

Physiologie de la perception et de l'action

M. Alain BERTHOZ, professeur

L'enseignement a porté sur quelques aspects des mécanismes de la Perception du Mouvement.

A. PERCEPTION DU MOUVEMENT VISUEL

1. *Aspects comportementaux*

Le déplacement du monde visuel par rapport à un sujet induit soit une perception du mouvement de l'environnement par rapport au corps jugé immobile, soit une perception de mouvement propre du corps dans l'espace appelée «vection». L'intensité de la vection est fonction de la vitesse du défilement de la scène visuelle ; elle se manifeste au-delà d'un seuil et augmente jusqu'à une saturation. Elle est aussi liée à la surface et à la fréquence spatiale du stimulus (nombre d'éléments figuratifs par unité de surface). La périphérie du champ visuel joue un rôle privilégié dans l'établissement de la vection ; toutefois des illusions de déplacement propre du corps peuvent être produites par un simple déplacement d'un point lumineux dans le noir. Le contexte spatial dans lequel se produit le mouvement visuel est donc important pour induire le percept de vection. En présence de deux scènes visuelles superposées et de mouvements différents, c'est la scène la plus éloignée qui dicte la direction du mouvement propre perçu.

Le mouvement visuel induit aussi des réajustements posturaux, qui sont dus à des modifications de la verticale subjective. Dans le cas des mouvements visuels linéaires, le corps d'un sujet debout s'incline dans la direction du mouvement de la scène visuelle. Ici aussi l'inclinaison du corps est liée à la fois à la vitesse de défilement de la scène et à sa fréquence spatiale. Des mécanismes communs sous-tendent sans doute la vection et ses effets moteurs. La bande de fréquence dans laquelle s'observent ces mouvements est comprise entre 0 et 2-3 Hz ; toutefois on a pu montrer que, lors de mouvements actifs de maintien de l'équilibre contre une perturbation subite (déplacement du

sol), une manipulation du mouvement de l'environnement visuel peut induire des suppressions ou des accentuations des réflexes posturaux dans des délais extrêmement brefs (50 à 80 msec), indiquant un rôle important de la vision dans le contrôle des mouvements rapides au cours de l'équilibre.

Enfin le mouvement de l'environnement visuel induit deux grand types de mouvements oculaires : le nystagmus optocinétique qui est présent chez toutes les espèces animales, et la poursuite oculaire qui est apparue tardivement chez les primates.

2. Bases neurales

La perception du mouvement visuel est assurée par au moins trois systèmes qui empruntent des voies différentes et constituent des « systèmes neuronaux » en interaction mais identifiables.

a) Le « système optique accessoire », dont la fonction a été découverte récemment, est, sur le plan phylogénétique, sans doute le plus ancien. On le trouve chez les Batraciens et les Poissons. Il contribue aux mouvements des yeux induits par le déplacement de scènes visuelles (nystagmus optocinétique).

Les cellules ganglionnaires de la rétine sont déjà sensibles au mouvement. Certaines répondent à l'allumage de la lumière et préfèrent des vitesses faibles ($0-2^\circ/\text{sec}$). D'autres répondent à l'extinction et préfèrent des vitesses plus rapides ($6-10^\circ/\text{sec}$). Ces cellules codent un signal d'erreur rétinien. Bien que, sur la rétine, le mouvement visuel s'exprime en degrés par seconde, il semble que les cellules ganglionnaires soient sensibles à la translation du monde visuel. Ces neurones ont la remarquable propriété d'être sensibles à des directions privilégiées du mouvement visuel qui correspondent aux plans des canaux semi-circulaires des organes vestibulaires. L'espace sensoriel du mouvement visuel est le même que l'espace des canaux du système vestibulaire. Ces informations de mouvement détectées par la rétine sont transmises, par l'intermédiaire du corps genouillé latéral, vers des structures du prétectum appelées « noyaux optiques accessoires ».

Les relais principaux du système optique accessoire sont des noyaux prétectaux. Chaque rétine se projette sur les noyaux contralatéraux. Dans ces noyaux (noyau du tractus optique, noyaux terminaux médian, latéral et dorsal) se trouvent plusieurs catégories de neurones sensibles au mouvement visuel dans des limites de vitesse de 0 à environ 20 degrés par seconde. Les champs récepteurs sont très larges. Les neurones du noyau du tractus optique sont sensibles à des mouvements dans le plan des canaux semi-circulaires horizontaux ; les neurones du noyau latéral ont des sensibilités au mouvement visuel dans le plan des canaux verticaux, etc. Il se produit donc une sélection géométrique qui permet sans doute de simplifier la mise en correspondance des espaces sensoriels visuels et vestibulaires pour la fusion multimodale.

La direction du mouvement qui inhibe n'est pas la même que celle qui excite : une composante de torsion révèle que la sensibilité de ces neurones est peut-être accordée sur les propriétés du flux optique naturel, ainsi que cela a été montré pour les cellules corticales de l'aire médiale temporale supérieure (MSTd) chez le primate.

Les noyaux préteux se projettent dans plusieurs structures du tronc cérébral, dont la capsule dorsale de l'olive inférieure et le noyau prépositus hypoglossi.

— dans la capsule dorsale de l'olive inférieure, on trouve trois groupes de neurones. Ils répondent, eux aussi, à des rotations dans les plans des canaux. Ils se projettent à leur tour sur les cellules de Purkinje du flocculus du cervelet qui ont des réponses proches des neurones de la capsule dorsale de l'olive. Du flocculus du cervelet, les informations optocinétiques sont projetées directement vers les noyaux vestibulaires où est réalisée une convergence entre les informations visuelles et vestibulaires permettant la reconstruction de la vitesse de la tête dans le trièdre euclidien fondamental que représentent les trois plans des canaux.

— le noyau prépositus hypoglossi est aussi une cible importante pour les informations d'origine optocinétique. Ce noyau est impliqué dans l'organisation des mouvements oculaires et a de nombreuses connexions avec les noyaux vestibulaires. Il se projette également vers le cervelet. Sa contribution dans les transformations sensori-motrices concernant la perception visuelle du mouvement n'est pas encore bien connue mais il représente certainement une voie parallèle, importante dans ces processus.

Étant donné que les plans d'action des muscles extra-oculaires ainsi que les vecteurs propres d'action des muscles du cou sont aussi dans le plan des canaux, il semble que la perception du mouvement visuel et la coordination visuo-motrice soient organisées dans les trois plans fondamentaux du système vestibulaire. Cette caractéristique des voies afférentes de la perception visuelle permet peut-être de simplifier la « neuro-computation » qui, étant donné le caractère tridimensionnel des informations sur le monde sensible et la multiplicité des espaces des capteurs sensoriels, aurait rendu très complexes les traitements centraux.

b) Un deuxième système, apparu plus tardivement au cours de la phylogenèse, est celui qui transmet, par l'intermédiaire du corps genouillé latéral, les informations visuelles de mouvement vers les structures du cortex cérébral situées dans le lobe pariétal : l'aire médiale temporale (MT) et l'aire médiale temporale supérieure (MST). Ce système, connu sous le nom de « système dorsal » extrait des propriétés complexes du flux optique. Il peut aussi séparer les objets en mouvement de leur contexte spatial. Les neurones de l'aire MT se projettent vers le tronc cérébral, notamment vers les noyaux dorso-latéraux du pont (NDLP) qui, à leur tour, après des interactions avec d'autres

modalités sensorielles, se projettent vers le cervelet où les informations visuelles de mouvement sont sans doute combinées avec des informations d'autres modalités afin d'assurer la coordination des mouvements et influencer les structures du tronc cérébral. L'activité neuronale dans cette voie permet de guider la poursuite oculomotrice.

c) Un troisième système, qui transite par le colliculus supérieur, est responsable des mouvements d'orientation. Il n'a pas été étudié dans le Cours de cette année mais le sera dans celui de 1994.

Chacun des trois systèmes ci-dessus est le siège d'activités en boucles réentrantes, c'est-à-dire que chaque station reçoit des informations des stations qui la précèdent mais aussi des étapes ultérieures. De plus ces systèmes sont à la fois autonomes et en interaction.

B. PERCEPTION VESTIBULAIRE DU MOUVEMENT PROPRE DU CORPS

a) *Capteurs et voies vestibulaires ascendantes*

Les canaux semi-circulaires du système vestibulaire constituent un référentiel euclidien : ils mesurent les accélérations angulaires de la tête dans leur plan.

Les capteurs otolithiques peuvent contribuer à la mesure des mouvements linéaires de la tête et à l'inclinaison de celle-ci par rapport à la gravité. Les informations de ces capteurs induisent des ambiguïtés perceptives qui ne peuvent être levées que par une coopération avec la vision. La perception vestibulaire du mouvement propre chez l'Homme est étudiée grâce à des stimulateurs (utilisés en laboratoire, en clinique ou dans des vaisseaux spatiaux) qui permettent de soumettre des sujets humains à des accélérations linéaires ou circulaires.

Les bases neurales de cette perception sont étudiées, chez l'animal, par l'enregistrement de l'activité neuronale dans les voies afférentes et les premiers relais centraux comme les noyaux vestibulaires. Les résultats d'enregistrements de l'activité de neurones afférents identifiés révèlent que les propriétés dynamiques des capteurs vestibulaires ne permettent pas de mesurer la vitesse de la tête lorsque celle-ci est constante. C'est par une convergence visuo-vestibulaire, due aux projections du système optique accessoire sur les noyaux vestibulaires, que la vitesse de la tête est reconstruite à ce niveau. Cette information est ensuite adressée par l'intermédiaire du thalamus au cortex cérébral où elle peut donner lieu à des perceptions conscientes. Une découverte récente permet de penser que cette représentation est principalement constituée dans le cortex pariéto-insulaire du lobe temporal selon une géométrie et grâce à des interactions multimodales qui ne sont pas encore bien comprises. Cette structure ferait partie, avec les aires 7a, et 3v, d'un

système cortical qui est, de toute évidence, fondamental pour la représentation du mouvement du corps dans l'espace. Il est bien connu que des lésions de ces structures induisent des déficits de la perception des relations entre le corps et l'espace environnant (comme le syndrome neurologique de « négligence »).

b) *Modèles formels des interactions multimodales pour la perception du mouvement.*

Des modèles formels ont été élaborés pour rendre compte des interactions visuo-vestibulaires dans la perception du mouvement.

Une première catégorie de modèles fait appel aux concepts des systèmes asservis. L'accélération de la tête, ou l'erreur rétinienne, mesurée par le glissement du flux optique sur la rétine, serait filtrée par des filtres passe bas suivis d'opérateurs divers (intégrateurs, seuils, sommateurs...) qui combineraient les grandeurs dynamiques mesurées par chaque capteur. Certains de ces modèles contiennent des mémoires, ou des mécanismes de « stockage de vitesse », qui rendent compte de l'augmentation, mesurée par l'expérience, des constantes de temps de l'activité neuronale évoquée par un stimulus transitoire.

Une autre série de modèles sont basés sur l'idée que les processus centraux ne se réduisent pas à une simple combinaison de signaux et que les signaux afférents sont combinés ou comparés avec des « estimations centrales », véritables prédictions fondées sur des « modèles internes » de l'état des capteurs. Le concept du filtre de Kalman, un estimateur optimal très utilisé en robotique pour la fusion de capteurs, est retrouvé dans plusieurs modèles.

Une troisième série de modèles prend en compte non seulement les aspects dynamiques des interactions visuelles et vestibulaires mais tentent de proposer des processus qui effectueraient les transformations géométriques le long de l'ensemble de la chaîne qui relie la détection des mouvements aux commandes motrices. Par exemple, des modèles issus de la théorie des tenseurs essaient d'expliquer comment le codage du mouvement, qui est exprimé en coordonnées covariantes par les capteurs sensoriels, peut être transformé en commandes motrices exprimées en coordonnées contravariantes (dans l'espace des muscles), dans les structures qui contrôlent la contraction des muscles.

Des modèles plus conceptuels tentent enfin de proposer que le mouvement n'est pas contrôlé par des processus continus du type de ceux qu'inspire la théorie des asservissements mais qu'il faut construire des modèles nouveaux dans lesquels la perception est discontinue, prédictive, fondée sur des cartes dans lesquelles des relations de voisinage lient les neurones et où le mouvement est simulé. Ce serait alors cette perception interne des mouvements simulés qui serait comparée avec l'état des capteurs.

C. RÔLE DES INFORMATIONS PROPRIOCEPTIVES DANS LA PERCEPTION CONSCIENTE DU MOUVEMENT DU CORPS

a) *Rôle de la proprioception dans le contrôle du mouvement*

Le rôle des informations proprioceptives dans la *perception* du mouvement ne peut être compris que s'il est replacé dans le contexte des grandes théories sur le *contrôle* du mouvement. Il est en effet impossible de dissocier Perception et Action dans ce domaine.

Une première série de théories ont considéré que la proprioception devait contribuer aux propriétés dynamiques de la régulation du mouvement. Une partie des modèles qui résument ces théories sont inspirés par la cybernétique. Ils supposent que les informations musculaires, articulaires ou tendineuses se trouvent dans des boucles sensori-motrices et participent au réglage du gain des réflexes par des mécanismes d'asservissement continu. D'autres théories, plus récentes, insistent sur le fait que la proprioception est elle-même sous l'influence de facteurs d'anticipation et de sélection qui permettent de ne faire intervenir les capteurs qu'à certains moments privilégiés (phases du cycle locomoteur, phases d'un saut ou d'un mouvement de capture d'une balle, etc.). En effet, ici encore le concept de modèle interne se trouve dans les théories modernes de la régulation du mouvement au détriment d'une conception trop cybernétique de boucles sensori-motrices dans lesquelles la proprioception musculaire jouerait simplement le rôle d'un capteur signalant, de façon rétroactive, la position ou la vitesse des membres. Le concept de transformations entre l'espace des capteurs et l'espace des muscles doit être pris en compte afin de faire ressortir la nécessité de processus qui simplifient ou traitent les problèmes de coordonnées.

b) *Mise en évidence de la contribution des fuseaux neuro-musculaires à la perception consciente de mouvements : illusions induites par les vibrations.*

S'il est bien connu que les fuseaux neuro-musculaires participent à des réflexes, c'est leur contribution à la perception consciente du mouvement qui a principalement été considérée dans le cadre de ce cours. Pour mettre en évidence ce rôle perceptif, les expérimentateurs utilisent des vibrations mécaniques de fréquence variant de 40 à 100 Hz, appliquées à la surface des muscles ou aux tendons, afin de simuler un étirement et activer ces récepteurs musculaires. Des illusions de déplacement du corps ou des membres sont induites par la vibration et accompagnent les effets réflexes de contraction du muscle agoniste. Une mention particulière doit être faite de la proprioception de la nuque qui joue un rôle essentiel dans la perception du mouvement de la tête dans l'espace. La proprioception nucale converge avec les informations visuelles et vestibulaires du mouvement au niveau à la fois des noyaux vestibulaires et du cortex pariéto-insulaire mentionnés ci-dessus.

c) *Déficits dans la perception et le contrôle du mouvement chez des patients atteints de maladies dégénératives.*

La contribution des informations proprioceptives à la perception du mouvement peut être étudiée chez des patients ayant perdu l'usage de leur proprioception par suite de maladies dégénératives. Deux études particulièrement intéressantes ont été faites récemment sur des patients ayant une perte des fibres sensorielles myélinisées au-dessous du cou. L'un avait une absence complète de sens du toucher, de kinesthésie et de réflexes tendineux. Les patients pouvaient réaliser des tâches simples isométriques de contrôle de la force. La composante *morphocinétique* des mouvements sans vision était intacte.

Dans les tâches de synchronisation de la cheville et du doigt, chez les sujets normaux, il y a une précession, comme si la cible temporelle utilisée pour synchroniser les deux mouvements était le retour au cortex de l'information proprioceptive induite à chaque initiation. Chez ces patients il n'a pas été observé de changement dans la précession lorsque le mouvement était fait en réponse à un signal externe. Par contre, ils montraient un déficit dans la composante *topocinétique* des mouvements (localiser le mouvement dans son espace) ainsi que dans des tâches exigeant des calibrations spatiales (écrire, dessiner, pointer). Par ailleurs il n'y avait plus, chez eux, de précession de la cheville sur le doigt dans une tâche de synchronisation de l'extension de la cheville et du doigt lorsque le mouvement était déclenché par le sujet. Ces résultats suggèrent que les mouvements réactifs et auto-générés sont contrôlés par deux modes différents.

On a aussi étudié récemment des patients présentant des neuropathies des fibres larges myélinisées. Des déficits importants ont été observés dans la capacité de réaliser des mouvements qui impliquent plusieurs articulations (travaux confirmés par des expériences de perturbation de mouvements pluri-articulaires avec vibrations) ainsi que dans le contrôle de l'inertie du membre. La déafférentation produit des erreurs dans la position finale ainsi que dans la courbure des trajectoires de la main. On a introduit le concept de *scotomes moteurs* : le sujet ne peut pas atteindre certaines positions dans l'espace. Enfin, le résultat le plus important est que le contrôle visuel n'améliore le mouvement que durant très peu de temps (moins d'une minute). Cette contribution anticipatrice de la proprioception est désignée par Ghez de la façon suivante : « L'information proprioceptive semble agir en réactualisant en continu un modèle interne du membre qui est nécessaire pour le guider vers la cible ».

Le concept de modèle interne est un des aspects les plus importants des théories actuelles des relations entre Perception et Action. Le problème à résoudre maintenant est celui de la nature biologique de ces modèles. S'agit-il de réseaux de neurones dont les propriétés simulent les propriétés des mem-

bres ? S'agit-il, au contraire, d'une reformulation moderne du concept de « Schéma corporel » de Head qui dissimule une absence de progrès réels dans la compréhension des mécanismes neurobiologiques ? Seules des recherches qui combineront l'analyse neuronale et l'étude des comportements pourront répondre à cette question.

Un dernier déficit intéressant chez les patients déafférentés concerne les mouvements d'inversion (avant-arrière avec la main dans un plan). Il semble que les patients ne gèrent pas les interactions entre le mouvement du coude et de l'épaule dans le domaine temporel. En effet, dans certains mouvements, l'inversion est produite par l'agoniste alors que, dans d'autres mouvements, cette inversion est uniquement induite par une interaction avec le mouvement de l'épaule. Ce sont ces différentes stratégies, en particulier l'aspect temporel de la coordination des mouvements, que la proprioception aide à organiser.

d) Accès des informations proprioceptives à la représentation corticale des relations entre le corps et l'espace.

Le fait que ces informations proprioceptives sont combinées aux informations d'origine vestibulaire dans les structures corticales qui représentent le « schéma corporel » est attesté par des observations récentes sur des malades atteints de négligence corticale. La vibration des muscles de la nuque gauche induit en effet un mouvement apparent et un décalage d'une cible visuelle vers la droite. Le pointage manuel de la cible se fait avec une erreur qui est dans la direction de l'illusion. La vibration induit donc un changement de la perception de l'orientation de l'axe médian du corps. La vibration des muscles de la nuque gauche induit aussi une modification de la perception de la position de la tête dans le même sens que ci-dessus.

Des patients atteints de « négligence » à la suite d'une lésion du cortex pariétal présentent une diminution sensible de leur déficit perceptif (qui est en général controlatéral à la lésion) par une simple rotation du tronc par rapport à la tête. Le tronc joue donc un rôle important dans l'établissement d'une référence égocentrique. La vibration de la nuque induit aussi une rémission de la négligence. Ces résultats doivent être comparés avec ceux qui révèlent une rémission temporaire de la négligence par stimulation vestibulaire ipsi-lésionnelle. Il est intéressant de noter que la stimulation optocinétique peut avoir les mêmes effets sur la négligence.

En conclusion, les informations proprioceptives sont intégrées aux informations visuelles et vestibulaires de mouvement pour constituer une représentation interne du mouvement ou de la position du corps dans l'espace. L'existence, au niveau du cortex pariéto-insulaire, de convergences visuelles, vestibulaires et proprioceptives donne une base neurale à cette interprétation. Il reste à comprendre quel est le rôle des différents étages (noyaux vestibulaires, thalamus, cortex pariéto-insulaire) où la convergence multimodale s'effectue.

Les théories de la robotique fournissent des prédictions : au niveau des noyaux vestibulaires ne pourrait s'établir qu'une simple compensation de la dynamique ; aux niveaux supérieurs pourraient se produire des processus similaires au filtrage de Kalman.

e) *Rôle des informations tactiles dans l'orientation spatiale au cours d'un mouvement.*

Une dernière façon de montrer l'intervention de la proprioception dans la perception du mouvement consiste à étudier les perceptions de déplacement du corps entier, induites en manipulant les informations proprioceptives associées. Par exemple, lors d'une rotation de l'ensemble du corps autour d'un axe perpendiculaire à la gravité, (le sujet est couché et tourne autour de l'axe « vertical » de son propre corps comme une « brochette » d'où l'expression de « Barbecue rotation » pour désigner cette expérience en anglais), le sujet perçoit un mouvement de son corps très différent du mouvement réel. Dans cette situation, en effet, les otolithes sont stimulés par la rotation de la composante de la gravité dans leur plan. Le fait remarquable est qu'il suffit d'exercer une simple pression sur la partie basse du corps ou sur les pieds du sujet pour induire un basculement dans la position perçue du corps et son mouvement dans l'espace. Ces expériences mettent en évidence le fait que la proprioception, ainsi que le montrent les expériences de vibration, contribue à l'établissement des référentiels par rapport auxquels le mouvement est évalué par le cerveau.

A. B.

SÉMINAIRES : *Le problème de l'intégration sensori-motrice*

1^{er} avril : W. SINGER, Max-Planck Inst., Frankfurt
Coherence as a principle of cortical function

8 avril : C. BLAKEMORE, Univ. of Oxford
Integration and desintegration in visual perception

26 avril : R. LLINAS, New York Univ.
1. *The intrinsic organisation of motor control.*
2. *Cognition as sensory-guided oneiric state*

6 mai : A. GEORGOPOULOS, Univ. of Minnesota
Neural mechanisms of motor cognitive processes

13 mai : F. CLARAC, LNF-CNRS
Mécanismes sensori-moteurs au cours de la locomotion

27 mai : J. DECÉTY, Vision et Motricité, INSERM
Préparation, représentation et exécution du mouvement ont-elles les mêmes bases neurales ?

3 juin : P. VIVIANI, Univ. de Genève
Théories motrices de la perception

10 juin : V. DIETZ, Univ. of Zurich
Selection and interaction of afferent inputs during posture and locomotion

ACTIVITÉ DU LABORATOIRE

I. PSYCHOPHYSIQUE DE LA VISION ET DU MOUVEMENT

(J. DROULEZ, V. CORNILLEAU-PERES, J. MCINTYRE, S. HANNETON, G. LEONE, E. MARIN)

a) *Développement d'une méthode de mesure du glissement rétinien*

Les jugements perceptifs précis, notamment ceux relatifs à la courbure 3D de surfaces en mouvement, sont très sensibles au glissement résiduel des images qui résulte d'une insuffisance du gain de la poursuite oculaire. Lorsque les réponses perceptives sont analysées en situation tête libre, ce glissement résiduel ne peut plus être mesuré par des méthodes classiques de mesure des mouvements oculaires seuls. Nous avons donc mis au point une méthode de mesure directe du glissement rétinien utilisable au cours de tests psychophysiques tête libre. Cette méthode utilise la formation d'images consécutives produites par une succession de flashes espacés dans le temps et dans l'espace. L'indication par le sujet de l'orientation de l'image consécutive résultante permet d'évaluer le glissement rétinien résiduel avec une précision de l'ordre d'un demi-degré par seconde. Cette méthode a été calibrée au cours de tâches de fixation et de poursuite lente, puis utilisée lors de tests psychophysiques en situation tête fixe et tête libre (publications sous presse).

b) *Perception des courbures 3D en vision active*

Nous avons comparé la capacité d'un sujet humain à percevoir la courbure d'une surface 3D en mouvement relatif dans 2 situations expérimentales : tête fixe (surface mobile) et tête libre (surface fixe). A mouvement relatif équivalent, la situation tête libre (vision active) donne des performances meilleures. Ceci pourrait suggérer une contribution des informations motrices et vestibulaires dans les processus de perception des formes 3D. Cependant, le glisse-

ment rétinien résiduel est plus faible en condition tête libre (méthode décrite ci-dessus) à cause de la mise en jeu des réflexes vestibulo-oculaires. De plus, la compensation artificielle des rotations autour du centre optique de l'œil lors des tests en condition tête fixe induit des performances encore meilleures qu'en condition tête libre. En collaboration avec l'Université de Nijmegen, nous avons reproduit cette expérience en champ large (publication en cours).

c) *Modélisation du traitement du flux optique*

Nous avons poursuivi le développement d'un modèle d'analyse du mouvement et des formes 3D, à partir de séquences d'images, basé sur la recherche du minimum d'une fonction d'énergie comprenant un terme lié à la mesure (dérivé de la méthode du gradient) et un terme de cohérence lié à une contrainte affine portant sur le champ de mouvement 3D. Les performances de ce modèle ont été d'abord évaluées sur des images de synthèse bruitées, puis confirmées sur des images naturelles fournies par l'INRIA avec qui nous collaborons. Par ailleurs, les extrema locaux de l'énergie permettent de définir des contours dynamiques, donc d'initialiser un processus de segmentation dynamique de scène en mouvement (LÉONE et al., 1992).

d) *Effet de l'entraînement et de la complexité des objets dans les opérations de rotation mentale*

Une étude systématique portant sur 16 sujets a permis d'évaluer les effets respectifs de l'entraînement et de la complexité des objets 3D manipulés lors de la réalisation d'une tâche d'identification impliquant une rotation mentale (expérience de SHEPARD et METZLER). L'effet notable de la complexité (pour lequel une quantification a pu être avancée) nous a permis de réinterpréter plusieurs résultats contradictoires décrits dans la littérature (publication en cours).

e) *Modélisation des transformations spatio-temporelles impliquées dans la génération des mouvements d'orientation du regard*

Nous avons développé un modèle rendant compte des propriétés intégratives et prédictives de la fonction d'orientation du regard, modèle supporté par des données comportementales et neurophysiologiques. Ce modèle se décompose en deux étages. Tout d'abord, une représentation centrale de la cible du mouvement d'orientation, utilisant les coordonnées rétinotopiques, est actualisée en permanence grâce à l'existence de connexions récurrentes modulées par une copie éfférente de la vitesse du regard. Cette architecture, dite de mémoire dynamique, se comporte comme un modèle interne prédictif du capteur visuel restreint au suivi d'un nombre limité de cibles visuelles. Cette représentation interne, équivalente à un signal d'erreur motrice dynamique, est transformée en un signal de commande en vitesse qui est ensuite appliqué

à un deuxième étage qui réalise une intégration temporelle multi-dimensionnelle dans un repère musculotopique adapté à la géométrie des muscles extra-oculaires. L'utilisation d'une commande centrale en vitesse permet par ailleurs de simplifier la coordination des divers segments corporels impliqués dans le mouvement d'orientation. (DROULEZ et BERTHOZ, 1992, et publications sous presse). Actuellement, nous cherchons à étendre ces idées au contrôle des mouvements pluri-segmentaires pour lesquels la prise en compte des paramètres dynamiques est cruciale. Des études comportementales utilisant un manche à retour d'effort nous permettent de tester et de valider l'hypothèse du contrôle dynamique « feedforward » (MC INTYRE et DROULEZ, Soc Neurosci Abstr, 1992). Nous prévoyons également d'étudier l'adaptation de ces mécanismes lors des vols spatiaux de longue durée.

II. RÔLE DE LA VISION BINOCULAIRE DANS LA PLASTICITÉ OCULOMOTRICE NON-CONJUGUÉE

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

L'objectif est de mettre en évidence le lien existant entre la vision binoculaire et la capacité du système nerveux central à effectuer des adaptations oculomotrices non-conjuguées (différentes pour chaque œil). L'hypothèse centrale est que les adaptations non-conjuguées sont commandées par le système de fusion — processus cortical de l'unification des images rétiniennes disparates. Par conséquent, des sujets strabiques présentant une perte de la vision binoculaire normale doivent être incapables d'effectuer de telles adaptations.

Nos expériences portent sur deux aspects du contrôle adaptatif non-conjugué : a) contrôle de la glissade post-saccadique, cette adaptation implique vraisemblablement un changement dans l'appariement des signaux de commande de la saccade oculaire, l'impulsion et le créneau ; b) contrôle de l'amplitude de la saccade, nécessitant le réglage de la commande d'impulsion uniquement. En présence d'une pathologie, la coactivation de ces deux types d'adaptation est souvent nécessaire. Toutefois, en laboratoire, nous pouvons les étudier séparément car ces adaptations impliquent, sans doute, des mécanismes différents. Nous avons développé pour cela deux méthodes expérimentales spécifiques : la méthode du glissement rétinien optique pour tester des adaptations non-conjuguées dans la glissade post-saccadique ; la méthode d'aniséiconie (la taille de l'image est rendue expérimentalement différente pour chaque œil) pour l'étude des adaptations rapides au niveau de l'amplitude de la saccade. Les résultats principaux sont les suivants.

Les premiers travaux réalisés concernent les saccades verticales chez des sujets normaux. 1) Nous avons induit un glissement rétinien différent pour chaque œil (après chaque saccade l'image d'un œil glisse vers le haut, l'autre

vers le bas). Après 3 h. d'entraînement les sujets développent une glissade post-saccadique différente pour chaque œil compensatoire. De façon intéressante, la saccade elle-même devient inégale pour chaque œil ; ceci permet de compenser de façon prédictive la disparité produite par le glissement opposé des images. 2) L'amplitude de ces adaptations verticales double lorsque l'entraînement du sujet est effectué en vision de près, alors que le glissement rétinien induit est toujours le même (10 % de l'amplitude de chaque saccade). 3) On a pu évoquer une augmentation des effets adaptatifs en changeant l'angle de la vergence et l'accommodation du sujet pour simuler ainsi une vision de près. 4) Des sujets emmétropes sont invités à explorer une image qui est agrandie de 10 % pour un œil (simulation d'une anisométrie corrigée par lunettes). Après quelques minutes seulement leurs saccades (verticales ou horizontales) deviennent inégales pour chaque œil. Ceci permet d'obtenir une fixation binoculaire du point fixé malgré l'inégalité des images. La rapidité de ces adaptations s'oppose à la lenteur des adaptations au glissement rétinien optique (2-3 heures). 5) Des sujets présentant un microstrabisme et une certaine union binoculaire semblent être capables d'effectuer des adaptations non-conjuguées rapides. Ces travaux seront poursuivis chez des personnes présentant un strabisme congénital et une déficience complète de la vision binoculaire.

III. RÔLE DU SYSTÈME VESTIBULAIRE ET SÉLECTION DES ENTRÉES SENSORIELLES DANS LA NAVIGATION ET LE CONTRÔLE DU MOUVEMENT

1. BASES NEURALES DES MOUVEMENTS D'EXPLORATION OCULAIRE

Etude, en tomographie par émission de positons, des structures cérébrales impliquées dans les saccades oculaires mémorisées (A. BERTHOZ, B. MAZOYER, L. PETIT, C. ORSSAUD, N. TZOURIO, A. SYROTA, Hôpital Frédéric Joliot du CEA, Orsay ; W. LANG, P. HOLLIGER, Clinique neurologique, Université de Vienne)

Ce projet a pour objectif la détection et la localisation des structures cérébrales mises en jeu pendant des saccades oculaires volontaires simples et complexes. La détection, en tomographie par émission de positons, des aires mises en jeu lors de l'exécution de saccades complexes repose sur la conception d'un protocole expérimental permettant l'étude de différentes conditions chez un même sujet. La sensibilité de cette détection requiert la mise au point d'une méthodologie d'analyse de ce type de données, la localisation anatomique précise des aires activées étant assurée par la confrontation entre cette imagerie fonctionnelle et une imagerie anatomique individuelle.

En 1992-1993, une nouvelle série d'expériences a été réalisée. Elle a porté sur l'étude des saccades imaginées. L'objectif scientifique était de comparer

les structures cérébrales impliquées dans les mouvements saccadiques en étudiant le cas où un sujet devait effectuer des saccades horizontales dans le noir de façon spontanée et le cas où le même sujet devait seulement imaginer le mouvement. L'hypothèse était que les mêmes structures cérébrales sont impliquées dans les deux types de mouvement. Les résultats ont confirmé cette hypothèse et apporté des données nouvelles sur le rôle du cortex cingulaire dans le contrôle du mouvement. Ils ont aussi permis de préciser la localisation du champ oculomoteur frontal chez l'Homme.

2. PERCEPTION DES MOUVEMENTS LINÉAIRES CHEZ L'HOMME

L'étude de la contribution du système otolithique à la perception du mouvement linéaire a été continuée. Elle exige des stimulateurs très particuliers : étant donnée la dynamique des capteurs otolithiques (Bande passante 0-10Hz, sensibilité de 0.001 g) ces stimulateurs se présentent sous la forme de chariots glissants dont la course doit être de plusieurs mètres.

a) *Programme d'expériences sur le SLED* (A. BERTHOZ, I. ISRAEL, S. GLASAUER, O. CHARADE)

Un stimulateur otolithique a été construit pour les expériences spatiales en 1983. A la suite d'un concours européen, le LPPA (Laboratoire de Physiologie de la Perception et de l'Action) a gagné l'utilisation d'un modèle de ce chariot spatial (appelé le SLED). Faute de place, cet instrument a été temporairement installé, avec l'aide du CNES, à la Cité des Sciences à la Villette. Un programme de recherche sur la perception des déplacements linéaires a été engagé sur cet instrument.

Une expérience a été conduite sur l'Homme en utilisant ce chariot. Nous avons mesuré la précision avec laquelle un sujet peut reproduire un déplacement linéaire en utilisant une combinaison des mouvements des yeux et de la tête. Les résultats montrent qu'au-delà d'un seuil d'accélération, les sujets peuvent reproduire avec une grande précision une courte translation. Les performances de sujets normaux et de malades labyrinthectomisés ont été comparées.

De plus, une expérience a été destinée à évaluer la capacité d'un sujet à juger de la distance parcourue pendant un déplacement passif linéaire. Les résultats ont confirmé la bonne précision de cette évaluation, compte tenu des propriétés des capteurs otolithiques qui ont été simulées sur un modèle.

b) *Saccades réalisées à partir d'informations vestibulaires canalaies mémorisées* (A. BERTHOZ, I. ISRAEL, en coopération avec C. PIERROT-DESEILLIGNY, S. RIVAUD, Hôpital de la Salpêtrière - INSERM)

Nous avons utilisé la saccade oculaire pour tenter de chercher quelles sont les structures corticales impliquées dans l'évaluation et la mémorisation des

déplacements à partir des informations vestibulaires. Le sujet voit une cible visuelle droit devant lui, puis il est mis dans le noir complet et déplacé passivement sur une trajectoire angulaire. Après ce déplacement, il doit diriger ses yeux vers la cible (cachée). Les sujets normaux réussissent cette tâche tout à fait correctement, et peuvent aussi mémoriser (retarder le pointage oculaire) la position de la cible et l'amplitude de leur déplacement pendant 5 min. Les patients avec lésions du cortex préfrontal sont très déficitaires.

3. RÔLE DE L'HIPPOCAMPE ET DU NOYAU CAUDÉ DANS LA MÉMORISATION DES TRAJETS. INFLUENCE DU SYSTÈME VESTIBULAIRE SUR LA MÉMOIRE SPATIALE DES DÉPLACEMENTS

a) *Etude des neurones de l'hippocampe et du noyau caudé chez le Rat* (A. BERTHOZ, V. KORSHUNOV, V. GAVRILOV, S. WIENER)

Ce programme de recherche compare les rôles du noyau caudé et de l'hippocampe dans la navigation et la mémorisation spatiales. Dans le but de comparer les rôles respectifs des systèmes de coordonnées égocentriques et allocentriques dans la navigation spatiale, une tâche a été mise au point qui demande une mémorisation spatiale, une mémorisation de travail, des séquences de comportement et de navigation utilisant des informations internes égocentriques et externes allocentriques. La tâche est une variation automatisée du labyrinthe à branche radiale « win-shift » d'Olton, développée par WIENER *et col.* (1989).

Les principales questions qui ont été posées grâce à ce dispositif sont les suivantes : Les cellules de l'hippocampe et du noyau caudé sont-elles sélectivement activées durant cette tâche dans certaines parties de l'arène ? Lorsque l'arène est soumise à une rotation, cette sélectivité d'activation cellulaire reste-t-elle fixe par rapport à la pièce ou bien tourne-t-elle aussi avec l'arène ?

Plusieurs conclusions peuvent être proposées à partir de résultats préliminaires : les neurones du noyau caudé, comme ceux de l'hippocampe, peuvent être sélectivement activés lorsque le rat se trouve dans certaines positions. Le cadre de références est, pour le noyau caudé, strictement limité aux références locales de l'environnement, tandis que l'activité des neurones de l'hippocampe, bien que corrélée de façon dominante avec le cadre de références locales de l'arène, est également influencée par les références absolues de la pièce extérieure à l'arène.

b) *Représentation spatiale dans l'hippocampe chez le Singe* (S. O'MARA, E.T. ROLLS, Univ. of Oxford, A. BERTHOZ)

Cette recherche consiste à définir les caractéristiques de la représentation spatiale dans l'hippocampe du primate en utilisant des enregistrements de

neurones chez l'animal éveillé dans des conditions analogues à celles utilisées pour étudier les « cellules de lieu » chez le Rat (O'KEEFE 1979). Les enregistrements ont révélé plusieurs sortes de neurones : des cellules qui répondent au mouvement de l'ensemble du corps (rotation axiale ou translation) ; une cellule qui déchargeait soit pendant un mouvement à une certaine localisation, soit pendant un mouvement dans une certaine direction ; une cellule qui répondait pendant le mouvement placé dans un contexte spatial particulier. Ces résultats confirment la présence d'une action des informations d'origines vestibulaire et visuelle sur les mécanismes de mémorisation de l'espace qui ont leur siège dans l'hippocampe.

4. PROGRAMME DE NEUROSCIENCES GRAVITATIONNELLES

L'année 1992-93 a été une année d'intense activité en matière de Physiologie spatiale. Cette activité concerne l'étude des effets de la gravité sur les systèmes sensori-moteurs et la perception.

Ce programme est mené en coopération et avec le soutien du Centre national d'Etudes Spatiales.

a) *Vols sur la navette américaine*

— En janvier 1992 a volé l'expérience *Microgravity vestibular investigation* (MVI) qui regroupait une dizaine de laboratoires américains, un laboratoire anglais et un laboratoire français. Le vol a été un succès. Plusieurs articles sont en cours de publication sur les expériences préliminaires et sur les données de vol.

— Les vols du programme Extended Duration Orbiter (EDO) ont permis de faire voler une expérience concernant les mouvements oculaires. Les premiers résultats ont été analysés et seront présentés en 1993 au Congrès de l'ESA à Arcachon.

b) *Vols sur la station MIR*

— Le cosmonaute français, M. TOGNINI, a volé en août 1992 (Expérience ANTARES) sur la station MIR avec des expériences de notre Laboratoire. Nous avons étudié les modifications de la rotation mentale (Expérience Viminal) et nous avons participé aux expériences sur les effets des vibrations (Expérience Illusion) faites par J.P. ROLL de l'Université de Marseille. Enfin, nous avons réalisé un programme sol, pré- et post-vol, sur la perception de la force avec un manche à retour d'effort développé avec le Département de Robotique du CNES, Matra et l'Aérospatiale grâce à la coordination de Y. MATSAKIS du Medes. Ces expériences sont en cours de rédaction et seront présentées à Arcachon.

— Le matériel d'ANTARES étant resté dans l'espace, nous avons eu

l'occasion de faire des expériences sur des équipages restés plusieurs mois en vol.

Nous avons eu le plaisir d'apprendre que Claudie ANDRÉ DESHAYS, qui a fini sa thèse au laboratoire en 1992, a été sélectionnée pour être astronaute sur la station MIR en 1996.

IV. BASES NEURALES DES MOUVEMENTS OCULAIRES ET DES INTERACTIONS VISUO-VESTIBULAIRES CHEZ LE PRIMATE (W. GRAF, J.R. DUHAMEL, J. DENDALETCHÉ)

a) *Représentation de l'espace dans le cortex associatif du primate*

Un poste de neurophysiologie destiné à l'étude de la perception visuelle et des mouvements oculaires chez le primate a été mis sur pied en conjonction avec l'arrivée en 1992 de deux nouveaux chercheurs au sein du laboratoire. Deux projets de recherche ont été initiés :

(1) Les mécanismes visuels et vestibulaires du codage de l'espace tridimensionnel dans le cortex pariéto-insulaire du macaque seront étudiés à l'aide de techniques d'enregistrement extra- et intracellulaires. Cette étude vise à identifier les systèmes de coordonnées utilisés pour représenter l'information spatiale dans les circuits corticaux qui sont impliqués dans le contrôle de la posture et la perception du mouvement. Un système de reconstruction informatisé permettra la mise en relation des données électrophysiologiques avec la morphologie cellulaire obtenue à l'aide de marquage intraneuronal à la peroxydase de raifort.

(2) Afin d'élucider les processus dynamiques qui sous-tendent le recodage prédictif de la carte visuo-spatiale dans le cortex pariétal postérieur au moment d'une saccade oculaire, une méthode stochastique de calcul en temps réel de la forme des champs récepteurs visuels a été développée. Des stimuli lumineux sont appliqués sélectivement à différentes étapes d'une chaîne comportementale (fixation oculaire, déplacement d'attention, initiation et fin d'une saccade), ce qui permet d'obtenir pour un même neurone l'image de son champ récepteur à différents temps T_n . Cette méthode sera appliquée à deux aires visuelles extra-striées, LIP et V4.

b) *Poisson-plat : mécanismes de l'adaptation neuronale*

Le poisson-plat présente une asymétrie bilatérale se manifestant lors de la métamorphose par le ré-alignement des yeux sur le même côté de la tête, en coïncidence avec une rotation de 90° de l'axe longitudinal du corps. Ce modèle a été utilisé pour l'étude de la plasticité des circuits neuronaux qui relient les labyrinthes à la musculature extra-oculaire et gouvernent les

réflexes vestibulo-oculaires. Le site des modifications post-métamorphiques a été identifié : il s'agit des noyaux vestibulaires de second ordre. Les mécanismes moléculaires et génétiques de cette adaptation embryologique sont en cours d'étude. Une expérience est en cours d'installation à la station marine du Collège de France à Concarneau.

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

(A. GRANTYN, T. KITAMA, Y. SHINODA)

a) Dans le cadre de l'étude des transformations sensori-motrices dans le réseau tecto-réticulaire une série d'expériences a été accomplie pour évaluer la contribution du Colliculus supérieur (CS) à des mouvements lents qui servent à ajuster la direction du regard après une saccade oculaire. Les résultats démontrent que la classe principale des neurones efférents du CS, les neurones tecto-réticulospinaux (TRSN), contrôle à la fois les composantes rapides et lentes des mouvements d'orientation. Cette démonstration élargit le spectre fonctionnel de la « sortie » motrice du CS de façon inattendue à la lumière des études précédentes. L'analyse des corrélations entre les mouvements oculaires lents, l'activité des TRSN et les contractions des muscles de la nuque, complétée par l'évaluation de la densité des terminaisons dans le rhombencéphale (marquage intra-axonal), suggère une nouvelle interprétation du mécanisme neuronal de la coordination œil-tête chez le Chat en soulignant la primauté des voies tecto-spinales dans le contrôle du regard (voir article dans *Exp. Brain Res.*, 1993, 93 : 435-449).

b) Dans la continuité du thème précédent nous avons étudié la facilitation des motoneurones des muscles de la nuque induite par des potentiels d'action des TRSN individuels (technique STA). Les résultats démontrent l'efficacité importante de la connexion directe tecto-motoneuronale, en particulier en présence des hautes fréquences dans des décharges des TRSN. L'article concernant ces expériences est soumis à *J. Physiol.* (London).

c) L'opération de recherche concernant l'intégration des afférences tectales et vestibulaires sur des neurones réticulo-spinaux a été poursuivie au niveau expérimental. Les résultats préliminaires seront présentés à la Société des Neurosciences américaine (1993). Ils favorisent l'une des deux hypothèses de travail, notamment une ségrégation des réseaux efférents sous-tendant le contrôle oculocéphalique effectué à partir des entrées visuelles ou vestibulaires. Une analyse des données plus extensive est nécessaire pour vérifier cette tendance.

VI. LE CONTRÔLE DU REGARD, UN MODÈLE D'ÉTUDE DU SNC ADULTE ; ÉTUDE IN VIVO ET IN VITRO

(P.P. VIDAL, C. DE WAELE, P. LAPEYRE, S. MAURO)

ACTIVITÉ SCIENTIFIQUE

Notre équipe est en mesure, sur le cobaye :

a - de quantifier le contrôle du regard et de la posture et d'induire des changements plastiques sur ce modèle. Ces changements sont induits par des lésions, par habituation ou par apprentissage ;

b - d'enregistrer sur le cobaye éveillé les réseaux de neurones impliqués dans ces comportements ;

c - d'étudier *in vitro*, en collaboration avec M. MÜHLETHALER (Genève), sur tranches ou sur le cerveau entier, les caractéristiques des neurones de ces réseaux et les bases cellulaires de leur plasticité.

a) *Etude des oscillations oculaires et céphaliques*

Nous avons montré, *in vivo* et *in vitro*, que les neurones vestibulaires médians (nNVM) peuvent se mettre à osciller sous l'influence d'apamine (un bloqueur des GKCa), d'un milieu de perfusion pauvre en calcium et riche en magnésium ou de NMDA. Nous avons donc recherché, chez l'animal éveillé, des épisodes naturels d'oscillations oculaires et céphaliques qui pourraient expliquer ces oscillations neuronales. En premier lieu, nous avons stimulé, par projection d'air sur la face, le système trigéminal du cobaye. L'enregistrement des mouvements oculaires et céphaliques a montré que les mouvements obtenus consistaient souvent en des oscillations à 10 Hz. En second lieu, nous avons étudié les mouvements oculaires du cobaye pendant le sommeil paradoxal (SP). L'enregistrement a révélé la présence de saccades isolées et d'épisodes d'oscillations oculaires de grande amplitude (30 deg) et de grande vitesse (600 deg/sec), centrées sur 10 Hz. Les bouffées d'activité musculaire caractéristiques du SP, induites au niveau des membres, de la face et du cou, sont synchronisées avec ces oscillations.

b) *Etude des récepteurs NMDA des neurones vestibulaires centraux*

Nous avons démontré *in vitro* la présence de récepteurs NMDA au niveau des nNVM et montré *in vivo* qu'ils étaient impliqués dans le maintien de la décharge de repos de ces neurones. Il restait à étudier la modulation de ces récepteurs par leur site allostérique glycinergique. Nous avons donc d'abord confirmé *in vitro* la réalité de cette modulation au niveau des nNVM. Puis, *in vivo*, nous avons perfusé le complexe vestibulaire de cobayes éveillés avec un

agoniste (la D-Sérine) et un antagoniste (le 7-Chlorokynurénate) du site glycinergique du récepteur NMDA. La D-Sérine induit un syndrome postural et une asymétrie du réflexe vestibulo-oculaire horizontal (RVOH) réversibles, qui indiquent une hyperactivité du complexe vestibulaire perfusé. A contrario, le 7-Chlorokynurénate provoque des syndromes opposés et réversibles, correspondant à une hypoactivité du complexe vestibulaire perfusé. Ces résultats nous amènent à proposer que, *in vivo*, le site modulateur glycinergique du récepteur NMDA pourrait moduler le gain du système vestibulaire horizontal.

c) *Etude des neurones vestibulaires médians au cours du sommeil paradoxal (SP) et d'un apprentissage*

Les neurones vestibulaires secondaires du noyau vestibulaire médian sont les premiers relais, dans le système nerveux central, de l'information vestibulaire codée par les canaux semi-circulaires horizontaux. L'enregistrement extracellulaire de longue durée (deux heures) des nNVM secondaires, parallèlement aux recueils des mouvements oculaires, de l'activité EMG des muscles du cou et de l'EEG, nous a permis de quantifier la décharge de ces neurones pendant une stimulation vestibulaire naturelle. Pendant le sommeil paradoxal (SP), les nNVM secondaires continuent de coder la vitesse de la tête. Ce résultat est étonnant puisque pendant le SP, les motoneurones oculaires, contactés monosynaptiquement par les nNVM secondaires, oscillent à 10 Hz. Nous avons aussi étudié la décharge des nNVM secondaires aux cours d'un apprentissage induit par un conflit visuo-vestibulaire. Nos premiers résultats démontrent que ces neurones subissent des modifications plastiques au cours de cet apprentissage : leur réponse aux stimulations vestibulaires baisse de gain parallèlement à la baisse du gain du RVOH.

d) *Etude des bases neuropharmacologiques de la compensation vestibulaire*

En collaboration avec le groupe de J. MALLET (CNRS Paris), nous avons recherché des changements de l'expression des gènes codants pour les récepteurs NMDA, métabotropiques, GABAergiques et cholinergiques après hémilabyrinthectomie. Nos résultats tendent à montrer qu'une hypersensibilité de dénervation des récepteurs NMDA pourrait jouer un rôle dans la plasticité post-lésionnelle du système vestibulaire.

VII. DÉVELOPPEMENT VISUEL ET PROPRIOCEPTION EXTRAOCULAIRE

(P. BUISSERET, C. MILLERET, I. BILLIG, J.C. HOUZEL)

L'activité du groupe a pour but principal l'étude du développement du système visuel et des facteurs qui contrôlent ce développement. Pour cela,

l'évolution postnatale des propriétés spécifiques d'analyse de l'environnement visuel par les neurones corticaux a été suivie et comparée dans différentes situations expérimentales dans les aires visuelles 17 et 18. Cette analyse se poursuit maintenant par l'étude du développement des propriétés fonctionnelles du transfert interhémisphérique.

Les études qui ont porté sur les conditions du développement des fonctions visuelles ont démontré la nécessité d'une entrée rétinienne mais souvent aussi celle d'un facteur extrarétinien. Il a été établi que l'un de ces facteurs était lié aux mouvements oculaires par l'intermédiaire de la proprioception des muscles extrinsèques de l'œil. La nature des récepteurs mis en jeu, les relais centraux ainsi qu'une éventuelle participation au contrôle oculomoteur ne reposaient que sur des résultats existants incomplets, parcellaires ou contradictoires.

a) *Plasticité des connexions interhémisphériques visuelles*

Nous avons précédemment montré qu'un strabisme convergent unilatéral induit chez le chaton à l'âge d'une semaine entraînait la stabilisation fonctionnelle de projections callosales exubérantes juvéniles au niveau du cortex visuel chez des animaux adultes. Plus récemment, nous avons démontré qu'une telle stabilisation avait lieu également après une occlusion monoculaire ou une énucléation unilatérale (C. MILLERET et J.C. HOUZEL). Nous avons de plus visualisé ces projections après injection d'un nouveau marqueur antérograde, la biocytine. La reconstruction tridimensionnelle de leurs terminaisons est en cours (J.C. HOUZEL, C. MILLERET, G.M. INNOCENTI).

Une étude antérieure avait par ailleurs permis d'établir que le transfert interhémisphérique des messages visuels pouvait être modifié en quelques semaines chez le chat adulte sous l'effet d'une occlusion monoculaire associée à une déafférentation partielle du système visuel. Nous avons démontré plus récemment qu'un tel effet était réversible en quelques dizaines de minutes (C. MILLERET, P. BUSER). Les mécanismes impliqués dans une telle plasticité sont actuellement à l'étude.

b) *Projections centrales des afférences extraoculaires*

Nous avons récemment précisé que la projection primaire des récepteurs musculaires extrinsèques vers le complexe vestibulaire ne concernait que le noyau vestibulaire médian. Ce résultat pourrait avoir une signification fonctionnelle intéressante car ce noyau est impliqué dans le contrôle moteur des yeux selon le plan horizontal qui est justement celui des deux yeux et c'est par déplacement des yeux dans ce plan que s'effectuent la fusion binoculaire et la jonction « parfaite » des deux hémichamps visuels droit et gauche (I. BILLIG et P. BUISSETER, en coll. avec C. BUISSETER-DELMAS).

c) Organisation de la boucle trigémino-cérébello-vestibulaire

La régulation oculomotrice passant par les noyaux vestibulaires est sous l'influence directe du cervelet. Nous étudions l'organisation de la boucle trigémino-cérébello-vestibulaire et en particulier l'entrée proprioceptive extraoculaire dans cette boucle. Il ressort que les régions du cortex cérébelleux qui sont directement impliquées dans cette boucle reçoivent, par les deux systèmes afférents au cervelet, des projections de la partie des noyaux trigéminaux où se terminent les afférences primaires des récepteurs des muscles extraoculaires (I. BILLIG et P. BUISSERET, en coll. avec N. YATIM et C. BUISSERET-DELMAS).

PUBLICATIONS

Articles dans revues scientifiques

BUISSERET-DELMAS C., YATIM N., BUISSERET P. and ANGAUT P. The X zone and CX subzone of the cerebellum in rat. *Neurosci. Res.*, 1993, 16, 195-207.

CHAPUIS N., KRIMM M., DE WAELE C., VIBERT N., BERTHOZ A. Effect of post-training unilateral labyrinthectomy in a spatial orientation task by guinea pigs. *Behavioral Brain Res.*, 1992, 51, 2, 115-126.

CHATILA M., MILLERET C., BUSER P. and ROUGEUL A. 10 Hz, « alpha-like » rhythm in the visual cortex of the waking cat. *Electroencephal. and Clin. Neurophysiol.*, 1992, 3, 217-222.

CHATILA M., MILLERET C., ROUGEUL A. and BUSER P. Alpha rhythm in the cat thalamus. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, 1993, 316, 51-58.

CLEMENT G., WOOD S.J., RESCHKE M.F. Effects of microgravity on the interaction of vestibular and optokinetic nystagmus in the vertical plane. *Aviat. Space Environ. Med.*, 1992, 63, 777-784.

CREMIEUX J., BUISSERET P. and GARY-BOBO E. Experimental evidence that rearing kittens in stroboscopic light retards maturation of the visual cortex, a neck tool to study cortical periods. *Vision Res.*, 1992, 32, 41-45.

EPELBAUM M., MILLERET C., BUISSERET P. and DUFIER J.L. The sensitive period for strabismic amblyopia in humans. *Ophthalmology*, 1993, 100, 323-327.

FINDLAY J., KAPOULA Z. Scrutinization, spatial attention, and the spatial programming of saccadic eye movements. *Quart. J. Exp. Psychol.*, 1992, 45 A (4), 633-647.

ISRAEL I. Memory-guided saccades : what is memorized ? *Exp. Brain Res.* 1992, 90, 221-224.

ISRAEL I., RIVAUD S., PIERROT DESEILLIGNY C. et BERTHOZ A. Cortical control of vestibular-memory-guided saccades. *Ann. NY Acad. Sci.*, 1992, 656, 472-484.

KAPOULA Z., ROBINSON D.A., OPTICAN L.M. Visually-induced cross-axis post-saccadic eye drift. *J. Neurophysiol.*, 1993, 69, 1031-1043.

LEONE G., DROULEZ J. and CORNILLEAU-PERES V. A Neural Network for Computing Surface Curvature from Optic Flow. *Ann. NY Acad. Sci.*, 1992, 656, 861-864.

LIVERNEAUX P., LESTIENNE F. Trajectoires du centre de gravité de la tête et activité musculaire du rachis sous-occipital au cours de l'attraction du regard chez le singe. *Science et Motricité*, 1993, 19, 21-30.

OLIVIER E., GRANTYN A., CHAT M., BERTHOZ A. The control of slow orienting movements by tecto-reticulo-spinal neurons in the cat : Behavior, discharge patterns and underlying connections. *Exp. Brain Res.*, 1993, 93, 435-449.

PETIT L., MAZOYER B., BERTHOZ A., ORSSAUD C., TZOURIO N. Contribution of Basal ganglia, Frontal eye Fields, Supplementary motor area and Supplementary motor eye field during voluntary saccades in humans. *J. Neurophysiol.*, 1992, 69, 4, 1009-1016.

RON S., BERTHOZ A., GUR S. Saccade-vestibulo-ocular reflex co-operation and eye-head uncoupling during orientation to flashed target. *J. Physiol.* (London), 1993, 464, 595-611.

SERAFIN M., KHATEB A., DE WAELE C., VIDAL P.P., MÜHLETHALER M. Medial vestibular nucleus in the guinea pig. NMDA induced oscillations. *Exp. Brain Res.*, 1992, 88, 187-192.

SERAFIN M., KHATEB A., VIBERT N., VIDAL P.P., MÜHLETHALER M. Medial vestibular nucleus in the guinea pig. Histaminergic receptors. I. An in vitro study. *Exp. Brain Res.*, 1993, 93, 242-248.

SMITH P., DE WAELE C., VIDAL P.P., DARLINGTON C. Excitatory amino acid receptors in normal and abnormal vestibular function. *Mol. Neurobiol.*, 1992, 5, 369-387.

YABE T., CHAT M., MALHERBE E., VIDAL P.P. Effects of Ginkgo biloba extract (EGB 761) on the guinea pig vestibular system. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 1992, 42, 595-604.

YABE T., DE WAELE C., SERAFIN M., VIBERT N., ARRANG J.-M., MÜHLETHALER M. and VIDAL P.P. Medial vestibular nucleus in the guinea pig :

Histaminergic receptors. II. An in vivo study. *Exp. Brain Res.*, 1993, 93, 249-258.

Chapitres dans ouvrages collectifs

ANDRE-DESHAYS C., RON S. Eye-head main sequence in midsagittal vertical plane in humans. In : Berthoz A., Graf W., Vidal P.P. (eds) *The Head-Neck Sensory Motor System*. Oxford University Press, New York, 1992, pp. 408-411.

BERTHOZ A., GRANTYN A., OLIVIER E. The origin of horizontal gaze signals in neck muscles during orienting. In : L. Jami, E. Pierrot-Deseilligny and D. Zytnicki (eds.), *Muscle Afferents and Spinal Control of Movements*, IBRO Series, Pergamon Press, Oxford, 1992, pp. 259-270.

BUISSERET P. Suppression of cervical afferents impairs visual cortical cells development. In : Berthoz A., Graf W. and Vidal P.P. (eds), *The Head-Neck Sensory Motor System*, Oxford University Press, New York, 1992, pp. 188-192.

BUISSERET P. Role of eye muscle receptors in the development of visual cortical cell properties. In : L. Jami et al. (eds), « Muscle afferents and spinal control of movement », IBRO series, Pergamon Press, Oxford, 1992, pp. 245-251.

BUISSERET P. The development of visual cortical properties depends on visuo-proprioceptive congruence. In : Hicks T P. and Molotchnikoff S. (eds), *The visually responsive Neuron : from basic neurophysiology to behavior*, Progress in Brain Res., Elsevier, Amsterdam, 1993, 95, pp. 251-256.

DE WAELE C., VIBERT N., BERTHOZ A., VIDAL P.P. Compensation of global and selective lesion of the vestibular apparatus. In : Berthoz A., Graf W., Vidal P.P. (eds), *Head-Neck Motor Control*, Oxford University Press, New York, 1992, 103, 625-630.

DROULEZ J., BERTHOZ A. The dynamic memory model and the final oculomotor and cephalomotor integrators. In : Shimazu, H. and Shinoda, Y. (eds), *Vestibular and Brain Stem Control of Eye, Head and Body Movements*. Japan Scientific Soc. Press, Tokyo and Karger, Basel, 1992, pp. 221-239.

GRAF W., de WAELE C. and VIDAL P.P. Skeletal geometry in vertebrates and its relation to the vestibular endorgans. In : A. Berthoz, W. Graf and P.P. Vidal (eds), *The Head-Neck Sensory Motor System*. Oxford University Press, New York, 1992, pp. 129-134.

GRAF W., WANG D.H., DE WAELE C. and VIDAL P.P. How humans bend their necks in the sagittal plane. A biomechanical analysis of the head-neck

joints. In : M. Woollacott and F. Horak (eds), *Posture and Gait : Control Mechanisms*. University of Oregon Press : Eugene, Oregon, USA, 1992, pp. 284-287.

GRAF W., WANG D.H., DE WAELE C. and VIDAL P.P. The role of otoliths in maintaining the upright posture of the head-neck system in the guinea pig. In : H. Shimazu and Y. Shinoda (eds), *Vestibular and Brain Stem Control of Eye, Head and Body Movements*. Japan Scient. Soc. Press : Tokyo and Karger : Basel, 1992, pp. 79-90.

GRANTYN A., HARDY O., OLIVIER E., GOURDON A. Relationship between task-related discharge patterns and axonal morphology of brainstem projection neurons involved in orienting eye and head movements In : H. Shimazu and Y. Shinoda (eds), *Vestibular and Brain Stem Control of Eye, Head and Body Movements*, Japan. Scient. Soc. Press : Tokyo and Karger, Basel, 1992, pp. 255-273.

GRANTYN A., BERTHOZ A., HARDY O., GOURDON A. Contribution of reticulo-spinal neurons to the dynamic control of head movements : Presumed neck bursters. In : A. Berthoz, W. Graf and P.P. Vidal (eds) *The Head-Neck Sensory-Motor System*, Oxford University Press, New York, 1992, pp. 318-329.

ISRAEL I., BERTHOZ A. Representation of space and motion in man. In : Stelmach G.E., Requin J., (eds) *Tutorials on Motor Behavior II*. Elsevier, Amsterdam, 1992, pp. 195-209.

LE GOFF B., MADIC P., LIVERNEAUX P., LESTIENNE F. Kinematic characteristics of head trajectory during horizontal head movements in the monkey. In : A. Berthoz, Graf W., Vidal P.P. (eds) *The Head-Neck Sensory-Motor System*. Oxford University Press, New York, 1992, pp. 510-515.

MILLERET C. Extraocular proprioceptive afferents in vestibular nuclei : anatomical and physiological studies. In : L. Jami, E. Pierrot-Deseilligny and D. Zytnicki (eds), *Muscle afferents and spinal control of movement*. IBRO Series. Pergamon Press, Oxford, 1992, pp. 271-275.

MILLERET C. and BUSER P. Reorganization processes in the visual cortex also depend on visual experience in the adult cat. In : T.P. Hicks, S. Molotchnikoff and T. Ono (eds), *The visually responsive neuron : From Basic Neurophysiology to Behavior*. Prog. Brain Res. Vol. 95, Chap. 23, 1993, pp. 257-269.

POZZO T., BERTHOZ A., LEFORT L. Head kinematics during complex movements. In : A. Berthoz, Graf W., Vidal P.P. (eds) *The Head-Neck Sensory-Motor System*. Oxford University Press, New York, 1992, pp. 587-590.

SERAFIN M., KHATEB A., DE WAELE C., VIDAL P.P., MÜLHETHALER M. Electrophysiology and pharmacology of two types of neurones in the medial vestibular nucleus and in the nucleus gigantocellularis of the guinea pig in vitro. In : Berthoz A., Graf W., Vidal P.P. (eds), *The Head-Neck Sensory-Motor System*, Oxford University Press, New York, 1992, 38, 244-250.

SERAFIN M., KHATEB A., DE WAELE C., VIDAL P.P., MÜLHETHALER M. In vitro properties of medial vestibular neurons In : Shimazu H., Shinoda Y. (eds), *Vestibular and Brainstem Control of eye, head and body movements*, Japan Scient. Soc. Press, Tokyo and Karger, Basel, 1992, pp. 111-121.

VIDAL P.P., WANG D.H., GRAF W., de WAELE C. Vestibular control of skeletal geometry in the guinea pig : a problem of good trim ? In : J.H.J. Allum *et al* (eds), *Natural and Artificial Control of Hearing and Balance*. Prog. Brain Res. Vol. 97. Elsevier Science Publishers B.V. (Biomedical Division) : Amsterdam 1993 ; pp. 229-243.

Co-édition d'ouvrages collectifs

BERTHOZ A., GRAF W., VIDAL P.P. (Eds.). *The Head-Neck Sensory Motor System*. Oxford University Press : New York, 1992, 748 pp.

Communications aux congrès

CORNILLEAU-PERES V., DROULEZ J. Perception of three-dimensional shapes from motion during active and passive vision. ECVP, Pisa, Sept. 92. Perception, 21 suppl. 2, p. 55.

EGGERT T., KAPOULA Z. Fast disconjugate adaptations to aniseikonia. Soc. for Neuroscience Abstr. 18, Anaheim, Octobre 1992.

ESCUDERO M., VIDAL P.P. Eye movements during paradoxical sleep in guinea pig Soc Neuroscience, abstr 92. 8, Anaheim, Octobre 1992.

GLASAUER S., AMORIM M.A., BERTHOZ A. Linear path integration during locomotion in normal and labyrinthine-defective subjects. Abstr 15th ENA Meeting, Sept. 1992, Munich.

GLASAUER S., AMORIM M.A., PAVLOVA O., BERTHOZ A. Linear path integration during locomotion. I. Normal subjects. Proceed. of the XVIIth Barany Society Meeting, 1992, Prague.

GLASAUER S., AMORIM M.A., VITTE E., BERTHOZ A. Linear path integration during locomotion. II. Labyrinthine-defective subjects. Proceed. of the XVIIth Barany Society Meeting, 1992, Prague.

GLASAUER S., RESCHKE M., BERTHOZ A., MICHAUD L., HUEBNER W. The effect of space flight on gaze control strategy. 5th European Symposium on Life Science Research in Space. Arcachon, 1993.

GRANTYN A., CHAT M. Multiple postsynaptic targets of tecto-reticulo-spinal neurons in the rhombencephalic tegmentum : a quantitative intra-axonal HRP study. 2nd Spring Conference on Neural Control of Movement, Marco Island, Florida, U.S.A., 1992.

GRANTYN A. Pontine reticulospinal neurons and their tectal afferents. Second HFSP Meeting on Computational, Adaptive and Cognitive Aspects of Motor Behavior. Minneapolis, USA, October 1992.

HOUZEL J.C., MILLERET C. and BUISSERET P. Early monocular deprivation enlarges widely the area of visual transcallosal responses in A17 and A18 of the cat. *Europ. J. Neurosci.*, 1992, suppl. 5 : 266.

HOUZEL J.C., MILLERET C. and INNOCENTI G.M. Morphology of callosal axons terminating in visual cortical areas 17 and 18 in the adult cat. *Europ. J. of Neurosci. Suppl.* n° 5, 1992, 4148.

ISRAEL I., FETTER M., KOENIG E. Retrospective & concurrent three-dimensional angular motion integration in humans. In : Proc. XVIIth Barany Society Meeting, Prague, 1992.

KAPOULA Z. Disconjugate adaptations of human vertical saccades. *Investig. Ophthal. Vis. Sci. Suppl.* 33 : 3323, 1992.

KAPOULA Z., EGGERT T, MARTIN-BEUZART S. Fast disconjugate adaptations of human saccades, *Europ. J. Neurosci. Suppl.* n° 5, 1992.

KAPOULA Z. Fast disconjugate adaptations of human saccades. 2nd Spring Conference on Neural Control of Movement, Marco Island, Florida 1992.

KITAMA T. Vestibular sensitivity of reticular neurons participating in the control of visually triggered gaze shifts. Second HFSP Meeting on Computational, Adaptive and Cognitive Aspects of Motor Behavior. Minneapolis, USA, October 1992.

MCINTYRE J. and DROULEZ J. Compliant motion during surface following by the human arm. *Soc. Neurosci. Abstr.* 1992, 22 : 1053. Anaheim, 1992.

OLIVER E., GRANTYN A., CHAT M., BERTHOZ A. Tecto-reticulo-spinal neurons contribute to the generation of slow post-saccadic eye movements in the cat. *Soc. Neurosci. Abstr* 18 : 699. Anaheim, 1992.

VIBERT N., SERAFIN M., KHATEB A., VIDAL P.P., MÜHLETHALER M. Effects of amino-acids on medial vestibular neurons in guinea pig brainstem slices *Soc. Neurosci. Abstr* 215.10, Anaheim, 1992.

DE WAELE C., ABITBOL M., MENINI C., CHAT C., MALLET J., VIDAL P.P. In situ hybridization of glutamatergic receptors, glutamate decarboxylase and choline acetyl transferase in rat vestibular nuclei *Soc Neurosci abstr* 215. 5, Anaheim, 1992.

YATIM N., BUISSERET-DELMAS C., ANGAUT P. and BUISSERET P. An X zone and CX subzone in the cerebellum of the rat : an experimental anatomical study using WGA-HRP. *Europ. J. Neurosci*, 1992, S5, 215.

Enseignement

BERTHOZ A.

Bases neurales de l'oculomotricité. Cours DEA Neurosciences, Univ. Paris 6. (6 h).

Relations perceptivo-motrices. Cours DEA Sciences Cognitives. Univ Paris 6/ EHESS (6 h).

BUISSERET P.

Université Paris V, DEA de psychologie des processus cognitifs. Responsable du module de Neurosciences (30 h).

Université Paris VIII, DEA de biologie du comportement, option vision-motricité (6 h).

Encadrement thèse : I. Billig.

DROULEZ J.

Participation aux cours du magistère de biologie, Ecole Normale Supérieure (1992).

Plusieurs conférences invitées notamment à l'Université de Nijmegen, à l'Université de Genève, à l'Université de Zürich, à l'Université Paris V.

Participation à l'Ecole de Printemps NSI 93 (St-Jean du Gard).

Encadrement de stages d'ingénieur, de stages de DEA Neurosciences, Sciences Cognitives et Biomathématiques (E. Marin), encadrement de thèse (S. Hannequin).

DUHAMEL J.-R.

Les bases neurales de la poursuite oculaire (Enseignement post-universitaire, C.H.U des Quinze-Vingts, Paris, Décembre 1992).

Encadrement étudiant D.E.A. de Biomathématique : Dendaletche Joël (ENS et Université Paris VI).

KAPOULA Z.

Plasticité oculomotrice monoculaire : saccade et vergence. Enseignement de la biologie de développement, service d'ophtalmologie, Hôpital Necker, Paris, Juin 1992.

Encadrement étudiant DEA Neurobiologie Sensorielle (Univ. Montpellier I et II) : Dr S. Mirabel.

MILLERET C.

Hôpital Necker-Enfants Malades : cours en 2^e année d'orthoptie (4 h).

Université Paris 6 : Cours de Maîtrise. Module de Neurosciences des Systèmes Intégrés « Mécanismes neurobiologiques de la perception visuelle » (10 h).

Université Paris 7 : Faculté de Médecine Lariboisière-St.Louis — Laboratoire de Biophysique. Formation Continue d'électrophysiologie visuelle et Diplôme Universitaire de 3^e cycle (1 h).

Hôpital Laënnec : Cours de Biologie du Développement, sous l'Egide de l'Association Claude Bernard (1 h).

Hôpital des Quinze-Vingts : cours sur « les fondements anatomo-fonctionnels de l'amblyopie strabique » (1 h).

Encadrement thèse : J.C. Houzel.

VIDAL P.P.

Responsabilité du module Système Vestibulaire (10 heures de cours), DEA Neurosciences Paris VI (Resp. J M Besson).

Chargé de cours au DEA de Neurobiologie Sensorielle (4 heures de cours), Université de Montpellier I et II (Resp. A. Uziel).

Coresponsabilité du cycle d'enseignement « Neurophysiologie de l'Oculomotricité, Données Récentes » enseignement post-universitaire (ophtalmologie) Paris, Novembre-Décembre 1992, C.H.N.O. Hopital des Quinze-Vingts, Paris.

Conférences

BERTHOZ A.

— Selection of sensory input during locomotion in human. Conférence J. Monod. La locomotion, des réseaux de neurones à la cognition. Aussois, 1992.

— Form and function in the processing of spation-temporal signals in the brain. Colloquio internazionale : Molecole e forme in biologia. Istit. Italiano per gli studi filosofici. Napoli, 1992.

— Role of gaze controlled head stabilization in the coordination of posture and movement. HFSP meeting : The control and modulation of patterns of interlimb coordination. Leuven, 1992.

BUISSERET P.

— « Squint induces new visually functional callosal synaptic contacts in cortical regions which are normally unresponsive in young kittens », Sattellite Workshop of the XXV international Congress of Psychology, Anvers, Belgique, 1992.

— « Plasticité du transfert interhémisphérique de l'information visuelle », Institut de Biologie, Collège de France, Paris, 1992.

DUHAMEL J.-R.

— Organisation anatomique et fonctionnelle du cortex pariétal postérieur chez le macaque (Institut des Neurosciences, Université Paris VI, 23.6.1992).

— Frontal and parietal cortical mechanisms in vision and action (Club Parisien de Neuropsychologie, 20.1.1993).

GRAF W.

— Annual Meeting of the Eastern EEG-Society, Feb. 18-20, 1993, Val-David, P.Q., Canada.

— American Academy of Neurology, Annual Meeting, April 25-30, 1993, New York, NY, USA.

— Institut für Hirnforschung, Universität Bremen, Bremen, Allemagne. April 14, 1993.

VIDAL P.P.

— Société Française de Neurologie, Journées Internationales « Le Cervelet », Paris, Juin 1992.

— Laboratoire de biologie du Comportement, Université Nancy 1, Avril 1993.