

Physiologie de la perception et de l'action

M. Alain BERTHOZ, professeur

Généralités

Unité de la perception et conscience du corps

I. INTRODUCTION

Le cours a tenté d'argumenter l'idée que la conscience du corps exige que soit constituée une perception cohérente à partir de l'extraordinaire diversité des codages sensoriels, des multiples modèles internes du corps et du monde matériel. La conscience d'un corps exige donc un travail de synthèse cérébrale à partir de ce corps éclaté. J'ai essayé de suggérer que la conscience du corps n'est pas construction d'une représentation abstraite du corps. La thèse du cours a été que la conscience du corps est construite par l'action, est toujours conscience d'une intention d'action, d'un souvenir d'action, d'une imagination d'action, d'une perception d'action. La conscience du corps est donc d'abord construction d'un corps unique, à la fois objet et agent, objet et sujet.

Illusions

L'étude des illusions est intéressante pour comprendre les mécanismes de la construction d'une cohérence perceptive. Nous avons d'abord examiné plusieurs illusions visuelles, et en particulier celles des « chambres de Ames » qui soulignent le fait que le cerveau interprète les informations visuelles en faisant des hypothèses de symétrie et de rigidité. Mais nous avons surtout insisté sur les illusions kinesthésiques qui impliquent la représentation du corps. Par exemple les illusions induites par les vibrations appliquées aux muscles, etc.

Une expérience de notre laboratoire a servi pour donner un exemple du caractère ambigu des informations sensorielles et décrire une méthode d'objectivation des processus mentaux associés à la conscience du corps. Cette expérience consiste à mettre un sujet sur un tabouret tournant et à faire tourner très lentement

le corps du sujet en maintenant sa tête immobile. Le mouvement objectif est un mouvement du corps, et le sujet a une perception tout à fait impressionnante, irrépressible, de rotation de sa tête. Associé à ce percept illusoire, on peut mesurer un mouvement de l'œil. Le regard est entraîné non pas par un réflexe mais par le percept.

Nous avons ensuite discuté la différence entre illusion et hallucination : la première est toujours issue d'une interprétation d'un stimulus sensoriel présent dans le monde physique ; la seconde est produite par le cerveau de façon endogène et projetée sur le monde physique. Mais une illusion peut aussi résulter de l'ambiguïté entre une sensation et une représentation interne.

Les troubles de la connaissance du corps

Les troubles observés chez des patients par suite de lésions cérébrales peuvent aussi nous indiquer des mécanismes fondamentaux de la conscience du corps. Un premier exemple est celui de l'auto-topo-agnosie, une méconnaissance de la topographie du corps, de soi-même. Les malades peuvent perdre la capacité de localiser leurs membres sur leur corps, ou penser qu'ils ont perdu un membre. Ces déficits peuvent être limités au corps humain. Le sujet peut parfois être incapable de désigner les parties de son propre corps mais reconnaître les parties des corps des animaux, ou celles d'un fauteuil. D'autres malades ne peuvent pas désigner les parties du corps si on les leur montre sur une poupée mais peuvent les reconnaître sur leur propre corps, etc., d'autres ne peuvent pas désigner les parties de leur corps mais peuvent désigner des objets attachés à ces parties. L'analyse de la localisation des lésions permet, grâce à ces dissociations, de suggérer une répartition des fonctions d'identification des parties du corps.

Ces déficits suggèrent que le schéma corporel est décomposé en de multiples représentations, qui ne sont pas nécessairement « topographiques ». Il a été, par exemple, suggéré qu'il existe plusieurs niveaux de représentation : des représentations propositionnelles, sémantiques, lexicales ; ou des représentations visuo-spatiales du corps comme le codage de la position relative des parties du corps (le nez au milieu du visage), la proximité (le nez à côté des yeux), ou les frontières entre les parties ; ou encore un système de référence qui donnerait des informations sur les positions relatives des parties du corps en relation avec l'espace extérieur (le schéma corporel au sens de Head) ; enfin, un quatrième niveau, celui de la représentation des programmes moteurs eux-mêmes avec, à un niveau plus symbolique, une connaissance de l'usage fonctionnel des parties du corps.

Le caractère multiple, mais aussi flexible, du schéma corporel est attesté par de nombreux faits cliniques et expérimentaux. Par exemple, des personnes ont parfois la perception d'un membre supplémentaire. Elles voient trois mains, trois jambes, etc. plusieurs oreilles. Et il ne s'agit pas de bras fantômes ! Une malade éprouvait la séparation de son corps en deux ; lorsqu'elle se levait, elle avait

parfois l'impression que seule la partie droite de son corps commençait à marcher alors que la partie gauche restait sur le banc. C'était, en quelque sorte, une mémoire correspondant à un état réel des sensations et du corps, et non pas une création ex-nihilo comme dans le cas des hallucinations. L'analyse d'enregistrements par magnéto-encéphalographie et EEG suggère que ce qui est perturbé chez cette malade, c'est la ré-actualisation de la perception de la position de la main lorsqu'on la déplace. Une autre source de perturbation pourrait venir de l'aire motrice supplémentaire, surtout de l'aire pré-AMS qui aurait été lésée. L'illusion corporelle peut venir d'un déficit de boucles internes, dites de ré-afférence, d'un ordre moteur, et pas simplement d'un conflit sensoriel. Il y aurait donc une curieuse cohabitation de l'ancienne perception et de la nouvelle. La difficulté de réactualisation pourrait être due à une difficulté de comparaison des informations des deux hémisphères.

Nous avons aussi examiné un autre trouble de la connaissance du corps, l'héautoscopie, c'est-à-dire la perception d'un double de soi-même. Cette hallucination, également appelée spéculaire, fut commentée par Aristote et est décrite dans les textes médiévaux et de la Renaissance. Ce phénomène devint un sujet important pour les auteurs romantiques : Franz Schubert lui consacra un sonnet, Dostoïevski un roman.

L'héautoscopie se présente sous plusieurs formes. Tout d'abord des hallucinations, très rares, des organes internes du corps. Dans la manifestation la plus fréquente, le patient perçoit un double dans la même pièce où il se trouve, à quelque distance. Le double se présente avec une taille normale et est animé de mouvements ; il copie les mouvements de l'observateur. On l'appelle « l'héautoscopie externe ».

Une forme particulière d'héautoscopie se traduit par des hallucinations visuelles, comme la précédente, mais elles sont associées avec des sensations vestibulaires, reliées cette fois au « je » ou au « moi », produisant une dissociation de l'image du corps. Cette héautoscopie visuo-vestibulaire est due dans son nom aujourd'hui à des déficits ou des hyper-activités d'une zone particulière du cerveau, le cortex pariéto-insulaire, dont notre laboratoire a étudié récemment la localisation par enregistrement de l'activité métabolique cérébrale grâce à l'imagerie magnétique nucléaire. Les patients qui ont ce type d'héautoscopie, souvent atteints d'une épilepsie à foyer temporo-pariétal, sont couchés par exemple sur leur lit, et se perçoivent en même temps en train de se regarder du plafond. Ces formes d'héautoscopie se rencontrent dans le cas d'épilepsie focale temporale.

L'héautoscopie peut être partielle et n'impliquer que certaines parties du corps, (particulièrement les membres) qui sont perçues dans des positions bizarres. Dans une autre sorte d'héautoscopie, le patient rencontre dans la rue une autre personne, une vraie personne, et il voit en lui son double : il s'agit donc d'une illusion. Enfin, l'héautoscopie peut être plus proche des sensations somatiques : c'est le

double somatique. Le sujet perçoit la moitié ou la totalité de son corps dédoublée, mais cette fois sans la voir.

Les bases neurales de l'héautoscopie sont complexes. Nous les avons esquissées très rapidement.

Nous avons terminé ce cours par l'analyse du symptôme de Capgras. Les patients considèrent que leurs proches, leurs parents, leurs familiers sont des imposteurs. Ils peuvent même dire que ces personnes ressemblent à leur père, mais ne sont pas vraiment leur père. L'interprétation la plus classique du syndrome de Capgras est freudienne. En réalité, une interprétation neurologique est possible. Ce syndrome pourrait être dû à des dysconnexions calleuses des deux hémisphères. Il a aussi été proposé qu'il serait dû à un déficit de la mémoire, une dissociation entre le visage vu et celui qui a été mémorisé, indépendamment de la valeur émotionnelle. Une autre hypothèse serait que les informations sur le visage, codées sur le lobe temporal dans les neurones qui reconnaissent un visage, ne sont pas mises en correspondance avec les zones du système limbique, comme l'amygdale, qui affectent au visage une valeur émotionnelle et de familiarité. Le sujet douterait de l'identité des personnes qu'il voit. Il reconnaîtrait leur visage mais lui trouverait quelque chose d'étrange et de non familier. L'hypothèse d'une dysconnexion entre les structures du lobe temporal qui participent à la reconnaissance des visages est appuyée par la démonstration récente chez le singe de connexions fonctionnelles bi-directionnelles entre les aires inféro-temporales et le système limbique. Un déficit dans les échanges entre ces structures pourrait expliquer le syndrome. Il ne s'agit toutefois, pour le moment, que de conjectures.

Le membre fantôme

Nous avons ensuite évoqué un phénomène particulier : le membre fantôme, devenu depuis quelques années un modèle pour les recherches sur la conscience du corps. Environ 90 % des patients dont un membre est sectionné ressentent un membre fantôme, taux atteignant près de 100 % si une douleur a précédé l'opération ou après une amputation prévue de longue date. Les fantômes sont moins fréquents chez les enfants en bas âge : seulement 20 % des enfants de moins de 2 ans, 25 % de ceux qui ont entre 2 à 4 ans, 60 % entre 4 et 6 ans et 75 % entre 6 et 8 ans ressentent un fantôme, ce qui évidemment suggère que l'apparition du fantôme accompagne la constitution d'un schéma corporel et la corticalisation. Il y a des fantômes congénitaux.

Le fantôme n'est perçu que pendant quelques jours ou semaines et disparaît de la conscience graduellement. Lorsque le fantôme disparaît de la conscience, il se téléscopie parfois, c'est-à-dire que le bras, par exemple, devient progressivement plus petit jusqu'à ce qu'il ne reste que la mémoire de la main. Il peut parfois persister pendant quelques dizaines d'années ; quelques patients peuvent, en effet, évoquer le membre fantôme malgré sa disparition par une concentration intense, ou en frottant le moignon du membre qui a été coupé. On a pu l'évoquer par

stimulation électrique du moignon d'un patient. On trouve des fantômes dans toutes les parties du corps : les bras, les jambes, la poitrine, le visage, le colon, les viscères et même des douleurs d'ulcères après gastrectomie partielle ; des éjaculations et des érections fantômes peuvent intervenir chez des patients dont le pénis a été enlevé. Le fantôme peut bouger avec des mouvements volontaires ou involontaires du moignon. Ainsi, un malade considérait qu'il lui était beaucoup plus aisé de serrer avec sa main fantôme que lorsque le même mouvement était exécuté avec la main saine. On a décrit aussi une « syncinesthésie » d'opposition : la main fantôme s'ouvre manifestement si la main contraire est contractée. L'imagination d'un mouvement peut provoquer l'apparition du fantôme.

Pour expliquer l'origine du membre fantôme, une théorie a été proposée, qui s'oppose à l'idée d'un schéma corporel flexible : une matrice de neurones pour tout le corps, qui serait génétiquement produite. Elle serait constituée par un réseau neuronal distribué, précâblé par les gènes, mais ouvert aux influences de l'expérience. Ce réseau inclurait la formation réticulée, le système sensoriel périphérique et central, le thalamus, les inférences vestibulaires vers le système limbique, et les régions corticales qui sont importantes à la fois pour la réception des informations sensorielles, mais aussi, d'une façon générale, pour le contrôle du mouvement. Les phénomènes fantômes seraient principalement dus à une activité persistante de composantes de cette neuro-matrice après la section. On voit que cette proposition ne règle évidemment pas la question et qu'elle est au fond assez floue. Pour certains, le cortex somato-sensoriel jouerait un rôle essentiel dans ce phénomène. Il se produirait un véritable envahissement de la région corticale attribuée normalement à la main manquante par les neurones thalamo-corticaux qui viennent du voisinage. Toutefois, comme le montrent des études récentes de stimulation du thalamus, la production du membre fantôme est peut-être aussi due à des phénomènes de plasticité, de réorganisation centrale, qui concerneraient le thalamus.

Modèles internes

Le concept de schéma corporel avait été proposé par des neurologues et la nature de ce « schéma » reste mystérieuse. L'utilisation en neurosciences de concepts issues des sciences de l'ingénieur conduit aujourd'hui les auteurs à proposer un concept moderne pour désigner non plus une, mais de nombreuses implémentations neuronales du schéma corporel. Ce concept est celui de « modèle interne ». Cette expression recouvre plusieurs mécanismes.

Il y a d'abord l'idée que nous avons peut-être des modèles internes du corps dans la moelle épinière. Le fait qu'une grenouille spinale, n'ayant aucun cerveau, soit capable d'atteindre avec l'un de ses membres un point de l'espace unique à partir d'une variété de positions a été récemment pris comme preuve de la présence, dans la moelle, de circuits qui représentent au moins une partie des propriétés mécaniques de ce membre.

On trouve ensuite l'idée de modèle interne dans les problèmes d'intégration multi-sensorielle. Ces différentes informations ne seraient pas simplement combinées de façon linéaire dans le cerveau, mais seraient traitées par des opérateurs que les ingénieurs appellent des filtres de Kahlman. Ces filtres sont des estimateurs d'état qui ont en même temps des propriétés de prédiction et se comportent donc comme des modèles internes de l'état du corps en fonction de son état passé. De nombreuses versions récentes de ces modèles internes ont été proposées.

Un autre exemple est celui du contrôle de la force. Ainsi, pour saisir une fraise sans l'écraser, il a été suggéré que le cerveau ne mesure pas seulement la pression des doigts sur la fraise avec des capteurs sensoriels en régulant la force en continu, ce type de régulation ne donnant pas la finesse nécessaire. Un modèle interne des doigts serait alors utilisé pour produire une force, avec une prédiction des propriétés de compliance de l'objet manipulé.

Nous avons aussi cité l'expérience dite du « garçon de café ». Lorsqu'un enfant attrape un objet lourd, après l'âge d'un an il peut produire une force anticipatrice qui lui permet de saisir l'objet sans plier le bras. La présentation d'un objet de même taille, mais vide, induit un mouvement qui montre que le cerveau a réalisé une prédiction de la force. La même observation peut être faite lorsqu'un sujet attrape une balle. Le cerveau produit, quelques centaines de millisecondes avant l'impact, une force qui est exactement celle qui est nécessaire pour compenser la force de la balle. Ceci prouve que non seulement le cerveau dispose d'une capacité de prédire la dynamique de l'objet et d'un modèle interne du bras, mais qu'il peut, dans le cas d'une balle, prédire également l'influence de la gravité sur l'objet. Nous avons décrit une expérience faite récemment en microgravité au cours du vol Neurolab en coopération avec un laboratoire italien, dans le cadre du laboratoire européen que nous avons créé. Le but de l'expérience était d'observer les réadaptations qui sont induites lorsque la gravité est absente et que les modèles internes de la mécanique newtonienne ne sont plus utiles.

Le cerveau utiliserait aussi des modèles internes, dits projectifs (forward models), qui permettraient de simuler les trajectoires des membres, pendant un geste de préhension par exemple. Des données récentes, obtenues chez l'homme grâce à l'imagerie par résonance magnétique, confirment les propositions anciennes d'un rôle fondamental du cervelet dans cette anticipation.

Dans cette idée, le cortex cérébral donnerait l'ordre de faire le mouvement du doigt, le doigt étant l'objet contrôlé ; le cortex moteur recevrait une information en feedback pour les sens à travers un signal de retour sensoriel, mais le cervelet recevrait aussi une copie interne de l'ordre moteur et, comme ces neurones constitueraient un modèle interne du corps, il est possible ici de modéliser l'effet de l'ordre moteur sur ce modèle interne sans passer par la boucle externe. L'idée est donc qu'en parallèle avec le mouvement exécuté, le cerveau par l'intermédiaire du modèle interne du cervelet, dispose d'une capacité de simuler le mouvement et de prédire la trajectoire sans faire appel au monde extérieur. Dans cette

hypothèse, le cervelet est un contrôleur en « feed-forward » qui agit en parallèle avec le contrôleur du cortex qui est un contrôleur en « feedback ». Lorsque le mouvement est parfait, le modèle interne du cervelet contient une représentation dynamique inverse parfaite des membres. L'apprentissage consiste donc à jouer sur ces modèles internes pour permettre de simuler le mouvement.

Une extension de ce principe a été proposée pour expliquer le fonctionnement du cortex frontal et son rôle dans la planification consciente du mouvement. Le cortex pré-frontal agirait comme contrôleur du cortex pariéto-temporal ou du cortex pariétal supérieur dans lequel existeraient aussi des modèles internes du corps. Dans cette perspective, les concepts ne sont que de simples objets mentaux, comme les membres le sont pendant un mouvement. Il n'y aurait alors, d'après l'auteur de cette théorie, pas de distinction entre le mouvement et la pensée une fois que ceux-ci sont encodés dans la circuiterie neuronale du cerveau.

L'ontogenèse de l'unité de l'objet

La conscience du corps exige son identification par rapport à l'espace extérieur et aux objets qui nous environnent ou que nous manipulons. Pour mieux en comprendre les mécanismes, il est intéressant d'en comprendre le développement chez l'enfant. Nous avons examiné les théories de Piaget sur l'ontogenèse de la permanence de l'objet. Piaget distingue dans la construction du réel de l'enfant plusieurs stades : tout d'abord jusqu'à trois mois, c'est-à-dire au cours des premiers stades, l'enfant ne manifeste aucune conduite spéciale par rapport aux objets disparus. Ce que reconnaît l'enfant, dit Piaget, c'est sa propre réaction avant que ce soit l'objet comme tel. Mais, à ce stade, le monde n'est pas encore extérieur à ces actions. Par contre au stade 3, entre 3 et 6 mois, l'enfant coordonne l'univers visuel et tactile, dit-il et on voit alors apparaître des conduites intermédiaires qui permettent de passer du simple tableau perçu à la notion d'objet permanent. Il distingue aussi un stade qu'il appelle la construction d'un tout visible à partir de fractions de l'invisible. Ceci intervient, dit Piaget, lorsqu'il y a, par exemple, capacité pour l'enfant de supprimer des obstacles qui empêchent la perception. Toutefois, à ce stade, l'enfant ne dissocie pas encore les choses ; il n'a que ce que Piaget appelle « un schème d'assimilation » englobant en un acte donné la perception extérieure et les perceptions internes (kinesthésiques, affectives etc.). L'univers de l'enfant n'est donc composé que de tableaux qui « sortent du néant au moment de l'action pour y retourner avec son extinction ». Entre 8 et 10 mois, l'enfant commence à rechercher l'objet caché derrière un écran, mais il ne conçoit la place de l'objet qu'au dernier endroit où il a été caché. L'objet n'est alors pas encore quelque chose qui se déplace, il est une réalité à disposition dans un certain contexte. Le cinquième stade est alors fort intéressant : en effet, l'enfant y tiendrait compte des déplacements successifs de l'objet. Ce stade serait marqué par la découverte par l'enfant du fait que l'objet est dans la dernière position qu'il a occupée. C'est au sixième stade que se résout le problème des déplacements invisibles ; on va, par exemple, mettre un objet

sous une couverture. Le corps propre devient, à ce stade conçu, comme un objet. L'enfant finit en quelque sorte par retourner entièrement sur son univers initial ; il est capable de considérer que son corps est un objet, la main touchante est à la fois touchée.

Piaget associe l'évolution de ces stades à un passage, dit-il, d'un égocentrisme intégral et inconscient d'un univers qui serait essentiellement, finalement centré sur le corps et à partir du corps, à la construction de systèmes de référence qui pourraient être à la fois des systèmes de référence liés à l'objet ou des systèmes de référence autres que le corps propre, qui seraient des systèmes de référence dans le monde. Il fait à ce moment-là une petite critique de Poincaré.

Les bases neurales de la reconstruction de l'objet

L'examen des troubles de la reconstruction des objets lors de lésions du système nerveux chez l'homme fournit de précieuses indications sur les localisations de cette fonction ; Nous avons donc résumé les données de la littérature de neuropsychologie en ce qui concerne notamment les lésions du lobe temporal.

L'imagerie par IRM a permis d'affiner et de confirmer ces données cliniques. Elle a révélé une dissociation entre les structures du cerveau impliquées dans la représentation des visages (le gyrus fusiforme) et celles des bâtiments ou des objets représentant des places de l'environnement (le para-hippocampe). On notera que ces régions sont activées aussi bien lors de la présentation des objets que lors de leur imagination.

Les bases neurales du liage perceptif

Nous avons résumé plusieurs séries de données récentes concernant les mécanismes possibles du liage perceptif. En effet, les données de la neurophysiologie suggèrent une reconstruction sérielle le long de la voie temporelle conduisant à des neurones « grand-père » sensibles à des objets, des visages, etc. Mais d'autres résultats, obtenus récemment chez l'animal et chez l'homme avec les techniques d'enregistrement par MEG, suggèrent que le liage est effectué par un codage temporel. Des mécanismes complexes de synchronisation de populations de neurones liés à l'existence d'oscillations dans la bande gamma (environ 40 Hz) pourraient sous-tendre ce type de liage. Le séminaire de W. Singer a complété ce cours.

La stabilisation perceptive

Comment le cerveau peut-il assurer l'unité et la stabilisation du monde perçu et comment, en retour, lors de mouvements relatifs du corps et de l'espace, puis-je décider si c'est mon corps qui bouge, ou si c'est le monde, ou si ce sont les deux ? Quels référentiels sont utilisés dans ces cas ? Pour éclairer ces questions, nous avons résumé les divers systèmes automatique, réflexes, qui permettent la stabilisation perceptive pendant les mouvements du corps. C'est le cas de la

stabilisation du regard ou de la tête, que nous avons examiné dans des cours les années précédentes. Ainsi, le maintien de la perception du droit-devant pendant la locomotion, malgré les déformations du flux optique induites par les changements de direction du regard, est assuré par une correction automatique du flux optique au niveau de MST par un signal corollaire de la direction du regard. La perception de la direction dans laquelle se dirige mon corps n'exige donc pas de mécanismes complexes de conscience mais est assurée par une correction automatique grâce à une combinaison de signaux sensoriels et moteurs.

Mais certains mécanismes de stabilisation perceptive sont plus complexes, tels ceux qui sont mis en jeu dans le cas où nous inclinons la tête pour assurer la stabilisation du monde que nous percevons comme immobile bien que le réflexe vestibulo-oculaire de torsion ne soit pas suffisant pour immobiliser l'image sur la rétine. Ici, c'est sans doute directement au niveau des premiers relais sensoriels (V2) que sont combinées l'information visuelle et l'information sur l'inclinaison de la tête données par les signaux vestibulaires : les propriétés de « détection de contour » de 40 % des neurones de V2 sont modulées par la stimulation otolithique.

Un exemple de mécanisme interne d'imagerie cérébrale qui contribue sans doute à la stabilisation perceptive est la « rotation mentale ». Ce mécanisme a été étudié par les psychologues. Il est mis en jeu lorsqu'on demande à un sujet de comparer deux objets qui sont inclinés l'un par rapport à l'autre. Il faut, pour répondre s'ils sont identiques ou différents, un temps proportionnel à l'angle qu'ils font entre eux ; d'où l'hypothèse que le cerveau fait une « rotation mentale ». La rotation mentale n'est pas observée uniquement dans le cas de la manipulation des objets. Dans une expérience, nous avons fait marcher des sujets dans une grande ville en leur demandant de se souvenir de monuments, etc. De retour au laboratoire, nous leur avons présenté des scènes extraites de leurs promenades mélangées avec d'autres vues qu'ils ne connaissaient pas et leur avons demandé de reconnaître celle qu'ils avaient vue. Mais cette tâche a été réalisée en variant l'inclinaison de la vue présentée par rapport à la tête du sujet. Nous avons ainsi voulu savoir si les scènes étaient mémorisées dans un référentiel rétinien, et quel était l'impact de l'inclinaison de l'image en coordonnées rétinienne sur le temps de réaction. Le temps pour reconnaître les scènes est proportionnel à l'angle d'inclinaison de la scène. Ainsi nous avons étendu la validité de la loi de la rotation mentale à des scènes mémorisées.

Mais les mécanismes qui assurent la stabilisation doivent être adaptatifs ; ainsi, lors du port de prismes ils doivent être recalibrés. Une étude récente a donc cherché à étudier la recalibration de la représentation du corps propre lors du port de prismes. Elle indique qu'une partie du cortex pariétal (qui est l'une des aires du cerveau impliquées dans la constitution du schéma corporel et dans l'élaboration des relations entre le corps et l'espace) est aussi impliquée dans les recalibrations visuo-kinesthésiques.

Mais l'adaptation sensorielle n'est pas limitée à des recalibrations statiques. On connaît, par exemple, le phénomène de « l'effet consécutif » visuel de mouvement qui se manifeste après exposition à une cascade ou encore au retour d'un long séjour en mer. C'est la persistance d'une sensation de mouvement, visuel ou corporel, induite par un mouvement du monde visuel ou du corps du sujet. Un travail récent sur l'effet consécutif visuel en imagerie cérébrale par IRM, a montré que lorsqu'on induit un effet consécutif visuel à l'aide d'un disque tournant, on induit une activation de l'aire MT qui, on le sait, est impliquée dans le traitement du mouvement visuel. L'illusion est donc due à une activation des aires normalement utilisées par le cerveau pour détecter le mouvement.

Phobies et anxiété spatiale

Nous sommes revenus sur les troubles de la connaissance du corps mais dans une perspective nouvelle, celle des troubles des relations entre le corps et l'espace qui provoquent des désordres traités par la Psychiatrie, par exemple, les troubles appelés anxiété, troubles compulsifs, phobies, etc.

L'anxiété généralisée, qui est caractérisée par une appréhension excessive et inappropriée d'événements futurs, est un trouble chronique s'il dure plus de 6 mois et ses symptômes spécifiques incluent, par exemple, une tension motrice, un tremblement, une hyperactivité autonome, respiration courte, transpiration, tachycardie, nausées, tension à l'estomac, hyper-vigilance ainsi qu'irritabilité ou encore, parfois, difficultés de concentration. Une deuxième catégorie de troubles est ce qu'on appelle le *trouble obsessionnel compulsif* qui s'exprime par une idée ou image persistante, accompagnée de comportement intentionnels excessifs. On distingue aussi, dans certains cas de stress post-traumatique, des symptômes par lesquels une victime vit l'expérience traumatisante de plusieurs façons : il s'ensuit un détachement par rapport à la vie quotidienne ; il y a une perte d'intérêt envers l'entourage et les activités. Il y a aussi et surtout *les phobies*, qui peuvent elles être de trois types : agoraphobie, phobie sociale ou phobie simple. La phobie sociale représente une peur des situations d'exposition sociale tandis que la phobie simple repose sur la peur d'un objet ou d'une situation spécifique. On désigne aussi, par exemple, par agoraphobie la peur des hauteurs, et par arachnophobie la peur des araignées, deux exemples de phobies simples.

L'agoraphobie, qui nous intéresse plus particulièrement, se manifeste par une anxiété ou un évitement d'endroit ou de situation dont il est difficile ou de s'échapper, ou d'envisager de trouver une quelconque aide dans le cas de l'apparition de panique ou de ses symptômes. Une attaque de panique qui souvent, accompagne ces troubles est une très courte période pendant laquelle apparaît une intense terreur, souvent associée avec le sentiment qu'une catastrophe inévitable va arriver. Pendant ces attaques, des manifestations somatiques tels que vertiges, douleurs abdominales, sensations d'étouffement sont présentes. Elles sont accompagnées de symptômes suggestifs, caractéristiques : la peur de devenir fou, de mourir, de perdre le contrôle de soi-même,

Il y a une quinzaine d'années, on attribuait souvent à ces troubles une origine dans les difficultés à caractère social ou psychanalytique, et très peu d'études ont été faites sur leurs bases organiques possibles. La thèse qui sert de cadre à notre travail est la suivante : une partie des troubles de l'anxiété spatiale, de l'agoraphobie, seraient dus à une difficulté à construire une perception cohérente des relations entre le corps et l'espace et à mettre en correspondance les prédictions que fait le cerveau sur l'état des sens d'une part, et sur le but de l'action d'autre part ; enfin, à une difficulté à accorder les souvenirs des actions passées, notamment dans les relations du corps et de l'espace, avec les conséquences de l'action en cours. Cette désorganisation de l'unité de la perception entraîne une désorientation, et peut, dans certains cas, dans certains terrains, dans certaines conditions entraîner une panique.

Il n'y a, en effet, pas de perception sans coloration affective et pas d'affect sans que soient impliqués le corps sensible et le mouvement. Les rapports du corps avec l'environnement sont importants et Darwin l'avait compris qui, dans son livre sur les émotions, nous montre ses dessins d'animaux remarquables, exprimant leurs sentiments par la posture.

William James écrivait : « Notre façon naturelle de penser aux émotions est que la perception mentale de certains faits excite l'affection mentale appelée émotion, et que cet état de l'esprit entraîne une expression du corps. Ma thèse, est au contraire que les changements du corps suivent directement la perception du fait excitant et que les changements du corps suivent directement la perception du fait excitant et que notre sentiment — feeling — de ces mêmes changements, pendant qu'ils se produisent, est l'émotion ». J'ai fait un résumé des théories sur l'émotion d'après le livre récent de Ledoux.

Nous avons particulièrement insisté sur une découverte majeure qui a bouleversé ces théories : le rôle de l'amygdale. D'après Ledoux, il y aurait deux routes neuronales de traitement des informations émotionnelles à partir d'un stimulus émotionnel. Une première route, courte, induirait, à travers l'action de l'amygdale, une bibliothèque, un répertoire de réponses émotionnelles, adaptées à chacune des configurations émotionnelles. Cette route extrêmement rapide, presque automatique, présente chez toutes les espèces, serait destinée à assurer la survie de l'animal et déclencherait presque automatiquement ces réactions. Une deuxième route, plus lente, impliquant le cortex cérébral, exercerait un contrôle sur ce répertoire de réponses émotionnelles. Il s'agit évidemment d'une très grande simplification.

Nous avons résumé plusieurs études récentes d'imagerie cérébrale qui valident ces théories concernant l'amygdale et révèlent, de plus, une dissociation extrêmement claire entre la fonction de l'amygdale et la fonction de l'hippocampe dans des tâches dans lesquelles on demande au sujet soit de faire une reconnaissance de type émotif d'un stimulus conditionnel, soit au contraire de mettre en place ce que l'on appelle « la mémoire déclarative ».

Cette étude des troubles de la connaissance, des rapports entre le corps et l'espace, exige que l'on mette au point des paradigmes nouveaux. Nous avons décrit quelques-unes des expériences que nous réalisons au laboratoire en utilisant la réalité virtuelle, pour étudier la mémorisation des trajets et comprendre le rôle des diverses informations sensorielles.

La théorie motrice de la perception

Les relations entre perception et conscience du corps sont illustrées par des données qui démontrent l'influence profonde de l'action sur la perception et le fait que le cerveau a internalisé des lois du mouvement naturel. Nous avons rappelé à ce sujet la loi de la puissance deux tiers qui lie la vitesse tangentielle et la courbure d'un geste. Nous avons aussi rappelé qu'il suffit de quelques points en mouvement pour évoquer immédiatement le mouvement naturel d'une personne complète si ces points suivent bien la loi du mouvement naturel. Ce paradigme a récemment été étudié en imagerie cérébrale et nous avons examiné les zones du cerveau activées lors de la perception du mouvement naturel. Nous ne disposons, par conséquent, pas seulement d'un schéma du corps statique ou de modèle interne de la mécanique des membres. Le cerveau dispose aussi de mécanismes qui lui permettent de reconnaître immédiatement un mouvement naturel d'un autre être vivant.

De même, on a aussi montré que la simple vue de l'image d'un outil sur un écran (d'un tournevis par exemple) induit l'activité d'aires du cerveau (le cortex prémoteur par exemple) qui sont impliquées dans la production des mouvements de rotation de la main.

L'idée d'une relation très étroite entre les systèmes du contrôle du mouvement et l'imagerie mentale a aussi été testée par notre laboratoire, grâce à un paradigme de double tâche : les sujets devaient réaliser, grâce à un manipulandum, une rotation non visible de la main, qui était à vitesse déterminée et qui pouvait être congruente ou non avec la rotation mentale qui était exigée par la tâche visuelle de comparaison.

Lorsque le mouvement est compatible avec la rotation mentale, le sujet fait moins d'erreur, et la vitesse de la rotation mentale est plus grande ; la congruence améliore donc la performance et la vitesse de la rotation mentale. De plus, la forme classique de la courbe temps de réponse en fonction de l'angle entre les deux objets visuels, qui est une courbe de V est modifiée par le mouvement associé, pas de détail. Ensuite, l'angle dont les sujets font tourner les images mentales en angle, dont ils font tourner le manipulandum, est proportionnel, mais seulement si les mouvements de rotation mentales réelles sont compatibles. Enfin, les effets précédents sont sensibles à la vitesse de la rotation motrice de la main, en donnant au sujet des mouvements à vitesse différente, il y a un effet de la vitesse. Ces expériences confirment par conséquent cette intrication des mécanismes de rotation mentale, de manipulation mentale des perceptions visuelles et,

en quelque sorte, d'internalisation du mouvement qu'il faut faire lorsque nous allons utiliser ces objets.

Nous avons enfin évoqué des découvertes récentes de la neurophysiologie corticale chez le singe qui éclairent les mécanismes de la représentation du corps pendant le contrôle du mouvement et les relations entre perception et action.

Une propriété remarquable de ces neurones est que c'est leurs champs récepteurs visuels qui sont circonscrits à l'espace autour des champs récepteurs tactiles, comme si l'espace tactile s'étendait dans l'espace visuel adjacent. Ces champs récepteurs restent ancrés sur la zone de la peau de l'animal, même lorsque le bras se déplace, et ils sont indépendants de la direction du regard.

Ces neurones codent aussi la présence de l'objet visuel, même lorsque le singe croit que l'objet est encore là. Autrement dit, ces neurones peuvent décharger, non seulement à la suite d'une simulation externe, mais aussi lors d'une activation endogène fondée sur l'expérience passée. Deux interprétations de ces données sont possibles : la première est que ces neurones signalent la présence de l'objet par un codage de la localisation de l'objet dans un système de coordonnées cartésien ou d'une autre géométrie ; la deuxième est qu'en réalité la décharge de ces neurones ne serait qu'une action potentielle, un schéma moteur dirigé vers une localisation particulière de l'espace moteur. La présentation du stimulus évoquerait donc automatiquement ce que nos anciens maîtres appelaient un schème moteur, et en quelque sorte cartographierait la position, mais en termes moteurs, en termes du geste à faire pour atteindre l'objet. Poincaré aurait dit, « localiser un point dans l'espace, c'est imaginer le mouvement qu'il faut faire pour l'atteindre ». Les neurones de F4 se projettent directement sur l'aire motrice et vers la moelle, et la stimulation intracorticale évoque des mouvements complexes des parties du corps. F4 pourrait donc contenir une bibliothèque de schémas moteurs qui amènerait l'œil et la tête à une position particulière dans l'espace. Dans l'aire F5, d'autres découvertes ont été faites qui sont passionnantes, car l'aire F5 contient des neurones concernés par les relations entre un objet et la main, mais ces neurones déchargent en relation avec la capacité qu'a un sujet de manipuler l'objet et non sa forme. Ici aussi, il semble que les objets soient décrits en fonction des mouvements qu'il faut faire pour les atteindre, en fonction de l'action.

De plus, c'est dans l'aire F5 qu'ont été découverts les neurones miroirs qui déchargent à la fois lorsque le singe prend un objet et lorsqu'il voit l'expérimentateur le prendre. Chez l'Homme, depuis, l'existence d'un système de type miroir a aussi été découvert par stimulation transcrânienne mais aussi et surtout par les expériences d'imagerie qui ont permis d'identifier dans le sillon temporal supérieur, le lobule pariétal inférieur, le gyrus frontal inférieur, des activations lors de l'observation de mouvement de prise d'objet avec la main. L'idée est donc que c'est l'action en tant que telle qui est représentée ou plutôt simulée dans ces structures.

Enfin, des données récentes d'enregistrement par caméra à émissions de positions et de stimulations magnétiques intracrâniennes chez l'Homme, qui montrent que la stimulation de l'aire de Broca (aire du langage ; équivalent, chez l'homme, de l'aire F5 chez le singe) produit des effets moteurs. L'aire de Broca est activée chez l'homme pendant des mouvements exécutés pendant l'imagerie mentale de mouvement et pendant des tâches qui impliquent la rotation mentale des mains.

L'idée proposée, très provocatrice, est que le langage a été produit dans des aires qui sont impliquées dans la *perception des actions de l'autre*, dans cet embryon de communication fondamentale qui est la capacité de mettre en résonance, en quelque sorte, par l'analyse des gestes, de la forme, les intentions d'action ou les actions de l'autre. Le langage aurait trouvé sa niche dans cette zone en raison de ce rôle privilégié de cette aire F5 chez le singe et son évolution chez l'homme en quelque sorte dans cette zone d'interaction. Le mystère bien sûr reste entier, mais la portée de ces données est extrêmement générale puisque, comme je l'avais annoncé dès le début de ce cours, elle réintroduit le rôle fondamental de l'action dans la conscience du corps et dans les fonctions cognitives les plus élevées du cerveau humain.

A.B.

SÉMINAIRES

12 Janvier : L. PIZZAMIGLIO, Université La Sapienza, Rome.

L'orientation spatiale et la conscience du corps chez des sujets sains et des patients cérébro-lésés.

19 Janvier : O. BERTRAND, INSERM, Lyon.

Activités cérébrales dans la bande gamma et représentation des objets.

26 Janvier : W. SINGER, Institut Max Planck, Francfort.

Rôle du codage temporel dans l'unité de la perception.

2 Février : J. LORENCEAU, Collège de France, CNRS, Paris.

Formes visuelles en mouvement : la dynamique de la cohérence perceptive.

9 Février : U. FRITH, University College, Londres.

L'origine de la conscience de soi.

9 Février : C. FRITH, University College, Londres.

Les troubles de l'expérience de soi.

16 Février : P. THIER, Université de Tübingen.

Mécanismes cérébraux de la stabilité perceptive.

9 Mars : R. JOUVENT, Hôpital de la Salpêtrière.

Troubles de la perception et dépression : le point de vue du Psychiatre.

16 Mars : B. McNAUGHTON, Université de Tucson.

Rôle de l'hippocampe dans la constitution de liens entre l'action et la perception des lieux.

Deux conférences sur le sujet du cours ont été données par A. Berthoz à l'Université de Pavie (Italie) en Décembre 1998.

ACTIVITÉ DU LABORATOIRE

(UMR CNRS/Collège de France C9950)

I. PSYCHOPHYSIQUE DE LA VISION ET DU MOUVEMENT

I. PSYCHOPHYSIQUE DE LA VISION ET DU MOUVEMENT

V. CORNILLEAU-PERÈS, J. DROULEZ, A.L. PARADIS, M. WEXLER, F. PANERAI.

Collaborations : D. LEBIHAN (CEA, Orsay), Th. VIÉVILLE (INRIA, Sophia-Antipolis)

1.1. Perception de l'orientation des surfaces

Nous étudions depuis plusieurs années la contribution de différents indices à la perception de l'orientation spatiale des surfaces visibles : les indices cinétiques, les indices extra-rétiniens disponibles en vision active et les indices de perspective.

Nous avons récemment analysé quantitativement la robustesse de différents modèles permettant l'extraction de l'orientation d'une surface à partir de la seule distribution des vitesses. Cette étude a été faite notamment en collaboration avec l'INRIA où une conception hiérarchisée du traitement du flux optique a été proposée.

Grâce au système de mesure des 6 degrés de liberté des mouvements de tête, maintenant intégré aux dispositifs de génération d'images en temps réel, nous avons également poursuivi notre étude de la perception active en utilisant des stimuli dans lesquels les indices de perspective peuvent être mis en conflit avec les indices cinétiques. Nous avons en particulier montré que, contrairement au cas de la vision passive où les indices statiques de perspective l'emportent, les indices cinétiques deviennent prépondérant lorsqu'ils sont les conséquences de déplacements volontaires du sujet.

Dans le cadre d'une collaboration avec la Société Essilor, nous étudions l'influence de perturbations optiques sur la perception de la forme et de l'orientation des surfaces dans l'espace. Nous avons développé un modèle mathématique permettant d'analyser les « hypothèses » ou contraintes perceptives utilisées par les sujets pour estimer l'orientation locale d'une surface définie par une grille

régulière. Ce modèle permet de prédire les effets statiques d'une distorsion optique et nous avons obtenu une bonne corrélation entre les prédictions du modèle et les données psychophysiques.

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

Ce travail se situe dans le cadre d'une collaboration avec le Service Hospitalier Frédéric Joliot (SHFJ) du CEA à Orsay. Son but est d'élucider les bases corticales de l'analyse du mouvement visuel et de son utilisation dans la perception des formes. Après une 1^{re} étude de groupe portant sur 9 sujets, une deuxième étude, en cours de réalisation, a été centrée sur les effets de l'attention portée par les sujets sur l'activation de ces aires. Dans cette expérience, les sujets sont soumis à une seule séquence de stimulation visuelle, mais nous leur demandons de porter leur attention sur les variations soit de couleur, soit de mouvement, soit de forme 3D. Cette étude devrait permettre d'accentuer les contrastes et de réduire la variabilité interindividuelle observée lors de l'expérience précédente.

1.3. Étude de la perception de grandeurs spatiales absolues

Les indices visuels monoculaires ne fournissent au cerveau que des informations relatives sur la distance, la taille ou la vitesse des objets. La perception consciente et la préparation des commandes motrices adaptées requiert donc une « calibration » de ces indices visuels. Notre hypothèse de travail est que les déplacements volontaires et les changements de point de vue opérés par le sujet contribuent fortement à cette calibration perceptive. Un module de mesure des rotations et des translations de tête chez le sujet libre, réalisé par M. Ehrette et P. Leboucher, a été intégré à un logiciel de génération en temps réel des flux optiques simulant les déplacements de l'observateur dans un environnement virtuel. Nous étudions actuellement l'intégration de ce dispositif à un simulateur de conduite développé dans le cadre d'un projet Predit consacré à la validation en simulateur des dispositifs embarqués de contrôle de vitesse.

2. UNITÉ PERCEPTIVE ET LIAGE DYNAMIQUE DE TRAITS

J. LORENCEAU. En collaboration avec Y. FRÉGNAC (Institut A. Fessard), M. SHIFFRAR (Rutgers University, USA), L. STONE (NASA, USA), M. BOUCART (Strasbourg)

Problématique

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

Notre approche expérimentale s'appuie sur l'ensemble de travaux physiologiques et anatomiques indiquant que l'image rétinienne est analysée par un ensemble d'aires corticales distinctes, fortement interconnectées, spécialisées dans

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

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

2.1. Intégration, Segmentation et Sélection de mouvements visuels : psychophysique

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

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

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

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

2.3. *Stratégies oculomotrices et cohérence perceptive*

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

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

2.4. *Psychopharmacologie du liage perceptif*

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

2.5. *Modélisation*

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

3. CONTRÔLE DYNAMIQUE DU MOUVEMENT

J. DROULEZ. En collaboration avec J.J. SLOTINE (MIT, Boston), S. HANNETON (Paris V), R. ZAPATA (LIRMM, Montpellier)

3.1. *Contrôles prédictifs et adaptatifs de systèmes dynamiques*

Pour les organismes polyarticulés, et en particulier pour les vertébrés supérieurs, chaque mouvement nécessite l'accomplissement de transformations spatiales et temporelles complexes adaptées aux propriétés dynamiques des segments corporels et des objets manipulés. Nous étudions au laboratoire des architectures neuronales formelles capables d'intégrer ces propriétés dynamiques et des schémas de contrôle stables. Nous avons notamment étudié les capacités d'apprentissage de réseaux composés d'automates stochastiques capables de mémoriser un petit nombre de valeurs et possédant un champ récepteur limité. Nous avons comparé les propriétés de telles assemblées avec celles de neurones formels classiques dans des tâches de contrôle impliquant des transformations sensori-motrices complexes et une dynamique au caractère non linéaire très marqué.

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

Récemment, plusieurs modèles s'inspirant du principe de la mémoire dynamique ont été proposés pour rendre compte de certaines propriétés des cellules

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

II. MÉCANISMES DE LA COORDINATION DES MOUVEMENTS DES YEUX DANS L'ESPACE 3D : LIEN AVEC LA VISION BINOCULAIRE ET LA PERCEPTION TRIDIMENSIONNELLE

Les mouvements des deux yeux doivent être accordés afin que l'objet d'intérêt fixé soit projeté sur la fovéa de chaque œil. Cette correspondance rétinienne est indispensable pour que la vision ou fusion binoculaire soit possible (processus cortical de l'unification des deux images), l'intérêt majeur de la vision binoculaire étant une meilleure vision du relief et une meilleure perception de l'espace. L'objectif de nos recherches est de mieux comprendre les mécanismes neuronaux du contrôle moteur binoculaire, en particulier le rôle des mécanismes d'apprentissage.

Les travaux de l'équipe, cette année, sont centrés d'une part, sur l'étude des mécanismes d'apprentissage ou adaptation oculomotrice du sujet adulte normal, exposé à des déformations optiques similaires à celles induites par le port de verres correcteurs de puissance différente pour les deux yeux ; d'autre part, sur des études fines de la qualité du contrôle moteur chez des sujets en pathologie en insistant sur les aspects attentionnels et le rôle de la dominance oculaire. Enfin, nos travaux se caractérisent aussi par une ouverture de la problématique et par l'initiation de nouveaux axes de recherche : une étude sur le rôle de la vision binoculaire pour la stabilité posturale ; un programme sur le développement du contrôle moteur binoculaire chez l'enfant de 5 à 13 ans ; des études du substrat cortical des saccades oculaires et de la vergence (mouvements non-conjugués ajustant l'angle des axes optiques selon la distance de l'objet) par les méthodes d'électro-encéphalographie (EEG) et de Stimulation Transcrânienne Magnétique (STM).

1. SEUIL D'ADAPTATION OCULOMOTRICE NON-CONJUGUÉE : EFFET D'UNE FAIBLE INÉGALITÉ DE LA TAILLE DES DEUX IMAGES RÉTINIENNES

M.-P. BUCCI, M. GOMES, Z. KAPOULA & S. PARIS-DONNET

Des personnes présentant une réfraction inégale aux deux yeux, et qui portent des lunettes, éprouvent une inégalité de taille des deux images rétiniennes, due soit au grossissement soit au rétrécissement différent des verres correcteurs. L'espacement entre deux points de l'image est alors différent pour chaque œil, ce qui crée une disparité. Toutefois, une vision binoculaire du point particulier

fixé peut être obtenue si l'amplitude de la saccade devient plus grande pour l'œil dont l'image est la plus grande. En effet, Lemij et Collewyn (1991) ont confirmé que chez de telles personnes, les saccades des deux yeux sont inégales. Cette inégalité est présente même dans des conditions de vision monoculaire (absence des signaux visuels de disparité binoculaire). Il s'agit donc d'une inégalité adaptative de longue durée à la puissance du verre correcteur de chaque œil. Nombre de nos travaux (Kapoula *et al.* 1995, 1996 ; Eggert *et al.* 1995) et d'autres équipes (van der Steen & Bruno, 1995) ont montré une adaptation oculomotrice similaire chez des sujets emmétropes ne nécessitant pas de correction optique. Cela s'obtient en grossissant artificiellement, par des moyens optiques, l'image vue par un œil.

L'objectif de nos derniers travaux dans ce domaine était de déterminer le seuil à partir duquel de telles adaptations se produisent. En effet, la littérature classique sur l'adaptation aux prismes suggère la possibilité d'une adaptation sensorielle qui permettrait au cerveau de fusionner les deux images rétinienne malgré la présence d'une disparité binoculaire induite par le prisme. L'aire de Panum — aire dans laquelle les objets vus par les deux yeux sont fusionnés, même s'ils ne tombent pas sur des éléments rétinien parfaitement correspondants — est connue comme étant flexible et adaptable. Alternativement, toute disparité binoculaire, même de faible amplitude, mettrait en œuvre un mécanisme de réadaptation oculomotrice, à savoir un agrandissement du mouvement de l'œil voyant l'image agrandie afin de préserver la fusion binoculaire. Notre objectif était donc de mieux cerner la base sensorimotrice d'une vision binoculaire de qualité. Il est à noter que de faibles inégalités de la taille des images sont très fréquentes dans la population portant des lunettes. Ainsi, outre son intérêt théorique, cette recherche présente un intérêt appliqué et a été réalisée avec le concours financier de Essilor. Les résultats actuels montrent que même une inégalité faible, de 2 % entre les deux images, stimule une adaptation oculomotrice conséquente. C'est donc l'adaptation du système oculomoteur qui permet de maintenir une vision binoculaire de qualité en présence d'une différence de taille des images. De façon intéressante, l'adaptation oculomotrice à l'inégalité des images dépend également de la tâche perceptive à effectuer : elle est meilleure (plus ample et présente pour toutes les positions du regard) lorsque le sujet lit une séquence de mots que lorsqu'il explore une image composée de points aléatoires sans contenu significatif. Ces travaux seront poursuivis avec des grossissements ou retrécissements encore plus faibles de l'une des images.

2. SACCADES VERTICALES VERS DES CIBLES MÉMORISÉES DISPARATES

S. PARIS-DONNET, Z. KAPOULA & M.-P. BUCCI

L'étude des saccades effectuées dans l'obscurité et guidées par la mémoire d'une cible présentée auparavant, constitue un excellent moyen d'exploration de l'attention et de la mémoire spatiale. Nos travaux préalables (Kapoula *et al.* 1998) ont montré que lorsque la cible mémorisée est disparate (par exemple, plus

excentrée pour l'un des yeux), la saccade dans l'obscurité devient inégale pour chaque œil : elle est plus large à l'œil ayant vu la cible la plus excentrée. Après environ 200 répétitions, les saccades dans l'obscurité continuent à être inégales alors que la cible mémorisée à ces essais n'est plus disparate. Ces résultats indiquent un apprentissage rapide, fondé entièrement sur la mémoire à court terme, puisque dans ces études il n'y avait pas de pénalité ni de rétroaction visuelles après chaque saccade. Une nouvelle étude a été réalisée, cette fois, sur les saccades verticales guidées par la mémoire — domaine entièrement inexploré.

Le premier objectif de cette étude était d'examiner la qualité de la coordination binoculaire des saccades verticales naturelles vers une cible mémorisée non disparate. La coordination était presque parfaite, comme pour des saccades verticales visuellement guidées. Puis, au moyen d'un verre spécial nous avons rendu la cible à mémoriser disparate, à savoir, 8 % plus élevée ou plus abaissée pour un œil. Après quelques essais, les saccades, verticales guidées par la mémoire de telles cibles, devenaient plus amples à l'œil ayant vu la cible la plus élevée ou la plus abaissée. L'inégalité des saccades a pu persister pendant quelques minutes alors que la cible n'était plus disparate. Ces résultats montrent que la disparité verticale peut également être mémorisée et qu'elle peut modifier la coordination binoculaire des saccades verticales. Toutefois, cette modification est moins importante en amplitude que celle pour l'horizontalité, préalablement étudiée. Nous pensons que la coordination binoculaire des mouvements des yeux en verticalité repose principalement sur les connexions neuroanatomiques permettant d'envoyer la même commande motrice aux deux yeux (loi de Hering) ; l'apprentissage, ou adaptation, mis en œuvre par la détection et la mémorisation des disparités visuelles, peut contribuer à améliorer ou maintenir la coordination, mais sa marge d'intervention est limitée en amplitude et dépend du sujet. Ce travail constitue l'objet du mémoire de DEA de S. Paris-Donnet et d'un article (Paris *et al.* soumis à *Experimental Brain Research*)

3. CONTRÔLE MOTEUR BINOCULAIRE DANS DES PATHOLOGIES

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

Suivi de l'opération de recherche oculomotrice clinique

Nous avons étudié un sujet présentant un refus de toute stimulation visuelle binoculaire (« horror fusionis »). Son strabisme augmentait de 20 dioptries prismatiques lorsque, les deux yeux ouverts, elle choisissait de fixer avec l'œil non-dominant. Toutefois, dans cette condition des yeux ouverts, quel que soit l'œil choisi attentionnellement pour fixer, l'angle du strabisme était plus faible que lorsqu'un seul œil était couvert. Cela indique l'importance d'une stimulation visuelle des deux yeux. Par ailleurs, nous avons montré que la qualité dynamique de la coordination motrice binoculaire pouvait aussi varier instantanément selon son l'œil fixateur. De façon intéressante, ces variations instantanées aussi bien de

l'angle du strabisme que de la qualité de la coordination binoculaire des mouvements des yeux n'étaient présentes que pour l'axe horizontal. En verticalité, le contrôle moteur binoculaire était stable et presque normal. La conclusion la plus intrigante de cette étude est la suivante : même chez un patient avec « horror fusionis », la stimulation visuelle des yeux semble fournir une coopération sensorielle binoculaire rudimentaire qui aide à réduire l'angle de strabisme et améliore la qualité de la coordination motrice binoculaire. Ce travail soulève aussi de nouvelles questions importantes quant au rôle de facteurs attentionnels et de la dominance oculaire dans le contrôle moteur binoculaire. Un article est sous presse (Bucci *et al.* Neuro-ophthalmology).

4. RÔLE DE LA VISION BINOCULAIRE DANS LA STABILITÉ POSTURALE

Z. KAPOULA. En collaboration avec E. ISOTALO (Dépt. ORL de l'Université de Helsinki, Finlande), F. ZAMFIRESCU, PH. FERET, K. GAUCHON (Hôpital Saint-Antoine), P.-M. GAGEY, (Institut de Posturologie, Paris)

L'équilibre postural est fondé sur plusieurs sources d'information, par exemple visuelles, vestibulaires, proprioceptives ou extéroceptives. L'équilibre postural, est en général, meilleur les yeux ouverts que les yeux fermés ; ceci implique le rôle de la vision (test de posturographie, coefficient de Romberg). Nous avons employé une plate-forme de stabilométrie permettant de mesurer (par des barorécepteurs de la sole plantaire) comment un sujet se stabilise par rapport à son environnement. Nous avons comparé la stabilité posturale dans la condition de vision binoculaire par rapport à des conditions de vision monoculaire avec chaque œil. Les résultats montrent que l'équilibre postural est meilleur en vision binoculaire qu'en vision monoculaire, mais uniquement chez certains sujets. Chez d'autres sujets, le contrôle postural est meilleur sous vision monoculaire alors qu'ils ont une bonne vision binoculaire ; l'œil dit « postural » n'est pas nécessairement l'œil dominant. Une expérience complémentaire, pendant laquelle la vision binoculaire a été interrompue au moyen d'un prisme vertical, n'a pas induit de perturbation systématique de la stabilité posturale. En fait, la perturbation due au prisme était plus marquée sous vision monoculaire à travers le prisme. L'ensemble de nos résultats confirment que chez la population normale du point de vue neuro-ophthalmologique et vestibulaire c'est la vision qui est plus importante plutôt que la vision binoculaire *per se* (travaux présentés à l'ISPG, 1999 font l'objet d'un article).

5. NOUVELLES OPÉRATIONS DE RECHERCHE

Développement du contrôle moteur binoculaire chez l'enfant de 5 à 13 ans : rôle de l'apprentissage

M.-P. BUCCI, Z. KAPOULA. En collaboration avec le Centre National d'Ophthalmologie des Quinze-Vingts, Pr. L. LAROCHE & F. ZAMFIRESCU

Il s'agit d'une nouvelle opération de recherche fondamentale en clinique dans le domaine de neuro-ophthalmologie, qui mérite une expansion en France. A ce

projet, participent de nombreuses services d'ophtalmologie et de pédiatrie du Centre National des Quinze-Vingts mais aussi des services antennes. Ce projet présenté par M.P. Bucci (candidate de l'équipe pour un poste CR2 au CNRS et à l'INSERM) traite du développement du contrôle moteur binoculaire chez l'enfant et du rôle de l'apprentissage oculomoteur. Il répond à un vrai manque de connaissances et présente un grand intérêt lié à l'apprentissage de la lecture pour la santé publique et l'éducation nationale. Un poste expérimental adapté à l'enfant est installé à l'unité Enfants au service du Pr. L. Laroche, du Centre National des Quinze-Vingts et un contrat INSERM est obtenu pour ce programme.

Substrat cortical des mouvements des yeux dans l'espace 3D

Étude par EEG de l'activité prémotrice corticale liée aux saccades et à la vergence

Z. KAPOULA, M-P. BUCCI. En collaboration avec l'équipe du Pr. EVDOKIMIDIS (Université d'Athènes)

Dans le cadre d'une coopération entre le CNRS et l'Université d'Athènes nous avons étudié l'activité prémotrice liée aux mouvements latéraux (saccades), aux mouvements en profondeur (vergence) et aux mouvements combinés (saccade et vergence). La méthode utilisée est l'EEG (16 électrodes); nous étudions les potentiels évoqués lents. Les résultats préliminaires semblent indiquer que l'expression corticale de l'EEG (à savoir l'activation postérieure et pariétale) est très déterminée par la distance de fixation: elle est plus importante pour des mouvements dans ou vers l'espace lointain extrapersonnel.

Étude de l'activité gamma

(Z. KAPOULA. En collaboration avec A. LUTZ & F. VARELA, Lab. des Neurosciences Cognitives et Imagerie Cérébrale CNRS, UPR 640 LENA)

Dans une étude en cours, nous étudions le substrat cortical de la saccade et de la vergence, mais cette fois utilisant 64 électrodes et en étudiant les hautes fréquences de l'activité corticale (activité gamma).

Étude du contrôle cortical des mouvements du regard dans l'espace 3D par stimulation magnétique transcrânienne

E. ISOTALO, Université de Helsinki, Z. KAPOULA, M.-P. BUCCI & P. LEBOUCHER. En collaboration avec R. MÜRI (Université de Berne), S. RIVAUD, B. GAYMARD et C. PIERROT-DESSEILLIGNY (U289 INSERM, Hôpital Salpêtrière)

Müri et coll. (1996) ont montré que la saccade oculaire devient imprécise lorsqu'une stimulation magnétique transcrânienne est appliquée au cortex pariétal après présentation de la cible de la saccade. Nos études en cours examinent si le cortex pariétal postérieur est également impliqué dans la programmation des mouvements en profondeur et des mouvements combinés des saccades et de vergence. L'étude porte sur des sujets sains adultes volontaires.

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

A/ ÉTUDES CHEZ L'HOMME

1. PERCEPTION VISUELLE ET VESTIBULAIRE DES DÉPLACEMENTS PASSIFS CHEZ L'HOMME

a) Interaction multisensorielle pour la réalisation d'une tâche d'orientation sur robot mobile dans le noir : le rôle du regard (tête + œil)

I. SIEGLER, I. ISRAËL, A. BERTHOZ

Notre orientation dans l'espace nécessite la connaissance par le système nerveux central (SNC) de la position et du mouvement des différents segments corporels que sont la tête, le tronc, les jambes.

Le déplacement de la tête dans l'espace peut être calculé par le SNC grâce aux signaux émis par les capteurs inertiels du système vestibulaire qui détectent ses accélérations angulaires (par les canaux semi-circulaires) et accélérations linéaires (par les otolithes) de la tête. Seulement, la tête est une plateforme mobile sur le tronc. Les mouvements de la tête et du tronc peuvent être dissociés et la mesure par les canaux et/ou otolithes des mouvements de la tête ne peut pas refléter ceux du tronc ou du support. Il est donc nécessaire que les informations vestibulaires soient complétées par des signaux codant pour le mouvement relatif de la tête sur le tronc (et du tronc par rapport au support) : il peut s'agir des informations proprioceptives du cou (et des jambes), auxquelles s'ajoutent la copie efférente de la commande motrice dans le cas d'un mouvement volontaire de la tête sur le tronc (et de la locomotion).

Nous avons cherché à mettre en évidence des synergies entre signaux vestibulaires, proprioceptifs et décharges corollaires dans la réalisation d'une tâche d'orientation du corps entier dans l'espace. Il s'agissait pour le sujet, de réaliser, à partir d'une direction de départ symbolisée devant lui par une cible fixe dans l'environnement visuel, un tour complet sur lui-même en dirigeant une chaise rotatoire sur laquelle il était assis dans le noir. Différentes instructions concernant l'orientation du regard amenaient le sujet à réaliser ou non des rotations « dissociées » de la tête et du tronc lors de la tâche. Nous avons mis en évidence de quelle manière les signaux proprioceptifs du cou pouvaient participer à la calibration des signaux vestibulaires et permettre de ce fait une meilleure orientation dans le noir.

b) Les stratégies d'orientation influencent la déviation oculaire du nystagmus vestibulaire dans le noir

I. SIEGLER, I. ISRAËL, A. BERTHOZ

Les phases rapides du nystagmus vestibulaire sont généralement considérées comme un mécanisme qui permet de repositionner l'œil au centre de l'orbite,

après que celui-ci a été dévié de la position primaire par le mouvement compensatoire des phases lentes. En fait, elles ont tendance à déplacer l'œil dans la direction anti-compensatoire, c'est-à-dire dans le sens de la rotation. Cela provoque donc un déplacement du « champ de battement » (Schlagfeld) du nystagmus souvent attribué à un comportement d'anticipation. Lors d'une expérience de perception vestibulaire dans le noir, nous avons étudié dans quelle mesure ce déplacement du champ de battement pouvait être influencé par des consignes de stratégies d'orientation.

Nous avons en effet observé que lorsque les sujets adoptaient une stratégie « allocentrique », la déviation oculaire était plus importante que s'ils utilisaient une stratégie « égocentrique ». Malgré la nature « réflexe » du déplacement du champ de battement, celui-ci peut donc être modifié par des aspects purement cognitifs. De plus ce résultat confirme l'hypothèse d'un rôle fonctionnel d'anticipation du déplacement du champ de battement.

c) La mémoire de la vitesse du mouvement propre passif dans le noir

I. ISRAËL, I. SIEGLER, A. BERTHOZ. En coopération avec S. RIVAUD-PÉCHOUX, B. GAYMARD et C. PIERROT-DESEILLIGNY (INSERM U-289, Pitié-Salpêtrière)

La contribution du système vestibulaire à l'orientation et la localisation du corps dans l'espace a été suggérée depuis longtemps, et confirmée par plusieurs travaux récents. Mais bien que le RVO reflète une sensibilité à la vitesse de la tête, la perception subjective de cette vitesse reste encore à examiner. De plus, si le signal de vitesse du mouvement propre est intégré (temporellement) en un signal de grandeur statique de déplacement (angle), on peut aussi s'interroger sur la possibilité d'employer le signal de vitesse pour un autre usage sensorimoteur.

Les sujets sont assis sur une chaise motorisée tournant autour de l'axe vertical, dans le noir. Ils doivent reproduire, à l'aide d'un joystick qui permet de contrôler la vitesse de la chaise, la rotation précédemment imposée, et surtout la vitesse maximale de cette rotation. Les résultats montrent que les sujets reproduisent très bien la vitesse pic du mouvement précédent, comme demandé, mais aussi l'angle précédemment parcouru. Néanmoins, la variabilité des réponses est plus importante en angle qu'en vitesse. Si cela montre bien que l'attention des sujets s'est portée plutôt sur la vitesse, comme demandé, nous pouvons aussi en conclure que le signal de vitesse peut être utilisé tel quel bien qu'il ait été intégré pour générer un signal d'angle.

d) Interactions visuo-vestibulaires dans la perception du mouvement propre

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

Nous avons reproduit une étude de Y. Ivanenko *et al.* (1997) sur la perception vestibulaire des mouvements passifs suivant des trajectoires bi-dimensionnelles, simulant les mouvements avec du *flux optique*, pour étudier la perception visuelle du mouvement propre. La tâche des sujets était de reproduire la trajectoire qu'ils

avaient perçue avec une manette dont la position et l'orientation sont capturées. Nous avons trouvé que, comme dans le cas vestibulaire, les sujets sont capables de percevoir leur rotation de façon assez correcte, mais qu'ils attribuent cette rotation à une rotation de la trajectoire, même s'ils sont tournés par rapport à une trajectoire droite. On peut dire qu'ils « préfèrent » des mouvements où ils sont toujours dans le même angle par rapport à la direction de déplacement. La perception de la trajectoire est donc perturbée à cause de cette attitude, mais aussi parce qu'avec seulement le flux optique ce n'est pas possible de juger absolument les distances parcourues. En plus, une rotation importante peut cacher un (petit) déplacement. Par contre, le profil de vitesse du mouvement n'a pas d'influence sur la perception.

2. BASES NEURALES DE LA MÉMOIRE SPATIALE ET DE SA PATHOLOGIE

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

I. VIAUD-DELMON, S. LAMBREY, A. BERTHOZ. En coopération avec R. JOUVENT (Laboratoire de psychiatrie. Hôpital de la Salpêtrière, Paris)

Cette expérience lors de laquelle les volontaires parcourent semi-activement une trajectoire dans un environnement virtuel qu'ils doivent par la suite reproduire est actuellement réalisée chez des patients recrutés en psychiatrie ou en consultation de vertiges, souffrant de troubles phobiques reliés à l'espace.

Les premiers résultats démontrent la capacité des patients à gérer dynamiquement un conflit entre les informations visuelles et idiothétiques puisque l'expérience est réalisée dans trois différentes conditions, dont deux en situation de conflit sensoriel. Cependant, les premiers résultats mettent en évidence des déficits concernant la reproduction des trajectoires, et ce en particulier lorsque celle-ci a été parcourue en situation de conflit sensoriel.

b) Influence de l'activité cognitive pendant la navigation sur la mémoire des trajets dans des tâches de navigation virtuelle

A. BERTHOZ, F. GAUNET, M. VIDAL. En collaboration avec A. KEMENY (Laboratoire de Recherche de RENAULT SA)

Nous avons cherché à savoir si la mémoire des trajets était dépendante de la nature de l'apprentissage de ces trajets. Pour cela, nous avons adapté un logiciel de navigation construit par le laboratoire de recherche de RENAULT pour la simulation de la conduite automobile. Nous avons soumis des sujets à un trajet virtuel dans une ville et avons, après ce trajet, demandé au sujet d'effectuer trois tâches : a) pointer vers la direction de leur point de départ, b) dessiner le trajet mémorisé, c) reconnaître des vues locales de l'environnement présentées par l'ordinateur parmi des vues qui ne faisaient pas partie de l'environnement du trajet effectué.

Les sujets étaient soumis au trajet selon trois conditions : a) navigation passive : l'ordinateur déplaçait le sujet dans la ville virtuelle ; b) navigation active : le sujet

se déplaçait dans la ville avec une manette de commande de l'ordinateur ; c) présentation séquentielle d'images statiques : le sujet ne voyait qu'une succession d'images de la ville. Nous avons comparé les performances des sujets selon ces trois conditions de navigation. Les résultats sont en cours de dépouillement.

c) Synergie cervico-oculaire chez des patients atteints de lésions cérébrales unilatérales

Y. IVANENKO, I. VIAUD-DELMON, A. BERTHOZ. En collaboration avec T. LANDIS (Hôpital Universitaire de Genève)

La perception de l'orientation de la tête et les mouvements oculaires horizontaux lors de rotations lentes du tronc alors que la tête est maintenue stationnaire dans l'espace ont été étudiés chez 7 patients neurologiques droitiers. Ces patients présentaient des lésions cérébrales unilatérales droites (N=5) ou gauches (N=2). Les patients souffrant de lésions droites étaient en cours de réhabilitation à l'hôpital neurologique de Genève et présentaient encore des signes d'héminégligence.

Les mouvements oculaires observés chez les patients gauches étaient comparables à ceux déjà observés chez les sujets normaux. Les mouvements oculaires des patients atteints de lésions droites étaient typiquement dans la direction opposée à celle des rotations de la tête sur le tronc. Ce résultat permet d'envisager le rôle de l'hémisphère non-dominant dans les réactions anticipatoires propres aux comportements liés à l'orientation dans l'espace.

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

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

Dans le cadre de notre travail sur les mécanismes cérébraux de la mémoire des déplacements, nous avons cherché à étudier l'influence des stratégies d'entraînement mental sur la mémorisation d'un trajet locomoteur complexe. Les sujets devaient marcher, les yeux fermés, sur un trajet de forme hexagonale. Ils réalisaient cette tâche de reproduction d'une forme locomotrice après plusieurs types d'entraînement : a) le parcours de la trajectoire en marchant ; b) l'imagination mentale du trajet assis ; c) l'imagination mentale du trajet accompagnée des rotations du corps sur place, etc. Les expériences sont en cours de dépouillement.

e) Participation à la réalisation d'un simulateur de conduite automobile basé sur la réalité virtuelle

A. BERTHOZ, J. DROULEZ, F. GAUNET, M. ZAOUÏ. En collaboration avec A. KEMENY, G. RÉMOND, et l'équipe du Laboratoire de recherche de simulation de conduite de RENAULT SA)

Notre laboratoire participe à un projet EUREKA de la Communauté Européenne qui comprend des laboratoires industriels de plusieurs pays (France,

Angleterre, Turquie, Norvège) pour la réalisation d'un simulateur de conduite comprenant une présentation des scènes visuelles par un casque de réalité virtuelle et une plate-forme mobile qui restitue partiellement les mouvements du véhicule.

Notre laboratoire est associé à ce projet pour la modélisation des interactions multisensorielles et l'optimisation de la présentation des divers stimuli visuels, proprioceptifs et vestibulaires. Une thèse CIFFRE co-dirigée est en cours (G. Rémond) sur le sujet de la perception des virages. Une expérimentation a eu lieu sur les stratégies qu'adopte le conducteur dans la gestion des virages, qui est liée à la question de la perception de la courbure de la trajectoire. L'essentiel de la participation du LPPA à ce projet sera réalisé en 2000.

f) Étude par imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) des bases neurales de l'apprentissage de séquences de saccades oculaires

M.-H. GROBRAS, E. LOBEL, U. LEONARDS, A. BERTHOZ. En collaboration avec D. LE BIHAN (SHFJ, Orsay)

Le but de cette expérience était d'étudier le rôle des régions oculomotrices que nous avons déjà identifiées avec précision grâce à l'IRMf, dans l'exécution de séquences de saccades soit familières (F, comme celles mises en jeu par exemple dans la lecture), soit nouvelles (N, comme celles du début de l'exploration d'une scène inconnue).

Les 10 volontaires ont d'abord reçu un entraînement dans notre laboratoire pendant 4 jours consécutifs. Une séquence de 5 saccades horizontales était apprise en l'exécutant 4 fois visuellement guidé puis en la répétant 4 fois de mémoire. Une séquence particulière (F) était répétée chaque jour plus de 100 fois, tandis que les autres (N) étaient nouvelles à chaque essai. Le rythme était donné par un métronome. Le 5^e jour, la tâche était exécutée dans le scanner au SHFJ (CEA-Orsay), avec une alternance des conditions F et N.

L'analyse des mouvements oculaires nous montre un net effet de l'entraînement sur la performance (erreurs, précision spatiale et latences) des deux types de saccades. A l'issue du 4^e entraînement il n'y a pas de différence significative pour ces paramètres dans l'exécution de mémoire de F ou de N. La seule différence est donc dans la récurrence et la profondeur de l'apprentissage. L'effet spécifique de l'apprentissage de F est révélé par la plus grande rapidité avec laquelle les sujets sont capables d'exécuter cette séquence sans métronome, tout en gardant une bonne précision.

Nous observons un réseau activé spécifiquement pendant la condition N par rapport à F, qui comprend des aires impliquées soit dans la programmation des saccades (champs oculomoteurs frontaux profonds) ; soit dans l'organisation de séquences d'action (« pré-aire oculomotrice supplémentaire », noyau caudé) ; soit dans l'orientation de l'attention spatiale et la sélection du focus d'intérêt (plusieurs aires du cortex pariétal postérieur) ; soit dans la mémoire de travail spatiale (gyrus frontal moyen) ou la représentation mentale de la séquence (precuneus). La

comparaison inverse (F/N) ne montre que deux régions d'activation : le cortex strié postérieur (peut être le fait d'une moindre suppression visuelle) et une région du gyrus parahippocampique droit (peut être liée à la mémoire à long terme).

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

a) *Rôle de la gravité dans la coordination visuo-motrice*

J. McINTYRE, A. BERTHOZ. En collaboration avec M. LIPSHITS (IPPI, Russian Academy of Science, Moscou, Russie)

Le SNC humain peut identifier la direction et l'intensité de la gravité par plusieurs moyens : les indices visuels (murs, sources de lumière, etc.), les otolithes du système vestibulaire, l'effet du poids des segments corporels sur la proprioception. Howard (1982) a proposé que l'axe vertical, défini à la fois par l'action de la gravité sur le corps et par des indices visuels, pourrait servir à aligner les différents systèmes de coordonnées utilisés par le SNC. En effet, les sujets humains sont plus aptes à identifier la direction d'un stimulus horizontal ou vertical que de préciser la direction dans un sens oblique.

Nous avons étudié ce phénomène avec le manche à retour d'effort ROBOTOP et le poste expérimental COGNILAB développé pour l'étude des processus cognitifs en apesanteur. Avec ce dispositif, nous avons présentés aux sujets des stimuli à plusieurs orientations dans le plan fronto-parallèle. Pour la comparaisons de deux traits présentés l'un après l'autre sur un écran vidéo, les sujets semblent utiliser un référentiel lié à la fois à l'axe du corps et à direction de la gravité. Ceci est mis en évidence par la modification des patterns de réponse évoqués par l'inclinaison du corps du sujet lors de l'expérience. Néanmoins, lorsque les sujets ont effectué cette tâche en apesanteur, l'effet d'oblique observé au sol s'est maintenu dans leurs réponses. Il semble donc que le SNC peut utiliser uniquement le repère égocentré quand les informations gravito-inertielles sont manquantes.

Un effet semblable a été mis en évidence pour le transfert d'information entre le système visuel et le système haptique. Le sujet sentait l'orientation d'un couloir virtuel simulé par le manche à retour d'effort et devait réorienter un trait sur l'écran afin de le mettre en correspondance avec l'orientation du stimulus haptique. Dans ces conditions nous avons constaté aussi un effet d'oblique car les réponses sont moins variables pour les stimuli horizontaux et verticaux que pour les orientations obliques.

b) *Modèles internes pour l'anticipation et l'interception*

J. McINTYRE, A. BERTHOZ, P. PRÉVOST, P. SENOT. En collaboration avec F. LACQUANITI et M. ZAGO (Institut Scientifique Santa Lucia, Rome) et avec B. RENAULT (Hôpital de la Salpêtrière)

La capacité à prévoir la trajectoire d'un objet dans l'espace tridimensionnel de manière à l'attraper implique l'existence des *modèles internes* dans le système

nerveux qui représentent notre connaissance des lois physique de mouvement. L'effet de la gravité est forcément inclus dans ces modèles tant qu'elle impose une accélération constante sur les masses. Nous avons étudié l'adaptation de ces modèles au sol et en microgravité avec une tâche de saisie d'une balle en phase balistique. Nous avons aussi testé la capacité d'attraper des objets mus avec des accélérations variables. Ces études portent sur les questions suivantes : Quand on attrape des objets, le système nerveux central peut-il estimer le temps de contact en utilisant des estimations visuelles d'accélération, ou en faisant une supposition *a priori* sur la direction de l'accélération gravitationnelle ? Dans quel repère s'effectue les estimations de la trajectoire ? Quelles informations interviennent dans l'estimation de l'énergie de l'impact entre l'objet et la main ? Nous continuons ces expériences sur les modèles internes, notamment par une nouvelle approche, celle de l'imagerie fonctionnelle par EEG et MEG.

c) Contrôle visuo-moteur dans une tâche d'attraper de balle en chute libre

P. PRÉVOST, J. MCINTYRE, A. BERTHOZ. En collaboration avec F. LACQUANITI et M. ZAGO (Institut Scientifique Santa Lucia, Rome)

Lorsqu'on attrape un objet en chute libre, le cerveau réussit à faire une prédiction sur le temps que mettra la balle pour atteindre la main. Lacquaniti et Maioli (1989) ont montré que cette prédiction se caractérise non seulement par une activation anticipée (environ 100 ms avant l'impact) des signaux recueillis par EMG de surface sur les muscles fléchisseurs du coude et mais aussi par une intensité d'activation proportionnelle à l'impact de la balle dans la main. Plus le point de départ de la balle est haut, plus l'intensité de l'activité musculaire sera importante.

Afin de vérifier si le SNC fait une prédiction à partir d'informations préalables au lancer (la hauteur) ou d'informations issues de la chute de la balle elle-même (estimation de la vitesse ou de l'accélération instantanée), nous avons entrepris d'utiliser le protocole de Lacquaniti et Maioli avec un nouveau matériel expérimental. Six sujet ont attrapé une balle projetée vers le bas par un canon dont l'ouverture se trouvait à 1,6 m environ de la main des sujets. La projection se faisait avec différentes vitesses initiales (1,2 et 3 m/s). Nos résultats sont similaires à ceux obtenus par Lacquaniti et Maioli (1989) en ce qui concerne l'initiation et l'intensité de l'activité musculaire du *biceps brachii* mais aussi au niveau cinématique. L'activité musculaire anticipée augmente avec la vitesse initiale de la balle. Puisque la hauteur de lâcher ne change pas, il semblerait que les informations visuelles au cours de la chute soient utilisées dans cette tâche. Nous faisons l'hypothèse que l'intégration des informations visuelles est couplée aux informations gravitationnelles au sein d'un modèle interne permettant ainsi de mieux anticiper la perturbation due à l'impact de la balle dans la main.

d) Influence des paramètres cinématiques d'un objet en chute libre sur une tâche de capture

P. PRÉVOST, J. MCINTYRE, A. BERTHOZ. En collaboration avec F. LACQUANITI et M. ZAGO (Institut Scientifique Santa Lucia, Rome)

Pour réussir une tâche d'interception, on doit transporter sa main au bon endroit au bon moment afin d'attraper un objet dans les meilleures conditions. Pour attraper un objet dans de telles conditions, on peut envisager deux stratégies : soit essayer d'*ajuster* la vitesse de la main à celle de l'objet (contrôle rétroactif), soit essayer de *prévoir* l'endroit où se trouvera l'objet à un moment donné et transporter notre main à cet endroit pour l'y attraper (contrôle prédictif). Dans leurs expériences d'attraper avec les robots, Slotine et coll. (1991, 1992, 1995) ont montré qu'en intégrant un algorithme initial du mouvement (parabole), un estimateur d'erreur et un filtre adéquat, il était possible de faire attraper un objet à un robot en réduisant le nombre de degrés de liberté de la tâche à un seul, la saisie de l'objet, une fois que la vitesse de la pince du robot était ajustée à celle de l'objet volant vers celui-ci.

Nous avons voulu explorer la capacité des sujets humains à réaliser une tâche d'attraper d'un objet en chute libre pour voir si le cerveau utilisait lui aussi une stratégie d'ajustement de vitesse lorsque la cible est accélérée de façon constante. Les sujets devaient attraper une barre de 10 cm de long. Lorsque l'expérimentateur lâchait la barre d'une hauteur de 2 m, les sujets initiaient généralement le mouvement de leur main vers le haut pour ensuite diriger leur main dans le sens du mouvement de la cible. En revanche, la vitesse de la main n'était pas ajustée à celle de la cible. Les sujets semblaient faire une estimation d'une position future de la barre et programmer directement le transport de leur main vers cette position, ce qui confirme notre deuxième hypothèse (contrôle prédictif).

B/ ÉTUDES CHEZ L'ANIMAL ET ÉTUDES DE MODÉLISATION

1. RELATIONS ENTRE LES DÉCHARGES DES NEURONES DE L'HIPPOCAMPE ET DE L'ACCUMBENS PENDANT DES TÂCHES DE NAVIGATION SPATIALE É. TABUCHI, A.B. MULDER, S.I. WIENER

Dans le but de mieux comprendre comment l'activité des neurones hippocampiques est capable d'être exprimée dans des comportements d'orientation et de déplacements, des analyses de corrélation croisée (CCR) ont été appliquées à ces enregistrements de l'hippocampe et du noyau accumbens (Acb) chez des rats effectuant cette même tâche. L'objectif était de mieux comprendre comment les signaux issus de l'hippocampe influençaient les neurones de l'Acb. Sur un total de 111 neurones hippocampiques et 66 neurones de l'Acb, 256 paires d'enregistrements simultanés au niveau de ces 2 structures ont été analysées durant une période d'échantillonnage de 1 seconde précédant ou suivant la distribution de la récompense avec une moyenne d'intervalle de ± 50 ms et 5 ms d'intervalle pour

la CCR. Cent trente et une paires (76 neurones hippocampiques et 60 neurones de l'Acb) avaient des pics de décharges significatifs ($p < 0,01$) dans un ou plus d'un histogramme de CCR. La synchronisation de ces neurones dépend de la position du rat dans le labyrinthe. Les latences de survenue des pics significatifs à l'analyse de CCR les plus fréquemment rencontrés étaient de -45 à -5 ms pour les analyses à la fois de la période pré- et post-récompense. Ceci correspond aux latences des réponses évoquées dans l'Acb à la suite de stimulation électrique des voies hippocampe-Acb.

Parmi 18 paires de neurones, 10 neurones hippocampiques avaient une rythmicité (autocorrélation) de 9Hz, le rythme thêta. L'ensemble de ces résultats indique que le rythme thêta a un rôle important pour la synchronisation des activités des neurones hippocampiques et de l'Acb, et apporte des arguments supplémentaires en faveur d'un couplage hippocampe-Acb.

2. INTÉGRATION DES INFORMATIONS EN PROVENANCE DES REPÈRES DE L'ENVIRONNEMENT ET DES MOUVEMENTS PROPRES AU NIVEAU DES CELLULES SÉLECTIVES DE L'ORIENTATION DE LA TÊTE

M. ZUGARO, C. FOUQUIER, A. BERTHOZ, S. WIENER

Afin de mieux comprendre les processus de fusion multisensorielle pour les représentations spatiales, nous enregistrons l'activité des cellules sélectives pour l'orientation de la tête du noyau antérodorsal du thalamus chez le rat. Les effets de la rotation des murs, du sol ou de ces deux derniers sont comparés pour distinguer l'influence des signaux visuels par rapport à celle des informations liées aux mouvements propres du corps sur les neurones sensibles à la direction de la tête. Nous avons enregistré plus de 200 de ces neurones aussi bien que les mouvements des yeux et du corps de l'animal après des rotations passives et actives de celui-ci. Les résultats préliminaires montrent que les rotations des signaux visuels seuls n'ont qu'une influence partielle sur le changement de la direction préférée des neurones.

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

1. PARAMÈTRES DES RÉPONSES VISUELLES ET VESTIBULAIRES DES NEURONES DU CORTEX PARIÉTAL POSTÉRIEUR

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

La détection du mouvement propre est le résultat d'interactions multisensorielles impliquant des signaux visuels, vestibulaires, somatosensoriels et d'autres encore, et les aires pariétales corticales jouent probablement un rôle important dans cette fonction. Afin de préciser ce rôle, nous avons quantifié les réponses neuronales dans l'aire intra-pariétale ventrale (VIP) à des stimulations somatosensorielles, visuelles et vestibulaires. L'activité de cellules individuelles a été en-

registrée par électrode extracellulaire chez deux macaques vigiles, la tête fixée, entraînés à une tâche de fixation. Les stimuli visuels ainsi que la cible de fixation étaient rétro-projetés sur un écran translucide tangentiel. Les stimulations vestibulaires consistaient en des rotations d'axe vertical (plan horizontal) de la table tournante, soit dans l'obscurité totale, soit à la lumière.

La plupart des neurones de VIP possèdent des réponses à toutes les modalités sensorielles et oculomotrices étudiées, mais dans certaines régions de l'espace. Les directions préférées des stimuli optocinétiques (larges nuages de points aléatoires) et somatosensoriels sont toujours approximativement parallèles et dans la même direction. Les cellules sensibles aux stimulations optocinétiques répondent aussi sélectivement au flux optique simulant des mouvements du corps vers l'arrière ou bien vers l'avant (contraction ou expansion, respectivement). Certains de ces neurones possèdent en outre une forte sensibilité à la position des yeux pendant la fixation active à l'obscurité et à la lumière.

Environ 40 % des neurones enregistrés ($n = 110$) répondent à la stimulation vestibulaire. Le champ récepteur visuel de ces neurones est vaste, s'étendant fréquemment au-delà d'un hémichamp entier. Plusieurs types de réponses sont à distinguer en fonction des paramètres vestibulaires. Un petit nombre de neurones ne codent qu'un seul paramètre, l'accélération ou la vitesse. La grande majorité des cellules répondent à la fois à deux voire trois paramètres, notamment un signal en phase avec la position (de la tête dans l'espace). Une cellule donnée, codant la position et la vitesse à la lumière, répond également durant la suppression du VOR dans l'obscurité. Dans d'autres cas, la réponse à la position disparaît à l'obscurité. En conséquence, les signaux vestibulaires du cortex pariétal sont susceptibles de contenir des informations sur la position de la tête dans l'espace. Ces signaux pourraient contribuer au calcul de coordonnées spatiales invariantes pendant le mouvement au moyen d'un codage par populations.

Tous les neurones sensibles aux paramètres vestibulaires répondent aussi aux stimulations optocinétiques. Ces réponses visuelles, sélectives à la direction, sont toujours colinéaires aux directions vestibulaires préférées, ou non-complémentaires. La conséquence directe de ces configurations de réponses est la génération de situations de conflit sensoriel visuo-vestibulaire. Les directions préférées visuelles et vestibulaires sont soit ipsilatérales (par rapport au site d'enregistrement), soit controlatérales. La sensibilité vestibulaire peut être élevée ou faible. L'interaction visuo-vestibulaire a généralement pour effet de réduire le gain de la réponse, reflétant la nature conflictuelle des deux stimuli au niveau du neurone. Mais dans la majorité des cas, au contraire, la présence d'un stimulus visuel conflictuel conduit à une augmentation globale de la réponse.

Alors que tous les neurones vestibulaires de VIP ont des directions préférées optocinétiques non-complémentaires, ce type de réponse est loin d'être retrouvé uniformément dans d'autres aires corticales. Des interactions visuo-vestibulaires complémentaires et non-complémentaires existent dans les cortex vestibulaires,

l'aire 2v et le PIVC (Cortex Vestibulaire Pariéto-Insulaire), et les noyaux thalamiques. L'aire 7a posséderait exclusivement des réponses visuo-vestibulaires non-complémentaires dans le plan médio-latéral (*roll plane*).

Différentes interprétations sont envisageables en ce qui concerne les réponses visuo-vestibulaires non-complémentaires. Notamment, elles pourraient signaler une surcompensation des réflexes de mouvement des yeux ou de la tête, ou servir à élaborer des coordonnées spatiales invariantes, ou enfin être une représentation du mouvement propre (linéaire) au cours d'une rotation de la tête avec le regard fixé sur un objet dans l'espace extra personnel proche. Une réponse définitive pourra probablement être obtenue à l'aide d'enregistrements avec des animaux ayant la tête libre. Par ailleurs, signalons que la présence de signaux vestibulaires dans les aires corticales impliquées dans la détection du mouvement est bien plus étendue que ce que l'on pensait jusqu'alors.

2. MARQUAGE TRANSNEURONAL RÉTROGRADE DES CIRCUITS HORIZONTAUX DES MOUVEMENTS DES YEUX CHEZ LE PRIMATE PAR LE VIRUS DE LA RAGE

W. GRAF, F. KLAM. En coopération avec D. DUBAYLE, et G. UGOLINI (CNRS, GIF/YVETTE)

La méthode de traçage transneuronal par la rage est utilisée pour l'étude du système oculomoteur du primate. La cinétique de transfert du traceur rabique (souche CVS) est étudiée par immunohistochimie à différents intervalles après injection dans le muscle *droit latéral* gauche de macaques rhesus et fascicularis. Le transfert transneuronal rétrograde depuis le droit latéral dépend du temps. A trois jours, le virus a déjà traversé deux à trois synapses, comme l'indique le marquage dans les voies du réflexe vestibulo-oculaire (noyaux vestibulaires, ganglions de Scarpa et flocculus cérébelleux où le marquage met en évidence une organisation en zones) et dans le système saccadique (formations réticulées dorsale paragigantocellulaire et pontique, noyaux raphé interpositus [burst and pause neurons], couches tectales profondes [saccade-related burst neurons]). Des temps d'incubation plus longs (5,5 jours) permettent de visualiser des neurones d'ordre supérieur (e.g., dans la capsule dorsale de Kooy de l'olive inférieure, le champ oculomoteur frontal, le cortex vestibulaire [parieto-insular vestibular cortex PIVC], des aires corticales pariétales impliquées dans la perception du mouvement propre [ventral intraparietal area VIP], des structures impliquées dans la navigation comme le post-subiculum, l'hippocampe et le gyrus post-cingulaire). Ces résultats montrent le grand potentiel de la méthode rabique de mise en évidence des réseaux neuronaux impliqués dans la coordination spatio-temporelle des mouvements des yeux chez les primates.

3. CIRCUITS NEURONAUX DU CONTRÔLE DES MOUVEMENTS DES YEUX

W. GRAF, N. YATIM-DHIBA

Nous avons étudié, chez les élamobranches, les projections des motoneurones extraoculaires qui ont des implications importantes dans la phylogénie du système

oculomoteur chez tous les Vertébrés. Le système oculomoteur des élasmobranches diffère de façon notoire de celui des autres vertébrés. Cette différence se situe au niveau des motoneurones du muscle droit médian ; en effet, chez les élasmobranches ces motoneurones ont une projection contralatérale alors que chez les autres vertébrés leurs projections sont ipsilatérales. Chez les élasmobranches, on trouve une organisation symétrique montrant trois types de motoneurones qui projettent ipsilatéralement et trois qui projettent contralatéralement. Comme cette différence se situe dans les circuits du canal horizontal, nous émettons l'hypothèse que les neurones vestibulaires de deuxième ordre des élasmobranches connectent leurs deux populations de motoneurones respectives, c'est-à-dire le droit latéral et le droit médial. Chez les élasmobranches, ces populations motoneuronales sont localisées du même côté du cerveau. Nous en concluons que l'organisation des neurones vestibulaires de deuxième ordre du système horizontal est identique à celle des systèmes verticaux. Au contraire, chez les Vertébrés, les populations motoneuronales du droit médian et du droit latéral se trouvent des deux côtés du cerveau. Dans ce système, les neurones internucléaires de l'abducens établissent la jonction nécessaire entre les deux populations de motoneurones.

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

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

Organisation neuronale du générateur des mouvements rapides du regard : les neurones toniques inhibiteurs

Les systèmes du contrôle des saccades oculaires et des mouvements de la tête ont été considérés comme systèmes synergiques mais relativement indépendants. Cependant, les travaux plus récents imposent un changement de cette conception. Ils démontrent que les structures hiérarchiquement supérieures (cortex cérébral, tectum) n'envoient vers les circuits prémoteurs qu'un signal global concernant l'amplitude et la direction du déplacement du regard. Les contributions à ce déplacement des mouvements saccadiques ou mouvements lents des yeux ainsi que des mouvements de la tête doivent être définies par des neurones situés en aval, dans la formation réticulée du tronc cérébral. Les études dirigées vers l'analyse des mécanismes neuronaux responsables de ce processus de transformation en sont actuellement à leurs débuts. Pour obtenir des données expérimentales à ce sujet nous avons exploité une particularité du comportement oculomoteur du chat pendant la poursuite de cibles mobiles. Cette poursuite est effectuée par une combinaison de deux types de mouvements oculaires : les saccades et les mouvements lents (ML) qui, ensemble, déterminent le déplacement du regard. L'enregistrement de l'activité des neurones prémoteurs devrait donc permettre de distinguer, au niveau de ces neurones, une activité corrélée soit avec les mouvements des yeux (saccades ou ML) soit avec le déplacement total du regard.

Nous avons étudié l'activité d'une des populations de neurones appartenant au générateur saccadique. Ces neurones sont toniques inhibiteurs et connus sous le nom de « omnipause neurones » (OPN). Des études antérieures chez les primates et chez les chats ont décrit les OPN comme formant une population homogène. De plus, les modèles du générateur saccadique attribuent aux pauses des OPN le déclenchement et la détermination de la durée de la décharge des neurones phasiques excitateurs (NPE). Par conséquent, pendant les séquences des mouvements oculaires effectués par le chat durant l'accompagnement d'une cible mobile, les OPN ne peuvent contrôler que les saccades individuelles et non les ML normalement présents dans ces séquences.

Nous avons étudié 76 OPN qui avaient pour propriété commune une pause pendant les saccades quelle que soit la direction de ces dernières. Quarante neurones avaient des propriétés très proches de celles décrites dans des travaux précédents c'est-à-dire que pendant une poursuite multi-saccadique, les pauses dans la décharge ne concernaient que les saccades. Par conséquent, ces neurones ne pouvaient pas contribuer à la désinhibition des neurones prémoteurs sous-tendant les mouvements lents (ML). Les autres OPNs, près de la moitié de l'échantillon avaient des propriétés particulières : i) Bien que leur décharge tonique cessait pendant toutes les saccades, la durée des pauses n'était pas corrélée de façon significative avec la durée des saccades. ii) La stimulation visuelle en absence de mouvements des yeux avait comme effet la suppression de la décharge tonique. iii) Si un ML précédait la première saccade d'accompagnement de la cible, l'arrêt total de la décharge coïncidait avec le début du ML. iv) Pendant la poursuite multi-saccadique les neurones de ce type n'étaient pas réactivés entre les saccades, et la pause dans la décharge persistait jusqu'à la fin du déplacement du regard. Nous avons nommé ces neurones « OPN complexes » par opposition aux autres OPNs nommés « saccadiques ».

En désaccord avec les résultats des travaux antérieurs, nous avons mis en évidence une non-homogénéité de la population des OPN qui, au regard de certaines propriétés, se traduit par un continuum. à une extrémité de ce continuum se situent les neurones purement « saccadiques » dont la durée des pauses correspond de très près à celle des saccades individuelles. Il existe un large consensus sur leur rôle dans le générateur saccadique : ils définiraient spécifiquement la durée des saccades et ne pourraient contribuer ni à la génération d'autres mouvements oculaires, ni au déplacement du regard en sa totalité. A l'autre extrémité du continuum se trouvent les OPN « complexes ». La durée des leurs pauses ne peut contrôler la durée exacte des saccades mais par contre, elle peut contrôler la durée totale du déplacement du regard. Le rôle des OPN « complexes » pourrait donc consister en une désinhibition de plusieurs classes de neurones prémoteurs sous-tendant non seulement les saccades mais aussi les mouvements lents péri-saccadiques et, éventuellement, les mouvements de la tête.

VI. DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME VISUEL

C. MILLERET, L. WATROBA. En collaboration avec P. BUSER (Université Pierre et Marie Curie, Institut des Neurosciences, Paris)

Le système visuel des mammifères tel le chat est organisé de telle sorte que chaque moitié du champ visuel est rétinotopiquement représentée sur l'hémisphère controlatéral. Le corps calleux, c'est-à-dire la plus grosse commissure cérébrale, empêche toutefois une quelconque discontinuité perceptive par l'intermédiaire de connexions interhémisphériques à la fois réciproques et très spécifiques. Ainsi, par exemple, au niveau des aires visuelles corticales « primaires » 17 et 18, ces connexions sont presque exclusivement limitées à la bordure entre les 2 aires, c'est-à-dire où est représentée la portion médiane verticale centrale du champ visuel.

Au cours de ces dernières années, nous avons démontré que la taille de cette région médiane verticale centrale du champ visuel « vue » par le corps calleux au niveau de la bordure entre les aires 17 et 18, appelée « champ visuel calleux primaire », est modulable chez le mammifère adulte. En particulier, nous avons démontré que sa largeur pouvait être accrue en 6 semaines après une occlusion monoculaire pratiquée chez le chat adulte mais que celle-ci pouvait retrouver sa dimension normale (donc plus réduite) après réouverture de l'œil occlus en seulement quelques heures.

Au cours de cette année :

1. Nous avons complété la série d'expériences résumée ci-dessus en montrant que l'occlusion monoculaire modifiait également temporairement la disparité de position des champs récepteurs des cellules corticales binoculaires qui constituent le champ visuel calleux primaire du chat adulte : celle-ci s'est révélée en effet accrue immédiatement après réouverture de l'œil occlus mais de valeur normale quelques heures plus tard après cette réouverture.
2. Nous avons par ailleurs démontré que l'extension du champ visuel calleux primaire du chat adulte ainsi que la disparité de position des champs récepteurs des cellules corticales binoculaires qui le constituent pouvaient également être accrues en 6 semaines après induction d'un strabisme unilatéral convergent.

A terme, notre travail devrait clairement trouver une application dans le traitement des maladies cécitantes unilatérales surgissant tardivement chez le sujet adulte, telles par exemple celles qui résultent d'un déchirement rétinien, de la dégénérescence maculaire liée à l'âge (DMLA), d'une cataracte, d'un strabisme ou d'un ptosis résultant d'un traumatisme, d'une énucléation ou d'un glaucome.

En effet, le fait que le champ visuel calleux primaire présente des propriétés plastiques et qu'il peut en particulier s'élargir après une occlusion monoculaire ou un strabisme unilatéral implique le système visuel adulte peut s'adapter et par conséquent compenser dans de telles situations. Cette compensation est d'autant plus importante qu'elle concerne ici une zone stratégique du champ visuel, à savoir sa portion médiane verticale centrale et donc une région au niveau de

laquelle s'effectuent entre autres la fusion des 2 hémichamps visuels, la perception des détails fins de notre environnement, de la verticalité et de la profondeur.

Ce travail s'inscrit dans le cadre d'un contrat « Capital Humain et Mobilité » de la CEE qui a commencé en 1995 et qui s'achèvera à la fin de l'année 1999, dont C. MILLERET est la coordinatrice ; il implique un réseau de 6 laboratoires dont le nôtre et ceux de G. BERLUCCHI (Vérone), A. BELTRAMELLO (Vérone), T. BONHOEFFER (Munich), G.M. INNOCENTI (Lausanne), P. BERBEL (Alicante).

PUBLICATIONS

Revue à comité de lecture

BREMMER, F., GRAF, W., BEN HAMED, S. & DUHAMEL, J.-R. Eye position encoding in the macaque ventral intraparietal area (VIP). *NeuroReport*, 10 : 873-878, 1999.

BRUNEL, N. & TRULLIER, O. Plasticity of directional place fields in a model of rodent CA3. *Hippocampus* 8 : 651-665, 1998.

BUCCI, M.-P., KAPOULA, Z. & EGGERT, T. Saccade amplitude disconjugacy induced by aniseikonia : dependency on monocular depth cues. *Vision Res.* 39 : 3109-3122, 1999.

CLÉMENT, G. Alteration of eye movements and motion perception in microgravity. *Brain Res. Rev.* 28 : 161-172, 1998.

CLÉMENT, G., WOOD, S.J., RESCHKE, M.F., BERTHOZ, A. & IGARASHI, M. Yam and pitch visual-vestibular interaction in weightlessness. *J. Vest. Res.* 9 : 207-220, 1999.

EMONET-DENAND, F., LAPORTE, Y. & PETIT, J. Comparison of static fusimotor innervation in cat peroneus tertius and longus muscles. *J. Neurophysiol.*, 80 : 247-254, 1998.

FLANDERS, M., DAGHESTANI, L. & BERTHOZ, A. Reaching beyond reach. *Exp. Brain Res.* 126 : 19-30, 1999.

GAVRILOV, V., WIENER, S. & BERTHOZ, A. Discharge correlates of hippocampal complex spike neurons behaving rats passively displaced on a mobile robot. *Hippocampus*, 8 : 475-490, 1998.

GIERSCH, A. & LORENCEAU, J. Effects of a benzodiazepine, Lorazepam, on motion integration and segmentation : an effect on the processing of line-ends ? *Vision Res.* 39 : 2017-2025, 1999.

GRASSO, R., PRÉVOST, P., IVANENKO, Y., & BERTHOZ, A. Eye-head coordination for the steering of locomotion : an anticipatory synergy. *Neurosci. lett.* 253 : 115-118, 1998.

GRASSO, R., GLASAUER, S., GEORGES-FRANÇOIS, P. & ISRAËL, I. Replication of passive whole-body linear displacements from inertial cues ; facts and mechanisms. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 871 : 345-366, 1999.

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

ISRAËL, I. & GLASAUER, S. Separation between On- and Off- center passive motion in darkness. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 871 : 417-421, 1999.

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

KAPOULA, Z., BERNOTAS, M. & HASLWANTER, T. Listing's plane rotation with convergence : role of disparity, accommodation, and depth perception. *Exp. Brain Res* 126 : 175-186, 1999.

KAPOULA, Z., BUCCI, M-P. & EGGERT, T. Disconjugate adaptation of vertical saccades in superior oblique palsy. *Neuro-Ophthalmol.* 19 : 151-161, 1998.

KAPOULA, Z., BUCCI, M-P., LAVIGNE-TOMPS, F. & ZAMFIRESCU, F. Disconjugate memory guided saccades to disparate targets : evidence for 3-D sensitivity. *Exp. Brain Res.* 122 : 413-423, 1998.

LÉONE, G. The effect of gravity on human recognition of disoriented objects. *Brain Res. Rev.* 28 : 203-214, 1998.

LÉONE, G., DE SHONEN, S. & LIPSHITS, M. Prolonged weightlessness, reference frames and visual symmetry detection. *Acta Astronautica* 42 : 281-286, 1998.

LIPSHITS, M. & MCINTYRE, J. Gravity affects the preferred vertical and horizontal in visual perception of orientation. *NeuroReport* 10 : 1085-1089, 1999.

LOBEL, E., KLEINE, J.F., LE BIHAN, D., LEROY-WILLIG, A. & BERTHOZ, A. Functional MRI of galvanic vestibular stimulation. *J. Neurophysiol.* 80 : 2699-2709, 1998.

LOBEL, E., KLEINE, J.F., LEROY-WILLIG, A., VAN DE MOORTELE, P.-F., LE BIHAN, D., GRÜSSER, O.-J. & BERTHOZ, A. Cortical areas activated by bilateral galvanic vestibular stimulation. In : Cohen, B. & Hess, BJM. (Eds), « *Otolith function in spatial orientation and movement* », *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 871 : 313-323, 1999.

LORENCEAU, J. Veridical perception of global motion from disparate component motions. *Vision Res.* 38 : 1605-1610, 1998.

MCINTYRE J., STRATTA, F. & LACQUANITI, F. Short-Term memory for reaching to visual targets : Psychophysical evidence for body-centered reference frames. *J. Neurosci.* 18 : 8423-8435, 1998.

MCINTYRE, J., BERTHOZ, A. & LACQUANITI, F. Reference frames and internal models for visuo-manual coordination : What can we learn from microgravity experiments ? *Brain Res. Rev.* 28 : 143-154, 1998.

MOSCHOVAKIS, A.K., KITAMA, T., DALEZIOS, Y., PETIT, J., BRANDI, A.-M. & GRANTYN, A.A. An anatomical substrate for the spatiotemporal transformation. *J. Neurosci.* 18 : 10219-10229, 1998.

MOSCHOVAKIS, A.K., DALEZIOS, Y., PETIT, J. & GRANTYN, A. New mechanism that accounts for position sensitivity of saccades evoked in response to stimulation of superior colliculus. *J. Neurophysiol.* 80 : 3373-3379, 1998.

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

PETIT, J., KLAM, F., GRANTYN, A. & BERTHOZ, A. Saccades and multisaccadic gaze shifts are gated by different pontine omnipause neurons in head-fixed cats. *Exp. Brain Res.* 125 : 287-301, 1999.

PETIT, J., BANKS, R.W. & LAPORTE, Y. Testing the classification of static gamma axons using different patterns of random stimulation. *J. Neurophysiol.* 81 : 2823-2832, 1999.

POZZO, T., PAPAXANTHIS, C., STAPLEY, P. & BERTHOZ, A. The sensimotor and cognitive integration of gravity. *Brain Res. Rev.* 28 : 92-101, 1999.

ROUSIÉ, D., BAUDRILLARD, J.C., HACHE, J.C., PELLERIN, P., VAN TICHELEN, P. & BERTHOZ, A. Ocular tilt, Postural asymmetry, vestibulo-ocular disorders, and perceptual deficits related to asymmetries in vestibular organs orientation. *Arch. ital. Biol.* 137 (suppl.) 24-36, 1999.

ROUSIÉ, D., HACHE, J.C., PELLERIN, P., DEROUBAIX, J.P., VAN TICHELEN, P. & BERTHOZ, A. Oculomotor, postural and perceptual asymmetries in vestibular organ anatomy. In : Cohen, B. & Hess, B.J.M. (Eds), « *Otolith function in spatial orientation and movement* », *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 871 : 439-446, 1999.

SIEGLER, I., ISRAËL, I., BERTHOZ, A. Shift of the beating field of vestibular nystagmus : an orientation strategy ? *Neurosci. Lett.* 254 : 93-96, 1998.

SIEGLER, I., REYMOND, G., LÉBOUCHER, P. Role of otoliths in spatial orientation during passive travel in a curve *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 871 : 447-450, 1999.

VALLAR, G., LOBEL, E., GALATI, G., BERTHOZ, A., PIZZAMIGLIO, L. & LE BIHAN, D. A fronto-parietal system for computing the egocentric spatial frame of reference in humans. *Exp. Brain Res.* 124 : 281-286, 1999.

VIAUD-DELMON, I., IVANENKO, Y., GRASSO, R. & ISRAËL, I. Non-specific directional adaptation to asymmetrical visual-vestibular stimulation. *Cognitive Brain Res.* 7 : 507-510, 1999.

WEXLER, M., KOSSLYN, S.M. & BERTHOZ, A. Motor processes in mental rotation. *Cognition* 68 : 77-94, 1998.

Diffusion « Grand Public »

BERTHOZ, A. Le secret du geste : l'anticipation. *Science et Vie* (Hors Série : Le Cerveau et le Mouvement), 2579 : 68-77, 1998.

KAPOULA, Z. La saccade oculaire. *Science et Vie* (Hors Série : Le Cerveau et le Mouvement), 2579 : 96-103, 1998.

Co-édition d'ouvrages collectifs

BERTHOZ, A. & GUELL, A. Space Neuroscience Research, *Brain Res. Rev.* (Special issue) 28 : pp. 233, 1999.

DROULEZ, J. (1999) Participation à la traduction de l'ouvrage *Neurophilosophie* de Patricia Smith-Churchland, PUF.

Chapitres d'ouvrages collectifs

AMORIM, M.-A. A neurocognitive approach to human navigation. In : *Wayfinding Behavior : cognitive mapping & other spatial processes*. Golledge, R.G. (Ed), Johns Hopkins Univ. Press, 152-167, 1999.

BERTHOZ, A. Parietal and hippocampal contribution to topokinetic and topographic memory. In : Burgess *et al.* (eds) *The Hippocampal and Parietal Foundations of Spatial Cognition*. Burgess, N., Jeffery, K.J. & O'Keefe, J. (eds) Oxford University Press, 381-403, 1999.

BERTHOZ, A., AMORIM, M.-A., GLASAUER, S., GRASSO, R., TAKEI, Y. & VIAUD-DELMON, I. Dissociation between distance and direction during locomotor navigation. In : *Wayfinding Behavior : cognitive mapping & other spatial processes*. Golledge, R.G. (Ed), Johns Hopkins Univ. Press, 328-348, 1999.

CORNILLEAU-PÉRES, V., A.L. PARADIS & DROULEZ, J. Visual perception of 3D shape from motion : multisensory integration and cortical bases. In : Harris, L.R. & Jenkin, M. (eds) *Vision and Action*. Cambridge University Press, 231-249, 1998.

ISRAËL, I. & SIEGLER, I. Active reproduction of passive rotations and contingent eye movements. In : Becker, W., Deubel, H. & Mergner, Th. (eds) *Current Oculomotor Research : physiological and psychological aspects*, New York : Plenum Press, 133-136, 1999.

KAPOULA, Z., BERNOTAS, M. & HASLWANTER, T. Listing's plane orientation with vergence : effect of disparity and accommodation. In : Becker W, Deubel H et Mergner T (Eds), *Current Oculomotor Research : physiological and psychological aspects*. New York : Plenum Press, 165-174, 1999.

MILLERET, C. L'intrication neuronale multisensorielle dans les processus de compensation. Les Séminaires Ophtalmologiques d'IPSEN « *Vision, Génome et Cerveau* » Christen, Y., Doly, M. & Droy-Lefaix, M.-T. (eds) Paris : Irvin, 103-115, 1999.

Communications dans des congrès

ALBERTIN, S., MULDER, A.B., TABUCHI, E., ZUGARO, M., WIENER, S.I. Accumens medial shell lesions impair performance in rats performing in a differentially rewarded plus maze. *Soc. Neurosci. Abstets.* 24 : 1909, 1998.

BALLESTER, M., DE WAELE, C., BELIN, P., SAMSON, Y., TRAN BA HUY, P., VIDAL P.-P. & BERTHOZ, A. Étude par tomographie par émission de positons

(TEP) des projections corticales otolithiques chez l'Homme. 105^e Congrès français d'Oto-Rhino-Laryngologie et de Pathologie cervico-faciale, Paris, Oct. 1998.

BERTHOZ, A., BUCHMAN, A., FLASH, T., ISRAËL, I., LIPSHITS, M., MCINTYRE, J., RADIN, B., SIEGLER, I. & SLOTINE, J.J. Mechanisms of sensorimotor integration in whole-body and arm movements: motion, planning, memory storage and execution. French-Israeli cooperation in cognitive and neurosciences, Maale Hachamisha, Israël, 20-21 Dec. 1998

CHAVANE, F., BAUDOT, P., LORENCEAU, J., BRINGUIER, V. & FRÉGNAC, Y. Functional predictions derived from spatio-temporal constraints in the synaptic integration field of area 17 neurons. Conférence J. Monod, Aussois, 1998.

CORNILLEAU-PÉRÈS, V., WEXLER, M., MARIN, E., DROULEZ, J. The perception of surface orientation from motion in small and wide field. Invest. Ophthalmol. & Visual Sci., 40 : S742, 1999 (abstr).

GAUNET, F. & BERTHOZ, A. Mise en jeu du processus de rotation mentale dans la reconnaissance de scènes. Assises des Réseaux des Sciences Cognitives, Paris, 1998.

GRAF, W. Is there a need for vestibular signals in the cortex ? HFSP Workshop, Paris, June 1998.

GRAF, W., BREMMER, F., KLAM, F., BEN HAMED, S. & DUHAMEL, J.-R. Visual-vestibular interaction in primate parietal cortex. « The contributions of vestibular system to oculo-motor, skeleto-motor and perceptual functions ». Satellite Symposium, on honour of O. Pompeiano & V. Wilson, to the XXth meeting of the Barany Society Arch. Ital. Biol., 137 (suppl.) 31-32 (poster), 1999.

ISRAËL, I. & SIEGLER, I. Orientation and motion information from the vestibular system. Satellite Symposium « The contribution of vestibular system to oculo-motor, skeleto-motor and perceptual functions » on honour of O. Pompeiano & V. Wilson, to the XXth meeting of the Barany Society Arch. Ital. Biol. 137 (suppl.) 34-35 (poster), 1999.

ISRAËL, I., SIEGLER, I. & VIAUD-DELMON, I. Orientation and motion information from the vestibular system. « The contributions of vestibular system to oculo-motor, skeleto-motor and perceptual functions ». Satellite Symposium, on honour of O. Pompeiano & V. Wilson, to the XXth meeting of the Barany Society Arch. Ital. Biol. 137 (suppl.) 79-80, 1999.

KAPOULA, Z. (avec BUCCI, M.-P. & VITU, F.). Adaptation oculomotrice à une anisétropie optique. Journée de la SFOP consacrée à l'oculomotricité. Centre National des Quinze-Vingts, Paris, Décembre 1998.

KLAM, F., DUHAMEL, J.-R., BEN HAMED, S. & GRAF, W. Vestibular response dynamics in macaque posterior parietal cortex. Soc. Neurosci. Abst. 24 : 106.1, 1998.

KLAM, F. & GRAF, W. Vestibular response parameters in macaque posterior parietal cortex neurons. In « Three-dimensional sensory and motor space : cortical

neuronal mechanisms and psychophysics of orientation and motion in three-dimensional space ». 2nd European Research Conferences, Castelvecchio (Italie) Avril 1999 (poster).

LAMBREY, S., VIAUD-DELMON, I. & BERTHOZ, A. Influence of a sensory conflict upon spatial memory displacements. 1/ Navigation in Biological and Artificial Systems ; 2/ Spatial Cognition in real and virtual environments. Two Workshops on Spatial Cognition, Tübingen, Avr. 1999.

LAPPE, M., ISRAËL, I. & BERTIN, R.J.V. Path perception from optic flow. ECVF, Oxford, Août, 1998 (poster).

LOBEL, E., KLEINE, J.F., LEROY-WILLIG, A., LE BIHAN, D., GRÜSSER, O.-J. & BERTHOZ, A. Functional MRI of galvanic vestibular stimulation. « The contributions of vestibular system to oculo-motor, skeleto-motor and perceptual functions ». Satellite Symposium, on honour of O. Pompeiano & V. Wilson, to the XXth meeting of the Barany Society. Arch. Ital. Biol. 137 (suppl.) : 28 (poster), 1999.

LORENCEAU, J., CHAVANE, F., GEORGES S. & FRÉGNAC, Y. Spatiotemporal dynamics of contour integration : psychophysics and physiological correlates. Perception (Suppl.) : 27. 74 B, 1998.

LORENCEAU, J., GEORGES S., SERIES & FRÉGNAC, Y. Apparent motion of Gabor patches : collinear faster than parallel. Investig. Ophtal. Vis. Sci. (Suppl.) 40, 4, S1 (abstr), 1998.

LORENCEAU, J. & GEORGES, S. Dynamics of contour integration. Assises de Sciences Cognitives, Paris, 1998.

LORENCEAU, J., CHAVANE, F., GEORGES, S. & FRÉGNAC, Y. Spatio-temporal dynamics of contour integration : psychophysics & physiological correlates. Conférence J. Monod, Aussois. 1998.

MILLERET, C. & HOUZEL, J.C. Early strabismus profoundly alters the interhemispheric integration of visual information in adult mammals through the establishment of heterotopic callosal connections. Colloque « Neural development, network formation and plasticity », Paris, 1998.

MILLERET, C. & HOUZEL, J.C. Un strabismus précoce altère le développement de l'intégration interhémisphérique visuelle des mammifères en induisant la formation de connexions callosales hétérotopiques. Assises des réseaux de Sciences Cognitives d'Ile-de-France, Paris, Octobre 1998.

MILLERET, C. & HOUZEL, J.C. Plasticité des connexions calleuses visuelles au cours du développement chez le chat. Réunion de l'Institut de Biologie, Collège de France, Paris, Décembre 1998.

MILLERET, C., WATROBA, L. & BUSER, P. Plastic changes in the « primary » callosal visual field after monocular deprivation in the adult cat. Europ. J. Neurosci. (Suppl.) 10 : 91-24, 1998.

MILLERET, C., WATROBA, L. & BUSER, P. What is the actual width of the « primary » callosal visual field in cat ? Soc. Neurosci. Abst. 24 : 254-12, 1998.

PANERAI, F. A 6 DoF head tracking device for experiments in active vision.. In « Three-dimensional sensory and motor space : cortical neuronal mechanisms and psychophysics of orientation and motion in three-dimensional space ». 2nd European Research Conferences, Castelvechchio (Italie) Avril 1999 (poster).

ROUSIÉ, D., BAUDRILLARD, J.-C., HACHE, J.-C., PELLERIN, P., VAN TICHELEN, P. & BERTHOZ, A. Ocular tilt, postural asymmetry, vestibulo-ocular disorders, and perceptual deficits related to asymmetries in vestibular organs orientation. « The contributions of vestibular system to oculo-motor, skeleto-motor and perceptual functions ». Satellite Symposium, on honour of O. Pompeiano & V. Wilson, to the XXth meeting of the Barany Society Arch. Ital. Biol. 137 (suppl.) 24-36, 1999 (poster).

SENOT, P., MCINTYRE, J., PRÉVOST, P. & BERTHOZ, A. Contrôle de la perturbation du membre supérieur dans une tâche de capture. Assise des réseaux de sciences cognitives de l'Île de France, Paris, Octobre 1998 (poster).

SENOT, P., MCINTYRE, J., PRÉVOST, P. & BERTHOZ, A. Control of the upper limb perturbation in a catching task. In « Three-dimensional sensory and motor space : cortical neuronal mechanisms and psychophysics of orientation and motion in three-dimensional space ». 2nd European Research Conferences, Castelvechchio (Italie) Avril 1999 (poster).

SERIES, P., LORENCEAU, J., TARROUX, P. & FRÉGNAC, Y. Spatio-temporal dynamics of subthreshold activation in a model of primary visual cortex. Conférence J. Monod, Aussois, 1998.

SIEGLER, I., ISRAËL, I., BERTHOZ, I. Stratégies d'orientation : effets sur la déviation oculaire du nystagmus vestibulaire dans le noir, Assises des Sciences Cognitives, Paris, Octobre 1998.

SIEGLER, I., VIAUD-DELMON, I., ISRAËL, I., BERTHOZ, A. Perception of two consecutive whole-body rotations and their concurrent eye movements, 28th Annual Meeting of the American Society of Neuroscience, Los Angeles, 7-12 Nov. 1998.

SIEGLER, I. & ISRAËL, I. Gaze and body orientation in the dark.. In « Three-dimensional sensory and motor space : cortical neuronal mechanisms and psychophysics of orientation and motion in three-dimensional space ». 2nd European Research Conferences, Castelvechchio (Italie) Avril 1999 (poster).

SIEGLER, I., ISRAËL, I. Les stratégies d'orientation peuvent influencer la déviation oculaire du nystagmus vestibulaire dans le noir, 4^e Colloque de la Société des Neurosciences Française, Marseille, 25-28 Mai 1999.

TABUCHI, E., MULDER, A.B., FOUQUIER, C., WIENER, S.I. CA1 hippocampal discharges are correlated with, and anticipate accumbens neuronal firing in behaving rats. Soc. Neurosci. Abstets. 24 : 1909, 1998.

TABUCHI, E., MULDER, A.B., FOUQUIER, C., WIENER, S.I. (1998). Transmission des informations du noyau accumbens à l'hippocampe. Journée de l'Institut de Biologie, Collège de France, Décembre 1998.

TRULLIER, O., SHIBATA, R., MULDER, A.B., BERTHOZ A., WIENER, S.I. In rats alternating between intramaze and extramaze cue tasks, hippocampal firing fields lock to extramaze cues. Soc. Neurosci. Abstrs. 24 : 1908, 1998.

UGOLINI, G., YATIM, N., GERRITS, N.M. & GRAF, W. Mapping the oculomotor system : the power of transneuronal tracing. « The contributions of vestibular system to oculo-motor, skeleto-motor and perceptual functions ». Satellite Symposium, on honour of O. Pompeiano & V. Wilson, to the XXth meeting of the Barany Society, *Arch. ital. Biol.* 137 (suppl.) : 92-94, 1999.

VIAUD-DELMON I., IVANENKO Y., JOUVENT, R. & BERTHOZ, A. L'anxiété trait : une dysfonction psychopathologique ou une dysfonction sensorielle intégrative ? Une étude en réalité virtuelle, 4^e colloque de la Société des Neurosciences, Marseille, 25-28 mai 1999 (poster).

VIAUD-DELMON, I. & LEPICARD, E. Cognition spatiale et anxiété, Entretiens de la cognition, Maison-Alfort, 25-27 novembre 1998.

VIAUD-DELMON, I., IVANENKO, Y., JOUVENT, R. & BERTHOZ, A. Anxiety and integration of visual-vestibular information studied with virtual reality, Annual meeting of the American Society of Neuroscience, 1998 (poster).

VIAUD-DELMON, I., LAMBREY, S., IVANENKO, Y., JOUVENT, R. & BERTHOZ, A. Navigation in a virtual environment : the use of multisensory information, Human Frontier workshop, Paris, 24-25 juin 1998.

VIAUD-DELMON, I. & SIEGLER, I. Oculomotor strategies and orientation in space. In « Three-dimensional sensory and motor space : cortical neuronal mechanisms and psychophysics of orientation and motion in three-dimensional space », 2nd European Research Conferences, Castelvecchio (Italie) Avril 1999 (poster).

VITTE, E., CORDOLIANI, Y.S., BERTHOZ, A., LAMAS, G. & SOUDANT, J. Functional MRI of the vestibular cortex in patients after acoustic neuroma removal. « The contributions of vestibular system to oculo-motor, skeleto-motor and perceptual functions ». Satellite Symposium, on honour of O. Pompeiano & V. Wilson, to the XXth meeting of the Barany Society. *Arch. Ital. Biol.* 137 (suppl.) : 96, 1999.

WATROBA, L., MILLERET, C. & BUSER, P. Plasticité du « champ visuel calleux primaire » chez le chat adulte. Réunion de l'Institut de Biologie, Collège de France, Paris, Décembre 1998.

WATROBA, L., MILLERET, C. & BUSER, P. Effets d'une chiasmotomie et d'une occlusion monoculaire sur la disparité de position des champs récepteurs de cellules visuelles corticales binoculaires activées par le corps calleux et enregistrées à la bordure 17/18 chez le chat adulte. 4^e Colloque de la Société des Neurosciences, Marseille, L-71, Juin 1999.

WEXLER, M. & DROULEZ, J. An evaluation of underlying hypotheses in the perception of surface inclination from static monocular texture cues.. In « Three-dimensional sensory and motor space : cortical neuronal mechanisms and psychophysics of orientation and motion in three-dimensional space ». 2nd European Research Conferences, Castelvecchio (Italie) Avril 1999 (poster).

WEXLER, M., PANERAI, F. & DROULEZ, J. Looking actively at Ames's window. *Cognitive & Neural Systems*, Boston Univ., 1999 (abstr).

Organisation de réunions

BERTHOZ, A.

— (et CHANGEUX, J.-P.) *Neuroscience et Société*, Colloque d'inauguration des nouveaux locaux du Collège de France, Paris, Oct. 1998.

— Contribution of in vivo-imaging to concepts of memory and depression. Workshop organisé par le LPPA, le Département de Médecine Nucléaire de Düsseldorf et le Centre de Recherche Jülich (Allemagne) — Collège de France, Paris, Nov. 1998.

GRAF, W.

— HFSP Workshop « Neuronal Control of Self-motion Perception », Paris, June 1998.

— Cortical neuronal mechanisms and psychophysics of orientation and motion in three-dimensional space. 2nd European Research Conferences, Castelvecchio (Italie) Avril 1999.

LORENCEAU, J.

— Les interactions neurones-glie : un rôle dans les processus cognitifs ?, Colloque IFR de Biologie-Atelier de Segmentation & Groupements perceptifs. Collège de France, Mars 1999.

Enseignement

BERTHOZ, A.

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

— DEA Neurosciences — Paris VI.

DROULEZ, J.

— Module Perception et Action, DEA de Sciences Cognitives.

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

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

KAPOULA, Z.

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

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

LORENCEAU, J.

- Magistère de biologie (ENS), Sciences Cognitives.
- École Supérieure d'Électricité (Supelec) : Cerveau & Cognition.
- DU Neuroanatomie Fonctionnelle et Modélisation — Paris V.

MILLERET, C.

- Hôpital Necker-Enfants Malades : cours de 2^e année d'Orthopsie (2 h).
- Université Paris VI : Cours de Maîtrise, Module de Neurosciences des Systèmes Intégrés « Mécanismes neurologiques de la perception visuelle » (10 h).
- Université René Descartes — Centre Universitaire de formation continue des Saints Pères : Cours magistral dans le cadre du Diplôme d'Université « Techniques de compensation du handicap visuel » — Compensations multi-sensorielles lors des handicaps visuels (2 h).

PRÉVOST, P.

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

VIAUD-DELMON, I.

- DEA de Psychopathologie fondamentale — Perception et Psychopathologie. Université de Paris 7.
- Licence de Psychologie — Perception visuelle et interactions visuo-vestibulaires, Univ. Paris 7.

Conférences sur invitation

BERTHOZ, A.

- Le sens du mouvement. Conférence plénière aux Journées nationales des Enseignants d'Éducation physique et sportive, Valenciennes, Mai 1998.
- Consciousness, Movement and Space. Gulbenkian Symposium on Cognitive Neuroscience : « Consciousness », Convento da Arrabida (Portugal) 23-25 July 1998.
- Étude par tomographie par émission de positons (TEP) des projections corticales otolithiques chez l'Homme. 105^e congrès français d'Oto-rhino-laryngologie et de Pathologie faciale, Paris 12-15 Octobre 1998.
- Système neurosensoriel (troubles de l'équilibre) : Données spatiales. Conférence « Le vieillissement accéléré et réversible des cosmonautes » — Groupe de travail ANAE/CNES/Sté Française de Gérontologie (en coop. Avec le MEDES), Paris, Oct. 1998.
- The neural basis of spatial memory during navigation. Conférence Jacques Monod « Synaptic plasticity, assembly dynamics and flexibility of cognitive representations », Aussois, Nov. 1998.

— Le cerveau, architecte de nos représentations. Colloque « Cinq sens ou un corps ». Exposition « Théâtre des Sens », Comité Colbert, Paris, Déc. 1998.

— Les bases neurales de la mémoire spatiale pendant la navigation. Réunion « Emotions et Cerveau », Cercle de Neurologie comportementale, Fondation IPSEN, Paris, Mars 1999.

— Bases neuronales du contrôle du regard et de l'orientation spatiale. Études en PET et IRM fonctionnelle. 2^e journée d'étude de l'ISCC : « Perception visuelle et Imagerie », CNRS, Paris, Mars 1999.

— Les architectes ont oublié le plaisir du mouvement. Conférence « Les Lundis d'archi », École d'Architecture de Grenoble, Mars 1999.

— Le cerveau, la perception et le mouvement. Conférence introductive à la Journée Recherche du GEI, Médecine & Sciences de l'Ingénieur, ENPC, Champs-sur-Marne, Mars 1999.

— Bases neurales de la mémoire spatiale dans des tâches de navigation. Colloque « Neurosciences facultaires », CMU, Paris, Mars 1999.

— Cortical contribution to spatial memory during navigation. In : Three-dimensional sensory and motor space : cortical neuronal mechanisms and psychophysics of orientation and motion in three-dimensional space. 2nd European Research Conferences, Castelvechio (Italie) Avril 1999.

— La contribution du cortex cérébral et de la formation hippocampique au fonctionnement du système vestibulaire, à sa pathologie et à la compensation de ses déficits. Conférence plénière, XXXIII symp. Société d'Otoneurologie « *Le Handicap vestibulaire* », Genève, Mai 1999.

DROULEZ, J.

— La perception visuelle du mouvement. INRIA, Sophia-Antipolis, Déc. 1998.

GRAF, W.

— Détection et perception du mouvement dans l'espace 3d : approche comparative. CNRS, Lab. Neurobiologie et Mouvements, Marseille, Nov. 1998.

— J.B. Johnston Club (Brain, Behav. Evol. What determines posture ? Evolution and Sensory Input to the Head-Neck System, Los Angeles, Nov. 1998.

— L'orientation spatiale, résultat d'interactions pluri-sensorielles. Journée de l'Institut de Biologie, Collège de France, Paris, Déc. 1998.

— Movement detection in three-dimensional space : the end product of multisensory integration. In : « Three-dimensional sensory and motor space : cortical neuronal mechanisms and psychophysics of orientation and motion in three-dimensional space », 2nd European Research Conferences, Castelvechio (Italie) Avril 1999.

— Three-dimensional optokinetic stimulation. In « Three-dimensional sensory and motor space : cortical neuronal mechanisms and psychophysics of orientation

and motion in three-dimensional space ». 2nd European Research Conferences, Castelvecchio (Italie) Avril 1999.

— Vestibular signals in primate parietal cortex. In : Vestibular Influences on Spatial Orientation. Satellite Symposium of the 9th Annual Meeting of the Society for Neural Control of Movement, Princeville, Hawaii, April, 1999.

LORENCEAU, J.

— Tout et parties : psychophysique du liage perceptif de mouvements visuels, LIMSI, Orsay, Sept. 98.

— Psychophysique de l'intégration de contours et de mouvements, Mathématiques et Vision, Treilles, Déc. 98.

— Visual Perception of motion : from local analysis to 3-dimensional interpretation. Perception and sensorimotor control of action, Paris, Janv. 99.

— Formes visuelles en mouvement : « la dynamique de la cohérence perceptive ». Collège de France, Cours du Pr. A. Berthoz, Fév. 99.

MCINTYRE, J.

— Invited lecture : Frames of Reference and Co-ordinate Transformations, Computational Issues in Motor Control, Aalborg, Danemark, Janv. 1999.

— Frames of Reference and Internal Models. NASA STS-90 Neurolab Results Symposium, National Academy of Science, Washington, D.C. Avr. 1999.

MILLERET, C.

— Étude Anatomico-fonctionnelle de l'intégration interhémisphérique visuelle et de sa plasticité chez le chat. Unité INSERM 371 « Cerveau et Cognition », Bron, Décembre 1998 (Invitant : Dr. Henry Kennedy).

— Plasticity of the interhemispheric integration of visual information through the corpus callosum of mammals. Colloque commun de la Société des Neurosciences et la British Neuroscience Association « Perception and Sensorimotor control of action », Paris, Janvier 1999 (Invitants : Drs J. Bullier, Y. Frégnac, L. Jami).

— Interhemispheric integration of visual information through the corpus callosum and plasticity in mammals. Departamento de Histologia, Facultad de medicina, Alicante (Espagne), Juin 1999 (Invitant : Pr. P. Berbel).

WIENER, W.

— Representations of passive and active displacements in the rat hippocampus. Laboratory for Neurobiology of Emotion, RIKEN, Saitama (Japon), Octobre 1998.

— Spatial, behavioral and sensory correlates of hippocampal discharges in behaving rats. Dept Physiologie, Toyama Medical and Pharmacological University, Toyama (Japon), Octobre 1998.

— Spatial, behavioral and sensory correlates of hippocampal discharges in behaving rats.' Brainway group, Brain Science Institute, RIKEN, Saitama (Japon), Octobre 1998.

— Spatial, behavioral and sensory correlates of hippocampal discharges in behaving rats.' Dept. Physiologie, Ajou Université, Suwon (Corée du Sud), Octobre 1998.

— Spatial, behavioral and sensory correlates of hippocampal discharges in behaving rats.' Dept. Psychologie, Yale Université, New Haven, Connecticut (USA), Novembre 1998.

— Spatial, behavioral and sensory correlates of hippocampal discharges in behaving rats.' Dept Psychologie, Dartmouth Université, Hanover, New Hampshire (USA), Novembre 1998.

— Intégrations multisensorielles au niveau des neurones sélectifs pour l'orientation de la tête. Entretiens de la cognition, GIS Sciences de la Cognition, Chinagora, Alfortville, Novembre 1998.

— Réponses sélectives aux récompenses, comportements et position du corps dans le noyau accumbens. Symposium « Les ganglions de la base : du neurone à la fonction », Chaire de Neuropharmacologie, Collège de France, 8 janvier 1999.

Rapports

MCINTYRE, J., LIPSHITS, M. & BERTHOZ, A. NASA-Mir Phase 1B Experiment E701 : Frames of Reference, Final Report, NASA Johnson Space Center (ed.) 1998.

MCINTYRE, J., ZAGO, M., LACQUANITI, F. & BERTHOZ, A. 1998 Neurolab Experiment E111 : Frames of Reference and Internal Models, Preliminary Results Report, NASA — Johnson Space Center (ed.) 1999.

MILLERET, C., BERLUCCHI, G., INNOCENTI, G.M., BERBEL, P., BELTRAMELLO, A., BONHOEFFER, T. Plasticity of the interhemispheric relations in the adult mammals. Rapport annuel 4./ Contrat Capital Humain et Mobilité N° ERBCHRXCT940507.

Participation à l'organisation de la recherche

BERTHOZ, A.

— Président du Comité scientifique du Programme « Cognitique » du Ministère de l'Éducation Nationale, de la Recherche et de la Technologie.

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

— Membre de l'Editorial Board des revues « Cognitive Science Quarterly », « Journal of Vestibular Research », ...

KAPOULA, Z.

— Depuis 1997, Responsable de l'atelier « Oculomotricité », Réseau Ile-de-France Sciences Cognitives. Co-responsables I. Israël (CR1, LPPA) et F. Vitu (CR1, LPE, URA 316).

— Expertise pour revues internationales (Vision Research, Experimental Brain Research).

LORENCEAU, J.

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

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

— Co-responsable du Réseau de Sciences Cognitives d'Ile-de-France.

MILLERET, C.

— Coordinatrice d'un réseau européen Capital Humain et Mobilité « Plasticity of the Interhemispheric relations in the Adult Mammals ».

— Membre suppléante de la Commission 26 du CNRS.

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

Valorisation et collaboration avec l'Industrie

BERTHOZ, A.

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

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

DROULEZ, J. & WEXLER, M.

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

— Projet PREDIT

Contrats de coopérations nationales et internationales

BERTHOZ, A.

— Création et direction d'un laboratoire Européen (Laboratoire Européen de Neurosciences de l'Action) entre le CNRS, le Collège de France, et l'Institut Santa Lucia à Rome.

KAPOULA, Z.

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

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

GRAF, W.

— Projet BIOTECH (CE) Transneuronal tracing reveals the modular building blocks of the nervous system.

— Projet Human Frontiers.

KAPOULA, Z.

— Contrat ESSILOR : « Adaptation Oculomotrice à l'aniséiconie due au port des lunettes », 1999.

— INSERM action : *Les déficiences visuelles aux âges extrêmes* : « Développement du contrôle binoculaire moteur chez l'enfant normal et chez l'enfant strabique de 5 à 13 ans », 1999.

LORENCEAU, J.

— PROGRES-INSERM (Resp. J. Lorenceau) *Plasticité et adaptation des voies visuelles chez les sujets atteints de dégénérescence maculaire liée à l'âge (DMLA)*, (avec Yves Frégnac (IAF-CNRS), et Jean-François Le Gargasson (coordinateur Hôpital Lariboisière, Paris). 1998-2001.

— GIS. « Apports mutuels de la cognition naturelle et de la cognition artificielle ». (coordinateur J.S. Liénard, LIMSI), collaboration avec P. Tarroux, (LIMSI) & K. O'Regan (LPE, Paris) : *Modélisation et simulation des mécanismes de perception active*, 1999-2003.

MILLERET, C.

— Contrat Capital Humain et Mobilité N° ERBCHRXCT940507 : « Plasticity of the interhemispheric relations in the adult mammals.

WIENER, S.

— Coordinateur d'une demande de contrat d'établissement d'un réseau de recherche international, European Science Foundation.

WIENER, S. & BERTHOZ, A.

— Fusion de repères idiothétiques chez des cellules sélectives pour l'orientation de la tête. CNRS-NSF (USA) 1998-2000.

Thèses et Diplômes — Encadrements d'étudiants

BEN HAMED, S. Thèse de doctorat « Caractérisation fonctionnelle de la représentation visuelle de l'aire intrapariétale latérale » (LIP) : spécificités et modulations comportementales, Université Paris VI, Mai 1999 (Direction : A. Berthoz, J.-R. Duhamel).

BUCCI-SIBILLE, M.-P. Thèse de doctorat « Contrôle normal et adaptatif de la coordination binoculaire des saccades : études chez le sujet normal et le sujet strabique », Université Paris VI, Avril 1999 (Direction : Z. Kapoula)

HANNETON, S. Thèse de Doctorat « Le contrôle de la Dynamique des Mouvements ». Université Paris VI (spécialité Biomathématiques), Janvier 1999.

ISRAËL, I. Perception du mouvement propre : mécanismes et limites. Habilitation à diriger les recherches, Université Paris VI, Janv. 1999.

VIDAL, Manuel. Étude de l'intégration des trajets et de la reconnaissance de scènes selon différents modes de navigation en environnement virtuel. DEA Sciences cognitives, Paris 6, Juin 1999.

KAPOULA, Z.

— Encadrement d'E. Isotalo, Phoniaticien/Ph. D, Université Helsinki (boursière FRM, 1999).

— Co-direction, avec F. Vitu, de Maîtrise de M. Gomes, Université Paris V Psychologie Cognitive (1999).

— Encadrement de S. Bouy (élève en classe spé Agro, Lycée Hoche à Versailles) : Étude sur le sommeil et les mouvements des yeux (depuis Nov. 1998).

— Encadrement de S. Jacquet (élève en classe de 1^{re} au Lycée St-Pierre-de-Brunoy).

Prix et Distinctions

BERTHOZ, A.

— Prix International Ottorino Rossi de Neurologie de l'Université de Pavie, 1998.

— Grand Prix de l'Académie des Sciences (CEA), Nov. 98.

— Chevalier de la Légion d'Honneur, 1999.

— Membre Correspondant de l'Académie des Sciences, 1999.

PETT, J.

— Prix Bréant de l'Académie des Sciences, 1998.