

Physiologie de la perception et de l'action

M. Alain BERTHOZ, professeur

Généralités

Bases neurales de la décision dans la Perception et le contrôle de l'Action

Cette année, j'ai avancé l'idée que la perception est, en fait, non seulement action simulée mais aussi essentiellement DÉCISION. Percevoir n'est pas seulement combiner, pondérer ; c'est sélectionner ; c'est lever des ambiguïtés ; c'est décider. Percevoir, c'est choisir, dans la masse des informations disponibles, celles qui sont pertinentes par rapport à l'action envisagée. Contrairement aux idées entretenues par certains courants de Psychologie cognitive, j'ai également suggéré que la décision n'est pas un processus apparu seulement chez l'homme, dont le mécanisme dépend du cortex préfrontal. La décision est une propriété fondamentale du système nerveux, déjà présente dans l'organisation de la cellule de Mauthner dont la physiologie a été si complètement et profondément décrite par H. Korn, et qui déclenche un mouvement de fuite lorsque la configuration des activités qu'elle reçoit signifie « danger ».

Le cours de cette année fut donc une esquisse d'une théorie biologique de la décision fondée sur l'idée d'une HIÉRARCHIE DE MÉCANISMES EMBOÎTÉS.

Les précurseurs

Nous avons tout d'abord exposé un bref historique des théories des processus mentaux de la décision telles qu'elles ont été élaborées par des mathématiciens, des économistes et des psychologues. En effet, déjà la correspondance de Pascal et Fermat contenait des discussions sur le *pari*. Or, l'on connaît l'intérêt de Pascal pour cette question puisqu'il propose que l'on fasse le pari que Dieu existe car on ne peut rien perdre à ce pari ; on ne peut que gagner au jeu ! Mais il semble que l'on doive à Jakob Bernouilli (1713) dans *Ars conjectandi* la première expression moderne du fait que la notion de probabilité « est une théorie générale de la décision rationnelle dans des conditions d'incertitude et

pas seulement une mathématisation de la pratique légale » (cité par Daston, 1988). Nous devons à Jakob Bernouilli l'interprétation classique de la probabilité comme un état de l'esprit de l'homme plutôt qu'un état du monde. Mais le mot clé qui fera fortune et est encore à la base de certaines théories modernes, est celui d'*utilité*. Cramer, en 1728, écrit : « le Mathématicien apprécie l'argent en proportion de sa *quantité*, les gens communs en fonction de son *utilité* pour chacun d'entre eux ». Le neveu de Jakob, Daniel Bernouilli, reprend, en 1738, cette idée.

Ce point de vue sur les fondements de la décision nous ramène donc à une théorie de la croyance et de la valeur. Les gens prendraient des décisions en fonction des croyances qu'ils ont de la valeur en fonction de leur but. L'idée d'utilité fut tenace puisque deux cents ans plus tard, en 1947, Von Newman et Morgenstern dans leur ouvrage sur « Theory of Games & Economic Behaviour » (1947) reprennent ces théories et définissent une « fonction d'utilité » qui serait à la base des paris. Ils décrivent à nouveau le comportement de « *l'homo economicus* » comme résultant d'un choix fait pour optimiser l'utilité attendue de la conséquence du choix. En 1954, Leonard Savage étend l'approche de Von Newman et Morgenstern. Il propose, dans son livre *Les Fondations de la Statistique*, que les choix que fait un sujet peuvent être utilisés pour inférer deux fonctions : une « fonction de probabilité subjective » et une « fonction d'utilité ». Savage, en 1954, (anticipé par Ramsey en 1931) parle de « probabilité personnelle » comme degré de croyance.

Ces théories ont profondément influencé les psychologues qui, dans les années 50, s'en sont inspiré pour élaborer des théories de la décision. On peut, aujourd'hui, distinguer — comme le font Hastie et Pennington dans l'ouvrage, paru en 1995, *Decision Making from a Cognitive Perspective* — trois courants principaux de pensée. Nous avons, dans le cours, résumé les principaux concepts qui guident ces courants jusqu'aux travaux récents de l'École de Johnson Laird.

Mais les approches des différentes communautés s'ignorent parfois. Certains utilisent des principes d'inférence bayésienne alors que les chercheurs du domaine de la théorie de la décision ont montré que l'homme viole systématiquement ce genre de probabilité et qu'il est, en fait, un très mauvais parieur faisant de nombreuses erreurs de raisonnement. D'autres utilisent souvent des architectures *sérielles* d'opérations logiques pour représenter le traitement de l'information alors que l'expérimentation de psychologie cognitive a montré que le cerveau de l'homme utilise une bonne part de processus parallèles.

Si l'on suit la distinction, proposée par Marr, de trois niveaux dans les explications possibles sur le fonctionnement cérébral (computationnel, algorithmique, implémentation), on pourrait peut-être dire que les théoriciens de la décision dans les champs d'application, (économie, etc.) préfèrent le niveau computationnel alors que les psychologues cognitivistes préfèrent le niveau algorithmique.

On est parfois frappé par la confiance qu'ont les spécialistes de ces domaines dans leurs modèles. On a l'impression, en économie par exemple, que les théoriciens se fondent sur une série d'axiomes concernant la façon dont fonctionne le cerveau de l'homme et ne remettent pas en cause ces axiomes. En fait, tous ces chercheurs feignent d'ignorer que les décisions sont prises par un cerveau vivant et, en fait, ne s'intéressent pas à la réalité biologique des processus cérébraux réels qui sont à la base des décisions.

Nous avons aussi rappelé les idées de C. Darwin et W. James sur la décision. On trouve déjà, en effet, chez Darwin quelques remarques concernant les relations entre émotion et décision. Dans son ouvrage sur l'expression des visages, Darwin note que lorsqu'elle prend une décision, la personne ferme la bouche et retient son souffle. Il remarque que ceci est également vrai pour un singe qui effectue une tâche simple. En effet, dit Darwin, tout acte *quelque insignifiant qu'il soit*, nécessite toujours, jusqu'à un certain point s'il présente une difficulté, une *décision* préalable.

On attribue à William James l'une des premières tentatives modernes de discussion sur les processus mentaux de la décision. Il distingue cinq principaux types de décision.

Nous avons ensuite, pour offrir un contraste et renouveler la perspective sur cette question complexe, abordé la question de la décision en quelque sorte à l'envers par rapport à ces démarches théoriques, et présenté l'idée, centrale pour notre thèse, que la décision est un processus que l'on trouve dans les modalités les plus élémentaires du fonctionnement du système nerveux central. Nous avons donné l'exemple du crapaud qui dispose de deux circuits neuronaux précâblés, en interaction inhibitrice réciproque, qui lui permettent de décider s'il doit capturer ou fuir un objet en mouvement. Il n'y a pas là, bien sûr, de délibération avant la décision mais je soutiens que ce choix entre deux comportements aussi différents se trouve, au cours de l'évolution, à la base de l'élaboration d'autres mécanismes plus complexes de décision. Le but du cours a donc été de montrer comment s'est construite peu à peu une hiérarchie de mécanismes neuronaux de décision de plus en plus complexes.

La pathologie de la décision

Nous avons résumé des données concernant la pathologie de la décision chez des patients neurologiques, psychiatriques et chez des toxicomanes.

1) La première pathologie que nous ayons considérée, la commissurotomie inter-hémisphérique, supprime les informations transmises par le corps calleux. Elle a été brillamment décrite par Sperry. Les patients ont des difficultés dans certains processus de décision mais J. Sergent a lancé un grand débat sur ce sujet en montrant que certains patients étaient capables de prendre des décisions dans des tâches cognitives de haut niveau. Elle propose qu'en réalité les deux hémisphères

peuvent dialoguer par l'intermédiaire de voies sous-corticales. Ce point est fondamental car il suggère que les traitements cognitifs liés à la décision impliquent des centres sous-corticaux et pas uniquement les hémisphères. Déjà Penfield avait suggéré, en 1950, que la *coordination* entre les aires corticales serait réalisée par des relais thalamiques et non par des voies cortico-corticales. Kornhuber en 1974, puis récemment Glickstein ont rappelé que les aires de Broca et l'aire de Wernicke ont des accès directs aux ganglions de la base et, via le pont, au cervelet. Dans un travail de 1976, Caramazza observa que des sujets porteurs de lésions cérébrales DROITES, mais qui n'étaient pas aphasiques, avaient des difficultés avec des tâches de raisonnement déductif comparant des grandeurs (A est plus grand que B mais plus petit que C).

D'autres données suggèrent des déficits du raisonnement probabiliste chez des sujets ayant des lésions frontales, par exemple répondre à la question « à quelle vitesse des chevaux galopent-ils ? ». D'autres études encore montrent que des patients porteurs de lésions du cortex dorso-latéral font plus d'erreurs dans des réponses à des questions qui leur demandent de donner un prix à des objets que n'en font les patients porteurs de lésions temporales.

Pour lever l'ambiguïté et la confusion de ces données, une équipe de neuro-imagineurs menée par le logicien Osherson, inspirée par les idées de Johnson Laird mais voulant donner un caractère biologique à la question, a récemment réalisé une étude en imagerie PET. Ils notent que les théories normatives distinguent deux sortes de stratégies cognitives probabilistes et déductives et montrent qu'en effet, l'imagerie cérébrale confirme cette distinction.

2) Une deuxième catégorie de troubles de la décision est offerte par les patients présentant des troubles obsessionnels. Deux des formes pathologiques de la prise de décision sont l'obsession et la compulsion.

L'obsession se présente sous la forme d'idées persistantes, de pensées, d'images ou de pulsions qui sont perçues comme involontaires, sans signification ou même répugnantes. Le patient fait un effort pour les supprimer. Les compulsions sont des comportements répétitifs et apparemment finalisés qui sont accomplis selon des règles d'une façon stéréotypée. C'est une combinaison de ces comportements qui est connue sous le nom de désordres obsessionnels — compulsifs.

On doit à Esquirol, en 1839, la première description de cette maladie et il faut se reporter à l'ouvrage de Pierre Janet « Les Obsessions et la Psychasthénie » paru en 1903, pour trouver une description qui fait encore autorité aujourd'hui du syndrome et sa conviction d'une base neurale de la maladie, avis partagé par Tuke et Jackson. Head et ses collaborateurs résument l'influence de la psychanalyse qui écarta pendant plus de 50 ans toute hypothèse sérieuse concernant des bases biologiques au profit de causes purement psychologiques, rompant ainsi la coopération féconde qui avait été établie entre psychiatres et neurologues et sur laquelle j'ai insisté dans l'ouvrage *Leçons sur le corps, le cerveau et l'esprit* que j'ai publié aux Éditions O. Jacob.

Nous nous sommes inspirés d'un travail de Head et de ses collaborateurs réalisé à l'Hôpital psychiatrique de Londres pour décrire ces troubles très particuliers.

Les patients présentant une lenteur obsessionnelle n'avaient pas de déficits dans les tests d'orientation de ligne et les tests purement spatiaux mais ils présentaient des déficits marqués dans les autres tests demandant des changements de règles associés aux problèmes spatiaux qui sont connus comme sensibles aux lésions du lobe frontal.

Une analogie avec des patients parkinsoniens est aussi à relever. Les troubles de ces patients sont très semblables à ceux des patients présentant des lésions du lobe frontal et des ganglions de la base et l'on doit à Laplane (en 1981) la description d'un patient atteint de ce syndrome dont il démontra qu'il avait des lésions des ganglions de la base.

3) Le syndrome de persévération est un autre exemple de difficulté à prendre une décision. Les patients ont du mal à changer d'activité et répètent indéfiniment la même action. Nous avons fait un bref historique de cette pathologie, cité dans un travail récent très intéressant de L. Cohen et S. Dehaene sur la persévération verbale. Ils constatent que la persévération est une propriété fondamentale du système nerveux que l'on retrouve à de nombreux niveaux. Lorsqu'un niveau de traitement neuronal est privé de ses entrées normales accompagnant l'activité en cours, ou un nouveau programme d'action initié par le patient, l'activité persistante n'est pas supprimée par l'action nouvelle et tend à se maintenir. Leur hypothèse est semblable à celle proposée pour le langage par Schwartz (1994) et Dells *et al.* (1997). Ces derniers placent le déficit dans le contexte d'une « compétition à chaque instant entre les éléments passés et futurs du flux verbal ». On retrouve ici des idées semblables à celle que j'ai exposée il y a trois ans et que j'ai rappelée dans mon livre *Le sens du mouvement* concernant les théories de Schmidt pour le contrôle de l'action.

4) Cortex frontal, préfrontal et décision

Une dimension totalement nouvelle a été récemment apportée au problème des bases neurales de la décision par Damasio et Bechara. Leurs découvertes sont résumées dans l'ouvrage paru chez Springer à l'occasion d'un colloque organisé à Paris sur la Neurobiologie de la décision et dans le livre de Damasio *L'Erreur de Descartes* ainsi que dans son livre plus récent sur *La conscience de soi*. Je n'en résumerai ici que quelques aspects.

Dans un travail datant de 1998, Bechara *et al.* ont confirmé une dissociation entre la mémoire de travail et la prise de décision. Ils ont construit deux tâches impliquant pour l'une la mémoire de travail, pour l'autre la nécessité de prendre une décision de jeu. Les sujets présentant une lésion ventro-médiale *antérieure* ont un déficit dans le jeu mais pas dans la mémoire de travail alors que ceux qui ont une lésion *postérieure ventro-médiale* ont un déficit dans les deux tâches. Les sujets ayant une lésion du cortex dorsolatéral *droit* ont un déficit dans la

tâche de mémoire de travail mais pas dans le jeu. Les sujets qui ont une lésion dans le cortex dorsolatéral *gauche* n'ont de déficit dans aucune des deux tâches. Ce résultat est le premier à montrer une double dissociation entre la mémoire de travail et la prise de décision. De plus, il indique une *asymétrie fonctionnelle* importante.

Des données récentes de Rolls *et al.* (1994) montrent aussi que des patients ayant des lésions ventro-médiales frontales font des erreurs dans des tâches de renversement. Les sujets gagnaient des points lorsqu'un stimulus apparaissait sur l'ordinateur mais ne devaient pas répondre à un autre stimulus. Après que les patients aient appris cette différence de réponse, la récompense était « inversée » : le stimulus récompense devenait le stimulus à éviter. (Noter la similarité avec l'antisaccade). Les patients remarquaient souvent l'inversion mais étaient incapables d'y répondre. La persévération des patients à toucher l'écran sur le stimulus, qui était associé à la récompense dans la première série, était très semblable aux réponses que font des singes ayant des lésions du cortex orbito-frontal, et cette difficulté à inverser était très fortement corrélée avec des questionnaires de sociabilité. Rolls en conclut que les déficits chez des patients ayant des lésions orbito-frontales peuvent être considérés comme des déficits émotionnels si l'émotion est définie comme un état induit par des stimuli de récompense ou de punition. Pour Rolls, le cortex orbito-frontal est donc impliqué dans le comportement lorsqu'il est associé à une évaluation de stimuli environnementaux contenant des renforcements.

Une autre hypothèse a été proposée par Plaisted et Sahakian (1997). Leur idée est que le cortex frontal est essentiellement impliqué dans l'inhibition de comportement inapproprié. Ils se fondent sur des données récentes de Dias (1997) qui a montré, chez le singe, que la lésion de l'aire 6 de Brodmann cause un déficit de la sélection attentionnelle alors que la lésion du cortex orbito-frontal cause une perte du contrôle inhibiteur dans le cas où une dimension affective est impliquée. Ils proposent donc, comme Damasio et Rolls, que le cortex orbito-frontal est impliqué dans la composante émotionnelle des comportements mais ici c'est surtout la fonction d'inhibition des comportements inappropriés qui est mise en avant. Cette difficulté rendrait le sujet complètement dépendant de la situation immédiate et de l'émotion attachée et empêcherait toute évaluation d'un plan d'action future.

5) Déficits chez des patients ayant un syndrome de démence fronto-temporelle (DFT)

Ce syndrome complexe a été récemment étudié par le groupe de Roberts et Robbins à Londres. Ces patients présentent une rigidité mentale, une inhabilité à estimer les subtilités du langage, comme l'ironie, et ont des comportements rituels et stéréotypés. Ils ont des déficits dans la capacité de planifier des comportements complexes, y compris des engagements sociaux, ainsi que des déficits dans la capacité d'établir des buts et dans celle de changer de but ou de règles

(« set shifting ») comme ceux qui sont testés par les cartes du test de Wisconsin. Certains de leurs symptômes sont communs avec ceux des désordres de type obsessionnel-compulsif. Les capacités visuo-spatiales de ces patients sont remarquablement conservées.

Rahman a exploré les capacités de certains de ces patients dans un test (modifié par rapport à celui de Damasio) qui maintenait cachées les conditions de gain. Dans ces conditions, il est difficile de savoir si les choix des patients peuvent être modifiés lorsqu'on leur présente une série de possibilités bien définies de gagner une récompense. Les résultats montrent que les patients DFT font des jugements de probabilité corrects mais qu'ils sont incapables d'ajuster les niveaux de leurs paris de façon adéquate. Ils apparaissent comme de véritables preneurs de risques, et leur *temps de délibération* est long, comme chez les patients de Damasio.

6) Déficiences de la décision cognitive chez des patients toxicomanes

La présence de déficits cognitifs liés à la décision, chez des patients parkinsoniens ou ayant des lésions du cortex frontal, suggère qu'un déficit en dopamine pourrait jouer un rôle majeur dans cette pathologie. Un moyen de confirmer cette hypothèse est d'étudier les fonctions cognitives chez des patients toxicomanes, en particulier ceux qui ont consommé des doses importantes d'amphétamine. En effet, l'administration chronique d'amphétamine induit, chez le primate et le rat, des réductions du niveau de dopamine dans le striatum et le cortex préfrontal. Chez l'homme, une telle réduction (ainsi que du niveau de la 5HT) a été montrée dans le striatum et le cortex orbito-frontal à la fois chez les consommateurs d'amphétamine et de cocaïne. Les résultats indiquent que les consommateurs d'amphétamine et/ou d'opium mettent tous plus longtemps pour prédire les conséquences de leurs décisions que les sujets contrôles. Ce temps de délibération accru peut être compatible avec une neuromodulation déficitaire des circuits comprenant les zones ventrales du cortex préfrontal, le striatum ventral, l'amygdale et, peut-être aussi, le noyau accumbens.

Les consommateurs d'amphétamine mais pas les consommateurs d'opiacés ont en commun avec les patients ayant des lésions préfrontales une tendance à choisir les « outcome » les moins probables. Ce déficit était aussi obtenu chez des volontaires ayant absorbé des substances réduisant le tryptophane.

Ces données suggèrent aux auteurs que les mécanismes de la décision cognitive sont particulièrement sensibles à des altérations des systèmes monoaminergiques dans la circuiterie préfrontale et ses structures associées, limbiques et striatales, mentionnées ci-dessus.

7) Une tentative de modélisation du rôle de la dopamine dans les processus de décision

L'ensemble des données de la neuropsychologie et de la pathologie de la décision suggère de nombreux sites possibles pour l'élaboration d'une décision

et montrent surtout que des BOUCLES impliquant le thalamus, les ganglions de la base et le cortex frontal sont impliquées de façon majeure dans des décisions complexes. Nous avons examiné deux modèles publiés récemment, qui cherchent à rendre compte des mécanismes d'action de la dopamine au niveau des relations entre les ganglions de la base et le cortex cérébral, celui de Sejnowski et celui d'Edelman.

Décision et perception

1) La reconnaissance rapide des formes naturelles

L'étude des bases neurales de la perception visuelle nous donne des pistes importantes pour construire une théorie hiérarchique de la décision. En effet, comme l'avait d'ailleurs rappelé D. Parker dans le séminaire qu'il a donné ici, on trouve dans le système visuel des mécanismes remarquables de prise de décision perceptive dès les premiers relais centraux.

Il semble, par exemple, que le cerveau ait en partie résolu le problème du temps et de la complexité qu'exige une décision telle que la reconnaissance d'une forme en construisant, au cours de l'évolution, un répertoire de moyens pour reconnaître les formes naturelles. En effet, dans les premiers relais visuels, c'est-à-dire les aires V1, V2, V3, il existe des traitements très rapides de certaines formes. Nous avons résumé les travaux de Thorpe qui montrent que le cerveau est capable de reconnaître des formes visuelles naturelles (animaux, par exemple) avec des délais très courts (150 millisecondes environ) et les travaux de Seec sur les potentiels évoqués rapides lors de la présentation de visages nouveaux. Nous avons aussi évoqué l'existence, comme dans le cas de la peur, de circuits sous-corticaux très rapides mettant en jeu l'amygdale.

Mais la découverte récente d'influences centrifuges explicitées récemment par Bullier éclaire d'un jour nouveau ces mécanismes. Dans le système visuel formé par V1 et V2, l'information serait rapidement transférée le long de la voie magnocellulaire. Elle parviendrait donc à V2 avant l'information de détail qui est transmise le long de la voie parvocellulaire. L'hypothèse de Bullier est que cette avance (ce « feedforward ») permettrait une action en feedback de V2 sur V1 qui préparerait les neurones de V1 à traiter la forme. Une véritable anticipation de la forme serait ainsi accomplie.

2) L'ambiguïté et la rivalité

L'ambiguïté ou la rivalité perceptive sont des modèles intéressants pour étudier la décision. Parfois, comme pour le cube de Necker ou les figures ambiguës, la même figure est présentée aux deux yeux. La rivalité peut aussi être binoculaire si l'on présente, comme l'ont fait récemment Logothetis et Edelman, deux images différentes à chaque œil. Dans ce cas, le cerveau doit résoudre un problème lié à une double interprétation possible d'une image ou à des messages différents donnés par les deux yeux. La rivalité binoculaire donne lieu à des

perceptions qui peuvent être soit *alternantes*, soit même se traduire par la suppression d'une partie d'un champ visuel comme dans le cas du phénomène du chat du Cheshire.

Nous avons aussi évoqué des formes curieuses de décision mentale : ainsi, lorsqu'il manque des éléments dans le monde visuel, le cerveau effectue une opération de remplissage visuel. Dans d'autres cas, le cerveau résiste à percevoir un changement dans le monde visuel : il décide que le monde est stable alors qu'on en a modifié des parties. Cette résistance au changement a été étudiée par O'Regan. Il est clair, d'après ces travaux, que l'attention est un facteur dominant pour sélectionner les items que nous regardons, et cette sélection, elle-même dépendante de nos intentions et de nos actions, a un rôle essentiel dans les décisions que nous formons sur le monde visuel.

La décision est aussi présente dans toute notre perception du mouvement : l'exemple le plus ancien, qui avait beaucoup intéressé le grand physicien Mach, est celle de la perception du mouvement propre : la «vection» dont nous avons résumé les propriétés dans des cours précédents. Le cerveau doit, en effet, décider si, l'observateur étant immobile, le mouvement du monde visuel est dû au mouvement du monde ou à un mouvement de l'observateur. Cette décision obéit à des règles strictes. Par exemple, lorsque deux parties de l'environnement visuel, l'une proche et l'autre éloignée, sont en mouvement, le cerveau considère toujours que la partie immobile, ou au moins celle qu'il prend comme référence, est celle qui est la plus éloignée.

Ce paradigme de la décision dans la compétition entre deux mouvements possibles est utilisé par les neurophysiologistes. J'ai décrit, les années précédentes, le paradigme d'Andersen qui avait entraîné un singe à détecter la courbure apparente du mouvement de points qui sont disposés sur un cylindre. En effet, ce mouvement, lorsqu'il est montré à l'animal ou à un sujet humain sur un écran plat, peut être interprété par le cerveau soit comme un mouvement concave, soit comme un mouvement convexe. Il utilise le fait que les neurones du cortex pariétal changent de fréquence de décharge en même temps que le singe change de perception (ce qu'il indique en poussant un bouton) pour suggérer que ces neurones seraient impliqués dans la décision, ou du moins seraient informés de la décision perceptive. C'est un paradigme semblable que Newsome et Britten en 1992 furent les premiers à proposer pour l'étude d'une autre discrimination impliquant une décision perceptive : la discrimination entre deux directions de mouvements de nuages de points en compétition sur un écran.

Les neurones dans les aires MT, MST et dans l'aire temporale supérieure polysensorielle ont des activités qui varient avec la décision du singe. Salzman et Newsome suggèrent par des expériences de microstimulation de MT que la décision concernant la direction du pattern est prise par un mécanisme de type «winner takes all» et non par un mécanisme d'addition vectorielle des effets. Newsome et coll. en 1999 ont découvert une remarquable relation entre la

décharge des neurones calculée par une fonction « neurométrique » et la réponse psychométrique du singe. Un autre travail très extensif a été réalisé par Thiele et Hoffman en 1999 sous le titre « Decision related activity in the monkey dorsal visual pathway ». Le paradigme est inspiré de celui de Newsome. Ils ont donc enregistré dans quatre aires appartenant à la hiérarchie visuelle (V3a, MT, MST et STS). Ils ont employé une modification du contraste pour faire varier le nombre des erreurs que faisait le singe.

Leur conclusion est que l'activité était significativement réduite dans toutes ces aires lorsque le singe faisait des erreurs dans le jugement de la direction du mouvement du stimulus dans les directions préférentielles des neurones.

3) Rôle du cortex préfrontal

L'hypothèse d'un rôle du cortex préfrontal dans les processus de décision est liée à l'existence d'une décharge des neurones dans les périodes de délais, dans les tâches dans lesquelles la réponse est retardée et donne lieu à une élaboration cognitive. L'interprétation de cette activité varie pendant les délais.

On doit à Fuster — qui a été parmi les premiers à l'étudier dans le cortex préfrontal — de supposer qu'elle est liée à la mémoire de travail, hypothèse reprise par Goldman et Rakic dans leur travail avec Funahashi, par exemple. Elle a été également trouvée dans le cortex pariétal par Gnadt et Andersen, aussi dans le colliculus. Une autre interprétation est qu'elle serait liée à « l'intention motrice » et Snyder et coll. en 1997 ont présenté des données dans ce sens.

Une autre interprétation lui attribue un rôle dans la « suppression de mouvements non désirés ». On doit cette hypothèse à Hikosaka et Wurtz. Dans leur travail sur les ganglions de la base ou dans le noyau caudé par exemple, ils ont montré que ce type d'activité existe.

Enfin, Gottlieb et Goldberg, en 1998, lient la décharge pendant le délai à « l'attention à des éléments saillants » (salient features) dans la scène visuelle. Zang en 1997 et Riehle, également en 1997, ont fait une suggestion intéressante : suivant qu'un neurone se situe plutôt du côté moteur que du côté sensoriel, si le neurone est principalement engagé dans la construction d'une réponse motrice, il répondra différemment lorsque la réponse comportementale sera différente. Mais, s'il répond différemment alors que le comportement est le même et l'introduction différente, cela peut nous renseigner.

Kim et Shadlen introduisirent une modification au paradigme original de Newsome de discrimination de direction de mouvement d'un nuage de points. Ils ont proposé un modèle fondé sur la théorie de la détection de signal qui suppose que les neurones du cortex préfrontal reçoivent les informations de deux populations de neurones de MT qui signalent le mouvement dans, par exemple, deux directions opposées. C'est la pondération des actions des neurones de MT sur les neurones du cortex préfrontal qui déterminera une décision du genre « winner takes all ».

La décision motrice

Dans ce qui précède, nous avons considéré la décision du point de vue de la perception. Toutefois, il est intéressant de considérer aussi les processus de décision dans le contrôle de l'action. La complexité de ce problème peut être illustrée en prenant comme exemple un des mouvements les plus simples et qui, en même temps, reflète aussi bien les processus moteurs les plus élémentaires que les processus cognitifs les plus élaborés : la saccade oculaire. Les mouvements du regard font actuellement l'objet de nombreux travaux et le choix d'un trajet dans l'exploration visuelle, qui a été étudié en premier par Yarbus dans les années 60, est un exemple intéressant de processus de décision. Dans le cours de cette année, j'ai examiné en détail ce mécanisme et ai proposé une théorie hiérarchique du contrôle du regard. Comme cette théorie a été déjà exposée dans mon ouvrage *Le Sens du Mouvement* et dans un article de *Cognitive Brain Research*, je ne résumerai pas ici cette partie du cours.

1) La suppression du mouvement

Décider de faire un mouvement c'est aussi décider de ne pas en faire d'autres. Les conceptions modernes du fonctionnement des systèmes de contrôle du mouvement admettent que le cerveau dispose d'un répertoire de mouvements, d'actions, appris ou innés et que la commande d'un mouvement est autant sélection, suppression de mouvements non désirés que construction du mouvement que l'on exécute. L'étude des mécanismes de suppression du mouvement est donc une partie fondamentale de toute théorie de la décision motrice. On sait d'ailleurs depuis longtemps que dans la moelle, l'excitation produite par la commande motrice est souvent précédée d'une inhibition, sur la fonction de laquelle on a longtemps discuté.

a) Bases neurales chez l'homme

On doit à Sasaki et Gemba, dans les années 80, certaines des premières expériences sur le rôle du cortex préfrontal dans la suppression du mouvement. Ces auteurs ont découvert, par enregistrement EEG, un signal de suppression d'action (NO-GO potential) dans des tâches où le singe devait faire, à un son ou une couleur, une réponse manuelle ou retenir son geste de façon discriminante, réponse dont ils ont examiné la localisation chez l'homme grâce à des expériences pionnières utilisant la magnétoencéphalographie (MEG).

Une étude récente de Kiefer et coll. (1998) apporte quelques informations supplémentaires sur l'organisation temporelle des activations cérébrales pendant l'inhibition d'une réponse motrice. Les résultats montrent qu'à environ 260 msec, l'effet de l'inhibition était clair dans les régions préfrontales inférieures ; plus tard, entre 300 et 600 msec, un potentiel évoqué lié à la suppression était trouvé dans la région fronto-centrale gauche, qui différait clairement d'un effet de la difficulté de la tâche, donc d'un effet attentionnel possible. L'analyse de source

indique une source dans le cortex préfrontal et le cingulum antérieur dont le rôle dans les processus de décision a été largement documenté.

Un autre exemple de travaux récents sur cette question est donné par l'observation faite par Hoshiyama et coll. en 1997. Ces auteurs ont étudié les changements des potentiels moteurs évoqués dans la main par stimulation intracrânienne magnétique (TMS) de la région du cortex moteur chez l'homme sain. Ils ont observé une inhibition dans la voie pyramidale après un signal de NO-GO qui ne dépendait pas du groupe musculaire impliqué et qui n'avait donc aucun rapport avec les mécanismes réciproques d'inhibition dans la moelle. Ils attribuent cette inhibition à un mécanisme qui aurait son origine dans les structures du cortex préfrontal qui contrôlent la suppression de l'action.

On voit, à l'évidence, que ces méthodes ne permettent pas encore d'atteindre le cœur même des processus neuronaux qui sous-tendent la suppression de l'action. Seuls les enregistrements de neurones chez le singe peuvent apporter les réponses nécessaires. Donnons donc maintenant quelques exemples de travaux récents sur ce sujet.

b) Bases neurales chez le singe

En 1994, Sakagami et Niki ont apporté de nouvelles données concernant l'implication du cortex préfrontal inférieur dans des tâches de suppression. Ils ont découvert une grande différence de décharge entre le cas où l'animal donne une réponse positive et déclenche l'action (GO), et le cas où la réponse est négative (NO-GO). Ces données ne démontrent pas que ces neurones sont engagés dans la suppression mais suggèrent qu'ils participent au processus d'analyse et de mémorisation des propriétés de la cible qui conduit à la décision d'appuyer ou de ne pas appuyer sur un levier. Un travail récent de Sakagami et Tsutsui a insisté sur le caractère hiérarchique de l'organisation des décisions dans le cortex préfrontal du primate. Ils ont enregistré l'activité de neurones du cortex préfrontal pendant que le singe observait des spots lumineux et devait prendre une décision de répondre en fonction soit de la couleur, soit du mouvement des points lumineux. Ils ont trouvé des neurones qui répondaient de façon différentielle soit aux changements de couleur, soit aux changements de mouvements, et d'autres qui montraient cette activité différentielle à la fois lors de changements de couleur et de mouvement.

Les ganglions de la base jouent certainement un rôle essentiel dans la décision, et en particulier dans la suppression de mouvements non désirés. Des circuits séparés ont été identifiés qui sous-tendent des fonctions différentes liées au contrôle du regard, de la motricité des membres, du système limbique et des fonctions associatives. Si cette distinction est vraie, on doit alors trouver dans le striatum deux populations de neurones qui seront respectivement stimulées pendant l'activation ou la suppression du mouvement. C'est en effet ce qu'ont trouvé certains auteurs comme Apicella en donnant au singe des tâches de GO/NO-GO.

En 1997, Inase, Li et Tanji ont examiné des neurones du putamen pendant une tâche de GO/NO-GO avec des délais semblables à ceux des tâches décrites ci-dessus. Ils ont constaté que plus de la moitié des neurones du putamen étaient activés spécifiquement pour la tâche de GO/NO-GO alors que le reste était activé pendant les deux tâches. La situation dans ces noyaux est donc beaucoup plus complexe qu'aurait pu le faire croire une simple dichotomie et il faudra encore travailler pour comprendre les mécanismes de la ségrégation fonctionnelle dans ces structures.

La décision dans les conflits perceptifs

Nous avons ensuite évoqué le problème de la résolution de conflits sensoriels. Lorsque les informations données par les sens sont en conflit, le cerveau doit décider quelle est la plus vraisemblable des interprétations offertes. Nous avons déjà vu que ce problème de choix se pose dans le cas de la vection où le cerveau doit décider si c'est le sujet qui bouge ou si c'est le monde. Ici, il doit attribuer une crédibilité plus grande à un sens.

De nombreux modèles ont été proposés pour décrire la fusion d'informations sensorielles. Nous en avons examiné plusieurs dans les cours des années précédentes. Nous avons, cette année, fait une critique de ces modèles qui, pour la plupart, contiennent des opérateurs qui effectuent une *pondération* des données de la vision et des autres sens. Nous avons proposé l'idée qu'il faut élaborer des modèles de préférence, de choix de bascule (« switching » plutôt que « weighing ») car aucun des modèles actuels ne prend en compte la décision perceptive. Or, nous avons obtenu au laboratoire des résultats, dans des expériences de conflit lors de tâches de navigation, qui suggèrent que le cerveau attribue de façon discrète plus de crédibilité à la vision qu'aux informations somato-sensorielles dans le cas d'un conflit.

Nous avons pourtant trouvé dans la littérature récente une tentative intéressante que nous avons résumée. Il s'agit du modèle proposé par Mergner qui propose de revoir les modèles existants en tenant compte de facteurs cognitifs qui peuvent orienter l'interprétation que fera le cerveau devant un conflit perceptif. Il propose deux types de facteurs : a) interprétation inconsciente ; b) connaissance abstraite. Il considère comme point de départ de son raisonnement la « vection », et en particulier l'illusion du train : lorsqu'un passager, assis dans le train dans une gare, voit le train voisin démarrer, il interprète souvent le mouvement visuel comme dû au mouvement de son propre train. Mais lorsqu'il réalise qu'il n'y a pas de vibrations, etc., il bascule vers l'interprétation, plus réaliste, de l'immobilité de son train et du départ de l'autre. Autrement dit, la cognition intervient en permanence pour vérifier et décider lorsqu'il y a une perception ambiguë. Mergner propose alors un modèle qui tient compte de cette intervention de la cognition.

Décision et émotion

Le dernier cours de cette série a abordé le problème du rôle de l'émotion dans les processus de décision. Nous avons déjà vu plus haut les expériences et les théories récentes de Damasio. Mais ce ne sont pas les seuls travaux qui ont considéré le rôle de l'émotion dans la décision. Il y a longtemps que les psychologues spécialistes de la théorie du risque ont reconnu le rôle de l'émotion ou de l'affect dans les processus de décision. J'en donnerai un exemple aujourd'hui avec ce que Barbara Mellers appelle « Decision affect theory » en juxtaposant simplement ces trois mots. Sa théorie est résumée par la formule suivante :

$$Ra = a[ua + g(ua - ub)(1 - sa)] + b$$

où a et b sont des coefficients linéaires d'une fonction de jugement liant un sentiment émotionnel à une réponse ; sa est la probabilité subjective du résultat a ; la fonction g est la fonction de déception les utilités des résultats obtenus et non obtenus et reflète la comparaison entre ce qui s'est passé et ce qui aurait pu se passer si le monde avait été différent. La fonction est pondérée par $1 - sa$, la probabilité que quelque chose d'autre soit arrivée.

Cette théorie a été contestée par une étude expérimentale montrant qu'en réalité les émotions ressenties par des agents n'ont rien à voir avec la réelle efficacité de leurs prédictions en terme de résultat (utilités). Les émotions sont accrues par la surprise, et le même résultat peut être ressenti comme plaisant ou non suivant le contexte, etc. Autrement dit, la théorie ne peut absolument pas expliquer le vécu émotionnel.

Pour comprendre le rôle de l'émotion dans les processus de décision, il nous faut donc une fois de plus nous retourner vers la physiologie. Il y a encore dix ans, très peu de travaux étaient consacrés aux bases neurales des émotions et nous connaissons tous les messages répétés de Jean-Didier Vincent qui nous encourageait à explorer la « Biologie des Passions » et les aspects neurochimiques des émotions.

A. B.

SÉMINAIRES

13 janvier : Andrew PARKER, Université d'Oxford (UK).
Cortical mechanisms of decision in visual perception.

20 janvier : Bernard RENAULT, LENA, Hôpital de la Salpêtrière.
Dynamique de l'activité cérébrale dans les processus décisionnels chez l'homme.

27 janvier : Nikos LOGOTHETIS, Institut Max Planck, Tübingen (Allemagne).
Perceptual multistability : Psychophysics and Physiology.

3 février : Paolo CRENNÀ, Université de Trieste (Italie).

Decision process for activation of voluntary control of movement during locomotion.

24 février : Olivier HOUDÉ, Université Paris I.

Inhibition et développement cognitif : exemples du jugement numérique et du raisonnement logique.

2 mars : Léon TREMBLAY, INSERM, Paris.

Bases neurales de la préférence : contribution des ganglions de la base.

9 mars : Tim SHALLICE, University College, Londres (G.-B.).

Neuropsychology of decision.

ACTIVITÉ DU LABORATOIRE

(UMR CNRS/Collège de France C9950)

I. PSYCHOPHYSIQUE DE LA VISION ET DU MOUVEMENT

1. PERCEPTION VISUELLE DES FORMES ET DU MOUVEMENT

V. CORNILLEAU-PERÈS, J. DROULEZ, I. LAMOURET, A.L. PARADIS, M. WEXLER.

En collaboration avec D. LEBIHAN (CEA, Orsay), Th. VIÉVILLE (INRIA, Sophia-Antipolis), C. LOONG FAH (NUS, Singapour)

1.1. Intégration spatiale et sélection dans la perception du mouvement

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

1.2. Étude de l'intégration d'indices statiques et dynamiques dans la perception de l'orientation des plans (En collaboration avec la Société Essilor)

Dans le cadre de cette collaboration, nous étudions l'influence de perturbations optiques sur la perception de l'orientation des plans dans l'espace. Différents indices monoculaires sont utilisés : indices statiques de texture et de perspective, et parallaxe de mouvement. Ces indices peuvent être congruents ou non (dans ce dernier cas les orientations spécifiées par les différents indices sont différentes). À la suite des résultats obtenus en comparant la perception de la courbure des surfaces en petit et grand champs, nous avons émis l'hypothèse que la parallaxe de mouvement joue un rôle prépondérant en champ large. En particulier, si la rigidité des objets de l'environnement représente une contrainte dominante pour le système visuel en champ large, alors la parallaxe de mouvement devrait représenter l'indice dominant de profondeur en cas de conflit avec des indices statiques. Nos derniers résultats infirment cependant ces hypothèses. En effet, en cas de conflit, les indices statiques sont utilisés de façon prédominante pour la perception des plans inclinés. Ce résultat nous conduit à prendre en compte de façon privilégiée les indices statiques dans l'étude des perturbations de la perception 3D en présence de corrections optiques. Nous avons développé un modèle mathématique permettant d'estimer l'orientation locale du plan tangent à une surface définie par une grille régulière. Ce modèle permet de prédire les effets statiques d'une distorsion optique et nous avons obtenu une bonne corrélation entre les prédictions du modèle et les données psychophysiques.

1.3. Perception de l'orientation des surfaces

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

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

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

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

Ce travail se situe dans le cadre d'une collaboration avec le Service Hospitalier Frédéric Joliot (SHFJ) du CEA à Orsay. Son but est d'élucider les bases corticales de l'analyse du mouvement visuel et de son utilisation dans la perception des formes. Une 1^{re} étude de groupe portant sur 9 sujets sains nous a permis de situer les aires corticales activées par :

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

Les 3 types de mouvements produisent des activations similaires dans le complexe MT (V5) bilatéral et dans le cortex visuel primaire. Le gyrus occipital supérieur (V3 dorsale) et la jonction pariéto-occipitale sont plus activés lors de la présentation d'un mouvement cohérent. Enfin, la jonction occipito-temporale semble jouer un rôle spécifique dans la perception des formes 3D à partir du mouvement (Paradis *et al.*, 2000).

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

1.5. Étude de la perception de grandeurs spatiales absolues

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

2. UNITÉ PERCEPTIVE ET LIAGE DYNAMIQUE DE TRAITS

J. LORENCEAU, D. ALAIS, P. SERIES, S. GEORGES. En collaboration avec Y. FRÉGNAC (Institut Alfred Fessard, Gif-sur-Yvette), M. SHIFFRAR (Rutgers University, USA), L. STONE (NASA, USA), A. GIERSCH (Strasbourg), Y. BURNOD, J.C. SAUCET et J.F. LE GARGASSON (INSERM-Progrès), J.S. LIENARD, P. TARROUX, K. O'REGAN (GIS)

Note : Jean Lorenceau a quitté le LPPA en janvier 2000 pour diriger une équipe de recherche en psychophysique au sein du Laboratoire d'Yves Frégnac. Sont présentés ici les travaux effectués avant son départ.

2.1. *Problématique*

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

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

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

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

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

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

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

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

En psychophysique, (S. Georges, D. Alais) la dynamique de propagation au sein de la connectivité latérale est étudiée avec un paradigme de mouvement apparent. La discrimination de vitesse est prise comme indice reflétant les caractéristiques temporelles de la propagation d'activité. On montre que la vitesse perçue d'éléments colinéaires à la trajectoire du mouvement paraît plus rapide

que les mêmes éléments placés orthogonalement à cette même trajectoire, que celle-ci soit rectiligne ou curvilinéaire. Un modèle à deux étages, fondé sur nos données électrophysiologiques est proposé (P. Sériès) : À un premier étage (V1), l'activité latérale induite par un premier stimulus module l'excitabilité de neurones voisins sensible à des caractéristiques similaires. Les variations de latence des réponses neuronales dues à la modulation latérale sont utilisées à un deuxième étage (MT) pour extraire la vitesse du mouvement. Les biais de réponse de modèle simulent précisément les données psychophysiques.

2.4. Stratégies oculomotrices et cohérence perceptive

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

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

2.5. Psychopharmacologie du liage perceptif

L'hypothèse que les processus de segmentation d'une scène visuelle en éléments indépendants dépendent de processus inhibiteurs impliquant le GABA comme médiateur neurochimique a été testée expérimentalement au Laboratoire

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

2.6. Imagerie Cérébrale et connectivité horizontale

Ses études préliminaires suggèrent que la connectivité cortico-corticale pourrait être utilisée par des patients atteints de Dégénérescence Maculaire Liée à l'Âge (500 000 patients atteints de DMLA en France) qui présentent des capacités de complétion perceptive dans la zone lésée. Un projet de recherche, (collaboration avec J.F. Legargasson, A.C. Saucet, Y. Frégnac, contrat INSERM-« Progrès »), vise à établir une cartographie fine de la connectivité cortico-corticale chez l'homme et l'animal, en utilisant de façon coordonnée des méthodes d'imagerie cérébrale (IRMf), des études psychophysiques et des méthodes d'imagerie synaptique (dans les aires striées chez le chat adulte). Ces données seront utilisées pour la mise au point de protocoles expérimentaux qui seront ensuite utilisés chez des patients DMLA, de façon à évaluer dans quelle mesure cette connectivité est utilisée chez ces patients pour « améliorer » leur vision dans la région maculaire. Nous prévoyons d'utiliser des ensembles dynamiques de fonctions de Gabor orientées pour déterminer le rôle fonctionnel, la topologie et la dynamique des connexions horizontales dans les aires visuelles primaires.

Une étude clinique sur une population de patients schizophrènes (collaboration avec C. Bourdet, R. Brugières, P. Cognitique) est conduite pour identifier la contribution et le déficit éventuel de facteurs cognitifs dans des tâches de liage perceptif. Une première étude montre l'existence d'une moindre sensibilité à la familiarité des stimuli dans la population schizophrène. Une étude en IRMf est en préparation.

2.7. Modélisation

L'ensemble de ces données est utilisé pour une modélisation informatique du cortex visuel primaire. Le modèle utilise des neurones artificiels « à spike » fortement interconnectés dont l'activité est étudiée en fonction des dimensions caractéristiques de stimuli contextuels placés dans la périphérie de leur champ

récepteur. Le modèle simule la dynamique des activités corticales observées dans des situations qui produisent des biais perceptifs, permettant ainsi de proposer un cadre explicatif homogène aux phénomènes physiologiques et perceptifs impliqués dans l'extraction de contours visuels.

Au travers d'une collaboration avec J.S. Liénard, P. Tarroux et K. O' Regan, (contrat GIS « Sciences de la cognition », nous étudions la modélisation de mécanismes de vision active.

3. CONTRÔLE DYNAMIQUE DU MOUVEMENT

J. DROULEZ, S. HANNETON. En collaboration avec A. BERTHOZ (LPPA), J.J. SLOTINE (MIT, Boston) et R. ZAPATA (LIRMM, Montpellier)

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

À l'aide du dispositif Robotop — un manche à balai robotisé, développé par Matra dans le cadre des expérimentations spatiales — nous avons étudié la contribution du retour d'effort (informations haptiques) et des indices visuels permettant une anticipation dans une tâche de poursuite visuo-manuelle nécessitant le contrôle des mouvements d'un objet possédant une dynamique propre. Cette étude nous a permis de mettre en évidence un couplage positif entre l'anticipation et l'utilisation du retour d'effort par les sujets, couplage qui nous semble en faveur de l'existence de modèles internes prédictifs de la dynamique de l'objet manipulé. L'étude des stratégies de contrôle des sujets a montré que deux schémas de commande semblent coexister : un système de poursuite lente produisant une commande intégrant une grande partie des propriétés dynamiques de l'objet manipulé et un système de corrections rapides, de type balistique, dont le déclenchement se ferait sous le contrôle d'une variable composite, combinaison de l'erreur visuelle et de ses dérivées successives. Ces conclusions sont en faveur d'une analogie très forte avec le contrôle des mouvements des yeux et trouvent un support théorique appréciable dans la théorie du contrôle des systèmes non linéaires par surface glissante (sliding control). Dans ce cadre, le rôle des mouvements stéréotypés de type saccadique serait d'assurer la stabilité du contrôle malgré les imprécisions de la représentation interne de la dynamique.

3.2. *Contrôles prédictifs et adaptatifs de systèmes dynamiques*

Pour les organismes polyarticulés, et en particulier pour les vertébrés supérieurs, chaque mouvement, même le plus simple, nécessite en fait l'accomplissement de transformations spatiales et temporelles complexes nécessaires à l'élaboration des commandes motrices par le système nerveux central. Cette commande ne peut en effet être réalisée à partir d'automatismes de contrôle simples (servocontrôles) du fait des nombreuses sources de non-linéarités présentes dans la structure même des membres, en particulier dans le fonctionnement de ces moteurs élastiques que sont les muscles. Un grand nombre d'auteurs ont émis l'hypothèse que la maîtrise de cette dynamique complexe du corps requiert

l'existence de modèles internes adaptatifs intégrant une connaissance suffisante des propriétés dynamiques des membres. Nous étudions au laboratoire des architectures neuronales formelles capables d'intégrer ces propriétés dynamiques et des schémas de contrôle dans lesquels elles pourraient s'intégrer. Nous avons comparé deux architectures neuronales formelles capables d'apprendre la dynamique inverse ou directe de modèles dynamiques simplifiés du bras, à l'aide d'algorithmes d'apprentissage simples et surtout locaux, n'impliquant pas en particulier de rétropropagation complexe de l'information. L'application du principe de la mémoire dynamique, proposé initialement pour les mouvements oculaires, au contrôle des mouvements du bras, nous a conduits à proposer un premier modèle associant une seule couche de neurones semi-linéaires formels (neurones formels classiques) capables d'apprendre une transformation linéaire locale. Le second modèle suit une approche très différente. Il suppose que certaines structures neuronales ou même certains neurones sont capables de coder une transformation non linéaire. Ce modèle est constitué d'une couche unique d'automates stochastiques capables de mémoriser un petit nombre de valeurs et possédant un champ récepteur limité. Les propriétés de convergence d'assemblées de telles tables de mémoire leur donnent la capacité d'apprendre très simplement et très rapidement des transformations sensorimotrices complexes et notamment de contrôler des objets possédant une dynamique au caractère non linéaire très marqué.

3.3. Applications de la mémoire dynamique à la navigation

Récemment, plusieurs modèles s'inspirant du principe de la mémoire dynamique ont été proposés pour rendre compte de certaines propriétés des cellules de lieu et des cellules indiquant la direction de la tête, ainsi que de leur rôle dans les processus de navigation. Dans le cadre d'un réseau soutenu par le programme GIS Sciences de la Cognition, nous développons ce modèle pour, d'une part l'intégrer au système de navigation d'un robot mobile autonome, d'autre part tirer parti des capacités prédictives de ce modèle pour lui permettre d'anticiper les obstacles et/ou la direction à prendre pour rejoindre un but sans requérir une représentation explicite de l'environnement (Zapata *et al.*, 2000).

4. PERCEPTION VISUELLE 3D ET ANALYSE DU FLUX OPTIQUE

Ce projet est une collaboration entre le LPPA et la National University of Singapore (Department of Electrical Engineering et Singapore Eye Research Institute). Il implique également 2 autres institutions singapouriennes (le Centre d'Optométrie et le National University Hospital).

Participants :

NUS :

Dr CHEONG LOONG Fah (Assistant Professor, Department of Electrical Engineering NUS),

PEH Chin Hwee (Research Engineer, Department of Electrical Engineering NUS)

ZHONG Hui Ying (Master student, Department of Electrical Engineering, NUS)

Dr NOOR Shabana (PhD student, Ophthalmology Department, NUS)

CNRS :

Dr Valérie CORNILLEAU-PÉRÈS (Chargé de recherche CNRS et chercheur adjoint au SERI),

Dr Jacques DROULEZ (Directeur de recherche CNRS, LPPA), Dr Francesco PANERAI (Post-doc, LPPA).

Ce projet vise à combiner l'expertise en modélisation et psychophysique du LPPA, et l'approche computationnelle développée en vision par ordinateur au Département EE de NUS.

Un poste expérimental de stimulation visuelle grand champ a été installé au Singapore Eye Research Institute. Les programmes de stimulation visuelle ont été développés et ont servi dans 2 programmes expérimentaux et théoriques décrits ci-dessous. Un nouveau système de mesure des mouvements de tête a été développé. Six étudiants de l'Université de Singapour et 12 de l'Institut Polytechnique de Singapour ont participé à ce projet.

4.1. Système de visualisation grand-champ et mesure des mouvements de tête

4.1.1 Génération de stimuli 3D grand-champ pour l'expérimentation psychophysique

Nous avons développé un logiciel permettant de générer des stimuli 3D complexes, représentant des environnements visuels en mouvement, ou vus par un observateur en mouvement. Ces stimuli simulent la parallaxe de mouvement produite par un déplacement 3D, et servent d'outil pour quantifier la précision avec laquelle un sujet perçoit les formes 3D. En particulier le sujet peut ajuster un pointeur graphique 3D pour indiquer l'orientation perçue d'une surface. Les stimuli ainsi générés représentent des ensembles de points antialiasés répartis sur des surfaces 3D. Les performances graphiques ont été mesurées (en terme de temps de génération) et optimisées.

4.1.2 Module de mesure des mouvements de tête

Un système de mesure des mouvements de tête en temps réel a été conçu et fabriqué au Singapore Eye Research Institute. Il est composé d'un pointeur-digitaliseur 3D à haute précision, d'un casque d'attache du digitaliseur et d'un module de calibration 3D. Cet équipement doit permettre l'acquisition de la position 3D d'un point de la tête (situé près de l'œil) à une cadence de 1kHz, avec une erreur inférieure au mm. La calibration de ce poste est en cours.

4.2. Étude de la perception de la pente d'une surface pour les stimuli à 2 vues : théorie et psychophysique

L'approche théorique que nous avons développée montre que la perception de la pente d'un plan repose sur l'utilisation de dérivées secondes de la vitesse rétinienne, et prédit que 2 vues d'un objet en rotation autour d'un axe frontoparallèle devrait permettre la perception de la pente en champ large mais non en champ étroit.

Chez 6 sujets, nous avons mesuré la pente perçue d'un plan en mouvement. Nos résultats montrent que la pente perçue est corrélée avec la pente simulée en grand champ (60 deg d'angle visuel) pour 3 sujets, mais pour aucun sujet en petit champ (8 deg). Pour 4 sujets la pente perçue est plus proche de la pente simulée lorsque le champ est large plutôt qu'étroit. Pour tous les sujets, le facteur prépondérant est la vitesse apparente des points de l'image. Ces résultats confirment donc notre approche théorique et nous permettent d'aborder l'étude de la perception de l'orientation des surfaces (pente et inclinaison) en champ large.

4.3. Perception de l'inclinaison d'une surface en mouvement : théorie et psychophysique

Dans une étude précédente, nous avons montré que l'angle W entre le mouvement (plus précisément la composante de translation frontale) et la normale à la surface est un facteur critique pour la perception de l'inclinaison (direction de la normale dans le plan frontoparallèle) en petit champ, et dans une moindre mesure en grand champ. Cependant cette expérience avait été réalisée pour des séquences comportant 70 vues, où des informations d'accélération sont disponibles (en sus des informations de vitesse). Ici nous avons mesuré l'inclinaison perçue dans des séquences de 2 vues, chez 9 sujets. Nous avons modélisé leurs réponses par des courbes de Laplace. Nos résultats démontrent une tendance à indiquer l'inclinaison, soit selon l'inclinaison simulée, soit selon la direction de translation frontale en petit champ (Zhong *et al.*, 2000). Ces résultats confirment notre expérience précédente et remettent en question plusieurs de nos hypothèses théoriques.

4.4. Mesures des oscillations posturales chez les sujets normaux, avec et sans vision

Les oscillations posturales sont habituellement quantifiées par la mesure des mouvements du centre de pression (CDP) des pieds. Puisque la stabilisation de la tête est critique pour le maintien de la posture, nous avons testé si la mesure des oscillations de la tête permet une mesure plus précise des effets de la vision sur la posture. Au National University Hospital de Singapour nous avons mesuré les réponses posturales de 8 sujets, avec les yeux ouverts ou fermés, en enregistrant leur centre de pression sur une plate forme de force (échantillonnage à 100 Hz) et leurs mouvements de tête grâce à un système de mesure 3D de la

position d'un marqueur placé sur le front du sujet (échantillonnage à 50 Hz). Nos résultats montrent que les trajectoires du CDP et de la tête sont similaires en amplitude, direction et phase, avec une plus forte représentation des hautes fréquences pour la trajectoire du CDP. La vitesse de tête (antéro- postérieure ou latérale) varie entre 2,1 et 17,6 mm/s, et est significativement inférieure à la vitesse du CDP (différence moyenne 1,25 mm/s). Les quotients de Romberg varient entre 1,2 et 1,9 (tête) et 1,2 et 1,6 (CDP). Leur différence (entre tête et CDP) est en général inférieure à 0,1, sauf pour 4 sujets et les mouvements antéro-postérieurs. Ainsi, nos résultats montrent que la réduction des oscillations posturales par la vision peut être étudiée aussi précisément par l'analyse du CDP ou des mouvements de la tête (Noor *et al.*, 2000).

II. MÉCANISMES NEUROPHYSIOLOGIQUES DE LA COORDINATION DES MOUVEMENTS DES YEUX DANS L'ESPACE NATUREL 3D

1. ÉTUDE OCULOMOTRICE DE LA MÉMOIRE SPATIALE 3D : DISPARITÉS VERTICALES ET CONTRÔLE DES MOUVEMENTS VERTICAUX DU REGARD

S. PARIS-DONNET (CIFRE PEUGEOT-CITROËN, Vélizy), Z. KAPOULA, M.P. BUCCI.
En collaboration avec G. DAUNYS (Université de Siauliai, Lituanie).

Cet axe de recherche, centré sur les saccades guidées par la mémoire, est à la charnière de la psychologie cognitive et de la physiologie. Le paradigme des saccades guidées par la mémoire, employé par des nombreux autres chercheurs, est un outil idéal pour l'étude de la mémoire spatiale et de l'attention. L'originalité de notre approche consiste à étudier la saccade guidée par la mémoire d'une cible rendue disparate pour les deux yeux. Rappelons que la disparité binoculaire visuelle est l'un des indices principaux de la profondeur. Ainsi, ce paradigme nous permet-il de simuler la mémoire spatiale 3D. La valeur écologique du paradigme est expliquée : l'action d'orientation du regard vers un objet dans l'espace 3D est rarement déterminée uniquement par l'information visuelle immédiate ; le plus souvent, cette information se combine avec des informations visuelles stockées en mémoire dans une représentation interne de l'espace. Cela permet de programmer des mouvements rapides et précis du regard dans l'espace 3D. Ainsi, notre paradigme du laboratoire fait appel à des mécanismes physiologiques naturels.

Saccades verticales vers des cibles mémorisées verticalement disparates. Dans des conditions naturelles, des disparités verticales existent en vision proche et en positions obliques du regard (l'angle des cibles étant plus grand pour l'œil devant lequel les cibles sont alignées). Des disparités verticales peuvent également être employées par le système nerveux central pour la perception de la profondeur bien que ceci reste controversé (voir ouvrage de Howard & Rogers, Binocular Vision 1995). Un mauvais alignement vertical des yeux provoquera une disparité binoculaire verticale particulièrement néfaste pour la vision. L'ali-

nement en verticalité des axes visuels repose, sans doute, sur les connexions neuro-anatomiques mais les mécanismes d'apprentissage opérant plus ou moins rapidement sont également d'une importance capitale.

L'étude réalisée cette année examine l'apprentissage oculomoteur fondé sur la mémoire d'une disparité verticale, en utilisant la méthode très précise du champ électromagnétique/lentilles de contact (Robinson, 1963). Mais ce qui est plus important, c'est que l'étude concerne exclusivement les saccades vers le champ visuel bas. Huit sujets emmétropes ayant une bonne vision binoculaire ont participé à cette étude. Ils portaient un verre grossissant afocal (de 8 %) devant leur œil dominant. À chaque essai, ils fixaient un point central pendant 500 ms ; un autre point cible était flashé brièvement (100 ms) en une position aléatoire de 5, 10 ou 15 deg située dans le champ visuel bas. À cause du verre grossissant, la cible était vue plus basse par un œil (disparité verticale). Les sujets étaient instruits de continuer à fixer le point central pendant une seconde. Après ce délai de mémorisation, le point central s'éteignait, et en totale obscurité, le sujet devait effectuer une saccade la plus précise possible vers la position où le point-cible était apparu auparavant. Ce paradigme a été effectué pendant 15 minutes (période d'entraînement). Avant et après cette période, le sujet a réalisé la même tâche pendant 2 mn mais, cette fois, l'œil sans verre grossissant était couvert (vision monoculaire, pas de disparité). L'effet de la période d'entraînement est évalué en comparant la coordination binoculaire des saccades verticales avant, durant, et après l'entraînement.

Chez quatre des huit sujets, nous avons observé un changement progressif pendant l'entraînement : la saccade devenait plus ample à l'œil qui avait vu la cible à mémoriser plus bas. La non-conjugaison verticale de la saccade verticale ainsi induite persistait après l'entraînement sous vision monoculaire (absence de disparité). Cette rétention indique une capacité d'apprentissage non conjuguée entièrement fondée sur la mémoire à court terme d'une disparité visuelle binoculaire verticale.

La saccade verticale vers le bas, qu'elle soit visuellement guidée ou qu'elle le soit par la mémoire, s'accompagne d'une convergence des yeux comme si la cible en bas s'approchait du sujet. Nous avons observé une augmentation de cette convergence des yeux pendant l'entraînement. Nous en concluons que la capacité de mémorisation d'une disparité verticale est très dépendante du sujet ; ceci semble être un aspect intrinsèque et contraste avec la capacité aisée de mémoriser une disparité horizontale (voir Kapoula et coll., Exp. Brain Res., 1998, 2000). La capacité de mémoriser une disparité visuelle verticale ne se trouve peut-être que chez des sujets présentant une tendance à la phorie verticale (misalignement latent des axes visuels en verticalité) qui doivent donc mobiliser des mécanismes adaptatifs centraux pour maintenir leurs yeux bien alignés verticalement. D'autre part, l'augmentation de la convergence des yeux pendant la saccade vers le bas montre que le contrôle de l'alignement vertical des yeux est

un processus complexe qui nécessite un contrôle précis de la distribution de l'innervation aux six muscles extra-oculaires de chaque œil. L'apprentissage limité et dépendant du sujet, mis en évidence dans notre étude, est sans doute dû à la complexité du contrôle oculomoteur binoculaire en verticalité. Ces résultats vont être présentés prochainement à la conférence EMCO à Rotterdam. Ils ont des applications directes dans le domaine de l'ergonomie et de la conduite automobile et constituent la base de nouveaux travaux sur le terrain, que S. Paris Donnet réalisera au centre Technique PSA à Vélizy.

2. RECHERCHE OCULOMOTRICE FONDAMENTALE ET CLINIQUE : ÉTUDE DES ENFANTS STRABIQUES AVANT ET APRÈS CHIRURGIE

M.P. BUCCI, Z. KAPOULA et B. ROUSSAT, B. PELOSSE (avec le Centre National d'Ophthalmologie des Quinze-Vingts : Pr NORDMANN et le service du Pr LAROCHE)

La prévalence du strabisme est de 3 %-4 % dans la population, touchant particulièrement les enfants avant l'âge de six ans. La gravité de cette pathologie n'est pas liée à l'aspect esthétique de la déviation oculaire mais aux troubles visuels associés : amblyopie (25 % à 40 %), perte définitive de la vision binoculaire normale (voir NIH, rapport sur le strabisme et l'amblyopie, 1999). L'étiologie des strabismes précoces est encore inconnue. Les traitements dont nous disposons permettent d'éviter l'amblyopie et de corriger la déviation par une intervention chirurgicale. Des études chez le singe sain (Virre *et al.*, Invest. Ophthalmol. Vis. Sci., 1988) ont montré l'importance des capacités adaptatives innervationnelles pour restaurer l'alignement des yeux après un strabisme induit par chirurgie. Chez le sujet humain, souvent (dans environ 10-15 % des cas) et surtout lorsque le strabisme est précoce (apparition avant l'âge des 2 ans), une seule intervention chirurgicale n'est pas suffisante ; la possibilité de développer après chirurgie une vision sensorielle binoculaire *quasi* normale est très rare (5 % des cas). Dans ces cas, existe-t-il une limitation des capacités centrales adaptatives du système oculomoteur ? Des études de l'enregistrement des mouvements des yeux avec des méthodes fines et précises sont nécessaires pour examiner cette question d'importance fondamentale qui présente aussi un grand intérêt pour la santé publique.

Cette année, grâce à un contrat externe avec l'INSERM (appel d'offres « Dysfonctionnements visuels aux âges extrêmes »), nous avons collaboré avec le Centre d'Ophthalmologie des Quinze-Vingts (service du Pr Laroche, Dr Pelosse et service du Pr Nordmann, Dr Roussat) et avons étudié des enfants strabiques, avant et après chirurgie.

Les enfants présentaient différents types de strabisme (précoce ou tardif, convergent ou divergent) et la vision binoculaire était déficiente chez tous les enfants ; toutefois un potentiel de binocularité était présent chez des enfants à strabisme tardif. Nous avons examiné, en particulier, la coordination binoculaire

de la saccade et le lien avec le potentiel de vision sensorielle binoculaire. Pour notre test oculomoteur, les enfants étaient assis sur un fauteuil bébé devant un arc égocentrique de diodes lumineuses. Nous avons utilisé un paradigme standard pour stimuler des saccades horizontales à 5, 10 et 15 deg à droite ou à gauche. Les saccades des deux yeux ont été enregistrées simultanément avec une méthode infrarouge montée sur des lunettes (IRIS, SKALAR).

Jusqu'à présent, nous avons analysé les données de cinq enfants (de 5-15 ans). Tous ces enfants avaient une bonne acuité visuelle aux deux yeux. Un enfant avait un strabisme convergent précoce qui dépendait de la distance (20 deg dans la vision proche et environ 10 deg dans la vision lointaine), et n'avait pas de vision binoculaire ; deux autres enfants avaient un strabisme convergent tardif > 15 deg, sans vision binoculaire ; le quatrième enfant avait un strabisme divergent d'environ 10 deg avec vision binoculaire normale (lorsque son strabisme était neutralisé par un prisme) ; le cinquième enfant présentait aussi un strabisme divergent, mais plus important (17 deg), et sans vision binoculaire. Avant chirurgie, les saccades, pour tous les enfants, étaient d'amplitude différente aux deux yeux (non conjuguées) d'environ 5-11 % de l'amplitude moyenne des saccades des deux yeux ; la plus faible dyscoordination était vue chez le quatrième enfant qui présentait un potentiel de binocularité visuelle.

Nous avons enregistré les mêmes enfants deux semaines à six mois après chirurgie du strabisme. Celui-ci (objectivement mesuré par nos enregistrements) était considérablement réduit chez tous les enfants (< 5 deg). Mais ce qui semble le plus important est le fait que les saccades étaient devenues mieux coordonnées aux deux yeux ; la non conjugaison était alors de 1-6 % seulement, c'est-à-dire presque normale ; l'enfant avec un potentiel binoculaire ne présentait qu'une dyscoordination négligeable (1 %) et avait récupéré une vision binoculaire unie.

Une analyse approfondie de la vitesse de la saccade montrait que cette harmonisation de la coordination binoculaire de la saccade a été obtenue au moyen d'un léger ralentissement de la saccade pour les deux yeux (par rapport aux valeurs préopératoires). Le ralentissement est l'un des signes typiques du mode de fonctionnement adaptatif (voir Fitzgibbon et coll., 1986). L'analyse de la précision des saccades par rapport à leurs cibles montre également une amélioration après chirurgie. Ainsi, nos enregistrements et analyses fines nous ont permis de mettre en évidence les processus oculomoteurs adaptatifs consécutifs à la chirurgie, par lesquels le SNC stabilise et maintient les axes visuels alignés, aussi bien pendant la fixation que pendant les mouvements naturels du regard. Ces résultats préliminaires ont été présentés au congrès SFO (Bucci *et al.*, 2000), et prochainement à la conférence EMCO à Rotterdam et font l'objet d'un article.

3. ÉTUDES ÉLECTROPHYSIOLOGIQUES CHEZ L'HOMME :

EFFET DE LA STIMULATION MAGNÉTIQUE TRANSCRANIENNE DU CORTEX PARIÉTAL SUR LA SACCADÉ, LA VERGENCE ET LES MOUVEMENTS COMBINÉS

Z. KAPOULA, M.P. BUCCI. En collaboration avec E. ISOTALO (Université de Helsinki), R. MÜRI (Université de Berne), S. RIVAUD, B. GAYMARD et C. PIERROT-DESSEILLIGNY (Unité 289 INSERM, Hôpital de la Salpêtrière)

La stimulation magnétique transcrânienne consiste en un bref courant qui entraîne un champ magnétique ; le champ magnétique 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 et son coût est relativement peu élevé. 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 car elle permet de comprendre si la région stimulée est cruciale pour la fonction cérébrale en cours au moment de la stimulation. Plusieurs études ont été effectuées sur des saccades en appliquant la SMT aux cortex pariétal postérieur, cortex préfrontal, champ oculomoteur frontal, aire motrice supplémentaire, etc. Le résultat essentiel est que la SMT prolonge la latence de la saccade et/ou réduit sa précision. Nous avons initié une coopération avec le Pr Pierrot-Desseilligny et le Pr Müri, et réalisé une première expérience qui étudie, pour la première fois, l'effet de la TMS sur la saccade, la vergence et les mouvements combinés.

Nous avons employé un paradigme spécial dit « gap » pour provoquer des mouvements réflexes à latence courte. Une table de diodes en 3D nous permettait de provoquer de façon aléatoire, comme c'est courant dans la vie de quotidienne, ces trois types des mouvements : saccades pures, vergence pure ou mouvements combinés. La stimulation magnétique était délivrée 80 msec après l'apparition de la cible. Dans une expérience de contrôle, nous avons stimulé le cortex moteur primaire, qui n'est pas supposé être impliqué dans les mouvements des yeux. Le matériel utilisé était le stimulateur du service d'orthopédie. La stimulation a été appliquée au cortex pariétal droit.

Les résultats principaux sont les suivants : La stimulation magnétique du cortex moteur primaire n'a d'effet sur la latence d'aucun mouvement de l'œil. Par contre, la stimulation magnétique du cortex pariétal postérieur droit allonge la latence des saccades dans les deux directions. Le résultat le plus important est que la stimulation magnétique du cortex pariétal droit allonge également la latence de la vergence pure le long du plan médian. Ces résultats fournissent la preuve que, chez le sujet normal, le cortex pariétal droit est impliqué dans la préparation aussi bien de la saccade que de la vergence oculomotrice dans l'espace 3D.

Les conclusions générales de ce travail sont les suivantes : l'effet de la stimulation magnétique transcrânienne sur les mouvements des yeux est spécifique : il dépend à la fois de l'aire et du moment où l'on stimule ; l'intérêt particulier de la stimulation magnétique est qu'elle indique si la région stimulée assure la fonction cérébrale en cours au moment de la stimulation ; le cortex pariétal droit assure probablement la fonction de déclenchement des mouvements réflexes des yeux dans l'espace 3D (aussi bien des saccades que de la vergence). Toutefois, il l'assure 80 msec après l'apparition de la cible mais ne l'assure plus après 120 msec. La stimulation magnétique transcrânienne permet donc de visualiser dans le temps le flux de l'information à travers les aires oculomotrices corticales. Ces résultats, présentés à la 10^e European Eye Movement Conference et à la Society for Neuroscience annual meeting (Miami 1999), font l'objet d'un article. Le plus important pour nous est que cette coopération, mutuellement bénéfique, constitue la base d'un projet de création d'un poste expérimental équipé et exclusivement réservé à la recherche fondamentale sur l'étude du contrôle cortical des mouvements du regard dans l'espace 3D au moyen de la SMT.

4. ÉTUDE PAR EEG DE L'ACTIVITÉ PRÉMOTRICE CORTICALE LIÉE AUX SACCADES ET À LA VERGENCE

(En collaboration avec le Pr EVDOKIMIDIS, Université d'Athènes, programme du MENRT PLATON)

Dans le cadre d'une coopération entre le CNRS/DRI et l'Université d'Athènes, nous avons étudié l'activité prémotrice liée aux saccades, à la vergence et aux mouvements combinés saccade-vergence. La méthode utilisée est l'EEG (16 électrodes) ; nous avons étudié les potentiels évoqués lents. Les résultats les plus marquants en sont : Pour les saccades pures, on observe une activité des aires antérieures frontales statistiquement plus élevée pour les cibles en vision proche que pour les cibles en vision lointaine. L'activité pour la divergence pure est plus importante (mais diffuse) que celle pour la convergence. Enfin, les saccades combinées avec divergence montrent une activité plus élevée que les saccades combinées avec convergence. Nous en concluons que l'expression corticale de l'EEG est déterminée par la distance de fixation : elle est plus importante pour des mouvements faits dans l'espace proche ou commençant par l'espace proche et se dirigeant vers l'espace lointain extrapersonnel. Les résultats seront présentés au congrès de Neurosciences des USA, New Orleans, 2000, et font l'objet d'un article en préparation.

La coopération fort fructueuse avec l'équipe d'Athènes sera poursuivie grâce à un contrat de coopération européenne « PLATON ».

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

A/ ÉTUDES CHEZ L'HOMME

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

a) Stratégies cognitives de guidage de la locomotion en fonction de la géométrie de l'espace

A. BERTHOZ. En collaboration avec S. VIEILLEDENT (INSEP, Vincennes)
& S. KOSSLYN (Harvard University)

Rôle de l'imagination du mouvement dans l'apprentissage et la mémorisation de trajets locomoteurs complexes

Nous conduisons depuis plusieurs années des études sur les stratégies sensori-motrices pendant la locomotion. L'accent est mis sur les aspects cognitifs de guidage de la locomotion en fonction de la géométrie de l'espace. Une coopération est engagée entre l'INSEP (S. Vieilledent) et l'Université de Harvard (S. Kosslyn).

L'espace bidimensionnel dans lequel nous effectuons nos déplacements en absence de vision subit des déformations ne permettant pas toujours de conserver les relations métriques et topologiques des éléments qui le constituent (zones géographiques, points particuliers, etc.). De plus, lors de déplacements locomoteurs, tout point de l'espace peut théoriquement être atteint par une multitude de combinaisons de translations et de rotations.

Par contre, lorsque ces déplacements sont effectués en situation naturelle (par exemple pour un piéton dans la rue, pour un acteur sur une scène de théâtre, pour un joueur sur un terrain de sport ou un grimpeur sur une falaise), certaines contraintes viennent influencer les sujets de telle sorte qu'ils empruntent un seul trajet ou un sous-ensemble restreint des trajets possibles. Ces contraintes peuvent prendre la forme d'obstacles ou de passages obligés en fonction de l'environnement dans lequel la personne doit évoluer (par exemple, la ville et les véhicules qu'il faut éviter ou la falaise et les prises qu'il faut saisir). En conditions naturelles, ces contraintes restreignent grandement les possibilités d'utiliser librement n'importe quel trajet mais les trajets retenus restent d'une extrême complexité géométrique (Vieilledent *et al.*, 1996 ; Vieilledent *et al.*, 1997).

Par ailleurs, nous savons que des techniques de simulation préalable au mouvement fondées sur l'imagerie mentale visuelle ou motrice sont utilisées dans le but d'améliorer la performance (en gymnastique, en escalade ou à ski par exemple). Elles permettent d'apprendre et de mémoriser le trajet retenu. Cependant les mécanismes cognitifs à l'origine de ces optimisations de la performance sont encore peu connus. De fortes analogies ont été trouvées entre la géométrie des images visuelles et celle des scènes qu'elles permettent d'évoquer (Kosslyn *et*

al., 1978) ou entre la cinématique des images motrices (Decety *et al.*, 1989, expérience 1) et les mouvements correspondants. Ces analogies sont d'autant plus fortes que les trajets demandés aux sujets sont simples et que les contraintes posturales et motrices qui pèsent sur eux sont faibles (Decety *et al.*, 1989, expérience 2 ; Decety, 1991).

Dans la présente étude, nous cherchons à rapprocher les problématiques liées aux déformations de l'espace de la locomotion de celles liées aux effets de la simulation du mouvement. Pour cela nous contrôlons les propriétés géométriques (translation et rotation) des parcours hexagonaux proposés à nos sujets et les techniques d'apprentissage (simulation, pratique effective et repos) de ces parcours.

Nous vérifions l'effet positif d'un apprentissage par simulation, qui permet d'obtenir des performances de niveau équivalent à celles obtenues par une pratique effective de ces tâches de navigation.

b) Stratégies motrices dans l'organisation d'une séquence de multi-sauts

A. BERTHOZ. En collaboration avec D. DUNBAR (Université de Puerto Rico), S. VIEILLEDENT, et Y. KERLIRZIN (INSEP, Vincennes)

Les déplacements locomoteurs dépendent de stratégies cognitives développées par les sujets pour former une représentation de l'espace bidimensionnel dans lequel ils évoluent. Nous souhaitons également montrer que des stratégies motrices originales sont utilisées. Pour cela, nous avons mis en place un protocole de test comportant une tâche de multi-sauts enchaînés à pieds joints sur une série de cibles disposées en zigzag sur le sol. Cette tâche se réalise en vision normale et en absence de vision. Nous envisageons de montrer l'existence de deux types de stratégies posturales réparties sur un continuum. À une extrémité se trouvent les sujets qui positionnent leur tête au-dessus de leurs pieds sur un axe proche de la verticale gravitaire et qui orientent leur corps en direction de la prochaine cible à atteindre. Par opposition, à l'autre extrémité se trouvent des sujets qui s'inclinent davantage par un balancement latéral des membres inférieurs et orientent leur corps dans une direction très proche de la direction de la cible finale. Pour un sujet donné, la stratégie adoptée reste comparable pour les deux conditions de vision.

c) Représentation de l'espace et contrôle hémisphérique de l'intégration visio-vestibulaire : étude des réflexes oculaires chez des patients hémiparétiques

I. SIEGLER & A. BERTHOZ (LPPA, CNRS-Collège de France), F. DORRICH, G. IARIA & P. PIZZAMIGLIO (IRCCS, S. Lucia, Rome)

Dans le cadre du laboratoire européen (LENNA), une expérience a été menée en collaboration avec l'équipe du Pr Pizzamiglio à la Clinique S. Lucia (Rome) afin d'étudier les déficits directionnels du réflexe vestibulo-oculaire (RVO) et du réflexe optocinétique (ROC) chez des patients atteints d'une lésion cérébrale unilatérale droite et mieux comprendre l'organisation inter-hémisphérique de l'in-

teraction synergique entre le RVO et le ROC. Grâce à l'étude de ces réflexes chez des patients hémiparétiques, nous cherchons à mettre en évidence les liens entre les déficits des mécanismes d'interaction visio-vestibulaire et les troubles de la représentation de l'espace. Les résultats sont encore en cours d'analyse, mais cette étude permettra peut-être d'explicitier les mécanismes anatomiques et fonctionnels par lesquels une stimulation visuelle ou vestibulaire permet une rémission temporaire du syndrome d'hémiparésie.

2. BASES NEURALES DE L'ORGANISATION DES SACCADÉS OCULAIRES

A. BERTHOZ. En collaboration avec E. LOBEL, S. LEHÉRICY, C. PIERROT DESEILLIGNY, D. MILEA, (Hôpital de la Salpêtrière)

Nous avons précédemment réalisé deux séries d'expériences afin d'étudier les bases neurales des saccades oculaires chez l'homme.

La première série a fait l'objet de la thèse de L. Petit et a porté sur l'identification successivement des structures impliquées dans les saccades volontaires dans le noir, puis des séquences de saccades mémorisées ; enfin, des mécanismes de la fixation ainsi que des saccades imaginées. Ce travail a été réalisé avec la Caméra à émission de position.

La deuxième série a été réalisée avec l'IRM fonctionnelle. Elle a donné lieu à la thèse d'E. Lobel et fait actuellement l'objet de la thèse de M.-H. Grosbras. Elle a porté sur les aires corticales activées par la stimulation vestibulaire et les aires impliquées dans la différence entre mémoire à court terme et mémoire à long terme dans l'apprentissage de séquences de saccades mémorisées. Ce travail a, en particulier, permis de montrer l'implication du cortex préfrontal dans les saccades nouvellement apprises et d'identifier, pour la première fois, la localisation exacte de l'aire oculomotrice supplémentaire chez l'homme.

Notre nouvelle étude constitue la troisième phase de ce programme : elle se déroule à l'Hôpital de la Salpêtrière où une IRM fonctionnelle est maintenant disponible. Elle est l'objet de la thèse de Dan Milea, chef de clinique d'ophtalmologie qui souhaite apprendre la neurologie, et est co-dirigée par A. Berthoz et C. Pierrot Deseilligny avec lequel nous travaillons depuis plus de dix ans.

Cinq aires corticales principales ont été mises en évidence comme participant au contrôle de l'oculomotricité grâce à l'étude, en imagerie fonctionnelle, de patients cérébro-lésés et à l'étude de volontaires sains : une aire pariétale (PEF), deux aires frontales (FEF et SEF), une aire préfrontale (CPDL) et une aire cingulaire (CEF) (Israël, 1992 ; Petit, 1993 ; Anderson, 1994 ; Pierrot-Deseilligny, 1995 ; Sweeney, 1996 ; Müri, 1996 ; Petit, 1996 ; Lobel, 1996 ; Lunal, 1998 ; Gaymard, 1998 ; Grosbras, 1998b). Des travaux récents d'imagerie fonctionnelle ont suggéré l'existence de subdivisions plus fines au niveau de certaines de ces aires. Concernant le FEF, il apparaît possible de distinguer une région située à l'intersection du sillon frontal supérieur et du fond du sillon précentral supérieur, et une région plus latérale située au niveau de la convexité dans le

gyrus précentral (Lobel, 1999). Au niveau du SEF, il apparaît de même possible de distinguer une région postérieure dite SEF-proper et une région plus antérieure dite pre-SEF (Grosbras, 1998a). Ces sous-régions sont approximativement distantes de deux centimètres. D'un point de vue fonctionnel, si les rôles respectifs des cinq aires principales sont assez bien connus (relativement moins pour le CEF dont la découverte est assez récente), ceux des sous-régions mises en évidence en imagerie restent encore à préciser.

L'évaluation précise de la corrélation entre SIC et IRMf reste encore à établir. Cette étude a donc pour but de vérifier que la localisation fonctionnelle des régions oculomotrices obtenue en IRMf correspond à celle établie en SIC peropératoire, et d'évaluer quantitativement les éventuelles différences de localisation et d'étendue spatiale des régions fonctionnelles. Cette évaluation quantitative permettra de mieux établir les avantages et les limites de l'IRMf dans la cartographie préopératoire, et donc de préciser ce qui peut en être attendu. L'analyse quantitative par enregistrement électro-oculographique des effets oculomoteurs et musculaires de la SIC ainsi que les examens neuropsychologiques pré- et postopératoires permettront de préciser le rôle fonctionnel des différentes aires oculomotrices identifiées.

Nous avons, de plus, l'intention d'étudier l'implication de l'hippocampe dans les saccades mémorisées, en particulier dans la mémoire à long terme.

3. ÉTUDE DU CONTRÔLE CORTICAL DES SACCADÉS OCULAIRES CHEZ L'HOMME

E. LOBEL, M.-H. GROSBRAS, U. LÉONARDS, A. BERTHOZ. En collaboration avec D. LE BIHAN (Service hospitalier Frédéric Joliot, Orsay) et P. KAHANE (Service de Neurophysiopathologie de l'Épilepsie, CHU de Grenoble)

Méthodes

Sept volontaires (quatre hommes, trois femmes), âgés de 20 à 30 ans, ont participé à cette expérience dans laquelle les volontaires avaient pour instruction d'exécuter à l'intérieur de l'imageur, dans le noir, des saccades volontaires horizontales d'amplitude aussi grande que possible (sans être inconfortable), à un rythme régulier mais auto-déterminé. Quatre périodes de saccades alternaient avec quatre périodes de repos pendant lesquelles le volontaire avait pour instruction de garder les yeux ouverts sans faire de mouvements oculaires. Les périodes duraient 25,6 s et étaient annoncées par une instruction verbale courte à travers un casque audio porté par le volontaire. La réalisation des saccades était suivie en direct grâce à un équipement d'électro-oculographie par électrodes en carbone, compatible avec l'environnement électromagnétique. Dans cette expérience, les informations externes, visuelles ou auditives, ont été maintenues à un niveau minimal afin d'être le plus spécifique possible de la composante motrice du FEF et du SEF.

Résultats

La fréquence des saccades horizontales réalisées par la volontaire était de $1,41 \text{ Hz} \pm 0,33$ (déviation standard). Au niveau du groupe, la réalisation de saccades a entraîné l'activation d'un réseau pariéto-frontal incluant le PEF, le FEF et le SEF. Dans l'analyse individuelle limitée au VOI, les activations trouvées étaient situées dans trois sites principaux :

1) Un site à la partie médiale du lobe frontal, correspondant à la localisation habituelle du SEF, au-dessus du sillon cingulaire, entre le plan VCA (plan perpendiculaire à la ligne joignant les deux commissures et passant par la commissure antérieure) et la partie supérieure du sillon précentral, présent dans 10 hémisphères sur 14. Chez tous les volontaires, le foyer était situé sur les berges de la branche descendante du sillon paracentral, aussi bien dans l'hémisphère gauche que dans l'hémisphère droit. La branche descendante du sillon paracentral apparaît donc être un repère anatomique stable pour le SEF.

2) Deux sites plus latéraux, dont un situé à la surface du cortex dans le gyrus précentral (foyer d'activation présent dans 12 hémisphères sur 14), et un autre plus profond situé assez précisément à l'intersection du sillon frontal supérieur (SFS) avec le fond de la partie supérieure du sillon précentral (SPR) (dans 7 hémisphères dont 5 gauches). La présence de ces deux sites distincts d'activation, séparés de plus de 20 mm (distance moyenne dans les 6 hémisphères où les deux sites latéraux sont présents), est inattendue et, d'après les données de la littérature, les deux peuvent correspondre à la localisation du FEF. Pour mieux les identifier, nous les avons dénommés aires oculomotrices (AOM) latérale et profonde. L'intersection du SFS avec le SPR apparaît comme un repère anatomique stable pour l'AOM profonde.

4. NAVIGATION EN TROIS DIMENSIONS

a) Influence du déplacement sur l'acquisition des informations spatiales

M. VIDAL, M.-A. AMORIM, A. BERTHOZ

L'étude de la navigation hors gravité est aujourd'hui cruciale pour comprendre les problèmes des spationautes et faciliter leurs déplacements dans les stations spatiales. La complexité des déplacements lors de la navigation en 3D provient des rotations possibles dans l'espace qui ne sont pas commutatives contrairement à la navigation en présence des contraintes gravitaires. Trois types de déplacements passifs en environnement virtuel ont été comparés : le type *apesanteur*, le type *plongée sous-marine* et le type *terrestre*, chacun de ces modes de déplacement suggérant une verticalité plus ou moins proche de celle habituellement rencontrée lors de la navigation en présence de la gravité. Les environnements étudiés sont constitués de couloirs 3D à angles droits de type station spatiale.

Les résultats ont montré que la reconnaissance d'une vue extérieure des couloirs navigués se fait : de plus en plus rapidement et correctement de la condition

apesanteur à la condition *terrestre* ; et de plus en plus lentement et de façon erronée lorsque le nombre de segments des couloirs augmente.

Ces résultats suggèrent que la construction d'une carte mentale de l'environnement 3D est facilitée par la suggestion partielle ou non d'une verticale gravitaire lors du déplacement du point de vue, avec finalement une plus grande aisance lorsque les déplacements sont du type terrestre et qu'ils correspondent donc à une fausse navigation 3D. Ces résultats s'avèrent utiles pour le choix du déplacement de la caméra lors de l'apprentissage en environnement virtuel d'une station spatiale par les cosmonautes.

b) Moment « représentationnel » et activité cérébrale

M.-A. AMORIM & A. BERTHOZ. En collaboration avec W. LANG, G. LINDINGER, D. MAYER, L. DEECKE (Université de Vienne, Autriche)

Sous certaines conditions, notre mémoire de la position finale d'une cible en mouvement et brusquement arrêtée est distordue dans la direction du mouvement représenté. Ce phénomène est appelé « moment représentationnel ». Une tâche d'orientation spatiale nous a permis d'évoquer cet effet. Le sujet observe un horizon marin en rotation depuis un bateau virtuel afin d'extrapoler soit le mouvement de l'horizon, soit celui de son corps par rapport à l'horizon alors que ce dernier disparaît temporairement jusqu'à l'apparition d'une vue qui sera jugée comme étant l'orientation finale attendue ou non. Nous avons examiné l'effet de la consigne d'imagerie mentale (mouvement de l'image vs. celui du corps) sur la modulation du processus d'orientation spatiale, d'une part en enregistrant l'activité cérébrale par magnétoencéphalographie, d'autre part en utilisant les mesures comportementales classiques de temps de réaction et d'erreur. L'amplitude et la distribution du champ magnétique cérébral, ainsi que la latence des champs magnétiques évoqués P200m ont été utilisés comme marqueurs neurocognitifs.

Les résultats suggèrent que l'interprétation perceptive et l'extrapolation du mouvement visuel en roulis activent des réseaux corticaux fronto-pariétaux impliqués dans les processus de mémoire de travail. L'extrapolation de la dynamique rotatoire de l'horizon marin a révélé un effet de moment représentationnel qui simule le rôle de la gravité dans l'équilibre rotatoire. La modulation de la composante P200m a reflété un processus d'orientation spatiale et une détection non volontaire d'incongruité entre orientations attendues et celles présentées étant donné le mouvement impliqué. Les propriétés neuromagnétiques des champs magnétiques cérébraux d'anticipation (Variation Magnétique Contingente) et ceux évoqués (P200m) suggèrent respectivement, une allocation différenciée des ressources attentionnelles par les consignes d'imagerie mentale (inclinaison de l'image vs. celle du corps), et une communauté de structures cérébrales (dans la région centro-pariétale droite) pour le contrôle des processus de moment représentationnel et de rotation mentale. Enfin, le moment représentationnel du mouve-

ment du corps est moins biaisé vers l'avant que celui de l'image, ce qui indique une intériorisation de la masse impliquée du corps virtuel de l'observateur.

c) Construction d'un modèle mental spatial et liage cognitif associé à un changement de point de vue de type « coupe sèche »

M.-A. AMORIM, A. BERTHOZ & G. THIBAUT (Électricité de France)

Lorsque l'on perçoit un environnement pour la première fois sous un point de vue donné, on s'en construit un modèle mental qui est dépendant du point de vue (Shelton et McNamara, 1997 ; Diwadkar et McNamara, 1997), c'est-à-dire que ce modèle est stocké en mémoire sous un certain angle. Quand on effectue un changement de point de vue, ceci a deux conséquences :

- plus le nouveau point de vue sur l'environnement s'écarte du point de vue associé au modèle mental, plus il faudra de temps afin de mettre à jour le modèle mental ;
- la mise à jour du modèle mental se fait en adoptant l'orientation initialement stockée.

Le processus mental qui va permettre de lier deux points de vue successifs d'un même environnement via un modèle mental spatial est le liage cognitif.

L'utilisation du raccord par le mouvement au cinéma (Arijon, 1993) suggère que le mouvement d'un objet ou d'un personnage dans la scène, perçu de façon continue durant une « coupe sèche » (changement brusque de point de vue), favorise le liage cognitif et la consolidation du modèle mental spatial. La présente étude a pour but de comprendre pourquoi le raccord par le mouvement facilite l'intégration du changement de point de vue plutôt que d'agir comme un distracteur et interférer avec la mise à jour d'un modèle mental spatial de l'environnement.

5. PROCESSUS DE CONTRÔLE POUR LA COORDINATION VISUO-MOTRICE

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

J. McINTYRE, M. ZAOUÏ, 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 étudié ce phénomène avec le manche à retour d'effort ROBOTOP et le poste expérimental COGNILAB développé pour l'étude des processus cogni-

tifs en apesanteur. Avec ce dispositif, 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 vidéo, les sujets semblent utiliser un référentiel lié à la fois à l'axe du corps et à direction de la gravité. Ceci est mis en évidence par la modification des patterns de réponse évoqués par l'inclination du corps du sujet lors de l'expérience. Néanmoins, lorsque les sujets ont effectué cette tâche en apesanteur, l'effet d'oblique observé au sol s'est maintenu dans leurs réponses. Il semble donc que le SNC peut utiliser uniquement le repère égocentré quand les informations gravito-inertielles sont manquantes.

Un effet semblable a été mis en évidence pour le transfert d'informations entre le système visuel et le système haptique. Le sujet sentait l'orientation d'un couloir virtuel simulé par le manche à retour d'effort et devait réorienter un trait sur l'écran afin de le mettre en correspondance avec l'orientation du stimulus haptique. Dans ces conditions, nous avons constaté aussi un effet d'oblique car les réponses sont moins variables pour les stimuli horizontaux et verticaux que pour les orientations obliques. Dans une autre partie de l'expérience, nous avons demandé aux sujets d'aligner un trait sur l'écran avec l'axe perçu de la gravité (l'axe « vertical ») quelle que soit l'orientation de son corps. Des biais dans ces réponses sont corrélés avec les biais des réponses pour la tâche visuo-haptique décrits ci-dessus. Ceci indique que le SNC utilise la perception multi-modale de l'axe vertical comme référentiel lors du transfert d'informations entre les systèmes visuel et proprioceptif.

b) Processus prédictifs pour l'anticipation et l'interception

J. McINTYRE, P. PRÉVOST, P. SENOT, M. ZAOUÏ, A. BERTHOZ. En collaboration avec F. LACQUANITI et M. ZAGO (Institut Scientifique Santa Lucia, Rome) et B. RENAULT (Hôpital de la 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 et mais aussi par une intensité d'activation proportionnelle à l'impact de la balle dans la main. Plus le point de départ de la balle est haut, plus l'intensité de l'activité musculaire sera importante. Nous avons étudié ces mécanismes d'anticipation à plusieurs niveaux. Ces 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 ?

b.1 Anticipation de l'énergie de l'impact

Afin de vérifier si le SNC fait une prédiction à partir d'informations préalables au lancer (la hauteur) ou d'informations issues de la chute de la balle elle-même (estimation de la vitesse ou de l'accélération instantanée), nous avons repris le protocole de Lacquaniti et Maioli avec un nouveau matériel expérimental. Six sujets ont attrapé une balle projetée vers le bas par un canon dont l'ouverture se trouvait à 1.6 m environ de la main des sujets. La projection se faisait avec différentes vitesses initiales (1, 2 et 3 m/s). L'activité musculaire anticipée augmente avec la vitesse initiale de la balle. Puisque la hauteur de lâcher ne change pas, il semblerait que les informations visuelles au cours de la chute soient utilisées dans cette tâche. Néanmoins, l'amplitude de l'activité musculaire était mieux corrélée avec la vitesse initiale de la balle qu'avec sa vitesse finale, en contraste avec les résultats observés par Lacquaniti pour les chutes de différentes hauteurs. Ceci suggère que la prédiction de l'amplitude de l'impact se repose sur une estimation approximative basée sur la perception de la vitesse initiale de la balle.

b.2 Modèles internes pour l'anticipation du temps d'impact

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 et avec des objets mus ayant des accélérations variables. 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 mouvement 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 sur les modèles internes, notamment par une nouvelle approche, celle de l'imagerie fonctionnelle par EEG et MEG.

b.3 Stratégies de contrôle cinématique pour l'interception

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 de 2 m, 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. 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 de contrôle, 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 grand 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 système nerveux posent d'énormes difficultés pour le maintien de la stabilité lors de ce type de contrôle.

Nous avons demandé aux sujets de suivre une surface simulée par les limites de déplacements du manche ROBOTOP. Sans prévenir, nous avons légèrement réorienté la surface et mesuré la variation des forces de la main à la suite de ces perturbations. La variation systématique des forces selon la direction de rotation montre que le mouvement n'est pas géré par un rétrocontrôle en force, au moins pour les délais courts. Une grande partie de cet effet peut être attribué aux caractéristiques passives du système mécanique. Mais d'autres aspects des

résultats suggèrent la présence d'un rétrocontrôle tardif de la force de contact, malgré des retards important dans les circuits musculospinaux et corticospinaux. 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 psychophysiques afin de mettre en évidence l'utilisation d'une telle stratégie de contrôle chez l'homme.

B/ ÉTUDES CHEZ L'ANIMAL

E. TABUCHI, C. FOUQUIER, O. TRULLIER, M. ZUGARO, A. BERTHOZ, S. WIENER

1. LES LÉSIONS DE LA COUCHE EXTERNE DU NOYAU ACCUMBENS ALTÈRENT LES SCORES DE RATS EFFECTUANT DES TÂCHES DANS UN LABYRINTHE EN FORME DE CROIX AVEC DES RÉCOMPENSES VARIABLES

E. TABUCHI, M. ZUGARO, S.I. WIENER. En collaboration avec S. ALBERTIN (Université de St-Pétersbourg) & A.B. MULDER (manuscrit accepté avec révision)

Pour mieux comprendre l'intégration des signaux concernant des récompenses avec les projections des neurones hippocampiques sélectifs pour la position du rat dans les comportements de navigation, nous avons étudié les effets de lésions de l'une des principales cibles de l'hippocampe, l'écorce (« shell ») du noyau accumbens (ACBsh), sur les capacités du rat à distinguer entre des récompenses de valeur différente associées à certaines branches de notre labyrinthe. Pour éviter le risque d'avoir des lésions mal placées, l'ACBsh était localisée en enregistrant les potentiels de champ évoqués par la stimulation du fornix ; puis des lésions électrolytiques étaient réalisées avec la même électrode. La tâche comportementale était une version simplifiée du paradigme décrit ci-dessus. Chaque jour le réservoir d'un des bras était sélectionné pour distribuer 6 gouttes d'eau tandis que les autres n'en distribuaient qu'une goutte. Après 32 visites, des essais-tests étaient présentés de façon randomisée : les 4 réservoirs étaient éclairés et chargés. Bien que chaque réservoir soit pourvu d'une récompense, le rat apprend rapidement à aller vers celui qui contient les 6 gouttes. Pour chaque animal, les scores ont été comparés individuellement pour les essais contrôles effectués avant la lésion et la semaine après récupération post-lésionnelle dans les 2 groupes.

Tous les rats porteurs de lésions de l'ACBsh obtenaient des scores beaucoup moins bons dans les essais post lésionnels que dans les essais contrôles avant lésion (score moyen : 40 %). Par contre, les animaux opérés avec la même technique mais sans lésion obtenaient des scores identiques avant et après chirurgie (score moyen = 80 %). Une analyse des erreurs commises montre que les rats ont employé des stratégies de préférences de certaines branches ou de certains mouvements stéréotypés (par exemple, tourner à gauche) pendant ces essais. Pendant les essais d'apprentissage, les rats lésés étaient capables de retrouver les

récompenses marquées par des signaux visuels. Ils gardent donc des capacités sensori-motrices et de motivation. Par contre, ils étaient incapables d'apprendre des valeurs de récompense nouvelles indiquées par leur situation au sein du labyrinthe. Ces résultats viennent renforcer la notion qu'il existe une convergence des informations de position (provenant de l'hippocampe) et des informations liées à la récompense (VTA et amygdale) dans le ACBsh.

2. RÉPONSES DES NEURONES HIPPOCAMPIQUES DANS LA TÂCHE DE RÉCOMPENSES DISTRIBUÉES D'UNE MANIÈRE HÉTÉROGÈNE

E. TABUCHI, A.B. MULDER, S.I. WIENER

Des neurones hippocampiques ont été enregistrés chez des rats effectuant cette tâche avec des récompenses variables afin de tester la modulation et les changements d'activation neuronale pour des récompenses durant l'apprentissage, de comparer leurs réponses directement avec les réponses de l'accumbens et également de résoudre une controverse existant dans la littérature à propos des corrélations de décharge des neurones de l'hippocampe en présence de récompenses. Nous avons enregistré un total de 83 neurones (avec des taux de décharge excédant 0,5 potentiels d'actions par seconde) dans les aires CA3 et CA1 hippocampiques et 33 neurones du gyrus dentelé de l'hippocampe chez des rats effectuant cette tâche.

Plusieurs nouvelles corrélations comportementales liées aux sites de récompenses ont été découvertes. Chez 20 des neurones hippocampiques, les décharges ne se sont produites que lorsque le rat a été immobile devant un seul réservoir d'eau. Cette activité a été sélective pour la position et non pour la valeur (quantité) de récompense : après le changement du nombre de gouttes d'eau délivrées à cet endroit, le neurone a toujours déchargé. Un autre groupe de neurones hippocampiques a montré des décharges rares, mais presque exclusivement en relation avec la consommation de la récompense, indépendante de la position de l'animal. Un troisième type de nouvelles réponses a été trouvé au niveau des interneurons (distingués par leur taux élevé de décharges). Ces neurones sont caractérisés par un fort taux d'activité pendant les déplacements (et d'autres comportements volontaires, parfois rythmiques). Nous avons découvert ici que le taux de décharge de ces neurones pendant que l'animal reste immobile devant les réservoirs d'eau est plus important devant certains réservoirs que devant certains autres. Ces observations ajoutent une nouvelle perspective au codage des récompenses au niveau des neurones hippocampiques. En résumé, le changement de la quantité de récompense aux différents réservoirs n'a en aucun cas causé un changement dans la sélectivité spatiale ou le niveau de décharge des neurones hippocampiques. Les corrélations comportementales ou spatiales d'activité des neurones hippocampiques ne montraient pas (sauf des exceptions rares) de différences brutes entre les étapes de la tâche classées « apprentissage » et celles classées « test ».

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

I. PARAMÈTRES DES RÉPONSES VESTIBULAIRES PARIÉTALES CHEZ LE MACAQUE VIGILE F. KLAM et W. GRAF

Le cortex pariétal — particulièrement sa partie postérieure — est connu depuis longtemps pour participer à l'élaboration de la représentation de l'espace. On parle de *représentation* de l'espace dans la mesure où la perception tridimensionnelle que nous avons tous de l'espace environnant ne peut pas être issue directement des signaux bruts de nos capteurs sensoriels (les deux rétines, assimilables à deux plans), mais les trois dimensions perçues proviennent d'une construction du cerveau à partir de la combinaison neuronale appropriée de différentes informations sensorielles. 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. Des signaux relatifs au mouvement de la tête (signaux vestibulaires) ont été décrits dans la région qui est devenue le cortex vestibulaire (PVC) et plus récemment dans le cortex pariétal postérieur (par notre équipe).

Nous nous sommes donc intéressés à l'étude de ces signaux vestibulaires en fonction des paramètres du mouvement de la tête dans l'espace. Les expériences se déroulent de la manière suivante. L'animal est assis sur une chaise posée sur une table tournante. Pour des stimulations visuelles simples ; il regarde ce qui est projeté sur l'écran devant lui. Pour des stimulations vestibulaires simples, la table tournante se déplace pendant que l'animal est dans le noir. Les stimulations visuelles et vestibulaires couplées sont obtenues en faisant tourner l'animal tandis que des stimuli visuels sont projetés sur l'écran.

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.

Les résultats suggèrent 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 n'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.

Nous introduisons alors la notion de *champ récepteur dynamique*, qui est analogue à la notion habituelle de champ récepteur visuel par exemple, mais qui explore les propriétés de réponse du neurone en fonction de deux variables dynamiques, comme la position et la vitesse, et non pas spatiales comme les directions horizontales ou verticales pour les champs récepteurs visuels. Le champ récepteur dynamique d'un neurone de l'aire VIP est composé en fonction de la position de la tête et de sa vitesse. Un tel neurone, par exemple, répond préférentiellement pour des rotations vers la gauche, et aussi lorsque l'animal est orienté vers la gauche dans le laboratoire. La réponse du neurone dépend donc *à la fois* de la vitesse et de la position de la tête.

Au niveau de la population globale des neurones enregistrés, on retiendra deux faits marquants.

1. Le premier est que la majorité des neurones (80 %) codent la vitesse, ce qui n'est pas très étonnant compte tenu du fait que les noyaux vestibulaires transmettent la vitesse de rotation de la tête au cerveau. Mais les mêmes cellules contiennent aussi des réponses à d'autres paramètres dynamiques comme l'accélération (50 %) et la position (33 %).

2. Les combinaisons des trois paramètres que nous avons étudiés se retrouvent toutes au niveau des réponses individuelles des neurones. Le type de codage le plus fréquent est un codage bidimensionnel, avec deux variables codées dont l'une est la *vitesse*, l'autre l'accélération ou la position.

Nous développons actuellement notre recherche dans deux directions principales. La première est celle de l'analyse par population des neurones enregistrés, qui devrait nous permettre de préciser le rôle de ces codages multiples dans la perception du mouvement propre et la représentation de l'espace. La seconde est l'étude des mêmes neurones pendant des *mouvements actifs* de la tête de l'animal.

2. CIRCUITS NEURONAUX DU CONTRÔLE DES MOUVEMENTS DES YEUX CHEZ LES PRIMATES

F. KLAM, D. DUBAYLE, T. BIARNAIS, A. GRANTYN et W. GRAF. (En coopération avec G. UGOLINI - CNRS - Gif-sur-Yvette)

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. Le premier objectif est l'identification des différents réseaux neuro-

naux acteurs du système de mouvements des yeux, et leur possible organisation modulaire.

Les mouvements des yeux sont produits par la contraction des six muscles extraoculaires qui font tourner le globe oculaire dans un plan horizontal (muscles droits latéral et médian) et deux plans verticaux (muscles obliques supérieur et inférieur d'une part, et muscles droits supérieur et inférieur d'autre part). Ces trois plans d'action des muscles effecteurs ont la même orientation spatiale que les plans définis par les canaux semi-circulaires du labyrinthe, et cet ensemble peut être considéré comme les modules d'organisation d'un système de coordonnées tridimensionnelles intrinsèque. Ils constituent, par conséquent, la base géométrique de nombreuses fonctions qui regroupent des entrées sensorielles transformées ensuite en sorties motrices.

L'objectif principal de nos expériences est de visualiser à la fois l'ensemble du substrat neuronal impliqué dans la détection du mouvement en trois dimensions et dans le contrôle postural à partir d'un système moteur effecteur donné, i.e. les muscles extra oculaires. 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 (LR).

Aux temps courts d'exposition (2,5 jours), le noyau abducens (VI) ipsilatéral (motoneurones du LR) et les noyaux vestibulaires des deux côtés sont marqués, illustrant le premier relais prémoteur de la circuiterie de base du réflexe vestibulo-oculaire ou VOR.

Après trois jours, le virus a déjà franchi au moins une synapse. De plus, au-delà de l'abducens ipsilatéral et des noyaux vestibulaires où le nombre de cellules marquées est important, le marquage apparaît dans le dernier composant du circuit du VOR (les ganglions de Scarpa) des deux côtés. Certains groupes de cellules des réseaux de génération des saccades sont aussi marquées, i.e. en particulier dans la formation réticulée paragigantocellulaire (DPGi) controlatérale, au voisinage du noyau abducens (neurones à impulsions inhibiteurs, IBN), le noyau raphé interpositus (Ri, neurones omnipause), et principalement dans la formation réticulée paramédiane pontique (PPRF, contenant les neurones à impulsions excitateurs) ipsilatérale. Un marquage plus diffus est retrouvé dans le colliculus supérieur (SC) et le champ oculomoteur frontal (FEF). Certaines régions de la formation réticulée sont aussi marquées plus légèrement. Par ailleurs, en plus du marquage dense dans *l'aire supra oculomotrice*, on observe l'apparition de neurones marqués de petite taille, probablement des interneurones, dans le VI controlatéral, les deux noyaux trochléaires et certaines parties spécifiques des noyaux oculomoteurs (correspondant au droit latéral). Enfin, quelques noyaux cérébelleux profonds sont marqués, et dans le flocculus du cervelet (FLOCC) on peut voir très nettement, des deux côtés, des bandes de cellules de Purkinje marquées.

Un temps d'exposition plus long entraîne l'apparition de neurones marqués dans des aires qui sont connectées au système oculomoteur dans le cadre de fonctions telles que la navigation, l'orientation spatiale et la perception du mouvement propre. Le plus marquant est la visualisation des aires appartenant au circuit de Papez, le cortex cingulaire postérieur, le postsubiculum, l'hippocampe et certaines aires pariétales. Dans le cortex pariétal, le marquage couvre des neurones connus pour leur participation à la perception du mouvement propre, comme ceux de l'aire intra pariétale ventrale (VIP), MT et MST sont aussi marquées, ainsi que certaines aires corticales du mouvement des yeux comme l'aire intra pariétale latérale (LIP). Par ailleurs, le marquage est présent dans les aires vestibulaires corticales, l'aire 2v et le cortex vestibulaire pariéto-insulaire (PIVC). À ce stade, on observe aussi un marquage très dense des deux champs oculomoteurs frontaux (FEF).

Malgré une augmentation très importante de l'étendue du marquage dans le flocculus et le para-flocculus des deux côtés, des aires indemnes de virus sont toujours visibles. De plus, on observe cette fois les neurones qui projettent sur les cellules de Purkinje du flocculus, i.e. des cellules des grains du cervelet et des neurones de la capsule dorsale de Kooy de l'olive inférieure. D'autres marquages plus ponctuels sont visibles dans certaines subdivisions de l'olive inférieure et dans l'ensemble des noyaux cérébelleux. En dehors du marquage franc de certaines zones de l'uvula et du nodulus et de certaines autres plus ponctuelles, en particulier dans le vermis, la plupart du cortex cérébelleux reste complètement vide pour ce long temps d'exposition, bien que le virus ait probablement franchi 7 à 8 synapses.

Nos données obtenues par traçage transneuronal avec le virus de la rage permettent de visualiser les circuits classiques des mouvement des yeux (circuit du VOR, de la génération des saccades, le flocculus, LIP, le FEF), mais aussi des régions qui n'ont pas de lien direct avec le contrôle oculomoteur mais qui ont besoin des informations sur le mouvement des yeux pour réaliser leur fonction, e.g. l'hippocampe pour la détection du cap (*heading*) et la navigation, les aires corticales pariétales pour l'orientation spatiale et la détection du mouvement propre. Ces données montrent aussi la puissance de la technique de traçage transneuronal rétrograde par le virus rabique comme outil neuroanatomique pour visualiser l'ensemble des réseaux de neurones impliqués dans un contexte fonctionnel défini. La totalité du potentiel de cette méthode reste encore à explorer.

3. PROJECTIONS OCULOMOTRICES CHEZ LES ÉLASMORANCHES

W. GRAF et N. YATIM-DHIBA

Dans une première étape, des expériences neuroanatomiques simples ont été réalisées afin d'identifier les projections des neurones oculomoteurs chez les élasmobranches, i.e., la position des neurones oculomoteurs. Les motoneurones du muscle droit médian chez les élasmobranches se projettent vers les muscles

controlatéraux, ce qui contraste avec l'organisation connue chez les amphibiens et les vertébrés marins et terrestres. En conséquence, les élasmobranches sont privés d'une voie internucléaire abducens. Il faut donc supposer que les mouvements oculaires compensatoires dans le plan horizontal sont produits par un type de neurone vestibulaire qui contacte les motoneurones de l'abducens et du droit médian se trouvant sur le côté ipsilatéral du tronc cérébral. Ces données préliminaires soulignent l'intérêt du projet de recherche encore à réaliser qui portera sur la caractérisation des projections vestibulo-oculaires chez les élasmobranches à l'aide d'injection intracellulaire de peroxydase de raifort.

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

B. GRANTYN, J. PETIT et A. BERTHOZ. En collaboration avec A.K. MOSCHOVAKIS (Université d'Héraklion, Grèce)

1. INTERACTION ENTRE LES SYSTÈMES EFFÉRENTS TECTO-RÉTICULAIRES SOUS-TENDANT LES MOUVEMENTS SACCADIQUES ET LES MOUVEMENTS LENTS DES YEUX

Dans nos études antérieures nous avons démontré que, chez le Chat, le collicule supérieur intervient dans le contrôle à la fois des mouvements saccadiques et des mouvements lents des yeux. Le rôle de ces derniers consiste en fovéation des cibles à faible excentricité et en ajustement du regard sur la cible après les saccades hypométriques. Les mouvements lents (ML) peuvent être obtenus par la stimulation du collicule supérieur (CS) : ils apparaissent avec une haute probabilité en association avec les saccades évoquées. Précédemment, nous avons révélé les connexions du CS qui expliquent cette association. En plus de la projection vers le générateur saccadique, les neurones tecto-réticulaires établissent des connexions directes avec les motoneurones extraoculaires et avec l'intégrateur neural situé dans les noyaux prépositus et vestibulaire médian. L'intégration de ces deux connexions supplémentaires dans le réseau pré-oculomoteur permet d'obtenir, par simulation sur l'ordinateur, un décours temporel correct des ML isolés et des ML combinés avec des saccades. Théoriquement, une coactivation des voies saccadiques et non-saccadiques devrait influencer les propriétés métriques des saccades. Nous avons pensé qu'elle pourrait expliquer le phénomène de la sensibilité des saccades évoquées par la stimulation du CS à la position actuelle des yeux dans l'orbite. Ce phénomène est connu depuis longtemps et il consiste en une diminution de l'amplitude des saccades dans une direction donnée quand, au moment de stimulation, les yeux sont déjà déviés dans la même direction. La relation entre l'amplitude et la position initiale est linéaire, et la pente de la droite de régression (k_p) sert comme mesure de la sensibilité des saccades à la position. Le coefficient k_p est largement utilisé dans les études du système oculomoteur car on suppose qu'il permet de déduire dans quel système de coordonnées (rétinocentrique, craniocentrique ou les deux à la fois) sont codés les mouvements dans la région étudiée.

Dans notre étude nous avons effectué l'analyse quantitative des mouvements combinés (saccades et ML), évoqués par la stimulation du CS. Nous avons varié la localisation de la stimulation pour obtenir une large gamme d'amplitudes des mouvements en gardant constants les paramètres de la stimulation. Nous avons constitué une base de données concernant les caractéristiques des saccades et des ML. Nous avons développé l'équation mathématique qui permet de calculer le coefficient de sensibilité à la position (k_p) en utilisant, comme paramètres, le vecteur caractéristique et la durée des saccades, la pente de leur « séquence principale » et la constante de temps des ML. L'équation a été fondée sur plusieurs prémisses : 1) Les saccades évoquées par la stimulation d'une micro région donnée ont un vecteur constant (codage rétinocentrique) ; 2) Les ML sont très sensibles à la position initiale, par la nature des signaux transmis par les voies non-saccadiques ; 3) La sensibilité à la position des saccades n'est qu'apparente et provient des ML sous-jacents. L'influence des ML sur les saccades devrait croître avec le temps de la superposition de deux mouvements, donc avec la durée de la saccade. Par conséquent, les grandes saccades sont plus sensibles à la position initiale, comme, en effet, le démontrent nos données expérimentales. Pour tester la validité de notre « hypothèse de superposition », nous avons calculé, pour chaque site de la stimulation, les valeurs théoriques des coefficients de la sensibilité k_p et les avons comparées avec les valeurs obtenues expérimentalement. La différence moyenne entre la prédiction et l'expérience n'était pas statistiquement différente de zéro. Dans une autre série d'expériences nous avons utilisé la stimulation de courte durée pour réduire le temps de l'influence des ML sur les saccades. Nous avons constaté que, dans cette condition, les coefficients k_p sont plus faibles que dans la condition d'une stimulation prolongée, conformément à l'hypothèse de superposition.

Dans le passé, la sensibilité des saccades à la position était expliquée soit par le dysfonctionnement des boucles de rétroaction pendant la stimulation, soit par l'absence de contribution corrective du cervelet. Ces conceptions contiennent des éléments purement intuitifs et ils présupposent des connexions dont la fonction et parfois même l'existence anatomique ne sont pas confirmées. Notre hypothèse a l'avantage d'être dérivée de l'organisation réelle des projections du CS vers le générateur saccadique et les circuits impliqués dans la coordination œil-tête. En effet, nous considérons les ML comme une manifestation d'influence exercée par des neurones communs au système saccadique et au système céphaloteur.

2. CORRÉLATS MORPHOLOGIQUES DE LA TRANSFORMATION SPATIO-TEMPORELLE CHEZ LE PRIMATE

En ce qui concerne le substrat anatomique de la transformation spatio-temporelle, on peut considérer deux possibilités. Premièrement, les mouvements d'amplitude plus importante, représentés vers la périphérie de la carte motrice du collicule supérieur (CS), seraient codés par un nombre plus grand de neurones efférents. Dans ce cas, la densité des neurones devrait croître proportionnellement

à l'excentricité sur la carte motrice. Deuxièmement, les populations de neurones sous tendant les plus grands mouvements pourraient disposer d'un poids synaptique plus important au niveau des générateurs des saccades oculaires ou des mouvements de la tête. Notre travail antérieur chez le chat a donné des résultats en faveur de cette deuxième solution. Actuellement, aucune étude à ce sujet n'est disponible chez le primate.

En collaboration avec les équipes de G. Ugolini (Laboratoire de Génétique des Virus, Gif-sur-Yvette) et de W. Graf (LPPA), nous avons entrepris l'étude topographique des neurones efférents du CS en utilisant la technique du marquage rétrograde trans-synaptique par le virus rabique. L'avantage principal de ce marqueur consiste en sa spécificité. Le virus, introduit par la voie intramusculaire, est transporté vers le noyau moteur correspondant, et il n'affecte ultérieurement que les neurones ayant des contacts synaptiques avec les motoneurones. La variation du temps de l'incubation permet de visualiser, palier par palier, tous les neurones impliqués dans le contrôle d'un muscle choisi, et ceci sans perdre la spécificité et l'intensité du marquage. Actuellement nous avons accompli la cartographie des neurones colliculaires marqués 3 jours après l'injection du virus dans le muscle droit latéral dont l'action (abduction) est limitée au plan horizontal. Auparavant, nous avons constaté l'absence du marquage à 2 1/2 jours. Cette dernière observation confirme la nature indirecte des connexions du CS avec les motoneurones chez le singe. Dans le cas positif (incubation de 3 jours) nous avons détecté un gradient bi-dimensionnel de la densité des neurones efférents. La croissance de la densité avec l'éloignement du pôle antérieur du CS, révélée dans cette expérience, pourrait indiquer que l'amplitude des saccades horizontales est codée par le nombre des neurones disponibles dans les microrégions localisées à des excentricités différentes sur la carte motrice. Cependant, certaines observations suggèrent que la durée de l'exposition n'aurait pas été suffisante pour obtenir un marquage complet. Davantage de données sur la dynamique du marquage sont nécessaires pour assurer la validité de nos premiers résultats. L'analyse d'une expérience qui devrait révéler la totalité des neurones efférents est en cours.

VI. DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME VISUEL

C. MILLERET, L. WATROBA. En collaboration avec P. BUSER (Université Pierre et Marie Curie. Institut des Neurosciences, Paris) et avec le Pr Père BERBEL (Institut d'Histologie d'Alicante, Espagne).

Nous avons, dans nos études précédentes, montré que la carte corticale du champ visuel calleux du chat adulte peut être le siège de phénomènes plastiques fonctionnels. Ces phénomènes sont visibles et mesurables après une chiasmotomie combinée à une occlusion monoculaire pendant six semaines. Cette plasticité, qui ne s'exprime qu'après un tel délai de privation des entrées sensorielles au cortex visuel, est, en outre, rapidement réversible lors de la restauration de la

vision binoculaire. La réorganisation fonctionnelle du transfert calleux pourrait être alors le reflet de modifications de la neurochimie des réseaux locaux de neurones corticaux. Nous avons porté toute notre attention sur un neurotransmetteur, l'acide gamma aminobutyrique (GABA), bien connu pour être impliqué dans l'émergence de plusieurs caractéristiques fonctionnelles de cartes corticales. Ainsi, des marquages immunohistochimiques de protéines associées au GABA, telles que la calbindine, la parvalbumine ou la calrétinine, ont mis en évidence des altérations concomitantes entre leur répartition corticale et la plasticité fonctionnelle de la carte corticale calleuse. L'occlusion monoculaire pendant six semaines chez un chat adulte est à l'origine de changements du contrôle GABAergique des neurones corticaux. Ce contrôle serait altéré, en particulier, par des modifications de la répartition laminaire de l'action du GABA. Ces changements du contrôle GABAergique pourraient, parce qu'ils touchent la principale composante inhibitrice des réseaux locaux de neurones, être à l'origine des modifications fonctionnelles de la carte corticale calleuse et donc de la très grande capacité plastique du champ visuel calleux chez l'adulte. L'implication d'une composante neurochimique, GABAergique, dans la plasticité observée peut également expliquer pourquoi il ne faut que quelques heures de vision binoculaire consécutives à six semaines d'occlusion monoculaire pour restaurer les propriétés fonctionnelles du champ visuel calleux.

PUBLICATIONS

Revue à comité de lecture

BERTHOZ, A. & VIAUD-DELMON, I. (1999). Multisensory integration in spatial orientation. *Curr. Opin. Neurobiol.* 9 : 708-712.

BUCCI, M.-P., KAPOULA, Z., BERNOTAS, M. & ZAMFIRESCU, F. (1999). Role of attention and eye preference in the binocular coordination of saccades in strabismus. *Neuro-Ophthalmology*, 22 : 115 -126.

CARROZZO, M., MCINTYRE, J., ZAGO, M. & LACQUANITI, F. (1999). Viewer-centered and body-centered frames of reference in direct visuo-motor transformations. *Exp. Brain Res.* 129 : 201-10.

GROSBRAS, M.-H., LOBEL, E., VAN DE MOORTELE, P.-F., LE BIHAN, D. & BERTHOZ, A. (1999). An anatomical landmark for the supplementary eye fields in human revealed with functional magnetic resonance imaging. *Cerebral Cortex*, 9 : 705-711.

HÖLLINGER, P., BEISTEINER, R., LANG, W., LINDINGER, G. & BERTHOZ, A. (1999). Mental representations of movements. Brain Potentials associated with imagination of eye movements. *Clin. Neurophysiol.*, 110 : 799-805.

HOUZEL, J.C. & MILLERET, C. (1999). Visual interhemispheric processing : constraints and potentialities set by axonal morphology. *J. Physiol. (Paris)*, 93 : 271-284.

ISRAËL, I., VENTRE-DOMINEY, J. & DENISE, P. (1999). Vestibular information contributes to update retinotopic maps. *NeuroReport*, 10 : 3479-3480.

IVANENKO, Y.P., VIAUD-DELMON, I., SÉMONT, A., GURFINKEL, V.S. & BERTHOZ, A. (1999). Eye movements during torso rotations in labyrinthine-defective subjects. *J. Vest. Res.* 9 : 401-412.

LIPSHITS, M. & MCINTYRE, J. (1999). The role of gravity in the dominance of vertical and horizontal in visual perception of orientation. *Russian J. Biomechanics* 2 : 78-79.

LORENCEAU, J. & SHIFFRAR, L. (1999). The linkage of visual motion. *Visual Cognit.* 6 : 431-460.

LORENCEAU, J. & ZAGO, L. (1999). Cooperative and competitive spatial interactions in motion Integration. *Visual Neurosci.* 16 : 755-770.

MAST, F., KOSSLYN, S.M. & BERTHOZ, A. (1999). Visual mental imagery interferes with allocentric orientation judgements. *NeuroReport*, 10 : 3549-3553.

PANERAI, F., HANNETON, S., DROULEZ, J. & CORNILLEAU-PÉRÈS, V. (1999). A 6 dof device to measure head movements in active vision experiments : geometric modelling and metric accuracy. *J. Neurosci. Methods*, 90 : 97-106.

TRAFORT, E., CHARYTONIUK, D., WATROBA, L., FAURE, H., SALES, N. & RUAT, M. (1999). Discrete localizations of hedgehog signalling components in the developing and adult rat nervous system. *Europ. J. Neurosci.* 11 : 3199-3214.

TRULLIER, O., SHIBATA, R., MULDER, A.B., WIENER, S.I. (1999). Hippocampal neuronal position selectivity remains fixed to room cue in rats alternating between place navigation and beacon approach tasks. *Eur. J. Neurosci.* 11 : 4381-4388.

2000

AMORIM, M.-A., LANG, W., LINDINGER, G., MAYER, D., DEECKE, L., & BERTHOZ, A. (2000). Modulation of spatial orientation processing by mental imagery instructions : A MEG study of representational momentum. *J.Cogn. Neurosci.*, 12 : 569-582.

BUCCI, M.-P., KAPOULA, Z., BERNOTAS, M. & ZAMFIRESCU, F. (2000). Motor execution is necessary to memorize disparity. *Exp. Brain Res.* 131 : 500-510.

GAUNET, F. & BERTHOZ, A. (2000). Mental rotation for spatial environment recognition. *Cogn. Brain Res.* 9 : 91-102.

GRASSO, R., IVANENKO, R., MCINTYRE, J., VIAUD-DELMON, I. & BERTHOZ, A. (2000). Spatial, not temporal cues drive predictive orienting movements during navigation : a virtual reality study. *NeuroReport*, 11 : 1-4.

IVANENKO, Y., VIAUD-DELMON, I., MAYER, E., VALENZA, N., ANNONI, J.-M., ROHR, A., GUYOT, J.P., BERTHOZ, A., LANDIS, T. (2000). Lack of anticipatory gaze-orienting responses in patients with right brain damage, *Neurology*, 54 : 1656-1661.

PARADIS, A.-L., CORNILLEAU-PÉRÈS, V., DROULEZ, J., LOBEL, E., VAN DE MOORTELE, P.F., BERTHOZ, A. & LE BIHAN, D. (2000). The visual perception of motion and 3D structure from motion : a fMRI study. *Cerebral Cortex* : 10 : 772-783.

VIAUD-DELMON, I., SIEGLER, I., ISRAËL, I., JOUVENT, R. & BERTHOZ, A. (2000). Eye deviation during rotation in darkness in trait anxiety : an early expression of perceptual avoidance ? *Biol. Psychiat.* 47 : 112-118.

Communications avec actes

ALAIS, D., LORENCEAU, J., GEORGES, S. & SERIES, P. (1999). Evidence for association fields revealed by Ternus displays composed of Gabor elements. *Perception Suppl.* 142c.

BERTIN, R., ISRAËL, I., LAPPE, M. (1999). Optic flow based ego-motion perception of 2D trajectories. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 40 : S800-N° 4209 ARVO, Ft. Lauderdale, USA, 9-14 May 1999.

BERTIN, R., ISRAËL, I., LAPPE, M. (1999). Perception of 2D simulated self-motion from optic flow. *Perception Supp.* 28 : 2 ECVF, Trieste, Italy, 22-26 August 1999.

BUCCI, M.P., KAPOULA, Z. & OLIVA, G.A. (1999). Yoking of vertical saccades in young children. Seventh meeting of the Child Vision Research Society (CVRS), 3-5 Juin, Londres.

BUCCI, M.P., GOMES, M., PARIS, S. & KAPOULA, Z. (1999). Disconjugate oculomotor learning caused by feeble image size inequality : difference between primary and tertiary positions. 10th European Conference on Eye Movements (ECEM), 23-25 September, Utrecht.

CHEW, S.J., CORNILLEAU-PÉRÈS, V., CHAN, T.K. (1999). Distance estimation in walking responses : effects of binocularity and spectacle wearing. *Invest. Ophth. Vis. Sci.*, 40 : 4203.

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

GEORGES, S., SERIES, P., ALAIS, D., LORENCEAU, J. (1999). Overestimations of apparent speed reveals dynamics of long-range lateral interactions. *Perception Suppl.*, 80c.

GERRITS, N.M., W. GRAF & G. UGOLINI (1999). Similar time course of Purkinje cell and cerebellar nuclei involvement in retrograde transneuronal labeling with rabies virus from eye muscle. *Soc. Neurosci. Abst.* 25 : 565.6.

GRAF, W., KLAM, F. & UGOLINI, G. (1999). Retrograde transneuronal labeling with rabies virus of horizontal eye movement circuits in primates. *Soc. Neurosci. Abst.* 25 : 661.4.

GRANTYN, A. (1999). From electroanatomy to fragments of premotor network controlling orienting gaze shifts in cats. International Symposium « Space Perception and Movement Execution », Paris, 1999.

ISRAËL, I., SIEGLER, I., DOMINEY, P., RIVAUD-PÉCHOUX, S., GAYMARD, B., PIERROT-DESEILLIGNY, C. & BERTHOZ, A. (1999). Memory of self-motion velocity and duration in humans. 31st Annual General Meeting of the European Brain and Behaviour Society, 29th Sept.-3rd Oct. 1999, Roma, Italy.

KAPOULA, Z., ISOTALO, E., BUCCI, M.-P., RIVAUX-PECHOUX, S., MÜRI, R., GAYMARD, B., LEBOUCHER, P. & PIERROT-DESEILLIGNY, C. Transcranial magnetic stimulation (TMS) of the parietal cortex : effect on the latency of saccades, vergence and combined eye movements. *Neuroscience Abstr.* 1999, 221.3.

LORENCEAU, J., ALAIS, D., GEORGES, S. & SERIES, P. (1999). Linking component motions across space : only for specific forms. *Perception Suppl.*, 25b.

LIPSHITS, M. & MCINTYRE, J. (1999). The role of gravity in the dominance of vertical and horizontal in visual perception of orientation. *Russian J. Biomechanics* 2 : 78-79.

MCINTYRE, J., ZAGO, M., BERTHOZ, A. & F. LACQUANITI (1999). Internal Models for Ball Catching Studied in OG. *Soc. Neurosci. Abstr.* : 25 : 168.

MILLERET, C. (1999). Plasticity of the interhemispheric integration of visual information through the corpus callosum in mammals. Colloque commun de la Société des Neurosciences et de la British Neuroscience Association, Paris, Janv. 1999.

MULDER, A.B., TABUCHI, E., WIENER, S.I. (1999). Nucleus accumbens neuronal responses in a differentially rewarded plus maze : Comparison of shell and core activity. *Soc. Neurosci. Abstr.*, 25 : 1384.

PARIS, S., KAPOULA, Z. & BUCCI, P.M. (1999). Memory-guided saccades to vertical disparate targets. *10th European Conference on Eye Movements (ECEM)*, 23-25 September, Utrecht.

PREVOST, P., MCINTYRE, J. & BERTHOZ, A. (1999). Visual-motor control during free-falling ball catching task. *Arch. Physiol. Biochem.* 107 (supplement) : 17.

SENOT, P., MCINTYRE, J., PREVOST, P. & BERTHOZ, A. (1999). Control of the mechanical perturbation of the upper limb in a catching task. *Archives of Physiology and Biochemistry* 107 (supplement) : 18.

SIEGLER, I., ISRAËL, I. & BERTHOZ, A. (1999). Gaze and self-generated whole-body rotations in the dark. Head-Neck IVth International Symposium on the Head-Neck System, Tokyo 22-25 August, 1999.

TABUCHI, E., MULDER, A.B. & WIENER, S.I. (1999). Dorsal and ventral hippocampal neuronal responses in a differentially rewarded task. *Soc. Neurosci. Abstr.* 25 : 1386.

WATROBA, L., MILLERET, C. & BUSER, P. (1999). Plasticité de la disparité de position dans le champ visuel calleux primaire du chat adulte. Journée du Réseau Ile de France des Sciences cognitives, Paris, Oct. 1999.

WATROBA, L., MILLERET, C. & BUSER, P. (1999). Modulation de la disparité de position dans le champ visuel calleux primaire du chat adulte. Journée de l'Institut de Biologie du Collège de France, Paris, Déc. 1999.

ZAMFIRESCU, F., KAPOULA, Z., FERET, P.H., GAUCHON, K., ISOTALO, E. & GAGEY, P.M. (1999). Role of binocular vision in postural control. *Symposium of the International Society for Postural and Gait Research*, Canada.

ZUGARO, M.B., TABUCHI, E., FOUQUIER, C. & WIENER, S.I. (1999). In updating the preferred direction of head direction cells, visual cues dominate, but self-motion cues exert a significant influence. *Soc. Neurosci. Abstr.* 25 : 1383.

2000

BUCCI, M.P., KAPOULA, Z. & ROUSSAT, B. (2000). Binocular coordination of horizontal saccades in strabismic children. 106 Congrès de la Société Française d'Ophtalmologie, 6-10 Mai.

CORNILLEAU-PÉRÈS, V., WONG, T.K., CHEONG, L.F. & DROULEZ, J. Visual perception of slant from optic flow under orthographic and perspective projection. ARVO 2000.

KAPOULA, Z., BUCCI, M.P. & ZAMFIRESCU, F. (2000). Role of attention and eye preference in the binocular coordination of saccades 106 Congrès de la Société Française d'Ophtalmologie, 6-10 Mai.

LIPSHITS, M., MCINTYRE J., ZAOUI, M., GURFINKEL, V. & BERTHOZ, A. (2000). Does gravity play an essential role in the asymmetrical visual perception of vertical and horizontal line length ? 13th IAA Humans in Space Symposium. Santorini, Greece, 20-26 May.

MCINTYRE, J., LIPSHITS, M., GURFINKEL, V. & BERTHOZ, A. (2000). Internal reference frames for visual-haptic coordination. Federation of Neuroscience Societies (FENS) Brighton UK, 24-28 June 2000.

MCINTYRE, J., LIPSHITS, M., GURFINKEL, V. & BERTHOZ, A. (2000). The internal reference frames for representation and storage of visual information : the role of gravity. 13th IAA Humans in Space Symposium. Santorini, Greece, 20-26 May.

MCINTYRE, J., ZAGO, M., BERTHOZ, A. & LACQUANITI, F. (2000). Internal models for ball catching revealed in microgravity. 13th IAA Humans in Space Symposium. Santorini, Greece, 20-26 May.

NOOR, S., CORNILLEAU-PÉRÈS, V., CHEW, P., GOH, J. & DROULEZ, J. (2000). Vision and postural sway : comparison between head sway and the movements of the centre of pressure of the feet. ARVO 2000.

ZAOUI, M., WORMELL, D., ALTSHULER, Y., FOXLIN, E. & MCINTYRE, J. (2000). A 6 d.o.f. opto-inertial tracker for virtual reality experiments in microgravity. 13th IAA Humans in Space Symposium. Santorini, Greece, 20-26 May.

ZHONG, H., CORNILLEAU-PÉRÈS, V., CHEONG, L.F. & DROULEZ, J. (2000). Visual encoding of tilt from optic flow : psychophysics and computational modelling. ECCV, 2000.

Conférences sur invitation

BERTHOZ, A. & LOBEL, E. (1999). Cortical mechanisms in vestibular compensation. Otoneurology'99 Intern. Symp. Florence (Italie), Juill. 1999.

BERTHOZ, A. Gaze control and spatial memory : common mechanisms ? A review of recent PET and fMRI studies. The 11th BOMG Annual meeting, British Ocular Motor Group, Londres, Déc. 1999.

BERTHOZ, A. (1999). Extraction des variables de mouvement dans le flux optique : mécanismes cérébraux. Colloque « Traitement de l'Information et Communication : défis et enjeux — 30^e anniversaire du Laboratoire Traitement du Signal et de l'Image, Université Rennes I, Juin 1999.

BERTHOZ, A. (1999). Bases neurales de la mémoire spatiale, IFR des Neurosciences, Paris : CHU Pitié Salpêtrière, Oct. 1999.

BERTHOZ, A. (en collaboration avec C. FUCHS) Perspectives en Sciences cognitives. Journée du Réseau de Sciences cognitives, Collège de France, Oct. 1999.

BERTHOZ, A. (1999). Le Cerveau, l'Espace et la Géométrie. Conférence inaugurale de la Journée de Neuropsychologie J.-L. Signoret, Paris : Hôpital de la Pitié-Salpêtrière, Nov. 1999.

BERTHOZ, A. (1999). Sciences cognitives et technologie. Colloque d'« Innovation et Technologie en Biologie et Médecine (ITBM) », Paris : MENRT, Nov. 1999.

BERTHOZ, A. (1999). Sciences cognitives et technologie. Colloque d'« Innovation et Technologie en Biologie et Médecine (ITBM) », 22-23 Nov. 1999.

DROULEZ, J. (1999). La notion d'invariant dans la perception du mouvement et des formes, Séminaire Géométrie et Cognition, ENS Paris, Décembre 1999.

GRANTYN, A. (1999). From electroanatomy to fragments of premotor network controlling orienting gaze shifts in cats. « Space Perception & Movement Execution », Intern. Symp. On honor of the 60th birthday of Alain Berthoz, Collège de France, Juin 1999.

KAPOULA, Z. (1999). Oculomotor system : cortex and behavior. Annual meeting of Soc. Neurosciences, Miami (président de session).

KAPOULA, Z. (1999). Substrat cortical du contrôle des mouvements du regard dans l'espace 3D. Étude chez l'homme par stimulation transcrânienne magnétique. Journée de l'Institut de biologie du Collège de France, Décembre 1999.

MCINTYRE, J. (1999). Workshop on Computational Issues in Motor Control, Aalborg, 23-25 January, 1999.

MCINTYRE, J. (1999). Activités posturales anticipées lors de tâches visuo-manuelles. Congrès de la Société de Biomécanique, Beaune, France, 17 Septembre 1999.

GRANTYN, A. (1999). Functional diversity of pontine omnipause neurons in the cat. 4th Intern. Symp. on the Head-Neck System, Tokyo (Japon).

2000

BERTHOZ, A. (2000). Les Vertiges et Otolithes. Journées de Formation Médicale. Paris, Janv. 2000.

BERTHOZ, A. (2000). Le Cerveau et le Mouvement : le sixième sens. Université de Tous les savoirs. CNAM, Paris, Fév. 2000.

BERTHOZ, A. (2000). Perception de l'espace et conscience du corps : apport de l'imagerie cérébrale. Séminaire du cours de la Chaire européenne « *Les bases neurales de la conscience : apport de l'Imagerie cérébrale* » du Collège de France, Fév. 2000.

BERTHOZ, A. (2000). Perception. Colloque *Mathématiques et Biologie*, Paris ENS, Mai 2000.

BERTHOZ, A. & CLÉMENT, G. (2000). Neurosciences : troubles de l'équilibre statique et dynamique de la coordination. Journée « L'espace au service de la médecine », organisée par le CNES, l'Association aéronautique et Astronomique de France et l'Institut de Médecine et Physiologie spatiale (MEDES), Paris, Mars 2000.

BERTHOZ, A. (2000). Vision et Contrôle du regard. 12^e séminaire Ophtalmologique *Vision, Sensations et Environnement* IPSEN, Royaumont, Mars 2000.

BERTHOZ, A. (2000). Le cerveau en action : enjeux neurophysiologiques (autour du Sens du Mouvement, d'A. Berthoz, Odile Jacob, Paris, 1997). Séminaire de P.-H. Castel « L'Action : "Chaînon manquant" entre biologie et psychologie ? » Paris, Avril 2000.

DROULEZ, J. (2000). Perception du mouvement : comparaison vision active/ vision passive. Séminaire Synthèse d'images, Technocentre Renault, Janvier 2000.

DROULEZ, J. (2000). La vision active : perception et action. Écrans et vision. CNIT, Paris-La Défense, Mars 2000.

MCINTYRE, J. (2000). Référentiels pour une tâche de pointage en 3D. Bron, 27 Janvier 2000.

MCINTYRE, J. (2000). Modèles internes des lois de Newton : Comment attraper une balle en chute libre. Marseille, 24 Février 2000.

MILLERET, C. (2000). Intégration interhémisphérique visuelle et plasticité chez le mammifère supérieur. Réseau de Neurosciences cognitives d'Ile de France : Club de Neurosciences cognitives du développement. EHESS, Fév. 2000.

Monographies

BERTHOZ, A. (1999). *Leçons sur le Cerveau, le Corps et l'Esprit*. Odile Jacob (éd.) Paris, p. 502.

Chapitres d'ouvrages collectifs

BREMMER, F., J.-R. DUHAMEL, S. BEN HAMED and W. GRAF. (1999). Stages of self-motion processing in primate posterior parietal cortex. In : *Neuronal Processing of Optic Flow*, M. Lappe, (Ed.), San Diego : Academic Press, 173-198.

DROULEZ, J., BERTHOZ, A. & ZAPATA, R. (1999). Prédiction et programmation des mouvements. In : Vincent Bloch : Cerveau et Machine, Paris : Hermès, 181-194.

LIPSHITS, M., MCINTYRE, J. & POLYAKOV, A. (1999). Investigation of the influence of weightlessness on the reproduction of prescribed positions during different modes of manual operation. In : *Problems of Neurocybernetics*, Rostov State University, Rostov-on-Don, 96-99.

Organisation de réunions

BERTHOZ, A. (1999). Co-organisation, avec INRETS et RENAULT, de la conférence « Simulation de conduite DSC'99 », Paris, 7-8 Juillet 1999.

BERTHOZ, A. (1999). Co-organisation (avec P. EVRARD, A. MINKOWSKI, S. DE SCHONEN) du colloque « Neuroprotection et restauration chez l'enfant traumatisé par les guerres, les catastrophes naturelles, les agressions cérébrales ». Collège de France, 3-4 Décembre 1999.

GRAF, W. (1999). Three-Dimensional Sensory and Motor Space : Cortical neuronal mechanisms and psychophysics of orientation and motion in three-dimensional space. 2nd European Research Conferences, Castelvecchio (Italie), Avril 1999.

GRAF, W. & VIDAL, P.-P. (1999). Space Perception and Movement Execution. Symp. intern. on honor of the 60th birthday of Alain Berthoz, Paris : Collège de France, 25-26 Juin 1999.

BERTHOZ, A. (2000). Co-organisation (avec le Centre de Hautes Études Internationales d'Informatique Documentaire et the Center for the Advanced Study of Information Systems Inc., USA) de la 6^e conférence RIAO 2000, Collège de France, Avril 2000.

Rapports

BLOOMBERG, J.J., LAYNE, C.S., MCDONALD, P.V., PETERS, B.T., HUEBNER, W.P., BERTHOZ, A., GLASAUER, S., NEWMAN, D. & JACKSON, D.K. (1999). Effects of space flight on locomotor control. In : « Extended Duration Orbiter Medical

Project, Sawin, C.F., Taylor, G.R. & Smith, W.L. (eds). Final Report, NASA : Houston, 5.5-1-5.5.-57.

RESCHKE, M.R., BLOOMBERG, J.J., HARM, D.L., HUEBNER, W.P., KRNAVEK, J.M., PALOSKI, W.H. & BERTHOZ, A. (1999). Visual vestibular integration as a function of adaptation to space flight and return to earth. In : « Extended Duration Orbiter Medical Project », Sawin, C.F., Taylor, G.R. & Smith, W.L. (eds). Final Report, NASA : Houston, 5.3-1-5.3-41.

Enseignement

BERTHOZ, A.

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

— DEA Neurosciences — Paris VI.

DROULEZ, J.

— DEA de Sciences Cognitives, EHESS, Paris VI — École Polytechnique — Module *Perception et Action*.

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

— Magistère de Biologie, ENS rue d'Ulm. *La perception visuelle du mouvement*.

KAPOULA, Z.

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

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

LORENCEAU, J.

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

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

— DU Neuroanatomie fonctionnelle et Modélisation — Paris V.

MILLERET, C.

— Hôpital Necker-Enfants Malades : cours de 2^e année d'Orthoptie portant sur « Les fondements anatomo-fonctionnels de l'amblyopie strabique » (2h).

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

— Université René Descartes — Centre Universitaire de formation continue des Saints Pères : Cours magistral dans le cadre du Diplôme d'Université « Techniques de compensation du handicap visuel » — Compensations multi-sensorielles lors des handicaps visuels (2h).

— Formation en Optométrie — Cours magistral portant sur « Les substitutions sensorielles et reconstruction de l'espace chez les aveugles et les malvoyants profonds » (4h).

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

PRÉVOST, P.

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

VIAUD-DELMON I.

— DEA de Psychopathologie fondamentale — Perception et Psychopathologie. Université de Paris 7.

— Licence de Psychologie — Perception visuelle et interactions visuo-vestibulaires. Univ. Paris 7.

Participation à l'organisation de la recherche

BERTHOZ, A.

— Président du Comité scientifique du Programme « Cognitique » du Ministère de l'Éducation Nationale, de la Recherche et de la Technologie (1998-2000).

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

— Président d'une Commission pour les Sciences cognitives à l'École Normale Supérieure (1998).

— Président de la Commission Informatique du Collège de France (1998-2000).

— Président de l'Institut de Biologie du Collège de France (1998-2001).

— Membre du Conseil scientifique de l'École Normale Supérieure (1998-2002).

GRAF, W.

— Coordination d'un programme « Human Frontiers ».

KAPOULA, Z.

— Responsable, depuis 1997, de l'atelier « Oculomotricité », Réseau Régional CogniSeine, France. Co-responsables I. Israël (CR1, LPPA) et, prochainement, F. Vitu (LPE, URA 316).

LORENCEAU, J.

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

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

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

MILLERET, C.

— Membre suppléante de la Commission 26 du CNRS.

— Membre nommée puis élue du Comité National des Universités (Section 69) (1998-2000).

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

Valorisation et collaboration avec l'Industrie

1998

BERTHOZ, A.

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

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

CORNILLEAU-PÉRÈS, V. Recherche sur la Perception des Mouvements. En collaboration avec la Sté Essilor, à l'Université de Singapour.

DROULEZ, J. & WEXLER, M.

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

DROULEZ, J. & PANERAI, F.

— Programme Valsid/Predit. Validation perceptive de simulateur de conduite pour poids lourds, en collaboration avec Renault VI et l'INRETS.

Contrats de recherche

DOKIC, J., CASATI, R., THINUS-BLANC, C., DROULEZ, J., GAUNET, F. & BULLOT, N. Projet Cognition : Cognition spatiale (2000-2002).

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

KAPOULA, Z.

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

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

— Programme *Cognitive*, « Cognition Spatiale », *Perception de l'espace 3D : art, philosophie et sciences de la vision*, Y. Trotter (UMR 5549, coordinateur), Z. Kapoula, A. Monot & F. Vienot (Muséum Histoire Naturelle), Pr Bouveresse

(Collège de France), M. Menu (Labo des Musées de France, Louvre) (2000-2001).

— Programme *Cognitive*, « Dysfonctionnement Cognitif », *Navigating in the cognitive space of words : orientation mechanisms and representations*, F. Vitu (coordinateur, LPE UMR 8581 Paris), Z. Kapoula, F. Lavigne-Tomps (Laboratoire de Psychologie Expérimentale et Quantitative, Nice) 2000-2001.

LEGARGASSON, J.F., LORENCEAU, J., FRÉGNAC, Y., SAUCET, J.C. Plasticité et adaptations des voies visuelles chez les sujets atteints de dégénérescence liée à l'âge. Contrat INSERM-Progrès (1998-2001).

LIÉNARD, J.S., LORENCEAU, J., O'REGAN, K., TARROUX, P. Modélisation et simulation des mécanismes de perception active. Contrat GIS (1998-2000).

Thèses et Diplômes

THÈSES

LOBEL, E. Orientation dans l'espace : imagerie fonctionnelle des réseaux corticaux impliqués dans la perception spatiale et le contrôle des mouvements d'orientation du regard. Thèse de doctorat, Université Paris 6, 21 Septembre 1999.

SIEGLER, I. Contribution à l'étude de la perception vestibulaire du mouvement propre et de ses relations avec la stabilisation du regard et l'orientation spatiale. Thèse de doctorat, Université Paris-Sud, 3 Juillet 2000.

VIAUD-DELMON, I. De l'intégration visuo-vestibulaire à la physiopathologie de l'anxiété. Étude du normal au pathologique. Thèse de doctorat. Université Paris VI, Juill. 1999.

DIPLÔME

QUENECH'DU, N. L'étude du rôle de la microglie dans les processus d'élimination et de stabilisation des exubérances juvéniles calleuses visuelles chez le chat. Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études, 3^e section, 16 Nov. 1999.

DEA

BULLOT, N. La construction de l'objet perçu. DEA de Sciences Cognitives, Paris VI, 1999.

TUSCHER, A. Le regard de l'architecte : Essai psychophysique et philosophique sur la perception des distances. DEA de Sciences Cognitives, 2000.

VENDÔME, J. DEA de Biomathématiques, 2000.

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

Distinctions

BERTHOZ, A.

— Elu membre correspondant étranger de l'Académie Royale de Médecine de Belgique, 2000.