

## Physiologie de la perception et de l'action

M. Alain BERTHOZ, professeur

### *Généralités*

Le cours de cette année fut consacré à l'étude des bases neurales de l'anticipation dans les processus sensori-moteurs. Nous avons en premier lieu examiné les théories de quelques grands pionniers. Tout d'abord Bernstein qui écrivait : « La planification d'un acte moteur, quelle que soit la façon dont il est codé par le système nerveux, implique nécessairement la reconnaissance du pattern de ce qui doit être mais qui n'existe pas encore. Cette planification exige une exploration du futur. De même que le cerveau construit une image du monde extérieur, il doit posséder à un certain degré la capacité de former une représentation ou de planifier à l'avance des situations qui ne sont pas encore réalisées ».

On ne peut pas, en effet, être champion de ski si l'on traite en permanence les informations sensorielles données par les capteurs et que l'on corrige sa trajectoire de façon continue. Il faut prédire celle-ci, la simuler en interne et vérifier de temps en temps, de façon intermittente, l'état de configuration de capteurs pré-sélectionnés par le cerveau en même temps qu'est planifié le mouvement.

Déjà W. James en 1890 avait proposé l'existence d'une voie qui véhicule l'idée du mouvement et modifie l'entrée sensorielle avant même que le mouvement ne soit lancé. L'idée que le cerveau n'attend pas de mesurer les conséquences de l'action pour modifier les représentations centrales a été proposée par Purkinje au début de ce siècle sous la forme du concept de *copie d'efférence*, concept repris par von Uexküll puis par Von Holst et Mittelstaedt dans les années 50. L'école soviétique de physiologie et de psychologie a donné une place prépondérante aux afférences sensorielles dans le contrôle du mouvement dans une perspective qui n'est pas celle des idées classiques de la cybernétique. On trouve, par exemple, cette idée dans les théories d'Anokhin. Pour lui, l'arc réflexe est partie d'un *acte* réflexe. Il est en effet convaincu que le système nerveux central ne code pas des réponses à des stimuli, mais des actions. Anokhin propose déjà en 1930 l'idée que, dès les premiers relais centraux du système nerveux, le cerveau va comparer les influx afférents avec des configurations stockées dans

des structures neuronales qui correspondent à une action attendue. Il y aura donc un acte central d'acceptation ou de refus de l'action en cours.

Bernstein propose, pour sa part, un schéma circulaire du contrôle du mouvement avec une phase de prédiction, une phase de préparation, une phase d'exécution, une phase de contrôle. Il introduit le concept de *cycle action-perception* (repris par de nombreux auteurs depuis ; on le trouve très à la mode actuellement dans les théories utilisant les systèmes dynamiques). Dans ce schéma, un élément fondamental de la théorie est un comparateur qui va en même temps utiliser les éléments de ce qu'il a appelé *Sollwert* (Sw — en utilisant la terminologie allemande), c'est-à-dire la valeur requise. On retrouve, par exemple, ce concept dans des modèles de la saccade oculaire chez Robinson et dans un grand nombre de modèles récents de contrôle du mouvement. A partir de cette notion de valeur requise, Bernstein décrit l'utilisation qu'il conçoit des informations afférentes en précisant le fait que cette *sollwert* remplit plusieurs fonctions dont : a) la mesure d'une erreur, entre le mouvement réalisé et le mouvement prédit, qui induit une correction ; b) la reconnaissance du fait qu'un certain acte a été accompli qui permet le passage discret (*switching*) à l'élément suivant de la séquence d'action prédite. Bernstein dit en cela que « cet aspect du processus ressemble strictement au phénomène qu'Anokhin a désigné une fonction d'adaptation sous le terme d'afférentation sanctionnante et d'accepteur d'action ».

Nous avons également examiné les modèles inspirés de la cybernétique comme ceux d'Arbib et un modèle de Nashner concernant les mécanismes du contrôle postural. Dans ce modèle, Nashner (1980) a introduit un *concept de réafférence interne* qu'il attribue aux circuits propriospinaux et aux voies spino-cérébelleuses qui informent le cervelet de l'état d'interneurones dans la moelle. Une deuxième idée est qu'en même temps que le mouvement est produit, il y a une *sensation anticipée*. Nous avons ensuite analysé les idées proposées par Schmidt sur le schème moteur. Ces schèmes moteurs sont des relations — des liens topologiques diraient les mathématiciens — mémorisées entre plusieurs parties de l'action (comme la position des membres ou l'état d'une cible dans l'espace). Ce sont donc des configurations qui établissent les conditions initiales du mouvement. Schmidt appelle par ailleurs « spécification des réponses » l'ensemble des éléments qui vont déterminer un mouvement (comment attraper une balle, effectuer un pas). C'est donc la configuration des relations des actions musculaires qui va déterminer une synergie motrice plutôt qu'une autre ; ensuite, les conséquences sensorielles du mouvement : le cerveau a mémorisé l'ensemble des états des capteurs qui doivent résulter de ce mouvement ; enfin le produit du mouvement sur l'espace, l'objet manipulé. Neisser dans les années 75 a, lui aussi, rappelé le caractère indissociable de ce qu'il appelle « le cycle perception-action », en insistant sur le fait que l'exploration du monde visuel par un sujet est *dirigée par des schèmes anticipatoires* définis par cet auteur comme des plans pour l'action perceptuelle (définissant ainsi la perception comme active) ainsi que comme une préparation (*readiness*) pour certaines structures optiques particulières.

D. Lee, disciple de Gibson, a proposé en 1976 l'idée que le cerveau utilise une grandeur qu'il a appelée *le temps jusqu'au contact*. Autrement dit, pour cet auteur, nous ne calculons pas les distances mais le temps jusqu'au contact à partir d'indices obtenus dans le prélèvement du flux optique. Pour Lee, la rétine utilise certains paramètres disponibles, comme le diamètre apparent  $\phi$  de l'objet. Lorsque l'objet se rapproche de la rétine à la vitesse  $V$ , il existe des relations entre ces différentes grandeurs. On peut estimer une grandeur que Lee a appelée *tau*. Elle est le rapport entre  $\phi$  et  $d\phi/dt$ , deux valeurs qui peuvent être obtenues directement à partir des informations du flux optique et du flux optique seul. Lee a montré que *tau* peut donner une estimation du temps jusqu'au contact puisque *tau* est égal au rapport entre  $z$  (la distance) et  $dz/dt$  (vitesse à laquelle l'objet se rapproche) à condition, bien sûr, que la vitesse soit constante. Dans des formulations ultérieures, il a reconnu le fait que dans la plupart des cas, la vitesse n'est pas constante. Il a proposé l'idée que le cerveau utilise ce qu'il a appelé « la marge de *tau* ».

Shepard propose d'étendre l'approche de Gibson et s'élève contre certaines idées de ce dernier. Gibson a cherché la perception directe de l'environnement, l'extraction directe par le cerveau des indices du flux optique par exemple. Il a nié le fait que le cerveau, et celui de l'Homme en particulier, pouvait effectuer de véritables manipulations internes sur l'environnement. Shepard propose une théorie qui tend à démontrer que nous avons des représentations, des images internes. Il considère que les lois de la géométrie et de la mécanique ont été internalisées dans les mécanismes neuronaux du cerveau qui sous-tendent la perception. Il rappelle le théorème de Chasles qui dit qu'il y a un axe unique dans l'espace tel qu'un objet peut être déplacé en combinant très simplement une rotation autour de cet axe et une translation. Ceci signifie que lorsque l'on veut déplacer un objet ou un membre d'un point à un autre, il existe une hélice (un mouvement hélicoïdal) qui représente cette combinaison très simple. Pour démontrer que les règles de la perception obéissent au théorème de Chasles, il utilise le phénomène de *mouvement apparent*.

Une formulation des mécanismes d'anticipation et de prédiction motrice dans un cas particulier a été proposée par Barnes sur l'exemple de la poursuite oculaire d'une cible visuelle. Pour Barnes, le contrôle visuel de la poursuite comporte deux aspects : un feed-back direct de l'erreur de vitesse et une voie secondaire qui intègre un estimateur prédictif de vitesse. Ce module PVE est un mécanisme que Barnes appelle *sample and hold*, c'est-à-dire d'échantillonnage et de retenue (terminologie empruntée aux ingénieurs) et qui prend son entrée, ses informations, à partir d'une copie efférente de la vitesse du regard. La sortie de cet estimateur est contrôlée par un *estimateur de périodicité*. Barnes introduit ici un usage important de la mémoire.

Pour Mc Kay, les relations perception-action sont effectuées principalement par deux grands systèmes. Le premier traite des informations sensorielles issues des récepteurs et dirige ces informations vers un comparateur où elles sont

comparées à des critères qui peuvent être, par exemple, une position désirée. Ces critères sont envoyés au comparateur par un superviseur. De ce comparateur sort un signal d'erreur (*mismatch*) qui va contrôler une correction et des effecteurs. On retrouve la boucle classique de ce contrôle cybernétique. Dans le deuxième circuit, les informations des capteurs sensoriels ne sont pas traitées par le système nerveux en mesurant des informations comme des vitesses. Elles sont interprétées sous forme de *features*, c'est-à-dire de configurations pertinentes envoyées à un opérateur qui est un sous-système à l'intérieur du système qui organise, décide, choisit, réalise un *feed-forward* projectif sous la direction d'un superviseur et utilise la reconnaissance de ces *features* pertinentes par rapport à la tâche, au contexte sensoriel courant pour l'anticipation du mouvement. C'est à partir de cet opérateur qu'est contrôlée directement la structure motrice. Il manque, à notre avis, dans cette théorie une action directe de cet « organisateur » vers la transmission, vers le récepteur. En effet de nombreuses observations suggèrent que les entrées sensorielles sont modifiées de façon anticipatrice.

#### INDICES ÉLECTROPHYSIOLOGIQUES DE L'ANTICIPATION

Nous avons examiné les données de l'électrophysiologie qui témoignent de l'existence d'activités cérébrales pendant la préparation du mouvement. Requin, par exemple, a distingué plusieurs stades dans cette activité préparatoire : un stade lié au traitement des informations sensorielles et un stade lié à l'élaboration du mouvement proprement dit. Dans ce travail, il a identifié des neurones dits « d'*autorisation* », permettant la réalisation du mouvement, puis des neurones dont la fonction est plus proche de l'exécution. Chez l'Homme, on a obtenu, par électroencéphalographie, des indices de cette activité préparatoire. Libet, un neurologue, en 1982 fut l'un des premiers à enregistrer des potentiels au niveau du scalp suivant des dérivations, avec une terminologie qui est celle des électroencéphalographistes. Il a montré que ces électrodes mesuraient un changement de potentiel différent si le mouvement était spontané, sans préparation intentionnelle. Si le sujet effectue un mouvement longuement préparé, il se produit à nouveau un changement de potentiel. D'autres auteurs ont découvert divers potentiels évoqués corticaux associés à la préparation du mouvement : la « variation contingente négative » et le « potentiel de préparation » découvert par Deecke et Kornhuber, etc. L'utilisation de ces indices électrophysiologiques est fondée sur l'hypothèse (contestée par certains) d'un traitement sériel des informations dans une chaîne sensori-motrice. D'autres indices ont été utilisés, qui mettent en œuvre des réponses à des stimulations électriques. Le plus connu est le *réflexe de Hoffman*, étudié de façon très approfondie en France par Paillard. Lors d'une stimulation mécanique appliquée à un tendon de la jambe, on peut enregistrer des potentiels dans le muscle qui sont le reflet de l'activité motrice mais aussi de l'état d'activation des neurones dans la moelle. Au moment de la préparation du geste on observe des augmentations du *réflexe H* de 30 à 40 % pour l'agoniste, de 10 à 15 % pour l'antagoniste.

## RÔLE DE L'AIRE MOTRICE SUPPLÉMENTAIRE DANS L'ANTICIPATION

Un grand nombre de structures cérébrales participent à la préparation du mouvement et aux propriétés d'anticipation motrice. Nous avons examiné plus particulièrement la contribution de certaines de ces structures à titre d'exemple. Une zone du cortex intéressante est celle qui est située à la partie dorso-médiane du cortex frontal, l'aire motrice supplémentaire (AMS). Elle joue un rôle important dans l'organisation des mouvements complexes et fait partie de circuits reliant les ganglions de la base, le thalamus et le cortex. En général, l'activité de l'AMS est plus faible lorsque les mouvements sont simples. L'implication forte de cette aire dans le contrôle des mouvements complexes peut être observée par des expériences d'ablation. Toutefois, on obtient souvent assez peu d'effets (les singes peuvent encore courir, sauter). On observe parfois des difficultés modestes dans des tâches de préhension fine alors que l'ablation du cortex moteur entraîne des déficits très graves. Chez l'Homme des déficits très importants sont observés après lésions de l'AMS : akinésie globale, désordres du langage, du séquençement de mouvements multiples, de la coordination bimanuelle, de la coordination de la posture des membres, des mouvements mémorisés et surtout des mouvements produits de façon endogène. Les autres indices concernant l'implication de l'AMS dans la préparation et l'anticipation du mouvement proviennent principalement de données électroencéphalographiques.

Tanji et Kurata ont découvert (1985) que les neurones de cette aire sont sensibles aux choix de l'animal. Si on donne à celui-ci une tâche de *go — no go* (dans laquelle il décide de faire ou de ne pas faire un mouvement), les neurones de l'AMS déchargent différemment suivant le type de réponse ou selon que la réponse doit être donnée avec une main ou avec les deux. Ces neurones contribuent à cet ensemble d'opérations mentales de décision. Une deuxième dissociation très importante a été découverte depuis quelques années seulement. Il y aurait deux zones : l'AMS proprement dite liée au cortex moteur, et la pré-AMS liée au cortex préfrontal. L'aire pré-AMS reçoit une entrée très riche de l'aire 46, i.e. du cortex pré-moteur antérieur, et du cingulum antérieur qui a été associé dans la littérature à l'attention et à l'intention de mouvement. L'AMS présente des connexions avec la partie postérieure du cingulum qui pourrait être impliquée dans la vérification des conséquences du mouvement. En stimulant la pré-AMS on évoque une intention de mouvement. Les mouvements oculaires sont contrôlés par une région particulière de l'AMS : l'aire oculomotrice supplémentaire (Schlag et coll., 1987). Les neurones de cette zone déchargent assez longtemps avant le déclenchement de la saccade. Nous avons examiné la fonction de cette aire dans la programmation des saccades.

## LA SÉLECTION DES INFORMATIONS SENSORIELLES

L'anticipation de l'action s'accompagne d'une présélection des entrées sensorielles pertinentes pour l'action projetée et son contexte. Nous avons traité



quelques exemples de cette présélection. Par exemple, la transmission cutanée est modulée de façon très importante par l'action. On a montré que les composantes précoces des potentiels corticaux évoqués par stimulation cutanée chez l'Homme sont réduites de 40 à 60 % avant et pendant un mouvement (données de Gibbling chez le chat, 1964, de Coquery). Coquery a montré, par exemple, que si l'on demande à un sujet 200 à 300 ms avant la flexion du doigt de dire s'il perçoit une stimulation cutanée appliquée, on assiste à une réduction importante de la perception du stimulus électrique ainsi que des modifications des potentiels corticaux évoqués par la stimulation électrique dans les voies qui transmettent au cortex les informations tactiles (voies du lemniscus médian, par exemple).

L'activation des neurones du cortex cérébral par les stimulations tactiles est modifiée lorsque l'animal est engagé dans une action. Nous avons examiné les données neurophysiologiques obtenues par Chapin et Woodward (1982) dans le cortex somesthésique, par Perrett (1993) dans le cortex temporal, par Mc Kay et Grammon (1987) dans l'aire 5 qui montrent que des neurones sensibles au toucher (l'expérimentateur touche l'épaule du singe et provoque une décharge du neurone) déchargent aussi lorsque le bras de l'expérimentateur approche de l'épaule du sujet. Ce dernier résultat est important car il ne suggère pas seulement une modulation de l'activité en fonction du caractère actif ou passif mais une véritable anticipation du contact à partir de l'information visuelle. Gross a montré à la frontière des aires corticales 2 et 5 (sensibles au toucher de la paume de la main) des neurones qui, eux aussi, sont activés à la fois par le contact et l'approche de la main vers la même zone du corps. Lorsque les mouvements sont prédictibles, le cerveau sélectionne des configurations d'informations présélectionnées en même temps que le mouvement est organisé.

Récemment, au Canada et aux États Unis, plusieurs équipes ont pu travailler avec des patients déafférentés (ne possédant plus du tout d'afférences proprioceptives). Ghez (1993) a étudié des patients présentant des neuropathies des fibres larges myélinisées. Selon cet auteur, la proprioception semble agir sur un mécanisme de projection, en *feed-forward* (et non pas en *feed-back*). La proprioception ne serait donc pas simplement prise en compte pour la régulation, mais dans un mécanisme projectif. Ghez appelle ceci une *contribution anticipatrice de la proprioception* et propose de la désigner de la façon suivante : « L'information proprioceptive semble agir en réactualisant en continu un modèle interne du membre qui est nécessaire pour le guider vers la cible. »

#### LES BASES NEURALES DE LA SÉLECTION DES ENTRÉES SENSORIELLES :

##### L'EXEMPLE DU NOYAU ROUGE

Les neurones du noyau rouge sont connus pour avoir des activités qui, en général, précèdent le mouvement. Dans le noyau rouge comme dans d'autres structures, l'information sensorielle est supprimée pendant le mouvement. Ces données concernant le noyau rouge sont à rapprocher, d'une façon qui n'est pas

encore certaine mais intéressante, d'une suppression semblable dans l'olive inférieure du cervelet, structure très importante pour le contrôle de la motricité. Située dans le tronc cérébral, elle est à l'origine des fibres grimpantes qui innervent les cellules de Purkinje. Les cellules de l'olive inférieure sont extrêmement sensibles à toutes les stimulations tactiles ou proprioceptives et présentent aussi une décharge en réponse aux informations sensorielles, décharge qui est supprimée pendant le mouvement actif. Cette propriété est résumée par Houk en disant qu'« alors que les cellules de l'olive inférieure ne répondaient pas au toucher de la patte sur deux plaques atteintes alternativement par un chat, cette activation réapparaissait comme dans le cas d'une stimulation passive si le chat explorait ou était perturbé dans son mouvement ». Autrement dit, ces structures laissent passer les informations sensorielles chaque fois qu'il y a exploration active ou nouveauté. Cet auteur conclut en disant : « Le décours temporel de l'inhibition suggère que l'olive inférieure est non activée lors de mouvements anticipés. Cela la rend apte à signaler des événements inattendus. »

On a montré qu'une stimulation électrique du noyau rouge provoque une inhibition de l'olive. Il est possible qu'il y ait une relation entre ces deux structures mais le mécanisme exact de cette suppression active des informations sensorielles n'est pas connu.

#### ANTICIPATION ET CONTRÔLE POSTURAL

Le maintien de l'équilibre postural exige aussi une anticipation. Des modèles élaborés voici une dizaine d'années contenaient des opérateurs prédictifs. Pour Young (MIT), les informations sensorielles (tactiles, visuelles, proprioceptives, otolithiques) sont traitées dans le système nerveux, passées au travers d'un estimateur central déjà comparé à l'époque à un filtre de Kalman. Ce filtre est un estimateur statistique très utilisé en robotique. Il permet, à partir d'un certain nombre d'échantillons des valeurs des informations sensorielles, de construire une valeur extrapolée construisant une prédiction, surtout lorsque les informations sont des dérivées successives. D'après ces modèles, l'équilibre est contrôlé par l'intermédiaire d'un modèle interne (semblable à celui discuté par Lacquaniti). L'ensemble de ce système produisait alors ce que Young appelait « un état attendu de la posture », comparé à l'état actuel.

Nous avons tout d'abord rappelé quelques expériences conduites par notre laboratoire dans les années 70 qui ont démontré le caractère prédictif du contrôle de la posture ; puis nous avons examiné des travaux récents. Horak a placé un sujet sur une plate-forme mobile qui se déplaçait d'abord à l'insu du sujet puis en prévenant le sujet qui devait répondre à la perturbation posturale en initiant un pas. Elle lui a donc donné une consigne anticipatrice. La prédiction réduit la réponse motrice automatique. La prédictibilité influe de façon majeure sur la capacité que possède le système nerveux de graduer la réponse. Les patients ayant des lésions du cervelet présentent un déficit important dans la gradation de

leur réponse en fonction de l'intensité de la perturbation. Horak en conclut qu'il existe au fond trois grands types de systèmes de contrôle de la posture.

Nous avons trouvé récemment une autre forme d'anticipation à la fois sensorielle et motrice dans un travail mené actuellement au laboratoire, concernant la locomotion. Nous avons enregistré les mouvements de la tête chez l'Homme pendant la locomotion dans des trajets circulaires ou rectangulaires. Dans tous les cas, la tête anticipe sur les changements de trajectoire. Le délai de cette anticipation est d'environ 200 à 300 ms. Ce délai correspond à une anticipation qui vient d'être découverte par des chercheurs qui travaillent sur des neurones dits de « direction de la tête » situés dans le thalamus et dans le presubiculum du rat et qui codent la direction de la tête.

#### CERVELET ET ANTICIPATION MOTRICE

Le cervelet est une structure du système nerveux central qui joue un rôle essentiel dans la coordination des mouvements. Nous avons rappelé les principales théories formulées pour expliquer cette contribution et avons plus particulièrement examiné des modèles récents qui introduisent des concepts nouveaux concernant la façon dont pourrait fonctionner cette structure pour prédire les conséquences de l'action. Ici encore les modèles sont intéressants pour interpréter les données expérimentales et guider les observations. Par exemple, Kawato a proposé plusieurs concepts empruntés à la théorie des systèmes asservis pour essayer de comprendre comment le cervelet peut avoir un rôle proactif, c'est-à-dire de prédiction. Kawato utilise un premier concept, celui de *forward model* (modèle proactif). En effet, le contrôle du mouvement d'un objet (un membre, le corps) peut s'effectuer de la façon la plus simple avec un système en feed-back (avec un contrôleur corrigeant l'erreur par rapport à la trajectoire désirée). Mais on peut utiliser un autre type de contrôle (proactif) qui n'est rien d'autre en réalité qu'un modèle interne et qui serait inscrit dans la connectivité neurale du cervelet ou du cerveau. C'est donc une structure nerveuse, neuronale, présentant les mêmes propriétés que l'objet, i.e. dont les décharges neuronales, lorsqu'on lui applique la commande motrice, représenteront la trajectoire. Au lieu d'exécuter réellement la trajectoire et d'en mesurer les caractéristiques, le cerveau envoie une copie (vous retrouvez ici le concept de la copie d'efférence) de l'ordre moteur dans cette structure neuronale et obtient une estimation, une prédiction du mouvement réel. La correction de l'erreur adressée au contrôleur de feed-back ne va pas être du tout l'erreur détectée dans le monde sur les conséquences de l'action. Elle sera l'erreur interne estimée de la trajectoire, construite par le cerveau.

L'avantage de ce modèle proactif est que si on lui envoie des commandes motrices que l'on a l'intention d'adresser aux effecteurs, il prédira très vite la trajectoire réalisée. Kawato et Gomi ont proposé plusieurs versions de ce modèle et ont essayé d'en montrer la pertinence biologique sur l'exemple de l'adaptation du réflexe vestibulo-oculaire lors du port de prismes. L'objet contrôlé est l'œil.



Le cervelet serait, dans ce modèle, la structure qui constituerait le « modèle interne » de l'œil. Le rôle du cervelet dans cette conception est donc d'être lui-même un modèle des membres contrôlés et donc de participer à cette estimation interne des trajectoires en étant le siège de la comparaison de la commande motrice et de l'erreur motrice estimée.

#### LES GANGLIONS DE LA BASE

Les ganglions de la base ont un rôle essentiellement inhibiteur. Leurs neurones sont organisés en chaînes qui constituent des cascades d'inhibitions, comme c'est le cas pour le cortex cérébelleux. Nous avons insisté sur le rôle fondamental de l'inhibition synaptique dans la régulation du mouvement. Les ganglions de la base contribuent à l'organisation des mouvements de multiples façons. Il existe, en particulier, des boucles constituées des neurones reliant le cortex cérébral, les ganglions de la base, le thalamus ; enfin, de nouveau des boucles particulières, constituant ainsi de véritables circuits internes, sont organisées pour différentes fonctions sensorimotrices.

Le groupe de Llinas à New York, utilisant la magnétoencéphalographie, a proposé une théorie fondée sur des observations expérimentales. En enregistrant l'activité magnétoencéphalographique du cerveau sur le scalp, ces auteurs ont découvert l'existence d'une onde à 40 Hz (déjà observée par d'autres auteurs travaillant sur le Chat). Ils ont proposé l'idée que cette activité résulte de propriétés intrinsèques de neurones thalamiques qui sont propagées dans les boucles internes thalamo-corticales-ganglions de la base. Il y aurait deux circuits internes activés conjointement. Le premier qui implique le thalamus (une voie thalamo-corticale) comporterait deux oscillateurs à 40 Hz (un au niveau sous-cortical et un au niveau cortical). Une deuxième boucle impliquerait d'autres noyaux du thalamus, non spécifiques, ayant une autre modulation oscillatoire. Le premier circuit, dit « spécifique », transmettrait les différentes activités sensorielles liées à certaines fonctions et assurerait les relations entre le thalamus et le cortex. Ce circuit traiterait le contenu de la perception et serait concerné par ce qui se passe dans le monde. Le deuxième circuit, éventuellement synchronisé avec le premier, donnerait des informations non spécifiques sur le contexte. Les modèles sériels de la préparation motrice doivent donc être réexaminés à la lumière de ces découvertes fondamentales qui suggèrent d'autres mécanismes d'organisation du mouvement.

Nous avons aussi examiné d'autres hypothèses concernant le rôle des ganglions de la base dans l'anticipation du mouvement et de ses conséquences. Hikosaka a suggéré que les ganglions de la base sont des vérificateurs, testant les combinaisons de synergies motrices dans leur contexte pour estimer si elles sont avantageuses (i.e. conduisant à une récompense) en activant des programmes moteurs. Le signal de récompense serait fourni par des signaux venant eux-mêmes du système limbique. Les ganglions de la base effectueraient une évaluation de

l'efficacité entre certains types de mouvements au début d'un apprentissage et une récompense qui serait donnée par le système limbique. Chez les espèces inférieures, ils sont dans une sorte de chaîne continue avec des entrées sensorielles, une combinaison particulière de signaux sensoriels conduisant à la sélection d'un programme moteur, des sorties motrices, des mouvements. Plus tard dans l'évolution, la fonction primitive de ces ganglions peut être d'activer des programmes. Mais, à mesure que le comportement devient plus complexe, on retrouve l'idée d'un modèle interne créé par le cerveau de façon qu'une valeur puisse être prédite, fondée sur l'information de l'environnement et le programme moteur utilisé de façon courante. Les ganglions de la base deviennent un lieu de convergence entre une espèce de simulation, faite en interne dans le cerveau, des conséquences attendues de l'action et l'action réelle.

On retrouve donc dans toute la neurophysiologie moderne l'idée qu'au cours de l'évolution, le cerveau a construit en interne des systèmes de simulation permettant d'évaluer les conséquences futures de l'action.

Un autre modèle de ce type vient d'être publié par Sejnowski (1995). Il essaie aussi de proposer un diagramme des fonctions des ganglions de la base pour expliquer l'incapacité de sélectionner certains comportements. Son idée est qu'il existe une représentation multimodale de l'environnement et des conditions de l'action codée, par exemple, dans le cortex pariétal. Cette configuration sensorielle active les ganglions de la base en même temps que d'autres structures situées dans le cortex préfrontal (qui possède sans doute un rôle dans la mémoire de travail) où sont mémorisées certaines des copies des sorties thalamiques, intégrées sur différentes constantes de temps. Les ganglions de la base sont activés par cette combinaison d'états réels du monde donnés par les stimulations sensorielles et par cette mémoire dans le cortex préfrontal. Puis le striatum agirait à travers les noyaux thalamiques sur les centres de commande moteurs corticaux pour sélectionner certaines actions.

#### LE CORTEX PRÉFRONTAL

Il est bien clair que le cortex préfrontal joue un rôle essentiel dans l'anticipation de l'action et de nombreux modèles ont été proposés pour tenir compte de ce rôle. Nous avons examiné plus particulièrement quelques mécanismes liés non pas à l'initiation de l'action mais à sa suppression. On sait, en effet, que des patients ayant des lésions de cette zone du cortex ne peuvent pas accomplir les tâches dites « d'antisaccades » ou ne peuvent pas supprimer des réactions à des stimuli. Sasaki (1989) a demandé à un singe de répondre ou de ne pas répondre (*no go*) à une cible visuelle (en effectuant ou non un mouvement). Il a pu enregistrer des foyers d'activité situés dans la partie dorsale du sulcus principal. Il a récemment confirmé ces résultats obtenus chez le singe par des données obtenues chez l'Homme avec la magnétoencéphalographie.

A.B.

## SÉMINAIRES :

Les cours et séminaires ont eu lieu à l'École Normale Supérieure, 45 rue d'Ulm, Paris 5<sup>e</sup>.

9 Janvier : J.J. SLOTINE, MIT Cambridge.USA  
*Robotique de l'Apprentissage et de la Perception.*  
 1. *Biologie et Robotique.*

16 Janvier : J.J. SLOTINE, MIT Cambridge. USA  
 2. *Codage, Prédiction et Stabilité.*  
 3. *Physique virtuelle et Adaptation.*

23 Janvier : J.J. SLOTINE, MIT Cambridge. USA  
 4. *Apprentissage de la coordination oculomotrice.*  
 F. LACQUANITI, Université de Cagliari, Italie  
*Le cerveau utilise-t-il des modèles internes pour l'anticipation motrice ?*  
*Utilité de la réalité virtuelle pour l'exploration fonctionnelle du système nerveux.*

30 Janvier : J. REQUIN, Lab. Neurosciences Cognitives, CNRS, Marseille  
*Bases neurales de la planification de l'action. Données récentes de neurophysiologie corticale chez le Primate et chez l'Homme.*

6 Février : J. MASSION, Lab. Neurobiologie et Mouvements, CNRS Marseille  
*Bases neurales de l'anticipation dans les coordinations entre posture et mouvement.*

13 Février : J. DUYSSENS, Université de Nimègue, Pays Bas  
*La présélection des informations sensorielles pendant la locomotion.*

20 Février : S. BOUISSET, Lab. Physiologie du Mouvement, Université Paris-Sud, Orsay  
*Aspects biomécaniques et physiologiques de l'anticipation dans le contrôle de l'équilibre au cours du mouvement.*

27 Février : Y. AGID, Hôpital de la Salpêtrière, INSERM, Paris  
*Les anomalies de la préparation et de l'exécution d'un mouvement en pathologie.*

Trois cours et trois séminaires ont été donnés à l'Université La Sapienza à Rome.

— *Anticipation and prediction in the control of movement and equilibrium : anticipatory mechanism in the guiding of locomotion through memorized spatial trajectories*

— *Contribution of memory to anticipation : the role of the hippocampal formation in the planning of spatial locomotory tasks*

— *Neural basis of decision in the preparation of movement : the role of inhibition.*

## ACTIVITÉ DU LABORATOIRE

(UMR CNRS/Collège de France C9950)

## I. PSYCHOPHYSIQUE DE LA VISION ET DU MOUVEMENT

(V. CORNILLEAU-PERÈS, J. DROULEZ)

## I. PSYCHOPHYSIQUE DE LA VISION ET DU MOUVEMENT

(V. CORNILLEAU-PERÈS, J. DROULEZ)

*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 en imposant à la vitesse résultante de satisfaire une contrainte. Les modèles classiques utilisent des contraintes de lissage bidimensionnel : la vitesse résultante est celle dont les composantes bidimensionnelles varient le moins possible dans l'image. 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.

Sur le plan psychophysique, de nombreuses données démontrent que le système visuel procède à une intégration spatiale des informations de mouvement, même si ces informations complémentaires de mouvement sont présentées dans différentes fenêtres statiques. Nous avons utilisé cette méthode pour tester la validité de notre hypothèse d'une contrainte tridimensionnelle. D'autre part nous avons examiné si cette intégration des informations de mouvement pouvait opérer lorsque les informations de mouvement présentaient une incohérence pour une des composantes de la vitesse.

Les résultats suggèrent que la contrainte permettant de lever l'ambiguïté sur la direction de mouvement est de nature bi- plutôt que tridimensionnelle. Ils démontrent en outre que :

— l'intégration spatiale au travers de différentes fenêtres se produit même si la vitesse n'est pas uniforme à l'intérieur des fenêtres,

— l'intégration spatiale requiert la cohérence des informations de mouvement pour être effective. Elle intervient donc en coopération avec un mécanisme de sélection des informations de mouvement.

Lorsqu'une barre inclinée se déplace horizontalement, la direction de son mouvement varie au cours du temps. Elle est initialement proche de la direction orthogonale à la barre, puis tend vers la direction réelle du mouvement (Lorceau et al, 1993). Ce résultat peut être interprété comme la conséquence de la dynamique des activités neuronales spécialisées du cortex strié. En utilisant un modèle

basé sur la détection des gradients d'intensité lumineuse, nous avons montré que cet effet pouvait aussi être dû à la mise en œuvre de processus itératifs d'intégration spatiale des informations de mouvement. Notre modèle explique ainsi les effets de la luminance et de la longueur de la barre observés dans les expériences de LORENCEAU et ses collaborateurs.

### *1.2. Comparaison objet simulé - objet réel*

Les mécanismes de perception des formes 3D à partir du mouvement sont en général étudiés grâce à des stimuli générés par ordinateur (par exemple des ensembles de points répartis sur des surfaces) représentant un objet en mouvement, ce mouvement pouvant être assujéti aux déplacements de la tête du sujet. Cette méthode présente deux défauts majeurs. D'une part la fréquence de rafraîchissement des images est relativement faible (30 Hz pour nos expériences sur le mouvement propre en petit champ), ce qui peut induire un dédoublement apparent de l'image. D'autre part, cette méthode induit un délai dans la boucle visuomotrice (de l'ordre de 55 ms pour notre poste expérimental). Pour évaluer l'impact de ces facteurs sur la perception des formes tridimensionnelles, nous avons reproduit nos expériences précédentes avec des objets réels. Les résultats ont montré que :

1. les indices statiques de profondeur (luminance, ombres portées...) sont difficilement éliminables pour des objets réels. Pour certaines conditions cependant ils restent faibles ;
2. les jugements de courbure dépendent de l'origine du mouvement (mouvement de l'objet ou mouvement propre) de façon similaire pour les objets réels que pour les stimuli générés par ordinateur.

Ces données ont confirmé nos résultats précédents suggérant que la stabilisation des images rétinienne joue un rôle prépondérant dans la perception de la profondeur à partir de la parallaxe de mouvement en petit champ. Elles montrent également l'importance et l'extrême sensibilité des indices statiques de perception des formes tridimensionnelles.

### *1.3. Étude de l'intégration d'indices statiques et dynamiques dans la perception de l'orientation des plans*

Dans le cadre d'une collaboration avec Essilor, nous étudions l'influence des distorsions optiques sur la perception des formes 3D. Dans une première étape, nous avons mesuré la capacité d'un observateur à percevoir l'orientation des surfaces statiques ou en mouvement, en vision monoculaire. Nos expériences sur les objets réels, ainsi que plusieurs études menées par Stevens (1983, 1988), Cutting et leurs collaborateurs (Cutting et Millard, 1984) montrent que les indices monoculaires statiques jouent un rôle fondamental dans la perception des formes 3D. Ces indices peuvent même dominer la disparité binoculaire si l'information de profondeur qu'ils véhiculent est contradictoire avec l'information de profondeur liée à la disparité. Suite aux résultats obtenus en comparant la perception de la courbure des surfaces en petit et grand champ, nous avons émis



l'hypothèse que la parallaxe de mouvement joue un rôle prépondérant en champ large. En particulier si la rigidité des objets de l'environnement représente une contrainte dominante pour le système visuel en champ large, alors la parallaxe de mouvement devrait représenter l'indice dominant de profondeur en cas de conflit avec des indices statiques.

#### *1.4. 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. Chez le primate, les données électrophysiologiques suggèrent que le flux optique est traité dans la voie visuelle allant de l'aire V1 au cortex pariétal postérieur, en passant par les aires V2 et MT. Cependant les tentatives de mise en évidence de traitements locaux des variations spatiales du flux optique ont échoué dans cette voie corticale. Par conséquent nous avons cherché à mettre en évidence les régions corticales spécifiquement impliquées dans l'extraction des formes à partir de la parallaxe de mouvement. Les enregistrements par IRM fonctionnelle ont été réalisés pour mettre en évidence les variations d'activité corticales liées :

- à la présence d'un mouvement visuel stochastique,
- à la présence d'un mouvement cohérent dépourvu d'information sur la forme 3D (expansion ou contraction du champ visuel),
- à un mouvement cohérent induisant la perception d'une forme 3D.

Les résultats obtenus montrent que :

1. l'aire MT spécifiquement impliquée dans le codage du mouvement chez le primate (Zeki, 1974) et déjà mise en évidence chez l'homme (Tootell et al, 1995) est activée bilatéralement chez tous les sujets lorsqu'on présente des stimuli en mouvement plutôt que statiques. Des zones du lobe occipital (LO) sont également activées au cours du mouvement ;

2. les mouvements stochastiques plutôt que cohérents (expansion-contraction) activent certaines zones d'étendue réduite (relativement à MT) proches de MT et dans LO ;

3. chez 3 sujets la jonction occipito-temporale semble jouer un rôle spécifique dans la perception de la structure 3D à partir du mouvement.

#### *1.5. Étude de la sensibilité aux caractéristiques visuelles tridimensionnelles dans les neurones du cortex du singe*

Dans le cadre du projet Capital Humain et Mobilité « Représentation de l'espace 3D dans le néocortex du singe » nous étudions avec deux équipes de neurophysiologistes les processus de traitement 3D du flux optique. En collaboration avec l'équipe de neurophysiologie du primate éveillé (W. Graf, J.R. Duhamel, F. Bremmer) du LPPA, nous étudions les caractéristiques visuelles auxquelles sont sensibles certains neurones du cortex pariétal postérieur, en

particulier de l'aire VIP ; nous développons des stimulations visuelles qui représentent des mouvements d'approche associés à des variations de disparité binoculaire. Le système de vision stéréoscopique (système NuVision à lunettes polarisantes) que nous utilisons doit prochainement être mis en place sur le poste d'électrophysiologie « Primates ». En collaboration avec l'équipe de neurophysiologie du primate (G. Orban, D. Xiao, S. Raiguel), nous analysons les activités neuronales enregistrées dans l'aire MT du singe. Ces neurones présentent de fortes interactions entre champ récepteur et pourtour. En particulier la réponse d'un neurone à un mouvement visuel dans son champ récepteur est fréquemment atténuée si le stimulus s'étend également sur le pourtour du champ récepteur. Nous avons émis l'hypothèse que ces interactions pouvaient représenter une forme de filtrage spatial des vitesses rétinienne. Des modèles théoriques de traitement 3D du flux optique, comme celui de la variation de spin, proposent en effet l'existence d'un codage des variations spatiales de la vitesse dans les voies visuelles. Les données acquises par l'équipe du Pr Orban à Louvain doivent permettre de tester cette hypothèse. Elles sont actuellement en cours d'analyse dans notre équipe.

## 2. SÉLECTION, SEGMENTATION ET INTÉGRATION DE MOUVEMENTS VISUELS (J. LORENCEAU)

A des niveaux précoces de traitement (aire V1), le système visuel échantillonne localement les attributs de mouvement (direction et vitesse) de l'image rétinienne. Parce que ces estimations locales sont limitées spatialement, elles sont intrinsèquement incertaines. Pour cette raison, l'analyse du mouvement global d'objets dans une scène visuelle requiert la mise en œuvre de processus de sélection des estimations locales correspondant à un objet. Un processus d'intégration de ces estimations locales permettrait ensuite la détermination précise des mouvements présents dans la scène. Les recherches psychophysiques développées en 1995-1996 concernent la nature des contraintes qui déterminent la mise en œuvre de ces processus ainsi que leurs caractéristiques spatiales et temporelles. Dans ces expériences on s'intéresse aux facteurs qui conditionnent les transitions perceptives entre perception cohérente ou incohérente d'ensembles de mouvements élémentaires distribués dans l'espace.

Dans le cadre d'une collaboration avec M. Shiffrar (Rutgers University, USA) nous avons pu démontrer que des facteurs de bas niveaux (contraste, durée, fréquence spatiale et temporelle, positions relatives) modulent ces transitions perceptives. Nos résultats suggèrent que des variations de la sensibilité à des indices bidimensionnels tels que des coins, des terminaisons de lignes sont responsables de ces effets, indiquant que des processus de compétition entre processus d'intégration et de segmentation sont aussi mis en jeu. Une recherche complémentaire en collaboration avec M. Boucart (Strasbourg, INSERM 405), dans laquelle ces transitions sont évaluées avant et après une prise de benzodia-

zépine (agoniste du GABA), indique que cette compétition implique des processus inhibiteurs.

Par ailleurs, dans le cadre d'une collaboration avec Y. Frégnac (IAF, Gif/Yvette), nous utilisons des méthodes électrophysiologiques pour déterminer la nature de corrélats physiologiques de ces transitions. Des enregistrements multi-électrodes de neurones sélectifs aux mouvements composites de configurations de mouvements élémentaires sont utilisés pour tester l'hypothèse que les synchronisations d'activité entre neurones sont corrélées aux transitions perceptives observées en psychophysique. Une première série d'expériences a permis de préciser les relations, facilitatrices et inhibitrices existant entre le centre et le pourtour des champs récepteurs de neurones enregistrés intra-cellulairement. L'existence et la nature de ces interactions sont en effet un préalable nécessaire aux recherches concernant le rôle de la synchronisation dans le liage perceptif de mouvements élémentaires.

Enfin, avec L. Stone (Ames Research Center, NASA, USA) nous étudions les stratégies oculomotrices utilisées lors de l'observation de configurations cohérentes ou incohérentes. Nos résultats préliminaires révèlent clairement que les mouvements de poursuite oculaires dépendent de la cohérence perçue des configurations ce qui suggère que le contrôle des mouvements oculaires est sous la dépendance d'aires visuelles responsables de l'intégration de mouvements élémentaires (probablement MT & MST). La précision des mouvements de poursuite dépend également de la familiarité avec cette classe de stimuli indiquant que les effets d'exercice jouent un rôle important dans la maîtrise des mouvements de poursuite.

### 3. CONTRÔLE DYNAMIQUE DU MOUVEMENT

(J. DROULEZ)

#### 3.1. *Extension du modèle de mémoire dynamique*

Le modèle de mémoire dynamique a été conçu initialement pour rendre compte de la génération des mouvements oculaires saccadiques, et notamment de la programmation spatiale des saccades sans recourir à des changements complexes de référentiels. Il a été ensuite étendu à l'intégration multi-dimensionnelle et non-linéaire des commandes en vitesse : il constitue ainsi un modèle stable d'intégrateur oculomoteur tridimensionnel, fonctionnant dans un référentiel « musculotopique », susceptible de rendre compte des contraintes géométriques telles que la non-commutativité des rotations ou la loi de Listing. Sa résistance au bruit et son extension à la coordination œil-tête ont été testées en simulation. Une version comportant des éléments neuromimétiques impulsionnels proches des neurones réels a été développée. Ce travail nous a permis de confirmer la stabilité du modèle, en particulier vis à vis des aspects de discrétisation temporelle. Il a fourni également l'occasion d'une étude sur les bases biologiques plausibles des opérations bilinéaires, impliquant notamment la détection de coïncidence et la

désinhibition. Enfin, dans le cadre d'une collaboration avec le Laboratoire d'Informatique et de Robotique de Montpellier, un robot autonome comportant un module de mémoire dynamique a été réalisé et testé. Ce module permet au robot de conserver et d'actualiser une représentation de son environnement en coordonnées ego-centrées et d'éviter ainsi des obstacles qui ne sont pas nécessairement visibles ou détectables par les détecteurs ultrasonores dont il dispose.

### *3.2. 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 de la force dans une tâche de suivi de surface. Cette expérience consistait à simuler le contact avec un plan (horizontal ou incliné) en générant une force normale à ce plan, lorsque les sujets devaient exécuter une tâche d'insertion. Les résultats obtenus montrent que pour des temps courts (environ 300 msec), la force de réaction de la surface n'est pas prise en compte dans le contrôle de la trajectoire de la main ; le mouvement de la main semble programmé à l'avance et les modifications de force sont parfaitement expliquées par un modèle simple de compliance passive, compatible avec les théories du point d'équilibre. Dans une seconde étude, nous avons abordé la question de l'existence de modèles dynamiques internes en étudiant le rôle des informations sensorielles dans la réussite d'une tâche de poursuite visuo-manuelle nécessitant le contrôle des mouvements d'un objet possédant une dynamique propre. En modifiant le mode de visualisation de la cible et la programmation du manche Robotop, nous avons analysé plus particulièrement l'influence des possibilités d'anticipation sur la trajectoire de la cible et de la présence du retour d'effort sur les performances des sujets. Les résultats de cette étude ont permis non seulement de cerner les contributions respectives des informations sensorielles haptiques et visuelles en fonction de la fréquence de stimulation des sujets, mais ont également mis en évidence un couplage positif entre l'anticipation et l'utilisation du retour d'effort par les sujets, couplage qui nous semble en faveur de l'existence de modèles internes prédictifs de la dynamique de l'objet manipulé. L'étude des stratégies de contrôle des sujets semble montrer que deux schémas de commande semblent coexister : un système de poursuite lente produisant une commande intégrant une grande partie des propriétés dynamiques de l'objet manipulé et un système de corrections rapides, de type balistique, qui semblent sous le contrôle d'une variable composite, combinaison de l'erreur visuelle et de ses dérivées successives. Ces conclusions 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.

### 3.3. Contrôles prédictifs et adaptatifs de systèmes dynamiques

Pour les organismes polyarticulés, et en particulier pour les vertébrés supérieurs, chaque mouvement, même le plus simple, nécessite en fait l'accomplissement de transformations spatiales et temporelles complexes nécessaires à l'élaboration des commandes motrices par le système nerveux central. Cette commande ne peut en effet être réalisée à partir d'automatismes de contrôle simples (servocontrôles) du fait des nombreuses sources de non-linéarités présentes dans la structure même des membres et en particulier dans le fonctionnement de ces moteurs élastiques que sont les muscles. Un grand nombre d'auteurs ont émis l'hypothèse que la maîtrise de cette dynamique complexe du corps était soutenue par l'existence de modèles internes adaptatifs intégrant une connaissance suffisante des propriétés dynamiques des membres. Nous étudions au laboratoire des architectures neuronales formelles capables d'intégrer ces propriétés dynamiques et des schémas de contrôle dans lesquels elles pourraient s'intégrer. Inspirées le plus souvent de la théorie du contrôle des systèmes non-linéaires, les hypothèses proposées doivent cependant être en accord avec les connaissances neurophysiologiques actuelles et pouvoir être confrontées aux résultats expérimentaux.

Nous avons simulé deux architectures neuronales formelles capables d'apprendre la dynamique inverse ou directe de modèles dynamiques simplifiés du bras. Une contrainte forte, imposée lors de l'élaboration de ces filtres intelligents, est l'utilisation d'algorithmes d'apprentissage simples et surtout locaux, n'impliquant pas en particulier de rétropropagation complexe de l'information. 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. La combinaison des transformations sensorimotrices effectuées par chacun des neurones est régie par une loi très proche du codage par population. Ce modèle a la particularité d'intégrer deux propriétés essentielles des neurones impliqués dans le contrôle des mouvements : la multimodalité et un fonctionnement suivant une courbe d'accord comportant un stimulus préféré. 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 et notamment de contrôler des objets possédant une dynamique au caractère non linéaire très marqué.



## II. RÔLE DE LA VISION BINOCULAIRE DANS LES ADAPTATIONS OCULOMOTRICES NON CONJUGUÉES

(Z. KAPOULA, M.-P. BUCCI)

Les adaptations oculomotrices non-conjuguées (différentes pour chaque œil) sont nécessaires pour compenser les asymétries naturelles entre les appareils effecteurs des deux yeux et les changements liés à l'âge, aux lésions et aux maladies. De telles adaptations sont commandées par la détection d'une disparité et visent à rétablir une vision binoculaire unie (la fusion binoculaire). Les objectifs principaux de nos recherches sont les suivants : 1) Etudier les adaptations oculomotrices stimulées par une aniséiconie (inégalité des deux images rétinienne, fréquente chez des personnes portant des lunettes avec une correction différente pour chaque œil). 2) Rechercher chez des sujets strabiques qui n'ont pas de vision binoculaire normale des déficiences éventuelles des capacités adaptatives oculomotrices. Les enjeux théoriques sont les suivants : La loi de l'innervation égale des deux yeux est elle absolue ? Les adaptations non-conjuguées sont elles obtenues par la coactivation de plusieurs systèmes oculomoteurs, ex : saccades et vergence ? Le lien entre l'adaptation oculomotrice non-conjuguée et la fusion binoculaire est-il-absolu ? Les résultats principaux sont exposés ci-après.

### I.1. DÉFICIENCE DE LA COORDINATION OCULOMOTRICE BINOCULAIRE SELON LA GRAVITÉ DU STRABISME

(Z. KAPOULA, M.-P. BUCCI. En collaboration avec T. EGGERT, Univ. Ludwig-Maximilians, Allemagne et L. GARRAUD, Hôpital de Douarnenez)

Deux populations ont été comparées : des sujets présentant un microstrabisme convergent et donc un certain potentiel de coordination binoculaire sensorielle (e.g. fusion périphérique et stéréopsie grossière) ; des sujets présentant un strabisme convergent important et aucun potentiel de coordination sensorielle binoculaire. Nous avons observé des différences importantes dans la coordination binoculaire des saccades entre ces deux populations. Chez des sujets présentant un microstrabisme l'inégalité des saccades est faible et comparable à celle observée chez des sujets normaux ; la coordination est maintenue quelles que soient les conditions de test (en vision binoculaire ou en vision monoculaire avec l'un ou l'autre œil). La seule caractéristique différente est la présence d'une glissade post-saccadique divergente. Par contre, chez des sujets présentant un strabisme important les saccades horizontales de deux yeux présentent une inégalité convergente ou divergente marquée. Cette inégalité dépend des conditions de vision : elle est plus importante lorsque ces sujets sont forcés à voir avec leur œil non-préférentiel. La glissade post-saccadique est également marquée chez des tels patients et elle est surtout convergente. Nos données fournissent une référence pour les neuro-ophtalmologistes et confirment le lien entre la coordination binoculaire oculomotrice et la qualité de la vision binoculaire. Le dysfonctionnement de la coordination binoculaire oculomotrice chez des sujets avec strabisme important pourrait être dû à la déficience des mécanismes adaptatifs oculomoteurs non-

conjuguées. Ces résultats ont été présentés (8<sup>e</sup> European Eye Movement Conference, Derby, GB) et font l'objet d'un article sous revue (Kapoula, Bucci, Eggert, Garraud, *Vision Research*).

### 1.2. DÉFICIENCE DE L'ADAPTATION NON-CONJUGUÉE

SELON LA GRAVITÉ DU STRABISME

(Z. KAPOULA, M.-P. BUCCI. En collaboration avec T. EGGERT, Univ. Ludwig-Maximilians, Allemagne et L. GARRAUD, Hôpital de Douarnenez)

Trois types de sujets strabiques ont été étudiés : des sujets avec un faible strabisme (< 7 dioptries prismatiques) qui préservent une fusion binoculaire périphérique ; des sujets avec un strabisme intermédiaire (< 16 dioptries) avec une correspondance rétinienne anormale (cas où la fovéa d'un œil et la périphérie de l'autre œil acquièrent la même direction visuelle), et une vision binoculaire anormale ; des sujets avec un strabisme important (environ 20-30 dioptries) qui n'ont aucune vision binoculaire. Les sujets ont porté pendant une heure un verre grossissant de 8 % devant un œil. Un prisme de puissance appropriée était mis devant l'autre œil pour neutraliser la déviation des axes visuels. On demandait aux sujets d'explorer des yeux une image composée de points aléatoires. A cause du verre grossissant la taille de l'image était différente entre les deux yeux. En accord avec une étude préalable (Kapoula et al. *Vision Research*, 1996), nous avons trouvé que les adaptations oculomotrices non-conjuguées étaient presque normales chez des sujets avec faible strabisme et vision binoculaire périphérique. Le résultat le plus important de cette étude concerne les sujets avec strabisme intermédiaire. Les capacités adaptatives oculomotrices non-conjuguées sont préservées chez de tels sujets alors que leur vision binoculaire est rudimentaire ou anormale. De telles adaptations servent à maintenir l'état de la pseudo-union visuelle binoculaire en dépit de l'aniséiconie induite expérimentalement. Par contre, les changements effectués par les sujets sans aucune vision binoculaire ne visent pas à permettre une meilleure fixation binoculaire. Ils servent plutôt à améliorer la fixation de l'un ou de l'autre œil individuellement (souvent celle de l'œil non-préféré). Les changements oculomoteurs non-conjugués peuvent donc être commandés soit par l'effort d'obtenir une vision binoculaire même anormale, soit par l'entrée visuelle de chaque œil séparément. Le lien entre la vision binoculaire et la plasticité oculomotrice non-conjuguée est donc plus détaché qu'on ne l'avait pensé. Ces résultats sont présentés (*Neurosci. Abstr*, 1995, 367.7) et font l'objet d'un autre article (Bucci, Kapoula, Eggert, Garraud, sous revue à *Vision Research*). Les études chez des sujets strabiques font aussi l'objet de la thèse de doctorat de M.P. Bucci (Univ. Paris VI, en préparation).

### 1.3. NOUVELLE OPÉRATION DE RECHERCHE CLINIQUE

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

Nous avons installé un poste expérimental d'oculomotricité au service d'ophtalmologie de l'hôpital Saint Antoine, Paris. Notre objectif est d'étudier la coor-

dination oculomotrice binoculaire et les limites des capacités adaptatives oculomotrices non-conjuguées selon le degré de déficience de la vision binoculaire chez les patients suivants : des personnes présentant un strabisme divergent intermittent, chez des enfants strabiques, et chez des sujets avec dysfonctionnements cérébelleux. Pour réaliser ces nouveaux projets dont l'intérêt est aussi bien théorique que clinique, une demande de contrat AP/HP a été déposée et une demande de contrat international (Human Frontier Science Program)

#### I.4. COORDINATION MOTRICE TRIDIMENSIONNELLE DES YEUX :

##### DÉVELOPPEMENTS MÉTHODOLOGIQUES

(Z. KAPOULA. En collaboration avec T. HASLWANTER, Institut de Neurologie, Université Eberhard-Karls de Tübingen)

Les yeux peuvent effectuer des mouvements autour de trois axes de rotation (horizontaux, verticaux et torsion). La méthode la plus précise pour l'enregistrement des mouvements de torsion est la méthode champ électromagnétique/lentille de contact spécial (dite lentille de torsion). Notre poste expérimental au LPPA a été équipé avec un tel système (SKALAR, deux champs magnétiques) permettant l'enregistrement des mouvements de deux yeux simultanément et autour de trois axes de rotation. En collaboration avec Th. Haslwanter, spécialiste du contrôle tridimensionnel des mouvements des yeux, nous avons développé les logiciels nécessaires pour la calibration des signaux horizontaux, verticaux et de torsion et leur transformation en vecteurs de rotation. Ainsi nous sommes prêts maintenant à entreprendre des études dans ce domaine. Nos projets principaux dans ce domaine consistent à étudier les adaptations oculomotrices non-conjuguées en fonction de la distance de fixation et donc de l'angle de la vergence. On sait que l'orientation du plan de Listing (plan frontal parallèle à la position primaire) est modifiée par la vergence. Dans d'autres études nous examinerons s'il est possible d'induire une glissade post-saccadique adaptative cycloconvergente (rotation des yeux en dedans).

### III. MÉCANISMES ET BASES NEURO-SENSORIELLES DE LA NAVIGATION ET LE CONTRÔLE DU MOUVEMENT

#### A/ ÉTUDES CHEZ L'HOMME

##### 1. PERCEPTION DES DÉPLACEMENTS PASSIFS CHEZ L'HOMME

###### a) *Combinaisons simultanées et séquentielles de mouvement linéaire et angulaire*

(I. ISRAËL, R. GRASSO, Y. IVANENKO, A. BERTHOZ)

Nous nous sommes demandé si un angle passivement parcouru et inclus dans un trajet bidimensionnel était plus exactement estimé si ce trajet est un polygone

(composantes linéaires et angulaires séquentielles) ou s'il est curviligne (composantes linéaires et angulaires simultanées).

Nous avons tout d'abord examiné l'estimation d'une rotation passive de  $180^\circ$ , activement contrôlée. Les sujets devaient tourner de  $180^\circ$ , 10 fois consécutives avec 20 s d'intervalle, en contrôlant la vitesse angulaire du robot avec le levier. L'angle total mesuré était de  $140 \pm 12^\circ$  dans le noir, et  $175 \pm 8^\circ$  quand un feedback visuel était délivré après chaque essai. La surestimation de la rotation observée dans le noir était donc réduite par l'erreur visuelle, mais cette surestimation est similaire à celle observée dans les expériences décrites plus haut. Nous avons ensuite soumis les mêmes sujets à deux types de trajectoires bidimensionnelles passives (« carré » : trajectoire polygonale avec trois segments linéaires séparés par deux rotations de  $90^\circ$  chacune, et « cercle » : trajectoire circulaire de  $180^\circ$  d'angle), de même longueur totale (4,7 m), dans le noir. Les sujets devaient compléter l'angle imposé jusqu'à une révolution de  $360^\circ$ , de façon à retrouver leur orientation initiale. L'erreur était de  $-36 \pm 17^\circ$  en « carré » et  $15 \pm 24^\circ$  en « cercle ». L'estimation de l'angle parcouru passivement était donc plus précise avec combinaison simultanée des composantes linéaire et angulaire. Notons que nous n'avons pas, dans le « carré », dissocié les stimulations canalaire et otolithiques : en effet, la stimulation canalaire continuait au-delà du coin du carré, et l'effet post-rotatoire se superposait sur la stimulation otolithique du côté linéaire suivant.

*b) Mémoire spatiale vestibulaire : Perception de déplacements angulaires dans des trajectoires 2-D horizontales*

(I. ISRAËL, R. GRASSO, Y. IVANENKO, A. BERTHOZ)

Nous avons voulu valider le résultat précédent, en utilisant plusieurs angles d'une part, et en testant aussi la perception des rotations d'autre part.

Trois types de trajet ont été utilisés : des rotations simples sur place, des trajets « en coin » et des arcs de cercle. Les angles étaient de  $45^\circ$ ,  $90^\circ$ ,  $135^\circ$  ou  $180^\circ$ . Les sujets ont participé à deux sessions successives. Dans la première session, ils devaient utiliser un pointeur pour reproduire le déplacement angulaire total après le mouvement (reproduction) ; dans la seconde session ils devaient pointer vers une cible mémorisée éloignée (20 m) pendant le mouvement (tracking). Le pointeur était branché à un potentiomètre et son mouvement enregistré sur PC.

Dans la condition « reproduction », les sujets ont surestimé leur angle de rotation d'environ 20 %. Il n'y a pas eu d'effet systématique du type de trajet. Dans la condition tracking, il n'y avait pas de surestimation et le mouvement du pointeur se superposait au mouvement angulaire du corps entier. Les résultats suggèrent que le cerveau peut isoler et mémoriser la composante angulaire d'un mouvement complexe 2D.

c) *Perception proprioceptive et vestibulaire du mouvement propre linéaire*

(I. ISRAËL, R. GRASSO, Y. IVANENKO, A. BERTHOZ)

Les résultats que nous avons obtenus à propos de la reproduction d'un transport linéaire passif peuvent s'interpréter aussi bien avec les informations vestibulaires (otolithiques) que somatosensorielles (proprioceptives). Nous avons donc tenté de quantifier leur contribution respective.

Nous avons étudié la contribution des entrées vestibulaires et proprioceptives à la détection de la direction d'un déplacement linéaire. La tête du sujet était fixée avec un casque, à un angle de 45° à droite par rapport au tronc. Le sujet devait rester immobile, détendu, pendant 15-20 min d'adaptation, après quoi la tête et le tronc étaient perçus alignés l'un avec l'autre. Un déplacement linéaire de 1.5 m était ensuite imposé suivant l'une des deux directions a) suivant l'axe antéro-postérieur (a/p) de la tête ou b) suivant l'axe a/p du tronc. Après le déplacement, les sujets, les yeux bandés et les oreilles assourdis (bruit blanc), devaient indiquer par un pointeur-laser la direction 1) du mouvement, 2) de la tête et 3) du tronc. Une condition de contrôle sans adaptation était ensuite enregistrée.

Quand le déplacement réel était dans la direction de la tête, la direction indiquée était de  $15 \pm 8^\circ$  à droite (par rapport au tronc et à la tête). Quand le déplacement réel était dans la direction du tronc, la direction indiquée était  $12 \pm 4^\circ$  à gauche. Ces résultats suggèrent que la direction du mouvement linéaire est perçue en intégrant les informations sensorielles d'origine vestibulaire et proprioceptive. Néanmoins, l'intégration ne résultait pas d'une simple addition algébrique.

## 2. LOCOMOTION & ORIENTATION

### a) *Trajets circulaires*

(Y. TAKEI, R. GRASSO, M.-A. AMORIM, A. BERTHOZ, avec A. SEMONT)

La locomotion en aveugle autour d'un cercle mémorisé nécessite que le cerveau actualise une représentation interne, dans laquelle il doit estimer à la fois l'angle (et/ou la distance) parcouru et maintenir constant le rayon du cercle. Nous voulions connaître le rôle du système vestibulaire dans cette tâche.

Sept sujets normaux et cinq patients vestibulaires devaient, après deux essais d'entraînement à la lumière, marcher les yeux bandés le long d'un trajet circulaire (1.8 m de diamètre) de façon à compléter deux révolutions et s'arrêter quand ils pensaient être revenus à leur position initiale avec la tête orientée dans la direction initiale. Le mouvement de deux marqueurs placés suivant l'axe naso-occipital de la tête était détecté par le système d'enregistrement et analyse de mouvements en 3-D (ELITE). Nous avons analysé la distance totale, le rayon moyen du trajet qu'ils ont parcouru et l'angle total dans le plan horizontal. Les sujets normaux parcouraient des distances totales ( $23,0 \pm 18,9\%$  par rapport à la valeur idéale) et des rayons ( $28,0 \pm 17,2\%$ ) trop grands, mais un angle total légèrement inférieur ( $-3,3 \pm 5,5\%$ ). Deux patients unilatéraux avaient une prépondérance



directionnelle importante. Deux des trois patients bilatéraux ont exécuté un angle directionnel encore bien plus petit que les sujets normaux. Il semble donc que les déficits vestibulaires affectent principalement l'angle directionnel durant la locomotion circulaire.

*b) Trajets triangulaires*

(M.-A. AMORIM, S. GLASAUER, I. VIAUD-DELMON, Y. TAKEI, A. BERTHOZ, avec A. SEMONT)

Nous avons à nouveau étudié la contribution du système vestibulaire dans une tâche de locomotion bidimensionnelle en aveugle, dans laquelle les trajets combinent séquentiellement les composantes angulaires et linéaires, et non simultanément comme dans l'expérience précédente.

Huit sujets normaux et cinq patients vestibulaires devaient marcher suivant des trajets triangulaires vus précédemment, d'abord sans, ensuite avec vision. La tâche était exécutée en alternant les directions horaire et antihoraire, mais toujours avec l'angle droit en premier. Pendant la marche, le mouvement global de la tête et la position des épaules et du tronc étaient mesurés avec le système ELITE. A l'aide d'un logiciel graphique interactif, les coins de la trajectoire parcourue ont été déterminés. Nous avons mesuré l'erreur sur la distance et la direction sur chaque bras du triangle, ainsi que les vitesses de locomotion. En plus, la vitesse angulaire maximum de la tête à chaque coin ainsi que l'orientation de la tête pendant la marche ont été quantifiées. Avec les yeux fermés, les sujets normaux marchaient plus vite et plus précisément que les patients, bien que quelques-uns d'entre eux montraient un effet de la direction de la marche sur l'angle aigu. Les patients avaient bien plus tendance à ralentir aux coins que les normaux, et à dévier des trajets linéaires à chaque côté du triangle. Ils avaient aussi tendance à réduire leurs virages, par comparaison avec les sujets normaux. Avec vision, les patients négociaient les virages comme les normaux (Amorim et al. 1996).

*c) Contrôle prédictif du trajet de la locomotion*

(R. GRASSO, P. PREVOST, A. BERTHOZ)

Lorsqu'on a planifié un trajet donné et qu'on essaie de l'exécuter, un certain nombre de processus doivent se mettre en place afin de contrôler le résultat du programme moteur effectué. La littérature scientifique met en évidence des stratégies de contrôle prédictif de l'acte moteur qui compensent de façon anticipatoire les erreurs de trajectoire qui échapperaient au contrôle réactif (feed-back) à cause de sa lenteur intrinsèque.

Lors de cette expérience, le contrôle de la direction de la tête et du trajet exécuté a été étudié : il a été demandé à 5 volontaires sains et à un patient vestibulaire de marcher le long de 3 trajectoires circulaires de rayons de 0,5, 0,9 et 1,15 m. Les sujets devaient répéter les trajectoires dans 3 conditions différentes : yeux ouverts, yeux bandés et en lisant un article de journal à haute voix.

La direction instantanée de la tête et du trajet a été analysée avec une résolution temporelle de 10 ms à l'aide du système ELITE. Les résultats ont montré que la

direction de la tête anticipait de façon systématique les changements de direction du trajet locomoteur. L'intervalle temporel d'anticipation était de l'ordre de 200 ms et variait en fonction du rayon du cercle.

Lorsque le sujet marchait les yeux ouverts, l'orientation de la tête était déviée par rapport à la tangente au trajet vers l'intérieur. Les résultats ont montré de façon incontestable que l'orientation de la tête est soumise à un contrôle de type prédictif synchronisé au cycle locomoteur. A l'aide d'un simple système d'enregistrement des mouvements des yeux (EOG) couplé au système ELITE on a pu ensuite constater que les mouvements de la tête reflétaient une synergie yeux-cou impliquée dans le contrôle du regard. Un nystagmus optocinétique se produit lors de la locomotion curvilinéaire dont les phases rapides se dirigent vers l'intérieur du cercle. Nous avons ainsi proposé l'idée que le contrôle anticipatoire résulte des propriétés prédictives intrinsèques des mécanismes de contrôle du regard.

### 3. ÉTUDE DU CORTEX VESTIBULAIRE PAR RMN FONCTIONNELLE

(E. LOBEL, A. BERTHOZ, en collaboration avec D. LE BIHAN et A. LEROY-WILLIG, Service hospitalier Frédéric Joliot, CEA, Orsay).

Afin d'examiner de façon non-invasive les projections vestibulaires corticales chez l'Homme en bonne santé, nous avons utilisé la stimulation calorique. Cette stimulation a été utilisée dans de précédentes études par TEP (1) mais les difficultés spécifiques limitent l'utilisation de la RMN.

Toutes les expériences furent réalisées sur un système 3T (Bruker, Allemagne). Des ensembles d'images à haute résolution furent obtenus pour l'identification anatomique des aires activées, ainsi que des ensembles d'images éclairant les vaisseaux sanguins. Des images fonctionnelles par séquence T2-EPI ont été obtenues. Des ensembles de 18 tranches contiguës ( $3 \times 3 \times 5 \text{ mm}^3$ ) étaient pris toutes les 5 secondes (soit un total de 40 ensembles — injection au 18<sup>e</sup>). L'injection de 15 cc d'une solution de Gd-DPTA (28 mmol/l) à 5°C dans le canal externe de l'oreille gauche servait de stimulus, alors que le sujet gardait les yeux fermés. Chaque sujet recevait trois injections d'eau froide dans l'oreille qui déclenchaient des effets d'origine vestibulaire. La tête des sujets était attachée par le front et retenue par des coussinets sur le côté. Des cartes fonctionnelles furent obtenues en corrélant le signal MRI des trois résultats communs avec une ondulation de référence combinant les trois périodes de stimulation.

Trois découvertes intéressantes sont issues de ces résultats :

1/ La jonction temporo-pariétale, activée dans l'hémisphère gauche de chaque sujet, pourrait être l'équivalent chez l'Homme du PIVC, ce qui correspond bien à la localisation anatomique chez le Singe (2) et aux observations de Penfield (3) ainsi qu'aux études précédentes en TEP de Botini et en Xénon de Fryberg.

2/ Le gyrus médio-temporal postérieur correspondrait, chez l'Homme, à l'aire visuelle sensible au mouvement (MT), ce qui indique l'existence de projections vestibulaire dans cette aire.

3/ L'information vestibulaire se projette sur la boucle pariéto-frontale cingulaire de l'attention, boucle dont la rupture peut provoquer des pathologies de la négligence. La rémission temporaire de la négligence par le VCS pourrait intervenir dans les trajets corticaux.

Ces résultats confirment les études précédentes en PET (4) qui montrent une activation dans le cortex somatosensitif, le cortex postéro-insulaire, le cortex temporal, le lobule pariétal inférieur, le gyrus cingulaire antérieur et le putamen. Cependant des différences (notamment en ce qui concerne la latéralisation) doivent encore être expliquées. Ce travail sera validé par l'utilisation des algorithmes de correction du mouvement.

*Références :*

1. Botini, G. et al. *Exp. Brain Res.* 99 : 164-169, 1994
2. Guldin, W.O. et al., *J. Comp. Neurol.* 326 : 375-401, 1992
3. Penfield, W. *Ann. Otol. Rhinol. Laryng.* 66 : 691-698, 1957
4. Mesulam, M.-M., *Ann. Neurol.* 10 : 309-325, 1981

4. ÉTUDE EN RMN FONCTIONNELLE DES MOUVEMENTS OCULAIRES DE SACCADÉS VOLONTAIRES CHEZ L'HOMME.

(E. LOBEL, A. BERTHOZ, en collaboration avec A. LEROY-WILLIG et D. LE BIHAN (Service hospitalier Frédéric Joliot, CEA, Orsay)

Des études faites précédemment sur l'animal, sur des patients portant des lésions cérébrales et sur des sujets en bonne santé (1-4) ont montré que quelques aires corticales entrent dans la production et le contrôle des saccades volontaires. L'intention de notre étude était d'utiliser la MRI pour comparer les sites individuels d'activation chez des hommes sains.

Les saccades ont été réalisées à la fréquence de  $1,42 \pm 0,15$  Hz, avec une amplitude moyenne d'environ  $50^\circ$ . Chez un sujet, on a trouvé une activation du putamen et du noyau caudal. En comparant ces résultats à ceux d'études précédentes en PET (qui montraient l'implication du gyrus précentral droit et gauche, du gyrus frontal supérieur droit et gauche et du gyrus cingulaire médian gauche), trois découvertes importantes ressortent de cette étude :

a/ Il existe une importante implication du gyrus frontal supérieur médian chez les quatre volontaires ; cette aire, toujours située sous le lobule paracentral, pourrait être chez l'Homme l'équivalent du SEF chez le Singe

b/ Deux aires distinctes sont activées dans le gyrus précentral. Une aire postérieure, située sur le bord du sulcus central correspondrait à une composante purement motrice du SEM. L'aire antérieure, située à l'intersection du sulcus précentral et du sulcus frontal supérieur correspondrait à une composante pré-motrice du SEM.

c/ Des activations ont été repérées dans le lobule pariétal inférieur mais ces sites varient vraiment suivant les sujets volontaires. Ces activations résulteraient

partiellement du rappel visuel des cibles d'entraînement (1). Elles correspondraient aussi à une activation réafférente provenant de la commande oculomotrice dépassant l'intégration visuo-spatiale réalisée dans cette région. De nouvelles expériences sont en cours de réalisation qui confirmeront ces résultats préliminaires

#### *Références :*

1. Berthoz et al., Soc. Neurosci. Abstr. 18 : 214, 1992.
2. Petit et al., J. Neurophysiol. 69 : 1009-1017.
3. Anderson et al., Brain, 117 : 1073-1084, 1994.
4. Lang et al., NeuroReport, 5 : 921-924, 1994.

#### 5. INFLUENCE DE LA GRAVITÉ SUR LES SYSTÈMES SENSORI-MOTEURS

(A. BERTHOZ, J. MCINTYRE, G. LÉONE. En collaboration avec V. GURFINKEL, M. LIPSHITS, K. POPOV, E. GURFINKEL, IPPI, Académie des Sciences de Russie, P. VIVIANI, N. STUCCHI, FAPSE, GENÈVE, A. SEMJEM, S. DE SCHONEN, LNC Marseille, F. LACQUANITI, Rome, T. POZZO, Université de Bourgogne, Dijon)

##### *a) Processus cognitifs en microgravité*

Cette section résume un ensemble de travaux expérimentaux, menés en condition de laboratoire et à bord de la station orbitale MIR, centrés sur la contribution d'une référence gravitaire à la cognition visuelle.

Ces expériences ont été réalisées sur des postes expérimentaux, dénommés VIMINAL et COGNILAB, développés par le CNES pour l'exécution du programme des vols CNES et pour permettre l'exécution de futurs vols spatiaux. Au total, ces deux postes ont résidé dans la station orbitale russe MIR pendant 4 ans.

##### *Détection des symétries axiales*

Depuis les travaux de Mach (1897), il est connu que la symétrie est une propriété structurale des formes, particulièrement pertinente pour le système visuel humain. Ainsi, un axe de symétrie pourrait en particulier permettre l'utilisation d'un cadre de référence centré-objet nécessaire à l'identification de l'objet (Marr, 1982). Parmi les orientations possibles d'un axe de symétrie, il est maintenant clairement établi qu'une orientation verticale mène à de meilleures performances de détection.

Les résultats recueillis en microgravité indiquent que l'anisotropie directionnelle des performances (meilleures performances pour une orientation verticale ou horizontale que pour des orientations obliques de l'axe de symétrie) persiste toujours en microgravité et reste largement inchangée. Ce résultat constitue un argument puissant pour indiquer que la détection de la symétrie ne requiert pas un cadre de référence gravitationnel mais plutôt un cadre de référence rétino-topique comme certaines études antérieures le suggéraient (Corballis et al., 1975). La microgravité induit néanmoins des modifications substantielles en ce sens que

la prégnance de l'axe vertical de symétrie par rapport à un axe horizontal disparaît complètement en microgravité, et plus particulièrement pour les sujets n'ayant pas eu d'expériences antérieures prolongées en microgravité. Nous avons pu démontrer le caractère adaptatif d'un tel changement.

Ces résultats indiquent donc que le traitement de l'information visuelle des propriétés élémentaires de la forme intègre déjà des informations d'origines somato-vestibulaires qui peuvent intervenir dans l'établissement de cadre de référence utilisé lors de la reconnaissance visuelle. Des résultats physiologiques récents chez le singe confirment l'intégration de signaux vestibulaires dans le cortex extra-strié du singe (Sauvan et al. 1994).

Nous avons aussi montré, en collaboration avec l'équipe de de Schonen, que lorsque le stimulus est présenté complètement dans un hémichamp visuel, il existe un renversement dans les performances entre une orientation verticale et horizontale de l'axe de symétrie. Cette dernière orientation facilite la détection de la symétrie axiale, contrairement à ce qui a été montré en vision bi-hémisphérique. Nous avons pu montrer que cet effet n'est pas lié à l'excentricité de la stimulation, à une nouvelle stratégie des sujets dans ces conditions de présentation ou à l'apprentissage. Des cosmonautes continuent actuellement à être testés en microgravité pour déterminer le rôle des informations vestibulaires sur cet effet.

#### *Reconnaissance des visages en microgravité*

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. Il n'a pas encore été déterminé si la gravité joue un rôle dans cet effet d'inversion et si ce rôle est similaire pour les deux hémisphères.

#### *Production de frappes synchrones et microgravité*

Dans le cadre d'une collaboration avec l'équipe du docteur Semjen, nous avons étudié lors du vol Euromir 94 et lors du vol Cassiopée 96, la régularité des intervalles de temps produit par un mouvement périodique du doigt sur un bouton poussoir. En particulier, nous avons étudié si cette régularité était plus ou moins affectée par les conditions de vol orbital et en cas de changement ou se produisait cette modification. En effet, en appliquant le modèle de Wing et Kristofferson (1973), la variabilité inter-frappe peut être décomposée en une composante liée à une horloge interne et une composante liée aux processus moteurs. Les résultats recueillis à présent pour deux sujets en vol indiquent que la variabilité attribuée à l'horloge interne augmente significativement en microgravité alors que la variabilité liée au processus moteurs montrent des variations inconsistantes entre sujets.



*Rôle de la gravité dans la relation entre vitesse perçue d'un point et courbure de sa trajectoire*

En normogravité, un point lumineux est perçu, à tort, se déplaçant à une vitesse constante le long d'une trajectoire 2D si la relation entre sa vitesse et la courbure de sa trajectoire suit une loi puissance avec un exposant deux tiers, c'est-à-dire si elles covarient de façon similaire à un mouvement volontairement généré (Viviani & Stucchi, 1989). Il a été suggéré que cette illusion perceptive trouve son origine dans une interaction entre les informations visuelles et les connaissances implicites des performances du système moteur. Cependant, on ne sait pas encore si de telles connaissances implicites incluent les propriétés dynamiques et biomécaniques. L'exposition à la microgravité, qui modifie profondément les propriétés dynamiques du mouvement permet de tester cette hypothèse. En collaboration avec l'équipe du professeur Viviani, nous avons demandé à deux cosmonautes du vol Euromir 94 de juger du caractère uniforme du mouvement d'un point sur une trajectoire. Les réponses du sujet permettaient de modifier l'exposant de la loi puissance reliant la courbure et la vitesse. Les résultats recueillis en microgravité indiquent que les valeurs des exposants conduisant à une perception uniforme du mouvement ne diffèrent pas de celles observées en normogravité suggérant que l'illusion étudiée ne reflète pas la connaissance intrinsèque des propriétés dynamiques des membres.

*b) Rôle du retour d'effort dans le contrôle de mouvement*

Le système nerveux a la capacité de mesurer et de contrôler les efforts produits par les segments corporels. Il faut cependant déterminer quelles sont les informations kinesthésiques et proprioceptives qui exercent une influence sur la perception des forces produites par la main, et le rôle de cette perception sur le contrôle des gestes manuels.

Depuis le programme spatial Antares 1992, nous participons, avec le CNES et Matra Marconi Space, à la conception et à la mise en œuvre d'un manche robotisé avec retour d'effort, dénommé ROBOTOP. Cet appareil nous permet d'étudier les forces produites entre la main et le manche pendant la manipulation de systèmes dynamiques plus ou moins compliqués. Avec un modèle sol installé au laboratoire, nous étudions la perception des forces et l'influence de celle-ci sur le contrôle des gestes manuels. ROBOTOP volera dans la station spatiale MIR dès août 1996, ce qui nous permettra d'étudier l'influence de la microgravité sur la perception de force et le contrôle moteur.

*Perception de la force*

Les capteurs de pression qui se trouvent dans la peau, ainsi que les capteurs tendineux de Golgi, pourraient mesurer directement les forces d'interaction entre la main et un objet dans l'environnement. Cependant, Jones et Hunter (1983) ont mis en évidence une influence de l'effort musculaire sur nos perceptions de force. Avec une procédure expérimentale dans laquelle nous bloquons les informations tactiles avec une anesthésie locale, nous avons montré que ces informations sont

suffisantes, mais pas nécessaires pour l'identification de la norme d'une force appliquée sur la main. Nous concluons donc que la perception de force concerne à la fois des informations kinesthésiques et la perception de l'effort musculaire lié à la tâche.

L'utilisation d'un sens d'effort pour la perception des forces produites par le bras implique la présence d'une représentation interne du poids du bras, car l'effort musculaire requis pour produire la force voulue s'additionne avec l'effort musculaire demandé pour soutenir le bras contre la gravité. Nous utilisons l'absence de gravité durant les vols spatiaux pour étudier ce « modèle interne ». Avec une tâche de choix forcé classique, les sujets ayant passé un long séjour en microgravité ont tendance à sous-estimer une force exercée contre le bras vers le haut, par rapport à une force exercée vers le bas. Ce résultat est en accord avec l'hypothèse d'une représentation interne du poids et de la gravité. Quoique le nombre de sujets testés reste faible, les indications préliminaires suggèrent que ce modèle interne s'adapte lentement aux conditions gravitaires, car un sujet ayant séjourné peu de temps en microgravité n'a pas montré le même effet. Nous continuons ces études en vol dans le cadre du projet CASSIOPEE du CNES en 1996.

#### *Le rôle du sens d'effort dans le contrôle d'un mouvement contraint*

Un grand nombre de tâches manuelles implique un contact entre la main et un objet dans l'environnement. Par nature, le contrôle de ce genre de mouvement est différent du contrôle d'un mouvement non contraint, car le système moteur doit commander non seulement les déplacements de la main mais aussi les forces de contact entre la main et l'objet.

Nous avons effectué une série d'expériences pour comprendre quelle stratégie de contrôle est la plus proche du contrôle d'un mouvement par le système nerveux. La variation systématique des forces selon la direction de rotation montre que le mouvement n'est pas géré par un rétrocontrôle en force de grande amplitude, au moins pour des délais courts. Néanmoins, nous avons observé que les forces tendent à s'équilibrer après un certain délai suggérant un rétrocontrôle de faible gain avec une latence importante. Une modélisation dynamique du système mécanique comprenant le bras et la surface a montré qu'une grande partie de cet effet peut être attribuée aux caractéristiques passives du système dynamique. En outre, le manque de modification du comportement faisant suite à une application d'une anesthésie locale sur la main montre que, même si un rétrocontrôle existe, il ne dépend pas des capteurs de pressions situés dans la peau.

#### *Influence de la gravité sur le contrôle de la posture et du mouvement*

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 outre, 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 posture et de 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 mouvement se fait immédiatement en termes cinématiques mais que les choix des caractéristiques cinématiques eux-mêmes s'adaptent lentement selon le contexte dynamique du mouvement.

#### Références :

Corballis MC, and Roldan CE (1975) Detection of symmetry as a function of angular orientation. *J Exp Psychol : Human Perc Perf* 1 (3) : 221-230.

Mach, E (1897) *The analysis of sensation*, Chicago : Open Court Publishing House.

Marr D (1982) *Vision*. Freeman, W.H. San Francisco.

Sauvan XM, Henn V, Peterhans E (1994) Mechanisms of contour processing in monkey prestriate cortex include information on direction of gravity. *Proceedings of Society of Neuroscience Abstract (Abstract)*.

Jones L and Hunter I (1983) Effect of fatigue on force sensation. *Exp. Neur.* 81 : 640-650.

#### 6. INTERACTIONS VISUO-VESTIBULAIRES EN MICROGRAVITÉ

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

Une expérience a volé au mois de Juin 1996 à bord de la Navette Spatiale Américaine (expérience COIS, vols STS-78 Columbia, Life and Microgravity Spacelab) au cours de laquelle nous avons étudié les mouvements oculaires compensateurs des mouvements de la tête chez quatre astronautes au cours d'un séjour en microgravité. La première expérience visait à étudier le réflexe vestibulo-oculaire lors des mouvements volontaires de la tête, horizontaux ou verticaux. La deuxième expérience suivait les modifications des mouvements oculaires de poursuite lorsque les astronautes devaient suivre un point lumineux en mouvement avec les yeux seuls ou avec la tête et les yeux. La troisième expérience consistait à présenter une stimulation optocinétique (bandes noires et blanches en mouvement) horizontale ou verticale chez les sujets tenant la tête droite ou inclinée par rapport au tronc. Les résultats préliminaires de cette expérience semblent montrer une modification significative des mouvements de poursuite

lente et une forte interaction entre la position de la tête et la gravité sur le nystagmus optocinétique après un vol spatial. Ces résultats confirment l'importance de l'information gravitationnelle pour déterminer l'orientation spatiale de la vitesse des mouvements lents de l'œil lors du nystagmus optocinétique.

Cette expérience sera complétée par une étude du réflexe vestibulo-oculaire, de la poursuite lente et du nystagmus optocinétique lors de l'exposition à des accélérations linéaires en microgravité. En effet, avec le soutien de l'Agence Européenne Spatiale, nous avons mis au point une centrifugeuse couplée à un stimulateur visuel et à un système d'enregistrement binoculaire des mouvements oculaires par caméra vidéo. Cet équipement est en cours de qualification pour être embarqué sur le Spacelab en Mars 1998 (expérience ATLAS, vol STS-90, Neurolab). La centrifugeuse permettra de générer une accélération linéaire constante de 0,5 ou 1G selon l'axe latéral ou vertical des astronautes. Un écran leur présentera des stimulations visuelles optocinétiques ou de poursuite en mouvement le long du même axe ou d'un axe différent. Nous faisons l'hypothèse qu'au début du vol spatial la direction des mouvements oculaires sera alignée de préférence avec l'axe longitudinal du corps.

## B. ÉTUDES CHEZ L'ANIMAL

### I. BASES NEURONALES DE LA REPRÉSENTATION DE L'ESPACE

(S.I. WIENER, N. BRUNEL, A. MULDER, R. SHIBATA, O. TRULLIER, A. BERTHOZ. En collaboration avec J.-A. MEYER, E. ROLLS, Université d'Oxford (Réseau Européen « Capital Humain et mobilité », R. ZAPATA, LIRMM, Montpellier).

#### a) *Études neurophysiologiques cellulaires et comportementales*

(V. KORSHUNOV, S.I. WIENER, T. KORSHUNOVA, A. BERTHOZ)

Avec notre technique d'enregistrement des neurones de l'hippocampe chez l'animal libre de se déplacer, nous avons déjà trouvé des cellules avec des décharges corrélées avec la position du rat et un deuxième groupe de neurones qui a déchargé lorsque le rat a effectué l'un des comportements requis dans la tâche. Une autre catégorie de cellules ( $n = 11$ ) n'a déchargé qu'après des stimulations visuelles ou des rotations de l'arène. Les latences et durées des décharges étaient trop longues pour être considérées comme réponses sensorielles mais peuvent servir comme traces de mémoire pour être liées ultérieurement à d'autres traces hippocampiques grâce aux processus de l'apprentissage associatif.

#### b) *Études avec le robot*

(V. GAVRILOV, S. WIENER, A. BERTHOZ)

Afin de mesurer directement la contribution vestibulaire dans les processus cérébraux impliqués dans la navigation, nous avons appliqué des stimulus inertiels (accélérations linéaires et angulaires) à des rats éveillés en les déplaçant à l'aide d'un robot sur lequel ils sont fixés. Les données obtenues par l'enregistrement

des ondes lentes dans ces mêmes expérimentations montrent que les mouvements passifs de l'animal provoquent l'activité thêta de l'hippocampe, probablement grâce à une contribution des signaux vestibulaires. La rédaction des données des enregistrements des neurones hippocampiques extracellulaires de ces expériences est en cours.

*c) Études de modélisation et simulation*

(O. TRULLIER, J.-A. MEYER, N. BRUNEL, A. BERTHOZ, S. WIENER)

Dans le cadre d'une collaboration, nous nous intéressons aux mécanismes utilisés par les êtres vivants pour élaborer et exploiter leurs connaissances sur l'organisation spatiale de leur environnement. Simultanément aux travaux d'enregistrements électrophysiologiques effectués chez le rat libre de ses mouvements et impliqué dans des tâches de navigation (ci-dessus), notre travail consiste à élaborer un modèle computationnel décrivant comment un animat muni d'une représentation spatiale interne du type « cellules de lieu » pourrait naviguer (un animat est un système artificiel — animal simulé ou robot — dont l'architecture et les fonctionnalités sont largement inspirées des mécanismes observés chez les animaux).

Un premier travail a consisté à effectuer une étude bibliographique exhaustive des modèles computationnels existants (une vingtaine au total). La reprogrammation d'un certain nombre de modèles particulièrement représentatifs a permis de mieux comprendre leur fonctionnement et de dégager leurs forces et leurs faiblesses, souvent à travers des manipulations non rapportées par leurs auteurs. Cette étude a abouti à une classification des différents modèles en 4 types, selon la stratégie de navigation qu'ils emploient (Trullier et coll., en préparation). Elle a également nécessité l'introduction d'une nouvelle terminologie, une clarification des définitions existantes, permettant de regrouper dans un même cadre formel diverses théories issues de disciplines différentes (éthologie, électrophysiologie, psychologie, informatique).

D'autre part, une collaboration avec N. BRUNEL (Laboratoire de Physique Statistique, ENS) vient de se mettre en place. Il s'agit d'appliquer un réseau de neurones artificiels permettant la mémorisation de séquence temporelle — proposée comme modèle du cortex inferotemporal du Singe dans une tâche de reconnaissance de visages — à une tâche de navigation où une séquence de lieux à visiter serait à apprendre. Le modèle est un réseau de neurones « intègre-et-décharge ». Il est constitué d'une population de neurones excitateurs et d'une population de neurones inhibiteurs, couplés par des connexions dont les poids varient selon une règle d'apprentissage Hebbien. Il se forme des attracteurs, c'est-à-dire des états stables d'activation du réseau, et le réseau passe d'un attracteur à un autre suivant les signaux d'entrée venant de l'extérieur du réseau. Ces signaux peuvent être de modalités différentes, correspondant à un contexte (la tâche) ou à des stimuli spécifiques. Ce modèle pourrait donc rendre compte des résultats expérimentaux en cours d'acquisition par l'équipe.

*d) Enregistrements multicellulaires simultanés*

(A. BERTHOZ, A. MULDER, R. SHIBATA, O. TRULLIER, S.I. WIENER)

Nous avons installé un système d'enregistrements électrophysiologiques nouvellement acquis (« DataWave System ») qui permet l'acquisition des paramètres numériques définissant les potentiels d'action, directement sur le disque dur de l'ordinateur. Ce système est, en outre, capable de discriminer entre plusieurs cellules à partir de signaux enregistrés simultanément sur une ou plusieurs électrodes (grâce à la technique d'enregistrement dite « tétrode » inventée par Recce et O'Keefe). L'installation du système a été effectuée par O. Trullier, qui a également mis en fonction un système de détection infrarouge des mouvements et de l'orientation des animaux pendant les enregistrements électrophysiologiques.

*e) Enregistrements simultanés des neurones du striatum ventral et de l'hippocampe chez les rats utilisant deux systèmes de repérage en alternance*

(A. MULDER, R. SHIBATA, O. TRULLIER, S. WIENER)

Ces expérimentations courantes sont motivées par nos résultats qui ont montré les capacités de l'hippocampe à coder l'espace suivant au moins deux cadres de références différents, mais aussi à ne coder l'espace, à certains moments donnés, que selon le cadre de références que le rat est réellement en train d'utiliser. Nous devons confirmer s'il y a une relation entre l'activité de l'hippocampe et les dispositions comportementales de l'animal. Dans quelle mesure une tâche qui dépend, en alternance, de repères distants ou locaux peut-elle induire, dans un neurone qui possède une sélectivité spatiale, une bascule entre codage dans le cadre de références allocentriques et codage dans le cadre de références égocentriques ? Nous utilisons notre technique à enregistrer l'activité des neurones de l'hippocampe et du striatum ventral chez les rats effectuant la tâche de recherche de l'eau. Ces animaux sont actuellement entraînés à choisir entre deux stratégies guidées par des repères ou distants ou locaux.

*Collaborations externes*

Nous avons reçu des subventions du programme Capital Humain et Mobilité de la CEE pour soutenir une collaboration entre notre groupe et ceux de E. ROLLS (Oxford), A. TREVES (Trieste), D. AMIT (Rome), M. IMBERT, Y. TROTTER et S. THORPE (Toulouse), C. J. PÉREZ-VICENTE (Barcelone) et H. WHEAL (Southampton). Le but de ce programme est de permettre aux étudiants post-doctoraux de recevoir une formation dans des laboratoires européens. Ce groupe concentrera ses efforts à comprendre comment différentes aires corticales, dont l'hippocampe, contribuent à la reconnaissance et la mémorisation d'objets visuels par l'analyse de la structure temporelle de la réponse neuronale. Un étudiant de thèse en Sciences Cognitives rattaché à notre groupe, Pierre-Georges FRANÇOIS, travaille actuellement avec le Professeur ROLLS à l'Université d'Oxford dans le cadre de ce programme.



*Collaborations internationales*

1992-1995 Human Frontiers Scientific Programme (coordinateur, E. Rolls, Université d'Oxford)

1989-1995 CEE ESPRIT MUCOM (coordinateur, A. Berthoz)

1993 à présent Human Capital and Mobility (coordinateur, E. Rolls, Université d'Oxford)

*Collaborations françaises*

CNES projet développement

CNRS programme Cognisciences

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

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

##### 1. CODAGE MULTISENSORIEL DE L'ESPACE DANS LE CORTEX PARIÉTAL

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

Des expériences menées au cours de cette année nous ont permis de démontrer l'existence d'une zone de convergence multisensorielle dans l'aire ventrale intrapariétale (VIP) du singe rhésus, région qui pourrait jouer un rôle dans l'élaboration d'une représentation supramodale de « l'espace de mouvement ». Des enregistrements extra-cellulaires ont en effet montré que des neurones de l'aire VIP répondent de manière équivalente à une stimulation visuelle, cutanée, ou vestibulaire, pourvu que chacune de ces stimulations décrive la même trajectoire spatiale. Les expériences subséquentes ont visé à définir le système de coordonnées utilisé par cette aire pour encoder les informations sensorielles. En effet, le fait que plusieurs modalités sensorielles convergent sur une même zone fonctionnelle soulève la question de la nécessité d'un système de codage commun pour ces différentes sources d'information. Le système adopté impose-t-il le format d'encodage d'une des modalités sensorielles représentées aux autres modalités, ou utilise-t-il un système de coordonnées plus abstrait, fondé sur une référence crâniocentrique, voire « égocentrique » ?

Nous avons tenté d'aborder cette question à travers l'organisation des champs récepteurs visuels de ces neurones. Deux hypothèses sont classiquement avancées concernant le format d'encodage de l'information dans le cortex visuel. La première stipule que les signaux sont encodés en coordonnées rétino-centriques et 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 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. Une cartographie quantifiée 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 systématiquement 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.

2. RÔLE DE L'AIRE INTRAPARIÉTALE LATÉRALE (LIP) DANS L'ATTENTION FOVÉALE ET LA FIXATION OCULAIRE  
(S. BEN HAMED, J.-R. DUHAMEL)

L'analyse d'une scène visuelle peut se décomposer en périodes de fixation pendant lesquelles la vision centrale enregistre les détails de cette scène, et en des mouvements oculaires saccadiques servant à déplacer rapidement le regard vers un nouveau centre d'intérêt. Plusieurs travaux ont montré que l'aire intrapariétale latérale (LIP), adjacente de l'aire VIP décrite plus haut, est impliquée dans le déplacement de l'attention et des yeux vers une cible périphérique. Son rôle dans le *maintien* de l'attention et la fixation oculaire est cependant moins bien documenté. Nous avons montré que près de la moitié des neurones de l'aire LIP ont un champ récepteur dont le centre de gravité se situe dans le cône de dix degrés de la vision centrale. Afin de tester l'hypothèse d'un rôle de cette région dans le maintien actif de l'attention sur cette portion du champ visuel, trois épreuves oculomotrices ont été utilisées : (1) fixation d'un stimulus visuel avec extinction momentanée (200-500 ms) du point de fixation, (2) saccade avec « gap », i.e. avec un délai de 200 ms entre l'extinction du point de fixation et l'apparition de la cible périphérique, (3) saccades mémorisées. Plusieurs catégories de réponses ont été observées. L'activité de certaines cellules est strictement dépendante de la présence continue d'un stimulus sur la fovéa et décroît pendant l'extinction du point de fixation, même si le sujet maintient la fixation oculaire. Un autre groupe de cellules démontre le comportement inverse : inhibition en présence d'un stimulus visuel à fixer et activation durant la période d'extinction. Ces cellules répondent également durant les saccades avec gap. Enfin l'activité d'un troisième groupe de cellules était corrélée à l'anticipation d'un événement visuel. Ces données indiquent que les signaux véhiculés par les neurones pariétaux codant le champ visuel central pourraient contribuer au désengagement et à l'engagement des mécanismes de fixation et aux processus attentionnels sous-jacents.

### 3. MARQUAGE DES CIRCUITS OCULOMOTEURS À L'AIDE DU VIRUS DÉSACTIVÉ DE LA RAGE

(W. GRAF, N. YATIM-DHIBA, en collaboration G. UGOLINI, Laboratoire de Génétique des Virus, CNRS, Gif-sur-Yvette)

Des expériences préliminaires ont permis de vérifier l'affinité et la spécificité du virus de la rage pour le système oculomoteur et de déterminer la séquence temporelle nécessaire au marquage des différentes étapes synaptiques à partir d'injections intramusculaires localisées dans le rectus médian de l'œil du cobaye. Lors de ces expériences, les structures suivantes ont été marquées : motoneurons du rectus médian, noyau abducens, noyaux vestibulaires, et les neurones de la formation réticulée impliqués dans la génération de saccades. Des durées de survie prolongées ont permis de montrer l'existence de projections bidirectionnelles organisées par zones dans le flocculus cérébelleux, le noyau fastigial et la calotte dorsale de Kooy de l'olive inférieure. Des durées de survie encore plus longues ont permis d'identifier les ganglions de Scarpa bilatéralement ainsi que certaines régions corticales. 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 des mouvements oculaires. Le potentiel remarquable de cette technique permet d'envisager son application future à l'expérimentation chez le primate.

### 4. DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME OCULOMOTEUR CHEZ LE POISSON PLAT

(W. GRAF. En collaboration avec la Station marine de Concarneau)

Des expériences neuroanatomiques simples ont été réalisées afin d'identifier les projections rétinotectales efférentes chez le poisson plat ainsi que les projections des neurones oculomoteurs chez les élastombranches. La première série d'expériences nous a permis de démontrer que les projections rétinotectales chez le poisson-plat diffèrent suivant qu'il s'agit de poissons orientés sur le côté gauche ou sur le côté droit. Les poissons avec alignement des yeux sur le côté gauche ont des projections bilatérales alors que les spécimens avec alignement des yeux sur le côté droit n'ont que des projections unilatérales. Ces données ont des implications importantes sur les plans taxonomiques et phylogénétiques, car ils soulèvent la possibilité d'une origine polyphylétique de ces espèces.

La seconde série d'expériences a servi à identifier la position des neurones oculomoteurs chez les élastombranches. Les motoneurons du muscle droit médian chez les élastombranches se projettent vers les muscles controlatéraux, ce qui contraste avec l'organisation connue chez les amphibiens et les vertébrés marins et terrestres. En conséquence, les élastombranches sont privés d'une voie interneurale abducens. Il faut donc supposer que les mouvements oculaires compensatoires dans le plan horizontal sont produits par un type de neurones vestibulaires qui contacte les motoneurons de l'abducens et du rectus médian se trouvant sur le côté ipsilatéral du tronc cérébral. Ces données préliminaires soulignent l'intérêt

du projet de recherche encore à réaliser qui portera sur la caractérisation des projections vestibulo-oculaires chez les élasmobranches à l'aide d'injections intracellulaires de peroxydase de raifort.

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

(A. GRANTYN, T. KITAMA, A. BERTHOZ)

### *Interaction entre les systèmes visuel et vestibulaire au niveau des neurones réticulo-spinaux sous-tendant la réorientation du regard*

La formation réticulée (FR) du tronc cérébral est une structure pourvue des traits typiques d'un réseau neuronal polyvalent. Elle possède une dualité fonctionnelle généralement exprimée par l'antithèse « spécificité vs généralisation ». Les travaux anciens ont mis en évidence les fonctions généralisées (i.e. le contrôle des niveaux de vigilance et du tonus musculaire). En effet, les démonstrations d'une convergence polysensorielle sur les neurones réticulaires et d'une forte divergence des connexions efférentes allaient dans le sens de cette interprétation. Cependant, des études plus récentes ont révélé, surtout dans le domaine du contrôle moteur, des populations de neurones ayant des fonctions très spécifiques (mouvements des yeux, mouvements de la tête, locomotion, etc.). Une synthèse des deux conceptions de la fonction de la FR a été tentée par Peterson et Fukushima (1982). Ils ont affirmé que les propriétés généralisées de la FR pouvaient servir à la flexibilité du réseau, notamment à la sélection des populations dites « spécifiques » pour accomplir des tâches motrices diverses, en fonction du contexte du comportement. Cette hypothèse a été dérivée de l'observation de l'activité de neurones réticulo-spinaux qui peuvent être engagés soit dans les réflexes vestibulo-colliques (RVC), soit dans les mouvements de réorientation de la tête. Il faut noter que les buts de ces deux comportements sont très différents : d'une part, la stabilisation du regard dans l'espace pendant les mouvements passifs ou actifs de la tête (RVC), d'autre part, le déplacement actif du regard (orientation) qui est impossible sans rupture de la stabilisation. La principale critique aux expériences de Peterson et Fukushima est l'utilisation de chats décérébrés. Dans leurs conditions, le RVC pouvait être évoqué par une stimulation naturelle (rotation passive) mais les mouvements d'orientation de la tête devaient être « simulés » par stimulation électrique du collicule supérieur (CS). L'utilisation d'un paradigme expérimental similaire chez l'animal éveillé, capable d'orientation spontanée vers des cibles visuelles, nous paraissait indispensable, étant donnée l'importance de l'hypothèse de Peterson et Fukushima pour la théorie des réseaux réticulaires.

Nos travaux précédents nous ont donné la possibilité d'une identification fonctionnelle des neurones réticulaires impliqués dans les mouvements d'orientation (OR-RFN), y compris les neurones réticulo-spinaux. Nous avons donc

enregistré l'activité des OR-RFN pendant les réflexes de stabilisation du regard, c'est-à-dire le réflexe vestibulo-oculaire (RVO) et le RVC. Ces derniers ont été évoqués par la rotation sinusoïdale passive dans le plan horizontal. Les connexions synaptiques des neurones étudiés avec ceux situés dans le CS ou provenant de la périphérie vestibulaire ont été testées par stimulation électrique de ces structures.

Nous avons pu démontrer que l'activité tonique des OR-RFN, qui suit les décharges phasiques pendant des déplacements ipsiversifs du regard (sous condition que la position finale des yeux soit suffisamment excentrique), n'est pas modulée par la rotation sinusoïdale passive. Par conséquent, aucune relation ne peut être établie entre les signaux engendrés par ces neurones et les phases lentes du RVO et du RVC. Ce résultat des tests fonctionnels est corroboré par la très faible probabilité d'excitation des OR-RFN par la stimulation électrique du nerf vestibulaire. Ces résultats suggèrent que l'accès des afférences vestibulaires à des OR-RSN est extrêmement limité. Les OR-RFN représentent donc une population distincte, spécialisée dans des déplacements rapides du regard pendant l'orientation.

Néanmoins, cette conclusion doit être légèrement modifiée. Dans l'état d'éveil, le RVO et le RVC ne sont pas des réactions « automatiques » comme c'est le cas chez les animaux décérébrés. Dans une certaine gamme de vitesses et d'amplitudes des rotations passives, même dans le noir, le regard est dirigé dans la direction de rotation. Cette réaction peut servir à l'analyse visuelle de la région de l'espace vers laquelle s'effectue le déplacement de la tête et du corps. Elle est contraire aux réflexes stabilisateurs et est constituée de phases rapides du nystagmus vestibulaire, d'une déviation tonique des yeux dans la direction de rotation et de l'activation synergique des muscles de la nuque. Nous avons observé que les OR-RSN déchargent pendant ces mouvements anticompensatoires de la même façon que pendant l'orientation vers des cibles visuelles. Ils engendrent des bouffées phasiques en association avec les phases rapides du nystagmus et développent une décharge tonique pendant la déviation oculaire. Quand le regard atteint une excentricité suffisante pour le recrutement des muscles de la nuque, les décours temporels de l'activité des OR-RSN et de l'EMG sont bien corrélés.

Les mouvements anticompensatoires induits par rotation représentent un bon exemple de l'interaction entre les systèmes vestibulaire et visuel. Ces mouvements sont guidés à la fois par l'image visuelle (réelle ou imaginaire) et par des informations sur la vitesse et la direction de la rotation, provenant des afférences vestibulaires. Au sens large, les OR-RFN sont influencés par le système vestibulaire mais ils conservent leur spécificité fonctionnelle : le contrôle des déplacements rapides du regard. Nous avons démontré qu'au niveau du rhombencéphale, les connexions synaptiques entre le nerf vestibulaire et les OR-RSN sont très faibles. La convergence des signaux engendrés par les systèmes saccadique et vestibulaire devrait se faire à des niveaux plus rostraux du SNC. En effet, selon quelques études disponibles, les sites de convergence peuvent être le collicule supérieur et le cortex frontal et pariétal.

## VI. LE CONTRÔLE DU REGARD, UN MODÈLE D'ÉTUDE DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL ADULTE ET DE SA PLASTICITÉ

### 1. ÉTUDE PAR HYBRIDATION *IN SITU* ET IMMUNOCYTOCHIMIE DE L'EXPRESSION DES ARN MESSAGERS ET DE LEURS PROTÉINES AU COURS DE LA COMPENSATION VESTIBULAIRE

(C. DE WAELE, G. RABBATH, A. CAMPOS TORRES, P.-P. VIDAL)

L'ablation unilatérale d'un labyrinthe induit des déficits posturaux et oculomoteurs statiques et dynamiques. Les troubles statiques rétrocedent en quelques jours chez la plupart des Vertébrés du fait d'un phénomène connu sous le nom de compensation vestibulaire. Les études électrophysiologiques ont montré que ces déficits sont pour partie liés à une asymétrie d'activité entre les deux complexes vestibulaires : immédiatement après la lésion, les neurones vestibulaires centraux déafférentés sont silencieux, alors que l'activité des neurones vestibulaires contralatéraux est augmentée. Au stade compensé, les neurones déafférentés récupèrent une activité de repos quasi-normale. De nombreuses hypothèses ont été proposées pour expliquer ce phénomène, mais les mécanismes moléculaires impliqués restent peu connus. Nous avons donc décidé de tester par des méthodes morphologiques deux types d'hypothèses : Premièrement, un changement de l'expression des ARN messagers (ARNm) codant pour les récepteurs glutamatergiques est-il impliqué ? Deuxièmement, l'ablation unilatérale des capteurs vestibulaires induit-elle une réaction gliale, et des interactions neurones-glie favorisent-elles le retour à une activité normale des neurones vestibulaires centraux ?

#### *a) Étude de la modulation des récepteurs glutamatergiques et de leurs ARN messagers au cours de la compensation vestibulaire*

Plusieurs études ont montré que le principal transmetteur libéré par les afférences vestibulaires primaires sur les neurones vestibulaires secondaires était un acide aminé excitateur. Par ailleurs, nous avons montré que les neurones vestibulaires centraux étaient dotés à la fois de récepteurs glutamatergiques de types AMPA et NMDA. Il était donc essentiel de rechercher une éventuelle modulation de l'expression des ARNm codant pour les différentes sous-unités de ces récepteurs. Pour les récepteurs NMDA, nos résultats ont montré au stade aigu une baisse d'environ 20 % de l'expression des ARNm codant pour la sous-unité NR1 dans les deux noyaux vestibulaires médians ipsi- et contralatéraux à la lésion. Au stade compensé en revanche, nous n'avons plus observé de différence d'expression de cette sous-unité par rapport au contrôle. Ce résultat laisse supposer que des modulations des ARNm codant pour cette sous-unité surviendraient de façon très précoce après hémilabyrinthectomie. Les niveaux d'expression après hémilabyrinthectomie des ARNm codant pour la sous-unité NR2 des récepteurs NMDA, et les sous unités GluRA, GluRB, GluRC et GluRD des récepteurs AMPA, sont en cours de dépouillement.



*b) Étude de la réaction gliale induite dans les noyaux vestibulaires après labyrinthectomie unilatérale*

Des travaux récents ont montré que l'activité astrocytaire était régulée par l'activité neuronale. Nous avons donc recherché chez le rat adulte si une réaction gliale était induite dans les noyaux vestibulaires déafférentés. Différents types d'anticorps ont été utilisés : des anticorps mono- et polyclonaux anti-vimentine et anti-GFAP pour repérer ces marqueurs des astrocytes, et un anticorps monoclonal OX42 marqueur de la microglie. Nos résultats ont montré l'existence d'une réaction microgliale et astrocytaire importante (augmentation de l'expression de l'ARN messager codant pour la GFAP et de la GFAP) au sein du complexe vestibulaire déafférenté. Ces résultats suggèrent que la glie pourrait jouer un rôle dans la restauration fonctionnelle de l'activité des neurones vestibulaires déafférentés. Les changements ultrastructuraux qui surviennent au niveau des neurones médians déafférentés à différents stades post-lésionnels sont actuellement examinés en microscopie électronique en collaboration avec le Pr Poirier de la Salpêtrière.

2. ÉTUDE DE LA MODULATION DE L'EXPRESSION DE LA GAP-43  
DANS LES NOYAUX VESTIBULAIRES ET COCHLÉAIRES DU RAT ADULTE APRÈS LÉSION  
UNILATÉRALE DE L'OREILLE INTERNE  
(G. LOQUET, C. DE WAELE)

Dans ce travail, nous avons recherché une potentielle modulation de l'expression de la protéine GAP-43 dans les noyaux vestibulaires et cochléaires de rat à différents jours post-lésionnels (J3, J8, J13, J25, J40) après lésion unilatérale de l'oreille interne. Chez le rat témoin, cette protéine n'est pas exprimée dans les noyaux vestibulaires et cochléaires. Chez le rat lésé, nous avons observé à l'aide d'une étude immunocytochimique l'apparition d'une réaction GAP-43 dans les noyaux cochléaires déafférentés. Cette réaction débute au 13<sup>e</sup> jour post-lésionnel et est maximale au 40<sup>e</sup> jour. Par contre, aucune réaction de ce type n'a pu être détecté dans les noyaux vestibulaires déafférentés et ce quel que soit le stade étudié. Ces résultats permettent d'éliminer l'existence d'un bourgeonnement de collatérales d'axones au cours de la compensation vestibulaire. Son rôle fonctionnel dans les noyaux cochléaires reste à déterminer.

3. ÉTUDES IN VITRO SUR LE CERVEAU ENTIER ISOLÉ  
(A. BABALIAN, N. VIBERT, P.-P. VIDAL. En collaboration avec M. SERAFIN et  
M. MÜHLETHALER, Université de Genève, Suisse)

Le cerveau entier isolé in vitro permet d'étudier en intracellulaire les propriétés de membrane et la neuropharmacologie de neurones identifiés, dont la connectivité synaptique reste fonctionnelle. Nous avons poursuivi cette année l'étude, entamée l'an dernier, des réseaux de neurones impliqués dans le contrôle du regard et de la posture.

De nouveaux enregistrements extracellulaires et intracellulaires ont permis de confirmer que l'ensemble des réseaux de neurones responsables du contrôle du regard du cobaye étaient viables sur le cerveau entier, et très semblables à ceux décrits *in vivo* chez le chat et le singe. Nous avons pu caractériser la pharmacologie de la transmission synaptique entre afférences vestibulaires primaires et neurones vestibulaires secondaires identifiés ; elle est essentiellement glutamatergique, et est partiellement médiée par des récepteurs de type NMDA. L'analyse des décharges spontanées des neurones vestibulaires secondaires enregistrés en intracellulaire a permis de confirmer notre hypothèse que les neurones de type A et B identifiés sur tranche selon leurs propriétés membranaires correspondaient respectivement aux neurones « toniques » et « cinétiques » identifiés *in vivo*. Comme nous le supposions, les propriétés biophysiques intrinsèques des neurones vestibulaires secondaires sont donc bien en partie responsables de leurs réponses fonctionnelles. L'ensemble de ces données ont été analysées et quantifiées pour pouvoir servir de référence aux études ultérieures, et sont actuellement soumises pour publication.

Nous avons par ailleurs entamé deux nouvelles études concernant les mécanismes cellulaires de deux aspects de la plasticité vestibulaire :

— La première s'attache à décrire les effets de l'activation du flocculus du cervelet, une structure fortement impliquée dans les phénomènes d'adaptation du réflexe vestibulo-oculaire, sur les neurones vestibulaires secondaires et les motoneurones des noyaux oculomoteur et abducens. Nous cherchons en particulier à caractériser les propriétés membranaires et fonctionnelles des neurones vestibulaires secondaires directement inhibés par les axones des cellules de Purkinje du flocculus. Tous semblent être des neurones de type B. Selon les théories les plus récentes, une large proportion des changements synaptiques sous-tendant l'adaptation vestibulaire se produirait à ce niveau.

— Dans une deuxième série d'expériences, nous avons utilisé les données obtenues sur les cerveaux de cobayes normaux comme référence pour rechercher des traces des modifications cellulaires sous-tendant la compensation vestibulaire sur les cerveaux d'animaux ayant préalablement subi une labyrinthectomie unilatérale. Les premiers résultats montrent que certains au moins des changements liés à la compensation persistent dans ces cerveaux entiers totalement déafférentés, et que la compensation correspond donc bien à une plasticité du système nerveux central. Plus précisément, nous avons observé une augmentation de l'efficacité des afférences spinales excitatrices sur les neurones vestibulaires déafférentés lors de la lésion, qui pourrait être en partie responsable de la récupération progressive par ces neurones d'une décharge de repos normale au cours du processus de compensation.

#### 4. ÉTUDE COMPORTEMENTALE ET MORPHOLOGIQUE D'UNE SOUCHE DE RATS VALSEURS

(G. RABBATH, A. BERTHOZ, C. DE WAELE, P.-P. VIDAL. En collaboration avec D. NECCHI et A. SOTELO, unité INSERM U 806, Hôpital Pitié-Salpêtrière, Paris. En collaboration avec C. GASC, Muséum d'Histoire Naturelle, Paris et P. JOSSET, Hôpital Trousseau, Paris)

Une souche particulière de rats mutants dits « valseurs », sélectionnée à l'Université de Pavie (Italie) a été étudiée pour rechercher si leur comportement rotatoire était lié à un dysfonctionnement vestibulaire.

La première partie de l'étude s'est attachée à l'étude de la géométrie squelettique de la colonne vertébrale cervico-thoracique chez l'animal mutant au repos, et suite à diverses lésions de l'appareil vestibulaire. D'après les radiographies, l'ensemble tête-cou des rats valseurs est toujours anormalement penché en avant. Comme chez les rats normaux, l'ablation unilatérale d'un labyrinthe induit un syndrome postural et oculomoteur caractéristique, ce qui indique la persistance chez les rats mutants d'une décharge de repos tonique dans les afférences vestibulaires primaires. La destruction des deux labyrinthes induit une inclinaison vers l'avant de la colonne vertébrale cervicale plus importante que chez les animaux normaux, ce qui suggère un rôle plus important du système otolithique dans le maintien de la posture de repos des rats mutants.

Dans un deuxième temps, nous avons quantifié les réflexes vestibulaires dynamiques des rats valseurs. L'amplitude du réflexe vestibulo-oculaire horizontal est quasiment nulle chez ces animaux, ce qui indique une déficience des réponses dynamiques liées aux canaux semi-circulaires horizontaux. A l'inverse, l'amplitude des réflexes otolithe-oculaires paraît normale, suggérant là encore que le système otolithique de ces rats mutants reste fonctionnel.

La dernière partie de l'étude a consisté en une étude histologique de l'intégrité des épithélia sensoriels de l'oreille interne des rats valseurs. La coloration des tissus à l'hématoxyline-éosine n'a mis en évidence aucune déformation apparente des cellules sensorielles, ni aucune dégénérescence des cellules du ganglion de Scarpa. Les études immunohistochimiques menées sur la calrétinine et certaines protéines des neurofilaments n'ont montré aucune modification de l'immunoréactivité des neurones vestibulaires périphériques. De ce fait, la cause des déficiences dynamiques du système vestibulaire horizontal des rats mutants n'est pas encore élucidée. Une étude ultrastructurale de ces tissus en microscopie électronique est en cours.

### 5. ÉTUDE DES POTENTIELS ÉVOQUÉS VESTIBULAIRES AU COURS DE NEURECTOMIES VESTIBULAIRES

(C. DE WAELE, P.-P. VIDAL. En collaboration avec G. FREYSS et P. TRAN BA HUY, Hôpital Lariboisière, Paris ; J.-M. BAUDONNIÈRE et F. JOUEN, CNRS, Hôpital Pitié-Salpêtrière, Paris)

Au contraire de l'étude des potentiels auditifs, celle des potentiels évoqués vestibulaires (PEV) n'est pas encore courante en clinique humaine. Ces derniers peuvent être évoqués soit par des rotations angulaires de forte intensité et de courte durée, soit par des stimulations électriques. Par ailleurs, la neurectomie vestibulaire n'est plus une intervention d'exception. La mise au point ces dernières années de techniques chirurgicales permettant une bonne exposition du nerf vestibulaire ont favorisé l'extension de son utilisation en cas de maladie de Ménière, ou de neurinome de l'acoustique. En collaboration avec P. TRAN BA HUY (Service d'O.R.L., Hôpital Lariboisière), J.M. BAUDONNIÈRE, et F. JOUEN (CNRS, URA 654, Pitié-Salpêtrière), notre projet a consisté à enregistrer en per-opératoire les PEV chez ces deux types de patients.

11 patients ont été explorés en per-opératoire. Parmi ceux-ci, 8 présentaient des vertiges de Ménière invalidants rebelles à tout traitement médical et 3 un neurinome de l'acoustique. Après exposition du conduit auditif interne, des électrodes de stimulation bipolaires ont été placées sur le nerf vestibulaire et des échelons de courant carré de durée 0.2 msec et d'amplitude 0.2 à 1 mAmp ont été délivrés à une fréquence de 12 Hz. Les potentiels évoqués ont alors été recueillis à l'aide de 31 électrodes de surface placées sur le scalp et enregistrés après amplification, filtrage et moyennage. Les enregistrements ont été effectués chez des patients anesthésiés et curarisés, ce qui nous a permis d'éliminer d'éventuels artefacts liés à la diffusion du courant au niveau du nerf facial ou secondaires à l'activation des voies vestibulospinales. Les données ont ensuite été visualisées en champ de voltage et en champ de courant puis modélisés à l'aide du programme BESA afin de déterminer les sources des dipôles. Cette étude a été effectuée selon les règles de la législation concernant les études cliniques (loi Huriet). Tous les patients étaient informés et volontaires.

Des potentiels évoqués de latence moyenne 5-6 msec avec un pic à 10 msec ont été recueillis au niveau de cinq aires corticales principales :

— *du côté ipsilatéral à la stimulation* : deux aires d'activation pré-frontales dont une médiane dans le cortex fronto-marginal et une plus latérale et une aire d'activation dans le cortex pariéto-temporal,

— *du côté contralatéral* : le cortex pariétal postérieur était activée ainsi que l'aire motrice supplémentaire frontale,

Ces potentiels évoqués pouvaient être positifs ou négatifs ou présenter à la fois une composante positive et négative. Leur amplitude variait entre 2 à 15 microvolts. Fait essentiel, les potentiels recueillis au niveau les électrodes préfrontales avaient toujours une amplitude de cinq à six fois supérieure à celle des potentiels

recueillis au niveau des autres électrodes. Enfin, tous ces potentiels disparaissent après section du nerf vestibulaire et ne réapparaissent pas après stimulation de son extrémité distale. Les latences courtes (6 msec) de ces potentiels laissent supposer que ces derniers résultent de l'activation de voies vestibulo-corticales tri-synaptiques. La première synapse serait localisée au niveau des noyaux vestibulaires, la seconde au niveau des noyaux thalamiques et la troisième au niveau des neurones corticaux.

Des potentiels évoqués de latence plus précoce (3 msec) avec un pic à 6 msec ont été recueillis au niveau des électrodes temporales ipsilatérales. Du fait de leur localisation et de leur précocité, nous pensons que ces potentiels correspondent à l'activation des noyaux vestibulaires ipsilatéraux, premiers relais centraux du nerf vestibulaire.

Chez un patient, nous avons réalisé une stimulation du nerf facial et enregistré en per-opératoire les potentiels évoqués. Nous avons observé des potentiels de topographie et d'amplitude très supérieures à celles des potentiels induites par la stimulation vestibulaire. Surtout après curarisation, la même stimulation n'induisait plus aucune activation corticale. Chez trois patients éveillés, nous avons aussi étudié les potentiels évoqués par des clicks sonores. Nous avons toujours recueilli des potentiels de latence plus longue (de l'ordre de 35 msec) et de topographie différente. En accord avec les données rapportées dans la littérature, nous avons principalement observé une activation du gyrus de Henschel contralatéral. Ces contrôles nous ont permis de faire la part de la diffusion de courant aux nerfs facial et auditif et de s'assurer de l'origine purement vestibulaire des potentiels enregistrés.

En conclusion, la méthode des potentiels évoqués nous a permis de localiser les activations corticales précoces qui surviennent en quelques msec après la stimulation vestibulaire. Au moins cinq aires localisées dans le cortex pariéto-temporal, le cortex préfrontal et le cortex pariétal postérieur et recevant une entrée vestibulaire trisynaptique, ont pu être détectées. Outre les afférences vestibulaires, ces aires corticales sont caractérisées par des afférences multimodales. Ceci laisse supposer qu'elles sont impliquées dans l'élaboration des représentations internes du mouvement propre et leurs utilisations pour l'élaboration des stratégies motrices complexes qui contribuent à la stabilisation du regard et de la posture en fonction du contexte du déséquilibre. Nous nous proposons maintenant d'étudier les potentiels évoqués d'origine otolithique à l'aide de clicks sonores de forte intensité capables d'induire une stimulation mécanique du saccule. Cette étude sera comparée avec les données de l'IRM fonctionnelle chez des sujets soumis à la même stimulation sonore. En effet, comparé à l'IRM fonctionnelle, la méthode des potentiels évoqués a une meilleure résolution temporelle mais une moins bonne résolution spatiale.

#### 6. ÉTUDE EN IRM FONCTIONNELLE DES ZONES CORTICALES ACTIVÉES AU COURS DES RÉMISSIONS DES SYNDROMES DE NÉGLIGENCE

(C. DE WAELE, A. BERTHOZ, P.-P. VIDAL. En collaboration avec P. TRAN BA HUY, Hôpital Lariboisière, Paris ; D. LEBIHAN, CEA, ORSAY, Pr DEROZIER, Dr D. SOULIÉ service de Radiologie du Val de Grâce)

Le syndrome de négligence unilatérale chez les patients victimes d'ischémie cérébrale droite a fait l'objet de nombreuses études anatomo-cliniques. Il résulte le plus souvent chez l'homme d'une lésion qui touche le cortex pariétal droit et associe une négligence de l'hémicorps et de l'hémi-espace visuel, une hémiplégie, une hémianesthésie, une hémianopsie controlatérales à la lésion et une anosognosie. En pratique, le syndrome de négligence constitue une gêne importante à la rééducation des patients atteints d'accident vasculaire cérébral, expliquant que la prise en charge des hémiplégiques gauches soit plus difficile que celle des hémiplégiques droits malgré l'absence d'aphasie. Plusieurs auteurs ont montré que chacune des composantes de ce syndrome pouvait transitoirement s'amender sous l'effet de stimulations sensorielles variées soit vestibulaires, soit visuelles, soit proprioceptives. Une étude clinique en cours depuis un an, en collaboration les services de Neurologie et d'ORL de l'hôpital Lariboisière nous a permis de reproduire ces résultats. En particulier, nous avons pu vérifier la rémission totale et ce pendant plusieurs dizaines de minutes du syndrome d'héminégligence gauche après stimulation calorique. Dans ce travail, nous avons débuté une étude en IRM fonctionnelle des aires activées au cours de la rémission du syndrome de négligence. Notre hypothèse est la suivante : la comparaison des aires corticales activées (IRM fonctionnelle), chez des malades négligents, au cours de stimulations vestibulaires caloriques bilatérales chaude et froide, devrait permettre de fournir un indice sérieux quant aux aires impliquées chez l'Homme dans l'élaboration du schéma corporel.

### VII. DÉVELOPPEMENT VISUEL ET PROPRIOCEPTION EXTRAOCULAIRE

(P. BUISSET, C. MILLERET, I. BILLIG, L. WATROBA)

#### 1. PLASTICITÉ DES CONNEXIONS INTERHÉMISPHERIQUES VISUELLES CHEZ LE CHAT ADULTE

(C. MILLERET, L. WATROBA. En collaboration avec P. BUSER, IDN, Paris VI)

Nous avons montré précédemment que le transfert interhémisphérique des messages visuels par le corps calleux pouvait être modifié chez le chat adulte sous l'effet d'une occlusion monoculaire associée à une déafférentation partielle de son système visuel. En particulier, nous avons démontré que cette double intervention provoquait une augmentation de la taille des champs récepteurs de cellules corticales visuelles activées par ce transfert (cellules C+) en quelques semaines (Milleret and Buser, 1993). Nous avons complété cette étude en démon-



trant que, pendant ce même laps de temps et dans les mêmes conditions, ces cellules C+ perdaient également progressivement leur sélectivité pour l'orientation du stimulus visuel et se distribuèrent plus largement dans le cortex visuel.

Nous avons par ailleurs établi que la réouverture de l'œil occlus de ces animaux s'accompagnait cette fois d'une réduction rapide de la taille des champs récepteurs des cellules C+. Nous avons maintenant démontré qu'après une telle procédure, les cellules étudiées retrouvaient dans le même temps leur sélectivité pour l'orientation du stimulus mais conservaient en revanche une distribution corticale élargie, donc anormale.

De tels résultats : (i) permettent de mieux connaître les effets d'occlusion chez l'adulte sur son système visuel ; (ii) démontrent que certains de ces effets sont réversibles à court terme alors que d'autres ne le sont pas. Ils permettent ainsi d'entrevoir au moins certains des mécanismes impliqués dans une telle plasticité, lesquels commencent d'ailleurs à être à l'étude dans notre groupe.

## 2. RÔLES DE LA MICROGLIE DANS LES PROCESSUS DE RÉTRACTION ET DE STABILISATION DES EXUBÉRANCES JUVÉNILES CALLOSALES VISUELLES CHEZ LE CHATON

(C. MILLERET, L. WATROBA. En collaboration avec M. MALLAT, Chaire de Neuropharmacologie, Collège de France)

Cette étude porte sur les interactions entre les exubérances callosales visuelles et la microglie *au cours du développement*. En marquant cette dernière population cellulaire à l'aide d'un complexe isolectine B4-HRP chez des chatons âgés de 2 à 3 semaines, soit élevés normalement (groupe EN), soit élevés avec une occlusion monoculaire dès l'âge de 6 jours (groupe MO), nous avons tout récemment établi que : (i) la technique initialement mise au point chez le rat et la souris s'applique également au chat ; (ii) certaines de ces cellules sont regroupées en amas entre autres dans l'amas dit « dorso-médian », situé sous le cortex visuel, dans les 2 groupes expérimentaux ; (iii) dans le groupe EN, la forme de cet amas ne varie pas avec l'âge mais sa taille diminue et le degré de ramification des cellules microgliales qu'il contient s'accroît ; (iv) dans le groupe MO, la forme de l'amas dorso-médian ne change pas non plus avec l'âge mais, contrairement aux animaux EN, sa taille a tendance à s'accroître et les cellules microgliales qui le composent sont très ramifiées dès l'âge de 2 semaines.

Compte-tenu de l'ensemble de ces résultats et des données anatomo-fonctionnelles antérieures (Innocenti et al., 1983 ; Milleret and Houzel, en préparation) : dans le groupe EN, il est proposé (avec d'autres) un rôle de phagocytose des fibres exubérantes juvéniles callosales visuelles par les cellules microgliales alors que, dans le groupe MO, nous envisageons plutôt un rôle de ces mêmes cellules dans la croissance axonale et la stabilisation de ces exubérances juvéniles.

### 3. ÉTUDE DE L'ORGANISATION DES CONNEXIONS TRIGÉMINO-VESTIBULAIRES CHEZ LE RAT

(P. BUISSERET ; en collaboration avec C. BUISSERET-DELMAS et C. COMPOINT)

L'étude de l'organisation des connexions trigémino-cérébelleuses indirectes nous avait conduits à pratiquer des injections de traceurs à migration antérograde dans les noyaux trigéminaux pour étudier les projections sur l'olive inférieure, unique voie d'accès des fibres grimpantes au cervelet. A la suite de ces injections nous avons constaté la présence de fibres et de terminaisons marquées dans les noyaux vestibulaires. Elles démontrent l'existence d'une projection, jamais décrite jusqu'à présent, entre les noyaux du complexe trigéminal et les noyaux vestibulaires. Seule une projection des noyaux vestibulaires sur les noyaux trigéminaux a déjà été mentionnée dans la littérature mais son organisation n'avait pas été précisée. Nous procédons actuellement à une étude des connexions entre ces deux structures par des méthodes anatomiques utilisant des traceurs neuronaux à migration antérograde et rétrograde (dextran amine biotinylé).

### 4. ÉTUDES DES RELATIONS ENTRE LES ZONES SAGITTALES DU CERVELET ET L'OCULOMOTRICITÉ

(En collaboration avec P. ANGAUT, C. BUISSERET-DELMAS et C. COMPOINT)

L'analyse des afférences aux zones X et X-CX apporte des arguments très favorables à l'hypothèse de fonctions oculomotrices pour les circuits impliquant ces zones. En plus des afférences sensibles des muscles, ces zones reçoivent par l'intermédiaire de l'olive inférieure des informations qui émanent des noyaux interstitiels de Cajal et de Darkschewitsch. Ces noyaux oculomoteurs accessoires sont connus pour être respectivement impliqués dans les mouvements oculaires verticaux et dans la relation accommodation/convergence.

La fonction d'une zone cérébelleuse va dépendre de l'efférence du noyau cérébelleux (sortie cérébelleuse) avec lequel elle est en relation. Or, les cellules de Purkinje des zones X et X-CX projettent sur une région nucléaire intercalée entre les noyaux cérébelleux médian et interposé. Nous étudions actuellement les efférences de ce noyau par des méthodes anatomiques utilisant des traceurs neuronaux.

### 5. ÉTUDE DU RÔLE D'UN FACTEUR EXTRARÉTINIEN ET DES ENTRÉES VESTIBULAIRES SUR LE DÉVELOPPEMENT DE LA SÉLECTIVITÉ POUR L'ORIENTATION DES NEURONES DU CORTEX VISUEL CHEZ LE RAT

(P. BUISSERET en collaboration avec M. IMBERT et O. DEGUINE, CERCO, Toulouse)

La sélectivité pour l'orientation (base de la vision des formes) que présentent toutes les cellules du cortex visuel primaire est une propriété très largement dépendante de l'épigenèse. La vision associée à des facteurs extra-rétiniens « construisent » et organisent cette sélectivité. Il a été constaté dans plusieurs

situations expérimentales qu'un groupe de cellules visuelles, que nous avons appelées « primordiales » se distinguaient par la répartition de leurs orientations préférées. Chez le Chat, par exemple (animal largement étudié), la minorité de neurones sélectifs pour l'orientation enregistrés juste après l'ouverture des yeux présente une répartition anormale du codage de l'orientation. Alors que chez l'animal adulte normal toutes les orientations sont également représentées, chez ces très jeunes animaux les neurones codent presque exclusivement pour des orientations horizontales ou verticales. La nature de l'inducteur de cette répartition horizontale-verticale des cellules « primordiales » reste inconnue. L'hypothèse d'une participation des afférences vestibulaires semblait pertinente. Cependant il était admis que le vestibule n'avait aucun rôle sur le développement de la sélectivité pour l'orientation. Il nous paraît intéressant et important de reprendre aujourd'hui cette question en utilisant le rat comme modèle expérimental. En effet, il semble possible de détruire par ototoxicité le système vestibulaire à un stade anténatal du développement chez les rongeurs (Deguine et coll. en prép.).

Le rat, n'ayant pas été jusqu'à présent un modèle expérimental d'étude du système visuel, les données concernant le développement de la sélectivité pour l'orientation sont inexistantes. Comme préalable à notre étude, nous avons d'abord vérifié que ce dernier constitue un modèle acceptable pour l'étude des facteurs qui contrôlent le développement de la sélectivité pour l'orientation.

#### PUBLICATIONS

##### *Articles publiés dans des revues à comité de lecture*

BERTHOZ, A. The role of inhibition in the hierarchical gating of executed and imagined movement. *Cognit Brain Res* 3 : 101-113, 1996.

BERTHOZ, A., ISRAËL, I., GEORGES-FRANÇOIS, P., GRASSO, R. and TSUZUKU, T. Spatial memory of body linear displacement : what is being stored. *Science* 269 : 95-98, 1995.

BILLIG, I., YATIM, N., COMPOINT, C., BUISSERET-DELMAS, C. and BUISSERET, P. Cerebellar afferences from the mesencephalic trigeminal nucleus in the rat. *Neuroreport* 6 : 2293-2296, 1995.

CLÉMENT, G., PETROPOULOS, A., DARLOT, C. and BERTHOZ, A. Eye movements and motion perception during off-vertical axis rotation (OVAR) at small angles of tilt after spaceflight. *Acta OtoLaryngol (Stockh)* 115 : 603-609, 1995.

COLBY, C.L., DUHAMEL, J.-R. and GOLDBERG, M.E. An oculocentric representation of visual space in the monkey parietal cortex. *Cerebral Cortex*, 5 : 470-481, 1995.

CORNILLEAU-PÉRÈS, V. and GIELEN, C.C.A.M. Interactions between self-motion and depth perception in the processing of optic flow. *TINS*, 19 : 196-202, 1996.

DIJKSTRA, T.M.H., CORNILLEAU-PÉRÈS, V., GIELEN, C.C.A.M and DROULEZ, J. Perception of 3D shape from ego- and object-motion : comparison between small and large field stimuli. *Vis. Res.*, 35 : 453-462, 1995.

EGGERT, T. and KAPOULA, Z. Position dependency of rapidly induced saccade disconjugacy. *Vision Res.* 35 : 3493-3503, 1995.

ESCUADERO, M. and VIDAL, P.-P. A quantitative study of electroencephalography, eye movements and neck electromyography characterizing the sleep-wake cycle of the guinea pig. *Eur. J. Neurosci.* 8 : 572-580, 1996.

GAVRILOV, V.V., WIENER, S.I. and BERTHOZ, A. Enhanced hippocampal theta EEG during whole body rotations in awake restrained rats. *Neurosci. Lett.* 197 : 239-242, 1995.

GLASAUER, S. and ISRAËL, I. Otolithic thresholds influence the perception of passive linear displacement. *Acta OtoLaryngol* (Stockh) Suppl.520 : 41-44, 1995.

GRAF W., DE WAELE C. and VIDAL P.-P. Semicircular canal size and upright stance are not interrelated. *J. Human Evol.* 30 : 175-181, 1995.

ISRAËL, I., RIVAUD, S., GAYMARD, B., BERTHOZ, A. and PIERROT-DESEILLIGNY, C. Cortical control of vestibular-guided saccades in man. *Brain*, 118 : 1169-1183, 1995.

ISRAËL, I., SIEVERING, D. and KOENIG, E. Self-rotation estimate about the vertical axis. *Acta OtoLaryngol* (Stockh) 115 : 3-8, 1995.

KAPOULA, Z., EGGERT, T. and BUCCI, M.-P. Immediate saccade amplitude disconjugacy induced by unequal images. *Vision Res.* 35 : 3505-3518, 1995.

KAPOULA, Z., BUCCI, M.-P., EGGERT, T. and ZAMFIRESCU, F. Fast disconjugate adaptations of saccades in microstrabismic subjects. *Vision Res.* 36 : 103-108, 1996.

KITAMA, T., GRANTYN, A. and BERTHOZ, A. Orienting-related eye-neck neurons of the medial ponto-bulbar reticular formation do not participate in horizontal canal-dependent vestibular reflexes of alert cats. *Brain Res. Bull.* 38 : 337-347, 1995.

KORSHUNOV, V.A., WIENER, S.I., KORSHUNOVA, T.A. and BERTHOZ, A. Place- and behavior-independent sensory triggered discharges in rat hippocampal CA1 complex spike cells. *Exp. Brain Res.* 109 : 169-173, 1996.

LEONE, G., LIPSHITS, M., GURFINKEL, V. and BERTHOZ, A. Is there an effect of weightlessness on mental rotation of three-dimensional objects ? *Cognit. Brain Res.* 2 : 255-267, 1995.

LEONE, G., LIPSHITS, M., GURFINKEL, V. and BERTHOZ, A. Influence of graviceptives cues at different level of visual information processing : the effect of prolonged weightlessness, *Acta Astronautica*, 36, 743-751, 1996.

MCINTYRE, J., GURFINKEL, E.V., LIPSHITS, M.I., DROULEZ, J. and GURFINKEL, V.S. Measurements of human force control during a constrained arm motion using a force actuated joystick. *J. Neurophysiol.* 73 : 1201-1222, 1995.

POZZO, T., LEVIK, Y. and BERTHOZ, A. Head and trunk movements in the frontal plane during complex dynamic equilibrium tasks in humans. *Exp. Brain Res.* 106 : 327-338, 1995.

POZZO, T., BERTHOZ, A. and POPOV, C. Effect of weightlessness on posture and movement control during a whole body reaching task. *Acta astronautica* 36 : 727-732, 1995.

POZZO, T., LEVIK, Y. and BERTHOZ, A. Head and trunk movements in the frontal plane during complex dynamic equilibrium tasks in humans. *Exp. Brain Res.* 106 : 327-338, 1996.

RIS, L., DE WAELE, C., SERAFIN, M., VIDAL, P.-P. and GODAUX, E. Neuronal activity in the ipsilateral vestibular nucleus following unilateral labyrinthectomy in the alert guinea pig. *J. Neurophysiol.* 74 : 2087-2099, 1995.

SEGUNDO, J.P., STIBER, M., VIBERT, J.F., and HANNETON, S. Periodically modulated inhibition and its postsynaptic consequences. II. Influence of modulation slope, depth, range, noise and of postsynaptic natural discharges. *Neuroscience*, 68 : 693-719, 1995.

SEGUNDO, J.P., VIBERT, J.F., STIBER, M. and HANNETON, S. Periodically modulated inhibition and its postsynaptic consequences. I. General features. Influence of modulation frequency. *Neuroscience*, 68 : 657-692, 1995.

SERAFIN, M., VIDAL, P.-P. and MÜHLETHALER, M. Electrophysiological study of nucleus gigantocellularis neurones in guinea pig brainstem slices. *Neuroscience*, 73 : 797-805, 1996.

SHIFFRAR, M., LI, X., and LORENCEAU, J. Motion integration across differing image features. *Vision Res.* 35 : 2137-2146, 1995.

SIRIGU, A., COHEN, L., DUHAMEL, J.-R., PILLON, B., DUBOIS, B., AGID, Y. and PIERROT-DESEILLIGNY, C. Congruent unilateral impairments for real and imagined hand movements. *NeuroReport*, 6 : 1995.

TSUZUKU, T., VITTE, E., SÉMONT, A. and BERTHOZ, A. Modification of parameters in vertical optokinetic nystagmus after repeated vertical optokinetic stimulation in patients with vestibular lesions. *Acta OtoLaryngol* (Stockh) 115 : 419-422, 1995.

VIBERT, N., SERAFIN, M., VIDAL, P.-P. and MÜHLETHALER M. Effects of substance P on medial vestibular nucleus neurones in guinea-pig brainstem slices. *Eur. J. Neurosci.* 8, 1030-1036, 1996.

WIENER, S.I. and KORSHUNOV, V. Place-independent behavioral correlates of hippocampal neurons in behaving rats. *NeuroReport*, 7 : 183-188, 1995.

WIENER, S.I., KORSHUNOV, V., GARCIA, R. and BERTHOZ, A. Inertial, substratal and landmark cue control of hippocampal CA1 place cells. *Eur. J. Neurosci.* 7 : 2206-2219, 1995.

YATIM, N., BUISSERET-DELMAS, C., BUISSERET, P., COMPOINT, C. and ANGAUT, P. The Nucleus Medialis-Nucleus Interpositus Interface : its Olivary and Cerebellocortical Projections in the Rat. *J.Comp.Neurol.* 363 : 1-14, 1995.

*Chapitres dans des ouvrages collectifs*

AMORIM, M.A., GLASAUER, S., CORPINOT, K. and BERTHOZ, A. Object orientation and location updating during nonvisual navigation : the characteristics and effects of object- versus trajectory-centered processing modes. In : Frank AV, Kuhn W (eds) *Spatial Information Theory. A Theoretical Basis for GIS.* Springer Verlag, New York, 193-206, 1995.

AMORIM, M.A., LOOMIS, J. and FUKUSIMA, S. Spatial updating of object shape during real and imagined viewpoint change following visual preview. In : Bardy BG, Bootsma RJ, Guiard Y (eds) *Studies in Perception and Action III.* Lawrence Erlbaum Assoc. New Jersey, 217-220, 1995.

BERTHOZ, A. Orienter son regard. *Science et Vie (Hors Série)* 195 : 34-41, 1996.

BERTHOZ, A. L'asymétrie du traitement visuel. *Science et Vie (Hors Série)* 195 : 42-51, 1996.

BERTHOZ A. Neural basis of decision in perception and in the control of movement. In : Damasio AR, et al. (eds) *Neurobiology of Decision-Making.* Springer-Verlag, Berlin, 83-100, 1996.

BERTHOZ A. and ISRAËL, I. Vestibular contribution to spatial memory. In : Ono, T. (ed.) *Perception, Memory and Emotion : Frontiers in Neuroscience,* Elsevier, Oxford, 270-290, 1996.

CLÉMENT, G. and RESCHKE, M.F. Neurosensory and sensory-motor functions. In : *Biological and Medical Research in Space : An Overview of Life Sciences Research in Microgravity.* Moore D, Bie P, and Oser H (eds), Springer-Verlag, Heidelberg, Chapter 4, 178-258, 1996.

COLBY, C.L., DUHAMEL, J.-R. and GOLDBERG, M.E. Multiple parietal representations of space. In : Aersten, A., Braitenberg, V. (eds) *Brain Theory : Biological basis and computational theory of vision.* Elsevier, 1995.

GEORGES-FRANÇOIS, P., GRASSO, R., BERTHOZ, A. and ISRAËL I. Self-controlled reproduction of passive linear displacement : distance, duration and velocity. In : Hlavacka F, Mergner T (eds) *Multisensory control of posture and movement.* Plenum Publishing, New York, London, 199-206, 1995.

GRASSO, R., GLASAUER, S., TAKEI, Y. and BERTHOZ A. Gaze anticipation contributes to the steering of locomotion. In : Fetter M, Misslisch H, Tweed D (eds) *Three-Dimensional Kinematics of Eye-, Head-, and Limb Movements.* Harwood Academic Pub, 1996.

SERAFIN, M., MÜHLEHALER, M. and VIDAL, P.-P. Type I medial vestibular nucleus neurones during alertness, following adaptation, and during REM sleep



episodes in the head-fixed guinea-pig. In : Hlavacka F, Mergner T (eds) *Sensory Interaction in Posture and Movement control*. Plenum Publishing, London, 1996.

VIBERT, N., SERAFIN, M., DE WAELE, C., BABALIAN, A., MÜHLETHALER, M. and VIDAL, P.-P. Modulatory effects of monoamines on central vestibular neurones. Possible functional implications. In : Anderson, J.H. and Beitz, A.J (eds) *Neurochemistry of the Vestibular System*, CRC Press, 1996.

VIDAL, P.-P., BABALIAN, A., VIBERT, N., SERAFIN, M. and MÜHLETHALER, M. In vivo-in vitro correlation in the central vestibular system : a bridge too far ? In : Highstein, S.M., Cohen, B., and Büttner (eds). *New Directions in Vestibular Research*, Ann. New York Acad. Sci, Ennever, J.A. :The New York Academy of Sciences, 1996,

VIDAL, P.-P., BABALIAN, A., DE WAELE, C., SERAFIN, M., VIBERT, N. and MÜHLETHALER, M. NMDA receptors of the vestibular nuclei neurons. In : *Proceedings of the Workshop on Spatial Orientation*, Ibiza, Mai 1995, edited by Gresty, M. *Brain Research Bulletin*, 1996.

ZUPAN, L., DROULEZ, J., DARLOT, C., DENISE, P., and MARUANI, A. Modelization of vestibulo-ocular reflex (VOR) and motion sickness prediction. In : ICANN 94, Marinaro, M. and Morasso, P.G. (eds), Springer-Verlag, London, pp. 106-109, 1995.

#### *Co-Édition d'ouvrages collectifs*

COLLEWIJN, H. and KAPOULA, Z. (Guest Editors) *Responsabilité éditoriale : Vision Research*, 35 : 23/24 « Binocular Oculomotor Coordination & Plasticity », 1995.

TRAN BA HUY, P. and DE WAELE, C. *Les Vertiges et le Praticien*, Paris : John Libbey Eurotext, pp. 159, 1996.

#### *Communications dans des congrès*

AMORIM, M.A. and STUCCHI, N. Viewer- versus object-centered mental exploration of an imagined environment. In : *Fifth European Workshop on Imagery and Cognition*, Saarbrücken, July 23-27, 1996.

AMORIM, M.A., BERTHOZ, A., ISRAËL, I., LOOMIS, J. and SIRIGU, A. Spatial updating and neglect : a case study. *Barany Society 19th Meeting*, Sydney, August 12-14, 1996.

AMORIM, M.A., GLASAUER, S., TAKEI, Y., VIAUD-DELMON, I., SEMONT, A. and BERTHOZ A. The effect of vestibular deficit when walking a triangular path with or without vision. *Barany Society 19th Meeting*, Sydney, August 12-14, 1996.

BABALIAN, A., VIBERT, N., SERAFIN, M., MÜHLETHALER, M. and VIDAL, P.-P. Investigation of the vestibulo-oculomotor pathways in the in vitro, isolated and perfused, whole brain of guinea-pig. *Meeting of European Neuroscience*, Amsterdam, Abst. 71.28, 1995.

BABALIAN, A., VIBERT, N., SERAFIN, M., MÜHLETHALER, M. and VIDAL, P.-P. Synaptic interactions in the vestibulo-ocular pathways of guinea-pig studied in an *in vitro* whole brain preparation. *Soc. Neurosci. Abst.* 21 : 919, 1995.

BEN HAMED, S., DUHAMEL, J.-R., BREMMER, F. and GRAF, W. Representation of the central visual field and fixation-related activity in the lateral intraparietal area of macaque monkeys. *Soc. Neurosci. Abst.* 21 : 268.16, 1995.

BERTHOZ, A. and ISRAËL, I. Vestibular contribution to spatial memory. In : 19th Annual Meeting of the European Neuroscience Association, Satellite Symposium, 3-7 september 1995, Amsterdam. *Eur. J. Neurosci.*, 1995.

BILLIG, I. Étude anatomique des terminaisons nerveuses des muscles extraoculaires chez le Chat et des projections de la sensibilité trigéminal sur le cervelet et les noyaux vestibulaires chez le Rat. (Abstract), 1996.

BOUCART, M., HUMPHREYS, G. and LORENCEAU, J. Automatic access to object identity : on the importance of attention to global information, not to particular physical dimension. *J. Exp. Psychol. : Human Perception and Performance* 21 : 1995.

BREMMER, F., DUHAMEL, J.-R., BEN HAMED, S. and GRAF, W. Visual-vestibular interactions in the inferior parietal lobule of macaque monkeys. *Europ. J. Neurosci. Suppl.* 8 : 16.29, 1995.

BREMMER, F., BEN HAMED, S., DUHAMEL, J.-R. and GRAF, W. Supramodal encoding of movement space in the ventral intraparietal area of macaque monkeys. *Soc. Neurosci. Abst.* 21 : 120.10, 1995.

BUCCI, M.-P., KAPOULA, Z., EGGERT, T. and GARRAUD, L. Binocular coordination of saccades in microstrabismic and in strabismic subjects. 8th Eur. Conf. on Eye Movements, Derby (UK), 1995.

CLÉMENT, G., WOOD, S.J. and RESCHKE, M.F. Spatial transformation of the vestibulo-ocular reflex during spaceflight. *Proceedings of the 6th European Symposium on Life Sciences Research in Space*. Nordheim, Norway, 16-20 June 1996, ESA SP-390, 1996.

CORNILLEAU-PÉRÈS, V. and DROULEZ, J. Visual perception of the curvature of real objects from self-motion and object-motion. *Eur. Congress on Visual Perception*, 1996.

CORNILLEAU-PÉRÈS, V., MARIN, E., and DROULEZ, J. The dominance of static depth cues over motion parallax in the perception of surface orientation. *Eur. Congress on Visual Perception*, 1996.

DE WAELE, C., BAUDONNIÈRE, P.M., JOUEN, F., TRAN BA HUY, P. and VIDAL, P.-P. Vestibular evoked responses before and immediately after unilateral vestibular neurectomy in human. *Colloque sur le Cortex Vestibulaire*, Strasbourg, 1995.

DE WAELE, C., DIARD, J.P., TRAN BA HUY, P. and FREYSS, G. Les potentiels évoqués myogènes d'origine sacculaire (réflexe sacculo-collique) dans l'explora-

tion de la fonction otolithique. Volume d'abstracts du Colloque de la Société de Laryngologie, Paris, Octobre 1995.

DE WAELE, C., VIDAL, P.-P., BAUDONNIÈRE, P.M., JOUEN, F. and TRAN BA HUY, P. Les potentiels évoqués vestibulaires corticaux chez l'Homme. Volume d'abstracts du Colloque de la Société de Laryngologie, Paris, 1995

DE WAELE, C., CAMPOS-TORRES, A., POCHE, R., JOSSET, P. and VIDAL, P.-P. Immunocytochemical study of glial reaction in the ipsi- and contralateral vestibular nuclei of hemilabyrinthectomized rats. Soc. Neurosci. Abst. 21 : 919, 1995.

DE WAELE, C., DIARD, J.P., TRAN BA HUY, P. and FREYSS, G. Les potentiels évoqués myogènes d'origine sacculaire (réflexe sacculo-collique) dans l'exploration de la fonction otolithique. Société de Laryngologie, 1995.

DE WAELE, C., JOUEN, F., BAUDONNIÈRE, P.M., VIDAL, P.-P. and TRAN BA HUY, P. Potentiels évoqués vestibulaires corticaux. 92<sup>e</sup> Congrès d'Oto-Rhino-Laryngologie et de Pathologie Cervico-Faciale, 1995.

DE WAELE, C., CAMPOS-TORRES, A. and VIDAL, P.-P. Reduced resting discharge induced glial reactions in rat vestibular neurons following unilateral labyrinthectomy. Europ. J. Neurosci., Amsterdam, 7. 18.21, 1995.

DE WAELE, C., VIDAL, P.-P., BAUDONNIÈRE, P.M., JOUEN, F. and TRAN BA HUY, P. Les potentiels évoqués vestibulaires corticaux chez l'homme. Société de Laryngologie, 1995.

DIARD, J.P., FREYSS, G. and DE WAELE, C. Aspects statistiques des « delayed vertigos ». 92<sup>e</sup> Congrès d'Oto-Rhino-Laryngologie et de Pathologie Cervico-Faciale, 1995.

DUHAMEL, J.-R., BEN HAMED, S., BREMMER, F. and GRAF, W. The influence of attention and intended eye movements on the visual excitability of neurons in the lateral intraparietal area of macaque monkeys. Soc. Neurosci. Abst. 21 : 693.5, 1995.

GAVRILOV, V., WIENER, S., TRULLIER, O. and BERTHOZ, A. Hippocampal theta rhythm modulation during passive rotations and translations of restrained rats transported on a robot. Eur. J. Neurosci. S8 : 162, 1995.

GEORGES-FRANÇOIS, P., TSUZUKU, T., ISRAËL, I. and BERTHOZ, A. Contribution of the otoliths to the reproduction of linear displacement. Europ. J. Neurosci. 7 : 13, 1996.

GRANTYN, A., DALEZIOS, Y., KITAMA, T. and MOSCHOVAKIS, A.K. A quantitative study of saccades and slow drifts produced in response to the electrical stimulation of the superior colliculus in the cat. Eur. J. Neurosci. Suppl. 8 : 163, 1995.

GRAF, W., BREMMER, F., BEN HAMED, S., SAMMARITANO, M. and DUHAMEL, J.-R. Oculomotor, vestibular and visual response properties in the inferior parietal lobule of macaque monkeys. Soc. Neurosci. Abst. 21 : 268.17, 1995.

GRASSO, R., GLASAUER, S., TAKEI, Y. and BERTHOZ, A. Steering of locomotion : which strategy do we use ? In : Three-Dimensional Kinematic Principles of Eye-, Head-, and Limb Movements in Health and Disease, Tübingen, August 27-31, 1995.

GRASSO, R., IVANENKO, Y., ISRAËL, I. and BERTHOZ, A. Vestibular spatial memory : perception of horizontal angular displacements in 2-D trajectories. In : Barany Society 19th Meeting, Sydney, August 12-14, 1996.

GRASSO, R., IVANENKO, Y., PREVOST, P. and BERTHOZ, A. Vestibular and visual involvement in head anticipation of direction of locomotion. In : Barany Society 19th Meeting, Sydney, August 12-14, 1996.

GIERSCH, A. and LORENCEAU, J. Effects of benzodiazepine on motion integration. Perception (Suppl.), 1996.

HOUZEL, J.C. Organization, development and plasticity of cat visual callosal connexions. In : Laboratory of Zoology and Neurobiology, Bochum (Allemagne), 1995.

HOUZEL, J.C. Étude anatomo-fonctionnelle du développement de la connectivité cortico-corticale des aires visuelles 17 et 18 chez le chat. (Abstract), 1996.

ISRAËL, I. Self-controlled whole-body rotation about the three main axes : gravity and symmetry. In : Three-Dimensional Kinematic Principles of Eye-, Head-, and Limb Movements in Health and Disease. Workshop at the University of Tübingen, August 28-30th 1995.

ISRAËL, I. Rôle des otolithes dans la perception des distances parcourues. Réunion LPPA — INSEP, 19 Sept. 1995, INSEP, 1996.

ISRAËL, I. Linear path integration : what is being integrated ? Workshop on Neurology of Human Spatial Orientation, Ibiza, May 15-19, 1995.

ISRAËL, I., GEORGES-FRANÇOIS, P., TSUZUKU, T. and BERTHOZ, A. Otoliths contribution to self-driven reproduction of passive linear motion. Soc. Neurosci. Abst. 1995

ISRAËL, I., GEORGES-FRANÇOIS, P., TSUZUKU, T., GRASSO, R. and BERTHOZ, A. Reproduction active d'un déplacement linéaire passif. 92<sup>e</sup> Congrès français d'Oto-Rhino-Laryngologie et de Pathologie cervico-faciale, Paris, 1995.

ISRAËL, I., GRASSO, R., IVANENKO, Y. and BERTHOZ, A. The perception of self-motion during bi-dimensional navigation. 1st Workshop BIOMED programme « Vestibular and multisensory contribution to cortical representation of space and movement. Paris, 1996.

ISRAËL, I., GRASSO, R., IVANENKO, Y. and BERTHOZ, A. Whole-body pointing after a 2D passive transport : simultaneous and sequential combinations of linear and angular motion. Barany Society 19th meeting, Sydney, August 11-14, 1996.

ISRAËL, I., PIERROT-DESEILLIGNY, C., RIVAUD, S. and BERTHOZ, A. (1995) Parietal areas involved in visual and vestibular memory guided saccade tasks.

Parietal Lobe Contributions to Orientation in 3D-Space. Workshop at the Department of Neurology, Tübingen, May 25-28, 1995.

IVANENKO, Y., GRASSO, R., ISRAËL, I. and BERTHOZ, A. Proprioceptive and vestibular perception of linear self-motion. 2nd Meeting of Eur. Neurosci., Strasbourg, 24-28 Sept. 1996.

KAPOULA, Z., EGGERT, T. and BUCCI, M.-P. Vertical disconjugate plasticity : effect of viewing distance. Eur. Neurosci. Abst. 8, 1995.

KAPOULA, Z., BUCCI, M.-P., EGGERT, T. and GARRAUD, L. Unequal saccades in strabismics before and after exposure to aniseiconia. Neurosci. Abst. 21 : 367.7, 1995.

KERLIRZIN, Y., BERTHOZ, A., POZZO, T. and DIETRICH, G. Mise en évidence de synergies posturales au cours d'une tâche de saisie d'un objet au sol, suivie d'une tâche de construction de trajectoire. *Société de Biomécanique*, 103, 1995.

KORSHUNOV, V., KORSHUNOVA, T., WIENER, S.I. and BERTHOZ, A. Vestibular-dependent head direction cell in the Oc2MM cortex of the cat. Eur. J. Neurosci. S8 : 47, 1995.

LAMOURET, I., CORNILLEAU-PÉRÈS, V. and DROULEZ, J. Solving the aperture problem in a 3D context. Perception, 24 (Suppl. 103B), 1995.

Du problème de l'ouverture dans un contexte tridimensionnel. 2<sup>e</sup> Colloque Société des Neurosciences, 1995.

LAMOURET, I., CORNILLEAU-PÉRÈS, V., and DROULEZ, J. A computational model of the perceived velocity of moving plaids. soumis à ECVF 1996, 1996. (Abstract)

LAMOURET, I., LORENCEAU, J. and DROULEZ, J. A computational account of the perceived direction and speed of moving tilted lines. Invest. Ophthalm. Vis. Sci. 37, n° 3 : S516, 1996.

LÉONE, G., DE SCHONEN, S. and LIPSHITS, M. Is a vertical orientation of axis of symmetry always salient for human visual system ? Soc. Neurosci. Abstr., 1995.

LORENCEAU, J. The dependence of motion integration upon shape interpretation. Perception, Suppl. 24 : 29, 1995.

LORENCEAU, J., ZAGO, L. and SHIFFRAR, M. Binding motion signals across space, scales and features. Investig. Ophthalm. Vis. Sci. (Suppl.), 1996.

LORENCEAU, J., ZAGO, L. and SHIFFRAR, M. Spatial and temporal properties of motion linking. Perception (Suppl), 1996.

MARIN, E., CORNILLEAU-PÉRÈS, V. and DROULEZ, J. Integrating static and dynamic depth cues in the monocular perception of plane orientation. Perception 24, suppl. : 137A, 1995.

MILLERET, C. Plasticité des relations interhémisphériques chez les Mammifères. Mini-symposium, 1996.

MILLERET, C., WATROBA, L. and BUSER, P. A monocular occlusion induces reorganization of the visualcallosaltransfer at the boundary between cortical areas 17 and 18 in adult cats. *Eur. J. Neurosci. (Suppl) abstr.*, 1996.

PETIT, L., TZOURIO, N., ORSSAUD, C., PIETRZYK, U., BERTHOZ, A. and MAZOYER, B. Functional neuroanatomy of the human visual fixation. *Eur. J. Neurosci.* 7 : 169-174, 1995.

RIS, L., DE WAELE, C., SERAFIN, M., VIDAL, P.-P. and GODAUX, E. Restoration of the spontaneous activity in the ipsilateral vestibular nucleus after hemilabyrinthectomy in the alert guinea pig. *Soc. Neurosci., Abst.* 21.28, Lyon 14-18 Mai, 1995.

SHIFFRAR, M., PAVEL, M., and LORENCEAU, J. What is a corner ? *Investig. Ophthal. Vis. Sci. (Suppl.)* 36 : 1921, 1995.

STONE, L.S., LORENCEAU, J. and BEUTTER, B.R. Smooth pursuit of a partially occluded object. *Perception (Suppl.)*, 1996.

TAKEI, Y., GRASSO, R. and BERTHOZ, A. Path integration during locomotion on the circular path. *Neurology of Human Spatial Orientation*, Ibiza, May 15-19, 1995.

TAKEI, Y., GRASSO, R., SÉMONT, A., AMORIM, M.A. and BERTHOZ, A. Spatial memory during circular locomotion : effect of vestibular deficits. *Barany Society 19th meeting*, Sydney, August 11-14, 1996.

TRULLIER, O. Which aspects of space does the hippocampus learn ? « The Representation of Space », *European Neuroscience Programme*, 1996.

TSUZUKU, T., GRASSO, R., GEORGES-FRANÇOIS, P., ISRAËL, I. and BERTHOZ, A. Reproduction of the memorized velocity profile of a passive linear travel. *19th Annual meeting of the Eur. Neurosci. Ass.* Amsterdam, 1995.

TSUZUKU, T., ISRAËL, I., GEORGES-FRANÇOIS, P., GRASSO, R. and BERTHOZ, A. (1995) Reproduction active d'un transport linéaire passif. *2<sup>e</sup> Colloque de la Société des Neurosciences*, Lyon 14-18 Mai 1995.

WIENER, S.I., KORSHUNOV, V., GARCIA, R. and BERTHOZ, A. Inertial, substratal and landmark cue control of hippocampal CA1 place cell activity. *Eur. J. Neurosci.* 7 : 2206-2219, 1995.

WIENER, S.I., KORSHUNOV, V., KORSHUNOVA, T. and BERTHOZ, A. non-place cell responses in hippocampal CA1 complex spike cells of freely moving rats. *Eur. J. Neurosci.* S8 : 153, 1995.

#### *Organisation de réunions*

BERTHOZ, A.

— Coordinateur du colloque *Multisensory Control of Movement : Neurosciences — Robotics*, Paris CNRS, Juin 1995.

— Membre du Comité scientifique du Congrès de la Société de Physiologie, déc. 1995.



— Vestibular and multisensory contribution to cortical representation of space and movement. International workshop of the BIOMED consortium on Vestibular Perception, Paris, 1<sup>er</sup> Février 1996

— Atelier de Philosophie de l'Action et Neurosciences. Conférences Cogni-Seine, Paris, 8 Février 1996.

BUISSERET, P. Posture et Proprioception. Conférence-débat de l'Association de Strabologie, Paris-Collège de France, 1995.

CORNILLEAU-PÉRÈS, V. et LORENCEAU, J. Symposium du 2<sup>e</sup> Colloque de la Société des Neurosciences Segmentation et Groupement des Informations Sensorielles. Lyon, mai 1995.

CORNILLEAU-PÉRÈS, V. et WARREN, W. Symposium de la 8<sup>e</sup> Conférence Internationale sur la Perception et l'Action (ICPA8), Interaction between perception of self-motion, object-motion and layout, Marseille, juillet 1995.

CORNILLEAU-PÉRÈS, V., NAGEL, H.H., BOUTHEMY, P. et DROULEZ, J. Première journée du groupe de travail européen sur la segmentation des images en mouvement, dans le cadre du réseau ECVNet, avril 1995.

POUCET, B., AURISSET, J.C., BRIFFAULT, X. and ISRAËL, I. The representation of Space. 1996 ENP School, San Feliu de Guixols, Spain, avril 1996.

#### *Enseignement*

BERTHOZ, A.

— La prédiction et l'anticipation dans le contrôle du mouvement et de l'équilibre, Enseignement du Collège de France, 1995.

— DEA Sciences cognitives — EHESS — Paris VI — École Polytechnique — Univ. Toulouse III.

— DEA Neurosciences — Paris VI.

— Maîtrise de Physiologie — Pitié Salpêtrière.

— L'anticipation et la prédiction dans le contrôle du mouvement et de l'équilibre, enseignement du Collège de France, 1996.

— Università degli Studi di Roma « La Sapienza » :

- Anticipation and prediction in the control of movement and equilibrium : anticipatory mechanism in the guiding of locomotion through memorized spatial trajectories., Apr. 11, 1996.

- Contribution of memory to anticipation : the role of hippocampal formation in the planning of spatial locomotory tasks, Apr. 18, 1996.

BUISSERET, P.

— DEA de psychologie des processus cognitifs Paris V et VIII, module « Neurosciences » (20h)

— DEA de Neurosciences Paris VI, module « Vision chez les Mammifères » (10h)

CLÉMENT, G.

— Professeur à l'ISU (International Space University), Département des Sciences de la Vie.

CORNILLEAU-PÉRÈS, V.

— DEA Sciences cognitives — « Perception et Action », EHESS — Paris VI — École Polytechnique.

DE WAELE, C.

— Équilibre et Regard. Maîtrise de Sciences biologiques et médicales (Responsables : A. Berthoz et E. Vitte) (6 h)

DROULEZ, J.

— DEA Sciences cognitives — « Perception et Action », EHESS — Paris VI — École Polytechnique.

— Maîtrise d'Optique Physiologique, « Génération & Perception du mouvement », 1995 et 1996

GRAF, W.

— Enseignement DEA

HANNETON, S.

— Assistant-Moniteur Normalien, chargé de travaux pratiques et travaux dirigés de Chimie à l'Université de Marne la Vallée.

ISRAËL, I. « Possibilités de diagnostic des fonctions otolithiques ». Équilibre et Regard, Certificat de Maîtrise de Sciences biologiques et Médicales, CHU Pitié Salpêtrière, 1996.

MILLERET, C.

— « Fondements anatomo-fonctionnels de l'amblyopie strabique », Hôpital Necker-Enfants malades : cours de 2<sup>e</sup> année d'orthopsie (2 h).

— Université Paris VI : Cours de Maîtrise. Module de Neurosciences des Systèmes Intégrés « Mécanismes neurobiologiques de la perception visuelle » (12h). 1995 et 1996.

VIDAL, P.-P.

— Responsable du module « Le Système Vestibulaire », DEA de Neurosciences de Paris 6 (10 h).

— Chargé de cours de DEA (4 h), Universités Bordeaux et Strasbourg.

VIBERT, N.

— Université Paris 7, DEUG SNV 2, Travaux Pratiques du Module de Physiologie Animale de seconde année (60 h).

*Conférences sur invitation*

BERTHOZ, A.

— The neural basis of gaze control : towards a dynamic theory of perception and action. The 1995 F.C. Donders Lectures, 1995.

— Decision in the perception and control of movement, Colloque Médecine et Recherche, Fondation Ipsen, 1995.

— Exposé introductif au Colloque Vision and Posture IV

— Intégration multisensorielle dans le contrôle du regard et de la mémoire spatiale. Colloque franco-japonais CNRS-RIKEN en Neurosciences, Paris, 1995.

— Actualité cognitive de la Phénoménologie : les défis de la Naturalisation — Partie II : Perception, Mouvement et Temporalité, (Président de session), Bordeaux, Oct. 1995.

— Cohérence dans le traitement des informations sensorielles. Université d'automne : « Autisme : actualités et Perspectives », Aussois, Oct. 1995.

— Les nouveaux modes de communication scientifique en neurosciences. Réunion du Groupe Thélème « Incidence des Technologies nouvelles de communication dans l'enseignement supérieur », Fondation Hugot du Collège de France, Paris, Nov. 1995.

— Le problème des référentiels et celui de la cohérence dans la perception de l'espace et le contrôle du mouvement. Ateliers interdisciplinaires du Centre d'Analyse des Savoirs Contemporains : « Philosophie de l'action et Neurosciences », Strasbourg-Paris, Déc. 1995.

— De la tête aux pieds. 3<sup>es</sup> journées de Posturopodie, Espace Chaillot-Galliera, Paris, 27-28 Janvier 1996.

— La vidéonystagmographie : nouvelle évaluation clinique des mouvements oculaires. Introduction. Nouvelles approches diagnostiques des vertiges, Paris Pitié-Salpêtrière, 17-18 Mai 1996.

— Bases neuronales du contrôle du regard et des fonctions vestibulaires : apports de la TEP et de l'IRMf. Ateliers CogniSeine : « Fonctions cérébrales : Apports de l'imagerie », 1996

— Imagerie cérébrale et Neurosciences. Colloque « Informatique du contenu, Imagerie médicale, Neurosciences », Centre des Hautes Etudes Internationales d'Informatique Documentaire (CID), Février 1996.

— Introduction à la physiologie du cortex vestibulaire. Colloque « Nouvelles approches diagnostique des vertiges », Pitié-Salpêtrière, Paris, 17-18 Mai 1996.

— Sensory motor integration in postural control : Development of orientation in space, EBBS Workshop « Development of postural control », Groningen (NI), Juin 1996.

— Contribution of the vestibular system and multisensory integration in spatial memory during navigation. School of the European Neuroscience Programme « The representation of space », San Feliu de Guixols (Spain), Avr. 1996.

— Bases neuronales un contrôle du regard et des fonctions vestibulaires : apports de la TEP et de l'IRMf. Ateliers CogniSeine « Fonctions cérébrales : apports de l'imagerie », Paris, Mai 1996.

— Servier lecture, Montréal, Juin 1996

— The control of Gaze, 1<sup>er</sup> congrès mondial des Neurosciences Pan-Asiatiques (conférence plénière), 1996

BUISSERET, P.

— Déficiences visuelles : supports fonctionnels et projets de vie. Plasticité du système visuel : développement et multisensorialité de l'Association des Psychologues spécialisés pour handicapés de la vue, 17 Juin 1995.

— Sensibilité cervicale et développement visuel. Association Française de Strabologie, Paris-Collège de France, 1995.

CORNILLEAU-PÉRÈS, V. Perception de l'orientation d'un plan à partir d'indices visuels statiques et dynamiques. Essilor, Avr. 1996.

DROULEZ, J. Prédiction et programmation des mouvements. Institut Frederik R. Bull, Janv. 1996.

GRAF, W. — The modulation of visual processing in posterior parietal cortex by attention and eye movements. Parietal lobe contribution to orientation in 3D-space, Workshop at the University of Tubingen (Germany), Mai 1995.

GRANTYN, A. Contrôle des mouvements d'orientation par des neurones du système tecto-réticulaire : aspects révélés par des études morpho-fonctionnelles. Lab. de Biologie et Physiologie du Comportement, Faculté des Sciences de Nancy I, Janv. 1996.

ISRAËL, I. Multi-sensory aspects of path integration, Center for Visual Science 20th symp. : « Neural control of spatial behavior », Rochester, N.Y., June 19-22, 1996.

ISRAËL, I. Spatial navigation in humans. The Technion, Israël Institute of Technology (Prof. T. J. Zeevi), Jan. 1996.

ISRAËL, I. Role of the otoliths in the perception of travelled distances. Weizmann Institute (Prof. T. Flash), Jan. 1996.

MILLERET, C. Connexions callosales visuelles et plasticité. Laboratoire de Neurobiologie et des Restaurations fonctionnelles, Marseille, 1996.

TRULLIER, O. Which aspects of space does the hippocampus learn? Europ. Sci. Foundation Winter School, San Feliu de Guixols, Spain, 1996.

VIAUD-DELMON, I., La psychopathologie cognitive confrontée à l'opposition catégoriel/dimensionnel, Congrès annuel de Psychiatrie biologique, Limoges, 1995.

VIAUD-DELMON, I., SAMSON, S., HASBOUN, D. and BAULAC, M. The role of medial temporal lobe structures in subject-ordered memory tasks. Proceedings of the XXVI International Congress of Psychology, Montréal, 1996.

VIDAL, P.P.

— New data about plasticity of callosal transfer of visual information in the adult cat. Istituto di Fisiologia Umana, Vérone, 1995.

— « Le Cortex Vestibulaire » (organisateurs : M. Collard et M. Jeannerod, Strasbourg, Octobre 1995.

— « Combined in vivo and in vitro study of the vestibular system », Université de Fribourg (Suisse), Séminaire de Neurobiologie, Janvier 1996.

— « Vestibular Adaptation » (organisateur : V. Honrubia) UCLA, Los Angeles, Mai 1996.

WIENER, S.

— Comparative study of rat forebrain areas with neuronal discharge correlates related to spatial representations. ENA satellite symposium, Amsterdam, 1995.

— Brain structures implicated in spatial navigation. Europ. Sci. Foundation Winter School, San Feliix de Guixols, Spain, 1996.

— Spatial, behavioral and sensory correlates of hippocampal discharges in behaving rats. Neurologie, Hôpital Grosshadern, Munich, Germany, 1996.

— Réseau Human Capital and Mobility, Sardaigne, 1996.

### *Rapports*

CLÉMENT, G. and COHEN, B. Integrated protocol for the vestibular experiments aboard Neurolab : Adaptation to Linear Acceleration in Space (ATLAS). Lab de Physiologie de la Perception et de l'Action, CNRS/Collège de France and Neurophysiology Department, Mount Sinai School of Medicine, (eds), Paris, New York, 45 pages, 1995

CLÉMENT, G., DENISE, P., RESCHKE, M.F. and WOOD, S.J. Eye movements and motion perception induced by off-vertical axis rotation (OVAR) at small angles of tilt after spaceflight. Experiment Proposal for Ground-Based and Small Payloads Research in Space Life Sciences. Space Physiology and Countermeasures Program. NASA Research Announcement NRA 96-OLMSA-01A. Lab de Physiologie de la Perception et de l'Action, CNRS/Collège de France (ed), Paris, 45 pages, 1996

CORNILLEAU-PÉRÈS, V., MARIN, E. and DROULEZ, J. Perception de l'orientation d'un plan à partir d'indices statiques et dynamiques. Rapport de collaboration avec la société ESSILOR, 1996.

FRÉGNAC, Y. LORENCEAU J. and BRINGUIER V. (1995). Plasticité synaptique et représentation relationnelle impliquée dans les mécanismes corticaux de la perception visuelle. Contrat MRT n° 91C 0953 (1991-1994), 1995.

ISRAËL, I. « Validation » de l'Eyeputer, dans : Rapport d'activité CNES (A.Berthoz), 1995-96.

ISRAËL, I. Extended duration orbiter medical project (EDOMP). dans Rapport d'activité CNES (A.Berthoz), 1996-97.

KAPOULA, Z., COLLEWIJN, H., INCHINGOLO, P. and DEUBEL, H. Oculomotor plasticity in relation to binocular vision and strabismus. Final Report, Contrat. SCIENCE SCI\*-CT91-0747, 1995.

KAPOULA, Z. Plasticité oculomotrice chez des sujets normaux et chez des patients présentant un strabisme. Rapport final, Contrat INSERM/CRAMIF, 1995.

LORENCEAU, J. Segmentation et intégration de mouvements visuels et stratégies oculo-motrices. Bourse OTAN, 1995.

MILLERET, C., BERLUCCHI, G., INNOCENTI, G.M., BERBEL, P., BELTRAMELLO, G. and BONOEFFER, T. (1996) Plasticity of the interhemispheric relations in the adult mammals. Rapport annuel 1/ Contrat Capital Humain et Mobilité N° ERBCHRXCT940507. 1-10 (Abstract)

PAPAXHANTIS, C., POZZO, T., MCINTYRE, J. and BERTHOZ, A. Effect of gravity on the control of vertical arm pointing movements. Rapport EuroMir 94, ESA/ ESTEC, Nordwijk, Netherlands, 1996.

VIBERT, N. and VIDAL, P.-P. Rapport final d'étude pour les Laboratoires Pierre Fabre. Étude in vitro des effets de l'acétyl-leucine (tanganyl) sur les neurones du noyau vestibulaire médian du cobaye, Paris ; Laboratoire de Physiologie de la Perception et de l'Action, pp. 20, 1995.

#### *Participation à l'organisation de la recherche et à la recherche clinique*

BERTHOZ, A.

— Membre du Jury d'admission CR1 au CNRS

— Coordinateur d'un consortium européen sur le Contrôle multisensoriel du Mouvement (Neurosciences — Robotics — MUCOM-Esprit II Basic Research), Paris CNRS, Campus Michel-Ange, Juin 1995.

— Co-responsable du « Réseau régional de Cogniscine » du programme Cognisciences du CNRS.

— Membre du Conseil d'Établissement du Collège de France.

— Membre du Groupe de travail ministériel (MSER) pour l'Évaluation de la Recherche Spatiale, Décembre 1994-Mars 1995.

— Co-responsable, avec C. Thinus-Blanc, M. Borillo, M. Denis, d'un « Axe Thématique National » du Programme Cognisciences sur « La représentation interne de l'espace ».

— Avec V. Cornilleau-Pérès, membre du « Réseau d'Excellence Européen » sur « La vision par ordinateur » du programme ESPRIT.



— Avec B. Soumireu-Mourat et M. Ito, Organisateur du Colloque franco-japonais CNRS-RIKEN en Neurosciences, Paris, 1995.

— Membre du Comité scientifique du Congrès de la Société de Physiologie Strasbourg, Décembre 1995.

— Président des 3<sup>es</sup> journées de Posturologie, Espace Chaillot-Galliera, Paris, 27-28 Janvier 1996.

BUISSERET, P.

— Membre du Concours de recrutement externe des Assitants Ingénieurs pour l'Éducation nationale, 1995.

— Membre de la Commission Régionale d'Action Sociale du CNRS Paris B, 1995, 1996.

— Membre du Conseil de Surveillance de la Restauration Sociale, pour le CNRS Paris B. 1995, 1996.

DE WAELE, C.

— Responsable de la recherche clinique au Service ORL de l'hôpital Lariboisière (Paris).

KAPOULA, Z.

— Coordinatrice scientifique du contrat de jumelage Science intitulé « Oculomotor plasticity in relation to binocular vision and strabismus ». Organisme : CEE, Commission XII, Science Research and Development.

MILLERET, C.

— Assesseur au Comité National des Universités, section 69 : Neurosciences.

— Membre de la Commission des Spécialistes d'Établissement, Collège de France.

— Coordinateur d'un réseau européen Capital Humain et Mobilité « Plasticity of the interhemispheric relations in adult mammals ».

— Membre suppléante de la Commission 26 du CNRS.

VIDAL, P.-P.

— Membre fondateur et membre du comité de pilotage de l'« European Biological Research Association ».

#### *Activités de diffusion « Grand Public »*

BERTHOZ, A. Réalisateur d'un film — Production Vidéoscope — Université de Nancy — Collège de France, « L'homme qui bouge » (52'), 1995.

ISRAËL, I. La mémoire du déplacement. Pour la Science, 216 : 35, 1995.

#### *Thèses et Diplômes*

BILLIG, I. Étude anatomique des terminaisons nerveuses des muscles extraoculaires chez le Chat et des projections de la sensibilité trigéminal sur le cervelet

et les noyaux vestibulaires chez le Rat. Doctorat d'État, Université Paris IX-Orsay, Janv. 1996

CAMBON, C. Morphologie des axones calleux visuels chez le chat adulte, stage de maîtrise (direction : Ch. Milleret), 1995.

CAMPOS-TORRES, A. Réaction astrocytaire induite dans les noyaux vestibulaires de rat après labyrinthectomie unilatérale, stage DEA Neurosciences (Pr. M.-J. Besson). Paris : Université Paris VI.

GOB, N. DEA Sciences cognitives. Université Paris VI — EHESS, 1995.

HOUZEL, J.-C. Organisation anatomo-fonctionnelle, développement et plasticité des connexions inter-hémisphériques visuelles entre les aires corticales primaires du Chat. Doctorat d'état, Université Paris VI, Janv. 1996.

KAPOULA, Z. Le contrôle cognitif, perceptif, volontaire et adaptatif de la saccade oculaire. Diplôme d'Habilitation à diriger des recherches, Université Paris VI, 14 février 1995.

LÉONE, G. Systèmes de référence, détection des symétries et transformations spatiales. Doctorat, Université Paris VI, Sept. 1995.

LOBEL, E. Étude des projections corticales vestibulaires chez l'homme sain en imagerie cérébrale par résonance magnétique. DEA Sciences cognitives (reçu 1<sup>er</sup> à la session de printemps), 1995.

TRULLIER, O. DEA Robotique, Juillet 1995.

PETIT, L. Anatomie fonctionnelle de la saccade oculaire horizontale chez l'homme sain par tomographie par émission de positons. Thèse de l'Université Paris VI, 1995.

WATROBA, L. Plasticité des connexions callosales visuelles chez le chat adulte et au cours du développement : rôles de l'expérience visuelle et de la microglie, stage D.E.A. Neurosciences (Pr M.J. Besson), Paris Université Paris VI, pp. 30, 1995.

WIENER, S.I. Bases neuronales de la représentation de l'espace. Habilitation à diriger des recherches, 31 Mai 1995.

#### *Contrat de coopération internationale*

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

#### *Activités diverses*

— L'équipe de Psychophysique de la Vision et du Mouvement coordonne depuis 1992 un Atelier intitulé « Segmentation et Groupement Perceptif » dans le cadre du réseau régional CogniSeine (programme Cognisciences du CNRS). Cet atelier regroupe une dizaine de chercheurs de différentes disciplines (psychophysique, neurophysiologie, robotique). Ses activités comprennent des réunions

bimensuelles, des visites de laboratoire, l'organisation de symposium et de séminaires, et un projet de livre.

— Le Laboratoire participe au Réseau d'Excellence Européen ECVNet. Dans le cadre de ce projet il s'est équipé d'un serveur Web, et sert de « nœud » de contact entre les laboratoires anciennement partenaires du projet MUCOM et le réseau ECVNet.