

Physiologie de la perception et de l'action

M. Alain BERTHOZ, membre de l'Institut
(Académie des Sciences), professeur

Perception de soi, Perception et Compréhension d'autrui

Corps perçu, corps vécu, corps conçu

La thèse du cours de cette année est que, pour comprendre autrui (c'est-à-dire avoir de l'empathie) il faut faire plus que le percevoir et éprouver ses sentiments (différence entre sympathie et empathie, cf. G. Jorland dans « l'Empathie », O. Jacob 2004). Il faut avoir une conscience de soi cohérente, intentionnelle, flexible, et surtout remodelable en fonction de l'action. Il faut *construire un corps propre et le percevoir*. Mais, il faut être capable de changer de point de vue. La « conscience de soi » est d'abord une conscience du « corps en acte ». Le corps doit donc être non seulement perçu, mais aussi vécu et conçu. Par conséquent, il faut construire une théorie projective de l'interaction entre soi et autrui.

Le cours a eu pour but de considérer un certain nombre des aspects de cette question complexe. Nous avons d'abord rappelé quelques thèses neuropsychologiques comme, par exemple, celle de Damasio sur la hiérarchie de la création du soi et du « proto-soi » ou philosophiques comme l'approche phénoménologique de Merleau-Ponty à propos du corps : « *Mon corps a son monde ou comprend son monde sans avoir à passer par des "représentations", sans se subordonner à une "fonction symbolique" ou "objectivante" »*.

Construire une perception du corps propre suppose que soit relevé le défi de l'éclatement des référentiels dans lesquels le cerveau traite les informations de mouvement et les relations entre le corps et l'espace. Par exemple, une étude récente d'imagerie cérébrale suggère que le pointage dans l'espace proche implique un réseau cérébral (cortex dorsal occipital, cortex pariétal inférieur, cortex ventral prémoteur, thalamus gauche), différent du pointage dans l'espace lointain (réseau ventral, cortex médial temporal droit). Pour résoudre le problème de la cohérence

de la perception du corps propre des solutions élégantes ont été élaborées, au cours de l'évolution, qui minimisent et simplifient la neurocomputation. Par exemple l'utilisation d'une référence universelle, la gravité, qui joue un rôle important comme référentiel dans les interactions multisensorielles. Mais, notre perception du corps propre est dynamique, l'intégration multisensorielle n'est pas nécessairement continue, elle peut être le fruit de prises d'informations transitoires. Par exemple, pour extraire du flux optique les informations nécessaires à la perception de la trajectoire du corps propre dans l'espace, le cerveau peut utiliser les informations vestibulaires de façon très localisée dans le temps. Par exemple, au début d'un mouvement. Mais, les bases neurales de la constitution d'un percept unique du corps perçu ne sont pas encore complètement connues. Toutefois les données récentes suggèrent un rôle décisif d'aires corticales du lobe temporo-pariétal : le « cortex vestibulaire » et le cortex périsylvien. De plus, une région du cortex extra strié (EBA) est spécialisée dans la perception des parties du corps. Elle est activée à la fois pendant la perception visuelle des actions d'autrui ou de soi, mais aussi lors de mouvements sans vision.

Nous avons aussi résumé des découvertes récentes concernant la perception haptique et en particulier une remise en cause du rôle traditionnel du thalamus qui était, jusqu'à présent, considéré comme un simple relais sensoriel, une « porte d'entrée » des informations des sens vers le cerveau. Or les neurones thalamiques non primaires lient la sensation à la récompense dans une action orientée vers un but. Mais, le corps n'est pas seulement perçu, il est aussi vécu. Ceci implique une attribution de sens et une relation directe avec l'expérience vécue. Nous avons rappelé des données de Penfield chez des patients épileptiques : une réminiscence, un souvenir, un rêve de scène « déjà vue » ou « déjà vécue » souvent associées à une pathologie du lobe temporal médian. Une autre démonstration du rôle du lobe temporal dans les hallucinations expérientielles (conscientes). Dans chaque crise spontanée où un état de rêve avec expérience d'un vécu est observé, l'amygdale, l'hippocampe antérieur et le néocortex temporal sont tous impliqués. Un mécanisme remarquable est associé avec la liaison entre le corps vécu et l'activité où l'expérience est la flexibilité du schéma corporel et de l'image du corps : par exemple, l'extension des champs récepteurs haptiques neuronaux du cortex lors de la manipulation d'outil. Les modifications de l'image du corps sont aussi associées à une expression du facteur neurotrophique (BDNF) dans le cortex pariétal. Même l'ombre portée des parties du corps peut aussi « prolonger » le corps et servir de lien entre le corps propre et l'espace extra corporel. Le cerveau dispose aussi de mécanismes qui lui permettent de simuler le corps même s'il a été amputé : les membres fantômes. Ceux-ci peuvent être animés par une intention de mouvement. Le corps vécu est donc « projeté » par le cerveau le système miroir ou les bases neurales de l'imitation. Il existe, dans le cortex prémoteur chez le singe et dans l'aire de Broca chez l'homme, des neurones qui s'activent aussi bien lorsque l'animal fait une action ou qu'il

observe un autre faire cette action (système miroir). Enfin, nous avons proposé que des modèles internes du corps lui permettent de prédire les conséquences du mouvement et de s'ajuster aux changements de l'environnement. Il n'y a pas un seul modèle interne mais de multiples modèles proactifs (*forward*) ou inverses. Ils sont associés à des prédicteurs probabilistes (bayésiens). Pour terminer le premier cours, nous avons évoqué la notion de corps conçu qui sera reprise dans les cours ultérieurs.

Regard de soi, regard d'autrui

Le regard est une composante essentielle de la relation avec autrui. Nous avons rappelé tout d'abord les bases neurales du répertoire des mouvements du regard et de la perception du regard d'autrui. Puis nous avons donné un aperçu de l'immense variété des regards : le regard du géomètre, de l'émotion, de l'intention, de l'agression, le regard deviné, de la tendresse, de la connivence, le « mauvais œil », le regard partagé, le regard et l'attention conjointe, le « regard qui écoute » (P. Claudel), le regard social. Pour certains patients, les arbres et les maisons nous regardent, etc. Cette diversité pose le problème de la possibilité de fonder une « neuroéthologie du regard ». Par exemple, des classifications ont été proposées par les psychologues. Elles prennent en compte les relations entre attention conjointe et imitation, la théorie de l'esprit, etc. Nous avons ensuite concentré notre attention sur les mécanismes de la saccade oculaire contrôlée par deux grandes voies neuronales ; a) une voie rapide, sensible au mouvement, réactive, contrôlée par l'attention, liée à l'émotion pour l'alerte ; b) une voie cognitive, corticale permettant la production endogène de séquences : l'intervention de la mémoire, le regard sans vision, etc. Des données récentes permettent d'identifier aussi les aires corticales impliquées dans la décision de regarder et, en particulier le rôle du cortex préfrontal dans l'élaboration de cette décision. L'analyse des bases neurales du regard confirme la « théorie motrice de » qui suggère que les mêmes aires du cerveau sont impliquées dans les changements de direction de l'attention et les déplacements du regard. Ayant ainsi rappelé les données sur les mécanismes du mouvement du regard, nous avons examiné les données récentes d'imagerie cérébrale concernant la perception du regard d'autrui. Cette question est d'autant plus importante que l'on a pu proposer que les patients autistes auraient un déficit du contact par le regard dans lequel l'amygdale serait impliquée.

L'imagerie cérébrale révèle en effet que le contact du regard active l'amygdale droite (surtout), mais aussi d'autres aires comme l'insula gauche, le cingulum postérieur droit et le sillon temporal supérieur. Le cortex médial préfrontal est aussi impliqué dans la reconnaissance du regard et des intentions d'autrui, surtout lorsque le regard est dévié (évitement). De façon générale, les données indiquent un rôle majeur des aires temporales latérales (STS et GTS) pour l'intégration multisensorielle et les interactions sociales. Ma théorie est que cette zone est à

la fois importante pour la constitution du corps propre et pour l'interaction avec autrui car il ne peut y avoir d'interaction avec autrui que si le corps propre est constitué.

Pathologie de la perception de soi et d'autrui

Dans ce cours, nous avons résumé quelques pathologies de la perception de soi et d'autrui.

Le regard égaré. Nous avons en particulier examiné les théories concernant les bases neurales du syndrome de Capgras (psychodynamique, dysconnection calleuse, déficit de mémoire, etc.). Il pourrait en fait se produire une dissociation entre le visage qui est bien identifié et sa valeur émotive qui est mal retrouvée. Autrement dit, le syndrome de Capgras serait l'image en miroir de la « prosopagnosie » pour laquelle la réponse émotive, par exemple mesurée par la réponse galvanique est intacte, alors que la reconnaissance de l'identité du visage ne l'est pas.

Nous avons aussi examiné des exemples de troubles de la conscience du corps avec un cas de pure auto-topo-agnosie et donné des résultats de notre travail sur les déformations perceptives liées aux asymétries cranio-faciales qui, d'après nos théories ont une déviation du schéma corporel à l'origine de plusieurs symptômes posturaux, oculaires et cognitifs. Nous avons aussi examiné le « syndrome du pousseur » dû à une perception déviée de la verticale du corps (idiothétique) résultant d'une lésion du thalamus controlatéral.

Extension du corps perçu et négligence spatiale

La flexibilité du schéma corporel mentionnée lors du premier cours a été illustrée par l'exemple d'un patient, ayant une lésion pariétale droite, qui présentait un déficit dans une tâche de bissection de ligne dans l'espace proche mais pas dans l'espace lointain (i.e. avec un pointeur laser). Mais si on lui donnait un bâton pour atteindre la ligne dans l'espace lointain alors l'asymétrie apparaissait comme si le corps avait été étendu « jusqu'au bout de l'objet ».

Les différents déficits de la connaissance de soi peuvent être expliqués en supposant que chacun correspond à une lésion anatomique ou fonctionnelle soit d'une aire, soit de liens entre les aires cérébrales. Un schéma général, proposé par le groupe de Londres, permet de distinguer entre des déficits liés à la formulation d'intentions ou à la conscience d'être l'initiateur (l'agent) de l'action, ou encore que son action ne correspond pas au contexte, etc. Nous avons ensuite donné des exemples de déficits de la perception d'autrui ou de soi dans l'anorexie, l'autisme et la schizophrénie.

Bases neurales et développement de la manipulation mentale des points de vue

Comprendre autrui exige un « changement de point de vue ». Il s'agit d'une manipulation mentale qui n'est pas de même nature qu'une « théorie de l'esprit ». Le changement de point de vue est un ACTE (et non seulement une théorie) qui implique une simulation de mouvements du corps de soi et d'autrui perçus, et vécus, la visée par le regard et l'intention partagée. La « théorie », la « conception » l'abstraction, est nécessaire, mais elle repose sur ce vécu qui est le propre de l'homme sensible. Il n'y a pas de centre unique de la « theory of mind ». La manipulation mentale qui permet le changement de point de vue est une opération SPATIALE qui met en jeu des stratégies cognitives que l'on retrouve dans la manipulation mentale de l'espace perçu, vécu et conçu. (cf. cours précédents). Cette utilisation de l'espace suppose toutefois que soit construite une perception unique et cohérente du corps propre. Trois composantes interviennent donc : l'espace, l'action, l'émotion. Le « soi écologique » apparaît avant la reconnaissance dans le miroir mais reste « égocentré ». Mon hypothèse est que le regard est le premier porteur des changements de référentiels liés au changement de point de vue. On attribue en général à la reconnaissance du soi devant le miroir le premier signe d'une « conscience de soi ». En fait, 5 niveaux de conscience de soi se construisent au cours des cinq premières années. Ma théorie est donc que : l'image dans le miroir regarde l'enfant qui la regarde (comme la main touchante et touchée). La conscience de cet aller et retour est le premier mécanisme du « changement de point de vue » lié à la direction du REGARD. Les bébés de 2-5 jours s'intéressent au regard direct mais sans doute sans faire de changement de point de vue. L'enfant est capable très jeune d'associer la direction du regard avec les intentions d'autrui. Regarder c'est donc aussi comprendre le regard de l'autre. Mais le cerveau projectif fait des hypothèses sur le monde, il projette sur le monde ses pré-perceptions et ses lois d'interprétation (symétrie, rigidité, etc.) mais, aussi ses croyances. Le regard n'est pas seulement visée, il est aussi interprétation du monde vu. Comment expliquer la capacité d'enfermement du cerveau de l'enfant dans des schémas mentaux rigides qui engendrent la haine, le fanatisme ou la « dépendance cognitive » ? Quelques exemples ont été donnés. L'enfant de la guerre : de l'enfant victime à l'enfant bourreau (Sierra Leone) ; l'enfant endoctriné (l'apprentissage du fanatisme religieux ou politique : Jeunesses Hitlériennes, Pol Pot, attentats suicides...); l'enfant cybernétique et cible de la publicité ; les jeux de rôle, etc.

Mon hypothèse est donc que l'enfant est prisonnier de ses schémas mentaux comme une personne enfermée dans un labyrinthe avec un seul chemin, une seule sortie, une seule vision du monde. Or, si l'enfant peut se reconnaître dans le miroir très tôt, il ne peut changer de point de vue que vers 8-10 ans. J'ai donc lié ma théorie de la spatialisation de l'empathie aux travaux de Piaget. Mais je l'ai aussi étayée par les travaux du laboratoire sur la mémoire spatiale pendant la navigation et la gestion des référentiels égo- et allocentrés.

L'expression corporelle des émotions. Hommage à Jacques Lecoq

La perception des émotions est une composante fondamentale de la relation avec autrui. Si beaucoup de travaux ont été consacrés à la perception des émotions des visages, peu de données sont actuellement disponibles sur l'expression corporelle des émotions. J'ai rendu un hommage particulier au regretté Jacques Lecoq, en présence de son épouse. En effet, Jacques Lecoq a non seulement inventé une méthode d'enseignement pour la formation des acteurs qui a été suivie par un grand nombre des grands acteurs français (ou de grands metteurs en scène comme Ariane Mnouchkine) mais il a aussi saisi de façon profonde l'essentiel des fondements de l'expression des émotions avec le corps, et nous avons beaucoup à apprendre de son enseignement. Les psychologues ont tenté des classifications des expressions corporelles des émotions comme ils l'ont fait pour les visages. Divers types de classifications ont été utilisés : classification par couches, par la quantité de mouvement, par des variables purement cinématique. Mais ces classifications ne révèlent pas les bases neurales de l'identification de l'expression corporelle de l'émotion par autrui. Par contre, des travaux d'imagerie cérébrale récents montrent qu'il y a une différence entre l'activité du cerveau lorsqu'on observe une action impliquant le corps (comme la danse) qu'on a appris à faire et une action qui ne nous est pas familière.

Le geste partagé

Pour comprendre autrui, il ne suffit pas d'avoir construit un corps propre, d'avoir perçu les intentions d'autrui, ses émotions, d'avoir échangé des regards. Il faut aussi partager les actes c'est-à-dire, en particulier, les gestes. Le système de neurones miroirs est sans doute une partie importante mais spécialisée d'un mécanisme beaucoup plus général de partage des intentions par l'action. Il faut expliquer comment deux partenaires peuvent partager un but commun, élaborer une activité de collaboration ou de compétition, et en inférer une distribution de rôles. Il y a donc une part de mécanisme de décision dans ce partage. Plusieurs théories tentent de rendre compte de l'ontogénèse de l'engagement réciproque avec, par exemple, trois étapes : a) la compréhension de l'action animée (3 mois) ; b) la compréhension des buts poursuivis par autrui (9 mois) ; c) la compréhension réciproque des plans d'action (14 mois).

Cette ontogénèse de la fonction de communication du geste pose aussi le problème de l'origine du langage. Le geste partagé est-il à la base du langage ? Le langage est-il issu du système de « neurones miroir » ? Une théorie récente propose que l'aire F5 prémotrice chez le singe et l'aire de Broca (langage) chez l'homme, contiennent un système de neurones « miroirs ». Arbib et Rizzolatti (1998) ont proposé que le langage soit issu de l'évolution du « système miroir » pour l'observation et l'imitation des actions d'autrui. Mais, l'élaboration du langage supposerait, en plus un passage d'un mécanisme simple d'imitation (miroir) à un autre pour l'imitation d'une séquence de gestes (pantomime). Ceci suppose

l'élaboration d'un mécanisme de proto-signes qui peuvent faire émerger un proto-langage (langage de l'action). Un modèle suggère que c'est le cortex préfrontal qui sélectionne les affordances dans le cortex pariétal plutôt que dans le cortex prémoteur.

Ceci exige aussi que soit établie une conscience de soi ou de l'agentivité. Nous avons résumé diverses théories de l'agentivité et l'évolution des concepts sur ce sujet. Par exemple, le cortex pariétal n'est plus seulement envisagé comme un simple réseau de transformation de d'information sensorielle mais il participerait réellement à la prédiction des conséquences sensorielles de l'action. Le lobule pariétal supérieur serait impliqué dans l'évaluation de la congruence entre les signaux sensoriels (afférents) et prédits (copie efférente) associés à un mouvement intentionnel. Il contribue donc à l'agentivité etc. Par exemple, dans une expérience on demande au sujet de faire un mouvement du doigt activement ou passivement. Il porte un « gant cybernétique » grâce auquel il peut voir son mouvement sur l'écran mais on introduit un délai entre le mouvement réel et virtuel. On stimule avec la TMS le cortex pariétal ou le cortex temporal. On demande au sujet de dire si le mouvement du doigt virtuel est retardé par rapport au mouvement réel (actif et passif). Ce jugement est perturbé pour les mouvements actifs surtout pour la stimulation du cortex pariétal. Nous avons discuté aussi la question de l'attribution d'intentions à autrui. Il a été suggéré que les neurones miroirs ne codent pas seulement l'action d'autrui mais aussi l'intention d'agir d'autrui. En effet, les neurones miroirs de F5 s'activent lorsque la main saisit l'objet mais aussi lorsque l'observateur attribue à la main « l'intention » de saisir l'objet. Une autre question sur laquelle des données empiriques sont actuellement disponibles est celle de l'imitation. Elle impliquerait une coopération entre le système miroir et les aires corticales qui contribuent à la coordination mouvement.

Esquisse d'une théorie de l'empathie

Le dernier cours a porté sur les bases neurales de l'empathie. Nous avons proposé une théorie de l'empathie qui « spatialise l'empathie », conformément d'ailleurs aux idées des grands philosophes précurseurs allemands. Le contenu de ce cours a été, pour l'essentiel, repris dans le chapitre rédigé dans le livre « Esquisse d'une théorie de l'empathie. Physiologie du point de vue » publié aux éditions O. Jacob en 2004.

COURS À L'ÉTRANGER

— « La construction d'une cohérence dans la perception de soi », Faculté de Psychologie, Dept. de Psychologie, Rome.

— « La gestion des points de vue chez l'enfant et l'adulte. Esquisse d'une théorie de l'empathie », Faculté de Psychologie, Dept. de Psychologie, Rome.

SÉMINAIRES DU COURS DU PROFESSEUR ALAIN BERTHOZ

- 2 février : Dr M. ERNST (Max Planck Institut, Tübingen), « Le puzzle des sens : l'intégration multi-sensorielle et la perception de soi ».
- 9 février : Pr V. GALLESE (Université de Parme), « Bases neurales des relations interpersonnelles ».
- 6 février : Pr P. KAHANE (Hôpital Nord, Grenoble), « Neurologie du rire ».
- 23 février : Dr J. GRÈZES (LPPA-Collège de France, INSERM), « Bases neurales de l'observation des actions d'autrui ».
- 16 mars : Pr M.H. TRAMUS (ATI, Université Paris VIII), « L'interaction avec des créatures artificielles : Une source d'émotion artistique ».
- 23 mars : Dr M. ZILBOVICIUS (INSERM, et CHFJ-CEA, Orsay), « Les interactions sociales chez l'enfant autiste. Études en imagerie cérébrale ».
- 30 mars : Pr S. AGLIOTI (Université La Sapienza, IRCSS Santa Luccia, Rome), « Le corps fantôme ».
- 31 mars et 6 juin : Séminaires en coopération avec le Pr J.L. PETIT (Université de Strasbourg) sur les « Systèmes résonnants, Empathie, Intersubjectivité ».
- 2 mai et 3 mai : Séminaires en Italie :
 - Pr S. FERRAINA (Université degli studi di Roma la Sapienza), « Le basi neurali della codifica egocentrica della distanza ».
 - Pr L. PIZZAMIGLIO (Dept. de Psychologie, Université degli studi di Roma la Sapienza), « Riconoscimento dei suoni : il sistema dei neuroni "specchio" nel bambino e nell'uomo ».

TRAVAUX DE RECHERCHE DES ÉQUIPES DU LABORATOIRE

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

CHANGEMENTS DE RÉFÉRENTIEL ET ORGANISATION DANS L'ESPACE DES CHAMPS
RÉCEPTEURS VISUELS DU CORTEX PARIÉTAL CHEZ LE MACAQUE VIGILE :
MÉCANISMES DE LA REPRÉSENTATION DE L'ESPACE

1.1. DÉCODAGE DU MOUVEMENT PROPRE
W. GRAF, F. KLAM, V. PREVOSTO (LPPA)

Dans une étude précédente, nous avons enregistré, chez le macaque, les signaux des neurones interpariétales (aires VIP/MIP) en réponse aux mouvements de la tête, utilisant une stimulation vestibulaire aléatoire autour d'un axe de rotation verticale. La plupart de ces neurones étaient modulées simultanément par deux ou trois des variables cinématiques étudiées, c'est-à-dire l'accélération, la vitesse et la position. Ces réponses composites ont été décrites en termes de champs

récepteurs fonctionnels dynamiques. L'étude présentée ici utilise une perspective de décodage pour déterminer si les variables cinématiques individuelles peuvent être reconstruites à partir des champs récepteurs fonctionnels dynamiques tels qu'ils ont été décrits dans notre population de neurones interpariétales vestibulaires.

1.2. MAL DES TRANSPORTS

Le simulateur de conduite est un outil qui sert depuis ses débuts à l'industrie automobile, mais qui commence à être utilisé de plus en plus dans la recherche scientifique, et une utilisation dans la formation des (nouveaux) conducteurs est également prévue. Un phénomène courant dans l'utilisation des simulateurs de conduite est un symptôme apparenté à la maladie des transports : la maladie du simulateur. Cette maladie concerne surtout — mais certainement pas seulement — les utilisateurs novices. Elle est particulièrement fréquente dans les environnements urbains — là où les conflits inter-sensoriels sont les plus courants. Elle mérite d'être mieux comprise, d'autant plus qu'elle est gênante pour les sujets *et* les expérimentateurs. Dans une série d'études, nous étudions 1) les réponses neuro-végétatives (avec C. Collet, Univ. Lyon 1); 2) l'éventuel effet positif d'un dispositif anti-cinétose ; et 3) l'hypothèse du déclenchement de cette maladie par un conflit visuo-vestibulaire. Un des buts est de trouver une mesure objective, continue et de préférence automatique qui, dans le simulateur utilisé et avec les environnements utilisés, est un bon prédicteur du niveau de malaise ressenti par le sujet. Les résultats physiologiques suggèrent que la maladie du simulateur est un malaise de type vagal. Il semblerait aussi que malgré la symptomatologie comparable au mal des transports classique, elle n'est pas toute à fait comparable à celui-ci ; une observation qui est supportée par les résultats obtenus chez des patients aréflexiques vestibulaires. Deux publications sont en préparation, une troisième est prévue.

1.3. AFFÉRENCES VESTIBULAIRES ET DES NOYAUX DU CERVELET ASCENDANTES VERS LES AIRES VIP ET MIP DU CORTEX PARIÉTAL POSTÉRIEUR

Le cortex pariétal postérieur sert d'interface entre les cortex sensoriels et moteurs et est impliqué dans l'élaboration de programmes moteurs et dans la construction de représentations de l'espace extrapersonnel. Une grande partie des entrées aux aires intrapariétale ventrale et médiale (VIP/MIP) est d'origine vestibulaire. Un bon nombre des neurones dans VIP et MIP répondent aux rotations horizontales et est fortement influencé par les mouvements actifs, tout comme les noyaux vestibulaires de deuxième ordre. Nous avons utilisé le transfert trans-neuronal rétrograde du virus de la rage pour étudier, chez le macaque, l'origine des entrées polysynaptiques aux aires VIP/MIP. Chez deux macaques, le traceur viral a été injecté dans VIP et MIP au site de réponse vestibulaire maximale. La co-injection du virus et d'un traceur conventionnel (Cholera toxine B), développée ici pour la première fois, permet la détection simultanée, dans une seule

expérience, du site de l'injection et des projections directes vers VIP/MIP (traceur conventionnel) et des projections d'ordre supérieur (virus). Les aires VIP/MIP devraient donc réellement être considérées comme des aires corticales vestibulaires. Elles pourraient avoir un rôle beaucoup plus important dans la perception du mouvement propre qu'il avait été supposé.

2. PROCESSUS DE CONTRÔLE POUR LA COORDINATION VISUO-MOTRICE

2.1. MODÈLES INTERNES POUR L'ANTICIPATION DU TEMPS D'IMPACT

J. McINTYRE, L. DAMM, A. LESEAC'H, P. SENOT ; en collaboration avec A. BERTHOZ (LPPA), F. LACQUANITI, M. ZAGO (Institut Scientifique Santa Lucia, Rome)

La capacité à prévoir la trajectoire d'un objet dans l'espace de manière à l'attraper implique l'existence de « modèles internes » qui représentent notre connaissance des lois physique dans le système nerveux. Nos études portent sur les questions suivantes : quand nous attrapons des objets, le système nerveux central peut-il estimer le temps de contact en utilisant des estimations visuelles de l'accélération, ou en faisant une supposition *a priori* sur la direction de l'accélération gravitationnelle ? Dans quel repère s'effectue l'estimation de la trajectoire ? Quelles informations interviennent dans l'estimation de l'énergie de l'impact entre l'objet et la main ?

Nous avons étudié l'adaptation de ces modèles internes avec une tâche de saisie d'une balle en phase balistique. Le cerveau utilise-t-il une estimation de TTC (*time-to-contact*) de premier ordre (vitesse constante) ou de deuxième ordre (accélération constante) ? Une modélisation des stratégies prédictives montre une différence entre une estimation de TTC de premier ou de deuxième ordre appliqué au sol, mais une forte différence entre ces deux hypothèses pour la capture d'une balle en micropesanteur. Les expériences en réalité virtuelle (RV) confirment que, lorsqu'il s'agit d'un objet apparemment en chute libre, les sujets répondent plus tôt quand l'objet tombe d'en haut et plus tard quand l'objet monte d'en bas. Nous avons ainsi montré que le SNC emploie un modèle interne de la gravité lors de la capture d'une balle en chute libre, grâce aux expériences menées en vol spatial et en réalité virtuelle. Nous allons maintenant élargir nos études sur une tâche d'interception plus générale pour laquelle la main doit aussi être déplacée au bon endroit afin d'attraper l'objet. Nous allons comparer le comportement chez l'homme avec la performance des robots artificiels afin d'identifier la stratégie adoptée par les êtres humains lors d'une tâche d'interception.

2.2. CONTRÔLE DE LA FORCE ET DE L'IMPÉDANCE

en collaboration avec J. DROULEZ (LPPA), D. TOFFIN (CTS)

Un grand nombre de tâches manuelles impliquent une force de contact entre la main et un objet dans l'environnement. Il existe actuellement deux hypothèses sur la perception de ces forces haptiques : celle de la mesure directe de la force par les capteurs de pression de la peau et celle du sens de l'effort musculaire qui déterminerait notre perception de la force produite. Dans le deuxième cas on s'attend à voir une forte interaction entre les propriétés mécaniques du bras et la force effectivement exercée sur l'environnement. En effet, si on déplace la main d'un sujet dans toutes les directions et qu'on mesure la force de réaction, on trouve que la main est plus raide dans les directions radiales et moins raide dans les directions transversales. Ceci est une conséquence directe des propriétés élastiques des muscles, de leur géométrie et des propriétés physiologiques des circuits de réflexes spinaux. Quand nous demandons à un sujet de sentir une force puis de la reproduire, la force reproduite dévie d'une manière systématique selon l'orientation de l'anisotropie de la raideur de la main. Nous en concluons que le sujet spécifie et mémorise une force comme un « effort » exercé dans une certaine direction plutôt qu'un véritable vecteur de force. Résultat : quand le sujet reproduit le même effort, la force n'est pas toujours dans la même direction.

3. DÉVELOPPEMENT ET PLASTICITÉ DE L'INTÉGRATION INTERHÉMISPHERIQUE SENSORIELLE CHEZ LES MAMMIFÈRES

C. MILLERET, N. ROCHEFORT, L. FOUBERT, E. BUI QUOC, N. QUENECH'DU ;
en collaboration avec U.T. EYSEL, Z. KISVARDAY, P. BUZAS, A. KOZA (Institut für Physiologie, Université de Bochum, Allemagne), S. TANAKA (Riken BSI, Tokyo, Japon), J. DROULEZ (LPPA), D. BENNEQUIN (Institut de Mathématiques, Université Paris 7)

Nos recherches portent, rappelons-le, sur les « bases neurales de la perception sensorielle » chez le mammifère. Elles visent à étudier « le rôle du corps calleux (CC) dans la perception de l'espace visuel ». Menées chez le chat, au cours du développement et chez l'adulte, ces recherches se focalisent sur les connexions calleuses reliant les aires visuelles corticales 17 et 18 de chaque hémisphère, impliquées dans la perception de la portion médiane verticale centrale du champ visuel. Nous étudions les propriétés anatomo-fonctionnelles des « cartes corticales calleuses » du cortex visuel (CxV, définies par ces connexions) de ce que nous avons appelé le « champ visuel calleux ».

3.1. SPÉCIFICITÉ FONCTIONNELLE DES CONNEXIONS INTERHÉMISPHERIQUES VIA LE CORPS CALLEUX DANS LE CORTEX VISUEL DU CHAT : ÉTUDE PAR IMAGERIE OPTIQUE
N. ROCHEFORT, N. QUENECH'DU, C. MILLERET ; en collaboration avec
U.T. EYSEL, Z. KISVARDAY, P. BUZAS, A. KOZA (Institut für Physiologie, Lehrstuhl Neurophysiologie, Bochum, Allemagne)

La spécificité fonctionnelle du CC et ses relations avec l'architecture fonctionnelle du CxV ont été étudiées au niveau d'axones calleux individuels chez le

chat adulte normal. Nous avons tenté de préciser si un axone calleux donné connecte indifféremment tous les domaines corticaux d'orientation (de 0 à 180°) ou en connecte un particulier, correspondant à celui où se trouve le corps cellulaire d'origine. Pour cela, un traceur a été injecté dans le CxV d'un hémisphère. Huit axones calleux ont été marqués, et chacun a été reconstruit en 3D jusqu'à ses boutons terminaux dans l'hémisphère controlatéral. Puis, le site d'injection et les boutons terminaux ont été superposés avec les cartes d'orientation des 2 hémisphères établies par imagerie optique. Corps cellulaires et boutons terminaux calleux se situaient au niveau de domaines d'orientation similaires dans les deux hémisphères. Aussi, une très bonne spécificité des connections interhémisphériques calleuses existe-t-elle vis-à-vis de cette propriété chez l'adulte normal.

3.2. MISE AU POINT DES TECHNIQUES EXPÉRIMENTALES POUR L'UTILISATION DE COLORANTS SENSIBLES AU POTENTIEL DE MEMBRANE POUR L'IMAGERIE OPTIQUE
L. FOUBERT, C. MILLERET ; en collaboration avec S. TANAKA (Riken BSI, Tokyo, Japon)

La technique d'imagerie optique en signal intrinsèque permet de visualiser l'architecture fonctionnelle du cortex avec une grande précision *spatiale* (~ 50 µm/pixel), mais une faible résolution *temporelle* (plusieurs centaines de ms). L'utilisation de colorants fluorescents sensibles au potentiel de membrane (V.S.Dye), associée à une caméra CCD à haute fréquence de rafraîchissement (< 500 Hz), permet d'accéder à une bien meilleure résolution temporelle (~ 4 ms). Le premier volet d'une collaboration avec l'équipe du Dr S. Tanaka (Riken Institute) a consisté à mettre au point cette dernière technique et obtenir nos premières séquences d'images en V.S.Dye. La réalisation des premières expériences basées sur cette technique dans le poste expérimental du Collège de France est prévue pour septembre 2005.

4. PERCEPTION ACTIVE ET MANIPULATION D'OBJETS

Notre équipe étudie la perception des caractéristiques géométriques et dynamiques des objets, notamment dans le contexte de la perception active c'est-à-dire lorsque le sujet est engagé dans une tâche motrice impliquant une interaction forte entre le traitement des informations sensorielles et l'exécution d'une action. Nos recherches s'articulent autour de trois principales méthodologies : la psychophysique et la psychologie expérimentale, l'imagerie fonctionnelle et la modélisation.

4.1. PERCEPTION VISUELLE DES OBJETS

J. DROULEZ, M. WEXLER, C. MORVAN, M. VALLET, A. TUSCHER, C. DEVISME, A.L. PARADIS

Nous travaillons dans le cadre d'un contrat Cifre avec Essilor sur la contribution des indices de gradients de disparité à la perception tridimensionnelle des

surfaces. Dans une situation de perception active, lorsque le sujet est lui-même en mouvement, il dispose, en plus du flux visuel, de nombreuses informations sur son propre mouvement. Nous avons démontré et analysé quantitativement la contribution du mouvement propre à la perception des distances absolues, de l'orientation des surfaces planes et du signe de la courbure 3D des objets. Nous avons en particulier montré que cette contribution repose sur une contrainte interne conduisant l'observateur à préférer les interprétations tridimensionnelles stationnaires par rapport à un référentiel allocentrique. Dans certaines conditions, cette contrainte de stationnarité peut même l'emporter sur les contraintes de rigidité de l'objet et de régularité des textures. Une étude récente a également démontré que lors de l'exécution de saccades oculaires, le cerveau anticipe les conséquences de ces saccades sur l'orientation tridimensionnelle des objets. Enfin, nous avons établi à partir d'une tâche de détection de mouvement parmi un ensemble de distracteurs que la compensation des mouvements oculaires est un mécanisme très précoce dans le traitement des informations visuelles.

4.2. MODÉLISATION BAYÉSIENNE DES COMPORTEMENTS SENSORI-MOTEURS

J. DROULEZ, M. WEXLER, S. CAPERN, J. LAURENS

Dans le cadre d'un programme européen (BIBA) dont l'objectif est de démontrer l'intérêt de l'approche bayésienne en robotique et pour les sciences cognitives, notre équipe s'intéresse plus particulièrement à l'implémentation de l'inférence bayésienne par des réseaux de neurones biologiquement plausibles et à la modélisation des interactions multi-sensorielles (fusion d'informations) par des réseaux bayésiens auto-adaptatifs. Nous avons développé un modèle bayésien dynamique de la perception du mouvement propre à partir des informations vestibulaires. Dans ce modèle, les caractéristiques dynamiques de la perception du mouvement et les ambiguïtés qui résultent de l'équivalence gravité-inertie sont expliqués par les connaissances *a priori* quantifiées de façon probabiliste. Nous avons également développé un modèle unifié de la perception des objets tridimensionnels à partir des informations visuelles (flux optique) et de la connaissance du mouvement propre (signaux vestibulaires et moteurs). Ce modèle permet d'intégrer de façon cohérente les hypothèses de rigidité et de stationnarité et reproduit un grand nombre de résultats psychophysiques.

4.3. BASES NEURALES DE LA CONSTRUCTION D'UNE PERCEPTION 3D

À PARTIR DU MOUVEMENT VISUEL : ÉTUDES EN MEG-EEG ET IRM

A.L. PARADIS, A. MISKIEWICZ, O. JOLY, J. DROULEZ (LPPA) ;

en collaboration avec T. DENEUX, ENS/INRIA

Nous nous intéressons aux processus cérébraux qui permettent de reconstruire une scène visuelle tridimensionnelle à partir du flux optique rétinien. Nous avons pour cela réalisé une expérience en Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf) et en Magnéto-et Électro-EncéphaloGraphie (MEG et EEG) chez une douzaine de sujets. En comparaison avec une expérience réalisée précédem-

ment en IRM, ce protocole favorise l'activité liée aux transitions de perception par rapport aux états de perception stationnaire. Dans ce protocole, nous comparons donc les activités liées à l'apparition d'un mouvement aléatoire, à la mise en mouvement d'une surface 3D ou à la transition entre un mouvement aléatoire et une surface 3D. En IRM, nous retrouvons les régions occipito-pariétales précédemment mises en évidence avec une bien meilleure sensibilité, tout en faisant apparaître des régions pariétales plus antérieures et une assez large activité temporale. En MEG, les résultats préliminaires semblent montrer une plus grande latence d'activité pour le passage d'un mouvement aléatoire à une forme 3D que pour l'apparition d'un mouvement — aléatoire ou cohérent. Ces différentes latences pourraient correspondre à des étapes successives de construction de la perception. Dans notre contexte d'étude, l'émergence du percept 3D peut être considérée comme le résultat d'un liage spatial des vitesses rétinienne. Nous avons donc débuté l'année dernière une collaboration (avec A. Caclin, J. Lorenceau, L. Garnero de l'UPR640-CNRS, Paris ; et J.B. Poline du SHFJ-CEA, Orsay) pour étudier les mécanismes de liage perceptif en imagerie cérébrale fonctionnelle. Ce projet a reçu un financement de l'ACI « Neurosciences intégratives et computationnelles ».

5. INFLUENCE DE LA TAILLE DU CHAMP DE VISION SUR LA PERCEPTION DES DISTANCES EN ENVIRONNEMENT VIRTUEL

D. PAILLE, A. KEMENY, A. BERTHOZ ; en collaboration avec Renault, Centre Technique de Simulation et LPPA

De nos jours, la réalité virtuelle prend une part de plus en plus importante dans de nombreux domaines. C'est également un outil indiscutable de recherche qui permet de manipuler les informations indépendamment. Dans ces environnements, la technologie utilisée pour la restitution de l'image limite le nombre d'indices pertinents disponibles au système visuel. Concernant la perception des distances, l'expérience montre qu'on y observe une sous-estimation plus forte qu'en environnement réel. Il existe de nombreux facteurs pouvant entraîner cette sous-estimation, et, parmi eux, on trouve la limitation du champ de vision. En effet, l'observation d'une image virtuelle, peut être considérée comme l'observation d'une scène à travers une fenêtre, ce qui réduit le nombre d'éléments de la scène qui peuvent être vus simultanément et limite les chances d'une compréhension totale de l'environnement.

Des expérimentations en environnement réel ont montré que la réduction de la taille du champ de vision entraîne une compression de la distance perçue. Dans ce cadre, nous avons effectué une première expérimentation visant à tester l'influence de la taille du champ de vision sur la perception des distances aux objets proches. Après avoir observé, sans restriction de temps et de champ de vision, un environnement réel connu, les sujets devaient observer la réplique virtuelle de l'environnement réel et comparer la distance égocentrique à un objet

proche dans deux conditions de champ de vision (un champ réduit à 60° et un champ large de 120°).

Nos résultats montrent que la perception est plus réaliste avec un grand champ de vision qu'avec un petit champ de vision. Nous avons mis en évidence un paramètre nouveau qui est le rapport entre la taille angulaire de la cible et la taille angulaire du champ de vision disponible. Nos résultats montrent que quelle que soit la taille du champ de vision et quel que soit l'environnement testé, les sujets sous-estiment la distance. De plus, on observe que plus la taille du champ de vision est étroite plus la sous-estimation est importante. On remarque également qu'à taille de champ de vision égal, cette sous-estimation est plus importante en environnement virtuel. Une thèse a été soutenue en juin 2005.

6. RÔLE DU SYSTÈME VESTIBULAIRE ET SÉLECTION DES ENTRÉES SENSORIELLES DANS LA NAVIGATION ET LE CONTRÔLE DU MOUVEMENT : RECHERCHE SUR LE RAT

6.1. CONSÉQUENCE D'UNE INACTIVATION GÉNÉTIQUE SUR LES PROCESSUS NEURaux DE LA NAVIGATION : UTILISATION DE SOURIS OBTENUES PAR MUTAGÈSE CONDITIONNELLE L. RONDI-REIG (CR CNRS), E. BURGUIÈRE (allocataire de recherche), G. PETIT (allocataire de recherche) ; en co-direction avec le Pr MARIANI, C. FOUQUET (M2), K. IGLÒI, normalienne M2 ; en co-direction avec le Pr BERTHOZ ; en collaboration avec le Pr TONEGAWA (Center for learning and Memory), C. DE ZEEUW (Université de Rotterdam), J. MARIANI, D. TOBIN (Université Paris 6) et A. ARLEO (Laboratoire Sony)

Le travail de recherche du groupe concerne les bases neurales de l'orientation spatiale et de ses dysfonctionnements au cours du vieillissement. L'objectif principal est de comprendre comment les différentes informations sensorielles sont mémorisées afin de générer un comportement d'orientation spatial chez l'adulte et au cours du vieillissement. Nous cherchons à identifier les bases cellulaires de différents processus de navigation en utilisant une approche de génétique comportementale qui combine l'utilisation de souris génétiquement modifiées (région spécifique) avec une analyse comportementale fine (protocole SHIRPA, analyse des stratégies comportementales) et une approche de biologie cellulaire (immunocytochimie, préparation de synaptosomes, western blot). Nous utilisons des modèles de souris dont le gène d'intérêt a été modifié au niveau du cervelet ou de l'hippocampe, deux régions du cerveau dont le rôle semble être complémentaire. Au cours du vieillissement, le but du projet est de comprendre l'origine des troubles cognitifs liés à l'âge en les dépistant le plus précocement possible. Notre hypothèse est que ces déficits ne seraient pas causés par la perte de fonction totale au niveau d'une structure mais plutôt par la réorganisation des réseaux neuronaux aboutissant à la modification de la fonction. Nous pensons que cette réorganisation se traduit par des changements de comportement, notamment des changements de stratégie. Nous avons récemment corrélé l'absence

d'un mécanisme de plasticité synaptique (LTD) au niveau des synapses entre les fibres parallèles et les cellules de Purkinje avec un déficit d'orientation spatiale. Nous proposons que ce mécanisme est nécessaire pour la mise en place d'une fonction d'adaptation sensori-motrice qui servirait aussi bien dans des fonctions motrices que dans des fonctions plus cognitives comme la navigation (Burguière *et al.*, 2005).

6.2. ÉTUDES DE NEUROPHYSIOLOGIE DE LA COGNITION SPATIALE

A. ARLEO, M.B. ZUGARO, M. KHAMASSI, V. DOUCHAMPS, S.I. WIENER

Afin de mieux comprendre les mécanismes neurophysiologiques de la représentation de l'espace par l'hippocampe, nous avons poursuivi nos enregistrements de neurones dans des structures cérébrales qui fournissent à l'hippocampe des informations sur l'orientation de la tête de l'animal, ainsi que dans des structures cérébrales qui reçoivent des entrées de l'hippocampe. Les cellules dites « de direction de la tête » déchargent lorsque la tête de l'animal est orientée dans une direction particulière de l'espace. Nous étudions ces neurones car ils constituent de remarquables modèles expérimentaux de la façon dont le cerveau représente les relations spatiales de l'organisme avec son environnement. Suite à nos études précédentes des influences sur ces réponses des repères visuels et des informations vestibulaires et motrices, nous avons récemment montré que le flux optique (dans la périphérie) permet la mise à jour du signal de direction de la tête. Le résultat principal est que la rotation de points lumineux dans une pièce obscure (comme dans un planétarium) a produit un décalage de la direction représentée par les cellules de direction de la tête. Ce type de stimulus provoque la sensation de rotation propre (vection) chez les sujets humains. Ceci indique que les signaux de flux optique s'interagissent avec le système de direction de la tête.

Nous étudions également l'utilisation des signaux hippocampiques pour l'orientation spatiale. Des rats adultes privés légèrement d'eau ont été entraînés à courir dans un labyrinthe en forme de croix pour recevoir des gouttes d'eau (les rats ne recevant que des quantités d'eau limitées entre les expériences). Les animaux recevaient un nombre de gouttes d'eau variable, (une goutte par seconde). Nous avons enregistré plus de 200 neurones dans le noyau accumbens et le noyau caudé, qui sont deux des cibles principales des signaux hippocampiques. Nous avons pu distinguer des réponses neurales liées aux mouvements effectués pour accéder aux sites de récompense, et d'autres activations de neurones liées à l'anticipation de la récompense. Cette activité démarrait de 800 à 200 ms avant les récompenses. Ceci indique que le striatum a accès à des signaux qui véhiculent des informations temporelles.

7. BASES NEURALES DE LA PERCEPTION DES INTENTIONS ET DES ÉMOTIONS D'AUTRUI

Julie GREZES (LPPA) ; en collaboration avec Dr S. BERTHOZ (Institut Mutualiste Montsouris, Paris), Dr B. WICKER (Institut de Neurosciences Cognitives de la Méditerranée-INCM, CNRS, Marseille-France), Pr B. DE GELDER (Donders Lab for cognitive and affective neuroscience, Tilburg University, The Netherlands) et Pr A. BERTHOZ (LPPA CNRS Collège de France, Paris)

Notre travail s'intéresse à la perception des gestes et actions traduisant les intentions et les émotions d'autrui et aux corrélats cérébraux qui lui sont associés. Il repose sur l'hypothèse « la perception n'est pas seulement une interprétation des messages sensoriels, elle est contrainte par l'action, elle est simulation interne de l'action » (Berthoz 1997). Nos travaux antérieurs montrent que la perception des gestes non verbaux d'autrui est associée à une simulation interne de ces gestes, mécanisme qui pourrait permettre d'accéder à la signification du comportement d'autrui, de détecter les intentions et les émotions qui sont à l'origine de ce comportement

7.1. LA PERCEPTION DES INTENTIONS

C'est en effet ce que suggèrent deux de nos études (Grèzes *et al.* 2004a, 2004b) qui se sont penchées sur la détection de fausse croyance et de mensonge chez autrui à partir de la perception d'une action très simple, celle de porter une boîte. Nous poursuivons ce projet en collaboration avec le Dr S. Berthoz et le Dr B. Wicker. L'idée est de comparer les bases neurales sous-tendant ces capacités de lire les intentions d'autrui à partir de la perception de leurs comportements moteurs entre des sujets sains et des autistes de haut niveau qui présentent de sévères déficits socio-cognitifs. L'une des originalités de ce projet repose sur la prise en compte de différences interindividuelles dans les comportements socio-cognitifs sous la forme d'analyses de corrélations entre structures, fonctions et comportements qui favorisera une meilleure définition des différents phénotypes associés aux difficultés des relations sociales qui sont au centre des troubles autistiques.

7.2. LA PERCEPTION DES EXPRESSIONS CORPORELLES D'ÉMOTIONS

Le second projet en cours a pour but d'étudier les bases neurales associées à la perception d'expressions corporelles d'émotions et de tester les liens entre émotion et action. Nous avons réalisé cette année deux études en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle en collaboration avec Pr B. De Gelder et le Pr Alain Berthoz. La première étude s'est intéressée à la perception d'expression corporelle de peur. Nos résultats suggèrent que la perception d'expressions corporelles de peur, par rapport à une expression neutre, engage une étape supplémentaire, celle de se préparer à agir en réaction à l'émotion perçue. Ce processus

de préparation d'action est sous-tendu par des activations au sein de la jonction temporo-pariétale et du cortex prémoteur. La deuxième étude cherche à contraster la perception d'une expression de peur à l'expression de colère, mais également à identifier l'influence du contexte de l'apparition de ces émotions sur le traitement cérébral.

8. MÉMOIRE SPATIALE ET CONTRÔLE DU MOUVEMENT

8.1. GÉNÉRATION DE TRAJECTOIRES LOCOMOTRICES

H. HICHEUR, A. BERTHOZ (LPPA, Paris) ; en coopération avec D. BENNEQUIN (Institut Supérieur de Mathématiques, Paris), S. DALBERA (ATOPOS, Paris), T. FLASH (Weizmann Institute of Science Rehovot, Israël), J.P. LAUMOND (Pôle Robotique et Intelligence artificielle, LAAS CNRS Toulouse), I.V. NOVOZHILOV, A.V. TEREKHOV (Dept of Applied Mathematics and Mechanics, Moscow State University), L'INSEP (Paris)

Le guidage de la locomotion humaine repose sur une combinaison de mécanismes de stabilisation de l'activité motrice et d'orientation du corps vers la direction désirée. Le mouvement coordonné de la tête et des yeux comporte à la fois une composante de stabilisation (résultant principalement des réflexes vestibulo oculaires linéaires et angulaires) et d'anticipation de la direction à venir. Le regard apparaît donc comme une variable de contrôle critique dans la génération et le contrôle des trajets locomoteurs, et son contrôle prédictif détermine également la coordination de l'ensemble des segments corporels, depuis la coordination tête-tronc jusqu'au mouvement coordonné des membres inférieurs. Notre travail consiste à caractériser l'activité locomotrice dans ces différents aspects en vue de mieux comprendre les processus centraux de planification du comportement locomoteur. Étudier la relation entre la géométrie des trajets et son influence sur l'organisation du contrôle locomoteur représente un axe majeur de notre approche.

8.2. L'EFFET D'INFORMATIONS CARTOGRAPHIQUES SUR LA MÉMORISATION KINESTHÉSIQUE D'UN TRAJET NAVIGUÉ

M. LAFON (LPPA), A. BERTHOZ (LPPA) ; en collaboration avec ATOPOS

On distingue plusieurs stratégies cognitives dans la mémoire spatiale des trajets. Les unes privilégient la mémoire kinesthésique (égocentrique) des trajets parcourus (mouvements du corps associés à des indices visuels, acoustiques, etc.) et la mémoire épisodique, alors que les autres privilégient la mémoire de type cartographique (allocentrique). Ces différentes stratégies cognitives font intervenir des systèmes cérébraux à la fois communs et distincts. En particulier, il existe des modèles impliquant le circuit pariéto-frontal et le parahippocampe qui sont associés aux stratégies de type égocentrique tandis que l'hippocampe est associé aux aspects allocentriques. Cette étude essaie de préciser dans quelle mesure les processus de navigation de bas-niveau (égocentriques) peuvent être influencés par

une connaissance *a priori* (allocentrée) de l'environnement. On a défini une tâche de navigation en environnement réel où les sujets devaient mémoriser un trajet en n'utilisant que les indices kinesthésiques puis effectuer des tâches de pointages, de reproduction locomotrice, et un dessin. Cependant, on effectuait un amorçage cognitif avec la présentation d'une carte qui variait selon les conditions. Les résultats montrent qu'il existe une influence certaine de la présentation d'une carte dégradée sur l'apprentissage d'un trajet à partir d'indices kinesthésiques.

8.3. MÉCANISMES COGNITIVES DE LA MÉMOIRE SPATIALE CHEZ LES HUMAINS : ÉTUDES DE NAVIGATION SPATIALE EN RÉALITÉ VIRTUELLE

P. PANAGIOTAKI, A. BERTHOZ (LPPA) ; en coopération avec J. DIARD (INRIA, Grenoble) et P. BESSIERE (BIBA)

Des études éthologiques et psychophysiques ont mis à notre disposition des preuves de l'existence de deux stratégies fondamentales concernant l'encodage de l'information spatiale pendant une navigation chez les insectes et les rongeurs : a) l'encodage selon des amers visuels, et b) l'encodage selon l'intégration du trajet. Bien qu'il y ait des preuves de l'utilisation de la première de ces stratégies en priorité par rapport à la deuxième, il a été démontré qu'en parallèle un encodage de type « sauvegarde » se produit et peut s'utiliser au cas de disparition subite des amers visuels familiers. Cependant, chez les humains peu d'études ont déjà exploré la fonction des stratégies cognitives fondamentales de l'encodage spatial. Dans la présente étude, nous fournissons les premiers indices d'un mécanisme de cognition spatiale humaine équivalent à celui investigué chez les rongeurs. Deux versions principales d'une ville virtuelle créée par nos soins (COSMOPoliSi©) permettaient l'investigation des stratégies cognitives de la mémorisation des trajets navigués : La version « Amers Visuels » et la version « Configuration Géométrique » (où il y avait une absence totale des amers visuels saillants dans la ville). La performance des participants était enregistrée pendant la reproduction de chaque trajet. Ces données étaient analysées (par les coordonnées reçues par le système magnétique et par la manette) en corrélation avec un questionnaire d'évaluation personnelle, auquel les participants répondaient après la fin de l'expérience. En ce questionnaire ils décrivaient verbalement les « manières » utilisées pour mémoriser chaque trajet. Nos résultats montrent que : a) il existe une « préférence » hiérarchique pour l'encodage des amers visuels versus l'encodage géométrique ; b) en dépit de cette préférence, un encodage selon la configuration géométrique est effectué parallèlement à l'encodage des amers visuels.

8.4. MODÈLES COMPUTATIONNELS CONTRACTANTS DES CIRCUITS SACCADIQUES : DU TRONC CÉRÉBRAL AU CORTEX

B. GIRARD, N. TABAREAU, A. BERTHOZ (LPPA) ; en coopération avec J.J. SLOTINE (MIT Cambridge)

La génération de saccades oculaires implique l'activation de nombreux circuits neuronaux sous-corticaux (formation réticulée, colliculus supérieur, cervelet, gan-

glions de la base) et corticaux (champs oculaires frontaux, cortex intra-pariétal latéral, etc.), étudiés de manière approfondie depuis plus de trente ans. La richesse de données anatomiques, électrophysiologiques et comportementales accumulées permet d'envisager la modélisation de l'ensemble de ces circuits et de leurs interactions. La mise en œuvre d'un tel modèle a pour double objectif d'améliorer notre compréhension du fonctionnement du système saccadique dans son ensemble et de disposer d'un banc d'essai pour l'étude de la dynamique des multiples boucles interconnectées caractéristiques du système nerveux central. Ce dernier aspect, plus théorique, se fonde sur la théorie de la contraction pour les systèmes non-linéaires (Lohmiller et Slotine, 1998). Enfin, ces travaux réalisés en simulation sont complétés par des implémentations sur des plates-formes robotiques.

8.5. STRATÉGIES COGNITIVES D'EXPLORATIONS DU REGARD

S. FREYERMUTH, A. BERTHOZ (LPPA) ; en coopération avec P. KAHANE (Hôpital Nord-Grenoble) et J.-P. LACHAUX, INSERM Lyon

L'exploration par le regard est assurée par l'interaction entre plusieurs systèmes : le système central, celui de la saccade oculaire, travaille en synergie avec les mouvements d'orientation de la tête. Ces déplacements oculaires permettent d'amener le regard d'un endroit de fixation, et donc d'analyse, à un autre. Les études récentes en imagerie fonctionnelles et stimulations électriques intra-cérébrales ont permis de localiser 2 régions fondamentales dans la génération de saccades oculaires : Les champs oculomoteurs frontaux et supplémentaires (FEF et SEF). Toutefois la séquence temporelle d'activation de ces structures corticales n'a jamais été définie précisément chez l'homme. Notre étude repose sur des enregistrements EEG intra-crâniens de patients épileptiques. L'implantation d'électrodes intra-cérébrales dans le cadre de l'évaluation pré-chirurgicale permet une exploration fine de diverses régions (en particulier au niveau du cortex frontal). Les composantes spectrales rapides (bande gamma, > 40 Hz) présentent des modulations au niveau des zones d'intérêt oculomotrices lors de les réalisations de protocoles cognitifs. Notre protocole de décision oculomotrice (3 conditions : préparation oculomotrice, préparation + décision oculomotrice, contrôle) a permis de mettre en évidence différents aspects de la saccade : Les structures activées lors des processus cognitifs de présaccades, sont les FEF, le cortex préfrontal dorsolatéral et le gyrus cingulaire. Lors des processus exécutifs les mêmes structures sont impliquées, ainsi que les SEF et l'opercule rolandique. Lors des processus cognitifs, seules les saccades préparées (condition préparation et décision) étaient associées à une augmentation statistiquement significative des oscillations hautes fréquences. Nous avons également retrouvé une activité spécifique à la décision : le cortex préfrontal dorsolatéral.

8.6. PERCEPTION DU MOUVEMENT PROPRE ET ANTICIPATION

N. OUARTI, A. BERTHOZ (LPPA) ; en collaboration avec PSA PEUGEOT/CITROËN

Notre première série d'expériences a consisté à déterminer les seuils de perception du mouvement propre. Le principe était d'estimer ces seuils à l'aide d'un

robot mobile dont le mouvement est contrôlé par un ordinateur communiquant avec lui par Wifi. Ce dispositif nous permet d'enregistrer les profils de position, vitesse et accélération du robot. Lors de la deuxième série d'expérience, nous avons cherché à déterminer dans quelle mesure l'anticipation et l'habituation avaient un effet sur ces seuils de perception du mouvement propre. C'est ainsi que nous avons pu montrer l'effet significatif de certaines variables cognitives sur la perception du mouvement propre.

PUBLICATIONS ET CONFÉRENCES

BASSETT, J.P., ZUGARO, M.B., MUIR, G.M., GOLOB, E.G., MULLER, R.U., TAUBE, J.S. (2005) : Passive movements of the head do not abolish anticipatory firing properties of head direction cells, *J. Neurophysiol.*, 93 : 1304-1316.

BOUCHENY, C., BRUNEL, N. & ARLEO, A. (2005) : A continuous attractor network model without recurrent excitation : maintenance and integration in the head direction cell system, *J. Comp. Neurosci.*, 18, 205-227.

BRET, M., TRAMUS, M.H. & BERTHOZ, A. (2005) : Interacting with an intelligent dancing figure : Artistic experiments at the crossroads between Art and Cognitive Science, *Leonardo*, 38 (1) : 46-53.

COMMITTERI, G., GALATI, G., PARADIS, A.L., PIZZAMIGLIO, L., BERTHOZ, A. & LEBIHAN, D. (2004) : Reference frames for spatial cognition : different brain areas are involved in viewer- object-, and landmark-centered judgments about object location, *J. Cogn. Neurosci.*, 16 (9) : 1517-1535.

GIRARD, B., FILLIAT, D., MEYER, J., BERTHOZ, A. & GUILLOT, A. (2005) : Integration of navigation and action selection functionalities in a computational model of cortico-basal ganglia-thalamo-cortical loops. *Adaptive Behavior, Special Issue on Artificial Rodents*, 13 : 115-130.

HICHEUR, H., VIEILLEDENT, S., RICHARDSON, M.J., FLASH, T. & BERTHOZ, A. (2005) : Velocity and curvature in human locomotion along complex curved paths : a comparison with hand movements., *Exp. Brain Res.*, 162 (2) : 145-154.

HICHEUR, H., VIEILLEDENT, S. & BERTHOZ, A. (2005) : Head motion in humans alternating between straight and curved walking path : Combination of stabilizing and anticipatory orienting mechanisms, *Neurosci. Lett.*, 383 (1-2) : 87-92.

KHAMASSI, M., LACHÈZE, L., GIRARD, B., BERTHOZ, A. & GUILLOT, A. (2005) : Actor-critic models of reinforcement learning in the basal ganglia : From natural to artificial rats. *Adaptive Behavior, Special Issue Towards Artificial Rodents*, 13 : 131-148.

LIPSHITS, M., BENGOTXEA, A., CHERON, G. & MCINTYRE, J. (2005) : Two reference frames for visual perception in two gravity conditions, *Perception*, 34 : 545-555.

MEYER, J.A., GUILLOT, A., GIRARD, B., KHAMASSI, M., PIRIM, P. & BERTHOZ, A. (2005) : The Psikharpax project : Towards building an artificial rat, *Robotics and Autonomous Systems*, 50 (4) : 211-223.

MILEA, D., LOBEL, E., LEHERICY, S., PIERROT-DESEILLIGNY, C., BERTHOZ, A. (2005) : Cortical mechanisms of saccade generation from execution to decision, *An. NY Acad. Sci.*, 1039 : 232-238.

MILLERET, C., BUSER, P. & WATROBA, L. (2005) : Unilateral strabismus in the adult cat induces plastic changes in interocular disparity along the central vertical meridian : contribution of the corpus callosum, *Visual Neurosci.*, 22 : 325-343.

MOORE, S.T., COHEN, B., RAPHAN, T., BERTHOZ, A. & CLEMENT, G. (2005) : Spatial orientation of optokinetic nystagmus and other ocular pursuit during orbital space flight, *Exp. Brain Res.*, 160 : 38-59.

MORVAN, C. & WEXLER, M. (2005) : Reference frames in early motion detection, *Journal of Vision*, 5 (2) : 131-138.

MORVAN C. & WEXLER M. (2005) : The timing of space constancy during smooth pursuit eye movements, *Journal of Vision*, 5 (2), 131-138.

MOSCHOVAKIS, A.K., GREGORIOU, G.G., UGOLINI, G., DOLDÁN, M., GRAF, W., HADJIDIMITRAKIS, K. & SAVAKI, H.E. (2004) : Oculomotor areas of the primate frontal lobes : a transneuronal transport of rabies virus and [14C]-2-deoxyglucose functional imaging study. *J. Neurosci.*, 24 : 5726-5740.

MULDER, A.B., SHIBATA, R., TRULLIER, O. & WIENER, S.I. (2005) : Spatially selective reward site responses in tonically active neurons of the nucleus accumbens in behaving rats., *Exp. Brain Res.*, 163 (1) : 32-43.

RONDI-REIG, L. & BURGUIÈRE, E. (2004) : Is the cerebellum ready for navigation ?, *Prog. in Brain Res.*, 148 : 199-212.

RUDRAUF, D., VENAULT, P., COHEN-SALMON, C., BERTHOZ, A., JOUVENT, R. & CHAPOUTHIER, G. (2004) : A new method of assessment of spatial orientation and spatial anxiety in mice, *Brain Res. Brain Res. Protoc.*, 13 (3) : 159-165.

VIDAL, M., AMORIM, M.A. & BERTHOZ, A. (2004) : Navigating in a virtual three-dimensional maze : How do egocentric and allocentric reference frames interact ?, *Cognitive Brain Res.*, 19 (3) : 244-258.

WEXLER, M. (2005) : Antipating the three-dimensional consequences of eye movements, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102 (4) : 1246-1251.

WHITE, O., MCINTYRE, J., AUGURELLE, A.S. & THONNARD, J.L. (2005) : Do novel gravitational environments alter the grip-force/load-force coupling at the fingertips ?, *Exp. Brain Res.*, 163 : 324-334.

YU, T.T., MCINTYRE, J., BOSE, S.C., HARDIN, D., OWEN, M.C. & McCLINTOCK, T.S. (2005) : Differentially expressed transcripts from phenotypically identified olfactory sensory neurons, *J. Comp. Neurol.*, 483 (3) : 251-262.

ZUGARO, M.B., ARLEO, A., DÉJEAN, C., BURGUIÈRE, E., KHAMASSI, M. & WIENER, S.I. (2004) : Rat anterodorsal thalamic head direction neurons depend upon dynamic visual signals to select anchoring landmark cues, *Eur. J. Neurosci.*, 20 (2) : 530-536.

Ouvrages

BERTHOZ, A., ANDRES, C., BARTHELEMY, C., MASSION, J. & ROGE, B. (2005) : « L'Autisme de la recherche à la pratique », Odile Jacob, 482 pages.

BERTHOZ, A. & RECHT, R. (2005) : « Les Espaces de l'homme », Odile Jacob, 394 pages.

BERTHOZ, A. & JORLAND, G. (2005) : « L'Empathie », Odile Jacob, 308 pages.

WIENER, S.I., TAUBE, J.S. (2005) : « Head direction cells and the neural mechanisms of spatial orientation », MIT Press.

Conférences du professeur Berthoz sur invitation

2004

— « Bases neurales des mouvements du regard : de la réaction à la décision », Forum européen « Regards et Vision », Lille, 8 septembre.

— « Bases neurales du contrôle du regard », Conférence à l'Académie de Médecine de Bulgarie, Sofia, Bulgarie, 20 septembre.

— « Bases neurales du contrôle du regard », Journée de l'Institut de Biologie et de l'Institut fédératif de Recherche 52 « Transduction des signaux, Molécules à Action centrale et périphérique », Collège de France, Paris, 4 octobre.

— « Principes simplificateurs du contrôle du mouvement », Conférence à Technopôle de Cannes, session 3 « Image et Neurosciences », Cannes, France, 7 octobre.

— « Instrumental analysis of perceptive problems », International courses Course CME Cerebral Palsy from dynamic modifications to structural alterations and back the role of functional surgery, Milan, 14 octobre.

— « Neural basis of gaze control », Réunion Neurorobotique, Lucca, Italie, 12 octobre.

— 2^e Colloque pluridisciplinaire « Aspects cognitifs de la génération des trajectoires locomotrices », Caen, 24 novembre.

2005

— « L'éprouvé et le vécu de l'espace-approche physiologique, approche expérimentale », Séminaire interdisciplinaire de recherche architectures et sociétés/raison spatiale, logique-sociale, Université Paris I, 19 janvier.

— « Bases neurales de la décision », Journée d'Études (interne) Neuroanatomie fonctionnelle : Physiologie, Psychologie et Neuropsychologie, Paris La Sorbonne, 11 février.

— « Multisensory integration in spatial orientation », R2K : Research 2005, Los Angeles, États-Unis, 5 mars.

— « The vestibular system and implications for sensory perception, motor processing and cognitive function », The 17th European Conference of neuro-developmental delay in childrens with specific learning difficulties, Institute for Neuro-physiological psychology, Ecosse, Royaume Uni, 19 mars.

— Conférence « Bases neurales du regard : de la réaction à la décision », Académie des Sciences, Institut de France, Paris, 19 avril.

— « Neural basis of spatial disorientation : the use of virtual reality », Virtual Reality International Conférence-Laval 2005, Cognitive & Behavioral Disorders Symposium Laval, France, 20 avril.

— « References frames for spatial cognition », Meeting Trends in neural at the dawn of the 21st century session From brain networks to cognition, Marseille, France, 29 avril.

— Il ruolo della simulazione mentale nell « esecuzione del movimento », Ospedale pediatrico bambino Gesu, Modelli strumenti di organizzaione dell'esercizio terapeutico nel bambino cerebroleso, Pontifica Universita Urbaniana, Roma, Italie, 5 mai.

— Journée thématique sur les robots humanoïdes, « Les lois du mouvement naturel pendant la locomotion humaine », LAAS-CNRS, Toulouse, France, 13 mai.

— « Perspective change in spatial orientation », Symposium international de la résonance sociale à l'agentivité : Perspectives multidisciplinaires. Université Paris VI, 20-21 mai.

— « La décision », Université de Sarrebruck, Dept. d'Études juridiques, juin.

Organisation de réunions

Berthoz, A. :

Organisation des grandes manifestations nationales en l'honneur du centenaire de la mort de Étienne Jules Marey : Liste des manifestations :

— Colloque L'Anatomie fonctionnelle aujourd'hui, organisé par la Chaire de Biologie Historique et Évolutionnisme du Collège de France (Pr Armand de Ricqlès), Paris, Collège de France, 29-30 avril 2004.

— Colloque Mouvements en objet, objets en mouvement, l'héritage de Marey 1904-2004 organisé par le Centre de recherches sur la culture, les Musées et la Diffusion des savoirs (CRMD) de l'Université de Bourgogne (D. Raichvarg, J. Ueberschlag) et les Musées de Beaune (M. Leuba) en partenariat avec la Ville de Beaune, l'Académie des Sciences, Arts et Belles-Lettres de Dijon, l'Association des amis de Marey et des Musées de Beaune, le Centre beaunois d'études historiques, à l'occasion de l'inauguration de deux expositions d'œuvres d'artistes contemporains (Anne Ducruet, Arnaud Vasseux) inspirées de travaux de Marey, Beaune, Porte Marie de Bourgogne, 15 mai 2004.

— Colloque du Club Motricité et Locomotion rythmiques, organisé sur l'initiative du Pr Thierry Pozzo (Université de Dijon) en collaboration avec l'Association pour le Développement de la recherche morphologique Bourgogne Franche-Comté (Président Christian Salomon), Beaune, Hôtel-Dieu, 24 et 25 septembre 2004. Le colloque se tiendra dans la salle du Roi des Hospices de Beaune.

— Exposition Mouvement de l'Air, Paris, Musée d'Orsay. 12 octobre 2004-23 janvier 2005. Commissaire Laurent Mannoni. Des projections et conférences seront organisées dans le cadre de l'exposition et un livre de L. Mannoni et G. Didi-Hubermann, sera édité chez Gallimard.

— Les 19 et 20 novembre 2004, dans le cadre de l'exposition *Mouvements de l'Air*, cycle de conférences « E.J. Marey et le film scientifique » au Musée d'Orsay, en partenariat avec la Cinémathèque française, la SEMIA, l'Université de Paris VII. Direction scientifique : Dominique de Font-Réaulx (Musée d'Orsay) et Laurent Mannoni (Cinémathèque française) Musée d'Orsay.

— Colloque Marey physiologiste du mouvement, organisé sur l'initiative de la Chaire de Physiologie de la Perception et de l'Action du Collège de France (Pr Alain Berthoz) et en coordination avec la semaine de la Science, Paris, Collège de France, 18-19 octobre 2004.

— Colloque Étienne Jules Marey : de la chronophotographie à l'analyse du mouvement en réalité virtuelle. Coordinateur François Clarac, Marseille, Agora des Sciences, 21 octobre 2004. Et Exposition Hommage à Étienne Jules Marey : des Sciences du mouvement à l'art contemporain, organisée sous la direction de Jean-Pierre Ternaux, en coordination avec la semaine de la Science, Marseille, Agora des Sciences, 21 octobre-18 décembre 2004.

— 24 novembre : Inauguration du gymnase « Étienne Jules Marey » du complexe de recherches en Sciences de l'Homme en Mouvement et Colloque pluridisciplinaire Espace du geste et de la Posture, Université de Caen, Basse-Normandie, 24 et 25 novembre 2004, sous la direction du Pr Francis G. Lestienne.

Autres enseignements de A. Berthoz en 2005

— Master de Neurosciences, Paris VI.

— Master de Sciences cognitives, EHESS, Paris VI.

— Membre du Conseil pédagogique.

— Member of the Scientific Board of the PhD Program in Biorobotics Science and Engineering, IMT, Lucca, Italy.

Participation de A. Berthoz à l'organisation de la recherche

— Membre du Comité de rédaction du Programme de NeuroInformatique de l'OCDE.

— Membre du Comité des Programmes scientifiques du CNES.

— Membre du Conseil consultatif pour la Science France/Japon.

— Membre du Conseil scientifique de l'Institut de Neurosciences de Trinity College à Dublin.

— Directeur de l'ACI Neurosciences intégratives et computationnelles, Ministère de la Recherche et de la Technologie.

— Membre du Conseil scientifique de l'École Normale Supérieure, Paris.

— Membre du Conseil scientifique du Département des Sciences de la Vie du CNRS.

Collaboration de A. Berthoz avec l'industrie

— Contrats européens ULTIMATE et CLARESCO avec Renault (A. Kemeny).

— Contrat avec la Société Peugeot.

Contrats de recherche et coopérations internationales

— Programme de recherche clinique (PHRC) avec l'Assistance Publique sur l'utilisation de la réalité virtuelle dans la rééducation de l'agoraphobie.

— FET Proactive initiative « Beyond Robotics », The fusion of Neuroscience and Robotics for augmenting human capabilities (NEUROBOTICS). Coordinateur : P. Dario.

— Programme européen IST-2001-32115 BIBA (Bayesian Inspired Brain & Artefact). Coordinateur : P. Bessière (GRAVIR, Grenoble).

— Projet « Asymétries cranio-faciales », Fondation Cotrel-Académie des Sciences avec M^{me} D. Rousié.

— Projet NEST WAYFINDING (Laure Rondi-Reig).

— Projet HUPER du programme de Robotique ROBEA du CNRS (avec le CEA Fontenay, M^{me} Pissaloux).

— Programme Human Frontier (Coordinateur B. de Gelder-Tilbury).

— Co-directeur du LENA Laboratoire Européen de Neurosciences de l'Action avec l'IRCSS, Santa Lucia à Rome.

DISTINCTIONS (A. Berthoz)

— Médaille d'Or de la Société Arts Sciences Lettres. Mai 2005.

— Élection comme Membre associé étranger à l'Académie de Médecine de Bulgarie.