

Physiologie de la perception et de l'action

M. Alain BERTHOZ, professeur

Perception et émotion

(Une partie de ce cours sera publiée dans un ouvrage à paraître au début 2003 aux éditions O. Jacob sous le titre «La Décision» qui reprend le contenu des cours depuis trois ans).

Alors que la philosophie analytique et plusieurs physiologistes contemporains soutiennent l'idée que le cerveau est une machine «représentationnelle», j'ai soutenu, dans les cours des années précédentes, comme l'avaient fait Merleau Ponty et Pierre Janet, que le concept de représentation est un concept sans avenir et que le cerveau est un simulateur d'action et un émulateur de la réalité. Cette année nous avons franchi un pas de plus dans l'élaboration d'une théorie dynamique du fonctionnement cérébral.

En effet, le cerveau de l'homme, comme celui de l'animal, entretient avec le monde des objets des relations qui classent ces objets suivant qu'ils sont susceptibles de l'aider à survivre, qu'ils sont source de récompense ou de danger, de plaisir ou de punition. Le monde contient des individus vivants, proies ou prédateurs, partenaires ou compétiteurs, par qui peut arriver soit le malheur soit le bonheur. L'émotion ou plutôt les émotions doivent être prises en compte dans une physiologie de la perception. Nous devons en comprendre les mécanismes et la ou les fonctions. De plus, le cerveau est une machine biologique dont une des propriétés est l'interaction avec les autres. Il faut construire une théorie «interactionniste» du fonctionnement du cerveau.

Il faut comprendre comment le cerveau, dans l'immense complexité du monde sensible, sélectionne, choisit les objets, comment est guidée l'action, comment sont spécifiés les buts et orientée l'attention et surtout, comment nous pouvons choisir entre plusieurs comportements pour réaliser un même but. Les psychologues nous ont en effet proposé un concept longtemps oublié : celui de «vicariance». C'est l'idée que pour atteindre un but, obtenir une récompense, nous pouvons choisir plusieurs solutions. Ce choix, cette flexibilité, qui a permis aux

animaux d'échapper au fonctionnement rigide et peu adaptatif des réflexes, est une des propriétés fondamentales des organismes, apparue tardivement au cours de l'évolution. J'ai essayé dans ce cours de montrer que les émotions jouent un rôle décisif dans plusieurs des mécanismes que je viens de décrire, sélection des objets dans le monde, guidage de l'action future en fonction du passé, flexibilité des choix de comportement, stratégies cognitives.

Le défi est évidemment immense. K.T. Strongman (*The Psychology of emotion. Theories of emotion in perspective*. Wiley. 2000) a identifié pas moins de 150 théories des émotions. Nous avons fait un choix dans ces théories à l'appui de notre thèse principale.

Les précurseurs

Nous avons d'abord considéré les grand précurseurs qui ont traité de l'expression des émotions : Bell, les Physiognomonistes français, Duchène, de Boulogne, Moreau. Nous avons décrit plus particulièrement les idées de Darwin dans son livre « L'expression des émotions chez l'homme et les animaux ». Mais, en dépit de ces tentatives pour décrire les expressions, aucune théorie physiologique des émotions n'avait été proposée jusqu'à ce que William James publie, dans la revue de Philosophie « Mind » en 1884, un article intitulé : « Qu'est ce qu'une émotion ? ». Il écrivait « Ma thèse est, (...), que les changements corporels suivent directement la perception du fait excitant, et que nos sentiments de ces mêmes changements, comme ils se produisent, sont l'émotion ». Le physiologiste Lange publia à peu près simultanément des idées semblables en insistant surtout sur le rôle du système autonome et en particulier la fréquence cardiaque. C'est pourquoi la théorie est connue sous le titre « théorie de James-Lange » dont certains ont comparé les idées avec celles de Malebranche et Spinoza.

Comme toutes les théories dites « périphéralistes » qui ont suivi, elle a été critiquée, notamment en 1929 par Cannon et Bard avec les arguments suivants : a) La production artificielle de changements viscéraux ne produit pas d'émotion ; b) les organes viscéraux ont peu de sensibilité ; c) on voit donc mal comment ils pourraient aider à produire les émotions ; d) si on enlève les viscères (ce qui a été observé sur quelques patients), on observe toujours les émotions ; enfin e) les réactions viscérales sont lentes, elles ne peuvent expliquer le caractère rapide de certaines émotions (la peur, par exemple).

Papez fut un des premiers à proposer une théorie physiologique intégrée. Les informations sensorielles transmises par le thalamus suivraient un double trajet dont la partie corticale atteint le cortex cingulaire qui serait la station ultime dans la production des émotions. Le circuit ainsi délimité, appelé « circuit de Papez », a été lui-même l'objet de nombreuses expériences mais aussi de critiques dans la littérature contemporaine. Avec sa théorie du « cerveau viscéral » Mc Lean ajouta à juste raison l'amygdale, le septum, le cortex préfrontal dans ce qu'il appela le « système limbique » dont le rôle serait de maintenir la survie

de l'animal et de l'espèce de façon intégrée. Il propose aussi une hiérarchie dans l'organisation du cerveau : le « cerveau triune ». Les idées de Mc Lean n'ont pas toutes résisté au jugement du temps. Par exemple, des lésions de l'hippocampe, des corps mamillaires du circuit de Papez, n'ont pas produit les déficits attendus en ce qui concerne les émotions.

La découverte majeure concernant les bases neurales des émotions et ses relations avec la perception a été faite par Ledoux. Il utilisa une réaction conditionnée particulière : la réaction à la peur chez le rat. Il démontra l'implication de l'amygdale comme relais essentiel de cette réaction et suggéra qu'il y aurait deux voies. La première très rapide déclenche des comportements de défense ; elle est évidemment fondamentale pour la survie. La deuxième, une boucle plus longue qui passe par le cortex cérébral permet l'évaluation de la situation, un choix de stratégies et un contrôle de la voie rapide.

Les théories psychologiques

En parallèle avec ces théories physiologiques les philosophes et les psychologues se sont intéressés aux émotions. Au Collège de France en 1930, Théodore Ribot écrivit un livre sur « La Psychologie des Sentiments ». Il insiste sur la relation entre émotion et mouvement (l'étymologie d'émotion est e-movere). Il écrit « L'émotion est, dans l'ordre affectif, l'équivalent de la perception dans l'ordre intellectuel ». Ce serait un état complexe, synthétique qui se compose essentiellement de mouvements produits ou arrêtés, de modifications organiques (dans la circulation, la respiration, etc.), d'un état de conscience agréable ou pénible ou mixte, propre à chaque émotion. Ribot adopte sur le fond la thèse de James-Lange mais en dénonce le caractère dualiste.

La phénoménologie de Husserl a profondément marqué les théories des émotions en Europe. Un précurseur de cette approche et des théories de l'appréciation a peut-être été Stumpf en 1899. Pour lui, les croyances causent des évaluations qui, à leur tour, induisent des états mentaux intentionnels importants pour induire les émotions. On doit aussi à Jean-Paul Sartre, disciple de Husserl, la publication, en 1938, d'une « Esquisse d'une théorie des émotions » (Herman, Livre de poche 1995). Sartre ajoute aux critiques de Cannon et Bard sur la théorie de James-Lange en insistant sur le fait que l'émotion a un sens, elle signifie quelque chose, c'est « une structure organisée et descriptible » (p. 35).

Un autre de nos collègues du Collège de France s'est intéressé aux émotions. Pierre Janet fit de nombreuses observations importantes sur la mélancolie et les troubles psychiatriques. Pour Sartre le grand mérite de Janet est d'avoir réintégré le psychique (nous dirions aujourd'hui la dimension cognitive) dans l'étude de l'émotion mais de l'avoir fait en lui attribuant une fonction dégradée : la conduite d'échec. Toutefois il note chez Janet la présence d'une théorie « sous-jacente » qui confère une certaine finalité à l'émotion et en fait une véritable *conduite* aussi bien tournée vers les états internes et les actions propres du sujet que vers

le monde extérieur. « Un grand caractère des conduites sociales est d'être des réactions à des *actes* et non uniquement à des objets, comme dans les conduites primitives (...). L'homme apprend à réagir aux actes de ses semblables puis à ses propres actions. Notre action devient analogue à un objet extérieur qui détermine une réaction et il est probable que ces réactions à nos propres actions sont au début l'élément essentiel de la conscience. Les sentiments, écrit Janet, sont justement constitués par cet ensemble de réactions à nos propres actes et c'est de cette manière, en considérant les sentiments comme des régulations de l'action, qu'on peut leur donner une place dans la psychologie de la conduite et les expliquer de la même manière que les autres phénomènes psychologiques » (p. 100).

Sartre mentionne aussi Henri Wallon pour qui l'émotion serait un retour à des conduites primitives présentes chez l'enfant vers lesquelles se retournerait l'adulte devant une situation difficile. Pour Sartre, l'émotion serait une conduite finalisée et organisée, une échappatoire particulière à une situation conflictuelle « une tricherie spéciale » (p. 45). Lorsque les chemins trouvés pour résoudre un problème deviennent trop difficiles ou lorsque nous ne voyons pas de chemins, nous ne pouvons plus demeurer dans un monde si urgent et si difficile et nous constituons un monde magique en utilisant notre corps comme moyen d'incantation (voir p. 79).

En parallèle avec les découvertes empiriques et les théories des physiologistes, un immense travail d'expérimentation et de théorisation a été réalisé par des psychologues qui se sont opposés au cadre très rigide imposé par les approches behaviouristes et ont essayé de construire des théories des émotions qui prennent en compte leur complexité. Magda Arnold fut une des premières à suggérer un rôle important de « l'appraisal » ou évaluation, dans l'apparition d'une émotion. Nous évaluons immédiatement tout ce que nous rencontrons par rapport à nos intentions et nos buts. L'appraisal complète la perception et produit en nous le désir de faire quelque chose. Elle introduit dans l'émotion une dimension cognitive majeure. Dans cette veine nous avons résumé les théories de Shacter, de Lazarus, Scherrer etc. qui font de l'affect, contrairement à la théorie de James-Lange, une opération post-cognitive. Zajonc s'oppose à cette idée dans un article intitulé « Feeling and thinking : preference needs no inference ». Ce débat sur les relations entre cognition et émotion fut l'objet de nombreux travaux de psychologues et reste un sujet essentiel. Frijda a consacré récemment de nombreux travaux aux aspects cognitifs des émotions. Il définit aussi les émotions comme des changements dans la préparation à l'action. Cet aspect qui est pour nous le plus intéressant est réaffirmé dans l'article paru en 2001 dans le livre de Scherrer *et al.* sur « Appraisal ».

La métaphore entre le cerveau et un ordinateur a conduit plusieurs auteurs à proposer ce que l'on pourrait appeler des modèles computationnels des émotions. Oatley et Johnson Laird ont proposé en 1987 et 1992 une théorie très proche de celle de Mandler. Ils supposent qu'il y a une série d'émotions de base, la joie,

la tristesse, l'anxiété, la colère, le dégoût. Les théories behaviouristes apparaissent avec Watson (1929) qui distingue quatre types fondamentaux d'émotion : la peur, la colère, la rage et l'amour, cette division fut reprise par d'autres auteurs et aboutirent au modèle de Millenson. Cette tradition a été magnifiquement développée successivement par Weiskranz puis, récemment, par Gray qui distingue trois systèmes distincts qui contribuent à la relation entre des stimuli de renforcement et des systèmes de réponse : le système d'approche, un système d'inhibition comportementale, un système de fight/flight ou encore de fuite/ou combat. E. Rolls, notre invité au séminaire est un représentant brillant de ce courant.

Rolls retient aujourd'hui, dans son livre « Brain and emotion » (Oxford University Press 2000), plusieurs critiques à la théorie de James-Lange : a) le caractère grossier des manifestations périphériques qui ne peuvent rendre compte de la subtilité des émotions ; le fait que les émotions soient évoquées par l'imagerie mentale durant laquelle, comme l'ont montré Ekman, Stemmler et Levenson, les manifestations périphériques sont faibles ; b) la chirurgie périphérique ne supprime pas les émotions ; c) lorsqu'on produit des changements du système autonome par injection de molécules on ne produit pas d'émotions ; d) si l'on bloque les productions autonomes par des drogues, on n'observe pas de changements dans les émotions. On n'observe pas toujours une émotion lorsqu'on a un succès mais, par contre, lorsqu'on sourit par exemple à un ami. Pour Rolls, ces réponses corporelles, qui peuvent être très brèves, servent souvent les besoins de la communication ou de l'action mais pas à produire des sentiments d'émotion.

Bases neurales des émotions : rôle de l'hippocampe, de l'amygdale, du cortex cingulaire

Contrairement aux idées de Mc Lean, l'hippocampe n'est pas un centre essentiel pour la constitution des émotions. Ce qui ne veut pas dire qu'il n'est pas impliqué dans l'anxiété, et, dans la mémoire émotionnelle qui exigent de lier une émotion à son contexte. La peur, par exemple, n'implique pas au premier chef l'hippocampe même s'il intervient dans sa régulation. Panksepp dans son ouvrage : « Affective neuroscience » précise que l'hippocampe peut informer l'animal sur des aspects menaçants de leur environnement mais ne traite pas directement les données comme l'amygdale. Chez l'homme l'hippocampe et le parahippocampe sont activés pendant la présentation de stimuli qui induisent la peur. Ces régions, qui reçoivent des entrées des régions d'association multimodales participent aux processus d'évaluation qui chargent les stimuli extéroceptifs et interoceptifs de significations émotionnelles. Toutefois l'émotion facilite la mémoire des lieux où se sont passés certains événements importants et c'est dans cette facilitation qu'il faut chercher les relations hippocampe et amygdale par exemple.

Les données de l'imagerie cérébrale moderne confirment au contraire le rôle essentiel de l'amygdale dans la genèse de l'expression des émotions. Les pre-

nières observations cliniques sont attribuées en 1888 avec Brown et Shaefer, mais on doit à Klüver et Bucy, en 1939, d'avoir observé qu'une lobectomie bitemporale, incluant les deux amygdales, chez le singe induit un syndrome caractérisé par un comportement hypersexuel et une hyperoralité. L'animal mange sans discrimination même des aliments qu'il aurait rejetés, et surtout il manifeste une placidité remarquable devant les événements les plus effrayants et aucune réaction de peur. Weiskranz, en 1956, montre qu'un singe ayant subi une lésion bilatérale de l'amygdale a des difficultés à former des associations entre des stimuli et des récompenses ou des punitions (renforceurs) dans une tâche d'évitement. Puis Mishkin en 1972, développe ces observations en montrant que la lésion de cette région chez le singe produit un déficit de la capacité d'associer des stimuli avec une récompense ou une punition, cette fois en utilisant la nourriture. De même la préférence conditionnée a pour une place où l'on donne à des rats une récompense sous forme de sucre est abolie par une lésion excitotoxique de l'amygdale basolatérale. Ce conditionnement s'exprime à travers le striatum ventral. L'amygdale régule aussi la satiété : chez les patients humains une lésion de l'amygdale induit des troubles du comportement alimentaire.

L'amygdale (voir le livre de Aggleton «The amygdala», 2000) est aussi impliquée dans des processus cognitifs d'identification. Chez l'homme elle est essentielle pour en reconnaître l'expression émotionnelle et la direction du regard de l'autre. On a aussi suggéré son implication dans les déficits émotionnels rencontrés chez les patients schizophrènes. La latéralisation des effets est encore en discussion. De façon générale, il est maintenant clair que l'activité de l'amygdale est, chez l'homme, liée à l'activité mentale d'évocation de souvenirs lointains à caractère émotionnel et donc influence la mémoire émotionnelle. L'amygdale est divisée en régions bien identifiables. Elle est connectée avec de nombreuses régions du cerveau et chacune de ses sous-régions est impliquée dans des processus bien particuliers. Par exemple, le noyau baso-latéral pourrait faciliter la consolidation de processus corticaux de mémorisation à travers le cerveau antérieur basal, et par une interaction avec des modulations adrénérgiques périphériques. Le plus intéressant serait que cette activité de modulation de la mémoire émotionnelle à long terme se fasse par l'intermédiaire des boucles corticales sous-corticales.

Près de 20 % des neurones de l'amygdale sont activés par la nourriture ou des objets liés à la nourriture et sont associés à la préférence de l'animal. De plus la réponse de certains neurones est modifiée lorsqu'on présente au singe un melon puisqu'on a ajouté du sel au melon. Toutefois cette flexibilité est très limitée : chez le singe les neurones répondent à un renforceur comme la nourriture mais ne changent pas leur réponse lorsqu'on modifie la relation entre le stimulus et la récompense. Certains neurones sont sensibles à la nouveauté d'un stimulus. L'apprentissage dans les noyaux de l'amygdale pourrait très bien être produit par un mécanisme synaptique d'apprentissage Hebbien, et, en particulier, la potentiation à long terme (ou LTP) car son blocage supprime l'apprentissage

du conditionnement à la peur. Les systèmes ascendants de la norépinephrine contribuent parce que le blocage des synapses beta-adrénergiques dans l'amygdale diminue la consolidation de la réaction à la peur. L'amygdale est aussi une cible pour le système dopaminergique.

Contribution du cortex orbito-frontal (COF) et du cortex cingulaire antérieur (CCA) aux relations entre perception et émotion

La lésion du cortex orbito-frontal chez le singe induit une réduction de l'agressivité et de réactions de défense envers certains animaux comme les serpents. L'animal : a) ne manifeste plus la préférence envers les aliments ; b) a du mal à distinguer une récompense d'une punition et surtout à *changer de comportement* lorsque la réponse qu'il fait n'est pas appropriée à la situation ; c) ne résiste pas au signal GO dans des tâches GO/NO GO, il ne peut plus « inhiber l'action », ni produire l'« extinction » i.e. la suppression progressive de la réponse lorsqu'on omet le stimulus renforceur ; d) a du mal à discriminer deux stimuli visuels, ce qui peut être dû à la difficulté de bloquer, d'inhiber une réponse à un stimuli qui n'est pas suivi d'une récompense ; e) ne peut mémoriser des objets pendant une courte période, toutefois cette perte de mémoire de travail pour des objets différents de celle induite par une lésion du rôle du cortex préfrontal-dorsolatéral impliqué dans la mémoire de travail visuo-spatiale qui reçoit ses entrées du cortex pariétal.

Chez l'homme, ces lésions induisent une euphorie, l'irresponsabilité sociale et un déficit dans les tâches qui exigent un changement de stratégie lié à des modifications des renforcements, aux contingences de l'environnement ou à des changements de règles. Par exemple, dans une tâche des cartes de Wisconsin dans laquelle on présente au sujet des cartes qu'il doit classer en fonction de l'instruction que donne l'examineur qui dit : juste ou faux à chaque placement de la carte et ainsi peut changer la règle. Ces déficits sont clairement liés aux symptômes présentés par ces patients dans leur vie sociale : comportement social désinhibé ou socialement inadaptés (comme les patients de Bechara et de Damasio et son groupe), violence, absence d'initiative, erreurs concernant l'interprétation du comportement d'autrui, et, parfois, absence de préoccupation de leur propre condition.

Les lésions du cortex orbito-frontal induisent aussi des déficits dans la capacité d'inverser les réponses pendant un changement de valeur d'un stimulus.

Données de l'imagerie cérébrale

L'implication du cortex orbito-frontal (COF) dans les processus d'évaluation émotionnels d'un stimulus sensoriel sont bien illustrés par l'étude en IRM fonctionnelle concernant le « plaisir de la caresse ». D'autres études récentes d'imagerie cérébrale impliquent le cortex orbito-frontal dans l'évaluation du caractère plaisant ou déplaisant des odeurs ou des aliments. Plusieurs aires ont été activées :

le cingulum, le cortex orbito-frontal, l'insula etc. Mais l'émotion liée à la consommation des aliments est aussi en relation avec la satiété. On sait qu'un même aliment peut induire le plaisir et la joie lorsqu'on a faim et au contraire le dégoût si l'on est à satiété. Cette inversion est souvent désignée par le terme savant « d'alliesthésie ». Des sujets ont consommé des bananes et de la vanille jusqu'à satiété. Le COF est impliqué dans la satiété et aussi dans la valeur hédonique des stimuli, différentes régions codent pour les valeurs opposées agréables ou désagréables, satiété ou non. Il y aurait deux systèmes motivationnels qui induiraient soit l'approche, soit l'évitement.

Le COF est aussi impliqué dans des fonctions cognitives plus élaborées liées à la prédiction des conséquences des actions et des évaluations plus abstraites comme le gain ou la perte d'argent ainsi que la capacité de changer de règles. L'imagerie cérébrale est un bon outil pour étudier ces fonctions. Le cortex orbito-frontal et le noyau caudé sont activés en relation avec le degré général d'excitation lié à la prise de risques lorsque le sujet accumule de hauts gains pendant qu'il a un haut capital ou une forte perte pendant qu'il a un grand déficit. Des situations qui induisent peut-être une activité pour évaluer la nécessité de changer de stratégie en évaluant leur intérêt pour l'individu. Certaines de ces structures sont impliquées dans la dépression qui inclut un déficit de la capacité d'évaluer le bon côté des choses ! Il semble que les patients atteints de déficits du cortex gauche ont une propension particulière à la dépression.

Activité des neurones du COF

Le cortex orbito-frontal est donc important pour la sélection du but. Ses neurones sont actifs lorsque la récompense est celle préférée par l'animal et si l'animal doit faire un choix, prendre une décision. Ils participent aux bases neurales de l'*aversion*. La motivation intervient clairement dans l'activité de ces neurones, éléments d'un système qui élabore les décisions. Cette corrélation de leur décharge avec la préférence ne veut pas dire qu'ils font partie d'un « système exécutif ou superviseur » ou qu'ils sont les neurones qui décident. Mais le fait que leur activité soit indépendante de l'exécution du mouvement et semble ne dépendre que de la motivation et de son contexte, confirme le rôle de cette partie du cerveau dans l'élaboration des choix. Il n'est donc pas surprenant que des lésions de ces structures, chez l'homme, conduisent à des difficultés pour les patients de prendre des décisions, d'organiser leur comportement en fonction du contexte, de la valeur, etc.

Le cortex cingulaire antérieur (CCA)

Les lésions du CCA produisent de nombreux symptômes comme l'apathie, l'inattention, la dérégulation des fonctions du système autonome, le mutisme akinétique et l'instabilité émotionnelle. Les lésions chirurgicales induites chez l'animal et chez les patients produisent en effet des modifications profondes

de la personnalité incluant une absence de détresse, la labilité émotionnelle de l'inattention et des états « akinétiques » ainsi que des déficits dans l'accomplissement de tâches d'interférence de Stroop. Le cortex cingulaire ou Cingulum dans sa totalité est actuellement conçu comme comprenant une région postérieure impliquée particulièrement dans des opérations « d'évaluation » et une région antérieure impliquée dans des opérations dites « exécutives ». Au sein du CCA on distingue deux régions : a) une région dite « affective », la plus antérieure, est connectée à l'amygdale, à la substance grise péri-aqueductale, au noyau accumbens, à l'hypothalamus, à l'insula antérieure, au cortex orbitofrontal, et se projette sur les systèmes autonomes, viscero-moteur et endocrine ; b) une deuxième région dite « cognitive » inclut les aires 24b', c' et 32'. La division affective du cortex cingulaire antérieur est activée dans des tâches qui impliquent un poids émotionnel chez les sujets sains mais aussi lors de la provocation de symptômes en rapport avec leurs maladies psychiatriques (anxiété, phobies simples, désordres obsessionnels-compulsifs). Elle est aussi activée par la tristesse, et chez des sujets déprimés. La distinction entre l'activation des deux aires « affective » et « cognitive » est très fortement suggérée par deux versions (émotive et mathématique) de la tâche de Stroop.

Il y aurait une réciprocité (et peut être une compétition) des activations entre les deux parties de l'ACC pour des tâches respectivement à dominante émotive ou cognitive. L'émotion peut donc être importante pour contribuer à la cognition et influencer de façon durable des prises de décision. Parfois au contraire une intense tâche cognitive peut supprimer l'émotion. La subdivision affective est désactivée pendant des tâches d'attention divisée, d'antisaccade, de mémoire de travail, d'apprentissage de séquences et de tâches visuo-spatiales. De nombreux exemples de cette exclusion réciproque peuvent se constater dans la vie quotidienne : un travail intellectuel qui interrompra une émotion forte et réciproquement une émotion forte pourra bloquer l'activité intellectuelle ou la capacité de planifier le futur. L'imagerie cérébrale a montré que des sujets avec des dépressions sévères, ou des sujets sains subissant une émotion induite par un film ou la douleur, ont une désactivation de la subdivision « cognitive ».

On a attribué au CCA un rôle dans la « conscience émotionnelle » et de façon générale à la détection d'erreurs et la détection des *conflits* aussi bien externes qu'internes au cerveau. Un potentiel évoqué particulier associé à la détection d'erreurs dans des tâches cognitives a été trouvé et localisé dans la région du CCA. Cette négativité (ERN) serait bien due à la détection de l'erreur et pas à sa correction. Ces résultats indiqueraient que le CCA est impliqué dans l'évaluation (appraisal ? ?) des conséquences possibles des erreurs. Ces données sur le CCA à l'enregistrement des potentiels évoqués et liés à l'erreur chez le singe : l'amplitude de ces potentiels dans le CCA diminue lorsque l'animal a appris une tâche et fait moins de 30 % d'erreurs. D'où l'idée que le CCA fait partie d'un « système de start-stop » incluant le cingulum antérieur et postérieur, le subiculum, les noyaux antérieurs ventral et médiodorsal du thalamus). Le cortex cingulaire est

aussi activé lors d'inversions d'apprentissage et est sensible à la probabilité d'apparition d'un stimulus conditionnel. Ces données font du cingulum antérieur un candidat pour être le siège de l'onde NOGO 2 (composante médio-frontale observée vers 300 msec lorsqu'on inhibe une réponse) et P3 à positivité médio-frontale élicitée par un stimulus nouveau à une latence d'environ 300 à 400 ms.

Comme on le voit, les théories ne manquent pas concernant la fonction du CCA :

1) Les aires médianes (dont le CCA fait partie) font l'évaluation des stimuli externes mais aussi des états internes pendant que les aires latérales les gardent en mémoire de travail ; 2) Le CCA ferait donc partie d'une voie longue (voir Ledoux) qui serait impliquée dans l'évaluation « effortfull » par contraste avec des voies courtes et automatiques (l'amygdale et l'insula par exemple) ; 3) Il participerait à la détection des erreurs. Il ferait partie d'un système de « supervision ou d'attention » comme celui proposé par Norman et Shallice. Son travail serait de détecter des situations nouvelles, de traiter les conflits, les erreurs, etc. ; 4) Selon la théorie de la supervision de compétitions, la division cognitive du CCA aurait pour fonction de contrôler les conflits entre les aires du cerveau.

Le corps éloquent et les postures de tendresse

Ayant examiné les principales structures du cerveau impliquées dans l'évaluation de la valeur affective des événements et objets dans le monde, nous avons interrompu notre examen de ces mécanismes. Avant d'examiner les structures qui modulent les comportements en fonction de ces évaluations nous avons repris, pour un cours, l'étude de l'expression corporelle des émotions.

Le rôle du corps dans l'expression des émotions était déjà largement exploité dans le théâtre grec. Son rôle dans le discours a été rappelé par Fénelon dans ses « Dialogues sur l'éloquence » parus en 1811. Il rapporte le dialogue entre A et B, ses deux personnages. Il essaye de convaincre ses lecteurs de l'importance du corps dans l'éloquence et la nécessité d'exprimer les sentiments avec tout son corps pendant un discours. Nous savons aujourd'hui que l'expression corporelle des émotions est basée sur un répertoire très précis de postures et d'attitudes qui reposent sur ce que nous nommons des *synergies* motrices. Celles-ci peuvent être combinées de façon complexe mais on peut les identifier comme l'on fait par exemple des maîtres du théâtre oriental dans le No, le Kabuki, le Katakali ou Lecoq qui forma de nombreux acteurs français. Pankseep a proposé quatre grandes divisions des émotions basées sur des comportements qui correspondent à des attitudes canoniques, la peur, la curiosité, la panique et la rage.

Hess a été un des premiers à identifier des régions qui contrôlaient ce qu'il appelle des « postures affectives ». On doit à S. Mori une des rares études approfondies sur les bases neurales des synergies posturales liées à l'expression des émotions. Il a réalisé chez l'animal des expériences qui ont révélé l'existence

de synergies posturales contrôlées par des centres situés dans le tronc cérébral et la formation réticulée.

Ces synergies s'expriment très tôt chez l'enfant et c'est pourquoi j'ai choisi de montrer un film qui résume certains travaux de Julian De Ajuriaguerra sur les « postures de tendresse » qui enseigna au Collège de France de 1975 à 1981. Avec A. Thomas puis H. Haecan, Ajuriaguerra avait étudié le développement des relations entre tonus et mouvements chez le nouveau-né. Cette fonction physiologique, en apparence triviale, intéresse, depuis longtemps, psychiatres, neurologues et psychologues.

Il faut donc créer une physiologie de la posture des émotions. Cette physiologie n'existe pas aujourd'hui, sur quoi pouvons nous la baser ? Je pense que l'idée que l'émotion est à l'action ce que la posture est au geste et réciproquement. La posture contient toujours une émotion. Chez l'homme la posture de la main exprime l'émotion que le corps ou le visage ne peut exprimer : l'expression corporelle des émotions est due à une triade : le visage, le corps, la main.

Le noyau accumbens : un carrefour entre émotion et action

Nous avons ensuite examiné quels sont les mécanismes qui permettent aux signaux élaborés dans l'amygdale, le cortex orbito-frontal, l'hippocampe, de façonner l'expression motrice du visage ou du corps, de modifier le cours d'une action et même de transformer, comme le proposait Sartre par un processus qu'il désignait comme « magique », l'apparence même du monde pour qu'il puisse correspondre à nos désirs et nos attentes, pour vaincre nos angoisses. Un centre essentiel pour cette transformation est le noyau accumbens dans le striatum ventral chez le rat. Ce noyau est important pour les sentiments hédoniques, les réactions émotives, la motivation, la dépendance à des drogues, le guidage de l'action et des comportements. Le striatum ventral reçoit des projections des centres qui produisent les principaux neuromodulateurs : sérotonine, dopamine etc. Everitt et Robbins ont montré en 1992 que la diminution de la dopamine dans le noyau accumbens, après qu'un rat ait appris une association entre une lumière et un aliment supprime la réponse comportementale du rat à la lumière seule. Ceci a suggéré que ce noyau est impliqué dans le transfert de l'apprentissage conditionné avec récompense vers les structures qui contrôlent le comportement appétitif, et qu'il est donc impliqué dans l'élaboration de la motivation à agir ou à consommer (« incentive »). D'où son implication possible dans la dépendance. Cette fonction pourrait aussi être étendue aux réactions d'aversion.

L'accumbens est inséré dans une des boucles qui lient le cortex cérébral, les ganglions de la base, le thalamus et qui retournent vers le cortex. Une boucle motrice contrôle les mouvements segmentaires, une boucle oculomotrice concerne le contrôle du regard, dont j'ai longuement parlé dans mon cours il y a quelques années, une boucle dite préfrontale plus cognitive est liée à la planification de l'action et la mise en relation avec l'espace, une boucle concerne le

cortex temporal ou se fait l'identification des objets et des visages par exemple, et enfin la boucle qui concerne le système limbique et dans laquelle est inséré le noyau accumbens. Les travaux récents, et en particulier, ceux de l'équipe de A.M. Thierry et J.M. Deniau au Collège de France et à Paris VI, ont montré une très intéressante division des circuits qui impliquent les deux parties de l'accumbens, la partie centrale et la partie ventromédiale extérieure appelée « coquille ».

Le fait que l'accumbens soit un lien important entre émotion et action a été illustré par une expérience de notre laboratoire (Équipe S. Wiener) dite des « quatre bistrots » sur la mémoire spatiale. Des rats sont entraînés dans un labyrinthe en croix à se rappeler lequel des quatre bras est terminé par un « bistrot » où il obtient une récompense variable sous forme de liquide. Cette tâche exige donc que soit mémorisée une association des lieux et des récompenses. L'hypothèse était que l'accumbens participe à ce processus en intégrant les informations de l'hippocampe et des structures de l'émotion (amygdale, cortex orbito-frontal, etc.). La section du lien entre l'accumbens et l'hippocampe induit en effet un déficit dans cette tâche.

La reconnaissance des visages

Nous avons résumé les bases neurales de la reconnaissance des visages dans la voie qui lie le cortex visuel au lobe temporal (aires inféro-temporales et du sillon temporal supérieur). C'est l'identité d'un visage qui est reconstruite dans cette voie. Mais nous attribuons aux visages une valeur affective qui est élaborée avec la participation de l'amygdale et du cortex orbito-frontal et ventro-médial. Toutefois Rolls propose que la valeur affective des visages, et, de façon plus générale, de tout stimulus sensoriel, n'est pas influencée par l'émotion jusqu'au stade du traitement dans le cortex orbito-frontal. Selon lui, cette indépendance serait nécessaire pour permettre la construction de percepts invariants.

Une pathologie révèle très clairement ce double mécanisme. Capgras et Lachau ont décrit en 1923 un syndrome très étrange qui concerne la capacité de reconnaître des personnes familières chez l'homme. Les patients considèrent que leurs proches, leurs parents, leurs familiers sont des imposteurs. Ils peuvent même dire qu'une personne ressemble à leur père, mais n'est pas vraiment leur père. Ces patients sont en général parfaitement normaux sous beaucoup d'autres aspects. Mais leur « délusion » est puissante. L'interprétation la plus classique du syndrome de Capgras est freudienne : un patient qui ne reconnaissait plus sa mère par exemple aurait eu une attraction sexuelle très forte vers sa mère dans l'enfance, un complexe d'Œdipe très fort, et il a donc conçu envers son père une jalousie inhibée lors de l'adolescence. À la suite d'un accident malheureux, la jalousie de ce patient est réapparue : il se trouverait alors tout d'un coup attiré sexuellement vers sa mère et il refuserait de reconnaître son père comme son père.

Mais il y a d'autres explications possibles. Nous savons en effet que des zones du cerveau codent plus particulièrement les visages, dans le lobe temporal, dans la région notamment TE-TO. Il est connu que chez certains patients des lésions de ces zones produisent une difficulté de reconnaître des visages, la prosopagnosie. La neuro-imagerie moderne a confirmé la présence de troubles neurologiques chez ces patients. On a aussi suspecté des disconnexions calleuses des deux hémisphères. Dans ce cas les informations visuelles ne peuvent être comparées aux informations sémantiques sur le visage en raison de la disconnection des deux hémisphères. Une autre théorie attribuerait le trouble à un déficit de la mémoire, une dissociation entre le visage vu et celui qui a été mémorisé. Enfin une autre théorie suggère que le déficit soit dû à une dissociation entre le visage qui est bien identifié et sa valeur émotive qui est mal retrouvée. Cette dissociation serait due à une disconnection fonctionnelle entre les aires qui, comme l'amygdale ou le cortex peri-rhinal ou enthorinal qui codent la valeur affective des visages et les aires temporales inférieures où sont codées les attributs des images sans leur poids affectif ou les souvenirs qu'ils évoquent. Les déficits concernant la connaissance du visage ne sont pas limités au syndrome de Capgras, par exemple. Les patients schizophrènes sont, comme on le sait, victimes d'un phénomène de transformation du visage perçu, qui en quelques secondes prend un aspect redoutable — Dracula —, c'est la para-prosopie.

L'imagerie cérébrale a révélé l'importance d'une structure particulière du lobe temporal : le gyrus fusiforme (situé à côté du parahippocampe), dans le traitement des visages et, plus particulièrement, des formes animales ou humaines. Une intéressante dissociation a été trouvée entre le gyrus fusiforme qui traiterait les visages humains et animaux et le parahippocampe qui traiterait les paysages et l'environnement spatial. Elle révèle aussi que l'amygdale est activée par un visage exprimant la peur. L'activité dans l'amygdale gauche est plus grande pour un visage exprimant la peur que la joie et elle augmente avec l'intensité de la peur. L'amygdale est activée même par un visage masqué que le sujet dit ne pas avoir « vu ». Une voie possible pour ces effets serait la suivante : l'image du visage est projetée sur le noyau latéral de l'amygdale puis les signaux de l'amygdale se projetteraient en retour sur le cortex inféro-temporal et même le cortex occipital.

La spécialisation hémisphérique pour le traitement des émotions n'est pas encore très claire. Toutefois de nombreux travaux suggèrent une spécialisation de l'hémisphère droit (chez les droitiers) pour les émotions. Les évaluations de reconnaissance et affectives semblent être en compétition et cette compétition semble plus forte lorsque le visage est présenté à l'hémisphère droit. Ceci confirme les idées de Zajonc : la stimulation sub liminale d'un hémichamp visuel produit une modification de l'évaluation affective (préférence), d'un visage sans qu'il soit perçu. Cette modification est spécifique de l'hémisphère droit où elle ne produit pas de modification de la reconnaissance.

Le regard est un aspect particulièrement important dans un visage. Le regard est porteur d'émotion et de signification comme en témoigne l'activation de l'amygdale droite, de l'insula gauche et du cingulum droit lorsqu'on présente à des sujets un visage dont le regard est dirigé vers eux (contact par le regard). Il y aurait d'ailleurs un couplage fonctionnel sous la forme d'une covariation des activités entre le gyrus fusiforme et l'amygdale uniquement lorsqu'il y a contact par le regard. De façon plus générale, les aires citées ci-dessus contribuent à la perception sociale des émotions et sont peut-être impliquées dans des maladies de la communication sociale comme l'autisme.

A. B.

SÉMINAIRES DES COURS DU PROFESSEUR ALAIN BERTHOZ

9 janvier :

Edmond ROLLS (Université d'Oxford). *Le cerveau et l'émotion*. Discutant : J.-L. PETIT.

16 janvier :

Pr Barry EVERITT (Université de Cambridge). *Physiologie de la peur : Les sous systèmes de l'amygdale*.

23 janvier :

Pr Jean COTTRAUX (Hôpital neurologique, Unité de traitement de l'anxiété — Lyon). *Cognition spatiale et troubles anxieux*. Discutant : R. JOUVENT.

30 janvier :

Pr Emmanuel BIGAND (Université de Lyon 1). *Émotion et perception musicale*. Discutant : S. McADAMS.

6 février :

Pr Cyriel PENNARTZ (Institut Néerlandais du Cerveau). *Le cerveau récompensé : théories et expériences*. Discutant : S. WIENER.

13 février :

Pr Johannes DICHGANS (Clinique Neurologique, Université de Tübingen). *La communication non verbale de l'émotion par le visage : un langage social ?*

6 mars :

Pr Maurice GODELIER (EHESS). *Anthropologie des émotions : la peau du visage palimpseste de la honte en Nouvelle Guinée*.

13 mars :

Pr Patrick CHAUVEL (Université de Marseille). *Émotion et épilepsie : rôle du système temporo-frontal*. Discutant : N. DEPRAZ.

Nous avons, de plus, illustré les cours grâce aux interventions suivantes :

— Film de Julian de AJURIAGUERRA réalisé par ses collaborateurs avec la contribution de Madame AUZIAS et l'aimable autorisation des ses enfants.

— Présentation des Pr M. BRET et M.H. TRAMUS (Paris VIII) de création en images numériques d'un funambule virtuel.

— Présentation d'un film sur un malade chez qui la stimulation au voisinage du noyau sub-thalamique induit une dépression.

TRAVAUX DE RECHERCHE DES ÉQUIPES DU LABORATOIRE

1. SÉLECTION DES ENTRÉES IDIOTHÉTIQUES ET TEMPORELLES DANS LA NAVIGATION SPATIALE. ESTIMATION D'UN MOUVEMENT LINÉAIRE PASSIF

1.1. ESTIMATION D'UNE DISTANCE PASSIVEMENT PARCOURUE VERS UNE CIBLE MÉMORISÉE

(I. ISRAËL, D. SABLE)

J'ai voulu confirmer d'anciens résultats où nous avons trouvé une grande surestimation de distance passivement parcourue, mais ; a) la distance à la cible visuelle (un morceau de carton coloré) était difficile à estimer dans un environnement non familier ; b) les sujets n'avaient pas reçu d'entraînement et ne savaient pas à quelle vitesse ils étaient transportés. Nous avons donc répété l'expérience, avec de plus longues distances (de 5 à 15 m), en prenant une expérimentatrice comme cible, et en exerçant les sujets, à la lumière et dans le noir. Les résultats sont néanmoins très similaires à ceux obtenus précédemment. De plus, les sujets nous ont dits qu'ils comptaient... puisque ces longues distances leur en donnaient en effet le temps.

1.2. ESTIMATION DE VITESSE LINÉAIRE PASSIVEMENT PARCOURUE

(I. ISRAËL, D. SABLÉ, C. LECOQ)

La surestimation des distances passives pourrait provenir d'une surestimation de la vitesse. D'un autre côté, si la cause de la non-estimation de distance repose sur la double intégration accélération-vitesse-distance, la simple intégration accélération-vitesse devrait être meilleure. Pour vérifier ceci nous avons demandé aux sujets de stabiliser une cible initialement droit devant eux, par pointeur-laser, pendant une série de déplacements latéraux. Les résultats préliminaires suggèrent une sous-estimation de la vitesse des déplacements, peu compatible avec la surestimation des distances.

1.3. ESTIMATION DE DISTANCES PASSIVES ACTIVEMENT CONTRÔLÉES

(I. ISRAËL, C. LAURENT)

Nous avons voulu vérifier l'effet éventuel du contrôle actif des distances linéaires passivement parcourues sur leur estimation. Avec les mêmes distances que dans les tests passifs, et un apprentissage similaire, les sujets pilotaient eux-mêmes le transporteur dans le noir jusqu'à la cible vue précédemment. La performance des sujets était effectivement significativement meilleure qu'en situation complètement passive, même s'il réside une certaine surestimation.

1.4. EFFET DU MOUVEMENT PROPRE SUR L'ESTIMATION DU TEMPS

(I. ISRAËL, A. CAPELLI)

Puisque les sujets surestiment généralement la distance passivement parcourue (ils parcourent des distances plus courtes que celles demandées), et qu'en plus ils comptent pendant le mouvement, il est possible que cette surestimation de distance soit due à une surestimation du temps. C'est ce que nous avons voulu vérifier, en appliquant un paradigme d'indications répétées d'une seconde (« tapping »), dans des conditions de mouvement propre linéaire avant-arrière, angulaire, et de non-mouvement. Les résultats ne montrent pas de différence suivant le mouvement, mais le tapping est plus irrégulier lorsque la vitesse du mouvement n'est pas constante.

2. VISIONS BINOCULAIRES ET CONTRÔLE DES MOUVEMENTS DES YEUX : DÉVELOPPEMENT, PATHOLOGIE, SUBSTRAT CORTICAL, EXPLORATION DES ŒUVRES D'ART

2.1. LATENCE DES MOUVEMENTS DES YEUX DANS L'ESPACE 3D CHEZ L'ENFANT ET L'ADULTE SAIN

(Q. YANG, M.P. BUCCI & Z. KAPOULA) ; Étude effectuée à l'hôpital Robert Debré en collaboration avec le service d'ORL (Dr S. WIENER-VACHER) et le service d'Ophtalmologie (Dr D. BRÉMOND-GIGNAC)

Pour explorer le monde tridimensionnel nous effectuons le plus souvent trois types de mouvements : des saccades, des mouvements de vergence (pour ajuster l'angle des axes optiques selon la distance des objets) et des mouvements combinés (en direction et en distance). Nous avons étudié la latence de tous ces mouvements chez l'enfant. La latence est le temps nécessaire pour préparer et déclencher le mouvement. Les résultats montrent que la latence de tous ces mouvements est longue chez le jeune enfant et décroît avec l'âge ; c'est vers 10-12 ans que les latences deviennent similaires à celles observées chez le sujet adulte. Nous avons aussi observé que pour effectuer un mouvement combiné (en direction et en distance), très fréquemment l'enfant déclenche d'abord la vergence et après la saccade alors que chez l'adulte les deux composantes sont le plus souvent déclenchées en même temps. Ainsi, la rapidité du déclenchement des

mouvements et la capacité de synchroniser les commandes motrices s'améliorent avec l'âge ; ces paramètres reflètent, sans doute, la maturation progressive corticale, en particulier, celle du cortex frontal. Il est à noter que tous ces mouvements et, en particulier la vergence, sont primordiaux dans la vie quotidienne et scolaire de l'enfant, lorsque par exemple il alterne son regard entre le tableau lointain et le livre. La lenteur du déclenchement des mouvements des yeux chez le jeune enfant doit être prise en compte dans ses performances. Les résultats de cette étude font l'objet d'un article sous presse à *Investigative Ophthalmology & Visual Science*.

2.2. MOUVEMENTS DES YEUX DANS L'ESPACE 3D CHEZ UN JEUNE SUJET AVEC UNE HYPOVENTILATION CENTRALE CONGÉNITALE

(M.P. BUCCI, Z. KAPOULA & Q. YANG) ; Étude effectuée à l'hôpital Robert Debré, en collaboration avec le Dr S. WIENER-VACHER (service ORL) et le Dr D. BRÉMOND-GIGNAC (service d'Ophtalmologie)

L'Hypoventilation Congénitale Centrale (ou Syndrome d'Ondine) est une maladie congénitale rare due à une difficulté de la capacité respiratoire surtout pendant le sommeil. Nous avons examiné, pour la première fois, les mouvements des yeux (saccade et vergence) chez une jeune fille de 16 ans présentant ce syndrome. Nous avons observé une incapacité d'effectuer les mouvements de vergence le long du plan médian ; cela pourrait être dû à une atteinte de la région du tronc cérébral contrôlant ces mouvements. En revanche, les saccades latérales et les mouvements combinés saccades et vergence étaient possibles mais leur latence était anormalement longue par rapport à celle des sujets normaux du même âge ; cela indique un déficit cortical également. Article soumis à *Neuro-Ophthalmology*.

2.3. LATENCE DES MOUVEMENTS DES YEUX DANS L'ESPACE 3D CHEZ L'ENFANT AVEC INSUFFISANCE DE VERGENCE

(M.P. BUCCI, Z. KAPOULA & Q. YANG) ; Étude effectuée à l'hôpital Robert Debré, en collaboration avec le Dr S. WIENER-VACHER (service ORL) et le Dr D. BRÉMOND-GIGNAC (service d'Ophtalmologie)

Nous avons étudié 14 enfants (6-16 ans) avec des troubles d'équilibre et des céphalées. L'examen clinique vestibulo-oculaire chez ces enfants était normal. À l'examen orthoptique cependant, ils ont montré un ou plusieurs des signes typiques d'insuffisance de vergence (incapacité à converger ou diverger les yeux de façon appropriée pour la distance de l'objet fixé). Plusieurs séances orthoptiques de rééducation de la vergence ont été prescrites pour ces sujets. Avant la rééducation, chez tous les sujets la latence de la convergence et des mouvements combinés avec vergence était anormalement longue. Après rééducation orthoptique de la vergence, non seulement les symptômes de vertiges et céphalées ont disparues, mais aussi la latence des mouvements, en particulier celle de la convergence, a diminué considérablement, atteignant des valeurs normales. Au

niveau théorique, l'intérêt de cette étude est qu'elle apporte des preuves en faveur de l'idée que l'insuffisance de vergence est liée à un déficit central/cortical de l'initiation des mouvements oculaires. Cela contraste avec les concepts traditionnels considérant les troubles de la vergence comme problème d'origine musculaire uniquement. Article soumis à *Investigative Ophthalmology & Visual Science*.

2.4. EFFET DE LA STIMULATION MAGNÉTIQUE TRANSCRÂNIENNE SUR LA LATENCE DE LA SACCADÉ ET DE LA VERGENCE

(Z. KAPOULA, E. ISOLATO & M.P. BUCCI) ; En coopération avec R. MURI (Université de Berne) et S. RIVAUD (U289 INSERM, hôpital de la Pitié-Salpêtrière)

La stimulation magnétique transcrânienne consiste en un bref courant qui entraîne un champ magnétique ; celui-ci traverse le cuir chevelu et le crâne et induit un courant électrique qui entraîne une activité neuronale. Cette technique, sans danger connu pour le sujet sain est couramment employée en clinique comme outil de diagnostic. C'est également un instrument idéal pour la recherche fondamentale. Elle simule un dysfonctionnement réversible ou bien une sorte de bruit neuronal. En effet, lorsqu'elle est appliquée aux aires corticales oculomotrices l'impulsion magnétique crée une brève inhibition. Il s'agit donc d'une technique d'interférence possédant une très bonne résolution temporelle, on dit aussi une bonne résolution cognitive.

Nous avons étudié l'effet de la stimulation magnétique délivrée sur le cortex pariétal droit 80 msec après l'apparition de la cible pour des saccades et pour des mouvements de vergence. Dans une expérience de contrôle nous avons stimulé le Cortex Moteur Primaire, qui n'est pas supposé être impliqué dans les mouvements des yeux. La stimulation magnétique du Cortex Moteur Primaire a modifié la latence d'aucun mouvement de l'œil. Par contre, la stimulation magnétique du Cortex Pariétal Postérieur droit a allongé la latence des saccades dans les deux directions (à l'instar des observations chez des patients avec atteintes du cortex pariétal). Le résultat le plus important est que la stimulation magnétique a allongé également la latence de la vergence pure. Ces résultats démontrent que, chez le sujet normal, le Cortex Pariétal droit est impliqué dans le déclenchement aussi bien de la saccade que de la vergence (*article, Kapoula et al.*), *NeuroReport*, 2001.

2.5. RÔLE DU CORTEX PRÉFRONTAL DANS LE CONTRÔLE DE LA SACCADÉ

ET DE LA VERGENCE, ÉTUDE PAR LA STIMULATION MAGNÉTIQUE TRANSCRÂNIENNE (STM) (O. COUBARD & Z. KAPOULA) ; En collaboration avec R. MURI (Université de Berne) et S. RIVAUD (U289 INSERM)

Le cortex préfrontal (CPF) est connu pour inhiber les saccades réflexes par ses connexions directes avec le colliculus supérieur (CS). Ainsi, la SMT du CPF droit abolit transitoirement l'inhibition fronto-colliculaire, favorisant l'apparition

de saccades express controlatérales (Muri *et al.*, 1999). Nous avons examiné si un phénomène similaire existait pour la convergence pure ou combinée à un mouvement saccadique. Dans un paradigme facilitant l'émergence de mouvements express (saccades à latence courte < 130 ms), nous avons stimulé le CPF droit, au moment de l'apparition de la cible, chez 6 sujets. Dans la tâche oculomotrice employée le sujet devait effectuer des mouvements soit de saccade pure, soit de convergence pure le long du plan médian, soit des mouvements combinés. Nous avons observé une réduction de la latence des saccades controlatérales uniquement. Cela confirme l'étude de Muri *et coll.* (1986). En revanche, nous avons observé que la SMT n'avait pas d'effet sur la latence de la convergence pure. De façon intéressante, pour les mouvements combinés la SMT du CPF droit a réduit la latence de la composante saccadique mais aussi de la composante de convergence. Cela suggère que le déclenchement rapide ou express soit spécifique pour la saccade mais il peut se propager au système de vergence lors des mouvements combinés.

2.6. NOUVELLE OPÉRATION DE RECHERCHE À L'HÔPITAL EUROPÉEN

GEORGES POMPIDOU

(Z. KAPOULA, O. COUBARD, Q. YANG & A. TZELEPI) ; En coopération avec C. ORSSAUD, service d'Ophtalmologie de l'hôpital Georges Pompidou

Une convention de recherche est signée avec l'hôpital Georges Pompidou, service d'Ophtalmologie (Dr Orssaud) et le service de Rééducation Fonctionnelle. Cette opération vise à développer un axe pluridisciplinaire de recherche fondamentale en clinique. Les objectifs sont : (i) comprendre la physiopathologie de la vision et motricité binoculaire chez les personnes âgées (> 65 ans) et les adultes ; (ii) explorer le substrat cortical de ces mouvements ; (iii) mettre en évidence le rôle de l'apprentissage et de la plasticité dans le bon fonctionnement oculomoteur tout au long de la vie. Le poste expérimental d'oculomotricité installé dans cet hôpital en fin 2001-2002 est unique. Il permet d'enregistrer les mouvements des deux yeux simultanément bougeant vers des cibles dans l'espace réel. Chez le sujet témoin adulte, ces enregistrements peuvent être combinés avec la stimulation magnétique transcrânienne.

2.7. ÉTUDE PAR ÉLECTROENCÉPHALOGRAPHIE DE L'ACTIVITÉ CORTICALE LIÉE À LA VERGENCE

(A. TZELEPI & Z. KAPOULA) ; En coopération avec A. LUTZ (LENA, Salpêtrière, Unité CNRS 640)

Les signaux EEG corrélés à l'activité sensori-motrice de préparation de la saccade ont été beaucoup étudiés. En revanche, rien n'est connu pour la vergence. Dans cette étude, nous étudions l'activité EEG, pendant les premières 150-200 ms après le moment de l'apparition de la cible, évoquant soit des saccades horizontales, soit des mouvements de vergence (convergence et divergence de 12° le long du plan médian), soit des mouvements combinés (saccades combinées à

une divergence). Les mouvements des deux yeux ont été enregistrés au moyen du dispositif IRIS (Skalar). L'activité EEG est enregistrée en utilisant 62 électrodes de surface.

En accord avec d'autres études, nous avons observé pour la saccade une activation (négativité) latéralisée dans les régions postérieures controlatérales. La nouveauté est, que la vergence le long du plan médian, est associée à une activation encore plus forte dans les aires postérieures ; la négativité liée à la vergence culminait dans l'intervalle temporel 130-150 ms et était distribuée symétriquement dans les deux hémisphères. La convergence montrait une activation supérieure à la divergence et une distribution différente dans les régions centrales et postérieures alors que les saccades combinées à une divergence montraient une latéralisation controlatérale similaire à celle observée pour les saccades pures.

La prépondérance de l'activation de la vergence, en particulier de la convergence, peut être liée au traitement visuel détaillé nécessité par le passage de l'attention et du regard de l'espace lointain vers l'espace proche. La préparation des mouvements des yeux dans l'espace 3D implique donc des mécanismes sensori-moteurs et d'attention qui mettent en jeu de façon différente les sous-systèmes dans les régions corticales centrales et postérieures. Ces résultats constituent une référence dans ce domaine jusqu'alors inexploré et seront présentés prochainement aux Congrès de Neurosciences (Europe, USA).

2.8. DÉTERMINATION DES POSITIONS PRIVILÉGIÉES DU REGARD DU CONDUCTEUR EN VISION PROCHE

(S. PARIS-DONNET (bourse CIFRE), F. NATHAN (PSA, Peugeot-Citroën) et Z. KAPOULA)

Lors de la conduite automobile, la prise d'informations visuelles à l'intérieur du véhicule doit être rapide, afin de minimiser le détour du regard de la scène routière. Le but de la thèse est de déterminer par l'étude des saccades oculaires, les positions privilégiées du regard à l'intérieur du véhicule à partir desquelles l'information peut être extraite de façon rapide et facile. Une étude a été menée en condition de conduite de jour où trois positions d'affichage de la vitesse ont été testées. À l'aide d'un oculomètre, les caractéristiques spatio-temporelles des saccades ont été comparées. Une de ces positions apparaît plus privilégiée aussi bien sur la base de nos mesures physiologiques de l'oculomotricité et sur la base des rapports subjectifs des conducteurs. Une autre étude en condition de conduite de nuit est en cours de réalisation : les trois positions d'affichage sont de nouveau testées, mais aussi le type de polarité d'affichage. Ces deux études permettent d'apporter des connaissances fondamentales pour guider la conception de nouveaux systèmes d'aide à la conduite de jour comme de nuit (voir chapitre Paris *et coll.*, in *Intelligent Transport System, Conference Proceeding*, Sept. 2002).

2.9. EXPLORATION OCULOMOTRICE DES TABLEAUX DE PEINTURE NON RÉALISTES DE FERNAND LÉGER

(Z. KAPOULA avec G. DAUNYS, professeur au Département de Radio-Ingénierie, Université de Siauliai, O. HERBEZ, Architecte étudiant en DEA, Université Paris VI & M. MENU, Laboratoire des Musées de Louvre, C2RMF)

L'exploration des tableaux de peinture est un domaine fascinant ayant attiré l'attention des chercheurs depuis plusieurs décennies. Les travaux de Yarbus (1967) en Russie, et de Buswell (1935) aux USA étant pionniers, Yarbus a démontré que le regard fixe surtout les points de l'image qui sont riches en information et ceci quelle que soit la densité de détails, le contraste ou la couleur. Le pattern d'exploration oculomotrice produit dépend à la fois du contenu du tableau que de l'objectif de l'observateur. Les sujets ont tendance à regarder vers le centre de l'image où des informations importantes sont le plus souvent placées. L'allongement du temps d'exploration accroît le nombre de va-et-vient entre les régions riches en information plutôt que de visiter des nouvelles régions.

Ces auteurs avaient utilisé des tableaux de peinture classique figurative. Des travaux plus récents d'exploration des images utilisent le plus souvent des scènes naturelles quotidiennes. L'objectif de notre étude était d'étudier l'exploration oculomotrice des tableaux non-réalistes quasi abstraits. La première étude porte sur le tableau « Le réveille-matin » de Fernand Léger. Ce tableau de la période cubiste tend vers l'abstraction. L'objectif est de comprendre les règles qui gouvernent les déplacements du regard lorsque l'observateur explore spontanément le tableau sans en connaître le titre, lorsque de façon active, il invente un titre, et enfin lorsqu'on lui annonce le titre donné par le peintre (condition dirigée).

On observe, dans toutes les conditions, des durées de fixation du regard aussi courtes que lors de la lecture d'un texte, et des amplitudes des saccades oculaires aussi faibles qu'en lecture. En condition active, le titre inventé montre que presque tous les 11 sujets testés perçoivent un homme musicien joyeux et en mouvement. Leur regard fixe surtout les traits, qui bien que non saillants visuellement, correspondent au visage de l'homme imaginaire perçu dans une composition initialement ressentie comme abstraite. En condition dirigée, la concentration sur le visage s'accroît. Plus important, les sujets découvrent le réveil : des fragments d'une horloge, visuellement peu saillants, deviennent sémantiquement saillants le titre du tableau étant maintenant connu. Ainsi, c'est l'interprétation sémantique qui guide l'exploration oculomotrice. L'étude apporte une mesure physiologique de la vivacité, de la mobilité et de la finesse du dialogue par le regard entre le spectateur et l'œuvre artistique (Article à paraître dans *TECHNE*, numéro *La Science & la Vision des Œuvres*). *D'autres études portent sur l'exploration du tableau plus abstrait « Contraste de Formes » et du tableau « La Noce » du même peintre. Enfin, une autre étude examine la mémoire à long terme (six mois) et court terme (10 secondes) de ces trois tableaux via l'étude des caractéristiques de l'exploration oculomotrice (mémoire de DEA, Sciences Cognitives de O. HERBEZ).*

3. IMMERSION ET COUPLAGE PERCEPTION-ACTION EN ENVIRONNEMENT VIRTUEL

(Une partie de ces opérations ont été menées dans le cadre d'une coopération entre le LPPA et le Centre Technique de Simulation de RENAULT, Guyancourt animé par M. A. Kemeny).

L'utilisation des techniques de Réalité Virtuelle (RV) est de plus en plus répandue aussi bien pour les études scientifiques que pour les applications industrielles. Au-delà de l'utilisation de ces dispositifs comme moyens de manipulation, la notion de l'*immersion* s'avère centrale, en particulier celle du corps propre de l'utilisateur dans la réalité (spatio-temporelle) simulée.

La perception de cette réalité par un sujet manipulant des objets virtuels est fonction de la qualité de la restitution des *stimuli visuels* et de l'*intégration des actions* du sujet au sens de Gibson. Pour les prendre en compte, au-delà de la visualisation du corps propre du sujet, son immersion doit être effectuée, notamment par la génération des stimuli haptiques et kinesthésiques.

Cette notion d'immersion est étudiée suivant une méthodologie scientifique rigoureuse, sur simulateur de conduite et en salle de réalité virtuelle avec visualisation stéréoscopique.

3.1. INTÉGRATION SENSORI-MOTRICE DANS UN SIMULATEUR DE CONDUITE : CONTRIBUTION DE LA RESTITUTION DU MOUVEMENT À LA RÉALISATION DES TÂCHES ÉLÉMENTAIRES DE CONDUITE (En coopération avec J. DROULEZ et A. BERTHOZ)

Dans le cadre du projet européen ULTIMATE (Eureka n° 1493) une coopération de recherche est menée avec des partenaires industriels et académiques pour étudier et concevoir un simulateur de conduite avancé à des fins de recherche et développements (Kemeny A., 2001). Ce simulateur sera équipé d'un casque de réalité virtuelle à large champ de vision, à haute résolution et à temps de réponse effectif réduit (Coates N. *et al.*, 2002), d'une plate-forme mobile à six axes, ainsi que deux rails orthogonaux pour rendre de manière efficace les accélérations longitudinales et latérales. Le LPPA a pour mission de mener l'étude et l'évaluation scientifique de l'intégration visuo-vestibulaire et proprioceptive à travers des protocoles expérimentaux (Siegler I. *et al.*, 2001). Une première étude vise à tester l'hypothèse que la parallaxe visuelle combinée avec le mouvement propre du conducteur contribue à l'amélioration de la perception de la profondeur, et donc à l'exécution de tâches élémentaires en conduite simulée.

3.2. PERCEPTION DE DISTANCE ET DE VITESSE (A. Kemeny, J. DROULEZ, F. PANERAI)

Dans le cadre d'un projet PREDIT, une coopération de recherche a été menée en double objectif. D'une part la validation du point de vue de la perception

humaine des moyens de simulation de conduite, d'autre part, l'approfondissement de la connaissance des facteurs humains impliqués dans l'utilisation de ces environnements virtuels multi-sensoriels. L'étude a été focalisée sur la perception de la distance de sécurité ainsi que de la vitesse subjective. Une série d'expériences a été menée pour déterminer l'influence d'un nombre prédéfini de paramètres optiques géométriques et kinesthésiques sur le comportement de conduite. Par exemple, nous nous sommes intéressés aux conséquences, d'un changement de la hauteur simulée, ainsi que de l'absence de la restitution kinesthésique (Panerai *et al.*, 2001 et Panerai *et al.*, 2002) Entre autre, cette étude a permis aussi d'effectuer une révision critique de la littérature scientifique portant sur les aspects de perception humaine en conduite simulé (Kemeny *et al.*, 2002).

3.3. CONTRIBUTION DU RETOUR D'EFFORT AU CONTRÔLE SENSORI-MOTEUR ET À L'APPRENTISSAGE DE MODÈLE INTERNE DES SYSTÈMES DYNAMIQUES (A. KEMENY, J. DROULEZ, J. MCINTYRE, D. TOFFIN)

La reproduction de la direction d'une force met en jeu de nombreux paramètres qui ont été mis en évidence à travers deux expérimentations. La première expérimentation a été divisée en deux parties. Dans la première phase, le sujet devait réaliser une comparaison perceptive entre deux directions de force. Dans la seconde phase, le sujet devait reproduire activement la direction d'une force initialement perçue. Cette expérimentation a permis de montrer que les sujets pouvaient retrouver toutes les directions de force mais en utilisant des stratégies différentes. En effet seule la deuxième partie de l'expérimentation a permis de mettre en évidence un phénomène d'anisotropie lié à la reproduction active de la direction de la force.

Dans la deuxième expérience, le sujet devait également reproduire la direction de la force initialement perçue mais avec un changement de l'impédance du manche lors de la phase de réponse et entre chaque essai. Cette expérience a montré que le changement d'impédance du manche influençait fortement la réponse des sujets, ce qui peut s'expliquer par le fait que le sujet essaie de reproduire le déplacement du point d'équilibre dans la direction de la force et non une reproduction de la direction de la force.

3.4. INTERACTIONS ENTRE LES INDICES VISUO-VESTIBULAIRES LORS DE LA PERCEPTION DES DISTANCES EN ENVIRONNEMENT VIRTUEL (D. PAILLET, A. KEMENY, A. BERTHOZ)

Pour effectuer une tâche d'estimation des distances égocentriques, le cerveau intègre un grand nombre d'informations visuelles telles que : les disparités géométriques entre les deux projections rétiniennes, l'accommodation et la convergence, la perspective linéaire, la parallaxe de mouvement, les occlusions, la hauteur dans le champ visuel, le gradient de texture, le champ de vision et bien d'autres encore. L'expérience montre que la perception des distances pour un

observateur statique ou dynamique est perturbée lors de l'observation d'une scène virtuelle. En effet, dans la reconstruction de l'espace, lorsque ces indices entrent en conflit avec la disparité, l'observateur perçoit des « erreurs » dans l'espace virtuel qui influencent, entre autre, la perception des distances.

Dans ce cadre, nous avons effectué une première expérimentation visant à établir si l'ouverture du champ visuel frontal (30° à 90°) pouvait avoir une influence sur la perception de la distance dans un environnement virtuel texturé et observé à l'aide d'un système de projection stéréoscopique sur grand écran. En effet, l'observation d'une image virtuelle est similaire à l'observation d'une scène à travers une fenêtre. Des études menées en environnements virtuels font état d'une perception modifiée des distances et des tailles d'objets par rapport aux valeurs réelles. Nos premiers résultats montrent que la taille du champ visuel frontal n'influe pas sur la perception de la distance, mis à part une surestimation des distances éloignées et une sous estimation des distances proches par rapport à la distance simulée déjà montré par ailleurs en environnement réel dans la littérature.

3.5. VISION DES OBJETS VIRTUELS TRIDIMENSIONNELS TEXTURÉS

(J. DROULEZ, A. KEMENY, M. VALLET)

Les propriétés de la surface des objets qui nous entourent constituent une source d'informations précieuse lorsque nous cherchons à reconstruire mentalement la structure tridimensionnelle de notre environnement. En effet, le caractère répétitif et la répartition supposée homogène des éléments de base d'une texture permettent de révéler la géométrie de la surface sous-jacente. Le *gradient de texture*, par exemple, est un indice monoculaire de perception du relief prépondérant, qui tient compte des variations de densité, de taille et de forme de la projection sur la rétine des motifs picturaux qui recouvrent un objet.

Au cours de l'étude de l'influence des propriétés des surfaces sur la vision, nous avons mis en évidence un nouvel indice de perception du relief, lié à l'aspect rugueux — ou à la *corrugation* — de celle-ci. Ainsi des bosses, creux ou rides éparpillées sur un objet interagissent, suivant sa forme, de façon hétérogène avec la lumière. Nous avons prouvé que les variations de la distribution locale de l'intensité de la lumière réfléchie peuvent être perçues indépendamment du gradient de texture et permettre de caractériser la courbure d'une surface.

3.6. BASES NEURALES DE LA PERCEPTION DE SURFACES TRIDIMENSIONNELLES EN MOUVEMENT

(A.-L. PARADIS, J. DROULEZ) ; En collaboration avec J.-B. POLINE (SHFJ — CEA à Orsay), L. GARNERO (UPR640 — CNRS), D. SCHWARTZ (centre MEG à la Pitié-Salpêtrière), O. FAUGERAS (Robotvis — INRIA à Sophia-Antipolis)

Le but de ce travail est d'élucider les bases neurales de l'analyse du mouvement visuel et de son utilisation dans la perception des objets tridimensionnels.

Deux études réalisées précédemment en IRM fonctionnelle nous ont permis de localiser un réseau d'aires corticales impliquées dans la reconstruction de la structure et du mouvement 3D des objets à partir de la seule parallaxe de mouvement. Nous souhaitons maintenant déterminer la dynamique du traitement cortical lié à la perception d'objets 3D en mouvement. Pour cela, nous avons enregistré en Magnéto-encéphalographie, l'activité évoquée par différentes transitions entre les stimulus visuels suivants : croix de fixation, points statiques, points en mouvement aléatoire (2D) ou possédant une structure 3D sous-jacente (3D). Nous l'avons comparé à l'activité observable lors de la présentation en continu de deux types de mouvements visuels (2D ou 3D). Ceci nous a permis de mettre en évidence des réponses corticales à différentes latences, pouvant correspondre à des étapes successives de reconstruction de la structure 3D à partir du mouvement visuel. Il s'agit d'une étude préliminaire à un projet visant à combiner des données MEG-EEG et IRMf. Les résultats de cette expérience préliminaire ont donné lieu à deux posters dans des congrès (FENS 13-17 juillet 2002, ECVP 25-29 août 2002).

3.7. CONTRIBUTION DES INFORMATIONS EXTRA-VISUELLES ET PERCEPTION ACTIVE (M. WEXLER, J. DROULEZ, C. MORVAN)

Dans une situation de perception active, lorsque le sujet est lui-même en mouvement, il dispose, en plus du flux optique, d'informations d'origines diverses (vestibulaires, proprioceptives, copies efférentes des commandes motrices) qui peuvent contribuer à différents niveaux au traitement 3D des informations visuelles. Nous avons démontré et analysé quantitativement cette contribution dans 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 n'est pas un simple indice additionnel (la parallaxe de mouvement) mais repose sur une contrainte interne conduisant l'observateur à préférer les interprétations tridimensionnelles stationnaires par rapport à un référentiel allocentré.

Cette année, nous avons continué l'étude de cette hypothèse de stationnarité au cours du stage de J. VanBoxtel en comparant expérimentalement les situations où le sujet se déplace activement et les situations où le sujet est déplacé passivement. Dans le cadre du DEA de Sciences Cognitives de C. Morvan, nous avons également montré la disparition de l'asymétrie dans la détection du mouvement lorsque le sujet est en déplacement actif. Ce résultat montre qu'un codage allocentré du mouvement visuel est déjà présent dans les étapes précoces pré-attentionnelles du traitement des informations visuelles.

4. BASES NEURALES DE LA MÉMOIRE SPATIALE PENDANT LA NAVIGATION

4.1. INFLUENCE D'UN CONFLIT SENSORIEL SUR LA MÉMORISATION D'UN TRAJET PARCOURU EN RÉALITÉ VIRTUELLE

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

Le guidage de la navigation exige que le cerveau puisse réaliser une intégration multisensorielle et construire une perception cohérente des relations entre le corps et l'espace à partir des informations données par les capteurs visuels, proprioceptifs et vestibulaires. Afin d'étudier le rôle respectif de ces différentes informations dans la mémoire des trajets, nous utilisons un paradigme de navigation en réalité virtuelle dans lequel les sujets doivent mémoriser puis reproduire un trajet. Le dispositif expérimental permet de créer artificiellement un conflit sensoriel entre les informations visuelles et non-visuelles lors des rotations actives du corps entier. Lorsque les sujets arrivent au niveau d'un virage dans le couloir virtuel, ils doivent tourner leur corps d'un angle soit supérieur à l'angle virtuel, soit inférieur, en fonction du type de conflit généré. Dans une étude utilisant ce paradigme, nous avons suggéré que lors de l'exposition à une incohérence sensorielle, plutôt qu'une pondération des différentes informations, il peut s'opérer une sélection de l'information pertinente en fonction : 1) du contexte sensoriel ; 2) de la tâche à accomplir (1, 2). Une seconde étude a permis de montrer que cette sélection de l'information dépend également de l'individu, ainsi que de la conscience qu'a l'individu de l'existence d'un conflit sensoriel (3).

4.2. JUGEMENTS DES DISTANCES RELATIVES EN COORDONNÉES ÉGOCENTRIQUES ET ALLOCENTRIQUES DANS UN ESPACE 3D : ÉTUDE PAR RÉSONANCE MAGNÉTIQUE FONCTIONNELLE (Action du LENA)

(G. COMMITTERI, A.-L. PARADIS, A. BERTHOZ) ; En collaboration avec le SHFJ à Orsay, D. LEBIHAN, G. VALLAR et l'IRCCS Santa Lucia à Rome, G. GALATI et L. PIZZAMIGLIO

Il s'agissait d'explorer, grâce à l'IRM fonctionnelle, les bases neurales des représentations égocentrique (centrée sur l'observateur) et allocentrique (centrée sur une référence externe à l'observateur) de l'espace visuel chez l'homme. Contrairement aux précédentes études qui utilisaient des tâches très simples comme la perception du plan médian du corps ou la bissection de lignes, nous voulions placer l'observateur dans une situation expérimentale réaliste. Nous avons pour cela utilisé un environnement 3D virtuel, représentant une cour délimitée par une pelouse et les trois ailes d'un palais. Trois objets (deux poubelles et une balle) étaient posés dans la cour, et susceptibles d'être déplacés d'un essai à l'autre. Les sujets avaient pour tâche de juger laquelle des deux poubelles était :

- 1) la plus proche d'eux-mêmes (tâche à référence égocentrique) ;
- 2) la plus proche de la balle (référence allocentrique locale ou centrée sur un objet) ;

3) la plus proche de l'aile centrale du palais (référence allocentrique globale ou centrée sur l'environnement) ;

4) couchée (tâche contrôle).

Nous avons comparé l'activité cérébrale induite pendant les tâches de jugement de distance par rapport à la tâche contrôle afin de détecter les réseaux sous-tendant les différents types de jugement spatial. Globalement, les trois tâches activent le cortex occipito-pariétal bilatéralement, avec une légère asymétrie en faveur de l'hémisphère droit. La tâche égocentrique active également des aires frontales droites ventrales et dorsales incluant les FEF. De plus, le jugement de distance centré sur l'environnement active non seulement la région frontale dorsale mais surtout le cortex parahippocampal bilatéral, dont on connaît l'implication dans la navigation et l'apprentissage topographique. Ces résultats nous permettent donc de généraliser les conclusions précédentes à une situation plus réaliste et générale, et nous fournissent de nouvelles pistes quant aux bases neurales du codage spatiale chez l'homme. (NB : Ces résultats ont donné lieu à la présentation d'un poster à la FENS 2002).

4.3. ÉTUDE EN IRM FONCTIONNELLE DES RÉSEAUX IMPLIQUÉS DANS LA SÉLECTION, LA PRÉPARATION ET L'EXÉCUTION DES SACCADÉS OCULAIRES

(D. MILEA, E. LOBEL, P. LEBOUCHER, A. BERTHOZ ; En collaboration avec S. LEHÉRICY, J.B. POCHON, H. KIMMIG, C. MARSAULT, C. PIERROT-DESEILLIGNY, Hôpital de la Pitié-Salpêtrière)

Cette expérimentation avait pour objectif de tester l'hypothèse selon laquelle des circuits corticaux spécifiques seraient impliqués dans les mouvements de sélection (choix), préparation et exécution des saccades, par analogie avec les réseaux connus pour les mouvements de la main. Les saccades horizontales exécutées par 10 volontaires sains étaient de trois types : des saccades visuellement guidées classiques, des saccades préparées par les volontaires et qui étaient exécutées après une consigne spécifique et des saccades dont le sens (droit ou gauche) était librement choisi par les volontaires. La préparation des saccades imposées activait un réseau bilatéral, incluant le cortex préfrontal dorsolatéral, les champs oculomoteurs frontaux et supplémentaires, le précuneus et le putamen. Le choix libre du sens de la saccade (sélection) entraînait l'activation du cortex préfrontal dorsolatéral et de la région antérieure du champ oculomoteur supplémentaire. L'exécution des saccades sans préparation activait les champs oculomoteurs frontaux (latéral et médial) et supplémentaires. En conclusion, les aires corticales frontales et le putamen sont fortement impliquées dans la sélection et la préparation des saccades oculaires, alors que le cortex pariétal semble jouer un rôle dans le déclenchement des saccades visuellement guidées, partiellement réflexes.

4.4. DÉFICIT DES ANTISACCADES APRÈS RÉSECTION TUMORALE

DANS LE LOBE FRONTAL : ÉTUDE EN IRM FONCTIONNELLE

(D. MILEA, E. LOBEL, A. BERTHOZ ; En collaboration avec S. LEHÉRICY, S. RIVAUD-PÉCHOUX, H. DUFFAU, L. CAPELLE, C. MARSAULT, C. PIERROT-DESEILLIGNY, Hôpital de la Pitié-Salpêtrière)

La résection neurochirurgicale des tumeurs du lobe frontal peut être suivie d'un déficit, le plus souvent transitoire, des saccades oculaires. Cette étude prospective avait pour but la détection des déficits des antisaccades chez 7 patients atteints de gliomes frontaux. Les résultats de l'analyse électro-oculographique pré- et post-opératoire étaient corrélés avec les données neuroradiologiques anatomiques et fonctionnelles acquises avant et après la chirurgie.

Un déficit des antisaccades a été enregistré en post-opératoire chez 4 patients, chez qui la résection avait intéressé le gyrus frontal supérieur, le champ oculomoteur supplémentaire et l'aire cingulaire. Chez ces mêmes patients il y avait des lésions des fibres du corps calleux et de la capsule interne, alors que ces structures n'étaient pas affectées chez les patients indemnes.

En conclusion, un déficit des antisaccades peut survenir après la résection des tumeurs localisées dans la partie médiale du lobe frontal. Les résections neurochirurgicales devraient donc à l'avenir épargner ces régions afin d'éviter la survenue de comportements préfrontaux.

5. ÉTUDES DES BASES NEUROSENSORIELLES DE LA NAVIGATION CHEZ L'ANIMAL

(A. ARLEO, E. BURGUIÈRE, T. DEGRIS, L. RONDI-REIG, S.I. WIENER, M.B. ZUGARO)

5.1. RÉPONSES DES NEURONES HIPPOCAMPIQUES DANS LA TÂCHE

DE RÉCOMPENSES DISTRIBUÉES D'UNE MANIÈRE HÉTÉROGÈNE

(S.I. WIENER et coll.)

Des neurones hippocampiques ont été enregistrés chez des rats effectuant une tâche avec des récompenses variables au quatre bras du labyrinthe afin de tester si les neurones sont sensibles aux valeurs des récompenses associées aux différents lieux de l'environnement, et de comparer directement leurs réponses avec celles des neurones de l'accumbens. Nous avons enregistré 83 neurones dans les aires hippocampiques CA3 et CA1 et 33 neurones dans le gyrus dentelé de l'hippocampe. En résumé, en aucun cas le changement de la quantité d'eau aux différents réservoirs n'a causé un changement de la sélectivité spatiale ou du niveau de décharge des neurones hippocampiques. Les réponses spatiales des neurones hippocampiques ne montraient pas de différences significatives entre les étapes d'apprentissage et de test. Elles ont strictement codé la position de l'animal dans le labyrinthe. Néanmoins nous avons découvert des neurones dont les décharges présentaient plusieurs nouvelles corrélations comportementales liées

aux sites de récompenses. Les décharges de 20 neurones hippocampiques ne se sont produites que lorsque le rat était immobile devant un réservoir particulier. Les réponses étaient sélectivement associées à la position et non à la quantité d'eau : les neurones déchargeaient toujours lorsque le rat se trouvait devant un réservoir particulier même lorsque le nombre de gouttes d'eau était changé ! Un autre groupe de neurones hippocampiques présentait des décharges rares, mais presque exclusivement en relation avec la consommation de la récompense, indépendamment de la position de l'animal.

Ces observations permettent de reconsidérer la question du codage des récompenses au niveau des neurones hippocampiques. Il faut tout d'abord tenir compte d'une controverse concernant la question des corrélations des réponses des neurones hippocampiques avec les récompenses. O'Keefe & Speakman (1990) ont montré que les réponses des cellules codant les lieux ne changent pas si les endroits où sont dispensés les récompenses ont changé. Mais plusieurs autres auteurs (Breese *et coll.*, 1989 ; Hollup *et coll.*, 2001 ; Kobayashi *et coll.*, 1997) ont observé l'apparition ou la disparition de réponses aux lieux selon l'emplacement des récompenses. Si ces derniers auteurs ont, comme nous, enregistré des neurones codant les périodes de récompenses (et non des cellules de lieu classiques), ceci peut résoudre la controverse.

5.2. LE PROJET « PSIKHARPAX » — VERS LA SYNTHÈSE D'UN RAT ARTIFICIEL (A. ARLEO et coll.)

Il a été accepté et subventionné dans le cadre du Programme interdisciplinaire de recherche du CNRS titré Robotique et Entités Artificielles — Robéa. Ce projet, coordonné par notre collaborateur J.-A. Meyer (directeur de l'Animatlab, Laboratoire d'Informatique, Université Paris VI), tente d'exploiter des connaissances sur le fonctionnement du système nerveux chez les mammifères pour la conception de systèmes de contrôle pour des robots. Nous contribuons au développement des modèles de navigation et des cellules de direction de la tête, et contribuons aussi à suggérer l'implémentation de mécanismes biologiquement plausibles susceptibles, d'une part, d'améliorer les modèles déjà existants de navigation et de sélection de l'action et, d'autre part, d'intégrer ces modèles dans un ensemble fonctionnel et cohérent. Nous sommes chargés d'évaluer la cohérence biologique du produit final et de synthétiser les perspectives de recherche qu'il apporte dans le domaine des neurosciences intégratives.

5.3. CONSÉQUENCES D'UNE INACTIVATION GÉNÉTIQUE SUR LES PROCESSUS NEURaux DE LA NAVIGATION : UTILISATION DE SOURIS KNOCK-OUT ET TRANSGÉNIQUES CONDITIONNELLES (L. RONDIREIG et coll.) ; En collaboration avec Pr TONEGANA (MIT) et Pr DE ZEW (Rotterdam)

Ce projet se situe dans le cadre des études sur la mémoire spatiale. Dans ce contexte, nous nous intéressons aussi bien aux capacités à former et mémoriser

une représentation mentale de l'environnement qu'aux capacités à utiliser cette représentation pour se rendre à un endroit. Nous désignerons le comportement adopté par l'animal pour se rendre d'un endroit à un autre sous le terme de stratégie. Nous souhaitons étudier trois types de stratégie « d'orientation spatiale » : la stratégie allocentrique, égocentrique et de guidage. Ce projet est centré sur une approche génétique du comportement de la souris (souris transgéniques conditionnelles). Les tests comportementaux développés pour ce projet (y compris le « starmaze ») ont été spécifiquement choisis pour disséquer de manière très fine les processus cognitifs impliqués dans l'orientation spatiale. Les souris transgéniques qui nous intéressent possèdent une modification d'origine génétique des mécanismes de plasticité synaptique au niveau du cervelet ou de l'hippocampe.

Le but de l'analyse comportementale des souris transgéniques conditionnelles est de caractériser les ou la stratégie d'orientation spatiale qui sont/est plus spécifiquement atteinte(s) chez ces souris. Dans ce but, j'ai mis au point un nouveau test qui permet de dissocier les trois stratégies d'orientation spatiale qui nous intéressent. Il s'agit d'un labyrinthe aquatique ayant la forme d'une étoile, le « starmaze ».

Dans les deux types de mutants, nous avons corrélé l'absence des mécanismes de plasticité synaptique avec un déficit d'orientation spatiale. Chez les souris possédant une inactivation génique au niveau du cervelet (PKCI transgéniques), nous avons mis en évidence un retard d'apprentissage dans une tâche d'orientation spatiale. Ce retard pourrait être dû à un manque de précision dans la recherche d'un lieu. Nous souhaitons continuer à caractériser ce déficit en testant l'hypothèse que l'absence de Dépression à Long-Terme (DLT) au niveau des cellules de Purkinje des souris PKCI pourrait entraîner des déficits dans l'évaluation de certaines mesures géométriques comme notamment l'évaluation des distances et/ou les mesures d'angle apparent.

De manière intéressante, les stratégies déficitaires dépendent du type de mécanisme altéré. En effet, les animaux possédant une inactivation génétique au niveau de l'hippocampe (souris NR1 « knock-out ») apparaissent déficitaires pour les stratégies allocentrique et de guidage. Au contraire, les animaux possédant une inactivation génétique au niveau du cervelet (PKCI transgéniques) sont tout à fait capables d'utiliser la stratégie allocentrique mais semblent déficitaires pour la stratégie de guidage (résultats en cours d'analyse).

Dans les deux cas, les résultats obtenus montrent que même si une altération des mécanismes de plasticité synaptique étudiés ici entraînent des déficits d'orientation spatiale, il existe des possibilités de compensation comportementale. En effet, dans les deux modèles étudiés, les animaux présentent un retard d'apprentissage par rapport aux animaux témoins mais un entraînement supplémentaire leur permet finalement de réussir la tâche en utilisant une stratégie comportementale alternative. Dans tous les cas, il est important de souligner que seule une

partie du registre comportemental permettant de s'orienter dans l'espace est atteint chez les animaux transgéniques.

6. PROCESSUS DE CONTRÔLE POUR LA COORDINATION VISUO-MOTRICE

6.1. RÔLE DE LA GRAVITÉ DANS LA COORDINATION VISUO-MOTRICE

(J. McINTYRE, M. ZAOUI & 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, puisse 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 présenté aux sujets des stimuli à plusieurs orientations dans le plan fronto-parallèle. Pour la comparaison de deux traits présentés l'un après l'autre sur un écran, les sujets semblent utiliser un référentiel lié à la fois à l'axe du corps et à la direction de la gravité. Ceci est mis en évidence par la modification des réponses évoquées 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 substituer un repère stable donné par la station orbitale quand les informations gravito-inertielles sont manquantes. Nous continuons cette recherche avec une expérience à bord de la station orbitale internationale. Nous avons coupé le lien stable entre le cosmonaute et la station (sujet en « free-floating ») pour voir si le repère donné par la station est essentiel pour le SNC.

6.2. PROCESSUS PRÉDICTIFS POUR L'ANTICIPATION ET L'INTERCEPTION

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

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 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 impor-

tante. Nos études portent sur les questions suivantes : Lorsqu'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'effectuent les estimations de la trajectoire ? Quelles informations interviennent dans l'estimation de l'énergie de l'impact entre l'objet et la main ?

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

(J. MCINTYRE, P. SENOT, P. PRÉVOST)

La précision avec laquelle le SNC peut prévoir le moment de contact avec une balle en chute libre montre que l'accélération de la balle est bien prise en compte lors des calculs du temps avant contact (TC). Mais le système visuel est peu sensible aux accélérations des objets dans le champ visuel. 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 TC. Nous avons étudié ces modèles au sol et en microgravité avec une tâche de saisie d'une balle en phase balistique. Les décalages des réponses musculaires anticipées en fonction du profil d'accélération et de la présence de la gravité montrent que l'anticipation de TC s'effectue par des modèles internes simplifiés ($TC = \text{distance} / \text{vitesse}$) lorsque la loi de mouvements du système mécanique à attraper est inconnue (un système pendulaire avec contrepoids caché), mais que le SNC peut faire appel à un modèle interne de la gravité afin de mieux estimer le TC pour un objet en chute libre. Nous poursuivons ces expériences avec un dispositif de réalité virtuelle. Nous cherchons les indices cognitifs et sensoriels qui contribuent à la sélection et la mise en œuvre des modèles internes pour la coordination visuomotrice.

6.4. STRATÉGIES DE CONTRÔLE CINÉMATIQUE POUR L'INTERCEPTION

(J. MCINTYRE, P. PRÉVOST, A. BERTHOZ) ; En collaboration avec J.-J. SLOTINE, (MIT-Cambridge - USA)

Pour réussir une tâche d'interception, on doit transporter la main au bon endroit et au bon moment afin d'attraper l'objet dans les meilleures conditions. On peut envisager deux stratégies : soit essayer d'*ajuster* la vitesse de la main en fonction de celle de l'objet (contrôle rétroactif), soit essayer de *prévoir* l'endroit où se trouvera l'objet à un moment donné et transporter directement la main à cet endroit (contrôle prédictif). Nous avons exploré la capacité des sujets humains à réaliser une tâche d'attraper un objet en chute libre et nous avons comparé le comportement chez l'homme avec des stratégies de contrôle formulées par des roboticiens. Les sujets devaient attraper une barre longue de 10 cm. Lors de la chute, 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). Néanmoins, lorsque la barre est lâchée

d'une hauteur plus importante, les sujets initient généralement le mouvement de leur main vers le haut pour diriger ensuite leur main dans le sens du mouvement de la cible avant de l'attraper. Ceci est proche de la stratégie employée par les robots pour réduire l'énergie de l'impact lors de la saisie de l'objet.

6.5. BASES NEURALES DE L'ANTICIPATION POUR LA COORDINATION VISUO-MOTRICE (P. SENOT, A. BERTHOZ) ; En collaboration avec B. RENAULT et S. BAILLET
Laboratoire Neurosciences Cognitives et Imagerie Cérébrale (CNRS UPR640-LENA), A. DUCORPS et D. SCHWARTZ (centre de magnétoencéphalographie de la Pitié-Salpêtrière)

Cette expérience, déjà présentée, a pour but de définir la course temporelle des activations corticales au cours d'une tâche de coordination visuo-motrice : la capture d'une balle en chute libre. Peu de données chez l'homme sont disponibles sur le réseau cortical impliqué dans ce type de tâche et la dynamique d'un tel réseau est encore moins bien connue. La méthode des potentiels évoqués appliquée à la magnétoencéphalographie couplée à l'électroencéphalographie permet une étude dynamique précise (de l'ordre de la milliseconde) mais la localisation des aires impliquées restent encore un important défi méthodologique. Les années précédentes nous ont permis de définir un protocole expérimental fiable et de sélectionner les méthodes d'analyses les mieux adaptées à nos données.

Les premiers résultats nous ont permis de mettre en évidence une activité musculaire anticipée très précoce (100 ms après le départ de la balle) et un réseau cortical occipito-frontal dont la dynamique est intéressante puisqu'elle reflète la rapidité avec laquelle les informations visuelles doivent être traitées pour aboutir à une commande motrice adaptée. Les premières réponses motrices atteignent un pic environ 150 ms après le départ de la balle pour tous nos sujets. On observe de manière surprenante une réponse visuelle au carrefour occipito-temporo-pariétale, donc probablement secondaire et liée à la détection du mouvement de la balle, et dont la dynamique varie en fonction du sexe. Une réponse précoce atteignant son pic à 90 ms est observable chez les sujets féminins tandis qu'il faut attendre 190 ms pour obtenir la même réponse chez les sujets masculins. Une stratégie visuo-motrice différente doit donc être développée chez ces deux groupes de sujets. La dernière étape de notre travail consistera à localiser et identifier le plus précisément possible les aires corticales impliquées en fonction des méthodes disponibles.

6.6. EXPLORATION DES BASES NEURALES DE LA MÉMOIRE DE TRAVAIL DANS UNE TÂCHE D'ORIENTATION DANS L'ESPACE 3D

(D. SCHMIDT, A. BERTHOZ) ; En collaboration avec le département de médecine nucléaire à Jülich, Allemagne. H. MÜLLER-GARTNER, B. KRAUSE, P. WEISS, G. FINKE

Nous avons initié une étude en IRM fonctionnelle chez l'homme, afin de mieux comprendre les mécanismes de la mémoire de travail lors d'une tâche d'orientation dans l'espace tridimensionnel.

Le but de ce projet est d'explorer et d'établir une topographie fonctionnelle du réseau cortical impliqué dans la mémoire de travail spatiale, pour une tâche réalisée dans un espace *tri-dimensionnel*. Il s'agit également de déterminer l'influence de différents paramètres expérimentaux (comme l'amplitude du changement de perspective) en corrélant l'activité observée par IRM fonctionnelle avec la valeur de ces paramètres (en l'occurrence, la différence angulaire). Nous avons par ailleurs analysé les mouvements des yeux lors de la réalisation de la tâche. Le nombre de saccades et la distance totale du parcours saccadique ont été utilisés pour déterminer quelles aires trouvées étaient purement impliquées dans l'exécution oculomotrice.

7. CONTRÔLE DE LA FORCE ET DE L'IMPÉDANCE

(J. McINTYRE, A. BERTHOZ) ; En collaboration avec J.-J. SLOTINE (MIT Cambridge, MA, USA) et M. LIPSHITS (IPPI, Russian Academy of Science, Moscou, Russie)

Un grand nombre de tâches manuelles implique un contact entre la main et un objet dans l'environnement. Par exemple, quand la tâche est d'essuyer une vitrine, la main doit glisser le torchon sur la surface de la vitre tout en restant en contact avec cette surface et tout en y appliquant une force modérée. Deux stratégies principales existent pour la production d'un tel mouvement. Dans le premier cas, le système de contrôle possède un modèle géométrique de la surface à suivre. Le système engendre une commande motrice chargée de produire un mouvement qui suivra la surface modélisée en appliquant le niveau de force voulu. Cette stratégie proactive peut être valide dans la limite de la précision du modèle par rapport à la surface réelle. Ceci est en contraste avec la deuxième stratégie, celle d'un rétrocontrôle des forces perpendiculaires à la surface, qui nécessite la capacité de mesurer les forces de contact en temps réel pendant le mouvement. Le rétrocontrôle semble présenter un avantage par rapport au contrôle proactif, car les écarts éventuels entre le modèle interne de la surface et la surface réelle sont pris en compte automatiquement par la stratégie de contrôle. En revanche, les délais de transmissions des mesures de force tels qu'on en trouve dans le SNC posent d'énormes difficultés pour le maintien de la stabilité lors de ce type de contrôle. Des théories récentes dans le domaine de la robotique montrent comment de tels délais peuvent être surmontés en utilisant

une stratégie de contrôle par *variable d'onde*. Nous envisageons des études de psychophysique afin de mettre en évidence l'utilisation d'une telle stratégie de contrôle chez l'homme.

8. BASES NEURALES DES MOUVEMENTS OCULAIRES ET DES INTERACTIONS VISUO-VESTIBULAIRES CHEZ LE PRIMATE (W. GRAF, F. KLAM)

8.1. PARAMÈTRES DES RÉPONSES VESTIBULAIRES PARIÉTALES CHEZ LE MACAQUE VIGILE (W. GRAF, F. KLAM)

Le cortex pariétal — plus particulièrement sa partie postérieure — est connu depuis longtemps pour participer à l'élaboration de la représentation de l'espace. Jusqu'à très récemment, les études du cortex pariétal se sont limitées à la perception et à l'action en l'absence de mouvement du corps et de la tête. Or, dans la mesure où les yeux sont sur la tête et où il est rare d'interagir dans l'espace sans bouger la tête, la représentation de l'espace *qui reste stable lorsqu'on bouge* doit être dynamique, c'est-à-dire tenir compte des informations sur le mouvement du corps, en particulier de la tête, voire anticiper ces informations. Nous nous sommes donc intéressés à l'étude de ces signaux vestibulaires en fonction des paramètres du mouvement de la tête dans l'espace. Dans un premier temps, nous avons utilisé la méthode classique de stimulation, dérivée de l'analyse linéaire, qui consiste à délivrer des mouvements de rotation sinusoïdaux à l'animal, puis à calculer le décalage de phase entre la stimulation et la réponse neuronale afin d'en déduire le signal codé par le neurone.

L'analyse des décalages de phase des neurones de VIP montre que, si la majorité des neurones codent la vitesse — décalage de phase de 90 degrés, correspondant à un codage de la vitesse de rotation de la tête analogue à celui qui est décrit dans les noyaux vestibulaires — bon nombre d'entre eux ont des décalages soit plus élevés — vers l'accélération ou des dérivées supérieures — soit plus proches de zéro — donc de la position. Ceci nous a conduit à émettre l'hypothèse d'un éventuel codage multiple, c'est-à-dire qu'un neurone vestibulaire pariétal pourrait coder, au lieu d'un seul signal à la fois, une combinaison de plusieurs signaux dynamiques comme par exemple la vitesse, la position et l'accélération. Dans le cadre de cette hypothèse, nous avons mis au point un nouveau paradigme expérimental pour surmonter les difficultés de l'analyse classique. En effet, à l'aide d'une seule sinusoïde, on explore qu'une partie limitée de l'espace des paramètres. Les stimulations aléatoires permettent une exploration beaucoup plus uniforme de cet espace des paramètres, en l'occurrence l'espace position-vitesse.

8.2. CIRCUITS NEURONAUX DU CONTRÔLE DES MOUVEMENTS DES YEUX

CHEZ LES PRIMATES

(W. GRAF, F. KLAM)

L'étude des réseaux de neurones qui réalisent une fonction donnée est l'un des intérêts majeurs des neurosciences d'aujourd'hui, qui mêlent des techniques d'imagerie, de sciences computationnelles et de robotique. La méthode de traçage transneuronal rétrograde par le virus de la rage offre la possibilité unique d'embrasser l'ensemble de ces réseaux dans des contextes comportementaux et sensori-moteurs bien définis. Nous avons appliqué la technique de traçage transneuronal rétrograde à l'étude du système de mouvements des yeux chez le primate. C'est la première utilisation de cette technique à grande échelle sur un système sensori-moteur complet chez le primate.

La première série d'expériences s'est concentrée plus particulièrement sur les voies des mouvements horizontaux des yeux, avec l'objectif spécifique de définir la ou les populations de neurones contrôlant de près et de loin le muscle droit latéral. Nous avons différencié les entrées prémotrices aux motoneurones d'abducens par rapport aux motoneurones « fast » et aux motoneurones « slow ». Nous avons trouvé que les motoneurones « fast » (« fast-twitch ») innervent exclusivement des circuits neuronaux impliqués dans la production des mouvements vestibulo-oculaires, le nystagmus, la poursuite, et les saccades. Par contre, les motoneurones « slow » (« slow-twitch ») jouent un rôle dans la vergence et probablement dans l'alignement des yeux. Les motoneurones impliqués se trouvent dans des sites différents dans le noyau abducens : les motoneurones « fast » au centre, les motoneurones « slow » dans la périphérie. Cependant, nous observons une séparation physique entre neurones de fonctions différentes et leurs circuits impliqués.

9. DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME VISUEL

(C. MILLERET, L. WATROBA) ; En collaboration avec P. BUSER, FRE 2371

CNRS & Université Pierre et Marie Curie, Paris

Chez le mammifère supérieur adulte élevé normalement depuis la naissance, incluant le chat, chaque hémichamp visuel (gauche et droit) est représenté de façon topographique au niveau des aires visuelles corticales 17 et 18 de l'hémisphère controlatéral. La région médiane verticale centrale du champ visuel est quant à elle représentée à la limite entre ces deux aires (bordure 17/18) au niveau de chacun des 2 hémisphères, et ces 2 régions limitrophes sont sélectivement interconnectées par le corps calleux.

Impliquée dans la perception de la région médiane verticale centrale du champ visuel, les connexions interhémisphériques reliant les bordures 17/18 de chaque hémisphère sont reconnues pour jouer un certain nombre de rôles des plus stratégiques d'un point de vue perceptif. En effet, si elles contribuent à établir une continuité perceptive au sein du champ visuel en reliant les deux hémichamps

visuels, elles sont également directement impliquées dans la perception des formes et du mouvement. Par ailleurs, elles correspondent à une référence de verticalité.

Les auteurs leur attribuent également un rôle actif dans la stéréopsie. Les connexions calleuses seraient plus particulièrement impliquées dans la perception *grossière* de la profondeur, en avant et en arrière du plan de fixation. Ces connexions complèteraient ainsi le rôle fonctionnel que joue la région nasotemporale de recouvrement de la rétine de chaque œil (qui se projette bilatéralement *via* le nerf optique), à qui l'on attribue plus particulièrement un rôle dans la perception *fine* de la profondeur, dans le plan de fixation.

Au cours des années passées, en étudiant les caractéristiques anatomo-fonctionnelles des cartes corticales calleuses des aires 17 et 18 définies par ces connexions calleuses chez le chat, nous avons été amenés à préciser le rôle effectif du corps calleux dans la perception de la profondeur et ce dans différentes situations expérimentales. Pour se faire, nous avons étudié la disparité de position entre les paires de champs récepteurs des cellules binoculaires enregistrées au sein de la carte corticale calleuse, activées à la fois par le corps calleux et par la voie rétino-géniculo-corticale ipsilatérale dans différentes situations expérimentales. Nous avons ainsi démontré que :

- (i) *Chez le chat adulte normal*, le corps calleux est en effet vraisemblablement plus impliqué dans la perception de la profondeur grossière, en avant et en arrière du plan de fixation que dans la perception fine de la profondeur, dans le plan de fixation. En effet, les cellules binoculaires étudiées dont les champs récepteurs présentaient des disparités croisées et non croisées étaient nettement plus nombreuses que les cellules binoculaires dont les champs récepteurs présentaient une disparité quasi nulle. En outre, la disparité de position moyenne entre les couples de champs récepteurs était de l'ordre de 3 (Milleret *et al.*, 1994) ;
- (ii) *Chez le chaton élevé normalement depuis la naissance*, la contribution des connexions calleuses dans la perception de la profondeur s'affine progressivement avec l'âge. En effet, à l'âge de 2 semaines, les paires de champs récepteurs des cellules binoculaires enregistrées au sein de la carte corticale calleuse présentent seulement des disparités de type croisé. Ces disparités sont par ailleurs de très grande amplitude, atteignant jusqu'à 19°. Ce n'est que vers 3 mois que les caractéristiques adultes normales sont présentes (Milleret *et al.*, 1994) ;
- (iii) *Chez le chat adulte dont un œil a été dévié très tôt après la naissance* (induction d'un strabisme convergent unilatéral), la contribution du corps calleux dans la perception de la profondeur est altérée. En effet, dans ce cas, non seulement la bordure 17/18 est impliquée dans cette perception mais également les aires 17 et 18. De plus, les paires de champs récepteurs des cellules binoculaires enregistrées au sein de ces différentes cartes corti-

cales calleuses conservent des caractéristiques immatures, c'est-à-dire des disparités croisées très larges (Milleret et Houzel, 2001).

Au cours de cette année, nous avons démontré qu'une telle altération de la vision binoculaire (strabisme unilatéral), *induite cette fois à l'âge adulte*, peut également modifier la contribution du corps calleux dans la perception de la profondeur et ce en quelques semaines. En effet, après une telle perturbation, si les proportions de cellules binoculaires à disparité croisée et non croisée, enregistrées à la bordure 17/18, restent similaires à celles d'un animal adulte normal, le disparité de position en terme de distance angulaire entre les couples de champs récepteurs des cellules binoculaires est doublée (Watroba *et al.*, soumis).

Induire un strabisme précocement ou à l'âge adulte provoque ainsi des effets similaires à savoir une augmentation de la disparité de position entre les couples de champs récepteurs des cellules binoculaires enregistrées au sein de la carte corticale calleuse. Toutefois, sans entrer dans les détails, les mécanismes impliqués dans l'un et l'autre cas sont fondamentalement différents. Ainsi, dans le premier cas, les résultats s'expliquent par un changement de connectivité entre les 2 hémisphères, en particulier la stabilisation d'exubérances juvéniles calleuses à l'âge adulte. Dans le second cas, les modifications observées résultent plutôt d'une baisse d'activité des neurones GABAergiques intra-corticaux, induisant la transformation de régions infraliminaires des champs récepteurs des cellules corticales binoculaires étudiées en régions supraliminaires.

10. BASES NEURALES DES MOUVEMENTS D'ORIENTATION : ÉTUDE MORPHOFONCTIONNELLE

A. GRANTYN, B. KUZE (Université de Gifu), A.K. MOSCHOVAKIS (Université de Crète), A.M. BRANDI, D. DUBAYLE, W. GRAF, G. UGOLINI (CNRS, LGV, Gif-sur-Yvette)

10.1. DISTRIBUTION NON HOMOGENE DES NEURONES EFFERENTS COMME FACTEUR ANATOMIQUE INTERVENANT DANS LE CODAGE DE L'AMPLITUDE DES SACCADÉS PAR LE COLLICULE SUPÉRIEUR DU SINGE

Notre étude porte sur la recherche des substrats anatomiques de la transformation spatio-temporelle dans le système tecto-réticulo-spinal. Il s'agit de la transformation d'un code topographique du mouvement dans le collicule supérieur (CS) en un code temporel qui spécifie l'amplitude et la vitesse de déplacement du regard. Nous avons exploré un des mécanismes possibles, notamment que la transformation spatio-temporelle soit fondée sur la distribution non homogène de la densité des neurones colliculaires du singe.

L'originalité du projet relève de l'utilisation du virus rabique comme marqueur rétrograde des connexions neuronales (Ugolini, 1995). Notre analyse de la distribution topographique des neurones sous tendant les mouvements des yeux dans le plan horizontal a été limitée à des couches intermédiaires du CS, qui contien-

nent les neurones efférents présaccadiques. Les distributions obtenues ont démontré les faits suivants :

- 1) la densité des neurones le long du méridien horizontal (MH) n'est pas uniforme ;
- 2) la densité augmente avec la distance de la fovéa et, par conséquent, avec la croissance de l'amplitude des saccades (R_H) représentées le long du MH ;
- 3) la densité est maximale dans la région du MH qui correspond aux saccades horizontales d'environ 30° et elle décroît au-delà de cette région, vers le pôle caudal du CS.

La forme des distributions démontre qualitativement qu'il y a plus de neurones disponibles pour l'exécution de saccades plus grandes, malgré la taille constante de la zone active. La décroissance des densités au-delà de $R_H \cong 30^\circ$ peut être expliquée par le fait que les saccades chez les singes ne dépassent pas environ 30° quand la tête est libre de ses mouvements. Il est probable que le mécanisme de la transformation spatio-temporelle dans la partie rostrale du CS, qui exerce le contrôle spécifique des saccades oculaires, n'est pas identique à celui de la partie caudale dont le rôle principal revient aux contrôles des mouvements de la tête.

En désaccord avec les modèles antérieurs, élaborés en faisant l'hypothèse d'une distribution uniforme des neurones « saccadiques » dans le CS, notre étude démontre une co-variation de leur densité avec la distance du pôle rostral. La densité pourrait donc être un facteur anatomique intervenant dans la transformation spatio-temporelle. Est-ce que ce facteur est suffisant, à lui tout seul, pour assurer un codage de l'amplitude des saccades horizontales ? Pour répondre à cette question nous avons calculé le gradient théorique de la densité, nécessaire pour un codage exact de l'amplitude horizontale (R_H). Le calcul a été fait en utilisant les paramètres d'un modèle du CS proposé par Ottes *et al.*, 1986. Dans la région des valeurs R_H qui nous intéresse ($0-30^\circ$) la courbe de croissance des densités obtenue expérimentalement était en dessous de la courbe théorique. Nous avons conclu que la densité des neurones ne peut pas être un facteur unique de la transformation spatio-temporelle. D'autres mécanismes devraient être envisagés comme par exemple la pondération des poids synaptiques (Grantyn *et al.*, 1997 ; Moschovakis *et al.*, 1998).

PUBLICATIONS

Revue à comité de lecture

2001

BEN HAMED, D., BREMMER, F., GRAF, W. & DUHAMEL, J.R. (2001) : Representation of the visual field in the lateral intraparietal (LIP) area of macaque monkeys : a quantitative receptive field analysis, *Ex Brain Res.*, 140 : 127-144.

BERTHOZ, A. (2001) : Neural basis of spatial orientation and memory or routes : topokinetic memory or topokinesthetic memory, *Rev. Neurology*, 157 (8-9) : 779-789.

BREMMER, F., SCHLACK, A., DUHAMEL, J.R., GRAF, W. & FINK, G.R. (2001) : Space coding in primate posterior parietal cortex, *NeuroImage*, 14 : S46-51.

GAUNET, F., VIDAL M., KEMENY, A. & BERTHOZ, A. (2001) : Active, passive and snapshot exploration in a virtual environment : influence on scene memory, reorientation and path memory, *Cognitive Brain Res.*, 11 (3) : 409-420.

GRAF, W., SPENCER, R., BAKER, H. & BAKER, R., (2001) : The vestibulo-ocular reflex of the adult flatfish. III A species-specific reciprocal pattern of excitation and inhibition, *Journal of Neurophysiol.*, 86 (3) : 1376-1388.

GROSBRAS, M.-H., LEONARDS, U., LOBEL, E., POLINE, J.B., LEBIHAN, D. & BERTHOZ, A. (2001) : Human cortical networks for new and familiar sequences of saccades, *Cerebral Cortex*, 11 (10) : 936-945.

GROSBRAS, M.-H., LOBEL, E., KAHANE, P., LEONARDS, U., LEHERICY, S., LE BIHAN, D. & BERTHOZ, A. (2001) : Localization of human frontal eye field ; anatomical and functional findings of functional magnetic resonance imaging and intracerebral electrical stimulation, *Journal of Neurosurgery*, 95 : 804-815.

KAPOULA, Z., ISOLATO, E., MURI, R.M., BUCCI, M.-P. & RIVAUD-PECHOUX S. (2001) : Effects of transcranial magnetic stimulation of the posterior parietal cortex on saccades and vergence, *Neuroreport*, 12 (18) : 4041-4046.

KLAM, F., PETIT, J.L., GRANTYN, A. & BERTHOZ, A. (2001) : Predictive elements in ocular interception and tracking of a moving target by untrained cats, *Exp Brain Res.*, 139 (2) : 233-247.

LAMOURET, I., CORNILLEAU-PERES, V. & DROULEZ, J. (2001) : Lines and dots : characteristics of the motion integration process, *Vision Research*, 41 (17) : 2207-2219.

LIPSHITS, M., MCINTYRE, J., ZAOU, M., BERTHOZ, A. & GURFINKEL, V. (2001) : Does gravity play an essential role in the assymetric visual perception of vertical and horizontal line length, *Acta Astronautica*, 49 (3-10) : 123-30.

MAST, F.W., BERTHOZ, A. & KOSSLYN, S.M. (2001) : Mental imagery of visual motion modifies the perception of roll-vection stimulation, *Perception*, 30 (8) : 345-957.

MCINTYRE, J., ZAGO, M., BERTHOZ, A. & LACQUANITI, F. (2001) : Does the brain model Newton's laws ? *Nature Neurosciences*, 4 (7) : 693-694.

MCINTYRE, J., LIPSHITS, M., ZAOU, M., BERTHOZ, A. & GURFINKEL, V. (2001) : Internal reference frames for representation and storage of visual information : the role of gravity, *Acta Astronautica*, 49 (3-10) : 111-121.

PARADIS, A.J., VAN DE MOORTELE, P.-F., LE BIHAN, D. & POLINE J.B. (2001) : Slice acquisition order and BOLD frequency content : an event-related functional magnetic resonance imaging study, *Magma*, 13 (2) : 91-100.

REYMOND, G., KEMENY, A., DROULEZ, J. & BERTHOZ, A. (2001) : Role of lateral acceleration in curve driving : driver model and experiments on a real vehicle and a driving simulator, *Human Factors*, 43 (3) : 483-495.

SHIBATA, R., MULDER, A.B., TRULLIER, O. & WIENER, S.I. (2001) : Position sensitivity in phisically discharging nucleus accumbens neurons of rats alternating between tasks requiring complementary types of spatial cues, *J. of Neuroscience*, 14, 108 (3) : 391-411.

VENAULT, P., RUDRAUF, D., LEPICARD, E.M., BERTHOZ, A., JOUVENT, R. & CHAPOUTHIER, G. (2001) : Balance control and posture in anxious mice improved by SSRI treatment, *Neuroreport*, 8, 12 (14) : 3091-3094.

WATROBA, L., MILLERET, C. & BUSER, P. (2001) : Impairment of binocular vision in the adult cat induces plastic changes in the collosal cortical map, *European Journal of Neuroscience*, 14 (6) : 1021-1029.

WEXLER, F. & KLAM, F. (2001) : Movement prediction and movement production, *J. Experimental psychology — human perception and performance*, 27 (1) : 48-64.

WEXLER, M., PANERAI, F., LAMOURET, I. & DROULEZ, J. (2001) : Self-motion and the perception of stationary objects, *Nature*, 409 (6816) : 85-88.

WEXLER, M., LAMOURET, I. & DROULEZ, J. (2001) : The stationarity hypothesis : an allocentric criterion in visual perception, *Vision Research*, 41 (23) : 3023-3037.

WIENER, S., RONDI-REIG, L. & ZUGARO, M. (2001) : Comprendre les fonctions cognitives grâce à l'enregistrement de l'activité neurale et l'analyse comportementale chez le rat libre de ses mouvements : Les bases physiologiques des représentations internes de la topographie de l'environnement, *Intellectica*, I, 32 : 9-44.

ZAQUI, M., WORMELL, D., ALTSHULER, Y., FOXLIN, E. & MCINTYRE, J. (2001) : A 6 DOF opto-inertial tracker for virtual reality experiments in microgravity, *Acta Astronautica*, 49 (3-10) : 451-462.

ZUGARO, M.B., TABUCHI, E., FOUQUIER, C., BERTHOZ, A. & WIENER, S. (2001) : Active locomotion increases peak firing rates of anterodorsal thalamic head direction cells, *Journal of Neurophysiol.*, 86 (2) : 692-702.

ZUGARO, M.B., BERTHOZ, A. & WIENER, S.I. (2001) : Background, but not foreground, spatial cues are taken as references for head direction responses by rat anterodorsal thalamus neurons, *J. Neuroscience*, 15, 21 (14) : RC154.

2002

BEN HAMED, S., DUHAMEL, J.R., BREMMER, F. & GRAF, W. (2002) : Visual receptive filed modulation in the lateral intraparietal area during attentive fixation and free gaze, *Cerebral Cortex*, 12 : 234-245.

BERTHOZ, A., SOMERS, J.T., RESCHKE, M.F. & TAYLOR, L.C. (2002) : « Smooth pursuit tracking : Saccade amplitude modulation during exposure to microgravity », *Annal New York Academy Journal of Science*, 956 : 426-429.

BUCCI, M.-P., KAPOULA, Z., YANG, Q., ROUSSAT, B. & BRÉMOND-GIGNAC, D. (2002) : Binocular coordination of saccades in children with strabismus before and after surgery, *Invest ophthalmol vis science*, 43 (4) : 1040-1047.

CORNILLEAU-PEREZ, V., WEXLER, M., DROULEZ, J., MARIN, E., MIEGE, C. & BOURDONCLE, B. (2002) : Visual perception of planar orientation : dominance of static depth cues over motion cues, *Vision Research*, 42 (11) : 1403-1412.

GRAF, W., GERRITS, N., YATIM-DHIBA, N. & UGOLINI, G. (2002) : Mapping the oculomotor system : the power of transneuronal labelling with rabies virus, *Eur. J. Neuroscience*, 15 (9) : 1557-1562.

BÜTTNER-ENNEVER, J.A., HORN, A.K.E., GRAF, W. & UGOLINI, G. (2002) : Modern concepts of brainstem anatomy from extraocular motoneurons to proprioceptive pathways, *Annual New-york Academy Sciences*, 956 : 75-84.

DAUNYS, G., PALIULIS, E., KAPOULA, Z. (2002) : Estimation of three-dimensional eye rotations coordinates by electromagnetic method. Electronics and electrical engineering, *Kaunas Technologija*, 3 (38) : 7-11.

KAPOULA, Z. & BUCCI, M.-P. (2002) : Distribution-dependent saccades in children with strabisms and in normals, *Exp. Brain Res.*, 143 (2) : 264-268.

KAPOULA, Z., DAUNYS, G., HERBEZ, O. & MENU, M. (2002) : Exploration oculomotrice du réveil matin de Fernand Léger. *Techne* (Journal du Centre de recherche et de restauration des Musées de France), n° « *La Vision des Œuvres* », 15 : 83-93.

LAMBREY, S., VIAUD-DELMON, I. & BERTHOZ, A. (2002) : Influence of a sensory conflict on the memorization of a path travelled in virtual reality, *Cognitive Brain Res.*, 14 (1) : 177-86.

MARTIN, PATRICK D. & BERTHOZ, A. (2002) : Development of spatial firing in the hippocampus of young rats, *Hippocampus*, 12 : 465-480.

PETIT, J.-L. (2002) : La spatialité originaire du corps propre. Phénoménologie et neurosciences, *Revue de Synthèse*, N° spécial *Géométrie & Cognition*, publié sous la direction de G. LONGO.

WIENER, S.I., BERTHOZ, A. & ZUGARO, M.B. (2002) : Multisensory processing in the elaboration of place and head direction responses by limbic system neurons, *Cogn. Brain Res.*, 14 (1) : 75-90.

Ouvrages Diffusion Grand Public

GRAF, W., Le singulier regard des poissons plats, *La Recherche*, 347, 50-51.

VIAUD-DELMON, I., BERTHOZ, A. & JOUVENT, R. : *Angoisse, corps et espace*, Paris, Pil Eds, 2001, pp. 92.

Chapitres d'ouvrages collectifs

PETIT, J.-L. (2002) : « Perspectives on Intentionality in Phenomenology, Analytical Philosophy, and Neuroscience », co-rédigé avec J.-M. ROY et publ. sous la dir. de F. GRAMMONT, in : *Naturalising Intention in Action*, programme Cognitive CNIA.

Conférences sur invitations

2001

BERTHOZ, A. :

— Séminaire : *Images virtuelles*, Collège de France, Paris, 6 juin 2001.

— Colloque « Forme et temps », *Le cerveau simulateur d'action : Implications pour la perception des formes dynamiques*, Centre G. Pompidou, Paris, 6/8 juin 2001.

— Colloque international, ORAGE 2001, *Oralité et Gestualité*, Aix-en-Provence, 18/22 juin 2001.

— Congrès international : *Mouvement, Attention & Perception*, Poitiers, 19/21 juin 2001.

— Congrès ISPG 2001, *Vision, locomotion and posture*, Amsterdam, Pays-Bas, 23/27 juin 2001.

— Rencontre internationale de prospective du Sénat : *La Robotique : une galaxie en expansion rapide*, au Sénat, Paris, 27 juin 2001.

— SIRS (Intelligent Robotic Systems) : *Brain mechanisms for spatial orientation, steering, and spatial memory during navigation*, Toulouse, 20 juillet 2001.

— Séance-débat de l'Académie des Sciences et de l'Académie des Technologies (2001) : *Intégration multisensorielle dans la perception de l'espace et la mémoire des déplacements*, Institut de France, Paris, 3 décembre 2001.

DROULEZ, A. :

— Ateliers Philosophie et Neurosciences : *Les modèles internes dans la perception des objets*, Collège de France, Paris, 15 juin 2001.

— *Attribution de propriétés et stratégies d'action*, École Normale Supérieure, Paris, 19 octobre 2001.

MCINTYRE, J. :

— Atelier philosophie de l'action & neurosciences : « Modèle interne : du bon usage d'un concept fou en neurosciences ». Collège de France, Paris, 15 juin 2001.

— 3rd Conference on Sensorimotor Controls in Men and Machines : *Does the brain model Newton's laws ? On catching fly balls in space*. Marseille, 5/6 octobre 2001.

— Modèles internes de l'influence de la gravité pour l'anticipation dans la capture d'objets en mouvements. Séminaire au CRESS, Université Paris Sud, Paris, 13 décembre 2001.

MILLERET, C. :

— *Widening of the primary callosal visual field in adult mammal with early unilateral convergent strabismus*, 8th Biennial Meeting, Child Vision Research Society, Paris, juin 2001.

— *Microglia and astrocytes may participate to the shaping of visaul callosal projections during postnatal development*. Journée « Interactions neurones-glie : de la physiologie au comportement, Collège de France, Paris, octobre 2001 (Invitants : G. Bonvento, C. Giaume, J. Lorenceau).

— *New data about the plasticity of the anatomo-functional properties of the cortical map of the primary callosal visual field of the cat*. Institut für Physiologie. Lehrstuhl Neurophysiologie, Bochum, Allemagne, novembre 2001 (Invitant : Pr UT Eysel).

RONDI-REIG, L. :

— *Rôle des récepteurs NMDA du champ CA1 de l'hippocampe dans l'acquisition d'une tâche non spatiale*. Laboratoire du Dr Bruno Giros, INSERM U533, Faculté de Médecine, Hôpital Henri Mondor, Créteil, 12 juin 2001.

WEXLER, M. :

— *Self-motion and 3D vision*, Institut Max Planck de la recherche psychologique, 14/16 novembre 2001.

GRAF, W. :

— *Visual-vestibular responses in the posterior parietal cortex of macaque monkey*. Tokyo Medical university, Tokyo, Japon, 12 septembre 2001.

— *The multifunctional role of the vestibular system*. National Institute for Physiological Sciences, Dept. Biological Control System, Okazaki, Japon, 17septembre 2001.

— *Oculomotor function and self-motion perception in the elderly*. Workshop : on Visual Impairment in the Aging Population. Commission européenne, Bruxelles, 26 septembre 2001.

WIENER, S. :

— « How do brain cells form internal representations of the world ? Neuronal recordings in rats and solving maze problems ». Depts Physiologie, Kansai Medical University and Pharmaceutical University, Toyama, Japon, 18 septembre 2001.

— Vestibular contributions to spatial representations in the limbic system' Dept of Otolaryngology, Teikyo University, Japon, 19 septembre 2001.

— « How do brain cells form internal representations of the world ? Neuronal recordings in rats and solving maze problems ». Brain group, RIKEN, Saitama, Japon, 20 septembre 2001.

2002

BERTHOZ, A. :

— Prospective Scientifique, séminaire CNES, Paris, mars 2002.

— 69th State Meeting of NRP Associates, *The neural basis of spatial memory*, San Diego, USA, 17/20 mars 2002.

— 3rd International Annual Meeting : Multisensory Research : *Facilitation, Illusions and conflicts*, Genève, 24/26 mai 2002.

ISRAËL, I. :

— *Sélection des informations idiothétiques et temporelles dans la navigation*. Laboratoire de Psychologie Expérimentale, Université Paris V, Boulogne-Billancourt, 6 mai 2002 (Prof. K. O'REGAN).

— *Nature morte à l'Otolithe*. CHU de Caen, Prof. P. DENISE, 29 janvier 2002.

DROULEZ, A. :

— *Perception du mouvement et des formes 3D*, École des Mines, Paris, 17 janvier 2002.

— *Self-motion perception and object perception* (Actes), École de printemps du projet Biba, Chichilliane), 19 février 2002.

KAPOULA, Z. :

— Mouvements du regard dans l'espace 3D : *la vergence, mouvement cortical et fragile*. 21^e congrès d'optométrie, Maison de la Chimie, Paris, 28 janvier 2002.

— *Physiopathologie de la vision et de l'oculomotricité binoculaire*. Réunion de staff, service ophtalmologie, ORL, médecine et gériatrie, Hôpital européen Georges Pompidou, Paris, 23 avril 2002.

— *Perception du visage et exploration oculomotrice des tableaux non-réalistes de Fernand Léger*. Cognition & Action Research Group, Département de Neurologie, Université d'Athènes, Grèce, 26 février 2002.

— *L'exploration oculomotrice du réveil-matin de Fernand Léger*. Séminaire du Centre de recherche et de Restauration des Musées de France, Musée du Louvre, Paris, 28 février 2002.

— *Oculomotor exploration o non-realistic paintings of the cubism period of Fernand Leger*. Université de technologie, et Centre d'Ingénierie Biomédicale de Siauliai, Siauliai, Lituanie, 9 avril 2002.

MCINTYRE, J. :

— Motor Control And Proprioception : Physiology, Pathology And Recovery : *Feedforward versus Feedback Control of Biological Movement*. Paris, 9/12 juillet 2002.

— 7th European Workshop on Ecological Psychology : *Are the concepts of internal models and representational physics incompatible with the Ecological Psychology approach ?* Bandol, 4/6 juillet 2002.

MILLERET, C. :

— Plastic changes in the visual callosal cortical map during development and at adulthood in mammal : differences and similarities. Symposium : *From developmental to adult plasticity : beyond phenomenological similarities*, ESPCI, Paris, mai 2002 (Invitants : J.M. Edeline, D. Schultz, S. De Schonen).

PETIT, J.-L. :

— *Les formes de l'intentionnalité dans la théorie husserlienne de la constitution transcendantale de l'objectivité*. Séminaire du Laboratoire de l'UMR Mouvement et Perception, Faculté des Sciences du Sport, Université de la Méditerranée, Marseille, 2 avril 2002.

— *On the Relation between Recent Neurobiological Data on Perception (and Action) and the Husserlian Theory of Constitution. The Naturalistic Tension : An International Symposium on Phenomenology and Cognitive Science*, Université de Tampere, Finlande, 16/17 mai 2002.

— *Bases neurobiologiques de la constitution*. CREA, Paris, 4 juin 2002.

— Discutant de E. ROLLS, *Le cerveau et l'émotion*, Séminaire du Cours de A. BERTHOZ, Perception et émotions, Collège de France, Paris, 9 janvier 2002.

WIENER, S. :

— « Behavioral neurophysiological studies of limbic system spatial representations : multimodal fusion, abstraction, and integration with motivational signals ». Dept. Psychologie, Sheffield University, Sheffield, 22 mars 2002, G.-B.

— Workshop on « Functional representations and dynamics of neuronal assemblies », Institut H. Poincaré, Paris, 9 avril 2002.

— Workshop du Réseau de Sciences Cognitives d'Ile de France (RESCIF) *From Developmental to Adult Plasticity : beyond phenomenological similarities*. Institut H. Poincaré (IHP), Paris, 24 mai 2002.

Communications avec actes

2001

BUCCI, M.P., KAPOULA, Z., YANG, Q., BRÉMOND-GIGNAC, D. & ROUSSAT : Bino-ocular coordination of saccades in strabismic children before and after surgery. 8th Vision Research Meeting (CVRS), Paris, 14/16 juin 2001.

GRAF, W. : Driving Simulation Conference. Sophia-Antipolis, 5/7 septembre 2001.

GRAF, W. : Table ronde sur les vols paraboliques (CNES, Novespace). Salon aéronautique du Bourget, juin 2001 : Balade en zéro-g. *Ciel & Espace*, 370, 32-35 (J.-F. Halt).

GRANTYN, A., MOSCHOVAKIS, A.K., BRANDI, A., DUBAYLE, D., HAJIDIMITRAKIS, K., DOLDAN, M., GRAF, W. & UGOLINI, G. (2001) : Density gradients of monkey superior colliculus neurons connected to the abducens nucleus. (Abstr). *Soc. Neurosci.* (USA), 27 : Progr : 71-15.

ISRAËL, I., CROCKETT, M., GLASAUER, S., SIEGLER, I., ZUPAN, L. & MERFELD, D. : Estimation of the radius of a passively travelled circle. European Brain and Behaviour Society Meeting, Marseille, septembre 2001.

KAPOULA, Z., BUCCI, M.P., YANG, Q., BRÉMOND-GIGNAC, D & WIENER-VACHER : Latency-accuracy characteristics of eye movements in 3D space in children. 8th child Vision Research Meeting (CVRS), Paris, 14/16 juin 2001.

MCINTYRE, J. : Haptic perception of force and form and the control of force and movement with and without gravity. Symposium on International Scientific Cooperation onboard Mir, Lyon, 19/21 mars 2001.

MCINTYRE, J. : ESA topical team meeting : « effects of gravity on haptic perception : experiments aboard the MIR space station », Birmingham, 30 juin 2001, UK.

MILLERET, C. : Shifting of the primary callosal visual field in adult mammal with early unilateral convergent strabismus, 8th Biennial Meeting « Child Vision Research society », Paris, juin 2001.

PANERAI, F., DROULEZ, J., KELADA, J.-M., KEMENY, A., BALLIGAND, E. & FAVRE, B. : « Speed and safety distance control in truck driving : comparison of simulation and real-world environment ». Proceedings of the Driving Simulation Conference, Sophia Antipolis, 5/6/7 septembre, 91-107.

PAILLÉ D., MONOT, A., DUMONT-BÈCLE, P. & KEMENY, A. : « Luminance binocular disparity for 3D surface simulation Proceedings of SPIE ». Human Vision and Electronic Imaging VI, San Jose, 22/25 January 2001, 42999, 622-633.

ROCHEFORT, N., QUENECH'DU, N., WATROBA, L., MALLAT, M., GIAUME, C. & MILLERET, C. : Microglia and astrocytes may participate to the shaping of visual cortical projections during development. Journée « Interactions neurones-glie : de la physiologie au comportement », Collège de France, Paris, octobre 2001.

SIEGLER, I., REYMOND, G., KEMENY, A. & BERTHOZ, A. : « Sensorimotor integration in a driving simulator : contributions of motion cueing in elementary driving tasks ». Proceedings of the Driving Simulation Conference, Sophia Antipolis, 5/6/7 septembre 2001, 21-32.

TOUSSAINT, Y., ISRAËL, I. & GOLOMER, E. : One leg equilibrium and hemispheric laterality in professional dancers for two rotary motor behaviors. 3rd Conference on sensorimotor controls in men and machines, Marseille, octobre 2001.

2002

ISRAËL, I. : The otoliths : a single multisensory system. 3rd Annual Meeting of the International Multisensory Research Forum, Genève, Suisse, 24/26 mai 2002.

LAMBREY, S. & BERTHOZ, A. : Idiosyncratic use of conflicting visual and non-visual information for the memorization of a path travelled in virtual reality. International Multisensory Research Forum : 3rd annual meeting, Genève, Suisse, 24/26 mai 2002.

MCINTYRE, J. : Colloque sur les Invariants dans les Systèmes Complexes : « Invariants perceptifs pour la coordination visuo-motrice ». Amiens, 17 mai 2002.

PARIS, S., NATHAN, F. & KAPOULA, Z. : Où placer l'information essentielle à l'intérieur d'un véhicule ? Conférence : Proceedings, Intelligent Transport System, 16/18 septembre 2002, Lyon.

PRÉVOST, P., MCINTYRE, J., SENOT, P., BERTHOZ, A. & SLOTINE, J.-J. : Do we catch free-falling object as robots do ? Third Forum of European Neuroscience, Paris, 13/17 juillet 2002.

PRÉVOST, P., MCINTYRE, J., SENOT, P., BERTHOZ, A. & SLOTINE, J.-J. : Interception versus tracking when catching free-falling objects. 7th European Workshop on Ecological Psychology, Bandol, 4/6 juillet 2002.

RONDI-REIG, L., PETIT, G., WIENER, S.I., TONEGAWA, S., MARIANI, J. & BERTHOZ, A. : Analysis of behavioral strategies of CA1 NMDA receptors knockout mice during spatial orientation in the « Starmaze ». Third Forum of European Neuroscience, Paris, 13/17 juillet 2002.

SENOT, P., BAILLET, S., RENAULT, B. & BERTHOZ, A. : Neural Basis of Catching : An EEG/MEG Study ? Third Forum of European Neuroscience, Paris, 13/17 juillet 2002.

SENOT, P., PRÉVOST, P. & MCINTYRE, J. : How downward and upward trajectories influence timing of motor responses in virtual ball catching. 7th European Workshop on Ecological Psychology, Bandol, 4/6 juillet 2002.

Organisations de Réunions

2001

GRAF, W. (Président et co-organisateur) :

— Is there still need for comparative neuroscience. International Symposium, 28. Göttinger, Neurobiologentagung. Tagung der neurowissenschaftlichen Gesellschaft. Göttingen, 6/9 juin 2001.

KEMENY, A. :

— DSC2001 « Driving Simulation Conference ». Conférence internationale sur la simulation de conduite, Sophia Antipolis, Nice, 5/6/7 septembre 2001.

— Séminaire « Images Virtuelles ». Collège de France, Paris, 10 janvier 2002.

PETIT, J.-L. & BERTHOZ, A. :

— Atelier de Neurosciences et Philosophie de l'Action : « Le modèle interne » 15 juin 2001.

ISRAËL, I. :

— Top-down processes in spatial orientation and navigation, symposium 43 (F. MAST, A. BERTHOZ & I. ISRAËL) of the 3rd Forum of European Neuroscience, July 2002.

Enseignement

BERTHOZ, A. :

— DEA de sciences cognitives, Paris VI, EHESS (8 h).

— DEA de Physiologie et Biomécanique du mouvement, Paris VI, (8 h).

BUCCI, M.-P. :

— Responsable de stages pratiques aux élèves d'optométrie, Orsay, Paris XI (10 h).

COUBARD, O. :

— Monitorat en psychologie expérimentale (méthode expérimentale : perception, mémoire), Université Paris V.

— Responsable de stages pratiques aux élèves d'optométrie, Orsay, Paris XI (10 h).

DROULEZ, J. :

— DEA de sciences cognitives, à l'EHESS et à l'ENS, 2^e et 3^e cycle, (20 h).

KAPOULA, Z. :

— Maîtrise d'optique physiologique, d'optique de contact et d'optométrie, Université de Paris XI, (26 h) - 2002.

— Diplôme Universitaire Sciences de la Vision, 2^e cycle, Orsay, Paris XI (13 h).

— Diplôme Universitaire Posture & Vision, Université de Paris VI (5 h).

— Diplôme Universitaire Physiologie de la Posture, 2^e cycle, Université Paris XI (5 h).

— Orthoptie, Université de Paris VI, CHNO Quinze-Vingts, 2001 (13 h).

MCINTYRE, J. :

— Cours de biomécanique aux étudiants de DEA, Université Paris Sud, (4 h).

MILLERET, C. (2000-2002) :

— Université Paris VI : Cours magistraux de Maîtrise. Module de Neurosciences des Systèmes Intégrés « Mécanismes neurobiologiques de la perception visuelle » (14 h).

— Université René Descartes — Centre Universitaire de formation continue des Saints Pères (Paris V) : Cours magistral dans le cadre du Diplôme d'Université « Techniques de compensation du handicap visuel », Compensations multisensorielles lors des handicaps visuels, (3 h).

— Université Paris XI (Orsay). Maîtrise & Diplôme d'Université d'Optométrie — Cours magistraux portant sur « Les substitutions sensorielles et reconstruction de l'espace chez les aveugles et les malvoyants profonds » (4 h) et sur « L'organisation anatomo-fonctionnelle du cortex visuel chez les mammifères », (11 h).

— Centre hospitalier régional et universitaire de Nantes : cours magistraux dans le cadre du diplôme universitaire de Strabologie (DU) « Le système visuel des Primates » et « Le développement du système visuel » (4 h).

— Hôpital des Quinze-Vingts : - cours magistral dans le cadre du diplôme Interuniversitaire de Psturologie Clinique « Troubles oculomoteurs, corps calleux et posture » (2 h).

- Cours magistral en 3^e année d'Orthoptie portant sur « Les fondements anatomo-fonctionnels de l'amblyopie strabique » (2 h).

— École Normale Supérieure (Paris). Magistère de Sciences Cognitives (2 h).

PARADIS, A.-L. :

— « Journées IRM fonctionnelle » organisées par le Service hospitalier F. Joliot (CEA, Orsay), (1 h + 7 h TP).

PETIT, J.-L. :

— Théorie de l'action et neurosciences, 10 h pour le DEA de Sciences Cognitives, EHESS, Université Paris VI, École Polytechnique, ENS, Resp. J. PETITOT.

— Théorie des kinesthèses, 22 mars 2002, pour le Magistère de Sciences Cognitives, ENS, Resp. D. ANDLER, Journée Sensorimotricité org. par J. DROULEZ.

RONDI-REIG, L. :

— 4 mars 2002 Participation à l'enseignement de Sciences Cognitives (thème : apport des souris transgéniques dans la compréhension des processus cognitifs) dans le cadre des cours donnés par le Dr S. Sara à l'Université de Paris VI.

WIENER, S.I. :

— 25 mars 2002 Module de cours « Sensori-motricité » dans le cadre du Magistère de Sciences Cognitives de l'École Normale Supérieure.

Participation à l'organisation de la recherche

BERTHOZ, A. :

— Membre du Conseil Scientifique de l'École Normale Supérieure.

— Membre de la Commission des emplois du Collège de France.

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

— Nommé membre du Conseil Scientifique du Département des Sciences de la Vie du CNRS (décembre 2001).

DROULEZ, J. :

— Coresponsable de l'atelier mouvement : Réseau des Sciences Cognitives de l'Île-de-France.

— Animateur d'un réseau thématique pluri-disciplinaire (Interactions médiatisées et réalité virtuelle) du Département STIC du CNRS.

GRAF, W. :

— Membre du Comité d'Éthique (Expérimentation animale), Ile-de-France, Paris I.

KAPOULA, Z. :

— Responsable du club Oculomotricité Cognitive, Réseau des Sciences Cognitives Ile de France, organisation des séminaires, en cours : organisation des journées didactiques (27/28 septembre 2002).

MCINTYRE, J. :

— Co-responsable de l'organisation du « Club du Mouvement » d'Ile-de-France, (2001-2002).

MILLERET, C. :

— Membre élue du Comité National des Universités (Section 69), 1998-2003.

— Membre nommée de la Commission de Spécialistes d'Établissement du Collège de France (CSE).

— Membre titulaire représentante de l'Administration du Collège de France aux Commissions paritaires d'établissement (CPE) pour la catégorie B des personnels de recherche et formation.

— Membre cooptée des experts de l'INSERM, 2002-2006.

WIENER, S.I. :

— Suppléant de la commission d'évaluation des candidats pour les postes d'ATER, Collège de France.

— Organisateur d'un projet subventionné par l'Action concertée incitative, Neurosciences Intégratives et computationnelles, « Thème : Plasticité neuronale et adaptation fonctionnelle ».

Valorisation et collaboration avec l'Industrie

BERTHOZ, A. :

— Participation aux programmes européens EUREKA, « CARDS » et ULTIMATE.

KAPOULA, Z. :

— Responsable des contrats de recherches (INSERM, PEUGEOT, ESSILOR). Participation à des contrats du programme cognitique : coordination spatiale (coordinateur : Yves TROTTER) ; Dysfonctionnement cognitique (coordinateur : F. VITU).

— Contrat de Recherche du Ministère de la Recherche : Exploration oculomotrice pendant la conduite automobile. PSA Peugeot du 6/12/1999 au 6/12/2002.

— Contrat ESSILOR — Projet de pré-étude « Correction optique et contrôle de la vergence pendant une tâche de lecture en vision proche chez les enfants myopes ».

KEMENY, A. :

— Projet EUREKA CRDS (Régie Nationale des Usines Renault), étude d'un simulateur de conduite virtuelle.

— Projet VALSID/Predit (Renault, Renault VI, INRETS), étude d'un simulateur dynamique Poids Lourds.

— Projet UREKA ULTIMATE (Renault), étude d'un simulateur de recherche grand mouvement à système visuel embarqué (casque ou écran).

MCINTYRE, J. :

— Tests des effets de la vibration sur la coordination visuo-haptique chez les pilotes d'avion. EADS/Médès, Toulouse.

— Développement d'un système opto-inertiel de mesure des mouvements avec InterSense (Boston, USA), Charnwood Dynamics (Leicester, UK) et le CNES (Toulouse).

WEXLER, M. :

— Contrat de recherche ESSILOR (2001-2002) : « Mouvement volontaire et involontaire dans la vision spatiale ».

Contrats de recherche et coopérations internationales

BERTHOZ, A. :

— Contrat européen BIBA, « Bayesian Inference for brains and artifacts », (2001-2004).

DROULEZ, J. : contrats de recherche (2002-2003) :

— Contrat « Modèles internes et anticipation sensorimotrice », Programme interdisciplinaire Cognition et Traitement d'Information, CNRS.

— Contrat européen BIBA, « Bayesian Inference for brains and artifacts », (2001-2004).

GRAF, W. :

— Contrat Biotechnology, CEE.

— Contrat EUROKINESIS — 5^e PCRDT, CEE.

GRANTYN, A. :

— Participation au programme européen « Biotechnology research and technological development (Biotechnology 2) ». Projet : « Transneuronal tracing reveals modular building blocks of the nervous system », (coordinatrice : Dr G. UGOLINI, Laboratoire de Génétique des Virus, Gif-sur-Yvette).

ISRAËL, I. :

— Rotation : Expression chorégraphique. Programme Cognitique « Art et Cognition », (2000-2002).

KAPOULA, Z. :

— Contrat européen EUOKINESIS, coordinateur W. GRAF, QLT-2000-00442.

MCINTYRE, J. :

— « Modèles internes et anticipation sensorimotrice », CNRS : Programme interdisciplinaire cognition et traitement d'information, (2002-2003).

— « Cadres de référence » et « Modèle interne », Contrat financier avec le CNES, (2002-2003).

MILLERET, C. :

— Contrat du programme Cognitique du Ministère de la Recherche « Action » (2002-2003), avec JOUEN, F. (coordinateur) & VITAL-DURANT, F.

— ACI Neurosciences Intégratives et Computationnelles : « Temps et Cerveau ». Pré-projet (2002-2003) avec U.T. EYSEL, Z. KISVARDAY & J. DROULEZ (C. MILLERET : coordinatrice).

WIENER, S.I. :

— Projet Psikharpax « vers la synthèse d'un rat artificiel », programme interdisciplinaire de recherche du CNRS, robotique et entités artificielles — ROBEA.

Thèses et Diplômes

2001

DEA

CHARRON, C., DEA de sciences cognitives, Université Paris VI.

2002

BURGUIÈRE, E., DEA de Sciences Cognitives, Université Paris VI.

MORVAN, C., DEA de Sciences Cognitives, Université Paris VI.

PANAGIOTAKI, P., DEA de Sciences Cognitives, Université Paris XI.

CHAPPUIS, C., DEA de Psychologie, Université Paris VI.

HERBEZ, O., DEA de Sciences Cognitives, Université Paris VI.

KHONSARI, H., DEA de Sciences Cognitives, Université Paris VI.

LAURENS, J., DEA d'Informatique, Université de Marne la Vallée.

HISCHEUR, H., DEA de Physiologie du Mouvement, Université d'Orsay.

Thèses :

GROSBRAS, M.-H. (2001) : Contrôle cortical des saccades volontaires : Études par neuro-imagerie fonctionnelle chez l'homme. Université Paris VI, 17 septembre 2001.

ZUGARO, M. (2001) : Influences des signaux multisensoriels et moteurs dans l'élaboration des réponses des cellules de direction de la tête chez le rat. Université Paris VI, 25 octobre 2001.

WATROBA, L. (2002) : Plasticité de la carte corticale visuelle primaire calleuse du chat adulte : Étude fonctionnelle et mécanismes sous-jacents. Thèse de doctorat, Université Paris VI, 11 janvier 2002.