

Physiologie de la perception et de l'action

M. Alain BERTHOZ, professeur

Généralités

Le Cerveau et l'espace : II — Fondements cognitifs de la géométrie et expérience de l'espace

I. INTRODUCTION

Le cours a porté sur les fondements cognitifs de la géométrie et ses relations avec l'expérience de l'espace. Le Physiologiste que je suis ne peut prétendre à une compréhension assez profonde de tous les aspects mathématiques, psychologiques et biologiques de cette question. Nous n'avons donc fait qu'esquisser le problème depuis les hypothèses théoriques jusqu'aux faits empiriques¹. J'ai fait aussi appel à huit spécialistes : logiciens, mathématiciens, psychologues, neurophysiologistes, etc. qui, par des séminaires spécialisés, ont apporté leurs points de vue sur cette question.

La géométrie est-elle le signe d'une réalité extérieure à l'Homme ou est-elle incarnée, immanente ? Est-elle un geste ou une image ? Quels sont les liens entre l'espace physique et l'espace phénoménal, ou sensible, ou représentationnel ? Y a-t-il une ou plusieurs géométries mentales ? Sont-elles catégorielles ou métriques ? Comment, à partir de la fragmentation des informations sensorielles dans des espaces très différents, une perception cohérente des propriétés géométriques du monde se constitue-t-elle, et quelle est la contribution du mouvement à la perception tridimensionnelle ? Quels sont les référentiels utilisés par le cerveau ? Le concept d'espace absolu a-t-il un sens ? Comment fonctionne la mémoire de l'espace ? Comment se développe la géométrie chez l'enfant et comment se dégrade-t-elle par suite de lésions du système nerveux central ? Enfin, le contrôle

1. Récemment, dans un volume paru aux Éditions O. Jacob, mes collègues J.-P. Changeux, neurobiologiste, et A. Connes, géomètre, ont cherché à confronter des points de vue concernant les relations entre la réalité biologique du fonctionnement cérébral et les mathématiques.

du mouvement est-il fondé sur des invariants géométriques ou des règles de la dynamique. Voici quelques-unes des questions immenses que nous envisagerons.

J'ai abordé cette série de cours avec un parti pris, une hypothèse, un objectif : réhabiliter le corps sensible et l'action dans les théories sur les fondements de la géométrie. Je pense, en effet, que l'action est le fondement principal de notre connaissance du monde et que le cerveau projette sur le monde ses intentions, ses prédictions, en relation avec les actions qu'il prévoit.

D'Euclide à Poincaré et Einstein

Même si l'on peut trouver en Égypte et dans les grandes civilisations du Moyen Orient des signes d'une pensée géométrique, c'est en Grèce qu'est née la première véritable grande théorie géométrique et, même si l'architecte Thalès de Millet fut le premier à formaliser le plan d'une ville selon des principes géométriques, tout le monde s'accorde à en donner la paternité à Euclide. Avant lui, de grands précurseurs avaient proposé diverses théories sur la perception des objets, y compris la fameuse théorie de « l'extramission » d'Empédocle qui suggérait que le cerveau éclaire les objets de son feu et que cette lumière se réfléchit en retour sur la rétine. Mais c'est Euclide qui a donné le premier ensemble cohérent et complet de principes et de règles d'où est née la géométrie qui porte son nom.

Nous n'avons pas cherché à retracer l'histoire de la géométrie mais à analyser en premier lieu, dans les temps modernes, la façon dont Poincaré en traite les fondements. La raison pour laquelle j'ai choisi Poincaré, en particulier le texte de *Science et Méthode* (p. 97 et suivantes — Flammarion 1930) est que Poincaré fait une véritable réhabilitation du rôle du corps et de l'action dans l'origine de la géométrie. Comme on le sait, les théories qui, en mathématiques rapprochaient la géométrie de l'expérience sensible de l'espace ont été balayées au début de ce siècle par les disciples de Pasch et de Hilbert qui ont réussi à créer une mathématique formelle dont l'objectif était de dissocier complètement les mathématiques de l'expérience sensible.

L'espace absolu

D'après Poincaré, ce mot est vide de sens : nous ne pouvons pas connaître la valeur absolue d'une distance. Poincaré attribue aux comportements associés à l'espace, les actes de préhension, de capture, de parade, ce qu'il appelle « les évidences des vérités géométriques ». Il définit d'abord « ce petit espace qui ne s'étend pas plus loin que ce que mon bras peut atteindre » et que nous appelons aujourd'hui « l'espace de préhension ». Il utilise les actions de parades pour définir le point géométrique. Il distingue aussi deux espaces : l'un restreint à des coordonnées liées au corps ; l'autre, « étendu », est celui formé des divers points définis ainsi qu'il vient d'être résumé. Un point est donc « la suite des mouvements qu'il convient de faire pour l'atteindre à partir d'une position initiale du corps ».

La géométrie est ainsi fondée sur des gestes orientés vers des buts. Cette pensée est à rapprocher de celle exprimée récemment par le mathématicien G. Châtelet dans son ouvrage « Les enjeux du mobile » (Éditions du Seuil, 1993) (p. 31). « Ce concept de geste nous semble crucial pour approcher le mouvement d'abstraction amplifiante des mathématiques qui échappe aux paraphrases rationalisantes — toujours trop lentes —, aux métaphores et à leurs fascinations confuses et enfin, surtout, aux systèmes formels qui voudraient boucler une grammaire des gestes : Gödel a bien montré que des énoncés rebelles — vrais, mais non prouvables — sont aussitôt secrétés par une syntaxe tant soit peu ambitieuse ». Et plus loin : « La véritable géométrie doit saisir l'instant où l'espace frissonne enfin des virtualités qui l'habitent et nous invite à éprouver la dimension comme invention d'une articulation. Elle nous conduit pour ainsi dire par la main pour réapprendre le mouvement qui sépare et lie à la fois, et pour savoir capter dans un simple fragment l'adresse et la continuité d'un geste » (p. 157). L'idée d'une relation profonde entre perception de la forme et action a été aussi suggérée par René Thom qui écrit : « la forme biologique suggère une action » (*Mathematical Models of Morphogenesis*, 1983, p. 166).

Poincaré franchit alors une étape dans le raisonnement et dit que le mouvement est fondamental pour définir l'espace puisqu'un être conscient qui serait fixé au sol ne connaîtrait pas l'espace. Il expose ensuite longuement pourquoi il pense que l'espace est à trois dimensions et, ici encore, il justifie le caractère tridimensionnel de l'espace par le besoin de ranger les catégories de comportement, d'atteinte ou de parade d'objets qui est un tableau à triple entrée.

Espace géométrique et espace sensible

Poincaré s'est aussi intéressé à la différence entre l'espace géométrique et l'espace sensible qu'il appelle « représentatif ». Dans « La Science et l'Hypothèse », il discute d'abord les différences. L'espace géométrique et l'espace représentatif sont très différents. Il entre alors au cœur de notre question en disant : « mais, si l'idée de l'espace géométrique ne s'impose pas à notre esprit, si d'autre part aucune sensation ne peut nous la fournir, comment a-t-elle pu prendre naissance ? » « Aucune des sensations, isolée, n'aurait pu nous conduire à l'idée de l'espace, nous y sommes amenés seulement en étudiant les lois suivant lesquelles ces sensations se succèdent ».

Ces lois sont issues des observations que nous faisons du changement des objets pendant nos mouvements. En effet, Poincaré remarque que dans notre entourage les objets dont les déformations peuvent être corrigées par nos mouvements sont les corps solides. Il conclut alors : « S'il n'y avait pas de corps solide dans la nature, il n'y aurait pas de géométrie ». Poincaré se prononce aussi sur la différence entre la géométrie d'Euclide et celle de Lobatchevski : « L'expérience ne peut décider entre les deux ». En effet, les expériences ne peuvent porter que sur les corps et non sur l'espace.

Il poursuit « Par sélection naturelle, notre esprit s'est adapté aux conditions du monde extérieur, il a adopté la géométrie euclidienne car c'est la plus avantageuse à notre espèce. La géométrie n'est pas vraie, elle est avantageuse ».

Ici, la géométrie est une expression d'un besoin naturel — un acte perceptif, dirait Janet — pour constituer le monde extérieur en y cherchant à distinguer des objets utiles à l'action. On ne peut éviter de rapprocher le texte de Poincaré de celui écrit par Husserl en 1907 sur le rôle des kinesthèses (au risque de me faire désigner comme « néo-husserlien ») dans la constitution de l'espace perçu. Husserl, après avoir rappelé, comme le fait Poincaré, l'importance des mouvements du sujet dans la constitution des propriétés perçues des objets, écrit : « Nous voulions considérer la chose visuelle et la constitution visuelle de la spatialité et de la localité, et voici que nous introduisons d'emblée les mouvements de notre corps et à travers eux, les sensations de mouvement, qui n'appartiennent pourtant pas au genre des contenus visuels. » (Choses et Espace — Leçons de 1907. PUF, 1989, p. 194).

Le point de vue d'Einstein

Nous avons ensuite examiné le témoignage d'une autre grand mathématicien de notre siècle, Einstein. Sa conception n'est pas très différente. Dans son livre « Conceptions Scientifiques » (Flammarion, 1990), Einstein discute la façon dont est constituée notre conception de l'espace. Une importante propriété de notre expérience sensible et, plus généralement, de toute notre expérience, est de l'ordre du temps. Cette propriété d'ordre conduit à la conception mentale d'un temps subjectif, un schéma pour ordonner notre expérience... Mais avant la notion de temps subjectif se trouve le concept d'espace et avant ce dernier se trouve le concept d'objet matériel ; ce dernier est directement lié aux complexes des expériences sensibles.... Poincaré a justement insisté sur le fait que nous distinguons deux sortes de changements dans l'objet matériel : « des changements d'état » et des « changements de position ». Ces derniers, disait-il, peuvent être corrigés par des mouvements arbitraires de notre corps.

Il poursuit par une étude détaillée des conditions d'élaboration du concept d'espaces, et écrit plus loin : « L'erreur funeste qu'une nécessité mentale précédant toute expérience est à la base de la géométrie euclidienne et du concept d'espace qui lui est lié est due au fait que la base empirique sur laquelle repose la construction axiomatique de la géométrie euclidienne était tombée dans l'oubli. Dans la mesure où l'on peut parler de l'existence de corps rigides dans la nature, la géométrie euclidienne doit être considérée comme une science physique, dont l'utilité doit être montrée par son application à l'expérience sensible ».

Les hypothèses de la perception phénoménale

Nous avons ensuite approfondi la question de la nature biologique de l'espace représentatif, ou phénoménal comme le nomme Michotte. Le fait que l'espace

phénoménal est différent de l'espace physique est suggéré par de nombreuses illusions. Parmi les exemples que nous avons cités, les illusions des chambres de Ames montrent que le cerveau déforme la réalité en faisant des hypothèses de symétrie, de rigidité, et de régularité. Ces hypothèses sont aussi faites pour l'interprétation des propriétés tridimensionnelles de forme et de courbure des objets en mouvement, et nous avons montré des résultats obtenus dans notre laboratoire concernant la perception de la forme d'objets en mouvement.

Enfin, pour terminer cette introduction nous avons considéré des théories de psychophysique de la perception visuelle concernant les relations entre espace phénoménal et espace physique, en particulier celles de Morgan qui a donné un séminaire sur le sujet.

2. LE CORTEX VISUEL ET LA GÉOMÉTRIE

Nous avons ensuite analysé brièvement la façon dont le système visuel, chez les Primates et chez l'Homme, traite les propriétés géométriques du corps, des objets et de l'environnement dans les premiers relais neuronaux des voies visuelles.

Les opérations neuronales dans les voies visuelles

Notre système visuel est subdivisé en analyseurs qui effectuent une ségrégation dans les propriétés de l'environnement et des objets. Deux grandes voies transmettent au cerveau les informations visuelles : la voie colliculaire et la voie corticale. Nous avons analysé en détail les voies colliculaires dans le cours d'il y a deux ans ; nous nous sommes donc limités, cette année aux voies corticales.

Lorsqu'on analyse les mécanismes de la représentation du monde visuel dans les voies rétino-thalamo-corticales, le point le plus important est l'existence de deux voies principales issues des parties *parvocellulaire et magnocellulaire* du corps genouillé latéral dans le thalamus. Ces deux voies diffèrent dans leur traitement des données visuelles par les aspects suivants : acuité, contraste, couleur, sensibilité au mouvement et à la vitesse de celui-ci.

Lorsqu'on analyse les traitements qui sont effectués au niveau de l'aire V1, ou aire de Brodman 17, premier relais cortical visuel, les deux voies parvocellulaire et magnocellulaire se projettent dans des zones différentes de V1, appelées respectivement « blobs » et « interblobs ». Les neurones des blobs, sur lesquels se projettent la voie parvocellulaire, sont sensibles à la couleur et insensibles à l'orientation. Le système magnocellulaire se projette sur les neurones des interblobs qui sont sélectifs à l'orientation et à la direction du mouvement et insensibles à la couleur.

Dans l'aire corticale suivante de cette chaîne de traitement, l'aire V2 ou aire de Brodman 18, on trouve une organisation en bandes de plusieurs millimètres

de large qui sont de deux sortes : « minces » ou « étroites », et « larges ». Les blobs s'y projettent sur des bandes étroites où les neurones n'ont pas de sélectivité à l'orientation et 50 % sont sensibles à la couleur. Les champs récepteurs y sont plus grands que dans V1. Les interblobs se projettent sur les bandes pâles de V2. Les neurones de ces bandes sont sélectifs pour une orientation mais pas pour la direction, et 50 % sont de type « end stopped » : ils sont activés par l'extrémité d'une ligne, des coins, ou des zones des images qui ont une courbure très forte, et détectent aussi la direction de la fin d'une ligne. On trouve donc, dès cette aire, un traitement des propriétés géométriques des lignes. Les interblobs se projettent sur des bandes larges de V2 dont les neurones ont une sélectivité à l'orientation mais pas « end stopped ». Ils codent la disparité binoculaire et participent à la perception de la profondeur stéréoscopique.

Il existe dans l'aire V2 des neurones sélectifs à l'orientation des frontières de contraste aussi bien qu'à des contours illusoires. Ces neurones préfèrent des barres longues avec des orientations obliques comme on les trouve dans les triangles réels mais aussi dans des figures de Kanniza où, malgré l'interruption des côtés du triangle, nous percevons un côté illusoire alors que les neurones de V1 ne répondent qu'aux vrais contours mais pas aux contours illusoires ou à des formes cachées dans des nuages de points. Dans V1, dès qu'une ligne est interrompue, le codage de la ligne par les neurones cesse. On trouve dans V2 des neurones qui répondent à une ligne formée de points. Les neurones de V2 ont des propriétés de détection de contour qui sont influencées par l'orientation de la tête par rapport à la gravité et reçoivent donc des entrées vestibulaires. Cette propriété pourrait contribuer à l'invariance perceptive.

Dans les premières stations du traitement, une ségrégation est donc réalisée dans l'analyse de la couleur, du mouvement, de l'acuité, du contraste. Au niveau suivant, une ségrégation est réalisée entre forme, couleur, mouvement et profondeur. De façon générale, il semble que le système magnocellulaire soit impliqué dans la perception 3D et qu'il assure la ségrégation entre la figure et le fond, entre les objets et l'environnement. Un aspect important de cette construction géométrique de l'unité des objets dans l'environnement est de trouver des « linking features », des caractères qui relient des éléments de figure et assurent la perception de l'unité de l'objet lorsqu'il est fragmenté. Le système parvocellulaire voit la couleur et peut l'utiliser pour détecter des bords mais, alors que le système magno est incapable d'un examen stable et durable (il s'inactive après quelques secondes de vision), le parvo peut maintenir l'image pour l'examiner en détail. Le magno serait plus primitif et le parvo plus récent. Le parvo est très développé chez les primates et permet d'examiner la forme, la couleur et la surface des objets et donc, de leur assigner des attributs. Les propriétés du parvo et du magno se distribuent respectivement selon les voies visuelles dites dorsale et ventrale.

Il se produit donc une ségrégation très précoce des propriétés des objets visuels dans les voies primaires. Toutefois, une autre théorie a été proposée récemment

pour interpréter les faits empiriques concernant l'activité des neurones dans V1, V2, ... La couleur et la forme pourraient être codées dans un même neurone par le *décours temporel* de la fréquence de décharge des neurones. Ce codage serait « séparable », ce qui veut dire que, si besoin en est, les caractéristiques de couleur et de pattern peuvent être retrouvées dans la forme du *décours temporel* de la décharge du neurone. Pour ces auteurs, le « liage perceptif » qui assure la recombinaison des propriétés des objets, qui sont séparées dans les premiers relais visuels, n'est donc pas assuré par une « synchronisation » comme le prétendent d'autres théories. La séparation observée serait donc due à un codage différent des combinaisons de propriétés.

Le contrôle centrifuge de la perception visuelle : le cerveau projectif

La vision n'est pas un processus à un seul sens, centripète, de la rétine vers le thalamus, puis V1, V2, V3, V4, etc. Chacun de ces centres reçoit aussi des influences centrifuges : un anatomiste a dit un jour que V1 reçoit plus d'informations du reste du cerveau que de la rétine. Nous savons qu'une situation semblable est vraie pour les noyaux dits vestibulaires dans le tronc cérébral.

On peut ainsi, chez l'Homme, montrer que les aires visuelles primaires sont activées lorsqu'un sujet imagine un objet dans le noir : cette activité, observée grâce à la caméra à émission de positons, est due à des projections des centres de la mémoire vers les aires visuelles primaires. Notre cerveau projectif peut donc modifier ce que nous percevons en fonction de ses mémoires ou ses projets d'actions qui évoquent des pré-perceptions.

Un autre exemple de cette action centrifuge est celui de l'intention d'action et de signaux moteurs sur l'activité des neurones visuels, par exemple la direction du regard. La décharge de neurones dans le thalamus visuel ou dans les premiers relais visuels corticaux est en effet modifiée par la position de l'œil pendant les saccades oculaires, en particulier dans les aires du cortex pariétal 7a, VIP, LIP. Plusieurs effets ont été découverts ou suggérés :

a) Des changements de coordonnées transformeraient le codage rétinien de la position d'une cible en un codage dans un référentiel lié à la tête ou même à l'espace.

Récemment, dans notre laboratoire, l'enregistrement des neurones de l'aire VIP, a permis de dissocier, chez le singe, les activités des neurones codés dans un référentiel lié à la rétine et à l'espace grâce à une procédure de test des champs récepteurs d'un neurone très rapide qui permettait de tester le champ récepteur associé à chaque saccade, et donc ses modifications en fonction de la direction du regard. La nouveauté de cette découverte réside dans le fait que si dans d'autres aires corticales « visuelles » l'invariance spatiale est codée par des populations de neurones, on a affaire ici à une propriété de chaque neurone.

Toutefois cette interprétation est fondée sur l'idée que le cerveau reconstruit la position des cibles en coordonnées spatiales pour contrôler les mouvements des yeux. Cette idée est contestée par certains qui proposent que le cerveau ne code que des positions relatives de l'œil par rapport aux cibles et ne travaille donc pas dans un espace absolu mais uniquement par une détection d'erreurs.

b) Le champ récepteur des neurones ne serait pas fixe comme on le pensait, mais se déplacerait avant même la saccade pour anticiper la direction vers où le regard se dirige.

c) La direction du regard est prise en compte au niveau de l'aire MST pour assurer l'invariance perceptive de la direction de notre trajectoire pendant la locomotion. En effet, des enregistrements de neurones suggèrent que la distorsion du flux optique, introduite par le fait de regarder de côté pendant la marche, est compensée automatiquement à ce niveau par des signaux moteurs corollaires de la position de l'œil dans l'orbite.

Cette influence des signaux du regard ne se produit pas seulement au niveau du cortex visuel. Les signaux dits « vestibulaires » sont eux-mêmes influencés par la direction du regard dès les premiers relais sensoriels vestibulaires, comme nous avons été les premiers à le montrer. L'hypothèse que j'ai proposée dans plusieurs articles est que *la direction du regard est en elle-même une référence autour de laquelle est organisée la géométrie de notre espace perçu.*

3. ONTOGÈNE DE LA GÉOMÉTRIE CHEZ L'ENFANT

L'enfant ne possède pas la capacité de traiter des propriétés géométriques dès la naissance. Ces propriétés s'établissent au cours de l'enfance et de l'adolescence ; elles ne se développent pas de la même façon chez les garçons et chez les filles. Nous avons examiné quelques-uns des aspects de ce développement pour approcher le problème des fondements cognitifs de la géométrie de ce point de vue. Dans le cours précédent, nous avons évoqué l'existence de voies centripètes (entrantes) et centrifuges. Or, ces deux voies suivent des processus de développement chez le jeune animal, et sans doute chez le jeune bébé, qui sont très différents. Des mécanismes moléculaires guident donc ce développement, indépendamment de toute action extérieure. Les voies centripètes sont mises en place plus tardivement, au cours de la première année, en même temps que se développe le cortex cérébral.

Les données de la neuroanatomie et de la neurophysiologie du système visuel éclairent les étapes du développement des fonctions d'analyse du cortex cérébral mais il est intéressant d'examiner aussi cette question à un niveau plus global, celui de la Psychologie expérimentale. Parmi les nombreux travaux sur ce sujet, nous avons choisi de résumer quelques-unes des thèses de Piaget.

Les thèses de Piaget : la succession topologie, géométrie projective, géométrie euclidienne

Piaget s'est intéressé au développement de la perception de la géométrie. Dans le livre « La Représentation de l'Espace chez l'Enfant », écrit avec Inhelder en 1947, Piaget soutient une thèse principale : l'enfant construit d'abord une représentation des propriétés topologiques de l'espace avant d'en comprendre les relations métriques. Il critique à la fois Kant et Poincaré. « Kant, dit-il p. 11, concevait déjà l'espace comme une structure *a priori* de la "sensibilité", le rôle de l'entendement consistant simplement à soumettre des données spatiales perceptives à une suite de raisonnements susceptibles de les débiter indéfiniment sans en épuiser le contenu... Poincaré, de même, lie la formation de l'espace à une intuition sensible et rattache ses vues sur la signification du groupe des déplacements au jeu des sensations proprement dites, comme si l'espace sensori-moteur fournissait l'essentiel de la représentation géométrique et comme si l'intellect travaillait sur du sensible déjà tout élaboré au préalable ».

Piaget dit qu'en réalité l'enfant construit effectivement, dès le début de son existence, un espace sensori-moteur lié à la fois aux progrès de la perception et de la motricité « qui prend une grande extension jusqu'au moment de l'apparition du langage et de la représentation imagée (c'est-à-dire de la fonction symbolique en général). Cet espace sensori-moteur est lui-même greffé sur divers espaces organiques antérieurs (postural, etc.) mais dont il est loin de constituer un simple reflet... ».

« Puis ensuite seulement vient l'espace représentatif dont les débuts commencent avec ceux de l'image et de la pensée intuitive, contemporains de l'apparition du langage ». Alors, poursuit Piaget, se produit un phénomène très curieux... « tout en profitant des conquêtes de la perception et de la motricité, (lesquels fournissent, sur leur plan, l'expérience de ce que sont par exemple une droite, des angles, un cercle, et un carré, des systèmes perceptifs, ...) la représentation procède *ab initio* comme si elle ignorait tout des rapports métriques et projectifs, des proportions, etc. La représentation est obligée de reconstruire l'espace à partir des intuitions les plus élémentaires, tels que les rapports topologiques de voisinage, de séparation, d'enveloppement, d'ordre, etc. mais en les appliquant en partie déjà à des figures projectives et métriques supérieures au niveau de ces rapports primitifs et fournies par la perception ». « Faute de prêter attention à ce divorce entre la forme de connexions représentatives initiales et le contenu perceptif..., on s'imagine que l'intuition géométrique s'appuie directement sur les données sensori-motrices ».

Piaget distingue alors l'activité « représentative », apparue plus tardivement, et l'activité « perceptive » fondée sur les activités sensori-motrices et il montre le rejaillissement de la première sur la seconde. Il dénonce alors l'équivoque entre les rapports du « représentatif » et du « perceptif » dû au fait que l'adulte ayant perdu tout souvenir des étapes antérieures s'imagine alors que chaque perception

utilise dès l'origine des systèmes de coordonnées, ou les rapports de verticalité et d'horizontalité, en réalité très complexes qui ne sont achevés que vers 8 à 9 ans. Il distingue plusieurs périodes dans le développement :

— La première (jusqu'à 4 mois) est caractérisée par une « non coordination » des divers espaces sensoriels entre eux. Seules les propriétés topologiques de voisinage, de séparation, d'ordre, d'entourage ou d'enveloppement (par exemple, le nez entouré du visage) sont identifiées. Piaget rappelle que Poincaré avait identifié un continu « empirique » basé sur le voisinage. A ce niveau, dit Piaget, le bébé ne perçoit que des rapports spatiaux élémentaires qui caractérisent cette partie de la géométrie appelée « topologie », étrangers aux notions de forme rigide, de distance de droite, d'angles, etc. ainsi qu'aux rapports projectifs et à toute mesure. Cette période ne comporte « que des rapports pré-perspectifs et pré-euclidiens » qui s'apparentent aux relations topologiques élémentaires. Mais il s'agit d'une topologie perceptive et motrice et surtout radicalement égocentrique.

— La seconde période (4-5 à 12 mois) est caractérisée par la coordination entre vision et préhension qui permet la perception des formes. Mais, dit Piaget « contrairement à l'hypothèse centrale de la théorie de la Gestalt, nous croyons que des bonnes formes elles-mêmes (ou formes euclidiennes simples) se développent, avec l'image, en fonction de l'activité sensori-motrice, mouvements du regard, exploration tactile, analyse imitative, transpositions actives... La constance des grandeurs est liée, par exemple, à la coordination des mouvements contrôlés perceptivement. La décentration perceptive de cette période associée à l'activité motrice aboutit à la constitution de rapports *métriques* et *projectifs* ».

— Pendant la troisième période (seconde année) les changements de points de vue, les déplacements contribuent à l'élaboration d'une perception des mouvements des objets les uns par rapport aux autres (allocentriques). La seconde moitié de cette période « en marquant le début des coordinations intériorisées et rapides qui caractérisent l'acte complet d'intelligence, voit apparaître l'image mentale en prolongement de l'imitation différée... De purement perceptif, l'espace devient donc en partie, représentatif. Ce n'est alors que vers 7-8 ans qu'un espace intellectuel sera construit, qui sera capable de l'emporter définitivement sur l'espace perceptif. C'est la motricité qui est le facteur commun entre ces deux constructions, représentative et perceptive. L'image est, pour lui une imitation intériorisée qui procède par conséquent comme telle de la motricité ».

Ces analyses de Piaget portent toutes sur le primat de la topologie sur la métrique. Il remarque la démarche inverse qu'auraient faite le développement de la perception d'une part, et la science de la géométrie d'autre part, et écrit « on comprend que relevant des conditions élémentaires de l'action, ces rapports fondamentaux aient échappé si longtemps à la science géométrique qui a débuté avec la mesure et ne s'est engagée qu'extrêmement tard dans la recherche des notions primitives ».

Nous avons, pour illustrer ces théories, pris quelques exemples comme l'apparition de la notion de droite projective ou de droites affines. Piaget remarque que la droite n'est pas, en effet, une notion topologique car pour transformer une simple *ligne* (seule envisagée par la topologie) en une *droite*, il est nécessaire d'introduire un système ou bien de points de vue, ou bien de visée (notion que l'on retrouve dans l'analyse de Husserl). Le dernier niveau envisagé par Piaget après la construction de l'espace topologique, celui de l'espace projectif, est celui de l'espace euclidien. Celui-ci se construirait par la coordination des points de vue des objets de l'espace entre eux, ce qui conduit à la construction de systèmes de coordonnées.

Pour Piaget, l'image n'est donc jamais que l'imitation intérieure et symbolique d'actions d'abord antérieurement exécutées, puis simplement exécutables, ce qui évoque évidemment le concept « d'affordance » de Gibson.

Critiques de la chronologie de Piaget

Récemment, plusieurs critiques ont été faites de la chronologie de Piaget. Le développement de la rationalité ne peut se réduire à la substitution majorante des structures nouvelles, qu'elles soient symboliques ou sub-symboliques, mais se développer c'est aussi, et souvent, inhiber une structure concurrente. Les auteurs ont tenté de relier l'apparition des fonctions supérieures à la capacité qu'a le cortex préfrontal d'inhiber des comportements automatiques et primitifs en quelque sorte. J'ai moi-même insisté dans mon livre « Le sens du mouvement », sur le rôle fondamental, et mal connu, de l'inhibition comme facteur de modulation et d'organisation de l'activité. Les théories récentes attribuent à l'enfant des capacités perceptives très précoces (avant 4 mois) et contestent souvent le constructivisme de Piaget. Cette précocité a été montrée pour plusieurs opérations perceptives : a/ la constance de la forme et de la taille, la perception de l'inclinaison. Il est intéressant de constater que des données récentes de neurophysiologie chez le singe confortent ces observations. En effet, des neurones du cortex pariétal répondent, chez cet animal, à l'inclinaison des surfaces ; b/ La reconstruction d'un objet caché (paradigme dit « d'occlusion ») ; c/ la perception des formes, des contours illusoires, des visages ; il a été proposé, à ce sujet, que le développement de la géométrie était dû à l'intérêt de la détection des formes géométriques en mouvement pour l'évaluation du risque que représentent les objets de l'environnement ; d/ la perception du mouvement biologique.

Le développement de la géométrie de l'espace de navigation

L'espace de navigation et la mémoire des déplacements sont, en plus de l'espace de préhension, de manipulation, l'un des espaces les plus importants dans le comportement et nous avons longuement étudié l'an dernier les bases neurales de la mémoire des déplacements. Nous avons alors signalé, dans le cours sur la mémoire des déplacements, que la navigation et la représentation de

l'environnement peuvent être réalisées par des stratégies cognitives différentes comme, par exemple, les stratégies de simulation des mouvements et des repères sur une route, qui diffèrent de l'évocation d'une carte. Une tâche intéressante est celle, par exemple, de repérer des objets dans un environnement et mémoriser leur place. C'est la tâche que j'appelle « les œufs de Pâques ». Lorsque les enfants ne trouvent pas tous les œufs, il faut que les parents se rappellent où ils ont caché les œufs non trouvés. La conclusion est que les enfants de cet âge, comme cela a été aussi montré pour les rats, utilisent les indices géométriques. Les adultes utilisent des combinaisons d'informations géométriques et non géométriques. Il est donc possible que chez l'Homme, il y ait deux modules indépendants pour le codage des informations égocentrées et allocentrées, les dernières utilisant la géométrie des relations de l'environnement, même à un âge très précoce. L'imagerie cérébrale suggère qu'un module spécialisé existerait dans le parahippocampe et dans le cortex frontal pour le traitement des caractéristiques géométriques de l'environnement.

La perception de la géométrie des formes, dans la mesure où elle est liée à l'action, implique une identification des objets en relation avec leur usage ou leur signification. Or, le développement des mécanismes neuronaux peut être sous l'influence de l'environnement et, en particulier, de l'environnement social. C'est ce qu'a étudié Luria. Inspiré par les travaux de l'école russe, en particulier ceux de Vitgosky, il a comparé la perception des formes géométriques chez des populations agricoles et urbaines. Sa thèse principale est que l'attribution cognitive de la signification à des formes géométriques est intimement liée au degré de culture de ces populations et qu'il ne faut pas oublier la dimension historique et culturelle dans l'étude des mécanismes de la perception de la géométrie.

4. LA GÉOMÉTRIE ET LE MOUVEMENT

Nous avons cherché à montrer que la perception des formes géométriques, loin d'être comme on le pense souvent, une propriété statique de traitement d'images, est profondément liée à la perception et au contrôle du mouvement. Elle est *multimodale*. Elle est une *décision perceptive* et pas seulement un traitement passif. Elle évalue des grandeurs pertinentes pour l'action en cours.

Après avoir rappelé brièvement les mécanismes neuronaux du traitement du flux optique pendant des mouvements du monde visuel (qui ont été décrits les années précédentes), nous avons concentré le cours sur le traitement des messages visuels dans les aires médio-temporale (MT ou V5) et médio-temporale supérieure (MST) qui font suite aux aires V1, V2, V3, V4, dans le traitement sériel de l'information visuelle et qui sont spécialisées dans le traitement du mouvement. Récemment, une autre aire spécialisée dans le traitement du mouvement (KO) a été découverte dans le cortex occipital chez l'Homme par imagerie cérébrale. Cette région est située à peu près au même niveau que la région MT et V5 chez l'Homme mais plus postérieure et médiane le long de la surface occipitale.

Cette région est particulièrement sensible aux frontières de mouvement, appelées en anglais « kinetic boundaries », que l'on peut provoquer en fabriquant une image dans laquelle des bandes parallèles se déplacent à des vitesses différentes ou même opposées, comme les voies d'une autoroute.

Nous avons considéré ici principalement les aires MT et MST parce qu'elles ont fait l'objet d'études qui permettent de relier la perception chez l'Homme avec les activités des neurones enregistrées chez le singe de façon remarquable.

Propriétés des neurones de MT

Les champs récepteurs de MT sont légèrement plus grands que ceux des aires précédentes mais nettement plus petits que ceux de MST. Les neurones de V1 sont en général accordés sur une direction du mouvement visuel. Ils répondent à un bord qui se déplace avec une certaine orientation. Ils ne peuvent toutefois pas coder, à travers la petite fenêtre sur le monde que constitue leur champ récepteur, de façon non-ambiguë la direction car ils ne mesurent que la composante du mouvement perpendiculaire au bord. C'est le problème dit « de l'ouverture ». Les neurones de MT ont une direction préférentielle ; le problème de l'ouverture est donc levé à leur niveau. De plus, alors que les neurones de V1 répondent de la même façon au mouvement dans leur direction préférée, même s'il y a dans le champ récepteur un autre mouvement dans une autre direction, les neurones de MT, eux, seront fortement inhibés s'il y a un autre mouvement dans une autre direction. Cette propriété dite « de suppression contraire » est peut-être importante pour enlever du bruit dans la reconstruction des surfaces en mouvement dans laquelle MT est particulièrement impliquée. L'aire MT joue aussi un rôle dans la perception de la profondeur selon laquelle sont disposées des surfaces en mouvement, la segmentation de ces surfaces, par exemple ces neurones répondent à des ensembles cohérents de points qui se déplacent.

Il s'agit donc d'une aire où les traitements visuels les plus élaborés pour la reconstruction de la géométrie des objets et de l'espace en mouvement sont exécutés.

La reconstruction de la forme tridimensionnelle avec le mouvement

Les objets de l'environnement ont une forme dans l'espace tridimensionnel. Or, leur image se projette sur la surface sphérique de la rétine. Comment le cerveau reconstruit-il la forme 3D ? Le mouvement est utilisé par le cerveau pour cette reconstruction. Nous avons présenté une démonstration de notre laboratoire sur cette propriété et avons décrit des expériences faites récemment grâce à l'imagerie cérébrale par émission de positons qui révèlent les aires corticales impliquées dans cette reconstruction de la forme à partir du mouvement. On a utilisé des perceptions « bistables » c'est-à-dire des stimulations visuelles qui peuvent évoquer alternativement une perception 2D ou 3D. Des enregistrements de neurones chez le singe, en utilisant aussi des présentations de stimuli visuels

bistables (cylindres), ont montré que les neurones de MT modifient leur activité lorsque le percept (évalué chez le singe par des méthodes psychophysiques) change.

Propriétés des neurones de MST

Les neurones de MT se projettent sur MST où sont accomplies d'autres transformations et analyses des messages sur le flux optique. Les neurones de MST ont des champs récepteurs plus grands que MT. Il y a donc dans ces voies un agrandissement progressif des champs récepteurs. Ils ont également une sélectivité directionnelle mais ils répondent aussi à de nombreuses autres caractéristiques du flux optique : la rotation, l'expansion et la contraction, le « curl », la spirale, la divergence, le mouvement laminaire, etc. L'idée que le cerveau contient des neurones sélectifs pour ces aspects géométriques du mouvement opérateurs avait été suggérée par la psychophysique.

L'existence d'un répertoire de formes dynamiques ainsi détectées par les neurones de MST correspond peut-être à la distribution des vecteurs de mouvement dans le flux optique pendant les mouvements naturels. Si, par exemple, nous avançons en ligne droite en fixant un point au sol, le flux optique aura, autour du point de fixation, la forme d'une spirale.

Les neurones de MST ont une capacité remarquable à continuer à signaler ces composantes du mouvement visuel quelle que soit la localisation du stimulus dans le champ récepteur qui, rappelons-le, est très large. On appelle cette propriété « l'invariance de position et d'échelle ».

L'influence des signaux moteurs du regard

Les signaux moteurs du regard modifient les décharges des neurones de MST, qui est donc un centre de convergence pour les messages visuels et des messages dits « extrarétiniens », endogènes, venus d'autres parties du cerveau et associés à l'action. Par exemple, la décharge des neurones de MST ne cesse pas, contrairement à celle des neurones de MT, lorsque l'œil poursuit une cible visuelle et que la cible disparaît de façon transitoire. C'est un signal d'origine motrice qui entretient la décharge pendant un bref moment ; ce signal n'est pas nécessairement une décharge corollaire de la commande motrice : il peut aussi être une prédiction de la position ou du mouvement de la cible. Le cerveau est un prédicteur.

Ces signaux liés au mouvement du regard sont aussi utiles pour le maintien de l'invariance de la direction perçue du mouvement propre pendant la navigation. Gibson avait proposé l'idée que pendant une translation vers l'avant une portion particulière du champ visuel, appelée « le foyer d'expansion de l'image rétinienne », peut être utilisée pour déterminer la direction du mouvement. Ce foyer d'expansion est dans la direction de la marche si les yeux et la tête ne bougent pas et sont parfaitement dans l'axe sagittal du corps. Si les yeux bougent, alors

un mouvement laminaire se produit dans le flux optique, en sens contraire du mouvement des yeux, et s'ajoute à l'expansion, créant un flux optique extrêmement complexe. Or, nous continuons à percevoir la direction de notre marche en avant, par conséquent celle du tronc, même si la tête et les yeux bougent.

On a récemment démontré chez le singe que les neurones de MST peuvent être impliqués dans la correction du flux optique par les mouvements du regard de façon à rétablir un flux optique qui corresponde à la direction de la marche. L'invariance perceptive est donc peut-être réalisée à ce niveau du traitement. De même, ces neurones reçoivent des entrées vestibulaires et la compensation peut donc être aussi réalisée pour des mouvements de la tête.

Autres aires corticales impliquées dans la perception des formes géométriques

La sensibilité à la rotation a été trouvée au-delà de MT, dans l'aire pariétale PG. On a suggéré que ces neurones combinent une mosaïque de détecteurs de direction circulairement disposés ; ils pourraient être de véritables détecteurs de « curl ».

Mais les neurones du cortex pariétal détectent aussi des propriétés complexes qui ne sont pas nécessairement liées au mouvement dans un plan fronto-parallèle mais sont peut être impliquées dans la détection des objets ou des surfaces.

5. LA PERCEPTION DES OBJETS

Les questions que pose la remarquable capacité du cerveau à reconnaître des objets sont nombreuses : existe-t-il un système unique pour la reconnaissance de tous les objets dans le monde ou y a-t-il plusieurs systèmes suivant la catégorie des objets (visage, train, chien, arbre, etc.) ? les objets naturels sont-ils plus facilement perçus que les objets artificiels ? comment s'effectue la classification des objets ? comment est reconstruite l'unité de l'objet, on dit aussi comment se fait le « liage », après la décomposition qu'effectue la vision en ses composantes de mouvement, couleur, forme, contrastes, etc. ? les objets sont-ils codés dans des référentiels liés à l'objet ou à l'observateur ? quelles sont les relations entre le codage de l'objet et les actions que l'observateur envisage de faire ? comment est assurée l'invariance de l'objet perçu lorsqu'il se déplace ou lorsque l'observateur change de point de vue ? le codage de l'objet est-il dépendant du point de vue ou abstrait ? comment interagissent les descriptions verbales de l'objet et les descriptions spatiales ?

La littérature concernant ce domaine, surtout pour la perception visuelle, est considérable. Nous n'avons traité, de façon succincte, que trois aspects directement reliés à la thèse principale de ce cours qui insiste sur le rôle de l'action dans la constitution de la géométrie. Le premier concerne la décomposition des objets en formes prototypiques ou composants. Nous avons examiné une des

théories récentes sur cette question, celle de Biederman, et l'avons comparée avec des données récentes de neurophysiologie. Le deuxième aspect concerne la perception des visages. Le visage est, en effet, un objet d'un intérêt primordial qui est à la fois géométriquement très bien défini, porteur de messages qui suscitent la crainte aussi bien que la tendresse, tout à la fois prédateur et proie, principal interprète des émotions et des intentions, porteur de l'histoire de chacun d'entre nous mais aussi reflet des conventions et des grands courants de la société ; son dessin peut être le témoin de troubles profonds de la cognition. Nous n'avons fait qu'évoquer les théories modernes qui proposent l'idée que l'unité de l'objet est réalisée par la synchronisation temporelle de l'activation des structures dans lesquelles sont mémorisées ou activées les composantes de l'objet au même moment. Dans ces théories, l'unité de l'objet est donc assurée par le temps. Elles seront traitées de façon approfondie dans le cours de l'an prochain sur « Unité de la perception et conscience du corps ».

La décomposition de l'objet en formes prototypiques et en composantes

Les résultats récents concernant la reconnaissance visuelle des objets suggèrent qu'il n'existe pas, dans le cerveau, de système général de reconnaissance des objets à usage multiple. Au contraire, on trouve des représentations multiples des objets, formées dans diverses parties du cerveau, chacune spécifique aux transformations requises soit pour la perception soit pour l'action. La reconnaissance des membres prototypiques d'une catégorie d'objets, le codage des transformations des objets ou des parties des objets, le codage de la taille, de l'orientation, de la forme, de l'identification des membres individuels d'une classe d'objets homogènes, et la planification des mouvements qui sont, en général, associés aux différents objets familiers, dépendent de représentations différentes formées dans des centres nerveux nombreux et grâce à des ensembles de liaisons neuronales différentes.

Il existe, de plus, des contraintes sévères sur la capacité qu'a le cerveau de reconnaître des formes. Par exemple, nous ne pouvons pas identifier un visage à l'envers. Cet effet n'existe pas chez le singe qui a l'habitude de voir des visages suivant de multiples orientations. De même, le jeune enfant semble reconnaître les visages, même à l'envers. La polarisation de la perception est donc acquise en même temps que se mettent en place, comme nous l'avons vu, les mécanismes qui permettent l'identification et la mémorisation de configurations complexes avec la mise en place de fonctions corticales supérieures. Il est lié à l'identification de « configurations » des éléments dans la reconnaissance des visages.

L'identification des objets est donc parfois indépendante du point de vue ; elle semble « centrée sur l'objet lui-même » dont les propriétés ont été en quelque sorte « généralisées » comme disent les psychologues ; mais elle est parfois dépendante du point de vue. Toutefois, les travaux de Psychologie cognitive n'ont pas encore élucidé complètement cette question.

D. Marr a été un des premiers à proposer l'idée selon laquelle le système visuel reconstruit progressivement les objets à partir de leur analyse décomposée par ses premiers relais. Nous avons choisi d'analyser la théorie récente proposée dans ce sens par Biederman. Il propose que la perception des objets est fondée sur la décomposition des images en composantes qu'il appelle des « géons ».

La première décomposition serait effectuée dans les premiers relais V1, V2, V3, etc. Elle assure l'extraction des contours de l'objet grâce aux informations de luminance, texture, couleur, etc. Elle donne une information de contour par des lignes. Il faut noter l'existence d'une théorie récente parallèle qui suggère la possibilité que soient extraits non seulement le contour mais le squelette d'objets qui serait particulièrement utilisé pour l'analyse des objets non rigides en mouvement comme, par exemple, les animaux. Puis se produirait une détection des propriétés dites « non accidentelles » telles que la colinéarité, la symétrie, la courbure continue, le parallélisme, etc., et un découpage en zones principalement dans la partie concave des formes. Cette double analyse permet de décomposer la forme de l'objet en composantes.

L'étape suivante serait la comparaison des composantes avec des représentations présentes dans la mémoire. On voit que la mémoire est essentielle dans ce processus d'analyse. Ces mémoires sont composées d'éléments simples appelés « géons » (pour ions géométriques). Un géon est un volume défini par le déplacement d'une courbe fermée dans un plan le long d'un axe supposé être à angle droit par rapport à la surface plane comme des cylindres, des cônes, des cubes, des parallélépipèdes, etc. qui correspondent aux critères gestaltistes de « bonne forme ». Une bibliothèque d'environ 36 géons permettrait d'identifier un nombre considérable d'objets largement supérieur à tous les objets que nous rencontrons ou que nous souhaitons mémoriser et reconnaître.

Une des conséquences importantes de la théorie de géons est que le principe de la Gestalt s'applique à chaque géon et non pas à la figure dans son ensemble. La conséquence en est que ce sont les composants qui sont stables en cas de bruit perceptif.

Le problème est de savoir si la neurophysiologie moderne confirme cette décomposition en formes élémentaires. Nous avons vu dans les cours précédents que l'on distingue actuellement deux grandes voies neuronales : la voie dite « dorsale » et la voie dite « ventrale » dans l'élaboration des informations visuelles et les relations avec l'action. Un accord est maintenant fait sur l'importance de la voie ventrale dans l'identification des objets. Il est aussi suggéré que les deux hémisphères droit et gauche analysent des propriétés différentes des objets. Certains prétendent en effet que l'hémisphère droit s'intéresserait aux propriétés globales de forme des objets et travaillerait dans un repère spatial, alors que l'hémisphère gauche ne serait concerné que par les attributs locaux de chaque objet, entre analyse des propriétés spatiales de coordonnées et propriétés catégorielles, comme le propose Kosslyn.

Rôle du cortex inféro-temporal dans la reconnaissance des objets

L'aire inféro-temporale (IT) est une région du cerveau qui, chez le singe, est située dans la zone juste antérieure au sillon occipital inférieur et s'étend jusqu'au pôle temporal et du fond du sillon temporal supérieur (STS) au fond du sillon occipito-temporal. Il correspond à peu près aux aires 20 et 21 de Brodman. Il est divisé en aires TEO et TE pour certains et en PIT, CIT et AIT pour d'autres ; mais de nombreuses subdivisions ont depuis été introduites dans cette zone du cerveau. TEO reçoit des projections organisées de façon topographique des aires V2, V3 et V4 et, en retour, se projette aussi sur ces aires. Les traitements qui se font dans TEO peuvent donc influencer les étages précédents. TEO se projette sur de nombreuses aires du cortex temporal mais aussi vers les FEF, l'aire 46, l'amygdale, l'hippocampe, etc. et des structures sous-corticales telles que la formation réticulée, le colliculus supérieur. Cette partie du cerveau est connue pour son rôle dans la reconnaissance des objets, la formation des habitudes, la mémoire associative, et des déficits de ces fonctions ont été observés chez des patients porteurs de lésions.

Ces aires continuent la chaîne des traitements visuels et sont disposées fonctionnellement de façon séquentielle. La taille des champs récepteurs le long de cette chaîne augmente de 2 à 3 degrés jusqu'à 30 à 50 degrés, suggérant que des propriétés locales des objets sont progressivement intégrées dans des propriétés plus globales de l'environnement. Les neurones de IT sont sensibles aux attributs visuels comme la couleur, l'orientation, la texture, la forme. Mais, bien que déjà dans V4 on trouve des neurones sensibles à la forme, c'est dans IT que l'on trouve une grande proportion de neurones qui répondent à des variations de formes complexes, à des objets synthétiques, des descripteurs de forme paramétrique, ou des fonctions de Walsh qui sont des patterns visuels produits mathématiquement. De plus, cette région contient des neurones spécifiquement sensibles aux visages ou à la main. Certains neurones répondent à un objet même si on en change les attributs comme la couleur, le mouvement ; par contre, ils sont sensibles aux contrastes, ce qui est cohérent avec le fait que la reconnaissance d'une forme est liée aux ombres.

IT contient donc tous les éléments nécessaires pour la reconnaissance des objets mais la question est de savoir si les objets sont représentés par quelques neurones « gnostiques » ou par l'activation conjointe de petits groupes de neurones qui représentent chacun les différents attributs ou les géons de l'objet, ou encore s'ils sont représentés de façon implicite par des combinaisons de décharges dans des populations larges de neurones.

Il semble actuellement qu'au moins deux sortes de code soient présentes. D'une part, des neurones qui codent pour des composants de la forme ou des parties et qui peuvent contribuer à l'identification d'un objet par leurs combinaisons en fonction des relations spatiales des composants ainsi définis, ce qui fait penser

aux géons de Biederman, mais aussi des neurones qui codent les aspects globaux des objets avec une sélectivité particulière à la configuration des éléments.

De plus, par des méthodes d'imagerie optique de portions du cortex IT chez le singe, on a récemment suggéré que dans une zone d'environ 1 mm² de surface sont présents des neurones qui codent les aspects successifs d'une forme ou d'un visage, par exemple plusieurs points de vue. Ceci suggère que les attributs codés pour une même forme sont placés dans des régions bien délimitées et de façon très organisée.

Le cortex temporal inférieur coopère avec le cortex périrhinal et entorhinal, pour assurer la mémorisation et le rappel des formes visuelles lorsqu'il faut comparer une forme nouvelle avec une forme déjà vue.

Des neurones pour ajuster la main à la forme des objets

Des travaux récents apportent des données sur la détection de la forme dans des tâches de préhension, autrement dit, le couplage entre perception et action. Rappelons que, lorsque nous attrapons un objet, le cerveau traite en parallèle les commandes de la trajectoire du bras et celles qui contrôlent les doigts et permettent d'adapter la forme de la main à la taille des objets. Or, on trouve dans l'aire intrapariétale inférieure (AIP) des neurones qui déchargent en relation avec la forme de l'objet qui est saisi par l'animal. La plupart des neurones de type visuo-moteurs préfèrent un objet particulier à la fois pendant la manipulation et la simple fixation visuelle sans manipulation. Ceci est vrai lorsque l'objet a une forme canonique proche des géons de Biederman (cylindre, cône, sphère, etc.). Ils jouent sans doute un rôle important pour ajuster le pattern de mouvement de la main aux caractéristiques spatiales de l'objet pendant la manipulation. Ceci correspond bien aux déficits observés chez les patients porteurs de lésions de cette zone qui ne peuvent pas ajuster la forme de la main à l'objet.

D'autres neurones répondent à l'orientation de l'axe d'une barre lumineuse dans l'espace. Certains d'entre eux associent le codage de la forme de l'objet (cylindre, sphère) à celui de l'orientation de son axe. Ceci pourrait correspondre aux observations chez des patients porteurs de lésions pariétales qui ont une perception biaisée de l'orientation des objets.

Dans d'autres aires pariétales, on trouve des neurones sensibles à la fois à des surfaces et à une orientation particulière de la surface. Par conséquent, le cortex pariétal est impliqué dans la perception des propriétés 3D des objets liées à la stéréopsie (beaucoup des réponses observées exigeaient la vision binoculaire).

Le système cortical dorsal est donc divisé en deux voies distinctes. L'une a un relais dans l'aire V5 (MT) et se termine dans V5a (MST) et l'aire VIP. Elle est impliquée dans la vision du mouvement. L'autre voie contient un relais dans l'aire V3-V3a et se termine dans des aires autour des sillons pariéto-occipital et intra-pariétal. Les aires V6, LIP, et 7a sont concernées par la représentation de

la position en coordonnées égocentriques alors que IPS est important pour le traitement des informations de haut niveau sur la stéréopsie et la forme 3D. L'aire AIP est essentielle pour le contrôle du mouvement de la main pendant la préhension. Elle influence l'aire F5 du cortex prémoteur qui envoie les commandes motrices au cortex moteur afin d'accomplir la manipulation des objets. L'avenir dira si cette correspondance remarquable entre les prédictions de la théorie de Biederman et les résultats de la neurophysiologie tient la route mais on voit ici comment les deux approches théorique et expérimentale nous conduisent à mieux comprendre les fondements cognitifs de la perception de la géométrie à défaut encore de nous révéler les fondements cognitifs de LA géométrie.

6. LA NEUROPATHOLOGIE DE LA COGNITION DE LA GÉOMÉTRIE

Le déficit de la reconnaissance des formes visuelles chez l'Homme est appelé « agnosie visuelle ». Bien que déjà Thucydide décrivît en 430-429 avant J.-C. des agnosies chez des patients après une épidémie de peste à Athènes, et bien qu'Hippocrate fit allusion à cette maladie dans son livre, les premières descriptions modernes furent faites par Quaglino en 1867. Munk en 1877 remarqua que des chiens pouvaient voir des objets mais ne les reconnaissaient pas et nomma ce déficit « cécité corticale ». C'est Freud qui inventa le terme « d'agnosie visuelle » et utilisa ce concept comme Wernicke. La période de 1880 à 1900 vit fleurir les travaux de Charcot, Wilbrand, Déjérine et des écoles de neurologie française et allemande. Particulièrement pertinent pour les questions que nous avons étudiées dans ce cours, on peut noter le travail de Pick qui décrivit, en 1908, un patient qui, à la suite d'une atrophie du lobe occipital, ne pouvait plus reconnaître des objets de grande taille bien que son acuité visuelle et sa capacité à reconnaître la couleur soient normales.

Ceci est sans doute la première identification de ce qui est appelé aujourd'hui « l'agnosie simultanée ». De nombreuses revues récentes résument les découvertes sur la pathologie de ces fonctions. Notons toutefois l'intéressante distinction faite par Liepman en 1908 de ce qu'il appela l'agnosie « dissolutionnelle » qui comporterait trois niveaux : un déficit de la fusion des signaux sensoriels à l'intérieur d'une seule modalité ; un déficit de la mémoire liée à une seule modalité ; enfin un déficit de l'association des « images », ou plutôt des représentations de l'objet dans différentes modalités sensorielles.

Il était, dans le cadre de ce cours, hors de notre propos de résumer un siècle de recherche et d'observations cliniques. Nous avons toutefois rappelé la classification du livre de Landis (qui fut l'un de nos invités pour un séminaire) et de Grüsser. Ces auteurs proposent de diviser les agnosies en 5 niveaux qui correspondraient à des niveaux d'intégration des informations sensorielles : la sensation, la perception ; l'aperception ; l'association ; la cognition. Wundt fut le premier à définir le niveau d'analyse des objets qu'il appela « aperceptif ». Lissauer, en 1890, proposa de diviser le processus de reconnaissance en deux étapes : l'étape

de conscience d'une impression sensorielle ou « aperception », et l'étape d'associations d'autres notions avec le contenu de la perception ou « association ».

Ce concept a été l'objet d'un nombre considérable de discussions et a été reformulé de nombreuses fois. Landis (p. 204) note que, chez tous les patients présentant un déficit aperceptif, la perception des qualités visuelles est intacte ou montre des déficits mineurs. Ceci est en contraste saisissant avec leur déficit de reconnaissance, de discrimination, de comparaison ou de copie des formes visuelles simples. Par exemple, ces patients ne reconnaissent pas des figures faites avec des points, ils ont du mal à effectuer la différence entre la figure et le fond, et semblent donc avoir un déficit de la perception des formes au sens de la Gestalt. Milner précise à propos du malade DF : « la perturbation de la reconnaissance des formes chez DF ne vient pas d'un déficit de canaux sensoriels particuliers (les détecteurs de contours par exemple) mais d'un déficit qui intervient à un niveau plus élevé ou au-dessus d'un mécanisme général d'extraction des primitives de la forme ». Ces malades ont une capacité à détecter le mouvement. Landis remarque que certains des patients de Golstein, Efron, Adler, et le patient qu'il a étudié utilisent même des stratégies curieuses de traçage des formes par une action de poursuite visuo-motrice pour reconstruire la forme. Ceci serait l'équivalent des stratégies de route utilisées par certains sujets pour mémoriser un trajet.

Bien que très peu de données anatomiques détaillées soient disponibles sur les patients qui souffrent d'agnosie aperceptive, il semblerait possible que cette affection implique les voies temporo-occipitales et donc plus particulièrement le système magnocellulaire.

Nous avons complété le cours par une description des différentes pathologies neuropsychologiques de la reconnaissance des formes géométriques. Landis a décrit, dans un séminaire, les symptômes et les lésions associées à la négligence spatiale.

7. LA GÉOMÉTRIE ET LE CONTRÔLE DU GESTE ET DE LA POSTURE

Comment intervient la géométrie dans le contrôle du mouvement ? Nous avons tout d'abord envisagé un problème simple : celui de l'organisation neuronale de réflexes que nous avons décrit dans un des cours des années précédentes : les réflexes de stabilisation du regard et du corps d'origine vestibulaire. Jusque dans les années 1980, les neurophysiologistes qui ont été intéressés par les bases neurales de ces réflexes ont surtout cherché à comprendre comment étaient résolus des problèmes de dynamique : par exemple, comment, à partir de la détection de l'accélération de la tête, le cerveau pouvait produire des signaux qui contrôlaient la position du regard, ce qui suppose des intégrateurs au sens mathématique, c'est-à-dire des opérateurs qui transforment l'accélération en vitesse et puis en position. Puis vint l'idée que le cerveau devait aussi résoudre des problèmes de

géométrie. Par exemple, les informations de mouvement de la tête, codées par les capteurs vestibulaires selon les trois plans des canaux semi-circulaires, dans un référentiel euclidien trirectangle, doivent subir des transformations pour produire la contraction correcte des muscles oculaires et céphaliques. On proposa alors d'assimiler le cerveau à un tenseur qui effectue des transformations de coordonnées dans des espaces différents et résout les problèmes dits de « transformation inverse ».

On proposa aussi que le cervelet est l'organe qui contient les opérateurs neuronaux pour réaliser ces transformations inverses. Une formulation plus récente de ces mêmes hypothèses a été donnée suggérant que le cervelet est un véritable modèle interne des propriétés mécaniques des membres. Grâce à ce modèle interne neuronal, une véritable simulation interne de la géométrie et de la cinématique de la trajectoire du mouvement ainsi que les corrections appropriées peuvent être réalisées avant même que le mouvement soit exécuté.

L'idée que le cerveau effectue des transformations visuo-motrices géométriques complexes pour le contrôle du mouvement a été à l'origine de nombreuses études récentes. Mon objectif dans ce cours n'a pas été de décrire en détail ces mécanismes, mais, en suivant le cadre général des théories, d'inverser complètement l'approche traditionnelle. En effet, si l'on se contente de croire que le cerveau va mesurer toutes les informations des sens (vision, informations vestibulaires, mesures des longueurs et des vitesses d'étirement par les muscles, etc.), les informations à traiter seraient considérables, hétérogènes, codés dans des référentiels très différents avec des propriétés géométriques et dynamiques différentes. Compte tenu des centaines de degrés de liberté à contrôler, le problème serait probablement insoluble ou au moins demanderait beaucoup de temps et ne permettrait pas la nécessaire rapidité des gestes, la prédiction, et l'anticipation. De plus, les systèmes biomécaniques des membres sont surdéterminés, il y a plusieurs trajectoires possibles pour arriver à un point donné de l'espace. Comment donc le cerveau choisit-il la solution particulière ? Quelles sont les contraintes biomécaniques, neurales, qui limitent le nombre de solutions, etc. ? Est-ce la dynamique qui est contrôlée ou est-ce la géométrie ?

Nous avons analysé successivement trois questions :

Quelles solutions la nature a-t-elle trouvées pour simplifier la complexité de la géométrie du corps ou encore, comme le disait Bernstein, réduire le nombre de degrés de liberté ? Nous avons examiné plusieurs de ces solutions : la correspondance entre les espaces des capteurs sensoriels, par exemple le fait que les plans des canaux semi-circulaires sont les mêmes que ceux des directions préférentielles des neurones du système optique accessoire ; la stabilisation de la tête qui devient, grâce à cette stabilisation, une plate-forme de guidage pour la coordination des mouvements ; la géométrie du squelette, par exemple les blocages articulaires et le fait remarquable que le cerveau connaît les règles des mouvements naturels possibles ; la géométrie des muscles, par exemple les muscles bi-articulaires ; les synergies musculaires qui constituent un répertoire de mouvements très simples

et des contraintes cinématiques dans l'exécution de ces synergies et de leurs relations, par exemple la loi de l'antiphase entre bras et avant-bras ; les bases neurales des synergies : l'anatomie des collatérales d'axones code la géométrie ; les lois simplificatrices, par exemple, la loi de Listing et la loi de la puissance $1/3$ qui lie la vitesse tangentielle et la courbure de la trajectoire d'un geste ; les choix, par le système nerveux, de variables globales et non pas de variables locales, par exemple les mouvements du bras qui sont contrôlés par la définition de l'azimut et de l'élévation, la dissociation entre le contrôle de la distance et de la direction, etc.

Le contrôle de la posture et de l'équilibre

Les mécanismes fondamentaux du contrôle de la posture ne sont pas encore connus. L'école réflexologique a supposé qu'une chaîne de réflexes assurait la régulation posturale et la résistances aux perturbations. A l'opposé de ce point de vue, des théories « globalistes » utilisant le concept de schéma corporel proposé par les neurologues du début du siècle, ont soutenu que la posture et l'équilibre sont contrôlés de « haut en bas » par un mécanisme cortical. Le débat est encore ouvert car même les variables contrôlées ne sont pas encore connues. Certains suggèrent que c'est la position du centre de gravité ou du centre de masse dans le polygone de sustentation qui est contrôlée ; d'autres suggèrent que c'est la géométrie du squelette ; d'autres enfin ont proposé que le cerveau contrôle des relations entre des variables cinématiques qui correspondent à des synergies posturales simples, par exemple la stratégie dite « de la cheville » qui fait tourner le corps autour de la cheville comme un pendule inversé, et une autre dite « de la hanche » qui le fait se plier autour du bassin. Le contrôle postural résulterait d'une combinaison de ces stratégies élémentaires.

Une dernière suggestion, enfin, est que le cerveau contrôle la *géométrie*, c'est-à-dire les rapports entre les angles que font les segments corporels entre eux. Par exemple, la longueur totale et l'orientation par rapport à la verticale de chaque membre seraient contrôlées avec précision. L'idée est que ces deux variables, orientation et longueur, sont contrôlées indépendamment par le cerveau et que les neurones des voies dorso-spino-cérébelleuses les codent séparément. La caractéristique remarquable de ce codage est que ces deux paramètres, orientation et longueur du membre, définissent la position de la patte dans des coordonnées polaires globales sans tenir compte du détail de la configuration du membre qui permet d'atteindre cette posture particulière. Elles définissent donc une posture sans se préoccuper de la façon dont elle est exécutée. La littérature contient des propositions théoriques sur la façon dont le cerveau pourrait réaliser ce type de contrôle.

La théorie du point d'équilibre

Une théorie dite du « point d'équilibre » a été décrite dans un cours précédent. Rappelons que l'idée de Bernstein fut que la position d'un membre peut ne pas

être spécifiée en tant que telle mais peut être codée implicitement en définissant la relation des tensions de deux muscles antagonistes autour d'une articulation. Le « point d'équilibre » qui sera atteint lorsqu'on impose aux muscles une certaine force ou tension détermine la position. Cette théorie est intéressante car elle implique que le cerveau peut se contenter de contrôler une seule variable qui est la relation ou le rapport des deux tensions. Si l'on approfondit encore la théorie, on découvre que le cerveau pourrait se contenter de contrôler un seuil de sensibilité des motoneurons car, en contrôlant ce seuil, on contrôle la contraction du muscle. Comme on le comprend peut être par ces explications trop brèves, la théorie du point d'équilibre suppose que la géométrie soit codée de façon implicite et non pas explicite. Il n'est pas nécessaire d'avoir dans le cerveau des tenseurs et des représentations cartographiques de la géométrie du squelette, le cerveau utilise des variables intermédiaires pour transformer des instructions globales (azimut, élévation, orientation, longueur, etc.) en activité musculaire. Ceci expliquerait aussi pourquoi un même point peut être atteint avec des configurations différentes. Nous travaillons nous-mêmes sur l'idée que le cerveau utilise des variables composites dont la théorie a été proposée par Slotine.

Posture et géométrie

En mesurant les angles que font, chez le chat et chez l'Homme, les angles des pieds par rapport à la jambe, de la jambe par rapport à la cuisse, de la cuisse par rapport au tronc, on observe qu'ils sont liés deux par deux par des relations linéaires pendant des réajustements posturaux. Ceci se traduit par le fait que, si l'on porte sur un diagramme tridimensionnel ces relations d'angles, les points expérimentaux restent dans des plans. Cette covariation des angles des articulations de la jambe suggère qu'il se produirait une transformation intermédiaire de type inverse qui transforme les coordonnées de l'extrémité (ce qui est contrôlé) en un ensemble de commandes qui règlent les angles des segments corporels entre eux selon des rapports très fixes. Lacquaniti, qui a fait ces observations, suggère que ce comportement est caractéristique des systèmes dynamiques gouvernés par des attracteurs chaotiques. La contrainte planaire pourrait émerger d'un isomorphisme entre le modèle interne du schéma corporel, le mouvement réel du membre et sa perception par la proprioception. Alors, l'orientation spécifique du plan dans l'espace des articulations devient signifiante non seulement d'un point de vue du contrôle moteur, mais aussi d'après une perspective sensorielle. En résumé, l'équivalence motrice implique que se produise une recalibration continue de l'espace sensorimoteur par l'intermédiaire d'associations sensorimotrices variables.

La théorie du minimum de secousse. Son caractère morphogénétique

Une autre théorie, conçue pour expliquer la génération de trajectoire pendant un geste, suppose que la variable contrôlée par le système nerveux ait simplement un minimum d'énergie (minimum de secousse, la secousse étant la dérivée de

l'accélération). Il suffirait, d'après cette théorie due à Flash et reprise par Flash et Viviani, que le cerveau connaisse les points de départ et d'arrivée du geste, ainsi qu'un ou plusieurs points intermédiaires (appelés « via points » en anglais), pour que la trajectoire soit définie. Cette théorie est intéressante car elle suggère que le cerveau ne connaît pas la trajectoire géométrique du geste qui est planifié. Il n'y aurait pas dans le cerveau de planification de la courbe du geste. Celle-ci résulterait de la mise en œuvre du principe de minimisation de la secousse avec ces quelques contraintes de position. C'est en cela que l'on peut dire que le minimum d'énergie est morphogénétique. Notons que la théorie du point d'équilibre a des propriétés similaires. Pour le moment cette théorie n'a été testée que sur des mouvements de la main et aucun travail expérimental n'a été réalisé sur la posture.

A. B.

SÉMINAIRES

6 Janvier : M. MORGAN, University College, Department of Visual Science, Londres

Y-a-t-il une métrique pour l'espace visuel ?

13 Janvier : R. CAMINITI, Università La Sapienza, Rome

Les référentiels dans l'organisation neuronale de la perception et du mouvement.

1. *Contrôle visuel du mouvement.*

15 Janvier : 2. *Le codage cortical du mouvement.*

20 Janvier : J. PAILHOUS, CNRS, UMR Mouvement et Perception, Marseille

Les incertitudes spatio-temporelles de l'image mentale.

27 Janvier : L. BOI, Université du Québec, Montréal

Fondements géométriques de la cognition et perception spatiale.

3 Février : B. TEISSIER, DMI-École Normale Supérieure, Paris

Du geste à la formule : les avatars du sens.

24 Février : S. KOSSLYN, Harvard University, Cambridge

Les deux géométries du cerveau.

3 Mars : T. LANDIS, Hôpitaux universitaires de Genève

La négligence spatiale : considérations cliniques.

10 Mars : G. LONGO, DMI-École Normale Supérieure, Paris

Réflexions sur les fondements cognitifs de la géométrie.

Deux cours,

— *Topographic and topokinetic memories : what is being stored, maps or movements ?*

— *Contribution of parietal, frontal and temporal cortex to remembered routes : recent PETSCAN and fMRI studies*

ont été donnés à l'Université de Tübingen (Allemagne), le 14 Mai 1998.

ACTIVITÉ DU LABORATOIRE

(UMR CNRS/Collège de France C9950)

I. PSYCHOPHYSIQUE DE LA VISION ET DU MOUVEMENT

1. PERCEPTION VISUELLE DES FORMES ET DU MOUVEMENT

(V. CORNILLEAU-PERÈS, J. DROULEZ, I. LAMOURET, A.L. PARADIS, M. WEXLER, F. PANERAI. En collaboration avec G. ORBAN, Louvain, D. LEBIHAN, CEA, Orsay)

1.1. Intégration spatiale et sélection dans la perception du mouvement

Les mécanismes locaux de détection du mouvement ne mesurent qu'une seule composante de vitesse, le long du vecteur contraste. L'estimation complète du champ de vitesse suppose donc la résolution du « problème de l'ouverture », par intégration spatiale des mesures locales. Selon les modèles classiques, la vitesse résulterait d'un lissage bidimensionnel. Nous avons proposé l'utilisation d'une contrainte tridimensionnelle portant sur la variation spatiale du vecteur vitesse de l'objet, et montré que, en accord avec l'étude de Scott (1986), cette méthode présente des avantages théoriques. Nous avons testé expérimentalement cette hypothèse de contrainte tridimensionnelle et nous avons comparé les effets de la forme, de la taille et de la distance des fenêtres de visualisation sur les mécanismes d'intégration du mouvement. Les résultats obtenus montrent en outre que l'intégration spatiale se produit même lorsque la vitesse n'est pas uniforme, mais requiert la cohérence des informations de mouvement pour être effective. Elle intervient donc en coopération avec un mécanisme de sélection des informations de mouvement.

1.2. Modélisation de la perception de l'orientation des plans à partir des indices de perspective

Dans le cadre d'une collaboration avec la Société Essilor, nous étudions l'influence de perturbations optiques sur la perception de la forme et de l'orientation des surfaces dans l'espace. Différents indices monoculaires, congruents ou non, sont utilisés : indices statiques de texture et de perspective, et parallaxe de mouvement. Nos derniers résultats montrent qu'en cas de conflit, même en champ large, les indices statiques de perspective sont utilisés de façon prédominante pour la perception des plans inclinés. Nous avons développé un modèle mathématique permettant d'estimer l'orientation locale du plan tangent à une surface définie par une grille régulière. Ce modèle permet de prédire les effets statiques d'une distorsion optique et nous avons obtenu une bonne corrélation entre les prédictions du modèle et les données psychophysiques.

1.3. Exploration par IRM fonctionnelle de la perception visuelle des formes tridimensionnelles à partir du mouvement

Ce travail se situe dans le cadre d'une collaboration avec le Service Hospitalier Frédéric Joliot (SHFJ) du CEA à Orsay. Son but est d'élucider les bases corticales

de l'analyse du mouvement visuel et de son utilisation dans la perception des formes. Une 1^{re} étude de groupe portant sur 9 sujets sains nous a permis de situer les aires corticales activées par :

- la présence d'un mouvement visuel stochastique,
- la présence d'un mouvement cohérent dépourvu d'information sur la forme 3D,
- la présence d'un mouvement cohérent induisant la perception d'une forme 3D.

Les 3 types de mouvements produisent des activations similaires dans le complexe MT (V5) bilatéral et dans le cortex visuel primaire. Le gyrus occipital supérieur (V3 dorsale) et la jonction pariéto-occipitale sont plus activés lors de la présentation d'un mouvement cohérent. Enfin, la jonction occipito-temporale semble jouer un rôle spécifique dans la perception des formes 3D à partir du mouvement.

Une 2^e étude, en cours de réalisation, a pour objet les effets de l'attention portée par les sujets sur l'activation de ces aires. Dans cette expérience, les sujets sont soumis à un seul type de stimulation visuelle, mais nous leur demandons de porter leur attention sur les variations soit de couleur, soit de mouvement, soit de forme 3D. Cette étude devrait permettre d'accentuer les contrastes et de réduire la variabilité interindividuelle, observés lors de l'expérience précédente.

1.4. Développement d'un module de mesure des 6 degrés de liberté de mouvement de tête

Dans le cadre d'un projet Human Frontiers nous avons développé, en collaboration avec M. Ehrette et P. Leboucher, un module de mesure des rotations et des translations de tête chez le sujet libre. Ce module est fondé sur une technologie « codeurs optiques » qui évite toute dérive des mesures dans le temps. Ce module a été intégré à un logiciel de génération en temps réel des flux optiques simulant le déplacement d'un observateur dans un environnement virtuel de type « champ large ». Un dispositif et une procédure de calibration nous ont permis de valider le modèle géométrique de l'appareil et d'évaluer la précision absolue des mesures qui est de l'ordre de 0,1 mm en translation et 0,1 degrés en rotation.

1.5. Étude de la sensibilité aux caractéristiques visuelles tridimensionnelles dans les neurones du cortex du singe. (En collaboration avec G. ORBAN, D. XIAO, S. RAIGUEL de l'équipe de neurophysiologie du primate de Louvain)

Dans le cadre du projet Capital Humain et Mobilité « Représentation de l'espace 3D dans le néocortex du singe », nous avons étudié les activités neuronales enregistrées dans l'aire MT du singe. Ces neurones présentent de fortes interactions entre champ récepteur et pourtour. En particulier, la position de la stimulation dans le champ périphérique joue un rôle essentiel dans la réponse enregistrée. L'analyse de ces données a montré que de telles interactions centre-

pourtour peuvent constituer un mécanisme neuronal pour le calcul des variations spatiales du flux optique. Nous avons également mis en évidence de fortes non-linéarités dans les propriétés d'intégration spatiale de ces neurones, notamment lorsque la vitesse en périphérie est de sens opposé à la vitesse dans le champ récepteur.

2. UNITÉ PERCEPTIVE ET LIAGE DYNAMIQUE DE TRAITS

(J. LORENCEAU. En collaboration avec Y. FRÉGNAC, Institut Alfred Fessard, Gif-sur-Yvette, M. SHIFFRAR, Rutgers University, USA, L. STONE, NASA, USA, M. BOUCART, Strasbourg)

2.1. *Problématique*

Les recherches conduites au Laboratoire de Physiologie de la Perception et de l'Action visent à élucider les mécanismes de structuration perceptive conduisant à l'élaboration « d'objets mentaux » ou représentations visuelles que nous pouvons manipuler mentalement, mémoriser, et sur lesquelles s'organisent nos actions.

Notre approche expérimentale s'appuie sur l'ensemble de travaux physiologiques et anatomiques indiquant que l'image rétinienne est analysée par un ensemble d'aires corticales distinctes, fortement interconnectées, spécialisées dans le traitement de caractéristiques visuelles élémentaires présentes dans le monde extérieur (orientation, direction, vitesse, disparité, couleur, forme). Dans ces conditions, tout stimulus visuel coactive un ensemble de neurones distribués dans différentes aires corticales, sélectifs aux caractéristiques de ce stimulus. Malgré ce traitement hautement distribué, l'image du champ visuel est correctement segmentée en entités perceptives indépendantes, chacune constituée d'un ensemble de caractéristiques élémentaires. Le liage perceptif (« perceptual binding »), nécessaire à la constitution de ces « objets mentaux » est étudié avec des méthodes psychophysiques, électrophysiologiques, comportementales et psychopharmacologiques. On cherche, en particulier, à préciser les caractéristiques des mécanismes d'intégration, de segmentation et de sélection qui sous-tendent ces processus. L'étude des propriétés temporelles du liage perceptif fait l'objet d'une attention particulière dans la mesure où ces dynamiques constituent des « signatures » potentielles des mécanismes en jeu.

Deux mécanismes hypothétiques du liage perceptif sont plus particulièrement étudiés : ils concernent le rôle de la connectivité cortico-corticale entre neurones d'une même aire visuelle et la synchronisation temporelle des activités de neurones coactivés par un même stimulus distal. Dans cette perspective, les transitions entre une perception cohérente et intégrée, ou au contraire incohérente et fragmentée de mouvements distribués dans le champ visuel constituent un cas paradigmatique permettant de tester ces hypothèses.

2.2. *Intégration, Segmentation et Sélection de mouvements visuels : psychophysique*

Nous avons montré (avec M. Shiffrar, Rutgers University, USA) que des facteurs de bas niveaux, tels que le contraste, la durée, l'excentricité rétinienne, gouvernent les transitions perceptives entre intégration et segmentation de mouvements visuels et que l'organisation spatiale des stimuli, en particulier les propriétés de colinéarité entre éléments d'une configuration dynamique, constituent des facteurs importants de cohérence perceptive. L'utilisation de stimuli composites en mouvement, dont on modifie la structuration spatiale, nous a en outre permis de montrer que la cohérence perçue du mouvement global de ces configurations est plus importante lorsque les réseaux forment des jonctions pseudo-colinéaires (en L) comparée aux conditions dans lesquelles ces jonctions sont absentes (jonctions en T). Ces résultats suggèrent l'existence d'interactions latérales — inhibitrices et excitatrices — entre neurones recrutés par ces stimulations, dont la portée diminue avec le contraste, la distance et le contenu fréquentiel de l'image. Ces propriétés structurales constituent des indices statiques de sélection des éléments conduisant à une perception globale et intégrée de mouvements visuels.

Les recherches développées au laboratoire visent à caractériser l'organisation topologique et la dynamique des interactions non-linéaires susceptibles de soutenir l'extraction des contours virtuels de stimuli fragmentés.

2.3. *Connectivité horizontale dans le cortex visuel du chat : électrophysiologie*

Les caractéristiques fonctionnelles et la dynamique d'activité au sein du réseau de connectivité cortico-corticale sont également étudiées avec des techniques électrophysiologiques d'enregistrements intracellulaires *in vivo*. Ces recherches, réalisées en collaboration avec l'Équipe Cognisciences de l'Institut A. Fessard (Y. Frégnac), mettent en œuvre des paradigmes expérimentaux similaires à ceux utilisés en psychophysique. Ces travaux indiquent que le potentiel de membrane de neurones corticaux sélectifs à l'orientation est modulé par la présence d'une stimulation dans la périphérie du champ minimum de décharge (CMD). Ces modulations révèlent l'existence d'un champ d'intégration synaptique (CIS) 3 à 9 fois plus étendu que le CMD. Des analyses complémentaires indiquent en outre que la propagation de l'activité dans le réseau connectif horizontal est relativement lente (0,2-0,9 m/sec) comparée à la vitesse de conduction de potentiels d'action dans les projections ascendantes thalamo-corticales.

2.4. *Stratégies oculomotrices et cohérence perceptive*

L'étude des relations entre liage perceptif et mouvements de poursuite oculaire (en collaboration avec le L. Stone, Ames Research Center, NASA, USA) ont permis de mettre en évidence des corrélations étroites en cohérence perceptive et mouvements de poursuite volontaire de configurations de mouvements. Lors de la poursuite de translations circulaires de configurations subjectivement incohé-

rentes, nous avons observé un comportement oculaire saccadique et irrégulier tandis que la poursuite oculaire est régulière et le nombre moyen de saccades est faible lorsque les configurations de mouvements utilisées paraissent cohérentes à l'observateur. Le gain de la poursuite est cependant plus faible (0,7) lorsque les configurations sont constituées de mouvements spatialement distribués que lorsqu'une figure-test rigide est utilisée (0,9), et moins important sur l'axe vertical que sur l'axe horizontal. Enfin, le retard de phase des mouvements de poursuite n'excède pas 5 degrés quelle que soit la direction, horaire ou anti-horaire, du mouvement présenté. Ces résultats obtenus avec des stimuli dont le mouvement est régulier et prédictible ont été généralisés à des mouvements plus complexes (figures de Lissajou), variables, indiquant que les corrélations entre mouvements visuels et oculaires ne sont pas dues à la prédictibilité des trajectoires. La meilleure précision de la poursuite observée chez les sujets entraînés suggère en outre que les corrélations observées reflètent un lien causal entre perception et activité oculo-motrice.

Certains modèles d'intégration de mouvements se fondent sur l'hypothèse que le système visuel réalise un moyennage vectoriel des composantes pour déterminer la direction globale d'une configuration. Les prédictions de ces modèles sont différentes de la trajectoire véridique des stimuli utilisés dans nos expériences. Les données expérimentales décrites ci-dessus, appuyées par des résultats psychophysiques, ne sont pas compatibles avec ces prédictions, et suggèrent que le système visuel analyse correctement le mouvement de configurations dès lors que la cohérence perçue du mouvement global est forte.

2.5. *Psychopharmacologie du liage perceptif*

L'hypothèse que les processus de segmentation d'une scène visuelle en éléments indépendants dépendent de processus inhibiteurs impliquant le GABA comme médiateur neurochimique a été testée expérimentalement au Laboratoire de Psychopharmacologie Cognitive de Strasbourg (collaboration avec M. Boucart et A. Giersch). Des prises de benzodiazépines, tels que le lorazépam connu comme agoniste du GABA_A, entraînent chez le sujet sain des altérations des capacités à lier perceptivement des configurations de mouvements en un ensemble cohérent. Ces altérations se traduisent d'une part par un effet sédatif important et aspécifique et, d'autre part, par une dégradation spécifique, plus faible, de capacités intégratives nécessaires pour réaliser une tâche de discrimination de mouvement. Ces résultats suggèrent qu'un substrat neuronal recruté dans ces conditions expérimentales est sélectivement affecté par les benzodiazépines. De nombreux travaux psychophysiques et électrophysiologiques laissent à penser que les cellules hypercomplexes du cortex visuel primaire, utilisant le GABA comme médiateur, sont impliquées dans la segmentation de stimuli visuels, statiques ou dynamiques. Cette classe de cellules constitue donc une cible plausible des agonistes du GABA comme, par exemple, le lorazépam utilisé dans nos expériences.

2.6. Modélisation

L'ensemble de ces données est utilisé pour une modélisation informatique, utilisant des neurones artificiels « à spike », qui permette de proposer un cadre explicatif homogène des processus d'extraction de contours. On cherche, dans ce cadre, à élaborer des modèles dynamiques de cohérence biologiquement plausibles.

3. CONTRÔLE DYNAMIQUE DU MOUVEMENT

(J. DROULEZ, S. HANNETON. En collaboration avec A. BERTHOZ et J.J. SLOTINE (MIT, Boston))

3.1. Contribution du retour d'effort dans le contrôle moteur

A l'aide du dispositif Robotop — un manche à balai robotisé, développé par Matra dans le cadre des expérimentations spatiales — nous avons étudié la contribution du retour d'effort (informations haptiques) et des indices visuels permettant une anticipation dans une tâche de poursuite visuo-manuelle nécessitant le contrôle des mouvements d'un objet possédant une dynamique propre. Cette étude a également mis en évidence un système de correction visuo-manuelle rapide, de type balistique, dont le déclenchement est contrôlé par une variable composite, combinaison de l'erreur visuelle et de ses dérivées successives. Ces observations sont en faveur d'une analogie très forte avec le contrôle des mouvements des yeux et trouvent un support théorique appréciable dans la théorie du contrôle des systèmes non linéaires par surface glissante (sliding control). Dans ce cadre, le rôle des mouvements stéréotypés de type saccadique serait d'assurer la stabilité du contrôle malgré les imprécisions de la représentation interne de la dynamique.

3.2. Contrôles prédictifs et adaptatifs de systèmes dynamiques

Pour les organismes polyarticulés, en particulier pour les vertébrés supérieurs, chaque mouvement nécessite l'accomplissement de transformations spatiales et temporelles complexes adaptées aux propriétés dynamiques des segments corporels et des objets manipulés. Plusieurs auteurs ont émis l'hypothèse que la maîtrise de cette dynamique complexe requiert l'existence de modèles internes adaptatifs. Nous étudions au laboratoire des architectures neuronales formelles, capables d'intégrer ces propriétés dynamiques et des schémas de contrôle stables. L'application du principe de la mémoire dynamique, proposé initialement pour les mouvements oculaires, au contrôle des mouvements du bras, nous a conduits à proposer un premier modèle associant une seule couche de neurones semi-linéaires formels (neurones formels classiques) capables d'apprendre une transformation linéaire locale. Le second modèle suit une approche très différente. Il suppose que certaines structures neuronales ou même certains neurones sont capables de coder une transformation non linéaire. Ce modèle est constitué d'une couche unique d'automates stochastiques capables de mémoriser un petit nombre de valeurs et possédant un champ récepteur limité. Les propriétés de convergence

d'assemblées de telles tables de mémoire leur donnent la capacité d'apprendre très simplement et très rapidement des transformations sensorimotrices complexes, notamment de contrôler des objets possédant une dynamique au caractère non linéaire très marqué.

3.3. *Applications de la mémoire dynamique à la navigation*

Récemment, plusieurs modèles s'inspirant du principe de la mémoire dynamique ont été proposés pour rendre compte de certaines propriétés des cellules de lieu et des cellules indiquant la direction de la tête, ainsi que de leur rôle dans les processus de navigation. Dans le cadre d'un réseau soutenu par le programme GIS Sciences de la Cognition, nous développons ce modèle pour, d'une part l'intégrer au système de navigation d'un robot mobile autonome, d'autre part tirer parti des capacités prédictives de ce modèle pour lui permettre d'anticiper les obstacles et/ou la direction à prendre pour rejoindre un but sans requérir une représentation explicite de l'environnement.

II. CONTRÔLE DES MOUVEMENTS DES YEUX DANS L'ESPACE 3D ET AUTOUR DE TROIS AXES DE ROTATION

L'objectif de nos recherches est de mieux comprendre les mécanismes neuro-naux du contrôle moteur binoculaire. La coordination des mouvements de deux yeux est indispensable pour la vision binoculaire dont l'intérêt majeur est une meilleure vision du relief et une meilleure perception de l'espace.

1. TORSION DES YEUX SELON L'ANGLE DE LA VERGENCE

(Z. KAPOULA. En collaboration avec M. BERNOTAS, Université de Technologie de Kaunas, Lituanie et T. HASLWANTER, Institut de Neurologie, Université Eberhard-Karls de Tübingen)

Les yeux peuvent effectuer des mouvements autour de trois axes de rotation (horizontal, vertical et torsionnel). En réalité, il n'y a cependant que deux degrés de liberté pour les mouvements volontaires des yeux. En effet, la loi de Listing précise que la position de l'œil à chaque instant peut être obtenue à partir d'une position de référence par des rotations autour des axes qui restent confinés dans un plan fronto-parallèle (plan de Listing).

En vision proche, la position des yeux reste dans le plan de Listing mais celui-ci subit une rotation temporale : on observe alors une cyclodivergence (extorsion des yeux) pour le regard vers le bas et une cycloconvergence (intorsion des yeux) pour le regard vers le haut. La valeur fonctionnelle de cette rotation du plan de Listing avec la vergence est mal connue. S'agit-il d'une stratégie motrice ou bien d'une stratégie servant la vision binoculaire ? Nous avons effectué des enregistrements tridimensionnels des mouvements des yeux et examiné si le gain de la rotation du plan de Listing avec la vergence dépend des stimuli visuels qui font converger les yeux. Nos résultats principaux sont les suivants : 1) La rotation du

plan de Listing peut être découplée de la vergence ; 2) La force du couplage entre vergence et accommodation peut influencer la rotation du plan de Listing ; 3) La rotation du plan de Listing est plus importante pour des images tridimensionnelles donnant lieu à la perception du relief que pour des images bidimensionnelles. On conclut que la rotation du plan du Listing n'est pas une stratégie exclusivement motrice mais qu'elle a une finalité pour la vision binoculaire et la perception de la profondeur.

2. CONTRÔLE CORTICAL DE LA COORDINATION DES YEUX

(Z. KAPOULA, M.-P. BUCCI. En collaboration avec F. LAVIGNE-TOMPS Univ. Nice, M. BERNOTAS Lithuanie, F. ZAMFIRESCU, Hôpital Saint-Antoine, Paris)

2.1. *Saccades non-conjuguées vers des cibles mémorisées disparates*

Nos travaux récents ont montré que la disparité d'une cible visuelle (par exemple une cible qui est plus excentrée pour l'un des yeux) peut être mémorisée. La saccade effectuée dans l'obscurité vers une telle cible est, en effet, inégale pour chaque œil : elle est plus large à l'œil ayant vu la cible la plus excentrée. Après environ 200 répétitions, les saccades dans l'obscurité continuent à être inégales alors que la cible mémorisée à ces essais n'est plus disparate. Ces résultats indiquent un apprentissage rapide fondé entièrement sur la mémoire à court terme, puisque dans toutes ces études il n'y avait ni pénalité ni rétroaction visuelles après chaque saccade.

2.2. *Base motrice de la mémoire de disparité*

Comment le cerveau mémorise-t-il la disparité, indice principal de la perception de la profondeur ? Maintient-il l'information visuelle ou une trace de la réponse motrice provoquée ? Nos recherches en cours démontrent que si l'on empêche le sujet de bouger les yeux pendant la période d'entraînement, la disparité de la cible ne peut plus être mémorisée. La mobilité du regard dans l'obscurité captant des cibles imaginaires semble être le fondement de la mémoire de disparité, donc de la mémoire spatiale tridimensionnelle. Il n'est même pas nécessaire de diriger le regard vers la position de la cible mémorisée : effectuer une anti-saccade (c'est-à-dire déplacer le regard symétriquement à l'opposé de la position de la cible mémorisée) suffit pour que la disparité soit à son tour mémorisée et que l'apprentissage ait lieu. Ainsi l'étude pointue d'un aspect de la saccade apporte-t-elle des informations sur des enjeux théoriques classiques mais majeurs, à savoir la base motrice de la perception et de la mémoire spatiales.

3. CONTRÔLE MOTEUR BINOCULAIRE DANS DES PATHOLOGIES

(Z. KAPOULA, M.-P. BUCCI. En collaboration avec F. ZAMFIRESCU, Hôpital Saint-Antoine, Paris, service du Pr L. LAROCHE)

Suivi de l'opération de recherche oculomotrice clinique

Nous étudions la qualité de la coordination binoculaire motrice chez des personnes présentant un strabisme intermittent ou un strabisme dont l'angle

change selon l'œil fixateur, mais également chez des personnes présentant une insuffisance de convergence ou encore des personnes atteintes d'une parésie oculomotrice récente. Ces études en cours nous permettent de mieux comprendre le lien entre vision binoculaire et contrôle moteur binoculaire, le rôle de la vergence mais aussi le rôle des aspects attentionnels et corticaux liés à l'œil préférentiel fixateur.

III. MÉCANISMES ET BASES NEUROSENSORIELLES DE LA NAVIGATION ET LE CONTRÔLE DU MOUVEMENT

A/ ÉTUDES CHEZ L'HOMME

I. PERCEPTION DES DÉPLACEMENTS PASSIFS CHEZ L'HOMME

a) Perception vestibulaire du mouvement et nystagmus lors de rotations passives et activement contrôlées

(I. SIEGLER, I. VIAUD-DELMON, I. ISRAËL, A. BERTHOZ)

Le but principal de cette étude est d'examiner comment les effets post-rotatoires (p-r), induits par des rotations passives du corps entier dans le noir, pourraient altérer la perception et les mouvements oculaires dans une rotation successive. La perception des angles est estimée par une tâche de reproduction : les sujets assis sur une chaise motorisée, dans l'obscurité, sont soumis à une rotation sur l'axe vertical, puis doivent la reproduire en contrôlant la chaise avec un joystick. Deux conditions sont définies : a) les sujets doivent attendre la fin des sensations post-rotatoires après le stimulus avant d'entamer la reproduction (free-delay : FD) ; b) ils doivent commencer la reproduction immédiatement après la fin du stimulus (no-delay : ND).

En FD, le délai attendu correspond d'après un modèle vestibulaire à un même niveau de décharge neuronale, quelque soit l'angle de la rotation imposée. Dans les deux conditions les sujets reproduisent correctement les angles des stimuli, mais les vitesses maximales atteintes en ND sont plus hautes qu'en FD. La variabilité du nystagmus (amplitude, durée) et le gain du réflexe vestibulo-oculaire sont similaires en FD et ND.

Les résultats suggèrent que 1) les effets p-r induisent un biais dans la perception de la vitesse du mouvement mais n'altèrent pas les réflexes oculaires, et par conséquent 2) il y a une dissociation entre les mouvements des yeux produits par les signaux vestibulaires et la perception vestibulaire du mouvement.

b) Synergies et interférences entre les canaux semi-circulaires et les otolithes

(I. SIEGLER, G. REYMOND, I. ISRAËL. En collaboration avec la Régie RENAULT)

Le but de cette étude est d'examiner la perception du mouvement du corps entier dans un transport passif au long d'un trajet combinant des accélérations

linéaire et angulaire. En l'absence de vision, cette perception ne peut que provenir de l'intégration des signaux des canaux semi-circulaires et des otolithes, ainsi que des signaux proprioceptifs. Bien que les interactions otolithes-canaux aient déjà été étudiées à l'aide entre autres de centrifuges ou de rotations d'axe incliné, les résultats correspondants n'expliquent pas directement les mécanismes d'orientation spatiale impliqués dans des transports usuels. Nous avons donc inventé une nouvelle expérience pour mesurer l'aptitude de sujets à indiquer le mouvement perçu lors d'une trajectoire complexe.

Les sujets sont transportés dans le noir au long d'une trajectoire consistant en 3 phases : un segment linéaire (phase d'accélération), un coin en clothoïde (à vitesse tangentielle constante), un autre segment linéaire (phase de décélération). La longueur des trajectoires est constante (7 m), mais différents angles et vitesses linéaires sont utilisés. Les sujets doivent indiquer continuellement, à l'aide d'un pointeur angulaire, la position d'une cible vue précédemment.

Les résultats préliminaires indiquent que les sujets prennent en compte les signaux canaux et otolithiques pour actualiser leur pointage, mais pendant la phase du coin le pointeur est tourné 30 % de moins que nécessaire. Il est possible que ce biais soit dû à une différente perception de la vitesse tangentielle pendant les phases linéaire et courbe.

c) Mémoire spatiale : sélection du cadre de référence

(I. ISRAËL, S. RIVAUD, B. GAYMARD, C. PIERROT-DESEILLIGNY, A. BERTHOZ.
En collaboration avec l'Hôpital de la Salpêtrière, Paris)

On sait qu'un individu sain est capable, après une rotation passive du corps dans l'obscurité, de retourner à son point de départ. Une telle tâche, appelée « retour », et son instruction : « retourner au point de départ », mettent surtout en jeu la mémoire allocentrique puisque le référentiel est un élément de l'environnement. Cependant, un sujet peut également réaliser cette tâche en ne mémorisant que les paramètres de la rotation imposée (angle, vitesse, durée...). Le mouvement de retour est dans ce cas obtenu en inversant la direction : le référentiel utilisé est donc de type égocentrique.

Pour dissocier ces deux mémoires, il faut inciter les sujets à recourir à un seul type de référence. Une tâche de reproduction, dans laquelle le sujet doit répéter le mouvement précédemment imposé dans la même direction, rend la mémoire allocentrique quasiment inopérante (puisque le sujet continue de s'éloigner du point de départ), et implique surtout la mémoire égocentrique. L'instruction dans cette tâche est alors : « reproduire la rotation ».

Comme tâche qui ne repose que sur la mémoire allocentrique, nous proposons la tâche de « complétion », dans laquelle le sujet doit continuer la rotation imposée jusqu'à ce qu'il soit à nouveau au point de départ (c'est-à-dire qu'il doit compléter l'angle passivement parcouru pour obtenir un angle de 360°). L'angle imposé est donc différent de l'angle activement parcouru par le sujet (sauf pour un angle de

180°), ce qui rend la mémoire égocentrique difficilement utilisable. L'instruction : « continuer et compléter le mouvement pour rejoindre le point de départ » augmente également le poids de la mémoire allocentrique.

Les résultats préliminaires suggèrent que les sujets font de bonnes réponses soit dans la tâche allocentrique de reproduction, soit dans celle égocentrique de complétion, mais pas dans les deux tâches. De plus, ceux qui sont performants en complétion le sont aussi en retour : cette dernière tâche fait donc plutôt appel à la mémoire allocentrique.

d) Délai de perception d'une accélération centrifuge

(I. ISRAËL, S. GLASAUER. En collaboration avec l'Université de Munich)

On sait que la perception d'un mouvement linéaire passif du corps obéit à un seuil de vitesse linéaire (0,22 m/s). De même, la perception d'un échelon d'accélération angulaire suit une valeur critique de vitesse (2,5 °/s). Néanmoins, rien n'est connu du délai de perception d'une rotation pure vs une trajectoire circulaire. Nous avons donc inventé une expérience pour tenter de répondre à cette question. Les sujets soumis à un mouvement passif dans le noir doivent appuyer sur un bouton identifié dès qu'ils sont sûrs du type de mouvement en cours : rotation sur place (DOT) ou mouvement circulaire (CIR), à 40 cm de rayon. Six essais sont exécutés, en ordre aléatoire : 3 CIR et 3 DOT, à vitesse basse, moyenne ou haute.

Sur les 116 essais, 18 fausses détections de DOT ou CIR ont été trouvées. Nous avons séparé les sujets qui se sont trompés (M-sujets) de ceux qui n'ont commis aucune erreur (C-sujets). Les C-sujets appuient le bouton avec un délai plus court ($p < 0,002$) que les M-sujets : les deux groupes n'ont donc pas utilisé le même critère de décision.

Deux paramètres sont considérés comme critère : la vitesse tangentielle V_x , ou l'accélération centrifuge A_y . Les résultats de calculs et de statistiques montrent V_x est utilisé par les C-sujets, alors que les M-sujets tentent plutôt d'utiliser A_y , s'appuyant peut-être plus sur les indices somatosensoriels.

Finalement, la vitesse V_x quand les C-sujets décident entre DOT ou CIR est $0,26 \pm 0,07$ m/s, donc très proche du seuil de 0,22 m/s proposé pour la détection du mouvement linéaire. Ceci renforce l'idée que la décision entre DOT et CIR n'est pas prise en détectant l'accélération centrifuge mais le mouvement linéaire.

e) Synergie cervico-oculaire, somato-oculaire axiale et cadre de référence

(Y. IVANENKO, I. VIAUD-DELMON, A. SÉMONT, V. GURFINKEL, A. BERTHOZ. En collaboration avec l'Université de Moscou)

Une rotation passive du tronc lorsque la tête du sujet est fixée provoque communément une sensation de mouvement de la tête dans l'espace si la fréquence de rotation imposée est lente. Un mouvement des yeux accompagne généralement cette sensation. La perception de l'orientation de la tête et les

mouvements oculaires horizontaux ont été étudiés chez des sujets normaux et des patients vestibulaires bilatéraux, en utilisant deux vitesses de rotations différentes (rotations sinusoïdales $\pm 30^\circ$, $T = 10$ s et $T = 90$ s). Deux conditions différentes ont été utilisées : tête stationnaire dans l'espace (stimulation du cou) et tête + tronc stationnaires dans l'espace (stimulation du torse).

La perception de l'orientation de la tête et les mouvements des yeux étaient similaires pendant les stimulations du torse et du cou chez tous les sujets. Pendant les rotations les plus lentes, tous les sujets ont perçu une illusion de rotation de la tête. Pendant les rotations les plus rapides, les sujets normaux ont perçu que leur tête était stable tandis que les patients percevaient toujours l'illusion de rotation de la tête. Dans cette condition, les patients vestibulaires présentaient une déviation oculaire et un gain de la phase lente des mouvements oculaires de plus grande amplitude que les sujets normaux.

Les messages proprioceptifs provenant du cou et des muscles du torse semblent être traités de façon conjointe pour contrôler les mouvements oculaires et la perception de l'orientation de la tête dans l'espace. Les résultats suggèrent que 1) la réponse cervico-oculaire est un cas particulier d'une réponse plus générale qui pourrait être dénommée réponse somato-oculaire axiale, 2) l'accroissement de la réponse somato-oculaire axiale chez les patients vestibulaires pourrait être liée à la perception particulière du mouvement de la tête dans l'espace qui est évoquée, et au choix d'un cadre de référence dans lequel le tronc est stationnaire.

f) Interactions visuo-vestibulaires dans la perception du mouvement propre chez l'Homme

(R.J.V. BERTIN, I. ISRAËL. En collaboration avec M. LAPPE (Allg. Zoologie & Neurobiologie, Ruhr-Universität Bochum))

Dans le cadre de ce projet, nous poursuivons une étude commencée par Ivanenko *et al.* dans laquelle les composantes de translation et de rotation lors de déplacements passifs circulaires étaient dissociées (condition vestibulaire). La tâche des sujets était d'orienter une flèche vers une cible mémorisée pendant le déplacement, ou de dessiner la trajectoire perçue après le mouvement, en n'utilisant que des informations vestibulaires et somato-sensorielles. Un programme informatique a été développé qui permet de reproduire les mêmes stimuli (déplacements) en flux optique, c'est-à-dire que le sujet est assis sur une chaise fixe et voit des séquences d'images engendrées par un ordinateur qui correspondent à un mouvement propre et doivent en donner l'impression. Ces images consistent en des petits points distribués par terre, et ne contiennent donc que l'information strictement nécessaire à la perception des trajectoires. Dans certains cas, on adjoint une cible à fixer et à suivre des yeux — cela ajoute de l'information non-visuelle. Les stimuli sont présentés dans un casque de réalité virtuelle ou sur un grand écran (Bochum). La tâche du sujet est de reproduire le mouvement ressenti avec une « souris » dont la position et l'orientation sont enregistrées après chaque

présentation de stimulus. Il est encore trop tôt pour présenter des conclusions, mais il est évident que la tâche n'est certainement pas moins difficile qu'en condition vestibulaire. La présence d'une cible peut aider, surtout si elle donne une information sur la distance entre sujet et cible. Après cette expérience nous comptons étudier la condition dans laquelle les sujets auront les informations visuelles et vestibulaires. Nous étudierons alors si la combinaison de ces deux informations lèvera l'ambiguïté des stimuli concernés en condition purement visuelle ou vestibulaire. L'effet des informations visuo-vestibulaires conflictuelles sera également étudié.

2. BASES NEURALES DE L'ANXIÉTÉ ET DES PATHOLOGIES DE LA REPRÉSENTATION DE L'ESPACE

(I. VIAUD-DELMON, Y. IVANENKO, S. LAMBREY, A. BERTHOZ. En collaboration avec R. JOUVENT, Hôpital de la Salpêtrière)

a) *Adaptation à un conflit visuo-vestibulaire*

(Y. IVANENKO, I. VIAUD-DELMON, R. JOUVENT, A. BERTHOZ)

Nous avons étudié le rôle de l'anxiété dans l'adaptation du système vestibulaire à des stimuli visuo-vestibulaires conflictuels. Deux groupes de sujets contrastés selon leur niveau d'anxiété ont d'abord été testé dans une procédure de perception vestibulaire dans le noir. Assis sur un siège rotatoire, ils étaient soumis à des rotations sur place à droite et à gauche, de différentes amplitudes, tandis que les mouvements oculaires concurrents à la rotation étaient enregistrés. Les sujets devaient indiquer l'amplitude de la rotation à l'aide d'un pointeur angulaire. Ils étaient ensuite immergés au centre d'une pièce virtuelle, grâce à un casque de réalité virtuelle. Il leur était demandé de contrôler les mouvements du siège rotatoire afin de réaliser des rotations de 90° dans la pièce virtuelle. Cependant, un gain était introduit entre les rotations du siège et les rotations dans le monde visuel virtuel. Les sujets étaient en fait soumis à une situation conflictuelle dans laquelle une rotation de 90° du monde virtuel correspondait à une rotation de 180° du siège. Après 45 minutes d'exposition à ce conflit, les sujets étaient soumis à une seconde procédure de test de perception de l'amplitude de rotations passives dans le noir.

Nos résultats ont démontré que la perception vestibulaire des sujets possédant le trait anxieux était beaucoup plus affectée par l'exposition à un conflit visuo-vestibulaire que celle des sujets sans trait anxieux. Une sensibilité accrue aux conflits sensoriels pourrait être à l'origine de cette différence. Nous interprétons alors la recalibration du système vestibulaire comme une procédure adaptative. Chez les patients anxieux, il se pourrait qu'une telle stratégie ne puisse plus être mise en œuvre, la perception de l'espace résultante étant alors incohérente. Nous avons également constaté qu'il existait une différence remarquable entre les hommes et les femmes dans les effets du conflit visuo-vestibulaire. Ce résultat n'est pas anecdotique : il existe en effet une prévalence féminine dans les troubles agoraphobiques et paniques, qui n'a encore jamais été expliquée. Le fait que les

femmes aient démontré une plasticité vestibulaire moins importante que les hommes est cohérent avec l'hypothèse du conflit sensoriel concomitant à l'anxiété paroxystique. D'autre part, cette expérience nous a permis de constater que les réflexes vestibulo-oculaires pouvaient être dissociés de la perception, puisque ceux-ci n'étaient pas modifiés par la période d'exposition au conflit visuo-vestibulaire.

b) Reproduction d'une trajectoire effectuée dans un couloir virtuel

(S. LAMBREY, I. VIAUD-DELMON, A. BERTHOZ)

Le but de cette étude était d'étudier les multiples aspects de la mémorisation d'une trajectoire préalablement effectuée dans un environnement virtuel, afin d'établir un paradigme expérimental pouvant être par la suite appliqué à des patients souffrant de trouble panique et d'agoraphobie. Nous avons soumis les sujets à une tâche de navigation dans un couloir virtuel, et avons observé leurs capacités de réaction à des conflits sensoriels. La tâche était en effet réalisée dans trois conditions différentes : 1) la scène visuelle correspondait au mouvement effectué (gain = 1), 2) la scène visuelle correspondait à un mouvement proportionnellement plus ample que le mouvement réalisé (gain = 1,5), 3) la scène visuelle correspondait à un mouvement proportionnellement plus court que le mouvement réalisé (gain = 0,66). L'effet du gain induit a été étudié dans une tâche de reproduction de la trajectoire avec les yeux fermés.

Les sujets ont tous réussi à se déplacer de façon précise dans les couloirs, quel que soit le gain introduit entre leurs rotations réelles et les rotations dans le monde virtuel. De façon surprenante, aucun des sujets n'a remarqué le conflit entre les informations visuelles et non-visuelles. Les reproductions des couloirs n'étaient en général qu'approximatives. Cependant, les sujets ont toujours reproduit les caractéristiques représentant la dynamique de leur trajectoire. Les profils de vitesse des trajectoires reproduites étaient remarquablement similaires à ceux des trajectoires effectuées lors des navigations. Les conditions de conflit n'ont pas empêché les sujets de mémoriser ces profils de vitesse. Par contre, il semblerait que le gain ait une influence sur la reproduction : dans la condition avec le gain de 1,5, les sujets reproduisaient plus volontiers des rotations s'approchant des rotations visuelles, tandis que dans le gain de 0,66, c'étaient les informations idiothétiques qui semblaient être reproduites. Ce résultat démontre qu'une multiplicité d'informations est traitée afin d'aboutir à une mémorisation de l'espace, et que selon le but adopté dans la tâche, les sujets peuvent utiliser de façon préférentielle une information ou une autre.

c) Développement des stratégies d'orientation anticipatrices chez l'enfant durant les tâches locomotrices chez les enfants

(P. PRÉVOST, R. GRASSO, C. & A. BERTHOZ. En collaboration avec C. ASSAIANTE, CNRS-NBM Marseille)

En général, l'anticipation est considérée comme un facteur crucial dans l'acquisition d'habiletés motrices. Elle implique généralement la présence d'un

contrôle proactif. L'existence de mécanismes anticipatoires faisant des prédictions sur les événements sensori-moteurs futurs a été démontrée dans diverses activités, à la fois chez les adultes et chez les enfants (poursuite visuelle, saisie d'objet, synergies posturales et initiation de la marche). Cependant, on connaît peu de chose sur le développement des stratégies anticipatoires d'orientation de la tête durant les tâches locomotrices. De récents résultats suggèrent que la direction de la tête est un paramètre important à contrôler dans les tâches de navigation. Une coordination des mouvements des yeux et de la tête, support de l'orientation du regard, est à la base de ces observations. L'objectif de cette étude a été d'étudier l'émergence des stratégies anticipatoires d'orientation de la tête durant une tâche de navigation pour comprendre les mécanismes généraux de la mise en œuvre du contrôle proactif durant l'enfance.

Huit enfants sains (de 3 ans et demi à 8 ans et demi) ont participé à l'étude. Ils devaient réaliser un trajet locomoteur pour atteindre un objectif précis tout en contournant un obstacle. Les orientations antéro-postérieures de la tête, du tronc, ont été calculées dans le plan horizontal grâce à un système d'analyse de mouvement en 3D (système ELITE®) utilisant des marqueurs passifs (deux par segments). La direction instantanée de la locomotion était mesurée à partir de la tangente entre deux positions successives du point moyen entre les deux marqueurs de la tête. L'identification du point du virage nous a permis de dater les événements anticipateurs dans les synergies intersegmentaires.

Les résultats montrent que le contrôle proactif est extrêmement important durant la navigation au cours des cinq premières années de marche indépendante (probablement pour prévenir les délais biomécaniques). Nos résultats corroborent le modèle ontogénétique de l'organisation de l'équilibre dynamique postural qui propose une alternance entre deux modalités : l'une ascendante (« en bloc ») l'autre descendante (articulée). La même alternance semble exister pour le contrôle dynamique de la locomotion orientée vers un but. Nous pourrions alors conclure que les mouvements anticipatoires d'orientation de la tête durant la locomotion sont présents à un stade très précoce du développement de la marche. Cependant, il est important de dissocier deux types de mécanismes anticipatoires vers l'objectif : 1/ les mouvements préparatoires d'orientation de la tête (du regard) vers l'objectif avant la locomotion, 2/ les changements prédictifs et intégratifs de l'orientation de la tête qui ont lieu durant la trajectoire locomotrice. Ces derniers requièrent le développement d'un vrai contrôle proactif dynamique qui était l'intérêt principal de cette étude. Il a été rapporté que le premier type est mature plus tôt que le second dans l'initiation de la marche chez les enfants. La large variabilité inter-individuelle présente dans cette étude peut être interprétée comme une évidence que le contrôle proactif n'est pas encore définitivement acquis et pas encore assez stabilisé pour être visible systématiquement. L'émergence précoce et la stabilisation tardive de la réponse typique de l'adulte ont été récemment montrées dans le développement de l'initiation de la marche et des ajustements posturaux. L'intervalle temporel du pic d'anticipation du changement

d'orientation de la tête par rapport au point du virage, est régulièrement plus long chez l'adulte (environ 1 s) ce qui suggère que la prédiction (base du contrôle en proactif) subit un décalage dans le futur avec l'âge. L'effet important des conditions de vision pouvant aller jusqu'au refus de faire la tâche chez les jeunes enfants pourrait être expliqué par une grande difficulté pour les enfants à considérer leur mouvement dans un référentiel objectif, exocentrique.

d) Étude de l'effet d'une pratique de simulation mentale sur la réalisation d'un trajet locomoteur

(A. BERTHOZ, S. KOSSLYN. En collaboration avec S. VIEILLEDENT, Laboratoire Mouvement Action et Performance, Institut National du Sport et de l'Éducation Physique, Paris)

De nombreuses études sur la locomotion ont montré que la marche simulée possède des propriétés chronométriques très voisines de celles de la marche réelle. Le temps nécessaire à la simulation d'un trajet locomoteur rectiligne sur terrain plat est proportionnel à la distance métrique qui sépare le point de départ du point d'arrivée. Si aucune contrainte motrice spécifique n'est appliquée, le temps nécessaire à la simulation et le temps nécessaire à la réalisation sont identiques. Les sportifs de haut niveau (escalade, ski, etc.) recourent souvent à la simulation du mouvement de compétition avant de l'exécuter réellement. Ils accompagnent cette activité de petits mouvements sans que l'on connaisse précisément le rôle fonctionnel de cette activité cognitive et motrice. On peut dès lors se poser la question de savoir si la simulation mentale (accompagnée ou non de mouvements) est de nature à améliorer la performance.

Notre protocole expérimental comprend trois parties. Le sujet observe des trajets locomoteurs hexagonaux (hexagone régulier, modification spécifique des longueurs des côtés ou des angles). Ensuite il apprend ce trajet locomoteur par une méthode de simulation mentale puis on lui demande de reproduire en marchant sans vision le trajet observé et appris. Nous cherchons à connaître l'effet de la simulation mentale sur la réalisation d'un trajet locomoteur. Nous comparons entre eux des groupes de sujets ayant appris avec l'une des méthodes suivantes : simulation mentale sans mouvement, simulation mentale avec mouvement, marche sur des poutrelles en forme d'hexagone ou reproduction mémorisée.

La simulation mentale du trajet locomoteur permet-elle une amélioration de la performance locomotrice par rapport au simple repos ou au mouvement réel appris sans simulation mentale ? Si tel est le cas, on peut s'interroger sur le rôle du mouvement dans la phase de simulation. Une contrainte motrice appliquée lors de l'apprentissage peut-elle favoriser une amélioration de la performance supérieure à la simulation mentale ou la reproduction mémorisée ?

Nos données sont en cours de traitement et nous nous attacherons à préciser les mécanismes cognitifs qui permettent la mémorisation spécifique des distances et des angles lors de l'apprentissage et de la reproduction des trajets.

e) Rôle des processus moteurs dans la rotation mentale

(M. WEXLER, S. M. KOSSLYN et A. BERTHOZ, A.)

Cette recherche avait pour but de déterminer si les transformations des images mentales sont, au moins en partie, guidées par des processus moteurs, même dans le cas où les images sont des objets abstraits. Par exemple, la rotation mentale peut être guidée par des processus qui préparent le sujet à voir les résultats d'une action motrice. Cette étude utilisait le paradigme de double tâche, dans lequel les sujets effectuaient des rotations mentales (du type Cooper-Shepard) pendant qu'ils faisaient des rotations motrices dans un sens et avec une vitesse donnés, sans voir leurs mains. Quatre résultats sont en accord avec l'hypothèse que la rotation mentale s'appuie sur des processus moteurs : 1) la rotation mentale, qui est compatible à la rotation motrice, est plus rapide et précise que dans le cas non-compatible ; 2) l'angle de rotation mentale et l'angle de rotation motrice sont corrélés, mais seulement si les directions des deux rotations sont compatibles ; 3) la rotation motrice modifie la courbe classique en « V » de temps de réaction de rotation mentale, en déplaçant le minimum dans le sens de rotation motrice ; 4) ces effets sont sensibles non seulement à la direction de rotation motrice, mais aussi à sa vitesse — un changement de la vitesse de rotation motrice peut accélérer ou ralentir la rotation mentale dans le même sens.

4. ÉTUDE DE L'AIRE OCCULOMOTRICE SUPPLÉMENTAIRE LORS DE L'APPRENTISSAGE DE SÉQUENCE DE SACCADÉS OCCULAIRES

(M.-H. GROSBRAS, U. LEONARDS, E. LOBEL, A. BERTHOZ & D. LE BIHAN, SHFJ, Orsay)

Introduction : but de l'étude

Dans le cadre de l'étude des bases neurales des mouvements oculaires, nous nous sommes intéressés à une aire corticale particulière, située dans le cortex frontal dorso médian : l'aire oculomotrice supplémentaire (AOS). L'AOS est équivalente, pour les mouvements oculaires, à l'aire motrice supplémentaire (AMS) pour les mouvements segmentaux. De nombreuses études chez le Singe et chez l'Homme ont montré que la région classiquement définie comme l'AMS est en réalité composée de deux aires distinctes : l'AMS au sens propre et la pré-AMS. (Rizzolatti *et al.*, 1996, Tanji *et al.*, 1994, Deiber *et al.*, 1994, 1997, Shima *et al.*, 1996 ; Hikosaka *et al.*, 1996). Par analogie, le but du présent protocole était de tester l'existence d'une éventuelle pré-AOS. Une telle suggestion avait déjà été donnée par une étude du laboratoire utilisant la TEP (Petit *et al.*, 1996).

Pour cela nous avons comparé, à l'aide de l'IRMf, les activations corticales liées à l'exécution de séquences de saccades apprises aux activations induites par la réalisation de séquences nouvelles (en cours d'apprentissage).

Paradigme

La tâche expérimentale était construite de la façon suivante : le sujet était placé devant un écran sur lequel figuraient cinq cibles alignées horizontalement. Le

sujet devait faire des saccades vers ces cibles lorsqu'elles s'allumaient. Il répétait ainsi 4 fois une séquence de 5 saccades en étant visuellement guidé, en ayant pour consigne de mémoriser la séquence. Puis il devait répéter à nouveau 4 fois la séquence, mais de mémoire, vers des cibles éteintes.

Le protocole comprenait deux phases. Tout d'abord une partie de psychophysique qui consistait en 4 séances d'entraînement, pendant lesquelles le sujet d'une part se familiarisait avec la tâche, et d'autre part apprenait une séquence particulière, A. Ces séances avaient lieu au Collège de France et les mouvements oculaires étaient enregistrés au moyen de l'IRIS. La seconde partie consistait en une expérience d'IRMf réalisée à Orsay sur l'imageur à 3 Tesla (Bruker). Deux types de séquences étaient testées alternativement : la séquence apprise (répétée plus de 400 fois durant les sessions d'entraînement ; condition A) et des séquences nouvelles toutes différentes que le sujet découvrait pour la première fois dans l'imageur (condition N).

10 sujets de sexe féminin, âgés de 20 à 26 ans, ont participé à l'expérience.

Résultats et conclusions

Les données de la psychophysique nous ont permis de vérifier qu'après les quatre séances d'entraînement les sujets font correctement la tâche, qu'ils peuvent réaliser quasiment automatiquement la séquence A et qu'ils ne font pas un nombre de saccades significativement différent entre les deux types de séquences. Une volontaire faisant trop de saccades dans la condition nouvelle n'a pas été incluse dans l'analyse des données IRMf.

La comparaison des conditions N et A avec la condition de repos (yeux ouverts dans le noir) révèle une activation dans le cortex frontal dorsomédian. Pour 5 des 9 volontaires, le contraste N-R révèle une plus grande activation que le contraste A-R, et la comparaison directe entre N-R révèle un foyer d'activation antérieur à l'aire activée par les deux types de séquences. Ce focus était situé dans une partie antérieure à la ligne VCA, dans la région communément décrite comme la pré-SMA. Nous désignons donc cette région sous le terme de pré-SEF. Pour les quatre autres volontaires, pas de différences entre les deux types d'activation. Cette variabilité interindividuelle peut s'expliquer par une variabilité des aptitudes à l'apprentissage.

Cette étude nous permet de conclure qu'il existe deux régions distinctes du cortex frontal dorso-médian qui peuvent être recrutées pour le contrôle oculomoteur. L'AOS au sens propre d'une part interviendrait pour l'exécution de séquences de saccades quelles qu'elles soient. La pré-AOS interviendrait pour la programmation, la sélection, la mémorisation de séquences nouvelles.

Cette étude a été réalisée dans le cadre du DEA national de Neuropsychologie (Université Lyon I), soutenu en septembre 1997. Elle a donné lieu à une présentation au congrès Human Brain Mapping, juin 1998 (Grosbras *et al. NeuroImage*, S 0988).

5. INFLUENCE DE LA GRAVITÉ SUR LES SYSTÈMES SENSORI-MOTEURS
ET LES PROCESSUS COGNITIFS

a) L'anticipation et la coordination visuo-motrices

(A. BERTHOZ, J. MCINTYRE, P. PRÉVOST. En collaboration avec F. LACQUANITI, Rome)

Afin d'attraper une balle en chute libre, le système nerveux centrale doit activer les muscles pour amortir l'impact de la balle. Au sol, cette activité est précisément synchronisée à 120 millisecondes avant le contact de la balle. Pour prévoir la trajectoire de la balle, le cerveau peut donc bien prendre en compte l'accélération due à la gravité.

Comment le système nerveux peut-il prévoir l'accélération ? L'estimation de l'accélération pourrait se faire avec une mesure directe par des informations visuelles. faute de quoi le cerveau pourrait anticiper l'accélération avec un modèle cognitif de la loi de la gravité. Six astronautes ont effectué cette tâche de capture d'une balle lors du vol Neurolab à bord de la navette Columbia. Nous avons mesuré les mouvements et les activités musculaires engendrés par le sujet juste avant le contact avec la balle. Lorsque l'estimation de l'accélération s'effectue en temps réel, l'activation des muscles commence au bon moment par rapport au contact avec la balle. En revanche, si le cerveau doit faire appel à un « modèle cognitif » de la gravité, l'activité musculaire sera mal synchronisée en apesanteur jusqu'à l'adaptation du modèle à la microgravité.

b) Influence de la gravité sur le contrôle de la posture et du mouvement

(A. BERTHOZ, J. MCINTYRE. En collaboration avec T. POZZO, C. PAPAXANTHIS, Université de Bourgogne, Dijon, et V. GURFINKEL, M. LIPSHITS, K. POPOV, E. GURFINKEL, IPPI, Académie des Sciences de Russie)

L'effet de la force de gravité sur un membre du corps dépend de l'orientation du membre. La variation de l'effort musculaire provoquée par la gravité selon la posture peut aider la proprioception. En plus, la gravité exerce des contraintes fortes sur le choix des postures ou des mouvements adoptés par le système moteur. Nous avons étudié l'influence de la gravité sur la planification et le contrôle de la posture et du mouvement.

Des expériences en microgravité, dans la station Mir et en vols paraboliques, ont montré que les caractéristiques des mouvements verticaux du bras sont peu modifiées dans les quelques jours qui suivent l'arrivée en apesanteur. Il semble alors que les différences connues et étudiées au sol entre un mouvement vers le haut et un mouvement vers le bas surviennent dès la planification du mouvement. Il ne s'agit pas d'un simple effet dynamique qui se présente pendant l'exécution du mouvement. En revanche, après un plus long séjour en apesanteur, les mouvements vers le bas commencent à ressembler aux mouvements vers le haut. Ces résultats suggèrent que la planification de mouvements se fait immédiatement en termes cinématiques, mais que le choix des caractéristiques cinématiques elles-mêmes s'adaptent lentement selon le contexte dynamique du mouvement.

c) Interactions visuo-vestibulaires en microgravité

(G. CLÉMENT & A. BERTHOZ. En collaboration avec M.F. RESCHKE, B. COHEN, M. IGARASHI & D.E. PARKER, USA)

Nous avons continué le dépouillement des données de l'expérience COIS qui avait volé en Juin 1996 sur la mission Spacelab LMS (Life and Microgravity Spacelab). Les résultats principaux obtenus avec l'expérience sur le nystagmus optocinétique sont les suivants : sur Terre, lorsqu'un sujet incline sa tête de 30° par rapport à la verticale et qu'il est soumis à une stimulation optocinétique horizontale par rapport à sa tête, le nystagmus optocinétique n'est pas horizontal mais oblique d'environ 18°, comme si l'axe de rotation des yeux pendant le nystagmus optocinétique tendait à s'aligner avec l'axe de la gravité. En microgravité, lorsque le sujet incline sa tête par rapport au tronc, le nystagmus optocinétique reste parfaitement dans le plan de la stimulation visuelle. Un jour après le retour sur Terre, le nystagmus optocinétique redevient oblique lorsque le sujet incline sa tête sur le côté, mais le retour aux mesures effectuées avant le vol n'est observé que 4 jours après l'atterrissage. Ce résultat indique que la fonction de l'intégrateur central de réorientation de l'axe de rotation des yeux selon l'axe de la gravité disparaît après adaptation à la microgravité. Le fait que l'axe de rotation des yeux pendant le nystagmus optocinétique reste aligné avec l'axe longitudinal de la tête en microgravité et juste après le retour sur Terre suggère que l'axe de la tête serait, en l'absence de gravité, la nouvelle référence utilisée pour l'orientation spatiale des mouvements oculaires. Le rapport final de cette expérience a été envoyé à la NASA au Printemps 1998 (Clément *et al.* 1998).

L'expérience ATLAS a été effectuée au cours de la mission NEUROLAB en avril-mai 1998. L'objectif était de mesurer les mouvements oculaires et la perception subjective des sujets lors de l'exposition à des accélérations linéaires dirigées le long de l'axe interaural, ou de l'axe longitudinal du corps, grâce à une centrifugeuse. Avant le vol, des mesures ont été effectuées à L-90, L-60, L-30, L-15 et L-2 jours. Pendant le vol, des mesures ont été effectuées à FD2, FD5, FD7, FD10, FD11, FD12 et FD16 chez quatre astronautes-sujets. Les mesures post-vol ont eu lieu à R+0, R+1, R+2, R+4 et R+9 jours. Le dépouillement de ces données est en cours. Nous avons fait l'hypothèse que pendant la centrifugation en microgravité les astronautes devaient avoir la sensation d'une inclinaison sur le côté au début du vol, et plutôt la sensation d'une translation du corps vers la fin de la mission. En effet, la sensation d'être incliné n'est jamais ressentie dans l'espace (en dehors de la centrifugeuse) et le système nerveux central pourrait ré-interpréter toutes les informations otolithiques comme étant dues uniquement à des translations du corps. Les résultats préliminaires de la mission NEUROLAB ont quelque peu contredit cette hypothèse. En effet, tous les astronautes ont rapporté avoir la sensation d'être incliné à 90° sur le côté lors de la centrifugation à 1 g, pendant toute la durée du vol spatial. Ils n'ont jamais eu une sensation de translation pendant la centrifugation. L'analyse préliminaire des images vidéo retransmises depuis la Navette Spatiale pendant la mission

indique qu'il y a toujours une composante verticale des mouvements des yeux lors du nystagmus per-rotatoire et lors du nystagmus optocinétique pendant la centrifugation en microgravité. Il semblerait donc que la force centrifuge de 1 g générée en microgravité soit interprétée par le cerveau comme une gravité virtuelle, et que les mouvements oculaires tendent à s'orienter autour de ce nouveau référentiel.

d) Reconnaissance des visages en microgravité

(G. LÉONE. En collaboration avec S. DE SCHONEN, LNC Marseille)

Dans le cadre d'une collaboration avec l'équipe du docteur de Schonen, nous étudions le rôle de la gravité sur la reconnaissance de visages présentés en hémichamp séparé. Il est connu que la reconnaissance d'un visage n'est pas indépendante de son orientation. Par exemple, un visage à l'endroit est plus rapidement reconnu que le même visage à l'envers dans le plan de présentation. La taille de cet effet d'inversion dépend aussi de l'hémichamp visuel (hémisphère cérébral) dans lequel le stimulus a été présenté confortant ainsi l'existence d'une spécialisation fonctionnelle cérébrale (traitement local versus traitement global) de chaque hémisphère.

L'effet d'inversion pour la reconnaissance de visages existe toujours en microgravité, ce qui veut dire que cet effet est lié à une référentielle rétinienne plutôt qu'à une référentielle gravitaire. Par contre, l'apprentissage de visages a été perturbé par le manque de gravité, surtout pour les processus de l'hémichamp droit. Nous continuons cette ligne de recherche en regardant la capacité de reconnaître des lieux et de se déplacer dans un environnement tri-dimensionnel en l'absence de l'axe de référence fourni par la gravité au sol.

e) Effet de la gravité sur la mémorisation et la reconnaissance de l'environnement spatial

(A. BERTHOZ, F. GAUNET)

Le problème majeur des astronautes en microgravité est de souffrir de désorientation spatiale. Effectivement, en apesanteur, l'absence du référentiel gravitaire désorganiserait le processus de reconnaissance et, probablement, celui de mémorisation des lieux. Dans la perspective de mieux comprendre l'effet de la pesanteur sur la cognition spatiale, nous conduisons actuellement l'expérience PANORAMA, une expérience conduite au sol, dont l'objectif est de caractériser les référentiels spatiaux qui interviennent dans la reconnaissance de panorama et de comprendre leur interaction. Les référentiels gravitaire et rétinien sont les deux principaux qui nous intéressent dans le cas de l'étude du processus de reconnaissance des lieux et dans le but de comprendre la désorientation spatiale des astronautes. La question est de savoir si l'espace que se représente le sujet est aligné avec les coordonnées rétinienne ou bien avec la gravité. Pour répondre à cette question, nous faisons réaliser aux sujets une tâche de reconnaissance d'environnements. Le sujet est conduit sur les sites des prises photographiques de façon à ce qu'il mémorise les lieux en se déplaçant. De retour au laboratoire,

les sujets sont soumis à la tâche de reconnaissance de photographies prises en ces lieux : on enregistre le temps mis pour reconnaître un panorama. Les stimuli sont des panoramas pris dans la ville de Paris. Les environnements sont présentés à différents angles d'inclinaison par rapport à l'axe principal du sujet, et le sujet est soit assis verticalement soit incliné latéralement à l'aide d'une chaise inclinable. L'analyse de l'effet de l'inclinaison du sujet sur la performance de reconnaissance des scènes nous renseignera sur l'importance du référentiel gravitaire sur la reconnaissance de scènes.

BI/ ÉTUDES CHEZ L'ANIMAL ET ÉTUDES DE MODÉLISATION

1. INTÉGRATION DES INFORMATIONS SPATIALES ET DE MOTIVATION DANS LE NOYAU ACCUMBENS : ENREGISTREMENTS

(A.B. MULDER, E. TABUCHI, C. FOUQUIER, M. ZUGARO, S. WIENER)

Le but de ce projet a été d'étudier des réponses récompense-sélectives et position-sélectives dans le noyau accumbens et l'hippocampe alors que les valeurs des récompenses réparties dans différentes places de l'environnement sont changées. Les expérimentations utilisaient différentes valeurs de récompense associées aux endroits différents en variant la quantité d'eau délivrée à chaque site respectif de récompense. Nous avons effectué plus de 600 enregistrements de neurones avec ce dispositif. Avec les analyses de variances multifactorielle (MANOVA), nous observons que l'activité enregistré des neurones hippocampiques reste strictement corrélée à la localisation de l'animal, quelque soit le contexte motivationnel. Par contre, au niveau des neurones du noyau accumbens, les neurones du NA codaient une combinaison d'informations nécessaires pour accomplir une tâche spatiale, à savoir les différentes étapes de la séquence comportementale, la prédiction de la récompense et la position de l'animal.

2. INTÉGRATION DES INFORMATIONS SPATIALES ET DE MOTIVATION DANS LE NOYAU ACCUMBENS : LÉSIONS EXPÉRIMENTALES

(S. ALBERTIN, A.B. MULDER, E. TABUCHI, M. ZUGARO, S. WIENER)

Nous avons adapté le dispositif expérimental présenté ci-dessus pour les études comportementales. Nous avons trouvé que des rats avec des lésions de la région « écorce » du noyau accumbens (qui reçoit des projections de l'hippocampe) ne peuvent plus trouver les récompenses les plus grandes.

3. ÉTUDES DE MODÉLISATION

(O. TRULLIER, N. BRUNEL, S. GOURICHON, J. DROULEZ. En collaboration avec J.-A. MEYER, École Normale Supérieure)

Nous avons élaboré 3 modèles computationnels de la formation hippocampique, fondés sur 3 hypothèses différentes.

Un premier modèle (1997, 1998) consiste à considérer que l'hippocampe fonctionne essentiellement comme un réseau hétéro-associatif qui apprend, enregistre et restitue des séquences d'événements et, en particulier, des séquences de lieux visités. Il peut donc construire une représentation topologique de l'espace en transformant le passage temporel d'un lieu à un autre en une propriété de voisinage topologique entre ces deux lieux. Nous avons ensuite proposé un mécanisme permettant d'exploiter une telle représentation et de rejoindre un but donné, tout en contournant des obstacles. C'est, à notre connaissance, le premier modèle biologiquement plausible de la formation hippocampique exhibant un tel comportement de navigation.

Un deuxième modèle (1998) consiste à considérer l'hippocampe comme un réseau à attracteurs tel que les propriétés de sélectivité à la position et à l'orientation de l'animal d'une cellule pyramidale donnée se modifient sous l'influence des activités des autres cellules pyramidales et des mouvements effectués par l'animal. Nous avons supposé que les cellules de lieu étaient intrinsèquement directionnelles — leur activité dépend à la fois de la position et de l'orientation de l'animal, comme en réponse à des vues locales — et nous avons montré en simulation que ces cellules restaient directionnelles dans des environnements contraints comme des labyrinthes radiaux mais qu'elles perdaient leur directionnalité dans des environnements ouverts. Par ailleurs, ces changements de sélectivité sont réversibles et dépendent de la tâche spatiale imposée à l'animal. Ce modèle permet donc de rendre compte de toutes les données expérimentales existant dans la littérature concernant la directionnalité des cellules de lieu et qui semblaient contradictoires.

Un troisième modèle consiste à considérer l'hippocampe comme une « mémoire dynamique », capable de mettre à jour la représentation de la position de l'animal à partir des informations de mouvement. Nous sommes actuellement en train d'élaborer des mécanismes permettant d'exploiter une telle représentation et de naviguer vers des buts prédéfinis tout en évitant des obstacles appris au cours d'une phase d'exploration.

IV. BASES NEURALES DES MOUVEMENTS OCCULAIRES ET DES INTERACTIONS VISUO-VESTIBULAIRES CHEZ LE PRIMATE

1. INTERACTIONS VISUO-VESTIBULAIRES DANS LE CORTEX PARIÉTAL POSTÉRIEUR (W. GRAF, F. KLAM, J.-R. DUHAMEL, S. BEN HAMED).

Nous avons continué d'analyser l'interaction visuo-vestibulaire dans l'aire VIP et 2v du cortex pariétal. Dans ces deux régions, nous avons récemment identifié des neurones répondant à la rotation du corps dans le plan horizontal, et ce aussi bien dans l'obscurité totale que pendant la suppression volontaire du réflexe vestibulo-oculaire. Il s'agit de signaux vestibulaires reflétant la vitesse, l'accélération ou probablement la position de déplacement de la tête. Ces neurones

répondent également à des stimulations visuelles optocinétiques, avec une sélectivité pour la direction du mouvement qui est soit complémentaire (dans l'aire qui est considérée « vestibulaire », i.e., 2v) soit non-complémentaire avec la sélectivité pour la direction de la rotation de la tête (dans l'aire VIP). Dans le premier cas, les directions de mouvement préférées sont opposées et correspondent à la réponse de type compensatoire décrite dans les noyaux vestibulaires. Dans le second cas, les directions préférées sont identiques. Dans l'aire VIP, nous avons retrouvé une forte proportion de neurones répondant de manière non-complémentaire. Ces résultats suggèrent donc l'existence d'une représentation supramodale de l'espace de mouvement dans le lobule pariétal inférieur chez le primate.

2. ORGANISATION NON-RÉTINOTOPIQUE DES CHAMPS RÉCEPTEURS VISUELS DE L'AIRES VIP

(J.-R. DUHAMEL, W. GRAF, S. BEN HAMED, F. KLAM)

Deux hypothèses ont été avancées concernant le format d'encodage des informations visuelles dans le cortex pariétal postérieur. La première stipule que les signaux sont encodés en coordonnées rétino-centriques, et sont maintenus dans ce système de coordonnées jusqu'à ce qu'ils soient transmis aux systèmes efférents. La seconde postule que des populations de neurones combinent des signaux rétiniens et des signaux sur la position des yeux pour produire une représentation supra-rétinienne (i.e., crâniocentrique) de l'espace. Nous avons enregistré l'activité des neurones de l'aire VIP afin de tester une troisième possibilité : l'existence d'une représentation supra-rétinienne au niveau de neurones individuels. La cartographie des champs récepteurs a été réalisée pour neuf positions de fixations oculaires. La majorité des neurones testés ont un champ récepteur correspondant à une position fixe de la rétine, i.e. que leur champ récepteur se déplace avec l'œil. Toutefois, environ le tiers des neurones ont un champ récepteur qui demeure fixe par rapport à l'écran de stimulation, ou un champ récepteur dont le déplacement est de moindre amplitude que celui de l'œil, indiquant l'existence d'un encodage non-rétinotopique de l'espace visuel au niveau neuronal dans l'aire VIP.

3. CIRCUITS NEURONAUX DU CONTRÔLE DES MOUVEMENTS DES YEUX

(W. GRAF, N. YATIM-DHIBA. En collaboration avec G. UGOLINI, CNRS, Gif-sur-Yvette)

Nous avons continué d'étudier les circuits oculomoteurs par traçage transneuronal avec le virus de la rage chez les cobayes. Lors de ces expériences, premièrement les structures impliquées dans le réflexe vestibulo-oculaire sont marquées : motoneurons du droit médian, noyau abducens (neurone abducens internucléaire), noyaux vestibulaires et noyau praepositus hypoglossi ; puis des neurones impliqués dans des fonctions oculomotrices plus complexes, i.e., la génération de saccades, etc. : les neurones de la formation réticulée. Des durées

de survie prolongées ont permis de montrer l'existence de projections impliquées dans la plasticité adaptative (organisée par zones dans le flocculus cérébelleux, le noyau fastigial). Des durées de survie encore plus longues ont permis d'identifier les ganglions de Scarpa bilatéralement ainsi que certaines régions corticales et limbiques (perception et motivation). L'impression d'ensemble qui se dégage de ces données préliminaires est celle d'une organisation modulaire des circuits neuronaux impliqués dans la coordination spatiale-temporelle des mouvements oculaires. Cette organisation est particulièrement notable dans le flocculus du cervelet. Des zones caractéristiques sont marquées par rapport aux systèmes verticaux et par rapport au système horizontal. Après la reconstruction aplatie d'un tel marquage dans le flocculus, l'organisation modulaire est encore plus claire, particulièrement dans le côté ipsilatéral. Cette zone correspond à la « zone horizontale » des mouvements oculaires et à la projection des fibres grimpantes provenant de la partie caudale de la « calotte dorsale de Kooy » de l'olive inférieure. Dans le flocculus contralatéral, l'organisation zonale est moins claire à cet instant, car la marquage n'est pas encore développé à cause d'une synapse additionnelle. La propagation du virus est capable donc de visualiser un réseau neuronal entièrement et spécifiquement. Le potentiel remarquable de cette technique permet d'envisager son application future à l'expérimentation chez le primate.

4. ASYMÉTRIES HISTOCHIMIQUES ET MORPHOLOGIQUES DANS LE CERVEAU DES POISSONS PLATS

(W. GRAF, N. YATIM-DHIBA. En collaboration avec D. MEYER, Göttingen, Allemagne)

Chez tous les poissons étudiés, l'innervation du système olfactif du côté supérieur est plus riche (on trouve plus d'axones) que celle du côté inférieur. Les projections olfactives du côté supérieur se trouvent aussi plus caudales que celles du côté inférieur. Il existe également une distribution asymétrique importante de l'innervation sérotoninergique dans l'habenula, ainsi que dans le nerf terminal.

5. RÔLE DES YEUX DANS LE CONTRÔLE DE LA POSTURE

(W. GRAF, N. YATIM-DHIBA. En collaboration avec D. MEYER, Göttingen, Allemagne)

Une étude comportementale a montré que les différents poissons plats n'utilisent pas les deux yeux d'une façon égale ou uniforme pour contrôler leur posture. L'extirpation d'un œil ou de l'autre indique lequel est le plus important pour la production du réflexe d'illumination dorsale. Chez quelques espèces, l'œil qui a migré est dominant, chez d'autres, l'œil non-migré contrôle la posture. Ces résultats pourraient mener à des conclusions importantes sur l'évolution des poissons plats en général.

6. OSTÉOLOGIE DU CHONDROCRÂNE CHEZ LES POISSONS PLATS :
EFFET DE LA MIGRATION ET DE LA NON-MIGRATION OCULAIRE

(W. GRAF, N. YATIM-DHIBA. En collaboration avec D. MEYER, Göttingen, Allemagne)

Des études ostéologiques chez des poissons plats sont en train d'être terminées. Les matériaux comprennent des espèces normales (migration totale de l'œil) et des espèces où la migration oculaire est partielle ou absente. Les mesures et les dessins déjà pratiqués indiquent que la formation de la nouvelle orbite chez les poissons plats est déterminée génétiquement et ne s'effectue pas épigénétiquement suite au déplacement de l'œil qui migre.

7. ABSENCE DE L'INNERVATION GLYCINERGIQUE DANS LES CIRCUITS VESTIBULO-OCULOMOTEURS CHEZ LES POISSONS PLATS ADULTES.

(W. GRAF, N. YATIM-DHIBA. En collaboration avec D. MEYER, Göttingen, Allemagne, M. MÉDINA et J. REPÉRANT, Muséum d'Histoire Naturelle, Paris)

Chez les mammifères et chez les poissons qui nagent verticalement, les neurones vestibulo-oculaires des réseaux des réflexes verticaux sont GABAergiques, ceux du système horizontal sont glycinergiques. Nos résultats préliminaires chez les poissons plats ont montré que la plupart des projections vestibulo-oculomotrices aux noyaux oculomoteur et trochléaire est aussi GABAergique, malgré le fait que ces neurones transmettent de l'information qui amorce des canaux semi-circulaires horizontaux. Concernant l'innervation glycinergique des connexions vestibulo-oculomotrices, aucune information n'est disponible à ce moment, ni chez les poissons plats spécialement, ni chez les poissons en général.

Nous avons étudié les projections glycinergiques des neurones vestibulaires au tronc cérébral et au mésencéphale chez des poissons plats du côté droit (*Platichthys flesus*) et du côté gauche (*Psetta maxima*). Dans le tronc cérébral, les projections principales se trouvent dans le système vestibulaire commissural, montrant des terminaisons bilatérales dans les noyaux vestibulaires, particulièrement dans la formation réticulée voisine. Dans la région des noyaux abducens, peu de marquage a été observé ; ceci pourrait être expliqué par un rôle secondaire de l'innervation glycinergique dans le système vestibulo-oculomoteur horizontal chez les poissons plats, ou par une visualisation difficile du petit nombre de terminaisons marquées dans les noyaux abducens (~11 motoneurones chez les poissons plats adultes). Dans un contexte physiologique et fonctionnel, on devrait s'attendre dans tous les cas, à ce que le flux d'information entre les canaux semi-circulaires « horizontaux » soit disjoint chez les poissons plats adultes. En fait, les deux systèmes ne sont plus parallèles mais perpendiculaires chez ces animaux. Par conséquent, les muscles extraoculaires horizontaux ne peuvent plus jouer un rôle dans les réflexes vestibulo-oculaires, et doivent donc intervenir seulement dans les mouvements oculaires spontanés d'exploration. Chez les poissons plats adultes, un marquage glycinergique a été trouvé dans plusieurs axones du faisceau

longitudinal médian (FLM) jusqu'à la région des noyaux trochléaires et oculomoteurs. Cependant, presque aucune terminaison de ces axones n'a pu être détectée à proximité des motoneurones. Au contraire, un très grand nombre de terminaisons glycinergiques a été trouvé au niveau de la formation réticulée, caudo-latérale au FLM. Ces résultats indiquent à nouveau que chez les poissons plats adultes les entrées glycinergiques dérivées des canaux semi-circulaires horizontaux n'ont plus de rôle dans l'exécution immédiate des réflexes vestibulo-oculaires. Par conséquent, on observe un remplacement des transmetteurs de glycine par le GABA dans le système des mouvements oculaires compensateurs qui sont contrôlés par les canaux horizontaux après la métamorphose.

Avant de pouvoir tirer des conclusions définitives, il faudra réaliser des expériences chez un poisson « vertical », comme le poisson rouge.

V. BASES NEURONALES DES MOUVEMENTS D'ORIENTATION : ÉTUDE MORPHO-FONCTIONNELLE

(A. GRANTYN, J. PETIT. En collaboration avec A. MOSCHOVAKIS, Université d'Heraklion, Grèce)

SUBSTRAT ANATOMIQUE DE TRANSFORMATION SPATIO-TEMPORELLE DANS LE SYSTÈME TECTO-OCULOMOTEUR

Tous les modèles du système saccadique incluent comme élément nécessaire une transformation spatio-temporelle des signaux. Cette opération doit être effectuée par des neurones qui lient les représentations topographiques de la direction et de l'amplitude des saccades (cortex préfrontal, colliculus supérieur) aux générateurs saccadiques. Les neurones de ces derniers codent l'amplitude des composantes vectorielles des saccades dans le domaine du temps, par la durée et la fréquence de leurs décharges. Les mécanismes de transformation d'un code topographique en un code temporel sont encore hypothétiques. Nous avons testé une des hypothèses, celle selon laquelle le poids des connexions, établies par les neurones efférents du colliculus supérieur (CS) avec les générateurs saccadiques, varie en fonction de l'amplitude des saccades codées par ces mêmes neurones. Notre étude fut limitée à celle des composantes horizontales des saccades. Les aspects méthodologiques de ce projet ont été présentés de façon détaillée dans notre rapport précédent. En bref, il s'agit d'une mise en rapport direct des données physiologiques et morphologiques. Les propriétés métriques des saccades codées par des populations restreintes de neurones colliculaires ont été obtenues à partir de saccades évoquées par la microstimulation du CS. La construction particulière des électrodes de stimulation permettait l'injection d'un marqueur antérograde (Biocytin) dans le site de stimulation, immédiatement après l'enregistrement des saccades évoquées. Les paramètres de stimulation et la quantité injectée de Biocytin étaient les mêmes dans toutes les expériences. L'intensité de la projection des neurones a été évaluée par comptage des boutons synaptiques dans la région

du générateur saccadique horizontal, localisée dans la formation réticulée pontique (FRP) et délimitée par des études précédentes (Sasaki et Shimazu, 1981 ; Kaneko *et al.*, 1981).

Dans six expériences nous avons obtenu un échantillon des sites colliculaires, représentatif du point de vue des amplitudes caractéristiques des composants horizontales des saccades codées par chaque site (2,1-13,5 deg). La stimulation et l'application du marqueur ont été centrées sur la couche grise intermédiaire du CS. Les neurones tecto-réticulaires à projection croisée ont été marqués à l'intérieur des zones limitées à 0,5-0,8 mm autour du point de l'injection. Cependant, les nombres d'axones marqués au niveau de la FRP (la région du générateur saccadique) variaient fortement (48-454) d'une expérience à l'autre. Une normalisation devait être effectuée pour pouvoir mettre en rapport les vecteurs saccadiques et l'intensité de connexions avec la FRP observés dans les expériences différentes. Cette normalisation consistait à diviser le nombre des boutons synaptiques comptés dans la région du générateur saccadique par le nombre d'axones participants au transport de Biocytin jusqu'au niveau de la FRP. L'analyse statistique a révélé une corrélation positive significative ($p < 0,0001$) entre le nombre normalisé des boutons et l'amplitude de la composante horizontale des saccades évoquées par la stimulation. Les relations entre les nombres des boutons et autres paramètres métriques des saccades, comme la direction et l'amplitude vectorielle, ont été testées sans révéler de corrélations significatives. Par conséquent, les ensembles restreints des neurones marqués établissent, dans la région du générateur saccadique horizontal, des connexions dont le poids varie spécifiquement en fonction d'un seul paramètre : l'amplitude de la composante horizontale codée par ces ensembles.

Les modèles du système saccadique considèrent généralement que le mécanisme de la transformation spatio-temporelle est le résultat des effets synaptiques les plus forts exercés sur les neurones des générateurs saccadiques par les neurones colliculaires contrôlant les saccades de grande amplitude. Sur le plan anatomique, deux hypothèses ont été considérées : 1. La croissance de la densité des neurones efférents du CS en fonction de leur excentricité sur la carte motrice ; 2. La proportionnalité entre le nombre des terminaisons dans la région des générateurs saccadiques et l'amplitude des saccades codées par des neurones du CS. La première a dû être rejetée suite à la démonstration d'absence de gradients de densité des neurones. Nos résultats de marquage antérograde donnent la première confirmation expérimentale de la seconde hypothèse.

VI. DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME VISUEL

(C. MILLERET, L. WATROBA, N. QUENECH'DU, S. WIRTH)

Le système visuel des mammifères tel le chat est organisé de sorte que chaque moitié du champ visuel est rétinotopiquement représentée sur l'hémisphère cérébral controlatéral. Le corps calleux, c'est-à-dire la plus grosse commissure

cérébrale, empêche toutefois une quelconque discontinuité perceptive par l'intermédiaire de connexions interhémisphériques à la fois réciproques et très spécifiques. Ainsi, par exemple, au niveau des aires visuelles corticales « primaires » 17 et 18, ces connexions sont limitées à la bordure entre les 2 aires, c'est-à-dire la région où est représentée la portion médiane verticale centrale du champ visuel.

Au cours de ces dernières années, nous avons démontré qu'une expérience visuelle postnatale anormale pouvait entraîner de profondes modifications de ces connexions chez l'adulte et par là même l'intégration interhémisphérique visuelle qu'elles soutendent. Ainsi, par exemple, une occlusion monoculaire pratiquée immédiatement après la naissance chez le chaton maintient la réciprocité de ces connexions à l'âge adulte mais en revanche en modifie la répartition et la fonctionnalité de façon importante. En particulier, elles deviennent étendues à des régions latérales des aires 17 et 18 et de ce fait « voient » des régions élargies du champ visuel par rapport à la normale (Houzel, Wirth and Milleret, soumis), l'interprétation étant que des projections callosales exubérantes juvéniles, normalement destinées à être éliminées, sont au contraire ici stabilisées à la fois anatomiquement et fonctionnellement. Nous avons cette année poursuivie cette dernière étude en combinant approches électrophysiologique, anatomique et immunocytochimique afin de déterminer le décours temporel de la mise en place de ce processus d'adaptation ainsi que certains des mécanismes impliqués.

1. APPROCHE FONCTIONNELLE (C. MILLERET, S. WIRTH)

En analysant les caractéristiques fonctionnelles du transfert calleux visuel chez des chats de différents âges mais tous privés monoculairement à l'âge de 6 jours, nous avons établi que les modifications décrites ci-dessus ne se mettaient en place que progressivement, au cours des 4 premiers mois postnataux. Ainsi, un mois après l'occlusion, les seules connexions qui s'établissent sont limitées à la bordure 17/18, c'est-à-dire à la région qui est connectée dans les conditions normales ; deux mois après cette occlusion en revanche, quelques connexions s'établissent en outre dans les aires 17 et 18 (donc dans des régions corticales anormales) mais celles-ci sont toutefois à peine fonctionnelles et très peu nombreuses ; finalement, ces connexions impliquant les aires 17 et 18 deviennent très nombreuses et tout à fait efficaces entre 3 et 4 mois, conduisant à un changement majeur des processus d'intégration interhémisphérique des messages visuels.

2. APPROCHE ANATOMIQUE (S. WIRTH, C. MILLERET)

La reconstruction tridimensionnelle d'axones isolés, marqués à la biocytine, nous a permis par ailleurs de commencer à montrer que la morphologie des axones calleux était tout à fait compatible avec les données électrophysiologiques. En particulier, à l'âge de 4 mois, les axones calleux pénètrent clairement l'en-

semble des aires 17 et 18, incluant la bordure entre les deux aires, en délivrant de multiples boutons synaptiques dans chacune de ces régions cérébrales. Leur morphologie révèle aussi que les axones calleux poussent de façon anormale sous l'effet de l'occlusion monoculaire précoce.

3. APPROCHE IMMUNOCYTOCHIMIQUE

(N. QUENECH'DU, L. WATROBA, C. MILLERET. En collaboration avec M. MALLAT, Unité INSERM U134, Hôpital de la Salpêtrière)

Les résultats obtenus cette année lors de la poursuite de l'étude comparée de la morphologie et de la distribution des cellules microgliales localisées sous le cortex visuel chez des chatons élevés normalement et chez des chatons élevés avec une occlusion monoculaire confortent nos hypothèses de départ à savoir que : (i) chez l'animal normal, les cellules microgliales semblent bien contribuer à l'élimination des exubérances juvéniles callosales alors que (ii) chez les animaux privés monoculairement ces mêmes cellules participeraient au contraire à leur stabilisation. En effet, la forme de ces cellules (identifiées par immunocytochimie) varie très systématiquement et très significativement dans une situation et l'autre : elle est surtout ovoïde dans la première situation et essentiellement ramifiée dans la seconde. De ce fait, la fonction de ces cellules est différente dans un cas et dans l'autre, à savoir « macrophagique » dans la première situation et « sécrétrice de facteurs de croissance » dans la seconde.

VII. PROPRIOCEPTION — FUSEAUX NEUROMUSCULAIRES

(J. PETIT. En collaboration avec Y. LAPORTE & F. EMONET-DENAND)

Nous avons comparé les distributions d'axones γ statiques dans les muscles *Peroneus tertius* et *Peroneus longus* dont le nombre moyen de fuseaux est comparable (14 pour le *tertius*, 17 pour le *longus*) parce qu'ils diffèrent considérablement par le nombre d'axones γ (en moyenne 21 pour le *tertius*, 63 pour le *longus*). Ces différences laissent prévoir que dans le muscle *Peroneus longus* le nombre de fuseaux innervés par chaque axone γ est plus faible que dans le *Peroneus tertius* et que la proportion d'axones spécifiques est plus élevée. Nous avons effectivement observé que dans le *longus*, la majorité des axones γ statiques innervent seulement 1 ou 2 fuseaux neuromusculaires et que parmi ces axones, 44 % innervent spécifiquement un type de fibre musculaire intrafusale (b_2 ou chaîne). Cette proportion est nettement plus élevée que dans le muscle *Peroneus tertius* (17 %) mais la proportion d'axones non-spécifiques restant élevée (83 % pour le *Tertius*, 56 % pour le *longus*), il est vraisemblable qu'au cours de mouvements naturels, les fibres à sac b_2 et les fibres à chaîne doivent fréquemment être activées simultanément.

Dans le but de mettre en évidence des conséquences fonctionnelles de la coactivation des deux effecteurs statiques, nous avons étudié les modifications de la décharge de terminaisons primaires au cours d'étirements sinusoidaux de

fréquences croissante (0,5-9 Hz) du muscle Peroneus tertius, produits par la stimulation à 10-30 Hz d'axones statiques « uniques » de distribution intrafusale connue. Il semblerait que la coactivation des fibres intrafusales à chaîne et à sac b_2 soit nécessaire pour permettre aux terminaisons primaires de fournir un signal reproduisant sans distorsion les variations de longueur musculaire de différentes vitesses.

PUBLICATIONS

Revue à comité de lecture

AMORIM, M.-A., LOOMIS, J.M. & FUKUSIMA, S.S. Reproduction of object shape is more accurate without the continued availability of visual information. *Perception* 27 : 69-86, 1998.

BERTHOZ, A. Parietal and hippocampal contribution to topokinetic and topographic memory. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 352 : 1437-1448, 1997.

BUCCI, M.-P., KAPOULA, Z., EGGERT, T. & GARRAUD, L. Deficiency of adaptive control of the binocular coordination of saccades in strabismus. *Vision Res.* 37 : 2767-2777, 1997.

CLÉMENT, G., LATHAN, C.E. Postural reactions induced by vertical motion of visual scenes in humans and the effects of weightlessness. *Acta Otolaryngol* (Stockh) 117 : 1-9, 1997.

CLÉMENT, G., LATHAN, C.E., WOOD, S.J., & RESCHKE, M.F. Effects of hypergravity on optokinetic after-nystagmus and perceived direction of optokinetic stimulation. *Aviat. Space Environ. Med.*, 69 : 583-589, 1998.

CLÉMENT, G., WOOD, S.J., LATHAN, C., PETERKA, R. & RESCHKE, M.F. Effects of body orientation and rotation axis on pitch visual-vestibular interaction. *J. Vestib. Res.* 8 : 1-13, 1998.

DUHAMEL, J.-R., COLBY, C.L. & GOLDBERG, M.E. Ventral intraparietal area of the Macaque : congruent visual and somatic response properties. *J. Neurophysiol.* 79 : 126-136, 1998.

DUHAMEL, J.-R., BREMMER, F., BEN HAMED, S. & GRAF, W. Spatial invariance of visual receptive fields in parietal cortex neurons. *Nature* 389 (6653) : 845-848, 1997.

GRASSO, R., PRÉVOST, P., ASSAIANTE, C. & BERTHOZ, A. Development of anticipatory orienting strategies during locomotor tasks in children. *Neurosci. & Biobehav. Rev.*, 22, 533-539, 1997.

HANNETON, S., BERTHOZ, A., DROULEZ, J. & SLOTINE, J.-J. Does the brain use sliding variables for the control of movements ? *Biol. Cybern.* 77 : 381-393, 1997.

IMAGAWA, M., GRAF, W., SATO, H., SUWA, H., ISU, N., IZUMI, R. & UCHINO, Y. Morphology of individual primary afferents from the saccular macula in cats. *Neurosci. lett.* 240 : 127-130, 1998.

ISRAËL, I., GRASSO, R., GEORGES-FRANÇOIS, P., TSUZUKU, T. & BERTHOZ, A. Spatial memory and path integration studied by self-driven passive linear displacement. I. Basic properties. *J. Neurophysiol.* 77 : 3180-3192, 1997.

IVANENKO, Y., GRASSO, R., ISRAËL, I. & BERTHOZ, A. The contribution of otoliths and semicircular canals to the perception of two-dimensional passive whole-body motion in humans. *J. Physiol. (Lond)* 502 : 223-233, 1997.

IVANENKO, Y., GRASSO, R., ISRAËL, I. & BERTHOZ, A. Spatial orientation in humans : perception of angular whole-body displacements in two-dimensional trajectories. *Exp. Brain Res.* 117 : 419-427, 1997.

IVANENKO, Y.P., GRASSO, R., ISRAËL, I. & BERTHOZ, A. The vestibulo-ocular reflex and angular displacement perception in darkness in humans : adaptation to a virtual environment. *Neurosci. Lett.* 241 : 167-170, 1998.

KAPOULA, Z., BUCCI, M.-P., EGGERT, T. & GARRAUD, L. Impairment of the binocular coordination of saccades in strabismus. *Vision Res.* 37 : 2757- 2766, 1997.

LAMOURET, I., CORNILLEAU-PÉRÈS, V. & DROULEZ, J. Top-down processes and the visual perception of shape from motion. *Trends in Cognitive Sciences* 1 : 43-44, 1997.

MCINTYRE, J., STRATTA, F. & LACQUANITI, F. A viewer-centered frame of reference for pointing to memorized targets in the dark. *J. Neurophysiol.* 78 : 1601-1618, 1997.

PAPAXANTHIS, C., POZZO, T., POPOV, K. & MCINTYRE, J. Hand trajectories of vertical arm movements in one-G and zero-G environments : Evidence for a central representation of gravitational force. *Exp. Brain Res.* 120 : 496-503, 1998.

POZZO, T., MCINTYRE, J., CHERON, G. & PAPAXANTHIS, C. Hand trajectory formation during whole body reaching movements in man. *Neurosci. Lett.* 240 : 159-162, 1998.

TRULLIER, O., WIENER, S., BERTHOZ, A. & MEYER, J.-A. Biologically-based artificial navigation systems : Review and prospects. *Progress in Neurobiology* 51 : 483-544, 1997.

TRULLIER, O. & MEYER, J.-A. Biomimetic navigation models and strategies in animats. *AI Communications*, 10 : 79-92, 1997.

VIAUD-DELMON, I., IVANENKO, Y., BERTHOZ, A. & JOUVENT, R. Sex, lies and virtual reality. *Nature Neurosci.* 1 : 15-16, 1998.

Chapitres d'ouvrages collectifs.

KAPOULA, Z., BERNOTAS, M. & HASLWANTER, T. Listing's plane orientation with vergence : effect of disparity and accommodation. In *Current Oculomotor*

Research : Physiological and Psychological Aspects. Becker W., Deubel H. et Mergner T. (Eds), Plenum, 1998.

Communications dans des congrès

AMORIM, M.-A. Neurocognitive processes underlying the control of locomotion without vision. 13th Intern. Congress. on Multisensory Control of Posture & Gait, Paris, 23-26 Juin 1997.

BELLOSI, F., CLÉMENT, G., COHEN, B. & CORK, M. EDEN : a payload dedicated to neurovestibular research for Neurolab. XIIth IAA Man-in-Space symposium, Washington CD (USA) June 1997.

BEN HAMED, S., DUHAMEL, J.-R., BREMMER, F. & GRAF, W. Population representation of the visual field in the lateral intraparietal area (LIP). Soc. Neurosci. Abst. 23, 1997.

BERTHOZ, A., GRASSO, R., GLASAUER, S. & AMORIM, M.-A. Anticipatory control of head direction and dissociation between the control of distance and direction during steering of locomotion in adults and children. 13th Intern. Congress. on Multisensory Control of Posture & Gait, Paris, 23-26 Juin 1997.

BEUTTER, B.R., LORENCEAU, J., & STONE, L.S. Visual coherence affects smooth pursuit. Perception 5c (suppl), 1997.

CHAVANNE, F., BRINGUIER, V., GLAESER, L., LORENCEAU, J., MONIER, C. BORG-GRAHAM, L., LORENCEAU, J. & FRÉGNAC, Y. Dynamique spatio-temporelle de l'intégration synaptique des neurones du cortex visuel primaire. Soc. Neurosc. Franc. Abst., 31, 1997.

CHAVANNE, F., GLAESER, L., BRINGUIER, V., MONIER, C., BORG-GRAHAM, L., LORENCEAU, J. & FRÉGNAC, Y. An ego-centric view of space and time in visual cortical neurons. Soc. Neurosc. Abst. 23, 1997.

CORNILLEAU-PÉRÈS, V. 3D processing of optic flow : multisensory interactions and cortical coding. Intern. Conf. on Vision and Action, 1997.

CORNILLEAU-PÉRÈS, V., PARADIS, A.-L., DROULEZ, J., BERTHOZ, A., LE BIHAN, D. A fMRI study of the perception of visual motion and 3D shape from motion. 3rd Intern. Conf. on Functional Mapping of the Human Brain, 1997.

DUHAMEL, J.-R., BREMMER, F., BEN HAMED, S. & GRAF, W. Encoding of heading direction during simulated self-motion in the macaque ventral intraparietal area (VIP). Soc. Neurosci. Abst. 23, 1997.

GRAF, W. J.B. Johnston Club (Brain, Behav. Evol.), New Orleans, USA, Oct. 24-25, 1997.

GRAF, W. Otolith Function in Spatial Orientation and Movement. International Symposium, Zürich, Suisse, Mai 18-19, 1998.

GRAF, W., BREMMER, F., BEN HAMED, S. & DUHAMEL, J.-R. Visual-vestibular interaction in the ventral intraparietal area (VIP) of macaque monkeys. Soc. Neurosci. Abst. 22 : 666.7, 1998.

GRAF, W., DE WAELE, C. & VIDAL, P.-P. Comparative anatomy of the posture of the head-neck system. 13th Intern. Congress. on Multisensory Control of Posture & Gait, Paris, 23-26 Juin 1997.

GRAF, W., YATIM, N., GERRITS, N.M. & UGOLINI, G. Horizontal eye movement representation in the flocculus : retrograde transneuronal labeling with rabies virus. *Soc. Neurosci. Abstr.* 23 : 712.3, 1997.

GRANTYN, A. Axonal morphology of brainstem neurons controlling orienting movements : open questions of differential signal transmission in multiple collateral systems. Proceedings of the Symposium : Information Processing in the Axonal Tree : New Issues, Paris, 1998.

GRANTYN, A., DALEZIOS, Y., KITAMA, T. & MOSCHOVAKIS, A.K. An anatomical basis of the spatio-temporal transformation in the saccadic system. *Soc. Neurosci. Abstr.* 23 : 1295, 1997.

ISRAËL, I. Sequences of two successive memory-guided saccades : the double step revisited, 9th European Conference on Eye Movements, Ulm, Germany, September 1997.

ISRAËL, I., IVANENKO, Y., GRASSO, R. & BERTHOZ, A. Perception of two-dimensional passive whole-body motion : the relative contribution of otoliths and semicircular canals. 27th Annual Meeting of the Society for Neuroscience, New Orleans, USA, October 1997.

ISRAËL, I., GLASAUER, S. Time to perceive the presence or absence of centrifugal acceleration, Symposium on Dynamic and Static Otolith Processing for Motion and Spatial Perception, Zürich, Switzerland, Mai 1998.

IVANENKO, Y., PRÉVOST, P., GRASSO, R. & BERTHOZ, A. The dynamics of trunk and head orientation during curvilinear locomotion. XXXIII^e Intern. congress of Physiological Sciences : Posture & Locomotion symposium, St Petersburg, Russie, 30 Juin- 5 Juill. 1997.

IVANENKO, Y.P., GRASSO, R., ISRAËL, I. & BERTHOZ, A. Reconstructing 2D trajectories from inertial signals, International Symposium « Brain and Movement », St Petersburg-Moscow, 6-10 Juill. 1997.

IVANENKO, Y., SÉMONT, A., VIAUD-DELMON, I., GURFINKEL, V.S. & BERTHOZ, A. Head orientation perception and eye movements during very slow head-on-trunk rotations in normal and labyrinthine-defective subjects. 13th Intern. Congress on Multisensory Control of Posture & Gait, Paris, 23-26 Juin 1997.

KAPOULA, Z., BUCCI, M.-P. & BERNOTAS, M. Can we memorize target disparity if we do not make a saccade ? 9th European Conference on Eye Movements, Ulm, Allemagne, Sept. 1997.

KAPOULA, Z., BUCCI, M.-P. & BERNOTAS, M. Motor basis of disparity memorization. *Neuroscience Abstr.* 864.4, 1997.

KERLIRZIN, Y., DIETRICH, G., POZZO, TH. & BERTHOZ, A. Interlimb coordinations during a whole-body lifting task. 13th Intern. Congress on Multisensory Control of Posture & Gait, Paris, 23-26 Juin 1997.

LAMOURET, I., CORNILLEAU-PÉRÈS, V., DROULEZ, J. Ambiguïtés du mouvement visuel et modèles d'intégration du mouvement. École de printemps NSI, mai 1997.

LAMOURET, I., CORNILLEAU-PÉRÈS, V., DROULEZ, J. Visual motion ambiguities and motion integration models. *Invest. Ophthalm. Vis. Sci.* 34 : 351, 1997.

LOBEL, E., KLEINE, J., LEROY-WILLIG, A., LE BIHAN, D., GRÜSSER, O.-J. & BERTHOZ, A. Searching for vestibular cortex with galvanic stimulation and FMRI. *NeuroImage*, 5 : S228, 1997.

LOBEL, E., KLEINE, J., LE BIHAN, D., GIACOMINI, E., BERTHOZ, A., LEROY-WILLIG, A. FMRI of the vestibular cortex with galvanic stimulation : a feasibility study. *Proc. Soc. Magnetic Resonance*, 1 : 450, 1997.

MCINTYRE, J. & LIPSHITS, M. Haptic perception in weightlessness : a sense of force or a sense of effort ? 12th Man in Space Symposium « The future if humans in space », Washington DC, 29, June 8-13, 1997.

MULDER, A.B., SHIBATA, R., TRULLIER, O., RABALLAND, D., WIENER, S.I. Spatial and behavioral correlates of tonically firing nucleus accumbens neurons in freely moving rats. *Soc. Neurosci. Abstr.* 23, 1617, 1997.

PARADIS, A.-L., MANGIN, J.F., CORNILLEAU-PÉRÈS, V., BLOCH, I., FROUIN, V., LE BIHAN, D. Detection of periodic temporal responses in fMRI. 3rd Intern. Conf. on Functional Mapping of the Human Brain, 1997.

PARADIS, A.-L., CORNILLEAU-PÉRÈS, V., DROULEZ, J., BERTHOZ, A. & LE BIHAN, D. Perception du mouvement et de la forme 3D à partir du mouvement : étude par IRM fonctionnelle. École de printemps NSI, Mai 1997.

PETIT, J., EMONET-DÉNAND, F. & LAPORTE, Y. Differences in the intrafusal distribution of static γ axons in cat peroneus tertius and longus muscles. 13th Intern. Congress on Multisensory Control of Posture & Gait, Paris, 23-26 Juin 1997.

PETIT, J., KLAM, F., GRANTYN, A. & BERTHOZ, A. Activity of cat omnipause neurons during tracking of moving targets. *Soc. Neurosci. Abstr.* 23 : 2368, 1997.

PRÉVOST, P. Participation au 7^e Congrès International des Chercheurs en Activités Physiques et Sportives, Marseille, 3-5 nov. 1997.

ROUSIÉ-BAUDRY, D., VAN TICHELEN, P. & BERTHOZ, A. Effects of prismatication on patients suffering from craniofacial asymmetries. 13th Intern. Congress. on Multisensory Control of Posture & Gait, Paris, 23-26 Juin 1997.

DE SCHOENEN, S., LÉONE, G. & LIPSHITS, M. Face recognition in microgravity : is gravity direction involved in the inversion effect ? 12th Man in Space Symposium « The future if humans in space », Washington DC, 29, June 8-13 1997.

SEMJEN, A., LÉONE, G. & LIPSHITS. Motor timing under microgravity. 12th Man in Space Symposium « The future if humans in space », Washington DC, 29, June 8-13 1997.

SIEGLER, I., REYMOND, G., ISRAËL, I. Synergies and interferences between canals and otoliths, Symposium on Dynamic and Static Otolith Processing for Motion and Spatial Perception, Zürich, Mai 1998.

SIEGLER, I., VIAUD-DELMON, I., ISRAËL, I., BERTHOZ, A. Vestibular induced eye movements and perception of self-rotation, European Research Conference on Three-dimensional Sensory and Motor space, Giens, Sept. 1997.

STONE, L., BEUTTER, B. & LORENCEAU, J. Steady-state pursuit is driven by object motion rather than the vector average of local motions. *Investig. Ophthal. Vis. Sci. (Suppl.)*, Vol 38. 4, 4357, 1997.

TRULLIER, O., MEYER, J.-A. Place sequence learning for navigation. Dans W. Gerstner, A. Germond, M. Hasler & J.-D. Nicoud (Eds), *Conf. on Artificial Neural Networks. ICANN'97*. Springer-Verlag, 757-762, 1997.

VIAUD-DELMON, I., AMORIM, M.-A., GLASAUER, S., TAKEI, Y., SÉMONT, A., & BERTHOZ, A. Walking a triangular path with or without vision : cognition, proprioception, or vestibular processing ? Workshop « Spatial Cognition », Roma, Sept. 18-19, 1997.

VIAUD-DELMON, I., LAMBREY, S., IVANENKO, Y., JOUVENT, R., BERTHOZ, A. Memory of a path travelled in a virtual environment : what is being stored ? *Conférence Harvard/Fondation IPSEN « Languages of the Brain »*, Paris, 13-14 Mars 1998.

VITTE, E., SÉMONT, A., TSUZUKU, T. & BERTHOZ, A. Optokinetic stimulations enhance rehabilitation results. 13th Intern. Congress on Multisensory Control of Posture & Gait, Paris, June 23-26, 1997.

VIELLEDENT, S., DIETRICH, G. & BERTHOZ, A. Are postural and motor external constraints included in the cognitive representation of simulated movements ? 13th Intern. Congress. on Multisensory Control of Posture & Gait, Paris, June 23-26, 1997.

Organisation de réunions

BERTHOZ, A.

— Congrès International « Multisensory Control of Posture and Gait », Maison de la Chimie, Paris, Juin 1997 (400 participants).

— Co-organisation avec le Pr Ito et le le CNRS d'un workshop bilatéral CNRS-RIKEN, à Tokyo, sur les programmes de coopération dans le domaine des Neurosciences, 9-10 Novembre 1997.

— Co-organisation avec le Pr J.-L. Petit : « The Impact of Neuroscience on Philosophy of Action ». Symposium Collège de France - Academia Europaea, Paris, 9-10 Décembre 1997.

GRAF, W.

— Polysensory Interaction in the Generation of Eye Movements. European Reserach Conference, Sept. 5-10, 1997, Giens/Toulon (co-organisateur et vice-président).

KAPOULA, Z. & ISRAËL, I.

— Organisation de la réunion de l'Atelier Oculomotricité du réseau régional de Sciences Cognitives (CogniSeine).

Enseignement

BERTHOZ, A.

— DEA Sciences cognitives — EHESS — Paris VI — École Polytechnique.

— DEA Neurosciences — Paris VI.

DROULEZ, J.

— Module Perception et Action, DEA de Sciences Cognitives.

— Module Génération et Perception du Mouvement, Maîtrise d'Optique Physiologique, Université Paris-Sud.

— Modèles de perception du mouvement, Master de Biologie, ENS rue d'Ulm.

KAPOULA, Z.

— DEA des Sciences Cognitives et DEA des Neurosciences, Univ Paris VI.

— Maîtrise de Sciences et Techniques d'Optique Physiologique, Optique de Contact et Optométrie, Univ. de Paris-Sud, Centre Scientifique d'Orsay.

LORENCEAU, J.

— Magistère de biologie (ENS), Sciences Cognitives- EHESS Paris VI.

— École Supérieure d'Électricité (Supelec) : Cerveau & Cognition.

— DU Neuroanatomie Fonctionnelle et Modélisation — Paris V.

MILLERET, C.

— Hôpital Necker-Enfants malades : cours de 2^e année d'orthopsie (2 h).

— Université Paris VI : cours de Maîtrise. Module de Neurosciences des Systèmes Intégrés « Mécanismes neurobiologiques de la perception visuelle » (10 h).

PRÉVOST, P.

— Université de Paris XII-Val-de-Marne, UFR SESS division STAPS : Physiologie de l'enfant et de l'adolescente, biomécanique, adaptations physiologiques à l'entraînement sportif, informatique.

VIAUD-DELMON I.

— DEA de Psychopathologie fondamentale — Perception et Psychopathologie. Université de Paris VII

— Licence de Psychologie — Perception visuelle et interactions visuo-vestibulaires. Université de Paris VII.

Conférences sur invitation

BERTHOZ, A.

— La Gravité et le Système Nerveux. Festival International du Journalisme, Angers (conférence Grand Public), 1997.

— Le Cerveau et le Mouvement. Journées CNRS « Science et Société », Futuroscope, Poitiers (conférence Grand Public), 1997.

— La Science en Fête 1997 avec projection du film « L'homme qui bouge ». CNRS, Campus Michel Ange, Paris, 10 Octobre 1997.

— Le contrôle cortical des mouvements du regard : Étude par imagerie cérébrale (PET et IRM). Université d'Okasaki (Japon), Novembre 1997.

— Données récentes sur le noyau accumbens et la mémoire spatiale. Université de Toyama (Japon), Novembre 1997.

— Bases neurales de la mémoire spatiale au cours de la navigation. Université de Toyama (Japon), Novembre 1997.

— Bases neurales de la saccade oculaire. Université de Tsukuba, Novembre 1997.

— Bases neurales de la mémoire spatiale au cours de la navigation : études par des méthodes psychophysiques et l'imagerie cérébrale. Université de Tokyo (Japon), Novembre 1997.

— Neural bases of the representation of space for the control of movement. Symposium « Riabilitazione cognitiva e motoria. Le Neuroscienze oltre il 2000 » Ospedale di Riabilitazione Santa Lucia, Roma, 27-29 Novembre 1997.

— Rôle de l'action dans la mémoire de l'espace. Symposium Collège de France -Academia Europaea, « The Impact of Neuroscience on Philosophy of Action ». Paris, 9-10 Décembre 1997.

— Données récentes sur les relations entre posture et marche. 4^e Journée de l'Association Posture et Équilibre, Rennes, 13 Décembre 1997.

— Le sens du mouvement chez le très jeune écolier. Colloque « Corps et École maternelle », IUFM de Paris, 12 Janvier 1998.

— Posture, Statique et Dynamique. Cours post-doc de Posturologie. Universidade de Lisboa, Faculdade de Medicina, 27-28 Février 1998.

— Spatial memory during navigation : What is being stored, Movements or Maps ? « The Languages of the Brain », Fondation IPSEN, Paris, 13-14 Mars 1998.

— Cerveau et Géométrie. Séminaires d'Histoires de géométries. Maison des Sciences de l'Homme, 11 Mai 1998.

— Cortical projections of vestibular inputs studied by PET scan and functional MRI. « Otolith function in spatial orientation and movement ». Neurology Department of the University Hospital, Zürich, May 18-19, 1998.

CORNILLEAU-PÉRÈS, V.

— Visual Perception and Action. Toronto, Juin 1997.

DROULEZ, J.

— (en collaboration avec Vidal, P.P.) Postures et chimères. CASC, Strasbourg, Novembre 1997.

— Perception du mouvement et des formes tridimensionnelles. Université de Nancy, Janvier 1998.

— Perception de l'espace et des formes. APTEP, Strasbourg, Mai 1998.

GRAF, W.

— Anatomie der Augenbewegungen. Universität d'Innsbrück, Institut d'Anatomie, (Pr Fritsch), Mai 1998.

— Polysensory Interaction in the Generation of Eye Movements. European Research Conference, « Cortical mechanisms of spatial representation », Giens/Toulon, Septembre 5-10, 1997.

GRANTYN, A.

— Contrôle neuronal de l'orientation du regard. 1. Contribution des neurones efférents du colliculus supérieur. 2. Intégration des signaux prémoteurs dans la formation réticulée. Collège de France, Fondation Lacassagne, 4 Mai 1998.

IVANENKO, Y.P.

— Reconstructing 2D trajectories from inertial signals. International Symposium « Brain & Movement », St Petersburg-Moscow, July 6-12, 1997.

LORENCEAU, J.

— Percevoir ? Congrès NSI, Aussois, Mai 1997.

— Les mécanismes de la perception visuelle du mouvement. École d'été de l'ARC, Bonas, Juillet 1997.

— Le liage perceptif de mouvements visuels. CNSC, Marseille, Juillet 1997.

MILLERET, C.

— Comment les aveugles compensent-ils leur handicap ? Séminaires Ophtalmologiques IPSEN : Aspects cliniques des basses visions et leur prise en charge. Hôpital Bretonneau, Tours, Décembre 1997 (Invitante : Dr M.P. Delplace).

— L'intrication neuronale multisensorielle dans les processus de compensation. Séminaires Ophtalmologiques IPSEN : « Vision, Génome et Cerveau », Royau-mont, Mars 1998 (Invitants : Prs C. Corbé & J. Saël).

— Non-voyance et processus de compensation — Un état de la question. (Invitée par la Société Essilor), Courchevel, Mars 1998.

WIENER, S.I.

— Enregistrements de neurones de ganglions de la base chez le rat libre de ses mouvements. INSERM U114, Paris, 15 Septembre 1997.

— Spatial and reward correlates of accumbens and hippocampal neurons', Dept Physiology, State University of New York, Brooklyn, USA, 2 Octobre 1997.

— Spatial, behavioral and sensory correlates of hippocampal neurons in the freely moving rat. Dpt Brain & Cognitive Sciences, MIT, Cambridge (USA), 3 Octobre 1997.

Rapports

CLÉMENT, G., WOOD, S. & RESCHKE, M.F. Effects of spaceflight on the orientation of the optokinetic nystagmus. Canal-Otolith Interaction Studies experiment aboard Life and Microgravity Spacelab (LMS). Final Report. NASA Johnson Space Center (ed), Houston, Texas, 19 pages, 1998.

MILLERET, C., BERLUCCHI, G., INNOCENTI, G.M., BERBEL, P., BELTRAMELLO, A., BONOEFFER, T. Plasticity of the interhemispheric relations in the adult mammals. Rapport annuel 3./ Contrat Capital Humain et Mobilité N° ERBCHRXCT940507.

Participation à l'organisation de la recherche

BERTHOZ, A.

— Membre nommé (représentant de la Direction du CNRS) du Conseil scientifique du CHU Pitié-Salpêtrière

— Président d'une Commission pour les Sciences cognitives à l'École Normale Supérieure.

— Président de la Commission Informatique du Collège de France.

— Président de l'Institut de Biologie du Collège de France.

— Co-responsable du Réseau régional des Sciences cognitives (CogniSeine).

KAPOULA, Z.

— Responsable de la recherche clinique sur l'oculomotricité, hôpital Saint-Antoine (service d'ophtalmologie, Pr L. Laroche & F. Zamfirescu, orthoptiste).

— Responsable de l'atelier « Oculomotricité », Réseau Régional CogniSeine, France. Co-responsables I. Israël (CR1, LPPA) et, prochainement, F. Vitu (LPE, URA 316).

LORENCEAU, J.

— Animateur de l'Atelier « Du naturel à l'artificiel », JIOSC, Orsay, Décembre 1997.

— Responsable de l'Atelier Cogniscience « Segmentation & Groupements perceptifs ».

— Responsable du Relais d'Information de Sciences Cognitives (RISC).

MILLERET, C.

— Membre suppléante de la Commission 26 du CNRS.

— Membre nommée du Comité National des Universités (Section 69).

Valorisation et collaboration avec l'Industrie

BERTHOZ, A.

— Projet CARDS (Régie Nationale des Usines Renault). Étude d'un simulateur de conduite virtuelle.

— (avec VIAUD-DELMON, I.) : Projet Cognition Spatiale et Anxiété (Smithkline Beecham Laboratoires pharmaceutiques).

DROULEZ, J. & WEXLER, M.

— Projet avec Essilor. Étude des interactions entre indices statiques et dynamiques de profondeur ; application aux conséquences d'une distorsion optique sur la perception visuelle des formes 3D.

Thèses et Diplômes

DUHAMEL, J.-R. Physiologie de la perception et du mouvement. Habilitation à diriger les Recherches. 27 Mai 1998.

GROSBRAS, M.-H. Étude des aires oculomotrices supplémentaires en imagerie fonctionnelle par résonance magnétique. Mémoire de DEA de Neuropsychologie (co-direction A. Berthoz & D. Le Bihan), 8 Septembre 1997.

GUT-FAYAND, A. Étude des mouvements oculaires chez les schizophrènes. Mémoire de DEA de Psychologie et Neurobiologie des Comportements (co-direction : M.-O. Krebs & A. Berthoz), Paris V, 1997.

LECLERCQ, M. Étude expérimentale de la variabilité fréquentielle cardiaque en fonction de l'anxiété trait. Mémoire de DEA de Psychopathologie fondamentale — Option Biologie (co-direction : J.-C. Bisserbe, P. Boyer & A. Berthoz), Univ. Paris 7, 1997.

LAMBREY, S. DEA de Sciences cognitives, Paris VI — EHESS (direction : A. Berthoz).

LORENCEAU, J. Liage perceptif de mouvements visuels. Université Pierre et Marie Curie (Paris VI). Habilitation à diriger les recherches, 9 Février 1998.

TRUONG, S. (1997). Contribution à l'étude des mécanismes de la mémoire spatiale : mise au point d'un paradigme de Navigation en Réalité Virtuelle. DEA de Sciences Cognitives, Paris VI (direction : A. Berthoz).

Contrats de coopérations nationales et internationales

BERTHOZ, A. Coordinateur d'une action concertée BIOMED « Contribution of the vestibular system to motion perception : a physiological study », Communauté européenne, 1995-1997.

BERTHOZ, A. & LACQUANITI, F. Programme d'actions intégrées franco-italien « Galilée ».

BERTHOZ, A., ISRAËL, I., MEYER, J.-A., DROULEZ, J., ZAPATA, R., TRULLIER, O. & BRUNEL, N. Intégration multimodale pour la représentation et le suivi de trajets : bases neurobiologiques et modèles. Programme GIS « Sciences de la Cognition » (1996-1998).

GRAF, W., DUFFY, C., KAWANO, K., LAPPE, M., ISRAËL, I., CORNILLEAU-PÉRÈS, V. & DUHAMEL, J.-R. Neuronal mechanisms for self-motion perception. Human Frontier Science Program Organization, 1996.

ISRAËL, I., FLASH, T., BERTHOZ, A. Mechanisms of sensorimotor integration in whole body & arm movement : motion planning, memory storage and execution, Programme AFIRST-Neuroscience (1997-1999).

KAPOULA, Z.

— Coopération bilatérale entre le CNRS (DRI/PECO) et la Lituanie, Université de Technologie de Kaunas, Faculté Polytechnique.

— Coopération bilatérale entre le CNRS (DRI) et la Grèce, Pr Eudokimidis, Laboratoire d'Électro-Nystagmographie, Clinique Neurologique, Université Nationale d'Athènes, Clinique Neurologique.

LE GARGASSON, J.F., LORENCEAU, J. & FRÉGNAC, Y. Plasticité et adaptations des voies visuelles chez les sujets atteints de dégénérescence maculaire liée à l'âge (DMLA). INSERM Progrès, 1998-2001.

MILLERET, C. Contrat Capital Humain et Mobilité N° ERBCHRXCT940507 : « Plasticity of the interhemispheric relations in the adult mammals ».

MILLERET, C. Coordinatrice d'un réseau européen Capital Humain et Mobilité « Plasticity of the interhemispheric relations in the adult mammals ».

WIENER, S.I. Analyse des propriétés des cellules de lieu chez deux souches de souris consanguines caractérisées par de hautes et faibles performances d'apprentissage spatial. CNRS- CNR (Italie) 1998-2000.

WIENER, S.I., BERTHOZ, A. Fusion de repères idiothétique chez des cellules sélectives pour l'orientation de la tête. Projet international CNRS-NSF (USA) 1998-2000.

Prix et Distinctions

BERTHOZ, A. Docteur Honoris causa de l'Université de Mons (Belgique).

GRANTYN, A. Lauréat du Prix Lacassagne du Collège de France, 1997.