugueuse va être corrélée à une forte vitesse moyenne vibrissale. Cohérent avec cette hypothèse, un papier de verre très rugueux provoque un taux de décharge neuronal dans vS1 supérieur à celui engendré par une surface lisse [126]. Quand les animaux échouent dans la discrimination entre les deux textures, le taux de décharge sur le papier de verre est légèrement inférieur à celui observé sur la surface lisse. Cette différence de taux de décharge est toutefois minime (10% du taux de

6. dans cette étude [187], il ne faut pas tenir compte du papier de verre le plus rugueux (P60) sur lequel la vibrisse saute de point en point par des stick-slip.

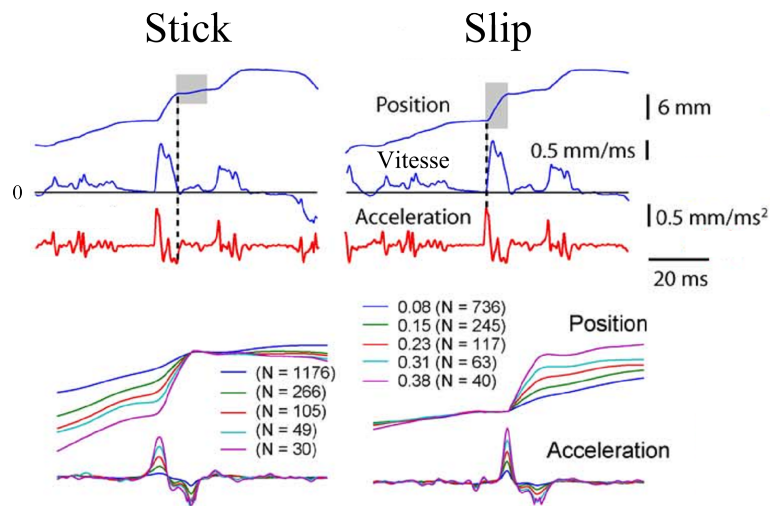


FIGURE IV.4 – Exemples d'événements de stick-slip (rectangles grisé) durant le whisking (vibrisse D2 ; protraction). Les événements sont rassemblés par la valeur maximale d'accélération, de 0.08 à 0.15, de 0.15 à 0.23, de 0.23 à 0.31 et de 0.31 à 0.38 mm/ms². Adapté de Wolfe et al., 2008 [30].

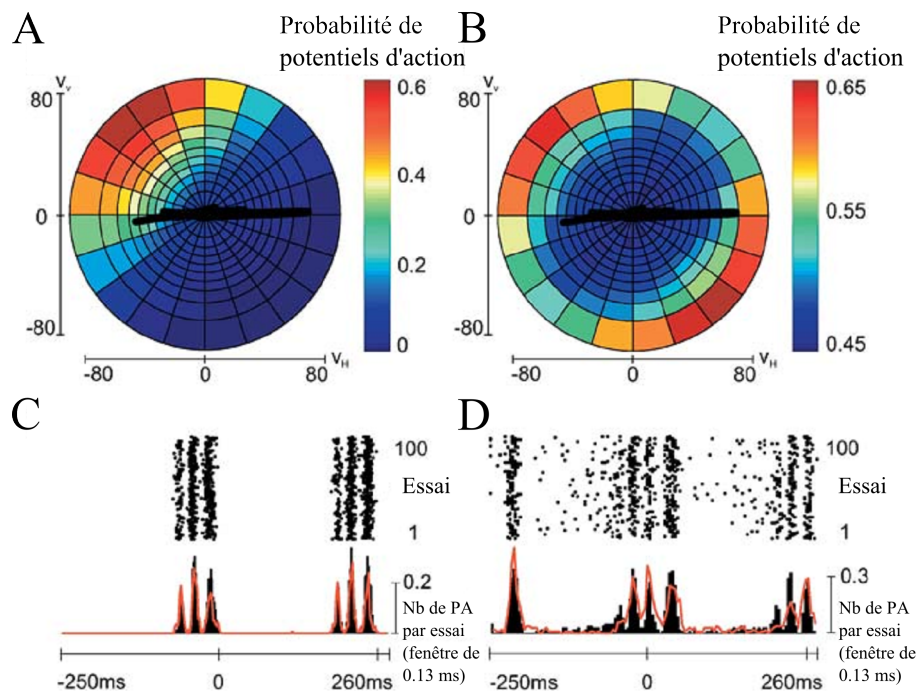


FIGURE IV.5 – Réponse électrophysiologique dans le ganglion trigéminal et le cortex en tonneaux pour le glissement de vibrisses sur du papier de verre chez le rat anesthésié. A, Probabilité de décharge d'un neurone du ganglion trigéminal (représentée par un code couleur) en fonction des vitesses moyennes horizontale (V_h) et verticale (V_v) de la vibrisse. Une trajectoire pour un glissement sur un papier de verre est superposée (ligne noire). B, Idem que A pour un enregistrement cortical multi-unitaire réalisé dans vS1. C, Haut : Représentation du temps des potentiels d'action pour différents essais sur le même papier de verre. Bas : la ligne rouge représente la moyenne du taux de décharge à travers essais. D, Idem que C pour l'enregistrement multi-unitaire utilisé en B. Tiré de Arabzadeh et al., 2005 [31].

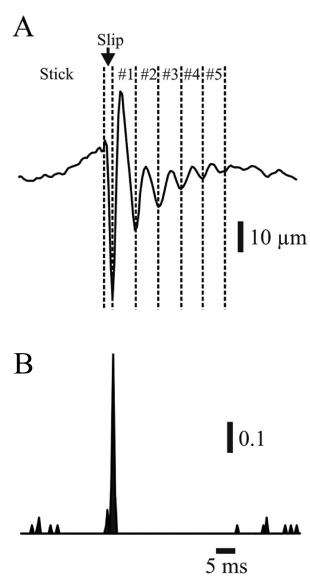


FIGURE IV.6 – Décharge neuronale dans le TG associée à un contact avec un objet. A, Oscillations résonantes après contact avec un objet. B, Péri-stimulus histogramme (PSTH) de la réponse d'un neurone du TG à l'oscillation montrée en A. La décharge du neurone est principalement localisée durant la première oscillation de la résonance. Tiré de Lottem et al., 2009 [32].

décharge pour les neurones de vS1 qui déchargent entre 4 et 40 Hz), ce qui explique sans doute pourquoi d'autres études entre des surfaces moins différentes n'avaient ou n'ont pas pu mettre en évidence une telle variation (Figure IV.7B) [183, 33, 31].

Jadhav et al. ont enregistré l'activité corticale chez le rat lors du whisking sur des papiers de verre [33]. Comme attendu, le contact avec les textures provoque une augmentation du taux de décharge neuronal. Toutefois, seuls 50% de ces potentiels d'action induits par la texture étaient dûs aux événements de stick-slip. Il est vraisemblable que cette activité soit provoquée par les oscillations résonantes induites par le contact entre la vibrisse et la topographie. C'est pourquoi nous pensons qu'il est d'intérêt d'étudier le mécanisme de la transduction de ces oscillations.

Les auteurs de l'étude ont proposé un mécanisme de codage reposant sur la synchronie de décharge entre neurones [33]. Les déflexions vibrissales de haute vitesse déclenchent des volées de potentiels d'action synchrones dans le thalamus [191]. Il semble que l'accélération des slips donne une information sur l'identité de la texture (Figure IV.7A). Le nombre de potentiels d'action synchrones entre des paires de neurones dans vS1 semble indiquer que la synchronie est un moyen d'encoder l'accélération des slips, et donc l'identité des textures (Figure IV.7C), et ce malgré le fait que l'on ne puisse voir de différence de taux de décharge moyen entre textures (Figure IV.7B). Toutefois, on voit que ce mécanisme de codage ne peut pas discriminer l'ensemble des papiers de verre (Figure IV.7C). On peut avancer l'idée qu'un nombre plus important de neurones synchrones est recruté dans le cortex à tonneaux ou encore qu'un second codage est utilisé en parallèle (la vitesse moyenne vibrissale par exemple).

Devant la nécessité de mieux comprendre la transduction mécanique effectuée par la vibrisse durant le contact avec une texture, nous avons décrit un modèle de vibrisse capable de prédire les déflexions de la vibrisse durant un régime d'oscillations continues en fonction de la topographie de la surface. Ce modèle a été confronté avec des mesures expérimentales des déformations vibrissales.

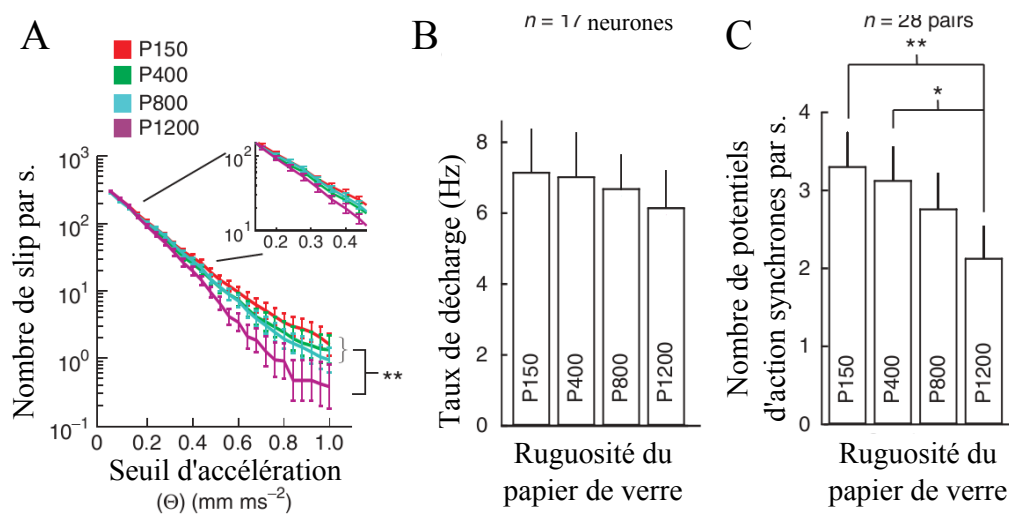


FIGURE IV.7 – Codage de la rugosité de papiers de verre durant la protraction. A, Distribution de la fréquence des slips de différentes accélérations. B, Taux de décharge des neurones de vS1 (moyenne \pm erreur standard ; $n = 17$ neurones). C, Distribution du nombre de potentiels d'action synchrones par seconde pour des paires de neurones ($n = 28$ paires). Tiré de Jadhav et al., 2009 [33].

2 Publication 2 : Pre-neuronal texture-to-whisker transduction in rats : a predictive model of whisker deflections

Yves Boubenec¹, Daniel E. Shulz¹, Georges Debrégeas^{2,*}

1 Unité de Neurosciences Intégratives et Computationnelles (UPR 3293), Centre National de la Recherche Scientifique, Gif-sur-Yvette, France

2 Laboratoire Jean Perrin, FRE 3231 CNRS, UPMC Université Paris 6, Ecole Normale Supérieure, 24 rue Lhomond, 75005 Paris, France

* E-mail: debregea@lps.ens.fr

Abstract

Rats use their whiskers to extract a wealth of information about their immediate environment, such as the shape, position or texture of an object. The information is conveyed to mechanoreceptors located in the whisker follicle in the form of waves of deflection triggered at the frictional contact point. How the whiskers filter and shape the haptic information and effectively participate in the coding of tactile features remains an open question to date. Previous works identified the intrinsic resonant characteristics of whiskers as a mechanism leading to effective band pass filtering. However, these studies, carried out on isolated vibrissae, ignored the effects of the whisker/object contact akin to any actual sensing tasks. In the present study, whisker vibrations elicited upon scanning micro-patterned substrates are recorded in head-fixed anaesthetized animals under realistic conditions of tactile exploration. The texture-induced whisker micromotions are analysed within the scope of a comprehensive biomechanical model of vibrissae that takes into account both the mechanical properties of the whiskers and the conditions of tactile exploration. The texture-to-whisker transduction that takes place at the frictional contact between the whisker tip and the topography is further modeled. The model yields detailed predictions of the spectral and temporal characteristics of the whisker dynamics, for a given topography and exploratory condition, which quantitatively compare with the experimental observations. Having validated our approach in the context of fine texture perception, we replayed those whisker oscillations on the whole whisker pad. We found out that the stimulus envelope drove cortical activity in S1. Matlab scripts are provided to facilitate the rapid implementation of this generic transduction scheme to any computational or robotic model of whisker perception.

Author Summary

The vibrissal system of the rat is one of the dominant models for investigating the mechanisms of tactile information processing. Rats use their whiskers to sense their close environment and gather information about object features. During tactile exploration, whisker/object contacts elicit waves of deformation that propagate upward to the mystacial pad. Each whisker is embedded in a follicle where mechanoreceptors transduce whisker base deflections into neural signals. Understanding how the neural system extracts relevant physical features about the environment (such as texture, shape, position of an object, etc.) requires a proper characterization of the process of information transduction performed by the whisker itself. In order to address this question, we optically recorded the whisker vibrations induced when scanning finely textured substrates in head-fixed anaesthetized animals. A biomechanical model of whisker transduction was developed which takes into account both the mechanical properties of the whisker and the conditions of tactile exploration. This model allowed us to correctly predict the sequence of whisker oscillation induced by a substrate of known topography. We replayed those whisker oscillations on the whole whisker pad. We found out that the stimulus envelope drove cortical activity in S1. We further illustrate how the same generic framework can be used to describe other processes relevant to whisker tactile perception.

Introduction

The vibrissal system of the rat is currently one of the prominent model systems for investigating the mechanisms of sensory information processing in the tactile modality. Rats use their whiskers to sense their close environment and gather information about object features such as location [150, 25], shape [2, 157], texture [63, 139] and size [43]. Active movements of body, head [63, 15, 47, 20, 29] or whiskers themselves during whisking [63, 18, 119] induce frictional contact between the whisker and the probed environment. This mechanical interaction elicits waves of deformation that propagate upward to the mystacial pad. Each whisker is embedded in a follicle, where mechanoreceptors transduce whisker base deflections into neural signals [74, 53, 156]. Neurons along the trigeminal pathway respond to various aspects of the whisker base movements, such as high acceleration events [32], whisker speed [105], average noise level [31], or characteristic features of the whisker motion spectra [159]. These different properties of the whisker base dynamics are then processed by the central nervous systems to extract relevant features of the environment.

In order to decipher the underlying neural code, one needs to relate the dynamics of the whisker base to the physical and geometrical characteristics of the contacting surface. This amounts to understanding the way the whisker carries and shapes information from the contact point to the follicle. In the last decade, a number of studies have been carried out to address this question. In 2003, two groups independently noticed that the slender geometry of the whisker confers it the properties of an under-damped oscillator, which thus acts as a mechanical band-pass filter [15, 91]. Owing to their various lengths, the whiskers resonant frequencies span a wide range across the pad. This observation led Neimark et al. to propose a tonotopic scheme for texture encoding in which each whisker would transduce one particular spatial wavelength [15]. This hypothesis, which made the whisker pad the equivalent of a tactile cochlea, failed however to receive experimental confirmation at the neural level [30]. Other studies have focused on the stick-slip instability, which is an ubiquitous phenomenon in solid friction. The rate of these rapid events, which appears to vary with the surface granulometry, may be at the origin of the rat's exceptional ability to distinguish textures [29, 32, 30].

Although these different studies have greatly improved our understanding of how the whisker mechanics and contact interaction shape the peripheral stimuli, a complete and comprehensive description of the whisker as an information transduction line is still lacking. One of the major difficulties, mostly ignored in the literature so far, is that the way the information is transduced by the whisker does not solely depend on its intrinsic geometrical and mechanical properties. It also depends on the particular whisker configuration induced by the contact, which is controlled by the animal during exploratory tasks. This fact reflects a fundamental feature of the tactile sensing modality in general, *i.e.* not specific to the whisker system, which is that the exploratory procedure strongly constrains the mechanical (pre-neuronal) transduction process. Understanding these context-dependent transduction properties may in turn shed light on the strategies of exploration spontaneously implemented by the animal during unrestrained tactile tasks. A second major difficulty arises from the nature of the interaction between the physical world and the tactile organ, which occurs via a microscopic frictional interface. Owing to the inherent non-linearity of contact and frictional interactions, the physical properties (such as the topography of the surface) are converted into a sequence of forces in a highly non-trivial fashion that remains mostly unknown.

The present study addresses both aspects in the particular context of micro-texture perception. Our approach is two-fold: first, it involves a precise description and analysis of the whisker dynamics as a whole in various realistic conditions of exploration. Experiments were designed to optically record texture-induced whisker vibrations in head-fixed anaesthetized animals. The experimental configurations mimic those encountered by the animal in its everyday life [48]. Second, the use of sample surfaces bearing 1-dimensional micro-patterns allows for a perfect control of the explored topography at the microscopic scale. The measured sequence of whisker

deflections can thus be deterministically associated with the topography effectively “seen” by the whisker during each run. These two features allow us to test a comprehensive biomechanical description of the texture transduction process operated by the whisker, which takes into account (i) the mechanical properties of the whisker, (ii) the exploratory configuration, and (iii) a microscopic description of the whisker/substrate interaction. This model provides a quantitative prediction of the whisker dynamics for a given surface topography and a given set of exploratory parameters, allowing direct comparison with the experimental data. Having validated the model in the context of texture sensing, we demonstrate that those oscillations drive the cortical activity.

Results

In the first part of the *Results*, we detail the experimental set-up and the method used to extract and characterize the texture-induced whisker dynamics. The second part provides a mechanical description of the stationary (time-averaged) whisker profile. In the third part, we analyze the spectra of texture-induced whisker vibrations using a mode-decomposition approach. In the fourth part, a microscopic modelization of the whisker/texture frictional interaction is proposed that offers an explicit prediction of the sequence of whisker deformation. This prediction is confronted with the experimental data. In a last part we replayed whisker oscillations using a 24-whisker stimulation system and characterized the cortical activity induced by those natural stimuli.

Texture-induced whisker motion

The experimental set-up mimics the conditions of frictional contact imposed on a whisker during walking or trotting locomotion in freely moving animals [45]. A motorized stage is used to scan patterned substrates across different whiskers of anaesthetized rats ($N_{animal} = 6$; $N_{whisker} = 13$) (Figure 2A). The scanning speed (100-200 mm/s) and the pad-to-texture distance are constant within each sweep. These two parameters are varied from sweep to sweep within a range consistent with natural exploration. This study is limited to macrowhiskers (β , C1, C2), which are known to carry sufficient information for fine granulometry discrimination [139]. All other whiskers are removed.

The textured substrates consist of 1-dimensional random square-wave gratings (Figure 2A) designed using photolithography techniques. Each of these 350 mm long samples exhibits hundreds of rectangular troughs and steps with a height 35 μm and a width ranging from 35 μm to 2 mm. In contrast with regular gratings, these random patterns display a large spectrum of roughness akin to natural textures. Furthermore, the white noise characteristics of the topography provide a convenient way to reveal the spectral filtering properties of the tactile organ [32]. Similar samples were previously used to study the transduction of fine textures in human digital touch [174].

Whisker movements are captured using a bird’s-eye view high-speed camera operating at 2 kHz (Figure 2B, supplementary Movie M1). Whisker centerline profiles are tracked within each frame between the fur and the texture (see *Methods*; white lines in Figure 2B; supplementary Movie M2) with a custom-designed semi-automatic script. Since all calculations are performed in curvilinear coordinates, the whisker dynamics is analyzed by monitoring the motion of equidistant nodes placed along the interpolated whisker profile.

Upon scanning, the texture induces rapid oscillations of the whisker around its time-averaged configuration (supplementary Movie M1). The trajectories of the nodes appear to be essentially normal to the time-averaged profile with a maximum amplitude of the order of a few tens of micrometers (black line in Figure 2A). Notice that, in the regime of relative high scanning speed used in this study, no stick-slip event is observed. In order to test the reproducibility of

the whisker dynamics, the experiments are repeated ($N_{whisker} = 4$; 5 runs each) using the same texture and similar exploratory conditions (pad-to-texture distance, scanning speed). Figure 2B shows, as an example, five successive recordings of the motion of one node on a C2 whisker as it is scanned across the same portion of a texture at 200 mm/s. The different traces appear almost identical from one run to the next, as confirmed by the strong correlation ($\rho = 0.96 \pm 0.05$) observed between individual traces and the five runs average (Figure 2C). This high level of reproducibility constitutes a major asset of 1D-patterned substrates over sandpaper samples [29, 32, 30], with which any minute change in the contact point trajectory may induce significant modification of the whisker dynamics on a trial by trial basis. In contrast, with 1D patterned substrate, the invariance of the topography in the direction transverse to the scanning axis guarantees that the sequence of stimulation is strictly identical from run to run. Although there is no trivial relationship between the stimulus pattern and the whisker vibrations sequence, each texture and exploratory condition produces a deterministic signal and thus provides the opportunity to directly test models of texture-induced whisker dynamics.

Whisker stationary profile

Textures induce small-scale rapid motion of the whisker around its time-averaged (stationary) profile. The latter can be obtained by averaging the instantaneous profiles extracted from the successive frames over the entire sweep (supplementary Movie 1). In this section, the stationary profile is analyzed within the framework of a mechanical model of the whisker.

Whisker geometry Building such a description requires a proper characterization of the whisker geometry. After each experiment, the whiskers are thus trimmed and their diameters are measured from tip to base. As previously reported for rats and other whisker-bearing animals [60], each whisker is found to exhibit a truncated conical shape. From these measurements, the length L of the equivalent non-truncated whisker, *i.e.* the distance from the base to the cone tip is computed (Figure 2C). The cone angle α , defined as the ratio between the base whisker radius b and the length L , is also extracted. For all whiskers, its value is found to fall within a relatively narrow range, $1.5 \cdot 10^{-3} \text{ rad} \pm 4 \cdot 10^{-4}$ ($< 0.1^\circ$) ($N=13$) (see also Neimark et al. [15]). In order to simplify the equations, the whisker profile is described using a curvilinear coordinate s defined as the normalized arc length on the non-truncated whisker, such that the cone tip position defines the origin $s = 0$ and the whisker base $s = 1$ (Figure IV.10). The whisker physical tip is thus located at $s = 1 - length_{whisker}/L$. The radius of the whisker at position s reads $r(s) = bs = \alpha sL$ where $b = r(s = 1)$ is the whisker base radius and $r(s = 0) = 0$. Note that, owing to the truncation of the whiskers, L can be significantly larger than the actual physical length of the whisker.

Equilibrium shape of a tapered rod submitted to a frictional force The whisker is modeled as a linearly elastic, slender tapered rod. The whisker profile is described in curvilinear angular coordinates as $\theta = \theta(s)$ where $\theta = 0$ defines the substrate axis (Figure IV.10). The whisker is assumed to be rigidly anchored in the follicle ($\theta(1) = \theta_{max} = \text{constant}$) and submitted to a punctual sliding contact with the substrate at coordinate $s = \varepsilon$. The whisker is assumed to be tangent to the substrate at the contact point so that $\theta(\varepsilon) = 0$. The contact force has a normal component F and a frictional (in plane) component μF (Figure IV.10A), where μ is the dynamic friction coefficient. Ignoring spontaneous curvature, the whisker angular equilibrium profile $\theta(s)$ can then be computed for $\varepsilon < s < 1$ by numerically integrating the bending moment equilibrium equation (see Figure IV.10A and *Methods* for the detailed derivation):

$$(s^4 \theta')' - \tilde{F}(\cos \theta + \mu \sin \theta) = 0 \quad (2.1)$$

where $\tilde{F} = \frac{4F}{\pi\alpha^4 EL^2}$ is an adimensional force (E : material Young modulus). Notice that this equation accounts for both normal and tangential contact forces and remains valid for large deformations, unlike its approximated version proposed by Birdwell et al. [24]. Solving equation (2.1) with the boundary conditions $\theta(1) = \theta_{max}, \theta(\varepsilon) = \theta'_\varepsilon = 0$ (the punctual contact hypothesis imposes the bending moment to be null at the contact point) yields a unique solution for any value of μ , from which the reduced force \tilde{F} can be extracted.

Comparison with the experimental stationary profiles In order to fit the experimental stationary profiles, one needs to know the coordinate ε of the contact point along the whisker. Unfortunately, the optical geometry used in the experiment hampers a direct determination of the contact point from the images. The value of ε is thus estimated through an extrapolation of the whisker angular profile down to $\theta = 0$ (see Figure IV.10B and *Methods*). Computed profiles for whiskers β and C1 are superimposed on one frame in Figure IV.10B. The calculated profiles are found to be weakly dependent on the friction coefficient μ , preventing a proper determination of μ from the fit. Since this parameter is expected to be whisker- and velocity-independent, it is thus uniformly set at $\mu = 0.4$ corresponding to a typical value for solid/solid friction coefficients [192]. Under this assumption, a very good match is obtained between the calculated and measured angular equilibrium profiles for β whisker ($R^2 = 0.99$) and C1 whisker ($R^2 = 0.98$). This trend is conserved across whiskers and experiments ($R^2 = 0.80 \pm 0.29$; $N = 623$).

Mode-decomposition approach of texture-induced whisker dynamics

The texture-induced deflections of the whisker have amplitudes several orders of magnitude smaller than those of the stationary profiles, and are thus treated perturbatively in the form of a displacement $u(s, t)$ normal to the time-averaged profile. Experimentally, $u(s, t)$ is obtained by subtracting the time-averaged whisker profile from the instantaneous profiles extracted from each frame (Figure IV.11A).

Determination of the whisker resonant modes These minute vibrations about the stationary profile obey the Euler-Bernoulli equation which expresses the force equilibrium along the direction normal to the whisker:

$$\frac{\partial^2}{\partial s^2} \left(s^4 \frac{\partial^2 u}{\partial s^2} \right) + k^2 s^2 \frac{\partial^2 u}{\partial t^2} = 0 \quad (2.2)$$

where $k = 2\sqrt{\rho/E}L/\alpha$ is a time characterizing the mechanical resonance of the isolated (freely vibrating) whisker. In this expression, all lengths are expressed in units of L . This dynamic equation is classically solved by separation of time and space variables: $u(s, t) = v(s)q(t)$. The spatial term $v(s)$ obeys the following equation:

$$(s^4 v'')'' - k^2 \omega^2 s^2 v = 0 \quad (2.3)$$

The choice of boundary conditions (discussed below) sets the series of admissible pulsations⁷ $\omega_i (i = 1, 2, \dots) = \kappa_i/k$ and corresponding resonant modes $V_i(s) (i = 1, 2, \dots)$. Each mode is associated with a harmonic equation of motion that reads:

$$\ddot{q} + 2\zeta \omega_i \dot{q} + \omega_i^2 q = 0 \quad (2.4)$$

7. In studies on isolated whiskers, the frequency $f_1 = 2\pi\omega_1$ is generally referred to as the fundamental resonance frequency (FRF) [29, 30]. A confusion in the literature however exists between resonance frequency f and pulsation ω (equation (4) in Hartmann et al. [91] and equation (2) in Neimark et al. [15]). This misunderstanding led Williams et al. to express the fundamental resonant frequency f as $4\pi^2\omega$, instead of $2\pi\omega$ (equation (1) in Williams et al. [60])

where a damping term ζ has been added to account for dissipative processes. The general solution of equation (2.2) finally reads:

$$u(s, t) = \sum_i q_i(t) V_i(s) \quad (2.5)$$

The resonant spatial modes $V_i(s)$ and associated pulsations ω_i depend on the boundary conditions. Here, the maintained frictional contact imposes both a constant position and orientation of the whisker at $s = \varepsilon$. The same conditions apply at the whisker base ($s = 1$), which is assumed to be rigidly anchored in the follicle. The boundary conditions thus read $V(\varepsilon) = V'(1) = V(1) = V'(1) = 0$. For each value of the contact location ε , the three first modes $V_{1-3}(s)$, and associated adimensional pulsations κ_{1-3} are numerically computed. Figure IV.11B displays the spatial resonant modes obtained for $\varepsilon = 0.31$. Their strong asymmetry results from the tapered geometry of the whiskers. It should be noted that the resonant properties of the whisker in contact depend on the location of the contact point ε but is otherwise independent of the stationary profile.

This mode-decomposition approach (equation (2.5)) can now be used to analyze the texture-induced modulations $u(s, t)$ measured experimentally. At each time t , the function $u(s, t)$ is fitted with a linear combination (pink line in Figure IV.11C) of the 1st, 2nd, and 3rd spatial modes computed for the value of ε extracted from the stationary profile. Owing to the orthogonality of the spatial modes, this actually amounts to projecting $u(s, t)$ onto the 3 first resonant modes (see *Methods*). Repeating this process from frame to frame (inset in Figure IV.11C) yields 3 temporal series $u(s, t)$ ($i = 1, 2, 3$) characterizing the time-evolution of each mode amplitude (Figure IV.11D). The profiles $u(s, t)$ display a great similarity of shape with the fundamental spatial mode. This is confirmed by the fact that this first mode accounts for $55.0\% \pm 11.4$ (N = 514 sweeps, 3500-7000 frames/sweep) of the variance of the displacement profiles. The 2nd and the 3rd modes additionally account for $23.8\% \pm 5.3$ (variance explained by 1st+2nd-modes: $79.1\% \pm 8.8$) and $8.9\% \pm 3.5$ (variance explained by 1st+2nd+3rd modes: $88.0\% \pm 6.4$) of the variance.

Frequency prediction validates the model A spectral analysis of the temporal series $q_i(t)$ is performed in order to extract the 1st-, 2nd- and 3rd-mode resonance frequencies and the damping factors. For each mode i , the whisker/texture interaction results in a driving signal $q_i(t)$ such that the dynamic equation for the mode amplitude obeys the forced oscillator equation:

$$\ddot{q}_i + 2\zeta\omega_i\dot{q}_i + \omega_i^2q_i = f_i(t) \quad (2.6)$$

The precise dependence of $f_i(t)$ with the substrate topography and whisker configuration will be treated in the last part of this section. At this point, we simply hypothesize that the spectrum of $f_i(t)$ reflects that of the topography. The use of a white-noise texture thus allows us to predict that the power spectrum of each mode amplitude $q_i(t)$ can be fitted by:

$$|\tilde{q}_i|^2(\omega) \approx \frac{1}{(2\omega_i\zeta\omega)^2 + (\omega^2 - \omega_i^2)^2} \quad (2.7)$$

This Lorentzian form consistently captures the measured spectra (Figure IV.12A; 1st mode: $R^2 = 0.87$; 2nd mode: $R^2 = 0.77$; 3rd mode: $R^2 = 0.53$) from which the resonance frequency and the damping factor of the three modes are extracted. Although the 1st (dominant) mode tends to contaminate the spectra of higher order modes, the mode-decomposition approach allows us to increase the signal-to-noise ratio and to clearly separate the successive resonant peaks, something that was not possible on the raw data. The inset in Figure IV.12A shows the frequency spectrum computed on the raw y-displacement of a single node where the 2nd and 3rd modes are barely distinguishable from the noise level. This process is repeated for all the

experimental configurations (1st mode: $R^2 = 0.62 \pm 0.20$; 2nd mode: $R^2 = 0.74 \pm 0.11$; N = 514). Although the 3rd mode is always present, its relatively small amplitude results in a large uncertainty in its frequency. The following analysis thus focuses on the first two (dominant) modes.

Throughout all experiments, the values of the damping factor is found to fall within a narrow range (1st mode: $\zeta = 0.10 \pm 0.04$, N = 432; 2nd mode: $\zeta = 0.12 \pm 0.06$, N = 472) consistent with values previously reported in isolated whiskers [91]. This seems to indicate that the dissipative processes take place mostly within the follicle and are thus weakly dependent on the characteristics of the whisker itself and on that of the whisker/substrate contact.

Figure IV.12B shows that the first resonant frequency decreases as the contact position moves towards the whisker tip. It is found to be independent of the texture scanning speed for both 1st mode (speed: $p = 0.49$, $\varepsilon: p < 10^{-15}$) and 2nd mode (speed: $p = 0.22$, $\varepsilon: p < 10^{-15}$). Its value varies significantly depending on the whisker identity and among animals due to the variability of the whiskers length and base diameter. However, all these data points can be collapsed onto a universal curve by plotting the adimensional pulsation $\kappa_i = k\omega_i$ as a function of ε , as shown in Figure IV.12C for the first two modes. The time-scale k is computed for each whisker using measured values for L and α , and the value of ρ previously reported ($\rho = 1.14 \times 10^3 \text{ kg/m}^3$ [91]). The Young modulus E is chosen so as to provide a consistent fit with the computed values of $\kappa_i(\varepsilon)$. The best match between experimental and numerical adimensional pulsations (1st mode: $R^2 = 0.64$, N = 432; 2nd mode: $R^2 = 0.77$, N = 472) is obtained for $E = 3.95 \text{ GPa}$, a value consistent with the existing literature ($E = 3.68 \text{ GPa}$ (3-4 GPa) [91]; 3.5 GPa [96]; 3-6 GPa [24]). This agreement is maintained across modes and experiments (in all cases, $R^2 > 0.7$). Notice however that a minor whisker dependence of the adimensional resonant frequencies (consistent for both modes) persists, which might be the signature of a slight dependence of the Young modulus with the whisker identity [65].

This result establishes the validity of the biomechanical model of resonance in contacting whiskers, and in particular the fixed boundary conditions implemented at the contact point. It demonstrates that the whisker resonance characteristics in actual conditions of exploration can be actively tuned by the animal through a unique contextual parameter, which is the location of the contact point along the whisker. For a given whisker, the effective resonant frequencies relevant to tactile sensing is significantly higher (up to a factor of 4 within the pad-to-texture distances explored in the present study) than the free vibration frequencies measured in isolated whiskers. The latter are indicated by the arrows on Figure IV.12C for comparison ($\kappa_1^{air} = 8.72$, $\kappa_2^{air} = 21.15$; see Table 1 in Hartmann et al. [91]).

Inferring the whisker deflection sequence from the substrate topography

In the preceding section, the mode-decomposition approach was validated by focusing on the resonant frequency extracted from the vibration spectra. The texture was thus simply assumed to produce a white noise driving signal (equation (2.6)). Here we aim at explicitly relating the time sequence of whisker deflection to the topography explored by the whisker contact point.

Microscopic model of the contact whisker/texture The whisker/substrate frictional interaction at the microscopic scale is modeled using several assumptions. First, in the region of the contact, *i.e.* around $s = \varepsilon$, we assume that the whisker curvature $1/R$ and normal contact force \tilde{F} can be considered constant and can thus be extracted from the stationary configuration of the whisker (Figure IV.13). We also hypothesize that the whisker remains in punctual contact with the substrate at all time (no free flying). Two mechanisms of the whisker/substrate interactions driving the whisker oscillations can then be envisioned. They are first analyzed in the general context of a continuous substrate topography $h(x)$. We then turn to the case of a bi-level

substrate akin to the present experimental configuration.

The first mechanism is associated with the time modulation of the frictional tangential force induced by the texture that can be evaluated as follows. We assume the microscopic friction coefficient to be uniform and set by the whisker and substrate material properties. At a given position of the whisker contact point, the local contact plane makes an angle h' with the scanning axis. Assuming that the force normal to the substrate \tilde{F} is constant, the effective tangential frictional force $\tilde{T}(x)$ can be deduced from basic geometrical considerations (see Figure IV.13). It is written as $\tilde{T}(x) = \mu\tilde{F} + \delta\tilde{T}(x)$ with:

$$\delta\tilde{T}(x) = (1 + \mu^2)\tilde{F}h'(x) \quad (2.8)$$

where μ is the time-averaged friction coefficient (see equation (2.1)). Notice that the forces are normalized by $\pi/(4\alpha^4EL^2)$. For each mode, this friction force modulation at the contact point yields a driving signal for the amplitude $q_i(t)$ that is written as (see *Methods*):

$$f_{1,i}(t) = \frac{(1 + \mu^2)\tilde{F}}{k^2}h'(x = V_{scan}t) \int_{\varepsilon}^1 \theta'(s)V_i(s)ds \quad (2.9)$$

where V_{scan} is the scanning velocity. This expression indicates that the mode amplitude is driven by the local derivative (slope) of the topography. It is proportional to a gain factor which depends on the stationary normal force and the projection of the stationary curvature profile $\theta'(s)$ onto the spatial resonant mode. This last term shows that the curved stationary configuration of the whisker is essential to allow the coupling between the frictional contact force modulation and the whisker oscillation. In particular, this frictional effect is expected to vanish for straight whiskers.

The second mechanism to be considered results from the transverse oscillations (*i.e.* normal to the texture plane) imposed to the whisker contact point upon scanning. One can show that the oscillating dynamics of the contact point yields a second driving signal, which can be written, for each mode, as (see *Methods*):

$$f_{2,i}(t) = -V_{scan}^2 h''(x = V_{scan}t) \int_{\varepsilon}^1 s^2 \bar{U}(s)V_i(s)ds \quad (2.10)$$

where $\bar{U}(s)$ is the whisker stationary profile normalized such that $\bar{U}(\varepsilon) = 1$. The mode amplitude is here driven by the second derivative (curvature) of the surface topography. Notice that, in contrast with the first mechanism, the gain factor depends explicitly on the scanning velocity V_{scan} .

These two expressions provide a complete description of the dynamics of the whisker as a function of the exploratory conditions (through both the integral term and the scanning velocity V_{scan}) and the topography $h(x)$. Hence, it is possible to compute the time evolution of each whisker mode amplitude by integrating the forced harmonic oscillator equation (2.6) with these two driving terms. It reads (see *Methods*):

$$q_i(t) = \int_{-\infty}^t \frac{f_{1,i}(t') + f_{2,i}(t')}{\omega_i \sqrt{1 - \zeta^2}} e^{-\zeta\omega(t-t')} \sin\left(\omega_i \sqrt{1 - \zeta^2}(t-t')\right) dt' \quad (2.11)$$

It is worthwhile comparing the importance of both terms in realistic conditions of exploration. In order to do so, we focus on the spatial wavelength $2\pi V_{scan}/\omega_1$ that drives the first resonant mode. In this case, it can be shown that the ratio of both driving terms is of the order of $f_{1,1}(t)/f_{2,1}(t) \approx \tilde{F}/(kV_{scan})$. In this expression, the denominator can be rewritten as the ratio between the substrate scanning speed and the characteristic velocity of the deflection waves $c_{wave} = \alpha\sqrt{E/\rho}$. Since \tilde{F} is in practice of the order of 1, the second (kinetic) mechanism becomes significant only at scanning speed close to c_{wave} , which is of the order of 3 m/s. For the

exploratory conditions used in our experiments, this second driving term is consistently found to be negligible (typical 3- to 15-fold factor between $f_{1,1}(t)/f_{2,1}(t)$) so that the sole frictional term $f_{1,1}(t)$ is retained hereafter.

Before turning to the particular topography used in the experiments, one important remark should be made. The expression of the driving signals is obtained under the assumption that the whisker contact point continuously follows the substrate topography. This condition is valid whenever $1/R < h''(x)$, *i.e.* when the curvature at the contact point is smaller than the local curvature of the topography. When this condition fails, the actual topography $h(x)$ needs to be replaced by an effective topography $h_{contact}(x)$, which can be obtained by computing the trajectory of a disk of radius R moving over the substrate. The radius of curvature at the contact point thus defines an effective probe size, which controls the minimum feature dimension that can be transduced by the whisker. This probing size is not an intrinsic property of the whisker since it depends on the position of the contact point. As the latter gets closer to the whisker tip, the curvature radius becomes smaller and the whisker responds to finer textural features.

We now consider the case of a patterned substrate made of troughs of various widths but equal depth akin to the substrates experimentally tested. The topography of the surface is described by a two-level function $h(x)$, which takes two possible values $\pm h_0/2$. We first examine the situation in which the whisker contact point passes over a small trough of width λ . Figure IV.14A shows the configuration of the whisker and the trough at different times. By simple geometrical considerations, one can compute the trajectory $h_{contact}(x)$ associated with this process. The derivative $h'_{contact}(x)$ is zero in the upper part of the substrate and consists of a series of segments of slope $\pm 1/R$ when the whisker is above the troughs in contact with a single edge. For wide enough troughs however (*i.e.* when $\lambda > 2\sqrt{2h_0R}$), the whisker make contact with the bottom of the trough. This can be accounted for by setting $h'_{contact}(x)$ to zero whenever its value exceeds the range $\pm\sqrt{2h_0R}$ (notice that in the experimental configuration, this situation is very rare). A typical sequence of $h'_{contact}(x)$ is shown in Figure IV.14B together with the corresponding substrate topography.

Prediction of texture-induced deformations Equations (2.9) and (2.11) are used to predict the first mode amplitude $q_i(t)$ from knowledge of the substrate topography. All parameters that appear in the model are extracted from the stationary profiles (ε , θ_{max} , R) and the measured vibration spectra characteristics (ω_1 , ζ). The predicted and measured signals, noted $q_{predicted}(t)$ and $q_{measured}(t)$, are first compared leaving the gain factor $(1 + \mu^2)\tilde{F}/k^2 \int_{\varepsilon}^1 \theta' V_i(s) ds$ as a free parameter. The phase shift is chosen such that it maximizes the two signals cross-correlation (see *Methods*). Its value is found to be consistent with the inherent uncertainty of the contact point location relative to the substrate topography.

Figure IV.14B and C shows the best adjustment of $q_{predicted}(t)$ and $q_{measured}(t)$ for 4 experiments, corresponding to characteristic correlation values. Overall, correlations are found to vary over a large range (0.22-0.50 in Figure IV.14B and 7C). The absolute value of the correlation should however be interpreted with great care. Indeed, when one attempts to correlate two rapidly oscillating signals over large time-windows, any drift of one signal with respect to the other results in a phase shift that may dramatically degrade the computed correlation value. In the present case, a minute displacement of the contact point location (of order .1 mm) during the run is sufficient to produce such an effect. The correlation value thus tends to decrease with the number of oscillation periods present in the two signals. This feature can be evidenced by computing windowed-correlograms between $q_{predicted}(t)$ and $q_{measured}(t)$ with a sliding window of 1000 ms, corresponding to a fraction of the whole signal. For the sweeps exhibiting lower correlation values (*e.g.* top examples in Figure IV.14B) the correlation computed over a 1 second-window systematically displays a region of high value that corresponds to the period where the phases of the two signals correctly match (Figure IV.14C).

In order to produce a more robust test of the prediction efficiency, we therefore adopt a dif-

ferent approach. For each run, phase-shuffled surrogates exhibiting similar spectral properties as the predicted trace, are produced (Figure IV.15A). A significance threshold is defined corresponding to the 95th percentile of the surrogate vs. data correlation histogram. The prediction is considered to be successful when the correlation between $q_{predicted}(t)$ and $q_{measured}(t)$ is higher than this threshold. With this criterion, the rate of successful predictions is found to be 61% over all sweeps. Distribution of correlation values obtained from successful predictions appears clearly separated from the values obtained with failed predictions (Figure IV.15B) ($p < 10^{-20}$). We were able to successfully predict 1st-mode amplitude across whiskers and experiments (Figure IV.15C).

A further test of the model is provided by the prediction of the signal amplitude. From the correlation analysis, one can extract an effective gain that can be directly compared with the prefactor of equation (2.9): $(1 + \mu^2)\tilde{F}/k^2 \int_{\epsilon}^1 \theta' V_i(s) ds$. This expression characterizes the efficiency of the information transduction, *i.e.* the coupling between the surface topography and the whisker vibration amplitude it elicits. This quantity can be computed using parameters extracted from time-averaged measurements (whisker stationary profile and resonant frequency) and from the calculated resonant mode profile V_i . Experimental and theoretical gains are found to be of the same order of magnitude (median of the ratio between empirical and theoretical values: 0.96) over all sweeps ($R^2 = 0.24$; $N = 203$). This agreement indicates that the proposed biomechanical model not only captures the time sequence of the texture-induced whisker oscillation but also provides a correct estimate of its amplitude.

Cortical responses to texture-induced whisker deformations

A central question that follows this work concerns the activity of the somatosensory cortex (S1) in response to the whisker oscillations we characterized. It is important to remind the reader of the absence of stick-slip in the regime of high scanning speed we described. Even if stick-slip events elicit a large neuronal discharge at the level of the trigeminal ganglion (TG) [32] and of S1 [33], ~50% of the extra spikes induced in S1 by the vibrissal contact with a surface are not due to stick-slip events [33]. We investigated how the whisker vibrations we studied in the previous sections ultimately excited barrel cortex neurons.

We built a frozen 10 s-long sequence of whisker deflections from the whisker recordings we performed in the first part of this work. We filtered those whisker movements to match technical requirements of piezoelectric devices (see *Methods*). Even if we have not replayed directly the oscillations of the 1st mode, this constrained the frequency domain of the replayed whisker movements close to the one explored by the 1st mode-oscillations. We replayed those sequences on 24 whiskers on one side of the snout of the animal using a custom-made whisker-stimulator [1].

The raster plot in Figure IV.16A shows the response of a single unit recorded in S1. We look at the relationship between the firing rate and the amplitude x frequency product (Af) of the stimulus, a quantity recently shown to be important for the rat perception [176]. Af characterizes the mean speed of whisker movements and is the envelope of the stimulus. Frequencies explored by the stimulus exhibited a peak at 70.3 Hz. Since frequency did not vary much along the stimulus, mean speed Af was mainly driven by the amplitude A and proportional to the stimulus envelope (see whisker motion (blue line) and mean speed (black line) in Figure IV.16A). One can see that modulations in this envelope were closely related to the average firing discharge of the cell (black and red bottom traces of Figure IV.16A). This observation was made across single and multi-units, independently of the mean firing rate of the recorded unit (Figure IV.16B). We computed the cross-correlation between the mean speed Af and the cortical firing rate of each single and multi-unit and selected those whose firing rate was significantly modulated by the product Af (inset in Figure IV.17A). In 41% of single units (58/143) and 55% (159/289) of multi-units, firing rate was modulated by the stimulus mean speed (see *Methods*).

We thus investigated the [Af /firing rate] curve for each recorded unit (Figure IV.17A) and found out a monotonic relationship between stimulus envelope and neuronal firing rate, even at low amplitude values of Af .

A joint inspection of the stimulus envelope and the evoked firing rate suggest that the cortical units responded more than expected to higher values of Af (Figure IV.16C), meaning that the relationship between those two metrics is supralinear. To check this hypothesis, we fitted the [Af /firing rate] curves with a bilinear polynome ($\alpha_{polynome}(Af)^2 + \beta$) (Figure IV.17A). The mean value of $\alpha_{polynome}$ for non-modulated single units was $2.4 \cdot 10^{-8} \pm 4.0 \cdot 10^{-9} \text{ AP.s.}\mu\text{m}^{-2}$ (sem) while it was $2.1 \cdot 10^{-7} \pm 3.2 \cdot 10^{-8} \text{ AP.s.}\mu\text{m}^{-2}$ (sem) for modulated single units ($2.4 \cdot 10^{-8} \pm 4.0 \cdot 10^{-9} \text{ AP.s.}\mu\text{m}^{-2}$ and $2.8 \cdot 10^{-7} \pm 1.9 \cdot 10^{-8} \cdot 10^{-7} \text{ AP.s.}\mu\text{m}^{-2}$ for non-modulated and modulated multi-units respectively), indicating that a supralinear fit was appropriate to describe the Af /firing rate curve (see histogram of $\alpha_{polynome}$ distribution in Figure IV.17B). The R^2 value for the bilinear fit ($R^2 = 0.66$) was slightly higher than the one obtained with a linear fit ($R^2 = 0.64$), even if no statistical significance was detected ($p = 0.16$).

Those cortical recordings indicate that the whisker dynamics we have studied elicited cortical discharges but also that the whole range of whisker kinetics was relevant for the cortex. However, peaks in mean speed were followed by slightly enhanced neuronal discharges (as suggested by the adequacy of the bilinear fit), coherent with the increase in spike discharges for whisker motion at high instantaneous speed and acceleration [33].

Discussion

Using their whiskers, rats are able to extract numerous features of their environment. Transduction occurs through contacts between the whisker and the environment during animal locomotion (head or body movement) and/or stereotypical “whisking” movement. Tactile information from the vibrissae is relayed through the ascending whisker-to-barrel pathway. At each level of the system, the whiskers are somatotopically represented by a unique pattern of dense cell aggregates [193, 85, 84].

Information about the encountered stimulus is conveyed by the whisker deflection down to the mechanoreceptors located in the mystacial pad, which precisely encode the timing and amplitude of the whisker base deformation. Subsequent processing of mechanoreceptor output in the trigeminal nucleus and somatosensory cortex yields accurate discriminations of object distance, direction, and surface texture. Understanding how the neural system extracts relevant physical features about the environment (such as texture, shape, position of objects, etc.) requires a proper characterization of the process of information transduction performed by the whisker itself.

In the present study, we proposed a generic framework to describe the transduction process in realistic exploratory conditions. We built a biomechanical model of the whisker and collected experimental data to understand whisker transduction properties. This model allowed us to predict whisker deformations during a frictional contact with controlled microtexture.

In this section, we summarize the main ingredients of the resonant model, emphasizing in particular the finite number of parameters needed to characterize the whisker transduction properties. We then comment on the physiological relevance of the experiments to whisker texture sensing. In a third part, the limits of the texture/whisker contact model are discussed, with a particular focus on the effect of intrinsic curvature. In the last part, we illustrate the generic nature of this model by showing how it can be implemented to other conditions of whisker/substrate interaction such as shocks and ringing.

A generic model of whisker's mechanical transduction

Beyond the particular context of texture sensing, our aim was to develop a generic model of whisker transduction. Here we summarize the essential features of the proposed approach. The whisker was modeled as a linearly elastic, slender tapered rod rigidly anchored at its base and in punctual contact with a substrate. The whisker deflection results from the force and/or displacement sequence imposed at the contact point by the substrate. The primary objective of the study was to describe the whisker transduction mechanism, *i.e.* the coupling between a (driving) sequence imposed at the contact point and the resulting whisker oscillations.

Three quantities entirely characterize the isolated whisker resonant properties: the length of the equivalent non-truncated whisker L , the deflection wave velocity $c_{wave} = \alpha\sqrt{E/\rho}$, and a damping factor ζ reflecting the dissipative processes taking place in the follicle (the intrinsic time-scale k introduced in the *Results* section is the product $c_{wave}L$). Notice that the Young modulus E , the density ρ , and the cone angle α are weakly dependent on the whisker identity so that c_{wave} can be considered constant across all whiskers and animals. In our experiment, the damping factor appears to be also invariant. It has been suggested however that the modulation of the sinus-follicle complex (*e.g.* due to the muscle tonus or blood pressure) may affect boundary conditions at the anchorage [114], which in turn could modulate this last parameter. In order to describe the dynamic properties of the whisker in contact, a single extra parameter is needed, namely the adimensional position ε of the contact point along the whisker. The whisker oscillation can then be decomposed as the sum of resonant spatial modes $V_i(s)(\varepsilon)$ ($i = 1, 2, \dots$) associated with pulsations $\omega_i(\varepsilon) = \kappa_i(\varepsilon)/k$ where the series $\kappa_i(\varepsilon)$ and $V_i(s)(\varepsilon)$ can be numerically tabulated for any value of ε . With this decomposition, the amplitude of each mode appears as a solution of a driven oscillator equation.

The series $\kappa_i(\varepsilon)$ and $V_i(s)(\varepsilon)$ depends on the imposed boundary conditions which, in the present study, is rigid at both ends. At the whisker contact point ($s = \varepsilon$), this condition reflects the maintained tangential contact with the scanned surface. At the whisker base, the fixed condition traduces the rigid anchorage of the whisker in the follicle. It is consistent with the observation that the transverse displacement of the whisker does vanish near its base, at least within our experimental resolution. Since the whisker base dynamics conveys the peripheral stimulus for the mechanoreceptors, a refined description of the mechanical anchorage of the whisker within the follicle might be needed. An elastic boundary condition could for instance be easily implemented provided that the follicle elastic modulus is known [169].

The use of white-noise textures, associated with the mode-decomposition approach, allowed us to experimentally confirm the validity of the resonant model by comparing the predicted and measured resonant frequencies for various whiskers and contact locations. One of the important outcomes is that the optimal transduction frequencies in real sensing situations are significantly higher than those extracted from isolated whiskers experiments (as previously reported [15, 91, 60]). Not only does the contact limit the effective whisker length, but the fixed boundary conditions at the contact shift the resonance towards higher values (with respect to the freely vibrating situation). One expects the contact location to vary during the course of a sensing task. As a consequence, the spectral filtering carried out by the whisker, rather than being whisker specific, is context dependent. At first glance, this may seem harmful to the robustness of the transduction process. However, owing to the tapered shape of the whiskers, the resonant frequency only weakly varies with the contact location - in contrast to what would be expected for cylindrical vibrissae, for instance [60].

The resonance properties of the contacting whisker do not depend on its stationary profile, but only on the contact point location along the whisker. This remains true in the limit of small amplitude vibrations regardless of the amplitude of the stationary profile. However, the stationary profile does come into play when deriving the coupling between the whisker dynamics and the force or displacement sequence imposed to the contact point. Hence, when a tangential force modulation elicits the whisker oscillation as is the case in the present study the driving signal

is proportional to the projection of the curvature profile $\theta'(s)$ onto the corresponding resonant mode (equation (2.9)). A complete characterization of the whisker transduction properties thus requires, in general, the knowledge of the stationary whisker profile. In our configuration, this imposes providing additional parameters, namely the pad-to-substrate distance, the whisker anchoring angle θ_{max} and an effective modulus $\alpha^4 E$ that characterizes the whisker resistance to bending.

In some situations, the actual definition of a stationary profile may appear problematic. During whisking for instance, the configuration of the whisker changes continuously as it is swept across an object. However, the separation of time-scales between the rapid texture-induced whisker oscillations and the whisking period should allow for the implementation of the same scheme. In this case, the transduction properties at one particular moment in the whisking phase can be obtained by computing the equilibrium whisker profile corresponding to the instantaneous configuration of the pad relative to the contacting object.

Physiological relevance of the experiments

The necessity of extracting whisker profiles with sub-pixel resolution while maintaining a perfect control on the whisker/substrate interaction prevented the study from being carried out on awake rats. In order to create conditions as physiologically relevant as possible, we thus chose to mimic a configuration of tactile exploration encountered by the animal during walking (100 mm/s), trotting (150 mm/s) or running phases (200 mm - 1 m/s) [45]. Previous studies indicated that the contact point between textures and whiskers takes place between 8 and 15 mm from the face [29, 112]. Here we explored an extended range of radial distances (14 to 33 mm from the face) in order to better characterize the dependence of whisker resonance frequency with the contact point location along the whisker.

Several criticisms can be formulated regarding the relevance of this study to actual texture sensing. The most important lays in the absence of the whisking behavior, which is a prominent feature of whisker perception [63, 119, 112]. It should be noticed however that when rats run in corridors, they display whisking activity in only 35% of the trials [114]. Rats tend not to whisk in particular when they walk along walls (thigmophilic behavior) and they have been shown to discriminate radial distance without whisking [150]. The ability of rats to discriminate texture in the absence of whisking is however still debated. One of the few attempts to address this question indicated that rats can not recognize new textures if their whiskers are paralyzed [129]. However, in this experiment, the whiskers were completely retracted, so that the sampling conditions were non physiological.

A second, related question arises to whether the amplitude of the measured texture-induced oscillations (standard deviation around 50 μm at 5 mm from the base) is sufficient to elicit a neural response. In our experimental conditions, the whisker dynamics was characterized by continuous oscillations *i.e.* no stick-slip event was observed (supplementary Movie M1). This dynamic instability is expected to occur for very rough textures and/or low scanning speed and induce high acceleration events that may drive part of the neural response. The range of magnitude of whisker motion we measured at 10 mm from the pad was roughly up to 200 μm peak-to-peak, 0.05 mm/ms and 0.05 mm/ms² (maximum amplitude, velocity and acceleration, respectively). This range of speed and acceleration lays at the lower bound of high-acceleration events previously studied (peak-to-peak amplitude: 100-500 μm ; speed: 0.2 mm/ms; acceleration: 0.15 mm/ms² [30]). More precisely, it is similar to the low-threshold high-acceleration events measured in experiments performed with smooth sandpapers (*e.g.* P1200 [30]). In order to more directly test the ability of such low amplitude whisker oscillations to activate a neural response, whisker movements in the same range have been replayed on the whole whisker pad using a matrix of 24 piezoelectric actuators [1]. Our results indicate that cortical neurons do exhibit a clear response.

We observed that the neuronal firing rate closely follows the stimulus envelope in a monotonic fashion. We chose to define the stimulus envelope as the mean speed Af since it has been recently shown that this metrics is an important feature of perceived whisker motion in rats [176]. We noticed that the relationship between the firing rate and Af looked supralinear. This is in accordance with previous trigeminal ganglion and cortical recordings in anaesthetized animals that demonstrated how high speed whisker deflections enhance neuronal responses [31]. However we want to stress that even low amplitude mean speed drove the cortical activity in most of the analyzed neurons. This may explain why ~50% of the extra spikes induced in S1 by the contact of a vibrissa with a surface are not due to stick-slip events [33]. Those extra spikes may be elicited by low instantaneous speed oscillations of the whisker that result in low amplitude fluctuations of the mean speed Af , detected by the downstream nervous system [105].

Fine texture transduction

We aimed at establishing a predictive model of the whisker dynamics in the particular context of frictional contact with textures of controlled topography. We thus developed a description of the whisker/texture interaction that leads to two possible driving mechanisms for the whisker oscillation. The first originates from the texture-induced modulation of the effective frictional force. The resulting driving signal is proportional to the first derivative of the topography, and does not explicitly depend on the scan velocity. In contrast, the second mechanism, which is based on the transverse displacement of the contact point imposed by the scanned topography, produces a signal proportional to the second derivative of the topography and to the square of the scanning velocity. It appears that the frictional process is dominant as long as the scanning velocity remains lower than the characteristic deflection wave velocity (of order 3 m/s), which should be the case in most real situations.

This model was validated by direct comparison to the predicted and measured first mode amplitude signals. They exhibit significant correlation in a majority of the sweeps across all whiskers. The predicted gain, which depends in a non-trivial way on the stationary whisker profile, was also found to be of the right order of magnitude compared to its experimental counterpart. We were however unable to quantitatively capture the variation of the gain observed across the different whiskers and exploratory conditions. This discrepancy might be ascribed to the existence of a whisker specific intrinsic curvature not accounted for in the present model. Such a geometrical feature is expected to modify in a non-trivial way the effective curvature radius at the contact point, which in turn modulates the gain. This line of interpretation is reinforced by the large dispersion of the experimental gain measured across animals for a given whisker type. In order to test this hypothesis, we evaluated, for each sweep, the curvature radius that yielded a consistent gain. We obtained a plausible range of curvature radius (0.17-5.38 cm; median: 1.08 cm).

The model rationalizes a proposition recently formulated by Williams et al. [60] who suggested that the thinness of the whisker tip may facilitate the transduction of small surface features. The curvature at the contact point controls the minimal aspect ratio of the surface features that can be efficiently transduced by the whisker. The tapered shape of the whisker results in a rapid decay of the whisker bending modulus from base to tip. Moreover, the transduction efficiency is expected to grow with the angle between the surface and the anchorage axis (θ_{max}). Both observations lead to the prediction that the rat should spontaneously scan the thinner part of its vibrissae at a right angle to the surface in order for the whisker to convey the finest texture information to the nervous system. More work will be needed, involving neural or behavioral experiments, in order to evaluate this prediction.

Conclusion

Building on previous descriptions of the whisker biomechanics, a comprehensive model was developed that correctly captures the spectral and temporal characteristics of rapid minute oscillations of macrowhiskers induced upon scanning micropatterned substrates that were found out to drive cortical activity in S1. It provides the first predictive model of texture-to-whisker transduction. A major outcome of this model is to clarify the way the transduction process depends on exploratory conditions. It also provides a consistent interpretation of how texture transduction operates at the microscopic frictional contact between the whisker tip and the substrate.

Once the resonant modes have been tabulated for all contact point locations along the whisker, this generic model can be easily implemented in most situations encountered by the animal during exploratory tasks. Several scripts are provided allowing one to compute, given a few contextual (such as pad-to-wall distance, anchorage angle θ_{max}) and whisker characteristics (namely the whisker base radius b and the length of the equivalent non-truncated whisker L), the instantaneous whisker base dynamics, which convey the peripheral stimulus to the mechanoreceptors. This tool should be valuable to any attempt at understanding the neural encoding of tactile information. It should guide the type of stimuli that needs to be played at the whisker base during electrophysiological recordings in the somatosensory cortex. This biomechanical model should also find direct applications in robotic rats by easing the development of decoding algorithms allowing one to extract relevant physical information from the whisker inputs.

Refinements are however still needed. First, one may need to account for intrinsic whisker-specific curvature that appears to modify in a significant way the texture-transduction gain. Second, the in-plane description of the whisker may be insufficient to correctly capture the complex dynamics of the whisker during whisking [17]. A more difficult point will be the introduction of stick-slip instability in the friction model. Although the ringing dynamics following a slip event can be computed, a stochastic model predicting the rate of such events as a function of the scanned surface texture and exploratory conditions still needs to be implemented.

Methods

Set up for recording whisker movements

Surgical preparation for in vivo experiments Experiments were conducted in conformity with French (JO 87-848) and European legislation (86/609/ CEE) on animal experimentation. Adult male Wistar albino rats (308 g \pm 23; n = 6) were anesthetized with urethane (1.5 g/kg, i.p.). Supplementary doses (0.15 g/kg, i.p.) were administered when necessary to maintain anaesthesia, as assessed by the absence of corneal reflex, lack of response to mild hind paw pinch, and lack of vibrissae movement. Atropine methyl nitrate (0.3 mg/kg, i.m.) was injected to reduce respiratory secretions. Body temperature was maintained at 37°C. The scalp was retracted after a subcutaneous injection of a local anaesthetic (Lidocaine 1%). The surface of the skull was made parallel to the horizontal plane of the camera. The skull was then cemented to a metal bar rigidly fixed to the experimental setup, which ensured recording stability across stimulation. The whiskers were trimmed off at the end of the experiments, and their diameters were measured at different positions, from base to tip (colored lines in Figure 2C).

Whisker stimulation We mimicked a situation where a rat is scanning its whiskers across the floor or the wall during a walking or trotting phase, by moving planar textured substrates at constant speed along the animal. The texture sample is attached via a 1m long aluminium holder to a linear stepper motor (Linear Motor MLL302, Systro GmbH). A LED is positioned on the substrate holder to tag the frame where the whisker enters the textured region of the surface. A

slab of similar thickness is juxtaposed to the stimulus substrate in order to prevent the large amplitude oscillations that otherwise may result from the shock on the substrate edge. We checked the absence of any measurable whisker oscillations prior to the tip entering the textured region of the substrate. The motor is controlled by an amplifier connected to a PC (EdiTask Software CNC, Systro GmbH) via a serial port. In order to minimize parasitic vibrations, the motor is moving on an air cushion and the whole apparatus is placed on anti-vibration rubber blocs. The range of scanning speeds (100 to 200 mm/s) is chosen for its ethological relevance as reported in the literature [45]. The antero-posterior axis of the animal head and the axis of movement of the motor are parallel. The pad-to-texture distance is varied by moving the animal relative to the texture (from 33 to 14 mm according to the whisker considered). Each set of experimental conditions is tested with different textures exhibiting same global statistics but different topography (number of textures in each tested condition: 6-10). The presentation order of textures is randomly shuffled from experiment to experiment. The vibrissae are stimulated with custom-made 350x40 mm printed circuit boards. Their topography, obtained by photolithography, consists of 1D random square-wave grating of depth 35 μm . The position of the grating edges are chosen from a Gaussian distribution. The mean period of those barcode-like patterns is 0.6 mm. The limit of lateral spatial resolution is dictated by the copper thickness (maximal lateral resolution: 35 μm). The maximum deviation of the texture axis from the head axis is 400 μm in the medial direction for 35 cm along the longitudinal axis (= substrate length), yielding a maximum angle of divergence $< 0.1^\circ$. It was more difficult to align the surface of the texture vertically and the texture was sometimes slightly tilted with respect to the camera axis. In such cases, the texture shadowed the whisker near the contact point, making the estimation of this point difficult.

High-speed videography of whisker deflections Whisker movements are recorded at a frame rate of 2 kHz with a high-speed camera (Photron Fastcam SA3/105mm f-2.8 DG Macro Sigma; aperture time: 1/3000 s; pixel resolution 95 μm , typical field of view: 500x450 pixels) mounted vertically above the animal. The camera is illuminated from below using a backlight (SSLUB, Phlox and PP520, Gardasoft). The camera produces bird's-eye view movies of the whiskers. We choose to study whiskers β , C1 and C2 whose curvature plane are horizontal and can thus be entirely imaged with the present optical configuration. We also wanted to capture whisker movements in the anterior-posterior axis, since previous studies showed that most of texture-related deformations occur in that axis [31, 187]. In most experiments, several whiskers are in the field of view (Figure 2B and supplementary Movie M1). The different whiskers are simultaneously tracked but their dynamics are analyzed independently.

Whisker tracking For each movie, the different whiskers in contact with the texture are tracked using a semi-automated algorithm written in Python. We subtract the average background image from each frame of movie. Whisker centerline profiles are then extracted: we scanned all columns of each movie frame in order to find the pixel of maximal intensity defining the approximate position of the whisker. Then we picked up the precise position of the whisker centerline in each column of the frame as the barycenter of the 4 (+2/-2) pixels surrounding the pixel of maximal intensity. Position of surrounding pixels was weighted by pixel intensity. This allowed us to have a subpixel spatial resolution (noise level: 15 μm = 0.15 pixel). We placed equidistant nodes along the whisker by interpolation (median distance between nodes: 116 μm = 1.22 pixels; 96 to 180 μm depending on experiment) and used these interpolated whisker profiles in further analyses. Near the skin, the fur hampers a proper observation of the whisker. We estimated the intersection between the whisker and the skin manually and linearly extrapolated the missing part. The back-illumination geometry combined with the bird's-eye optics results in a shadow region in the vicinity of the texture that prevents the tracking of the whisker down to the whisker/texture contact point. The position of the whisker/texture contact point is thus determined by extrapolation of the whisker profile near the texture (second degree polynomial).

The location of the contact is taken as the point where the profile is tangent the substrate plane ($\theta_{contact} = \theta(\varepsilon) = 0$ in Figure IV.10B, with ε the position of the contact point in curvilinear abscissa along the whisker). In a few trials, when the contact point is close to the physical tip of the whisker, the extrapolated contact position is clearly inconsistent with the substrate plane location. The corresponding trials are discarded in the analysis. The angular equilibrium profile appears nearly linear close to the contact point. A linear fit is applied to the last 2 mm of each angular equilibrium profile ($R^2 = 0.95 \pm 0.09$; $N = 623$). This allows us to empirically extract a curvature radius at the contact point: $R(s = \varepsilon) = 1/slope_{\theta}$. This value is found to be $1.00 \text{ cm} \pm 0.48$ across all trials ($N = 623$; median: 0.91 cm). It appears to be independent of the texture speed ($p = 0.58$; $N = 623$).

Biomechanical model of the whisker

Equilibrium profile of a frictional whisker The whisker is modeled as a slender tapered rod of length L and maximum base radius b . The cone angle b/L is noted α . The whisker base is rigidly clamped with a fixed angle $\theta(s = 1) = \theta_{max}$ and submitted to a local friction force applied near its tip at a fixed location and angle ($s = \varepsilon$, $\theta = 0$) (Figure IV.10A). The contact force components - normal and tangential to the substrate plane - are noted F and μF respectively, where μ is a (positive) friction coefficient. Forces balance along the rod yields an expression for the normal N and tangential force T at location $s > \varepsilon$:

$$\begin{bmatrix} N(s) \\ T(s) \end{bmatrix} = F \begin{bmatrix} \cos \theta & \sin \theta \\ -\sin \theta & \cos \theta \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ \mu \end{bmatrix} \quad (2.12)$$

The momentum equilibrium further imposes:

$$\frac{\partial M}{\partial s} - N(s) = 0 \quad (2.13)$$

where the bending moment can be expressed as $M(s) = EI\theta'$ where $I = \frac{\pi\alpha^4 s^4}{4}$ is the area moment of inertia and E is the Young modulus. From equations (2.12) and (2.13), one obtains the dimensionless static equilibrium equation:

$$(s^4 \theta')' - \tilde{F}(\cos \theta + \mu \sin \theta) = 0 \quad (2.14)$$

where all distances are scaled by the length of the non-truncated cone L and the reduced force is $\tilde{F} = \frac{4F}{\pi E \alpha^4 L^2}$. Notice that the intrinsic in-plane whisker curvature $\theta'_{int}(s)$ could be taken into account by substituting the first (derivative) term by $(s^4 \theta'_{int})'$ (equation (2.3)). In the present study, this correction is ignored. Equation (2.14) is solved numerically by integrating the following equation:

$$\frac{\partial}{\partial s} \left(\frac{(s^4 \theta')'}{(\cos \theta + \mu \sin \theta)} \right) = 0 \quad (2.15)$$

The rigid anchorage at the whisker base imposes the boundary condition $\theta(1) = \theta_{max}$. At the contact point, the whisker is tangent to the surface. Furthermore, the friction force is assumed to apply at a single point so that the bending momentum is null. These two conditions yields the boundary conditions: $\theta(\varepsilon) = \theta' = 0$. For any values of the friction coefficient μ , maximum angle θ_{max} , and contact point location ε , a unique solution exists from which one can extract the reduced force \tilde{F} from equation (2.14).

Mode-decomposition of the motion of a whisker submitted to a frictional contact We first calculate the resonant modes associated with a given configuration, *i.e.* for a given position ε of the contact point along the whisker. Notice that in this small deformation approximation,

the result does not depend on the anchoring angle θ_{max} (see also Neimark et al. for initial developments [15]). Force equilibrium along the transverse direction yields the Euler-Bernoulli equation for $u(s,t)$ [165]:

$$\frac{\partial^2}{\partial s^2} \left(EI \frac{\partial^2 u}{\partial s^2} \right) + \rho A \frac{\partial^2 u}{\partial t^2} = 0 \quad (2.16)$$

where $A = \pi r^2$ is the whisker section area. This equation can be re-written in reduced coordinates (all distances being expressed in unit of the ideal non-truncated whisker length L) in the form:

$$\frac{\partial^2}{\partial s^2} \left(s^4 \frac{\partial^2 u}{\partial s^2} \right) + k^2 s^2 \frac{\partial^2 u}{\partial t^2} = 0 \quad (2.17)$$

where $k^2 = 4 \frac{\rho L^4}{Eb^2}$. This problem is classically solved by separation of time and space variables: $u(s,t) = v(s)q(t)$. The spatial term $v(s)$ obeys the following equation:

$$(s^4 v'')'' - k^2 \omega^2 s^2 v = 0 \quad (2.18)$$

The admissible values for the pulsation ω depend on the imposed boundary conditions which are discussed below. Each mode is associated with a harmonic equation of motion that reads:

$$\ddot{q} + 2\zeta \omega_i \dot{q} + \omega_i^2 q = 0 \quad (2.19)$$

where a damping term ζ has been added to account for dissipative processes. The general solution of equation (2.17) finally reads:

$$u(s,t) = \sum_i \alpha_i V_i(s) \cos(\omega_i + \phi_i) \quad (2.20)$$

As the whisker tip scans the surface, the maintained frictional contact imposes both a constant position and orientation of the whisker at $s = \varepsilon$. The solid anchorage at the whisker base yields the same fixed condition at $s = 1$. The boundary conditions in equation (2.18) are thus written $V(\varepsilon) = V'(1) = V(1) = V'(1) = 0$. These conditions yield a series of resonant spatial mode associated with pulsations $\omega_i = \kappa_i/k$. For each value of, the constants κ_i and associated modes $V_i(s)$ are numerically evaluated using Mathematica v8.0 (Wolfram Research).

Orthogonality of the resonant modes Projection equation (2.18) for mode i on mode j , one obtains:

$$\int_{\varepsilon}^1 (s^4 V_i'')'' V_j = k^2 \omega_i \int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i V_j \quad (2.21)$$

Integrating the left member by part yields:

$$[(s^4 V_i'')' V_j]_{\varepsilon}^1 - [s^4 V_i'' V_j']_{\varepsilon}^1 + \int_{\varepsilon}^1 s^4 V_i'' V_j'' = k^2 \omega_i^2 \int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i V_j \quad (2.22)$$

The boundary conditions involves that the bracket terms are null. One can rewrite the same expression by swapping i and j . If we now subtract both equations, we obtain:

$$(\omega_i - \omega_j) \int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i V_j = 0 \quad (2.23)$$

The spatial mode $V_i(s)$ are normalized such that $\int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i^2 = 1$. This yields the orthogonality property of the resonant modes:

$$\int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i V_j = \delta_{\omega_i - \omega_j} \quad (2.24)$$

This relationship has practical consequences. First, let's consider a dynamic evolution of the whisker in the form: $u(s,t) = \sum_i q_i(t)V_i(s)$. The amplitude of mode i can be directly computed as:

$$q_i(t) = \int_{\varepsilon}^1 s^2 V_i(s) u(s,t) \quad (2.25)$$

Second, if we now consider a situation where the whisker oscillates through the application of a distributed normal force gradient $f(s,t)$, equation (2.17) reads:

$$\frac{\partial}{\partial s^2} \left(s^4 \frac{\partial^2 u}{\partial s^2} \right) + k^2 s^2 \frac{\partial^2 u}{\partial t^2} = f(s,t) \quad (2.26)$$

Using the mode-decomposition, the equation (2.18), and projecting this equation on the spatial mode $V_i(s)$, one obtains the dynamic equation for the amplitude $q_i(t)$:

$$\ddot{q}_i + \omega_i^2 q_i = \frac{1}{k^2} \int_{\varepsilon}^1 f(s,t) V_i(s) ds \quad (2.27)$$

Response to a modulation of the frictional force Provided that the whisker stationary profile displays some curvature, any modulation of the tangential contact force $T_f(t)$ induces a modulation of the normal force along the whisker that reads:

$$n(s,t) = N(s,t) - \langle N(s,t) \rangle = \delta T_f(t) \sin(\theta(s)) \quad (2.28)$$

where $\delta T_f(t) = T_f(t) - \langle T_f \rangle$ is the fluctuating part of the friction force and $\theta(s)$ is the stationary whisker angular profile (the brackets indicates a time-averaging). Notice that the right-hand term vanishes in the limit of a straight whisker. Equation (2.26) now becomes:

$$\frac{\partial^2}{\partial s^2} \left(s^4 \frac{\partial^2 u}{\partial s^2} \right) + k^2 s^2 \frac{\partial^2 u}{\partial t^2} = \delta \tilde{T}_f(t) \frac{\partial \sin(\theta(s))}{\partial s} \approx \delta \tilde{T}_f(t) \theta'(s) \quad (2.29)$$

where $\delta \tilde{T}_f(t) = \frac{4}{\pi E \alpha^4 L^2} \delta T_f(t)$. Using equation (2.27), the dynamic equation for each mode is written as:

$$\ddot{q}_i + \omega_i^2 q_i = \frac{\delta \tilde{T}_f}{k^2} \int_{\varepsilon}^1 \theta'(s) V_i(s) ds \quad (2.30)$$

Response to a displacement of the contact point We wish to calculate the response of the whisker to an imposed sequence of displacement of the contact point $u(\varepsilon,t) = h(t)$. The whisker displacement $u(s,t)$ is decomposed as $u(s,t) = u_{massless}(s,t) + u^*(s,t)$, where $u_{massless}(s,t)$ corresponds to the static equilibrium configuration associated with a displacement $h(t)$ at the tip (this profile can also be viewed as the response of a massless whisker to the imposed displacement $h(t)$). In the limit of small displacements, $u(s,t)$ can be approximated as $u_{massless}(s,t) = h(t) \bar{U}(s)$ where $\bar{U}(s)$ is the stationary whisker profile normalized by its value at $s = \varepsilon$. By introducing this decomposition in equation (2.17), one obtains the dynamic equation for $u^*(s,t)$ in the form:

$$\frac{\partial^2}{\partial s^2} \left(s^4 \frac{\partial^2 u^*}{\partial s^2} \right) + k^2 s^2 \frac{\partial^2 u^*}{\partial t^2} = -k^2 \ddot{h} s^2 \bar{U} \quad (2.31)$$

Using the mode-decomposition and the orthogonality of the resonant modes, the amplitude of each mode $q_i(t)$ can be shown to obey the dynamic equation:

$$\ddot{q}_i + \omega_i^2 q_i = -\ddot{h} \int_{\varepsilon}^1 s^2 \bar{U}(s) V_i(s) ds \quad (2.32)$$

Time-sequence of whisker deflection Once the driving signal $f(t)$ is computed as a function of the substrate topography, the dynamics of the whisker can be entirely predicted by integrating the forced harmonic oscillator equation (equation (2.19)). In order to do so, we first need to calculate the Green function $G(t, \tau)$, *i.e.* the response of the system to a force Dirac:

$$\left(\frac{d^2}{dt^2} + 2\zeta\omega_i \frac{d}{dt} + \omega_i^2 \right) G(t, \tau) = \delta(t - \tau) \quad (2.33)$$

The solution reads:

$$\begin{aligned} \text{For } t > \tau: G(t, \tau) &= \frac{1}{\omega_i \sqrt{1 - \zeta^2}} e^{-\zeta\omega_i(t-\tau)} \sin\left(\omega_i \sqrt{1 - \zeta^2}(t - \tau)\right) \\ \text{For } t < \tau: G(t, \tau) &= 0 \end{aligned} \quad (2.34)$$

The amplitude of mode i associated with a driving signal $f(t)$ is then simply obtained by integrating $G(t, \tau)$ for $t < \tau$:

$$q_i(t) = \int_{-\infty}^t \frac{f(t')}{\omega_i \sqrt{1 - \zeta^2}} e^{-\zeta\omega_i(t-t')} \sin\left(\omega_i \sqrt{1 - \zeta^2}(t - t')\right) dt' \quad (2.35)$$

Data analysis

Spectral analysis of mode amplitude We hypothesize that the white-noise characteristics of the substrate topography yields a white-noise driving signal for the forced harmonic equations controlling the whisker dynamics (equation (2.6)). As a result, each mode amplitude is expected to exhibit a Lorentzian power spectrum:

$$S_i(\omega) = \frac{A^2}{(2\omega_i\zeta_i\omega)^2 + (\omega^2 + \omega_i^2)^2} \quad (2.36)$$

where ω_i the resonance pulsation of mode i , ζ_i the damping factor and A the power amplitude. This functional form correctly captures the results in most runs (see *Results*). For the following analysis, we discarded runs where spectra for 1st or 2nd modes were poorly fitted ($R^2 < 0.4$).

Predictions of texture-induced whisker deformations We align $q_{\text{predicted}}$ and q_{measured} in a 50 ms-window in order to maximize the correlation between both temporal series. This allows to account for the uncertainty in the precise location of the contact point relative to the texture. Surrogate data $q_{\text{surrogate}}$ are build from the spectra of predicted data in order to assess the significance of the model predictive capabilities. They exhibit the same amplitude spectrum as the predicted data $q_{\text{predicted}}$ but phases are shuffled across frequencies (Figure IV.15A). If predicted data were time-locked to actual data, this feature would be lost after phase-shuffling. This surrogate-building step is done independently for each trial which guarantees that the threshold of significance has the same meaning regardless of the experimental conditions. We calculate for each of those 200 surrogates the maximal correlation value using a 50 ms-window, as we did for $q_{\text{predicted}}$. A threshold of significance is defined as the 95th percentile of all correlation values obtained with the 200 $q_{\text{surrogate}}$. The prediction is considered successful when the correlation between $q_{\text{predicted}}$ and q_{measured} exceeds this threshold. In order to confirm the relevance of this statistical approach, we also build surrogate textures by shuffling the texture pattern (interval between troughs). We thus obtain surrogate textures without no coherence with respect to the initial texture. From those shuffled topographies, we compute new surrogate predictions $q_{\text{surrogate}}$ and calculate the correlation values between all $q_{\text{predicted}}$ and q_{measured} (after alignment to the correlation peak in a 50 ms-window). The correlation values thus obtained are comparable with those derived from surrogates obtained after phase-shuffling ($p = 0.37 / N = 332$).

Analysis and statistical methods All analyses are done in Matlab 7.6.0 (MathWorks, Natick, MA). Equation solving is done in Mathematica (v8.0, Wolfram Research). Average data is expressed as mean \pm SD unless stated otherwise. All data distributions are examined for normality using Shapiro-Wilk (for $N < 30$) or Kolmogorov-Smirnov (for $N > 30$) test. The significance of differences is set at $\alpha = 0.05$ unless stated otherwise. Statistical significance is evaluated using Mann-Whitney and Kruskal-Wallis test. When significance differences are found with this latter test, Tukey's method for multiple comparisons is used to determine the pairs in the dataset that differ significantly. Correlation is assessed with linear Pearson correlation.

Electrophysiological recordings

Surgical preparation for electrophysiological recordings Experiments were performed in conformity with French (JO 87-848) and European legislation (86/609/CEE). Male Wistar rats ($N = 11$ rats, 302 ± 15 g) were deeply anesthetized (stage III, plane 3) with 3% isoflurane in 1 L/min 80% N_2O - 20% O_2 and placed in a stereotactic frame. Body temperature was maintained at $37^\circ C$ with a feedback-controlled heating pad. The left postero-medial barrel sub-field (PMBSF) was exposed. Following surgery, isoflurane concentration was progressively adjusted (2.5% - 0.6%) to maintain the animal in a lightly anesthetized state (stage III, plane 1-2) based on three criteria: fast ECoG (≥ 5 Hz) oscillations, a stable 1-1.5 Hz respiration rate and a lack of spontaneous movements. After removing the dura, 32 channel silicon probes (Neuronexus, recording size: $177 \mu m^2$, 8 shank geometries) were inserted within cortex. Spike sorting of single units was performed manually using Offline Sorter (Plexon, Texas) on the space defined by the first two dimensions of the spikes shapes PCA. Spike clusters that were clearly separated from the noise cluster were isolated. They were retained as single units if the autocorrelogram displayed at least a 1 ms refractory period and the spike shape was 'physiological' (biphasic) and consistent in time through the cluster. We allowed only a limited drift of the spike shape amplitude during the hour long recordings. We recorded 317 single units and 398 multi-units ($N = 15$ recordings) and retained those with a mean firing rate superior to 1 Hz (143 single units, 289 multi-units) in order to have enough spikes to perform our analysis.

Multi-whisker stimulation The 24 most caudal right whiskers of the rat were simultaneously and independently deflected in the rostro-caudal axis using a custom-built multi-whisker stimulator, allowing the design of various tactile scenes [1]. Whiskers were cut 10 mm long and inserted 5 mm into each whisker stimulator. The resting angle was used as the stimulations zero position. We stimulated the rat whiskers with a 10 s long sequence of whisker deflection simultaneously applied to all whiskers and interlaced with other protocols that were not under the scope of this article. The stimulus was presented 40-100 times. We built the stimulus sequence from the whisker vibrations we recorded in the first part of this work. We used recordings done with 3 different binary textures acquired with high-speed videography (2 kHz) in an anaesthetized rat (β whisker, $\epsilon = 0.29$, $V_{scan} = 100$ mm/s). We extracted the movement of the whisker at 5 mm from its base. We Bessel filtered the stimulus to fit the 0.1-83 Hz bandwidth of the whisker stimulator. The stimulus was well reproduced by the piezoelectric actuators, as verified by measuring the level of correlation between the command and the actual motion ($r = 0.991$) with a laser telemeter (MicroEpsilon, Germany). No noticeable ringing was present in the actuator motion.

Data analysis All analyses were done in Matlab 7.6.0 (MathWorks, Natick, MA). Average data is expressed as mean \pm SD unless stated otherwise. The envelope of the stimulus A was evaluated using the Hilbert transform [22]. We discretized the average firing rates and the envelope of stimulus with bins of 10 ms. We characterized the main frequency of the stimulus $f(t)$ along time (short time Fourier transform spectrogram with window size = 25 ms). The mean

speed of whisker oscillations was the product Af , a salient parameter of whisker vibrations for the animal during behavioral test [176]. We calculated the cross-correlation between both the average firing rate and the stimulus mean speed (Figure IV.17A). We also computed the cross-correlation between shuffled firing rates and the stimulus envelope (300 times for each single and multi-unit recording). A threshold of significance is defined as the 99th percentile of the distribution of all 300 cross-correlograms (example in Figure IV.17A, gray line). We determined as significant the correlation between the stimulus envelope and the observed firing rate when the cross-correlation exhibited a central peak that exceeded the threshold of significance. Firing rate was shifted of one bin to maximize the correlation between Af and the firing rate.

Acknowledgments

We thank L. Estebanez and S. El Boustami for help with the electrophysiological recordings, D. Golomb, V. Ego-Stengel, and L. Bourdieu for helpful comments on the manuscript, P.J. Arduin for help in whisker tracking, JY. Tiercelin and P. Parra for technical help.

Legends

Figure 1: Measurements of whisker vibrations during friction with a texture. (A) Sketch of the experimental set-up. A white-noise texture (1D random square-wave grating) is mounted onto a linear motorized stage moving at fixed velocity. The animal is positioned at a controlled skin-texture distance. A bird’s-eye view camera records images of the whiskers sweeping past textures with a powerful backlight placed below the snout. (B) Example frame taken from a movie (video rate 2 kHz, aperture time: 1/3000 s, pixel resolution: 95 μm). Result of whisker tracking for whisker β and C1 is superimposed (white line) on the frame. C2 whisker is out of focus and could not be tracked. The white square indicates the region illustrated in Figure 2A. (C) Whiskers as truncated tapered rods. Whisker diameters are extrapolated down to zero in order to obtain the non-truncated whisker length. Measured diameters are plotted with colored lines and extrapolated diameters are plotted in black dashed lines. Ends of non-truncated whiskers are indicated by open circles.

Figure 2: Deterministic motion of whiskers in friction with a texture. (A) Motion of the whisker. Left panel: The region shown is the magnification of the white square in Figure 2B. Each colored trace indicates the instantaneous whisker profile extracted from a given frame. The black trace is a single node trajectory. Right panel: x- and y-displacement of the node highlighted in the left panel. (B) y-displacement of a single node tracked on whisker C2 for several runs under identical conditions (texture, speed, radial distance). Different bouts are presented (colored traces) for the same portion of texture (lower trace). Numbers on the left side of each trace are the correlation factors computed between each run and the motion averaged across the 5 runs (black trace at the bottom). (C) Distribution of correlation factors between each run and the average motion (N = 4 experiments; 5 runs each). The red square is the median of the data.

Figure 3: Stationary profiles of whiskers during frictional contact. (A) Scheme of the whisker in frictional contact with a texture. The whisker is submitted to a normal force F and a tangential frictional force μF applied at location $s = \varepsilon$. The angle at the base of the whisker is fixed ($\theta_{base} = \theta_{max}$). The follicle is represented as a gray rectangle (B) Theoretical stationary whisker profiles (white lines) are shown for whiskers β and C1. Extrapolated whisker profiles used to extract the contact point position at $\theta(\varepsilon) = 0$ are indicated with red dashed lines.

Figure 4: Mode-decomposition of whisker deformations. (A) Schematic view of the texture-induced deformation (pink line) superimposed on the stationary whisker profile (black line), resulting in the instantaneous whisker position (red line). (B) Examples of the 1st, 2nd and 3rd modes (contact point position $\varepsilon = 0.31$). For the sake of visualization, mode profiles are normalized by their minimum. The colour code for the 3 modes is conserved across figures. The dashed gray lines represent the extreme points of the tracked whisker near the base (right) and the texture (left). (C) Example of mode-decomposition for one frame (Whisker β , speed: 100 mm/s) (same sweep as in Figure 2). The black line is the texture-induced displacement of the whisker obtained by subtracting the stationary profile. The magenta line is the fitted linear combination of the 3 modes predicted by the model (shown in A). Individual weighted modes are also represented (same colour as in A). Inset: Whisker deformations for different frames 7 ms before and after the example illustrated in the main panel (1 trace each ms; 15 whisker deformations from cold (- 7 ms) to hot colours (+ 7 ms)). The black arrow represents the point in time of the main panel. (D) Segment of the temporal series for each of the 3 modes shown in C. Colored crosses correspond to the weights of the three modes shown in inset in C.

Figure 5: Spectral analysis of mode temporal series and extraction of whisker dynamic parameters. (A) Mode power spectra (black line) are fitted with a lorentzian function (red thick line) (sweep of Figure 2 and IV.11). From top to bottom, 1st, 2nd, and 3rd modes. Inset: Power spectrum of the y-displacement of a single node on the whisker. (B) The 1st-mode frequency (fundamental resonance frequency FRF) as a function of the normalized position of the contact point. (C) Adimensional pulsation $\kappa = k\omega$ for 1st (crosses) and 2nd (triangles) modes (1st mode

$N = 503$, $R^2 = 0.62$; 2^{nd} mode $N = 531$; $R^2 = 0.79$). Thick black curves are the theoretical predictions for the 1^{st} (lower) and 2^{nd} (upper) modes. See the text for the evaluation of k . The purple data corresponds to a single experiment (C1 whisker). For this whisker, we indicated the actual frequency scale on the right. The filled and open arrows on the right indicate the κ_1^{air} and κ_2^{air} , respectively, for an isolated whisker oscillating in the air (see text for values).

Figure 6: Scheme of the whisker/texture frictional contact. The microscopic contact angle formed between the substrate and the whisker varies with the position x of the contact along the substrate, creating fluctuations in the frictional tangential force induced by the texture whereas the normal force \tilde{F} is constant.

Figure 7: Prediction of texture-induced deformations. (A) Scheme of the whisker contact point as it passes over a trough. Left panel: Change of configuration of the whisker/texture contact. Right panel: Variation of $h'_{contact}$ during the event described in the left panel. (B) One example of observed ($q_{measured}$ in black) and predicted ($q_{predicted}$ in red) 1^{st} -mode temporal series for one given topography. The corresponding texture topography and $h'_{contact}$ are displayed at the top. Number on the right side is the correlation factor computed between the observed and predicted signal; the correlation value is computed for the entire sweep (35 cm) and not restricted to the segment shown (7 cm). (C) Different case studies: from top to bottom, observed ($q_{measured}$ in black) and predicted ($q_{predicted}$ in red) 1^{st} -mode temporal series. (D) Correlograms computed over a 1 second-sliding window between $q_{predicted}$ and $q_{measured}$ (red lines). Top to down panels correspond to examples in B, *i.e.* increasing overall correlation value. Thirty correlograms computed with surrogate data are plotted in blue for each example. The significance threshold determined with phase-shuffled surrogates is in magenta. The vertical gray line indicates the centre position of the 7 cm-segments shown in B.

Figure 8: Prediction across whiskers. (A) Example of a phase-shuffled surrogate. Both predicted and surrogate 1^{st} -mode amplitude signal ($q_{surrogate}$ and $q_{predicted}$) have the same frequency spectrum but phase content is destroyed in $q_{surrogate}$. (B) Distribution of correlation values between predicted and measured 1^{st} -mode amplitude $q_1(t)$ for successful ($N_{successful} = 203$) and failed predictions ($N_{failed} = 129$). (C) Rate of successfully predicted sweeps across whiskers and experiments (average rate of successful prediction across experiments is 61%).

Figure 9: Response of barrel cortex neurons to texture-induced whisker oscillations. (A) Response of a single unit during replays of texture-induced whisker movements. Left panel, from top to bottom: raster plot (92 trials), firing rate (red line, bin size = 10 ms), replayed stimulus (blue line), and computed Af (black line). Right panel: zoom of the shaded region in the left panel. The corresponding portion of texture topography is displayed below. (B) Average discharge for 30 simultaneously recorded single units in one animal (colored histograms) and mean speed Af (black lines). Neurons are sorted by ascending mean firing rate (top to bottom). Mean speed was rescaled for scaling with neuronal firing rates. The shaded rectangle indicates the region magnified in C. (C) Neuronal firing rate (red histogram) follows mean speed Af of the whisker movement (black line) (bin size = 10 ms). Same example than in A. Peaks in Af elicits more response than expected.

Figure 10: Correlation between neuronal firing rate and whisker mean speed. (A) Supra-linear relationship between mean speed and firing rate (neuron shown in Figure IV.16A and C). Dashed line shows the polynomial fit $\alpha(Af)^2 + \beta$ (with $\alpha = 3.0 \cdot 10^{-7} AP.s.\mu m^{-2}$ and $\beta = 1.8 AP.s^{-1}$). Inset: cross-correlogram between firing rate and mean speed for the neuron shown in (A). Grey line indicates the significance threshold (see *Methods*). Central peak in the cross-correlogram exceeds this threshold, indicating the firing rate of this unit is texture modulated. (B) Distribution of α for single units and multi-units with texture-modulated firing rate.

Figures

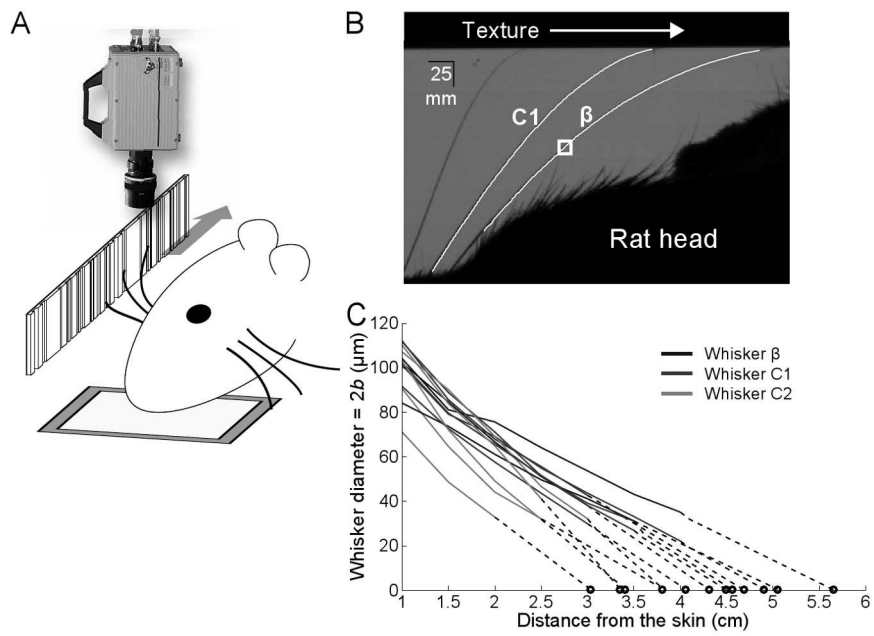


Figure IV.8:

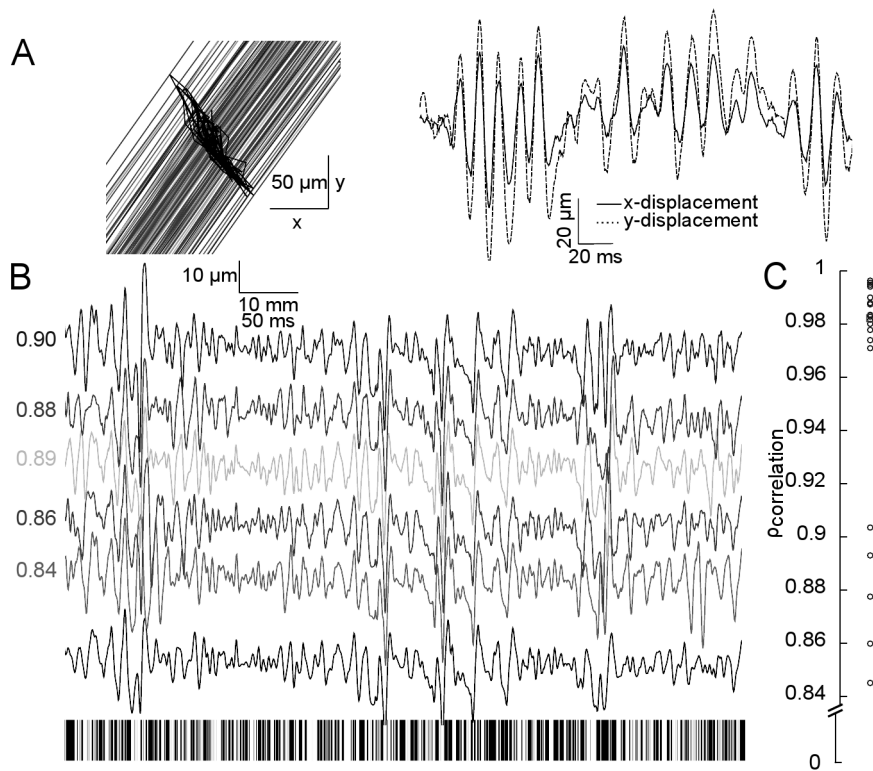


Figure IV.9:

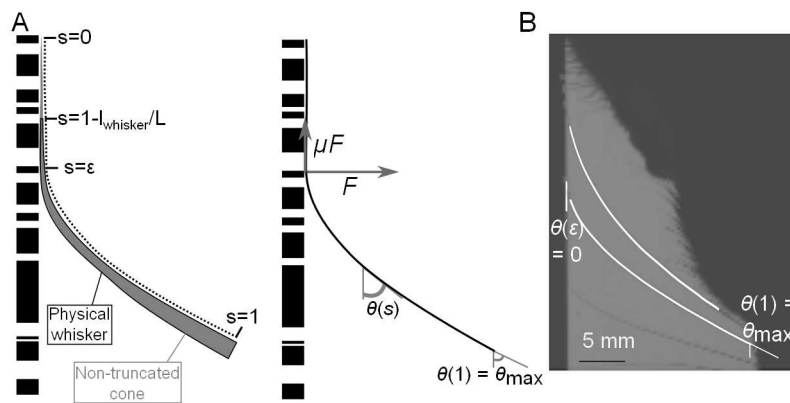


Figure IV.10:

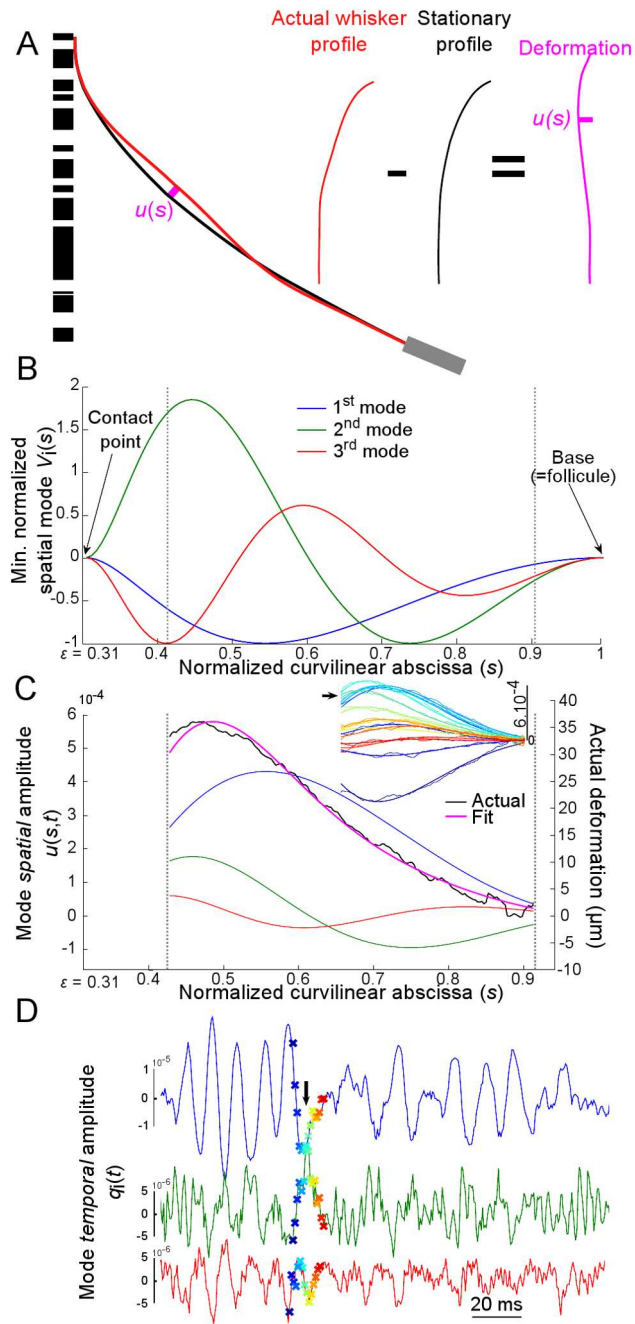


Figure IV.11:

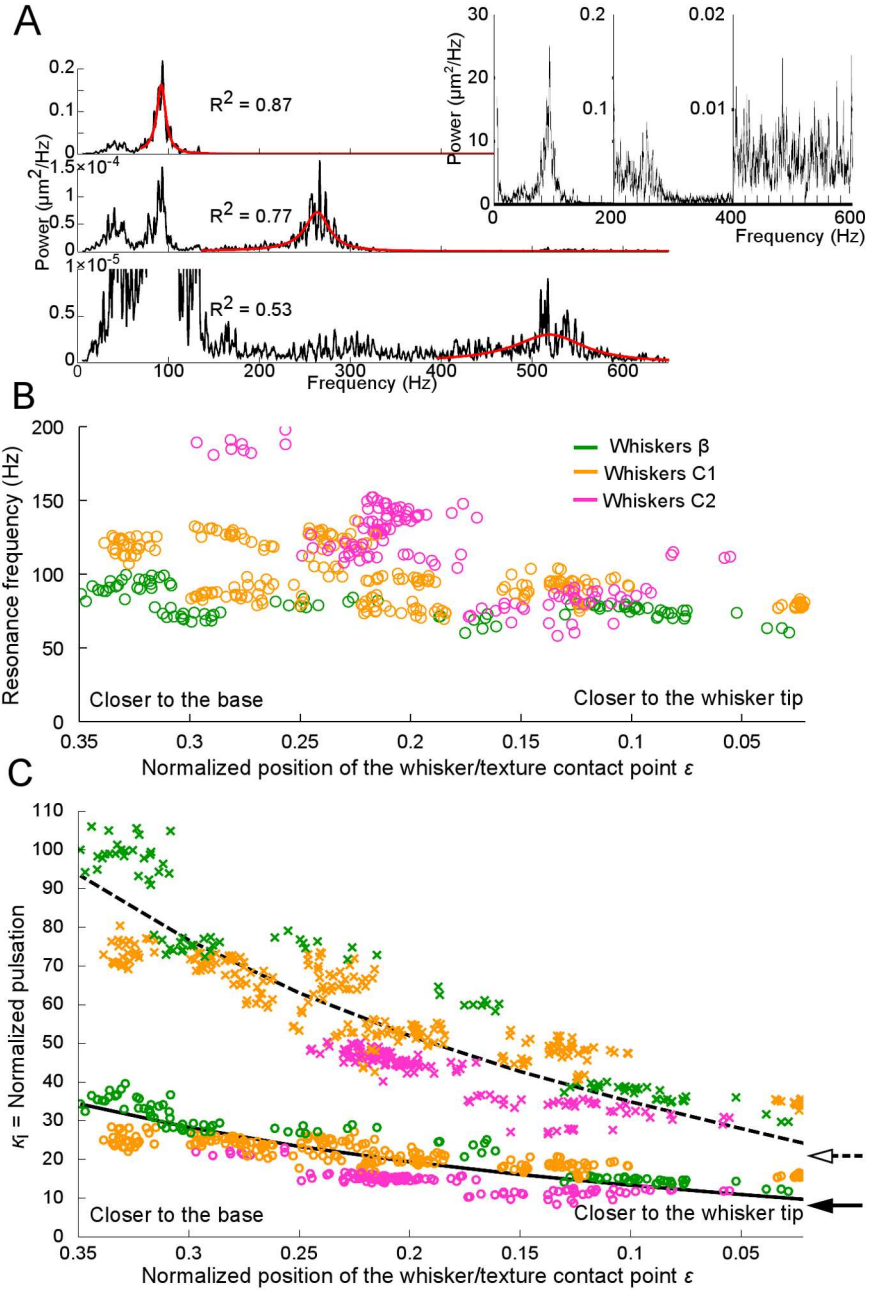


Figure IV.12:

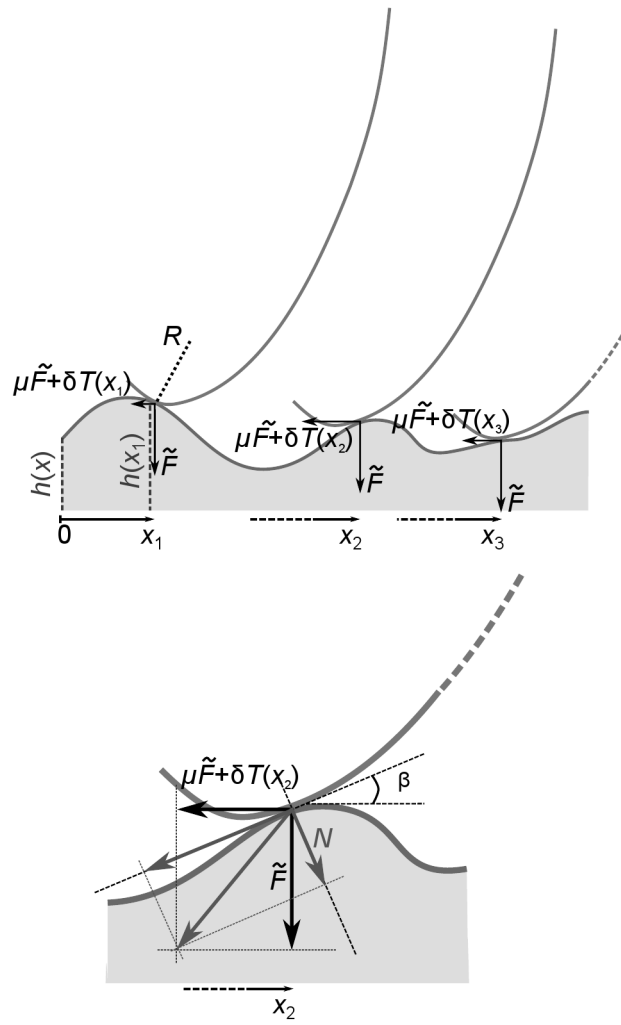


Figure IV.13:

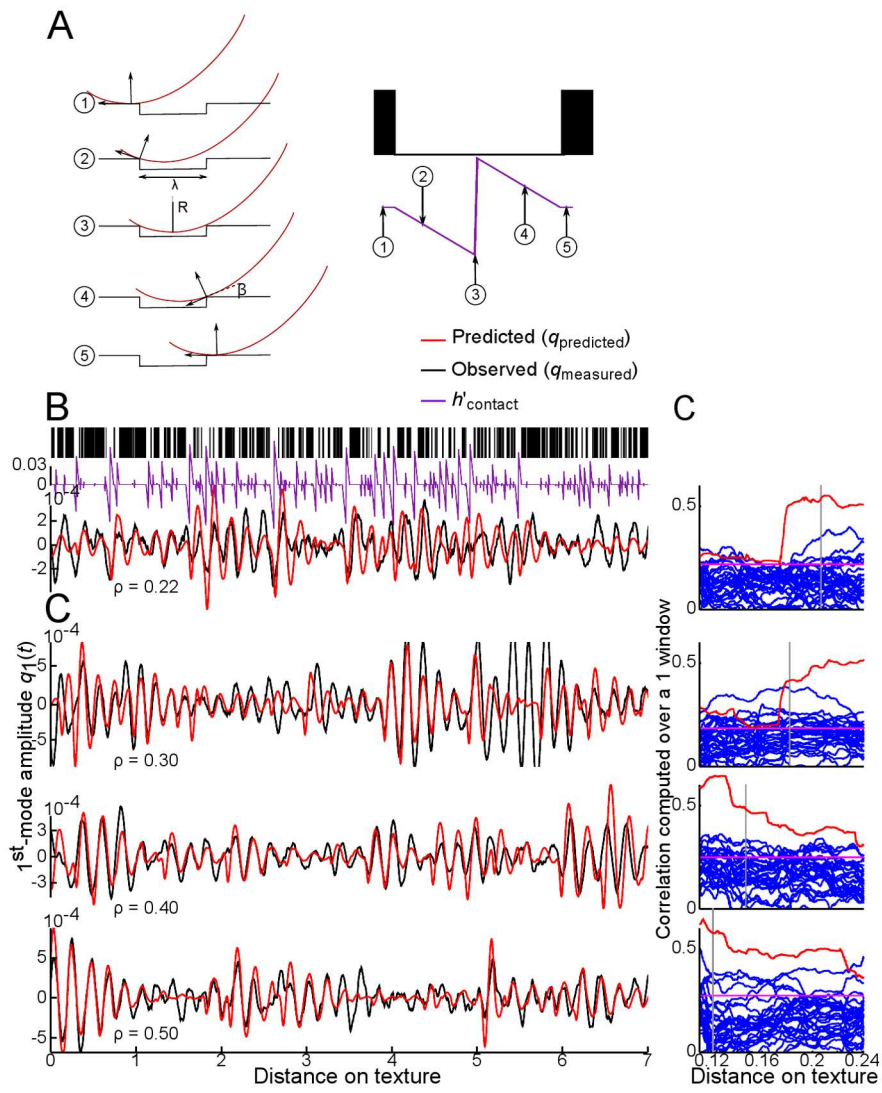


Figure IV.14:

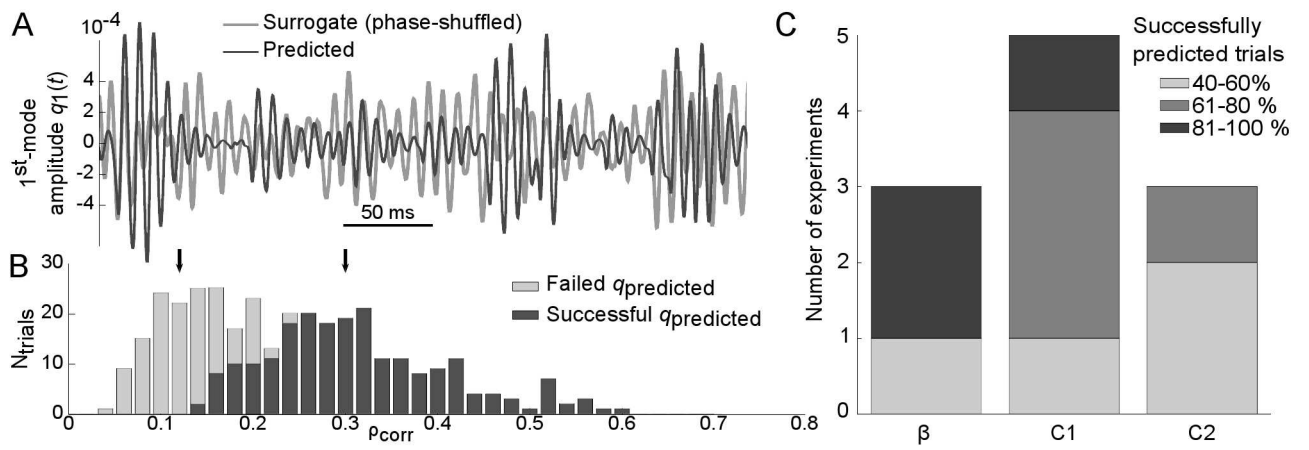


Figure IV.15:

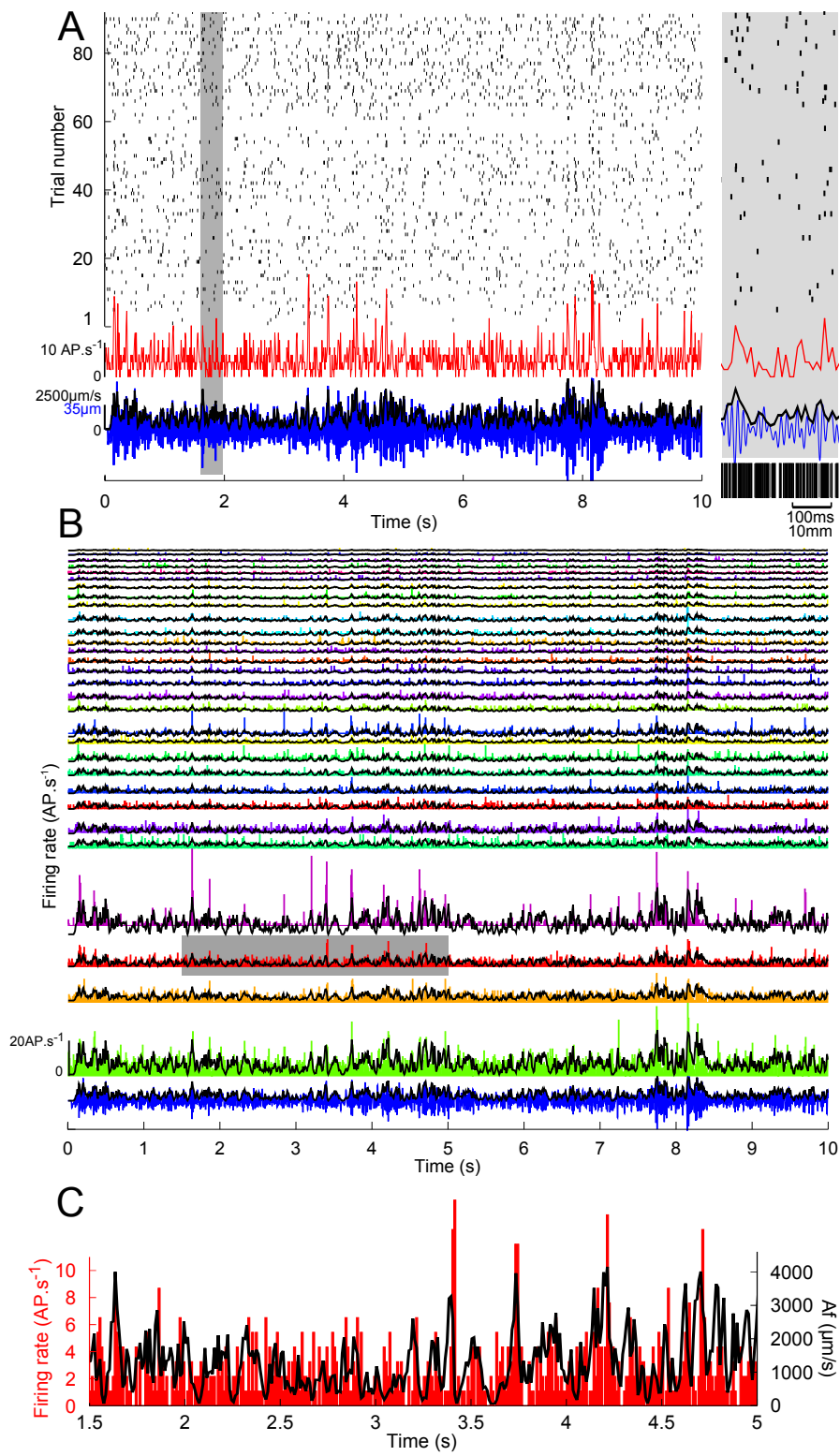


Figure IV.16:

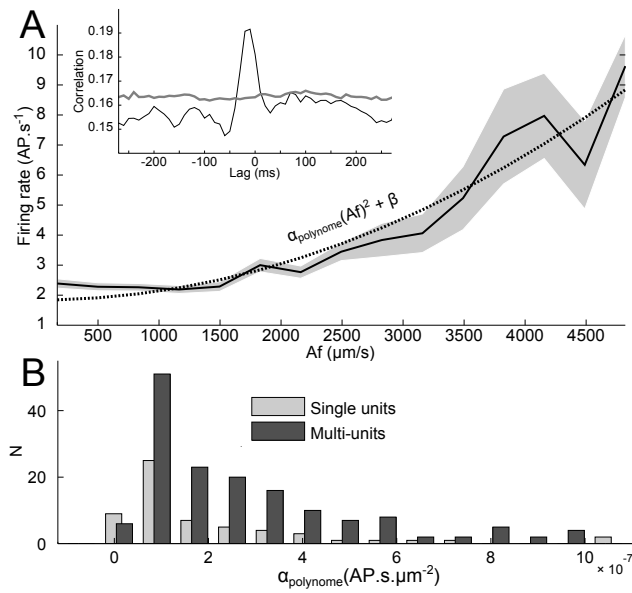


Figure IV.17:

3 Discussion

3.1 Perception de texture chez l'homme

Nous avons distingué les macro-textures de micro-textures de par leur granulométrie (en 1.1.3). Katz, en travaillant sur la perception tactile humaine, avait déjà séparé en 1925 les textures grossières (les textes en Braille notamment) des textures fines [194]. Cette classification était basée sur l'idée que les textures de la première catégorie seraient encodées par leur éléments spatiaux (espacement des bosses, taille des défauts) tandis que les secondes seraient transduites principalement par les vibrations de la peau, c'est-à-dire selon un codage temporel. Cette idée a été reprise des décennies plus tard et la théorie du duplex, la plus en vogue à l'heure actuelle sur l'encodage des textures chez l'homme, reprend l'intuition de Katz. L'une des études allant le plus en faveur de cette théorie fut la découverte que la perception de textures fines (rugosité $< 100 \mu\text{m}$) était très dégradée en l'absence de déplacement relatif entre le doigt et le substrat alors que pour des textures plus rugueuses, la perception était possible même en l'absence de mouvement [195].

Pour cette catégorie de textures (plus rugueuses donc), le codage spatial est médié par les cellules de Merkel. La perception que des sujets humains ont de la rugosité est ainsi corrélée à la différence d'activité entre cellules de Merkel distantes d'environ 2 mm dans la peau [196]. L'espacement entre les défauts du substrat ($>100 \mu\text{m}$) est encodé par les variations d'activité de ces mécanorécepteurs lors du défilement de la texture sur le doigt [197]. D'un autre côté, les terminaisons de Pacini, quoique plus profondes dans l'épaisseur de l'épiderme que les terminaisons de Merkel [70], encoderaient temporellement la granulométrie des textures fines (période spatiale $< 100 \mu\text{m}$) [198]. Notamment, la saturation des terminaisons de Pacini empêche la discrimination de textures fines [199]. De la même manière que les vibrisses effectuent un traitement préneuronal des caractéristiques tactiles des objets touchés, le doigt filtre les vibrations qui vont atteindre les mécanorécepteurs. Une étude réalisée à l'aide d'un capteur de force monté dans un doigt biomimétique a montré que les empreintes digitales de la peau pourraient augmenter les microvibrations générées par les textures dans la gamme de fréquences auxquelles sont sensibles les récepteurs de Pacini [174]. Ce résultat a été confirmé ultérieurement par des enregistrements des vibrations se propageant sur la peau de l'avant-bras durant le frottement du doigt sur des papiers de verre de granulométrie différente [200]. La période spatiale des vibrations mesurées était approximativement celles de empreintes digitales (0.3 mm) pour les différents papiers de verre utilisés, ce qui correspond à des fréquences de l'ordre de 300 Hz pour des vitesses typiques de glissement du doigt sur des textures (10 cm/s) [174].

Malgré l'homologie d'identité entre les mécanorécepteurs à la base des vibrisses et dans la main humaine, leur rôle dans l'encodage des textures semble toutefois différent. Alors que les mécanorécepteurs SA1 (Merkel) encodent spatialement les macro-textures dans la main humaine, il semble au contraire qu'ils soient superflus dans la discrimination de ce type de textures chez la souris [189]. L'augmentation élevée de décharge des cellules SA1 chez le rat lors du contact avec une texture indiquerait alors que les cellules de Merkel encoderaient les textures plus fines chez le rongeur [155, 83]. De plus, suite à l'invalidation de l'hypothèse de codage par résonance dans le système vibrissal [30], les schémas proposés d'encodage de la granulométrie des textures suggèrent des visions plutôt temporelles du codage. Le fait que les rats éprouvent plus de difficulté à résoudre des tâches de discrimination de texture lors de la coupe de certaines vibrisses indique qu'il pourrait y avoir en parallèle un codage spatial mis en jeu (cf. Table IV.1). Nous pensons notamment aux macro-textures où des différences d'activité entre mécanorécepteurs de follicules voisins pourraient être mises en jeu, par analogie avec les différences d'activité entre mécanorécepteurs proches dans la peau.

La distance radiale entre la base de la vibrisse et le substrat détermine la courbure de la vibrisse au contact. Cette courbure locale est un paramètre critique car il définit la résolution

spatio-temporelle que la vibrisse atteint durant son passage sur une texture. Il a été observé que les performances de discrimination durant une tâche de discrimination de texture augmentent quand les vibrisses sont moins courbées sur le substrat [112]. Il semble donc que le rat minimise la force exercée par ses vibrisses sur le substrat. Un sujet humain module aussi la pression de son doigt : sur une topographie en relief, le doigt est moins appuyé que sur des motifs en creux [201].

3.2 Perception de textures auditives

Les textures peuvent être vues comme une superposition ou une séquence d'événements individuels, plus ou moins similaires. Ce point de vue peut être défendu pour plusieurs modalités sensorielles. Pour les stimuli visuels, la texture d'un objet va correspondre à un continuum de motifs visuels répétés (barre, point,...) tandis qu'au niveau auditif, les textures sont des processus sonores stationnaires, dont les métriques statistiques restent constantes au fil du temps en raison de la répétition d'un motif constant [178] : les craquements du bois pour le feu, le bruit des gouttes pour la pluie, un pas pour une foule en déplacement dans une gare, la stridulation des cigales ou des grillons l'été,... Dans notre étude, nous évoquons la possibilité que les événements de haute vitesse et haute accélération ne soient pas le seul signal relatif à la granulométrie d'une texture. En effet, comme nous l'avons précédemment évoqué (1.2), le nombre d'événements de stick-slip ne suffit pas par exemple à expliquer les essais manqués lors d'une tâche de discrimination de texture [28]. McDermott et al. ont démontré que, pour les textures auditives, les statistiques simples de l'enveloppe, son contenu fréquentiel ainsi que ses modulations sont suffisantes pour synthétiser des textures auditives artificielles similaires pour l'oreille humaine aux textures originales [178]. L'enveloppe des oscillations peut donc donner des informations pertinentes sur la texture, notamment dans notre cas sur sa topographie.

Cinquième partie

DISCUSSION GÉNÉRALE

Au terme de ce manuscrit, nous résumons les différents résultats que nous avons exposé et resitué dans le corpus des connaissances actuelles. Le fruit de ces 4 années de travail sur la récolte d'information tactile par le rat ont permis de mettre en évidence :

- une modulation du whisking par l'animal en fonction de sa vitesse de locomotion. Plus l'animal se déplace vite, plus ses vibrisses sont protractées, accompagné d'une diminution de l'amplitude du whisking. Cette observation est complémentaire d'autres types de contrôle du whisking déjà mis en évidence dans la littérature.
- des ondes de déformation se propageant rapidement sur la vibrisse suite à un choc. Malgré leur petite amplitude, il est raisonnable de penser que ces oscillations vibrissales à haute fréquence signalent des événements particuliers, tel qu'un contact ou un détachement.
- un couplage mécanique entre une vibrisse et le follicule voisin via le tissu mystacial. Nous devons tester si ce phénomène de dissipation d'énergie mécanique revêt un sens physiologique pour les mécanorécepteurs des follicules.
- un mécanisme de transduction préneuronal des textures, notamment de leur topographie. Le cadre théorique que nous avons développé permet de prédire les oscillations vibrissales en réponse à un substrat finement texturé. La vitesse moyenne de ces oscillations semble être un paramètre pertinent pour le cortex somatosensoriel.

Nous avons discuté de manière générale ces différents résultats à la fin de chacune des parties associées de ce manuscrit (III,4 et IV,3). Nous ne reprenons pas ces éléments de discussion ici mais souhaitons brièvement élargir notre propos en guise de conclusion.

1 Espace perceptuel du toucher

Durant l'écriture de cette thèse, il nous a semblé que les données connues portant sur la perception tactile chez le rat peuvent être mises en relation avec des observations faites chez d'autres animaux, depuis le phoque jusqu'à l'humain en passant par la musaraigne ou le poisson électrique. C'est, nous trouvons, quelque chose de rassurant et d'assez plaisant dans le sens où cela montre que la recherche fondamentale, même sur des thématiques qui peuvent paraître parfois isolées, constitue un réseau dense et cohérent de connaissances, visant à établir un cadre général de compréhension de phénomènes (dans notre cas de la perception).

L'examen des études réalisées chez l'être humain nous fournit des pistes pour les domaines de recherche où l'étude du système vibrissal pourrait se révéler complémentaire. L'espace perceptuel du sens tactile n'est pas circonscrit à la rugosité des surfaces. Chez l'humain, des travaux ont été conduits sur la perception de dureté ou d'adhésivité d'un substrat [202] ou encore sur l'effet de l'humidification de la peau durant le toucher [203]. C'est sans aucun doute une direction d'étude possible pour les investigations conduites chez le rat. Puisque les mécanorécepteurs à la base des vibrisses sont capables de détecter des forces minuscules appliquées au niveau du follicule, la compliance d'un substrat pourrait être évaluée en sondant une surface par de légères pressions des vibrisses. Nous avons aussi discuté précédemment d'un mécanisme possible d'estimation de l'adhésivité d'un substrat (Partie III,2). Plus une surface est adhésive, plus le détachement de la vibrisse après un contact pourrait être retardé (voir Figure III.14). Ces autres dimensions de l'espace perceptuel du toucher doivent auparavant être testées comportementalement, afin de déterminer quels sont les paramètres pertinents de cet espace pour le rongeur.

2 Perception de la forme

La théorie du gestaltisme prône que nous n'avons pas de perceptions isolées mais que l'unité signifiante de la perception est la forme globale – le gestalt – qui conjugue l'ensemble des attributs perceptifs d'un objet, tel que sa couleur, sa texture, ses contours – ses qualia. L'exemple

classiquement rappelé est l'invariance de la perception d'un objet présent dans le champ visuel, quel que soit sa position sur la rétine. Gibson a établi les mêmes postulats pour la perception haptique en montrant que la perception d'un objet posé sur la peau est invariante de sa localisation sur la paume de la main [204]. Ce même travail avançait la nécessité d'un mouvement actif de la main sur un objet pour percevoir sa forme. Une étude ultérieure a toutefois démontré que ce n'est pas la perception active qui était nécessaire à la reconnaissance d'un objet. En effet, le déplacement d'un objet sur la main par un agent extérieur, selon le même trajet qu'observé durant la perception active lorsque le sujet bouge lui-même sa main, permet de maintenir la perception de la forme [205]. Il y a donc nécessité d'un mouvement relatif entre l'objet et la main.

Par ailleurs, comme nous l'avons déjà discuté, il n'est pas encore élucidé si la perception active (*whisking*) est une condition nécessaire à la reconnaissance de texture chez le rongeur (Partie II,3.3). Par contre, chez l'homme, les textures grossières sont perçues sans nécessité de mouvement entre la main et la surface (Partie IV,3.1). Les textures plus fines nécessitent un déplacement relatif du doigt par rapport à la texture. De manière intéressante, la perception des textures est invariante de la vitesse de la main à condition que la main elle-même se déplace ou soit déplacée par un agent extérieur [206]. Quand seul le substrat se déplace, le sujet ne peut affranchir sa perception de la vitesse relative entre son doigt et la surface.

Enfin, la perception que nous pouvons construire s'étend en dehors de notre corps, quand la récolte d'information tactile est effectuée par l'intermédiaire d'un senseur externe. La canne est ainsi à l'aveugle ce qu'est la vibrisse au rat, malgré le caractère artificiel du senseur. Mais il est possible d'estimer la rugosité d'une texture à l'aide d'une sonde aussi chez les sujets non malvoyants [202]. Ceux-ci portent des jugements quantitatifs sur la rugosité du substrat très similaires que le toucher soit indirect (via une sonde) ou direct (via le doigt). Encore plus surprenant : je perçois le relief de la route quand je conduis une voiture ; quand j'écris, je ressens le contact de la pointe du stylo avec le papier, sa rugosité, sa dureté et sa friction. La perception de la forme peut donc se construire de manière totalement intégrée pour des conditions de toucher très différentes.

Dans le système tactile, la théorie du gestaltisme est donc plus que jamais confrontée à la manière dont le système sensoriel récolte des informations sur les objets touchés. La vitesse de la main ou de la vibrisse, la pression sur le substrat, le toucher direct ou indirect,... sont autant de variables qui doivent par exemple être prises en compte par le système nerveux pour construire une perception unifiée de l'objet. Le toucher et la vision génèrent, via la récolte d'information qu'ils font du monde extérieur, des percepts. Les sujets humains sont capables de rattacher de tels percepts (visuel, auditif, tactile,...) à un concept, ce dernier n'étant pas spécifique d'une modalité sensorielle. Le passage du percept à une représentation abstraite et amodale engage des aires cérébrales communes aux différentes modalités. A terme, l'étude de la perception doit donc logiquement s'acheminer vers des problématiques de plus haut niveau, telle que la construction par le système nerveux de concepts abstraits, voire d'idées.

Références

- [1] Vincent Jacob, Luc Estebanez, Julie Le Cam, Jean-Yves Tiercelin, Patrick Parra, Gerard Paresys, and Daniel E Shulz. The matrix : a new tool for probing the whisker-to-barrel system with natural stimuli. *J Neurosci Methods*, 189(1) :65–74, May 2010.
- [2] M Brecht and Merzenich. Functional architecture of the mystacial vibrissae. *Behav Brain Res.*, 84(1-2) :81–97, 1997.
- [3] B. T. Fundin, F. L. Rice, K. Pfaller, and J. Arvidsson. The innervation of the mystacial pad in the adult rat studied by anterograde transport of hrp conjugates. *Exp Brain Res*, 99(2) :233–246, 1994.
- [4] F. L. Rice, B. T. Fundin, J. Arvidsson, H. Aldskogius, and O. Johansson. Comprehensive immunofluorescence and lectin binding analysis of vibrissal follicle sinus complex innervation in the mystacial pad of the rat. *J Comp Neurol*, 385(2) :149–184, Aug 1997.
- [5] Jeong-Nam Kim, Ki-Seok Koh, Eun Lee, Soon-Cheol Park, and Wu-Chul Song. The morphology of the rat vibrissal follicle-sinus complex revealed by three-dimensional computer-aided reconstruction. *Cells Tissues Organs*, 193(3) :207–214, 2011.
- [6] B. T. Fundin, K. Pfaller, and F. L. Rice. Different distributions of the sensory and autonomic innervation among the microvasculature of the rat mystacial pad. *J Comp Neurol*, 389(4) :545–568, Dec 1997.
- [7] J. Dorfl. The musculature of the mystacial vibrissae of the white mouse. *J Anat*, 135(Pt 1) :147–154, Aug 1982.
- [8] Sebastian Haidarliu, Erez Simony, David Golomb, and Ehud Ahissar. Muscle architecture in the mystacial pad of the rat. *Anat Rec (Hoboken)*, 293(7) :1192–1206, Jul 2010.
- [9] Dan N Hill, Roberto Bermejo, H. Philip Zeigler, and David Kleinfeld. Biomechanics of the vibrissa motor plant in rat : rhythmic whisking consists of triphasic neuromuscular activity. *J Neurosci*, 28(13) :3438–3455, Mar 2008.
- [10] Sebastian Haidarliu, Erez Simony, David Golomb, and Ehud Ahissar. Collagenous skeleton of the rat mystacial pad. *Anat Rec (Hoboken)*, 294(5) :764–773, May 2011.
- [11] R. Blythe Towal, Brian W Quist, Venkatesh Gopal, Joseph H Solomon, and Mitra J Z Hartmann. The morphology of the rat vibrissal array : a model for quantifying spatio-temporal patterns of whisker-object contact. *PLoS Comput Biol*, 7(4) :e1001120, Apr 2011.
- [12] J. Dorfl. The innervation of the mystacial region of the white mouse : A topographical study. *J Anat*, 142 :173–184, Oct 1985.
- [13] F. L. Rice, A. Mance, and B. L. Munger. A comparative light microscopic analysis of the sensory innervation of the mystacial pad. i. innervation of vibrissal follicle-sinus complexes. *J Comp Neurol*, 252(2) :154–174, Oct 1986.
- [14] David Kleinfeld and Martin Deschenes. Neuronal basis for object location in the vibrissa scanning sensorimotor system. *Neuron*, 72(3) :455–468, Nov 2011.
- [15] MA Neimark, ML Andermann, JJ Hopfield, and CI Moore. Vibrissa resonance as a transduction mechanism for tactile encoding. *J Neurosci*, 23(16) :6499–6509, Jul 2003.
- [16] Per Magne Knutsen, Dori Derdikman, and Ehud Ahissar. Tracking whisker and head movements in unrestrained behaving rodents. *J Neurophysiol*, 93(4) :2294–2301, Apr 2005.
- [17] Per Magne Knutsen, Armin Biess, and Ehud Ahissar. Vibrissal kinematics in 3d : tight coupling of azimuth, elevation, and torsion across different whisking modes. *Neuron*, 59(1) :35–42, Jul 2008.

- [18] Rune W Berg and David Kleinfeld. Rhythmic whisking by rat : retraction as well as protraction of the vibrissae is under active muscular control. *J Neurophysiol*, 89(1) :104–117, Jan 2003.
- [19] R. Blythe Towal and Mitra J Hartmann. Right-left asymmetries in the whisking behavior of rats anticipate head movements. *J Neurosci*, 26(34) :8838–8846, Aug 2006.
- [20] Ben Mitchinson, Chris J Martin, Robyn A Grant, and Tony J Prescott. Feedback control in active sensing : rat exploratory whisking is modulated by environmental contact. *Proc Biol Sci*, 274(1613) :1035–1041, Apr 2007.
- [21] Robyn A Grant, Ben Mitchinson, Charles W Fox, and Tony J Prescott. Active touch sensing in the rat : anticipatory and regulatory control of whisker movements during surface exploration. *J Neurophysiol*, 101(2) :862–874, Feb 2009.
- [22] Daniel N Hill, John C Curtis, Jeffrey D Moore, and David Kleinfeld. Primary motor cortex reports efferent control of vibrissa motion on multiple timescales. *Neuron*, 72(2) :344–356, Oct 2011.
- [23] Per Magne Knutsen and Ehud Ahissar. Orthogonal coding of object location. *Trends Neurosci*, 32(2) :101–109, Feb 2009.
- [24] J. Alexander Birdwell, Joseph H Solomon, Montakan Thajchayapong, Michael A Taylor, Matthew Cheely, R. Blythe Towal, Jorg Conradt, and Mitra J Z Hartmann. Biomechanical models for radial distance determination by the rat vibrissal system. *J Neurophysiol*, 98(4) :2439–2455, Oct 2007.
- [25] Daniel H O’Connor, Nathan G Clack, Daniel Huber, Takaki Komiyama, Eugene W Myers, and Karel Svoboda. Vibrissa-based object localization in head-fixed mice. *J Neurosci*, 30(5) :1947–1967, Feb 2010.
- [26] D. J. Simons. Temporal and spatial integration in the rat si vibrissa cortex. *J Neurophysiol*, 54(3) :615–635, Sep 1985.
- [27] Vincent Jacob, Julie Le Cam, Valerie Ego-Stengel, and Daniel E Shulz. Emergent properties of tactile scenes selectively activate barrel cortex neurons. *Neuron*, 60(6) :1112–1125, Dec 2008.
- [28] Yanfang Zuo, Igor Perkon, and Mathew E Diamond. Whisking and whisker kinematics during a texture classification task. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 366(1581) :3058–3069, Nov 2011.
- [29] Jason Ritt, ML Andermann, and Chris I Moore. Embodied information processing : vibrissa mechanics and texture features shape micromotions in actively sensing rats. *Neuron*, 57(4) :599–613, Feb 2008.
- [30] Jason Wolfe, Dan N Hill, Sohrab Pahlavan, Patrick J Drew, David Kleinfeld, and Daniel E Feldman. Texture coding in the rat whisker system : slip-stick versus differential resonance. *PLoS Biol*, 6(8) :e215, Aug 2008.
- [31] Ehsan Arabzadeh, Erik Zorzin, and Mathew E Diamond. Neuronal encoding of texture in the whisker sensory pathway. *PLoS Biol*, 3(1) :e17, Jan 2005.
- [32] Eran Lottem and Rony Azouz. Mechanisms of tactile information transmission through whisker vibrations. *J Neurosci*, 29(37) :11686–11697, Sep 2009.
- [33] Shantanu P Jadhav, Jason Wolfe, and Daniel E Feldman. Sparse temporal coding of elementary tactile features during active whisker sensation. *Nat Neurosci*, May 2009.
- [34] Rocci G. Pisano and Tracy I. Storer. Burrows and feeding of the norway rat. *Journal of mammalogy*, 29 :374–383, 1948.
- [35] Luis Nieder, Mara Cagnin, and Vittorio Parisi. Burrowing and feeding behaviour in the rat. *Animal Behaviour*, 30 :837–844, 1982.

- [36] L. K. Takahashi and R. K. Lore. Foraging and food hoarding of wild *rattus norvegicus* in an urban environment. *Behav Neural Biol*, 29(4) :527–531, Aug 1980.
- [37] D. Birch and G. H. Jacobs. Behavioral measurements of rat spectral sensitivity. *Vision Res*, 15(6) :687–691, Jun 1975.
- [38] G. H. Jacobs, J. A. Fenwick, and G. A. Williams. Cone-based vision of rats for ultraviolet and visible lights. *J Exp Biol*, 204(Pt 14) :2439–2446, Jul 2001.
- [39] Jess F. Deegan and Gerald H. Jacobs. On the identity of the cone types of the rat retina. *Exp. Eye Res.*, 56 :375–377, 1993.
- [40] H. R. Schiffman, R. Lore, J. Passafiume, and R. Neeb. Role of vibrissae for depth perception in the rat (*rattus norvegicus*). *Anim Behav*, 18(2) :290–292, May 1970.
- [41] S. E. Gregoire and D. E. Smith. Mouse-killing in the rat : effects of sensory deficits on attack behaviour and stereotyped biting. *Anim Behav*, 23(1) :186–191, Feb 1975.
- [42] P D N. Favaro, T. S. Gouvêa, S. R. de Oliveira, N. Vautrelle, P. Redgrave, and E. Comoli. The influence of vibrissal somatosensory processing in rat superior colliculus on prey capture. *Neuroscience*, 176 :318–327, Mar 2011.
- [43] Farzana Anjum, Hendrik Turni, Paul G H Mulder, Johannes van der Burg, and Michael Brecht. Tactile guidance of prey capture in etruscan shrews. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 103(44) :16544–16549, Oct 2006.
- [44] Maik C Stuttgen and Cornelius Schwarz. Integration of vibrotactile signals for whisker-related perception in rats is governed by short time constants : comparison of neurometric and psychometric detection performance. *J Neurosci*, 30(6) :2060–2069, Feb 2010.
- [45] Ian Q. Whishaw and Bryan Kolb. *The behaviour of the laboratory rat*. Oxford University Press, 2005.
- [46] Saurabh Sharma, Sheryl Coombs, Paul Patton, and Theresa Burt de Perera. The function of wall-following behaviors in the mexican blind cavefish and a sighted relative, the mexican tetra (*astyanax*). *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 195(3) :225–240, Mar 2009.
- [47] H. Milani, H. Steiner, and J. P. Huston. Analysis of recovery from behavioral asymmetries induced by unilateral removal of vibrissae in the rat. *Behav Neurosci*, 103(5) :1067–1074, Oct 1989.
- [48] Mitra J Z Hartmann. A night in the life of a rat : vibrissal mechanics and tactile exploration. *Ann N Y Acad Sci*, 1225 :110–118, Apr 2011.
- [49] Filip Aggestam and Peter M B Cahusac. Behavioural lateralization of tactile performance in the rat. *Physiol Behav*, 91(2-3) :335–339, Jun 2007.
- [50] Allan V Kalueff, J. Wayne Aldridge, Justin L LaPorte, Dennis L Murphy, and Pentti Tuohimaa. Analyzing grooming microstructure in neurobehavioral experiments. *Nat Protoc*, 2(10) :2538–2544, 2007.
- [51] F. A. van den Broek, C. M. Omtzigt, and A. C. Beynen. Whisker trimming behaviour in a2g mice is not prevented by offering means of withdrawal from it. *Lab Anim*, 27(3) :270–272, Jul 1993.
- [52] Jason Wolfe, Carolin Mende, and Michael Brecht. Social facial touch in rats. *Behav Neurosci*, 125(6) :900–910, Dec 2011.
- [53] Satomi Ebara, Kenzo Kumamoto, Tadao Matsuura, Joseph E Mazurkiewicz, and Frank L Rice. Similarities and differences in the innervation of mystacial vibrissal follicle-sinus complexes in the rat and cat : a confocal microscopic study. *J Comp Neurol*, 449(2) :103–119, Jul 2002.

- [54] Vincent. The tactile hair of the white rat. *J Comp Neurol*, 23, 1913.
- [55] L. E. Wineski. Facial morphology and vibrissal movement in the golden hamster. *J Morphol*, 183(2) :199–217, Feb 1985.
- [56] Ben Mitchinson, Robyn A Grant, Kendra Arkley, Vladan Rankov, Igor Perkon, and Tony J Prescott. Active vibrissal sensing in rodents and marsupials. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 366(1581) :3037–3048, Nov 2011.
- [57] R. Bermejo, W. Friedman, and H. P. Zeigler. Topography of whisking ii : interaction of whisker and pad. *Somatosens Mot Res*, 22(3) :213–220, Sep 2005.
- [58] Danja Voges, Kathrin Carl, Gertrud Klauer, Rene Uhlig, Cornelius Schilling, , Carsten Behn, and Hartmut Witte. Structural characterization of the whisker system of the rat. *IEEE Sensors Journal*, 12(2), Feb 2012.
- [59] L. Ibrahim and E. A. Wright. The growth of rats and mice vibrissae under normal and some abnormal conditions. *J Embryol Exp Morphol*, 33(4) :831–844, Jul 1975.
- [60] Christopher M Williams and Eric M Kramer. The advantages of a tapered whisker. *PLoS One*, 5(1) :e8806, 2010.
- [61] L. Miersch, W. Hanke, S. Wieskotten, F. D. Hanke, J. Oeffner, A. Leder, M. Brede, M. Witte, and G. Dehnhardt. Flow sensing by pinniped whiskers. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 366(1581) :3077–3084, Nov 2011.
- [62] Brian William Quist and Mitra J Z Hartmann. Mechanical signals at the base of a rat vibrissa : The effect of intrinsic vibrissa curvature and implications for tactile exploration. *J Neurophysiol*, Feb 2012.
- [63] G. E. Carvell and D. J. Simons. Biometric analyses of vibrissal tactile discrimination in the rat. *J Neurosci.*, 10(8) :2638–48, 1990.
- [64] Kathrin Carl, Wolfram Hild, Jorg Mampel, Cornelius Schilling, and Hartmut Witte. Characterization of statical properties of rat’s whisker system. *IEEE Sensors Journal*, 12(2), Feb 2012.
- [65] Brian W. Quist, Rafay A. Faruqi, and Mitra J Z. Hartmann. Variation in young’s modulus along the length of a rat vibrissa. *J Biomech*, 44(16) :2775–2781, Nov 2011.
- [66] P. Davidson and M. H. Hardy. The development of mouse vibrissae in vivo and in vitro. *J Anat*, 86(4) :342–356, Oct 1952.
- [67] W. E. Rhenan and B. L. Munger. Degeneration and regeneration of peripheral nerve in the rat trigeminal system. i. identification and characterization of the multiple afferent innervation of the mystacial vibrissae. *J Comp Neurol*, 246(1) :129–145, Apr 1986.
- [68] K. J. Lee and T. A. Woolsey. A proportional relationship between peripheral innervation density and cortical neuron number in the somatosensory system of the mouse. *Brain Res*, 99(2) :349–353, Dec 1975.
- [69] Michael Brecht, Robert Naumann, Farzana Anjum, Jason Wolfe, Martin Munz, Carolin Mende, and Claudia Roth-Alpermann. The neurobiology of etruscan shrew active touch. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 366(1581) :3026–3036, Nov 2011.
- [70] A. B. Vallbo and R. S. Johansson. Properties of cutaneous mechanoreceptors in the human hand related to touch sensation. *Hum Neurobiol*, 3(1) :3–14, 1984.
- [71] J. M. Gibson and W. I. Welker. Quantitative studies of stimulus coding in first-order vibrissa afferents of rats. 1. receptive field properties and threshold distributions. *Somatosens Res*, 1(1) :51–67, 1983.
- [72] Diana M Bautista and Ellen A Lumpkin. Perspectives on : information and coding in mammalian sensory physiology : probing mammalian touch transduction. *J Gen Physiol*, 138(3) :291–301, Sep 2011.

- [73] T. M. Mosconi, F. L. Rice, and M. J. Song. Sensory innervation in the inner conical body of the vibrissal follicle-sinus complex of the rat. *J Comp Neurol*, 328(2) :232–251, Feb 1993.
- [74] S. H. Lichtenstein, G. E. Carvell, and D. J. Simons. Responses of rat trigeminal ganglion neurons to movements of vibrissae in different directions. *Somatosens Mot Res*, 7(1) :47–65, 1990.
- [75] K. M. Gottschaldt and C. Vahle-Hinz. Merkel cell receptors : structure and transducer function. *Science*, 214(4517) :183–186, Oct 1981.
- [76] Steven C. Leiser and Karen A. Moxon. Relationship between physiological response type (ra and sa) and vibrissal receptive field of neurons within the rat trigeminal ganglion. *J Neurophysiol*, 95(5) :3129–3145, May 2006.
- [77] K. M. Gottschaldt, A. Iggo, and D. W. Young. Functional characteristics of mechanoreceptors in sinus hair follicles of the cat. *J Physiol*, 235(2) :287–315, Dec 1973.
- [78] K. I. Baumann, E. Chan, Z. Halata, S. S. Senok, and W. H. Yung. An isolated rat vibrissal preparation with stable responses of slowly adapting mechanoreceptors. *Neurosci Lett*, 213(1) :1–4, Jul 1996.
- [79] G. S. Findlater, E. J. Cooksey, A. Anand, A. S. Paintal, and A. Iggo. The effects of hypoxia on slowly adapting type i (sai) cutaneous mechanoreceptors in the cat and rat. *Somatosens Res*, 5(1) :1–17, 1987.
- [80] H. Ogawa. The merkel cell as a possible mechanoreceptor cell. *Prog Neurobiol*, 49(4) :317–334, Jul 1996.
- [81] J. Diamond, L. R. Mills, and K. M. Mearow. Evidence that the merkel cell is not the transducer in the mechanosensory merkel cell-neurite complex. *Prog Brain Res*, 74 :51–56, 1988.
- [82] MC Stuttgen, J Ruter, and C Schwarz. Two psychophysical channels of whisker deflection in rats align with two neuronal classes of primary afferents. *J Neurosci.*, 26(30) :7933–41, 2006.
- [83] Steven C. Leiser and Karen A. Moxon. Responses of trigeminal ganglion neurons during natural whisking behaviors in the awake rat. *Neuron*, 53(1) :117–133, Jan 2007.
- [84] T. A. Woolsey and H. Van der Loos. The structural organization of layer iv in the somatosensory region (si) of mouse cerebral cortex. the description of a cortical field composed of discrete cytoarchitectonic units. *Brain Res*, 17(2) :205–242, Jan 1970.
- [85] H. Van Der Loos. Barreloids in mouse somatosensory thalamus. *Neurosci Lett*, 2(1) :1–6, Mar 1976.
- [86] C. Welker. Microelectrode delineation of fine grain somatotopic organization of (smi) cerebral neocortex in albino rat. *Brain Res*, 26(2) :259–275, Mar 1971.
- [87] Julie Le Cam, Luc Estebanez, Vincent Jacob, and Daniel E Shulz. Spatial structure of multiwhisker receptive fields in the barrel cortex is stimulus dependent. *J Neurophysiol*, 106(2) :986–998, Aug 2011.
- [88] J. Pali, B. Rencz, and J. Hamori. Innervation of a single vibrissa in the whisker-pad of rats. *Neuroreport*, 11(4) :849–851, Mar 2000.
- [89] E. Ahissar, R. Sosnik, and S. Haidarliu. Transformation from temporal to rate coding in a somatosensory thalamocortical pathway. *Nature*, 406(6793) :302–306, Jul 2000.
- [90] Chunxiu Yu, Dori Derdikman, Sebastian Haidarliu, and Ehud Ahissar. Parallel thalamic pathways for whisking and touch signals in the rat. *PLoS Biol*, 4(5) :e124, May 2006.

- [91] Mitra J Hartmann, Nicholas J Johnson, R. Blythe Towal, and Christopher Assad. Mechanical characteristics of rat vibrissae : resonant frequencies and damping in isolated whiskers and in the awake behaving animal. *J Neurosci*, 23(16) :6510–6519, Jul 2003.
- [92] Martin Deschenes, Elena Timofeeva, and Philippe Lavallee. The relay of high-frequency sensory signals in the whisker-to-barreloid pathway. *J Neurosci*, 23(17) :6778–6787, Jul 2003.
- [93] Tobias A S Ewert, Christiane Vahle-Hinz, and Andreas K Engel. High-frequency whisker vibration is encoded by phase-locked responses of neurons in the rat’s barrel cortex. *J Neurosci*, 28(20) :5359–5368, May 2008.
- [94] Samar B Mehta and David Kleinfeld. Frisking the whiskers : patterned sensory input in the rat vibrissa system. *Neuron*, 41(2) :181–184, Jan 2004.
- [95] Andrew Russell and Adi Wijaya Jaury. Object location and recognition using whisker sensors. *Australasian Conference on Robotics and Automation (ACRA) Proceedings*, 2003.
- [96] Joseph H Solomon and Mitra J Hartmann. Biomechanics : robotic whiskers used to sense features. *Nature*, 443(7111) :525, Oct 2006.
- [97] J. H Solomon and M. J. Z. Hartmann. Extracting object contours with the sweep of a robotic whisker using torque information. *International Journal of Robotics Research*, 29 :1233–1245, 2010.
- [98] M Kaneko, N Kanayama, and T Tsuji. Active antenna for contact sensing. *IEEE Transactions on Robotics*, 14, 1998.
- [99] D. Kim and R. Moller. *A biomimetic whisker for texture discrimination and distance estimation*, pages 140–149. MIT Press, 2004.
- [100] M. Fend, S. Bovet, H. Yokoi, and R. Pfeifer. An active artificial whisker array for texture discrimination. In *Proc. IEEE/RSJ Int. Conf. Intelligent Robots and Systems (IROS 2003)*, volume 2, pages 1044–1049, 2003.
- [101] M. Fend. Whisker-based texture discrimination on a mobile robot. 2005.
- [102] V. Hafner, M. Fend, M. Lungarella, R. Pfeifer, P. Konig, and K. Kording. Optimal coding for naturally occurring whisker deflections. 2003.
- [103] Mathew E. Diamond, Moritz von Heimendahl, Pavel Itskov, and Ehsan Arabzadeh. Response to : Ritt et al., "embodied information processing : vibrissa mechanics and texture features shape micromotions in actively sensing rats." *neuron* 57, 599-613. *Neuron*, 60(5) :743–4 ; author reply 745–7, Dec 2008.
- [104] M. Shoykhet, D. Doherty, and D. J. Simons. Coding of deflection velocity and amplitude by whisker primary afferent neurons : implications for higher level processing. *Somatosens Mot Res*, 17(2) :171–180, 2000.
- [105] Ehsan Arabzadeh, Stefano Panzeri, and Mathew E Diamond. Whisker vibration information carried by rat barrel cortex neurons. *J Neurosci*, 24(26) :6011–6020, Jun 2004.
- [106] ML Andermann, Jason Ritt, Maria A Neimark, and Christopher I Moore. Neural correlates of vibrissa resonance ; band-pass and somatotopic representation of high-frequency stimuli. *Neuron*, 42(3) :451–463, May 2004.
- [107] M. L. Andermann and C. I. Moore. Mechanical resonance enhances the sensitivity of the vibrissa sensory system to near-threshold stimuli. *Brain Res*, 1235 :74–81, Oct 2008.
- [108] Lisa F Shatz and Craig W Christensen. The frequency response of rat vibrissae to sound. *J Acoust Soc Am*, 123(5) :2918–2927, May 2008.
- [109] Mathew E. Diamond and Ehsan Arabzadeh. Whisker sensory system - from receptor to decision. *Prog Neurobiol*, Jun 2012.

- [110] K. Semba and B. R. Komisaruk. Neural substrates of two different rhythmical vibrissal movements in the rat. *Neuroscience*, 12(3) :761–774, Jul 1984.
- [111] Jakob Voigts, Bert Sakmann, and Tansu Celikel. Unsupervised whisker tracking in unrestrained behaving animals. *J Neurophysiol*, 100(1) :504–515, Jul 2008.
- [112] G. E. Carvell and D. J. Simons. Task- and subject-related differences in sensorimotor behavior during active touch. *Somatosens Mot Res.*, 12(1) :1–9, 1995.
- [113] Snigdha Roy, JerÅ L Bryant, Ying Cao, and Detlef H Heck. High-precision, three-dimensional tracking of mouse whisker movements with optical motion capture technology. *Front Behav Neurosci*, 5 :27, 2011.
- [114] Robert A Jenks, Ashkan Vaziri, Ali-Reza Boloori, and Garrett B Stanley. Self-motion and the shaping of sensory signals. *J Neurophysiol*, Feb 2010.
- [115] Martin Munz, Michael Brecht, and Jason Wolfe. Active touch during shrew prey capture. *Front Behav Neurosci*, 4 :191, 2010.
- [116] R Blythe Towal and Mitra J Z. Hartmann. Variability in velocity profiles during free-air whisking behavior of unrestrained rats. *J Neurophysiol*, 100(2) :740–752, Aug 2008.
- [117] Ying Cao, Snigdha Roy, Robert N S Sachdev, and Detlef H Heck. Dynamic correlation between whisking and breathing rhythms in mice. *J Neurosci*, 32(5) :1653–1659, Feb 2012.
- [118] Sebastian Haidarliu, David Golomb, David Kleinfeld, and Ehud Ahissar. Dorsorostral snout muscles in the rat subserve coordinated movement for whisking and sniffing. *Anat Rec (Hoboken)*, 295(7) :1181–1191, Jul 2012.
- [119] WI Welker. Analysis of sniffing of the albino rat. *Behaviour*, 22 :223–244, 1964.
- [120] John C Curtis and David Kleinfeld. Phase-to-rate transformations encode touch in cortical neurons of a scanning sensorimotor system. *Nat Neurosci*, 12(4) :492–501, Apr 2009.
- [121] Fu-Zen Shaw and Yi-Fang Liao. Relation between activities of the cortex and vibrissae muscles during high-voltage rhythmic spike discharges in rats. *J Neurophysiol*, 93(5) :2435–2448, May 2005.
- [122] C. Marescaux, M. Vergnes, and A. Depaulis. Genetic absence epilepsy in rats from strasbourg—a review. *J Neural Transm Suppl*, 35 :37–69, 1992.
- [123] Erez Simony, Knarik Bagdasarian, Lucas Herfst, Michael Brecht, Ehud Ahissar, and David Golomb. Temporal and spatial characteristics of vibrissa responses to motor commands. *J Neurosci*, 30(26) :8935–8952, Jun 2010.
- [124] Igor Perkon, Andrej Kosir, Pavel M Itskov, Jurij Tasic, and Mathew E Diamond. Unsupervised quantification of whisking and head movement in freely moving rodents. *J Neurophysiol*, 105(4) :1950–1962, Apr 2011.
- [125] Per Magne Knutsen, Maciej Pietr, and Ehud Ahissar. Haptic object localization in the vibrissal system : behavior and performance. *J Neurosci*, 26(33) :8451–8464, Aug 2006.
- [126] Moritz von Heimendahl, Pavel M Itskov, Ehsan Arabzadeh, and Mathew E Diamond. Neuronal activity in rat barrel cortex underlying texture discrimination. *PLoS Biol*, 5(11) :e305, Nov 2007.
- [127] MA Harvey, R. Bermejo, and H. Philip Zeigler. Discriminative whisking in the head-fixed rat : optoelectronic monitoring during tactile detection and discrimination tasks. *Somatosens Mot Res.*, 18(3) :211–22, 2001.
- [128] Robert N S. Sachdev, Takashi Sato, and Ford F. Ebner. Divergent movement of adjacent whiskers. *J Neurophysiol*, 87(3) :1440–1448, Mar 2002.

- [129] Claudia Moreno, Oscar Vivas, Nina P Lamprea, Marisol R Lamprea, Alejandro Munera, and Julieta Troncoso. Vibrissal paralysis unveils a preference for textural rather than positional novelty in the one-trial object recognition task in rats. *Behav Brain Res*, 211(2) :229–235, Aug 2010.
- [130] R. N. Sachdev, H. Sellien, and F. Ebner. Temporal organization of multi-whisker contact in rats. *Somatosens Mot Res*, 18(2) :91–100, 2001.
- [131] Guy Horev, Avraham Saig, Per Magne Knutsen, Maciej Pietr, Chunxiu Yu, and Ehud Ahissar. Motor-sensory convergence in object localization : a comparative study in rats and humans. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 366(1581) :3070–3076, Nov 2011.
- [132] Roberto Bermejo, Akshat Vyas, and H. Philip Zeigler. Topography of rodent whisking—i. two-dimensional monitoring of whisker movements. *Somatosens Mot Res*, 19(4) :341–346, 2002.
- [133] Robyn A. Grant, Anna L. Sperber, and Tony J. Prescott. The role of orienting in vibrissal touch sensing. *Front Behav Neurosci*, 6 :39, 2012.
- [134] Robert N S. Sachdev, Rune W. Berg, Gregory Champney, David Kleinfeld, and Ford F. Ebner. Unilateral vibrissa contact : changes in amplitude but not timing of rhythmic whisking. *Somatosens Mot Res*, 20(2) :163–169, 2003.
- [135] M. S. Fee, P. P. Mitra, and D. Kleinfeld. Central versus peripheral determinants of patterned spike activity in rat vibrissa cortex during whisking. *J Neurophysiol*, 78(2) :1144–1149, Aug 1997.
- [136] Martin J Pearson, Anthony G Pipe, Chris Melhuis, Ben Mitchinson, and Tony J Prescott. Whiskerbot : a robotic active touch system modeled on the rat whisker sensory system. *Adaptive Behavior*, 15(3) :223–240, 2007.
- [137] M. J. Renner, A. J. Bennett, and J. C. White. Age and sex as factors influencing spontaneous exploration and object investigation by preadult rats (*rattus norvegicus*). *J Comp Psychol*, 106(3) :217–227, Sep 1992.
- [138] Rick A Bevins and Joyce Besheer. Object recognition in rats and mice : a one-trial non-matching-to-sample learning task to study 'recognition memory'. *Nat Protoc*, 1(3) :1306–1311, 2006.
- [139] Takeshi Morita, Heejae Kang, Jason Wolfe, Shantanu P Jadhav, and Daniel E Feldman. Psychometric curve and behavioral strategies for whisker-based texture discrimination in rats. *PLoS One*, 6(6) :e20437, 2011.
- [140] R. A. Rosellini and D. R. Widman. Prior exposure to stress reduces the diversity of exploratory behavior of novel objects in the rat (*rattus norvegicus*). *J Comp Psychol*, 103(4) :339–346, Dec 1989.
- [141] Besheer and Bevins. The role of environmental familiarization in novel-object preference. *Behav Processes*, 50(1) :19–29, Jul 2000.
- [142] Rune W. Berg and David Kleinfeld. Vibrissa movement elicited by rhythmic electrical microstimulation to motor cortex in the aroused rat mimics exploratory whisking. *J Neurophysiol*, 90(5) :2950–2963, Nov 2003.
- [143] A. Ennaceur and J. Delacour. A new one-trial test for neurobiological studies of memory in rats. 1 : Behavioral data. *Behav Brain Res*, 31(1) :47–59, Nov 1988.
- [144] W. I. Welker and W. A. King. Effects of stimulus novelty on gnawing and eating by rats. *J Comp Physiol Psychol*, 55 :838–842, Oct 1962.
- [145] D. Eilam and I. Golani. Home base behavior of rats (*rattus norvegicus*) exploring a novel environment. *Behav Brain Res*, 34(3) :199–211, Sep 1989.

- [146] G. Horev, Y. Benjamini, A. Sakov, and I. Golani. Estimating wall guidance and attraction in mouse free locomotor behavior. *Genes Brain Behav*, 6(1) :30–41, Feb 2007.
- [147] M. J. Renner and C. P. Seltzer. Molar characteristics of exploratory and investigatory behavior in the rat (*rattus norvegicus*). *J Comp Psychol*, 105(4) :326–339, Dec 1991.
- [148] D. Drai and I. Golani. See : a tool for the visualization and analysis of rodent exploratory behavior. *Neurosci Biobehav Rev*, 25(5) :409–426, Jul 2001.
- [149] D. Drai, Y. Benjamini, and I. Golani. Statistical discrimination of natural modes of motion in rat exploratory behavior. *J Neurosci Methods*, 96(2) :119–131, Mar 2000.
- [150] David J Krupa and Miguel A L Nicolelis. Behavioral properties of the trigeminal somatosensory system in rats performing whisker-dependent tactile discriminations. *J Neurosci.*, 21(15) :5752–63, 2001.
- [151] Samar B Mehta, Diane Whitmer, Rodolfo Figueroa, Ben A Williams, and David Kleinfeld. Active spatial perception in the vibrissa scanning sensorimotor system. *PLoS Biol*, 5(2) :e15, Feb 2007.
- [152] Marshall G. Shuler, David J. Krupa, and Miguel A L. Nicolelis. Integration of bilateral whisker stimuli in rats : role of the whisker barrel cortices. *Cereb Cortex*, 12(1) :86–97, Jan 2002.
- [153] K. A. Hutson and R. B. Masterton. The sensory contribution of a single vibrissa’s cortical barrel. *J Neurophysiol*, 56(4) :1196–1223, Oct 1986.
- [154] Ehud Ahissar and Per Magne Knutsen. Object localization with whiskers. *Biol Cybern*, 98(6) :449–458, Jun 2008.
- [155] Marcin Szwed, Knarik Bagdasarian, and Ehud Ahissar. Encoding of vibrissal active touch. *Neuron*, 40(3) :621–630, Oct 2003.
- [156] Marcin Szwed, Knarik Bagdasarian, Barak Blumenfeld, Omri Barak, Dori Derdikman, and Ehud Ahissar. Responses of trigeminal ganglion neurons to the radial distance of contact during active vibrissal touch. *J Neurophysiol*, 95(2) :791–802, Feb 2006.
- [157] Daniel B Polley, Jessica L Rickert, and Ron D Frostig. Whisker-based discrimination of object orientation determined with a rapid training paradigm. *Neurobiol Learn Mem*, 83(2) :134–142, Mar 2005.
- [158] Shantanu P Jadhav and Daniel E Feldman. Texture coding in the whisker system. *Curr Opin Neurobiol*, 20(3) :313–318, Jun 2010.
- [159] Joerg Hipp, Ehsan Arabzadeh, Erik Zorzin, Jorg Conradt, Christoph Kayser, Mathew E Diamond, and Peter Konig. Texture signals in whisker vibrations. *J Neurophysiol*, 95(3) :1792–1799, Mar 2006.
- [160] G. R. Scholz and C. D. Rahn. Profile sensing with an actuated whisker. *IEEE Transactions on Robotics and Automation*, 20(1) :124–127, 2004.
- [161] T. N. Clements and C. D. Rahn. Three dimensional contact imaging with an actuated whisker. *IEEE Transactions on Robotics and Automation*, 22(4) :844–848, 2006.
- [162] D. Kim and R. Moller. Biomimetic whiskers for shape recognition. *Robotics and Autonomous Systems*, 55(3) :229–243, 2007.
- [163] Roland S Johansson and J. Randall Flanagan. Coding and use of tactile signals from the fingertips in object manipulation tasks. *Nat Rev Neurosci*, 10(5) :345–359, May 2009.
- [164] B.N.J. Persson. *Sliding friction : physical principles and applications*. Nanoscience and technology. Springer, 2000.
- [165] William Weaver, Stephen Timoshenko, and Donovan H Young. *Vibration problems in engineering*. Wiley-IEEE, 1990.

- [166] Basile Audoly and Sebastien Neukirch. Fragmentation of rods by cascading cracks : why spaghetti does not break in half. *Phys Rev Lett*, 95(9) :095505, Aug 2005.
- [167] D. Huber, D. A. Gutnisky, S. Peron, D. H. O'Connor, J. S. Wiegert, L. Tian, T. G. Oertner, L. L. Looger, and K. Svoboda. Multiple dynamic representations in the motor cortex during sensorimotor learning. *Nature*, 484(7395) :473–478, Apr 2012.
- [168] Daniel H O'Connor, Simon P Peron, Daniel Huber, and Karel Svoboda. Neural activity in barrel cortex underlying vibrissa-based object localization in mice. *Neuron*, 67(6) :1048–1061, Sep 2010.
- [169] Eran Lottem and Rony Azouz. A unifying framework underlying mechanotransduction in the somatosensory system. *J Neurosci*, 31(23) :8520–8532, Jun 2011.
- [170] B. Pidoux, R. Verley, E. Farkas, and J. Scherrer. Projections of the common fur of the muzzle upon the cortical area for mystacial vibrissae in rats dewhiskered since birth. *Neurosci Lett*, 11(3) :301–306, Mar 1979.
- [171] Juan Ignacio Sanguinetti-Scheck, Eduardo Federico Pedraja, Esteban Cilleruelo, Adriana Migliaro, Pedro Aguilera, Angel Ariel Caputi, and Ruben Budelli. Fish geometry and electric organ discharge determine functional organization of the electrosensory epithelium. *PLoS One*, 6(11) :e27470, 2011.
- [172] Adriana Migliaro, Angel A Caputi, and Ruben Budelli. Theoretical analysis of pre-receptor image conditioning in weakly electric fish. *PLoS Comput Biol*, 1(2) :123–131, Jul 2005.
- [173] Louise R. Manfredi, Andrew T. Baker, Damian O. Elias, John F Dammann, 3rd, Mark C. Zielinski, Vicky S. Polashock, and Sliman J. Bensmaia. The effect of surface wave propagation on neural responses to vibration in primate glabrous skin. *PLoS One*, 7(2) :e31203, 2012.
- [174] J. Scheibert, S. Leurent, A. Prevost, and G. Debregeas. The role of fingerprints in the coding of tactile information probed with a biomimetic sensor. *Science*, 323(5920) :1503–1506, Mar 2009.
- [175] R. T. Verrillo. Vibrotactile thresholds measured at the finger. *Perception & Psychophysics*, 9(2) :329–330, 1971.
- [176] Mehdi Adibi, Mathew E Diamond, and Ehsan Arabzadeh. Behavioral study of whisker-mediated vibration sensation in rats. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 109(3) :971–976, Jan 2012.
- [177] T Aisling Whitaker, Cristina Simões-Franklin, and Fiona N. Newell. Vision and touch : independent or integrated systems for the perception of texture ? *Brain Res*, 1242 :59–72, Nov 2008.
- [178] Josh H. McDermott and Eero P. Simoncelli. Sound texture perception via statistics of the auditory periphery : evidence from sound synthesis. *Neuron*, 71(5) :926–940, Sep 2011.
- [179] Ben Falk, Tameeka Williams, Murat Aytekin, and Cynthia F Moss. Adaptive behavior for texture discrimination by the free-flying big brown bat, *ptesicus fuscus*. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 197(5) :491–503, May 2011.
- [180] G. Dehnhardt, B. Mauck, and H. Hyvärinen. Ambient temperature does not affect the tactile sensitivity of mystacial vibrissae in harbour seals. *J Exp Biol*, 201(Pt 22) :3023–3029, Nov 1998.
- [181] Guic-Robles and Guajardo. Rats can learn a roughness discrimination using only their vibrissal system. *Behav Brain Res.*, 31(3) :285–9, 1989.
- [182] Joseph H Solomon and Mitra J Z Hartmann. Radial distance determination in the rat vibrissal system and the effects of weber's law. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 366(1581) :3049–3057, Nov 2011.

- [183] Prigg, Goldreich, Carvell, and Simons. Texture discrimination and unit recordings in the rat whisker/barrel system. *Physiol Behav.*, 77(4-5) :671–5, 2002.
- [184] Kenneth C. Catania. The sense of touch in the star-nosed mole : from mechanoreceptors to the brain. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 366(1581) :3016–3025, Nov 2011.
- [185] Pavel M Itskov, Ekaterina Vinnik, and Mathew E Diamond. Hippocampal representation of touch-guided behavior in rats : persistent and independent traces of stimulus and reward location. *PLoS One*, 6(1) :e16462, 2011.
- [186] Nicole C. Rust and J Anthony Movshon. In praise of artifice. *Nat Neurosci*, 8(12) :1647–1650, Dec 2005.
- [187] Eran Lottem and Rony Azouz. Dynamic translation of surface coarseness into whisker vibrations. *J Neurophysiol*, 100(5) :2852–2865, Nov 2008.
- [188] Fernando D Farfan, Ana L Albarracin, and Carmelo J Felice. Electrophysiological characterization of texture information slip-resistance dependent in the rat vibrissal nerve. *BMC Neurosci*, 12 :32, 2011.
- [189] Stephen M. Maricich, Kristin M. Morrison, Erin L. Mathes, and Brittany M. Brewer. Rodents rely on merkel cells for texture discrimination tasks. *J Neurosci*, 32(10) :3296–3300, Mar 2012.
- [190] Ehsan Arabzadeh, Rasmus S Petersen, and Mathew E Diamond. Encoding of whisker vibration by rat barrel cortex neurons : implications for texture discrimination. *J Neurosci*, 23(27) :9146–9154, Oct 2003.
- [191] Randy M. Bruno and Bert Sakmann. Cortex is driven by weak but synchronously active thalamocortical synapses. *Science*, 312(5780) :1622–1627, Jun 2006.
- [192] Bo N. J. Persson. *Sliding friction : physical principles and applications*. Springer, 2000.
- [193] G. R. Belford and H. P. Killackey. Vibrissae representation in subcortical trigeminal centers of the neonatal rat. *J Comp Neurol*, 183(2) :305–321, Jan 1979.
- [194] D. Katz. *Der Aufbau der Tastwelt*. 1925.
- [195] M. Hollins and S. R. Risner. Evidence for the duplex theory of tactile texture perception. *Percept Psychophys*, 62(4) :695–705, May 2000.
- [196] Kenneth O Johnson, Steven S Hsiao, and Takashi Yoshioka. Neural coding and the basic law of psychophysics. *Neuroscientist*, 8(2) :111–121, Apr 2002.
- [197] T. Yoshioka, B. Gibb, A. K. Dorsch, S. S. Hsiao, and K. O. Johnson. Neural coding mechanisms underlying perceived roughness of finely textured surfaces. *J Neurosci*, 21(17) :6905–6916, Sep 2001.
- [198] M. Hollins, S. J. Bensmaïa, and E. A. Roy. Vibrotaction and texture perception. *Behav Brain Res*, 135(1-2) :51–56, Sep 2002.
- [199] M. Hollins, S. J. Bensmaïa, and S. Washburn. Vibrotactile adaptation impairs discrimination of fine, but not coarse, textures. *Somatosens Mot Res*, 18(4) :253–262, 2001.
- [200] Benoit Delhayé, Vincent Hayward, Philippe Lefevre, and Jean-Louis Thonnard. Texture-induced vibrations in the forearm during tactile exploration. *Front Behav Neurosci*, 6 :37, 2012.
- [201] Allan M. Smith, Geneviève Gosselin, and Bryan Houde. Deployment of fingertip forces in tactile exploration. *Exp Brain Res*, 147(2) :209–218, Nov 2002.
- [202] T. Yoshioka, S. J. Bensmaïa, J. C. Craig, and S. S. Hsiao. Texture perception through direct and indirect touch : an analysis of perceptual space for tactile textures in two modes of exploration. *Somatosens Mot Res*, 24(1-2) :53–70, 2007.

- [203] T. André, V. Lévesque, V. Hayward, P. Lefèvre, and J-L. Thonnard. Effect of skin hydration on the dynamics of fingertip gripping contact. *J R Soc Interface*, 8(64) :1574–1583, Nov 2011.
- [204] J. J. Gibson. Observations on active touch. *Psychol Rev*, 69 :477–491, Nov 1962.
- [205] Arthur S. Schwartz, Alan J. Perey, and Alan Azulay. Further analysis of active and passive touch in pattern discrim. *Bulletin of psychonomic society*, 6(1) :7–9, 1975.
- [206] Takashi Yoshioka, James C Craig, Graham C Beck, and Steven S Hsiao. Perceptual constancy of texture roughness in the tactile system. *J Neurosci*, 31(48) :17603–17611, Nov 2011.