

Physiologie de la Perception et de l'Action

M. Alain BERTHOZ, professeur

L'enseignement a porté sur : Le Regard (I) : Evolution, Développement et Mécanismes de l'Orientation du Regard.

A. GÉNÉRALITÉS

Le regard est, du point de vue strictement géométrique, défini comme la direction de l'axe optique dans l'espace. Toutefois, ce concept est beaucoup plus complexe que cette acception pourrait le laisser entendre.

L'étude des mécanismes du regard est, pour plusieurs raisons, un excellent modèle pour comprendre les processus sensori-moteurs et ceux de la cognition spatiale. Tout d'abord, le regard joue un rôle fondamental dans la **perception visuelle**, il est responsable de l'orientation vers une cible ou vers un prédateur et est donc essentiel pour la survie de l'espèce. Ensuite, il est **très rapide** car la survie d'un animal dépend d'une orientation du regard en quelques dizaines de millisecondes. Les mécanismes neuronaux qui sous-tendent le regard sont les plus rapides que produit le cerveau. Ils sont extrêmement **précis** : le regard est fixé avec une précision de quelques minutes d'arc.

Par ailleurs, **le regard est composé de sous-systèmes neuronaux** distincts, identifiables, responsables respectivement des mouvements de stabilisation (réflexe vestibulo-oculaire, nystagmus optocinétique, ...) et des mouvements d'orientation et de capture d'une cible (saccades, poursuite, etc.). Ces sous-systèmes sont apparus à divers stades de l'Evolution (par exemple la faculté de poursuivre un objet mobile est apparue chez les mammifères supérieurs et chez les primates en même temps qu'apparaissait la fovéa et que les yeux migraient d'une position latérale à une position frontale). Leur étude présente donc un intérêt pour comprendre la **phylogenèse** des mécanismes cérébraux.

Ensuite, l'orientation du regard est liée à des mécanismes plus généraux qui relèvent du problème cognitif de **l'attention sélective**. Ainsi, une partie des

mécanismes de contrôle du regard concernera des mouvements explicites (ou « overt » dans la terminologie anglo-saxonne) mais une autre partie concernera des intentions de mouvement ou des déplacements internes de l'attention visuelle (ou « covert »).

De plus, les mécanismes qui contrôlent le regard permettent d'accéder à la fois aux aspects les plus périphériques du contrôle du mouvement et à des aspects plus cognitifs des relations entre perception et action. Par exemple, l'étude des mouvements oculaires vers des cibles, au cours d'une tâche de réponse retardée (la cible disparaît et on demande au sujet d'attendre avant de faire une saccade en mémorisant la position de la cible) est actuellement un des paradigmes les plus féconds pour l'étude des mécanismes corticaux de la **mémoire spatiale**.

Le regard n'est donc pas la vision : c'est l'acte de diriger la vision vers un objet, une scène ou une personne. Le regard est hypothèse et décision ; il est exploration ; il est la locomotion immobile ; il est le guide de la vision. Il constitue, pour moi aussi, un modèle privilégié pour étayer la thèse centrale de cet enseignement, à savoir que le cerveau est un générateur d'hypothèses, qu'il est essentiellement une machine biologique faite pour prédire le futur comme disait Bernstein, et qu'il simule l'action en même temps qu'il l'exécute.

La première leçon a introduit deux ans consacrés à l'étude du regard. Elle a d'abord cherché à préciser quel est le regard qui nous intéresse.

1. *Le regard qui se projette*

L'idée que le regard est une projection du cerveau sur le monde n'est pas nouvelle. Déjà à Babylone, le regard était ou mâle et se projetait, ou femelle et recevait la lumière. Déjà chez les Grecs, Empédocle (490-430 av. J.C.), cité par Théophraste, essaie d'expliquer ce qu'est la vue, et déclare que l'intérieur de la vue est du feu autour duquel se trouvent de l'eau, de la terre et de l'air, à travers lesquels le feu peut passer grâce à sa subtilité. Sa théorie dite « de l'extramission » suppose que ce feu interne produit de la lumière qui se reflète sur les objets et retourne vers l'œil (est-ce l'origine de l'expression « un regard enflammé » ?). Platon (426-348 av. J.C.), lui aussi, a proposé une théorie dite « de l'interaction ». Des rayons visuels seraient produits par l'organisme. Ils entreraient en interaction avec la lumière ambiante et formeraient le « cône de vision » dont le sommet est dans l'œil et la base sur l'objet. Ce cône touche l'objet et est donc mis en vibration. Cette vibration est transmise à l'œil. Ce signal vient activer les composantes cognitives de l'âme qui sont situées dans le cerveau. Alahazen (965-1038) a également proposé une théorie interactionniste du regard : des signaux visuels efférents, produits par le cerveau (*spiritus visibilis*) au niveau du chiasma optique, pénètrent dans l'œil et interagissent avec les ondes visuelles produites par les

objets. Cette interaction est ensuite renvoyée dans le cerveau et se combine avec les informations de l'autre œil pour donner une perception.

L'art de la Renaissance est en partie fondé sur l'exploitation de la perspective. Le regard y est un « point de vue » sur le monde. Il détermine les proportions, il est guide des rapports de l'architecture. Cette idée des mouvements du regard comme moyen de changer de « point de vue » sera très importante dans l'École soviétique des années 50 avec les travaux de Yarbus, Zinchenko, Verguiless, Gippenreiter, etc.

Les théories interactionnistes ont eu une version moderne et importante dans l'idée de « décharge corollaire » que l'on attribue souvent à Von Holst et Mittelstaedt mais qu'il faut en fait rapporter à des observations de Bell et de Purkinje (1823-1825). Ceux-ci ont observé qu'une image consécutive (point lumineux dont la perception persiste après son extinction) semble stationnaire sur l'œil lorsqu'on le pousse avec l'index (déplacement passif) alors qu'il semble bouger lorsque le sujet déplace son œil activement. Ils observent aussi que les objets extérieurs semblent se déplacer lorsqu'on déplace passivement l'œil alors qu'ils sont invariants lors de déplacements actifs. Von Uexküll, en 1920, puis Von Holst et Mittelstaedt en 1950 proposent une théorie dite de « l'efferenz copy » ou du « principe de réafférence » ou encore de la « décharge corollaire » pour interpréter ces faits. Une copie de l'ordre moteur serait adressée aux centres de la perception lorsque le mouvement est activement déclenché par le cerveau. Cette copie permettrait de réactualiser les représentations de l'objet et de compenser le déplacement de l'image de l'objet sur la rétine par un déplacement virtuel qui donnerait l'invariance perçue. Si l'on se place dans le cadre des théories cybernétiques des asservissements qui ont dominé depuis 20 ans dans le domaine de l'étude et de la modélisation des mécanismes du regard, elle correspond au concept de « feed-forward » par contraste avec le concept de « feedback ».

On retrouve cette idée sous la plume de Teuber, maître de l'école des Psychologues du MIT, et dans les travaux de R. Held dans les années 60. Steinbach et Held ont montré l'importance de l'activité pour organiser un mouvement du regard. Ces auteurs attribuèrent l'accroissement de performance à l'apport de la copie d'efférence qui peut être adressée aux centres de perception lorsque le mouvement est actif et qui fait défaut lorsque le mouvement est passif.

2. *Le regard qui palpe*

« La vision est palpation par le regard » écrivait Merleau-Ponty. L'équivalence entre les perceptions visuelle et tactile a été démontrée par Bach Y Rita dans ses expériences célèbres qui ont permis de faire « voir » des aveugles de naissance en leur appliquant des vibrations à la peau. Cette technique est limitée et n'est pas aussi efficace que la lecture en braille qui utilise sans

doute l'exploration active tactile par le sujet ; mais elle a démontré que les prévisions de Sartre (qui avait annoncé que le sens tactile était « l'analogon » de la vision) étaient une pensée juste. Ajuriaguerra avait insisté sur cet aspect dans son cours au Collège de France.

3. *Le regard qui capture et oriente l'attention*

Notre enseignement a concerné cette année un aspect particulier des mécanismes de contrôle du regard : les « réactions d'orientation ».

Les réactions d'orientation sont des mouvements explicites qui orientent la tête et les yeux, et parfois le corps, en direction d'un site ou d'une cible d'intérêt.

La définition historique de la « réaction d'orientation » recouvre des processus plus généraux que ceux que nous aurons le loisir d'étudier ensemble cette année. On doit à Pavlov (1927) une description de la réaction d'orientation : « l'apparence d'un stimulus nouveau évoque immédiatement un réflexe de recherche, l'animal fixe tous ses récepteurs sensoriels pertinents vers la source de perturbation, élevant les oreilles, dirigeant son regard vers la source et reniflant l'air ». Dans sa définition originale telle qu'elle est aussi reprise par Sokolov qui a consacré de nombreuses études aux bases neurales du « réflexe d'orientation », il s'agit d'abord d'un état général d'éveil généralisé qui n'est pas spécifique à une seule modalité sensorielle. Dans la littérature soviétique, la réaction d'orientation est donc plus une préparation qu'une exécution.

Le fait de s'orienter vers une source sensorielle est un comportement que l'on retrouve chez les organismes les plus simples. Il a généralement été décrit sous le nom de « taxie » par les éthologistes qui ont ainsi distingué « phototaxie, héliotaxie, thermotaxie, etc. ». Mais, dans ces cas, il implique souvent aussi une locomotion vers la source attirante.

Lorenz a étudié le répertoire des mouvements d'orientation. Il a, par ailleurs, insisté sur le fait qu'une partie des synergies qui sont mises en jeu dans ces mouvements sont parfaitement indépendantes des entrées sensorielles et « ne sont pas entraînées », comme on aurait trop souvent tendance à le croire, par une succession de réflexes, mais par des processus se déroulant au sein même du système nerveux. Les contrôles afférents n'interviennent que dans l'orientation générale des coordinations héréditaires dans l'espace mais pour l'élaboration de l'enchaînement du mouvement lui-même, ils sont totalement négligeables » (cf. *L'envers du miroir*, p. 80)

Gibson, analysant l'évolution de la vision chez les vertébrés, nous rappelle que les poissons disposaient d'un « œil de poisson » (reproduit aujourd'hui par les photographes) qui pouvait embrasser d'une seule vue un large environnement. Pour Gibson, l'apparition de la vision fovéale, au cours de l'évolution, s'est accompagnée de la migration des yeux d'une position latérale à une

position frontale et a permis la mesure de la distance des objets en profondeur et l'apparition de la poursuite, etc. Mais ces avantages de la vision frontale ont eu pour conséquence que les animaux ont dû développer des mécanismes pour prélever successivement des échantillons du monde visuel. L'orientation ne fut donc plus utilisée seulement pour orienter la bouche ou le corps mais pour explorer le monde visuel. Il fallut que des mouvements de la tête apparaissent et que la coordination des mouvements d'exploration permette un recouvrement des images successives qui, d'après Gibson, est essentielle pour assurer, par exemple, la cohérence de la représentation de l'ensemble d'une pièce dans laquelle on se trouve et évaluer la « faisabilité » (affordance) de nos actes.

La coordination entre les mouvements du regard et ceux du corps est souvent assurée par synergies posturales précâblées, comme le fameux réflexe du cou décrit par Fukuda. Au cours de la locomotion, le regard n'est pas dirigé de façon aléatoire, ainsi que le montrent des photographies de Muiybridge : le regard de l'homme qui descend un escalier, celui de l'homme qui court ou des personnages qui effectuent une tâche sont orientés vers un but précis. Il peut aussi être simplement stabilisé dans l'espace pour permettre le traitement du flux optique et la fusion des informations de mouvement. Il peut être ancré vers un objet. Cet objet peut être porté par le corps.

Enfin, Darwin a également rappelé, dans son ouvrage sur « L'expression des émotions chez l'Homme et chez l'animal », que l'orientation du regard est souvent inscrite dans une attitude qui exprime une émotion.

Dans tous les cas, l'orientation du regard va exiger des mécanismes très élaborés pour coordonner de multiples degrés de liberté.

4. *Le regard qui s'échange*

Le regard qui nous intéresse est aussi le regard qui régule les relations sociales avec l'autre. Le regard a une fonction de prise d'information mais, ainsi que l'a dit Maisonneuve, il a aussi un rôle fondamental « d'équilibre interactionnel ». Cet échange est d'abord celui qui intervient au cours des préliminaires à l'accouplement. Il est souvent articulé avec la posture, par exemple dans les comportements de séduction. Sous le nom de « contact œil à œil », Robson et Ajuriaguerra ont étudié ce rôle du regard chez l'enfant et la façon dont le bébé arrive peu à peu à s'affranchir du magnétisme et de l'attraction irrésistible du regard de la mère (sans doute, comme nous le savons aujourd'hui, par suite du développement du cortex frontal).

On doit aussi à l'éthologiste Golani une extraordinaire description des échanges de regard entre deux chiens qui vont s'égorger. Il utilisa la technique de description des mouvements utilisée par la chorégraphe Eshkol en Israël,

technique qui consiste à décrire par une simple notation manuelle les mouvements des danseurs dans trois référentiels différents et simultanés (égocentrique, allocentrique ou lié à l'environnement, et liant les deux partenaires).

5. *Le mauvais œil et le regard de la lutte*

Mais l'œil de l'autre n'est pas toujours bon. Le « mauvais œil » est familier à toutes les civilisations méditerranéennes. Au Maghreb et au Proche-Orient, il est ressenti comme un organe ambivalent, à la fois récepteur du Monde et émetteur de force vivante (on retrouve les théories de l'émission). Cette force s'écoule comme l'eau d'une source dont l'œil, en Arabe, porte le nom.

6. *Le regard et le statut social*

Cet échange est aussi celui qui conditionne le statut social de l'individu dans un groupe. Dans son livre « Le sens pratique », Bourdieu décrit les « habitus » en matière de maintien et d'orientation du regard. Dans sa définition de la réaction d'orientation, le stimulus n'est plus simplement une configuration de stimulus sensoriels. « Les stimulus n'existent pas pour la pratique dans leur vérité objective de déclencheurs conditionnels et conventionnels, n'agissant que sous condition de rencontrer des agents conditionnés à les reconnaître. L'habitus ne peut produire la réponse objectivement inscrite dans sa "formule" que pour autant qu'il confère à la situation son efficacité de déclencheur en la constituant selon ses principes, c'est-à-dire en la faisant exister comme question pertinente, par référence à une manière particulière d'interroger la réalité » (Bourdieu, *Le sens pratique*, p. 89, Note). Ce texte est, à mon avis, fondamental car il montre que le sociologue comme le physiologiste arrive à la conclusion que le cerveau ne se contente pas de subir l'ensemble des événements sensoriels du monde environnant, mais au contraire l'interroge en fonction des présupposés qu'il se forme sur la réalité. Une véritable physiologie de l'action est fondée sur ce principe.

B. HISTORIQUE DES CONCEPTS CONCERNANT LES BASES NEURALES DES RÉACTIONS D'ORIENTATION

Bechterew s'est intéressé au contrôle du regard. Par des expériences de lésion, il a construit une théorie concernant l'organisation des mécanismes de contrôle du regard. On doit aussi à Hess de nombreuses expériences de stimulation électrique qui ont établi le rôle des structures du diencéphale et du tectum dans l'organisation de réactions d'orientation. Hess fait des commentaires très intéressants concernant le contrôle des mouvements de la tête. Il précise, par exemple, que la compensation des effets de la gravité (qui modifie considérablement les forces qu'il faut appliquer suivant que la tête est élevée ou abaissée) est sans doute prise en compte par un mécanisme

semblable à celui qu'il a imaginé pour tenir compte de la position de l'œil. Or, ces mécanismes sont « considérablement plus complexes que pour l'œil ». Nous savons aujourd'hui que ce sont les mécanismes du réflexe vestibulo-nuqual et vestibulo-oculaire qui assurent cette compensation et coopèrent avec les réactions d'orientation, comme nous le verrons plus loin dans ce cours.

Sokolov, en URSS, a consacré de nombreux travaux aux bases neurales de la réaction d'orientation. Pour expliquer le fait que la réponse au stimulus disparaît avec la répétition (extinction), il a introduit un concept fondamental : le concept de « modèle neuronal du stimulus ». On retrouve aujourd'hui ce concept dans bien des spéculations sous les noms de « modèle interne » d'« estimation centrale », de « prédiction », d'« hypothèse intrinsèque », etc. : « Ce concept est celui d'une trace qui enregistre les propriétés du stimulus ». D'après Sokolov, « on peut concevoir le modèle neuronal du stimulus comme une matrice de synapses potentialisées qui codent le système de propriétés du stimulus qui a été appliqué de façon répétée ».

Ce modèle non seulement enregistre les propriétés élémentaires des stimulus mais il peut enregistrer leur succession, leur coïncidence. Ceci vient du fait, expérimental, qu'une réaction d'orientation peut être évoquée lorsque seulement quelque-uns des éléments du stimulus complexe sont présentés. Il est donc dynamique. Le réflexe d'orientation, d'après Sokolov, n'implique donc pas seulement des boucles sensori-motrices courtes : il implique une connexion entre le néocortex comme mécanisme de base de l'analyse des signaux et l'hippocampe comme système de détecteur de nouveauté. Sokolov a proposé que la réaction d'orientation résulte d'une « discordance » (mismatch) ou, nous dirons pour le cas du colliculus aujourd'hui, d'une « erreur » entre le modèle neuronal du stimulus et le signal externe.

Les mécanismes des réflexes d'orientation permettent aussi, à mon sens, au système nerveux central de porter l'attention ou de capturer un objet d'intérêt en construisant une configuration d'état des capteurs sensoriels, définie par une hypothèse, formulée par le cerveau, sur la nature possible de l'objet dans le répertoire des objets ou événements qui appartiennent au répertoire génétique de l'animal.

Cette idée d'une activation des mécanismes des réflexes d'orientation prélevés dans un répertoire prédéterminé est la raison pour laquelle j'ai choisi le titre de « Réaction d'orientation » plutôt que le terme de « Réflexe ».

Les mouvements d'orientation vers la source sont donc, à mon sens, destinés à vérifier si l'hypothèse formulée est correcte et à préparer les actions qui en découlent. Ils sont aussi destinés à découvrir des configurations nouvelles en dehors du répertoire de l'animal.

C. ONTOGENÈSE DES MOUVEMENTS OCULAIRES CHEZ L'ENFANT

Chez le fœtus, on a décrit, en 1981, que des mouvements oculaires lents sont présents à seize semaines fœtales, les mouvements rapides commençant vers vingt-trois semaines. Quelques équipes, dont celles de Prechtl, ont étudié les mouvements de la tête. On doit aux équipes de Ajuriaguerra, de Minkowski et à sa collaboratrice Saint Anne d'Argassi, des observations concernant le développement des mouvements oculaires et du regard chez le nouveau-né. Dans ses conclusions, cette dernière confirme les observations d'André Thomas qui a montré que le mouvement appelé « les yeux de poupée » disparaît en même temps qu'apparaît la vision nette. Cette apparition des mouvements oculaires doit être mise en relation avec le développement de la fonction visuelle. En effet, la maturation de la fovéa ne devient rapide qu'à partir de quatre mois. L'acuité visuelle croît linéairement en fonction du temps au cours de la première année. La sensibilité au contraste croît de 2 mois et demi à un an environ. Ces quelques données indiquent la constante de temps du développement visuel.

Le développement du répertoire des mouvements du regard (nystagmus vestibulaire et optocinétique, saccade, poursuite) a été étudié chez l'animal. En ce qui concerne les mouvements d'orientation, on dispose de quelques études sur leur développement chez le jeune singe. Entre l'âge de 6 à 10 jours apparaissent les principaux éléments du répertoire des mouvements d'orientation, qui se complètent pendant les six premières semaines.

La saccade oculaire se développe progressivement chez l'enfant. Elle est composée de plusieurs phases : un mouvement rapide suivi d'un mouvement lent de correction, lui-même suivi souvent d'une petite saccade dite « de correction ». Cette séquence est programmée par le cerveau. Il existe une relation linéaire entre l'amplitude de la saccade et sa vitesse ou sa durée. On a mesuré, chez l'enfant, le placement du regard sur une cible après une saccade. L'enfant de quelques mois peut déjà, pendant sa première année, fixer une cible avec une précision moyenne de 0,8 degrés contre 0,4 degrés chez l'adulte. La précision de la fixation est donc supérieure à ce que l'on pourrait attendre de la maturation fovéale. Le système nerveux développerait peut-être, en plus de la fovéa anatomique, une « fovéa fonctionnelle », comme l'appellait l'école soviétique dans les années 50. Chez le très jeune enfant de quelques semaines, les saccades oculaires sont fractionnées en plusieurs saccades (jusqu'à 5 ou 6) dites « multiples ». Il faut attendre quinze semaines post-natales pour que l'enfant puisse faire des orientations du regard d'une seule saccade. La séquence principale chez l'enfant dépend très fortement du contexte dans lequel est fait le mouvement d'orientation. Lorsqu'on présente des stimulus qui ont les caractéristiques adéquates, l'enfant de quelques mois peut avoir une séquence principale semblable à celle de

l'adulte. Les bases neurales du contrôle de la saccade sont donc en place très tôt. Enfin, un autre paramètre qui varie avec l'âge est la latence de la saccade oculaire : elle diminue avec l'âge.

En dépit de quelques suggestions d'une relation entre la direction préférentielle des saccades chez le jeune enfant et des synergies fondamentales comme celle du mouvement dit « de l'escrimeur », peu d'études ont été consacrées aux relations entre le développement de la saccade et celui des synergies posturales. Il serait intéressant de mesurer, chez l'enfant, les mouvements d'orientation dans des situations où des mouvements de l'ensemble du corps sont possibles.

La convergence est plus lente et de moindre amplitude chez des enfants de 4 mois bien que leurs yeux puissent converger vers des cibles à moins de 50 cm. Chez le bébé de 1 à 3 mois, seuls ces derniers peuvent combiner poursuite et vergence. Une demande de refixation en vergence n'apparaît qu'à 4 à 6 mois et correspond sans doute au développement de la convergence accommodative. Ces résultats doivent être comparés à ceux de la littérature accumulée depuis quelques années sur le développement neuronal des voies visuo-motrices.

La poursuite oculaire n'apparaît que vers 6 à 8 semaines chez l'enfant. Cette maturation est plus lente bien que certains auteurs aient récemment mesuré, chez des enfants de 2 à 3 jours, des mouvements lents ressemblant à une poursuite. Il faudra toutefois préciser la nature réelle de ces mouvements.

Le nystagmus optocinétique (NOC) se développe de façon linéaire au cours des six premiers mois. Ce nystagmus ne peut être évoqué chez l'enfant que dans la direction temporo-nasale. Ceci peut être simplement expliqué par le fait que le nystagmus optocinétique chez tous les animaux est sous-tendu par un mécanisme que nous avons étudié l'an dernier et qui implique une voie dite « optique accessoire ». Cette voie est unilatérale. Un mécanisme, découvert très récemment, complète celui-ci chez les primates et donc sûrement chez l'Homme. Il contrôle la composante naso-temporale du NOC et met en jeu des voies corticales. La maturation plus lente du cortex cérébral explique sans doute l'apparition plus tardive de cette composante du NOC chez l'enfant.

La coordination œil-tête se développe chez l'enfant. Les prématurés à trois semaines post-natales présentent une hypotonie axiale ; toutefois, la coordination œil-tête est assez rapidement établie au cours du premier mois de la vie post-natale. Plusieurs types de stratégies sous-tendent ces coordinations.

Il existe une relation très intéressante entre le développement des réactions d'orientation du regard par les yeux ou la tête et la capacité d'un enfant de naviguer dans l'espace avec l'ensemble du corps lors d'activités locomotrices. Lorenz avait proposé une théorie sur la représentation interne de l'espace qui

suppose une séquence de mouvements d'orientation. Gibson a suggéré que nous ne pouvons nous représenter l'espace qu'en combinant des mouvements d'orientation successifs. Une étude d'Acredolo et al. a, en effet, montré que lorsque l'enfant ne peut pas encore marcher, il se constitue une représentation de l'espace dans un référentiel égocentré. Lorsqu'il commence à marcher, l'enfant développe une stratégie très remarquable qui consiste à accrocher (ancrer) le regard sur des éléments successifs de la pièce. Il fait alors un mouvement en gardant le regard fixé sur cet « amer » qui correspondra, pour sa mémoire, à ce que l'on appelle aujourd'hui une « vue locale ». Il changera ensuite d'amer et pourra donc ainsi se construire une série de vues locales de son déplacement.

Par conséquent, entre la capacité qu'a l'homme adulte de manipuler mentalement — de *simuler* — son déplacement dans l'espace dans un système de référence allocentrique et le monde purement égocentrique que l'enfant peut construire dans sa chaise, la succession de mouvements d'accrochage du regard permet de construire une représentation de nature intermédiaire.

D. LES BASES NEURALES DES MOUVEMENTS D'ORIENTATION

La fixation du regard n'est pas l'immobilité : c'est un processus actif. Comme l'avait déjà montré Dodge et comme l'ont confirmé des mesures récentes utilisant des capteurs piezo-électriques lors d'une fixation, l'œil est animé de micro-mouvements dont l'amplitude est inférieure à quelques minutes d'arc et la fréquence comprise entre 20 et 100 Hz. Ces micro-oscillations sont des phénomènes centraux qui sont peut-être en relation avec les phénomènes de synchronisation neuronale responsables du codage temporel dans les systèmes sensorimoteurs. On peut aussi enregistrer des micro-saccades et des micro-dérives. Des sujets peuvent aussi provoquer des oscillations volontaires, d'origine inconnue, appelées « nystagmus volontaire ». Le maintien du regard pendant la fixation est assuré par un mécanisme neuronal composé de plusieurs étages superposés de neurones inhibiteurs.

La séquence motrice fixation-saccade est induite par une activité des motoneurones oculaires composée par une bouffée phasique d'activité, suivie d'une décharge tonique qui maintient l'œil dans une position stable. Cette décharge est due à la combinaison d'une activité de neurones prémoteurs phasiques (dont la fréquence de décharge code la vitesse instantanée de l'œil dans l'orbite) et d'un mécanisme intégrateur situé dans le tronc cérébral. Ce mécanisme est sous contrôle d'un système de neurones appelés « neurones pauseurs » qui déchargent de façon tonique et inhibent les neurones phasiques prémoteurs. La saccade ne peut se produire que si ces neurones pauseurs cessent de décharger. Il s'agit là d'un premier mécanisme de verrouillage de la saccade.

Le mécanisme d'intégration de la saccade met en œuvre sans doute le noyau prepositus hypoglossi (PH) dont nous avons, avec Baker, découvert la contribution à la genèse des mouvements oculaires. La position finale de l'œil dans l'orbite est donc construite au niveau immédiatement prémoteur. Les signaux élaborés dans le tronc cérébral peuvent être envoyés, sous forme de décharge corollaire, vers le colliculus supérieur, par des neurones ascendants issus, entre autres, du noyau PH. Il existe aussi dans le PH des neurones appelés « neurones d'entraînement de la bouffée » qui assurent le déclenchement de la phase rapide du nystagmus vestibulaire. Le fait que ces neurones codent aussi la position finale de l'œil suggère que plusieurs voies peuvent assurer, en parallèle, le contrôle de la saccade, ce qui pourrait être important dans les mécanismes de plasticité fonctionnelle.

Les neurones du PH ne sont d'ailleurs pas les seuls neurones pré moteurs qui peuvent conduire un signal de position de l'œil aux motoneurones oculaires. Les neurones vestibulaires secondaires du réflexe vestibulo-oculaire ont, en effet, une fréquence de décharge qui est, elle aussi, profondément influencée par la direction du regard. Il n'y a donc pas de neurones de relais sensoriel stricto-sensu. Il est remarquable de constater que, dès les premiers relais sensoriels, l'information sensorielle est manipulée par le cerveau en fonction de l'action, ou en tout cas, en fonction de la direction du regard.

1. *Le problème des référentiels*

La saccade est codée sur la rétine en coordonnées rétinienne mais le cerveau doit effectuer une transformation qui permette le déplacement du regard en coordonnées spatiales. De plus, la direction de la saccade est contrôlée par deux générateurs situés respectivement dans le tronc cérébral (pour les mouvements horizontaux) et dans la formation réticulée mésencéphalique (pour les mouvements verticaux). Le problème est donc de comprendre comment les voies rétino-tectales et rétino-corticales effectuent à la fois le contrôle de l'amplitude, de la vitesse et de la direction de la saccade et la coordination des mouvements de l'œil et de la tête. La difficulté théorique, qui est apparue en analysant les enregistrements neuronaux, est que l'on n'a pas pu enregistrer dans ces structures les signaux prédits par le modèle de Robinson qui supposait que le cerveau envoie une commande de position au générateur saccadique dans le tronc cérébral, ce qui a conduit à de nouveaux modèles théoriques pour essayer de comprendre le processus biologique réel.

Les problèmes des référentiels utilisés pour contrôler la saccade sont très généraux puisqu'ils se posent aussi pour le contrôle du geste, et même pour la navigation.

2. *Le colliculus supérieur et les mouvements d'orientation*

La stimulation électrique du colliculus supérieur (CS) induit des réactions d'orientation des yeux, de la tête ou de l'ensemble du corps par des voies de

projection croisées. Mais le CS est aussi impliqué dans des réactions d'évitement dont les voies sont ipsilatérales. L'ablation du CS induit, chez le chat, un syndrome de négligence. Les couches superficielles sont multimodales ; elles constituent des cartes rétinotopique, auditive et enfin une carte somato-sensorielle. La distribution de ces cartes a évolué en parallèle avec l'apparition de la fovéation.

L'activité des neurones de ces couches superficielles en réponse à des stimulations multimodales présente plusieurs propriétés importantes. La conjonction spatiale ou temporelle d'un signal acoustique et visuel peut, par exemple, entraîner soit une facilitation, soit une inhibition de la réponse. Ces mécanismes permettent de faire une sélection des stimulus dans l'espace.

Meredith et Stein proposent deux règles de combinaison dans le CS :

a) les stimulus qui coïncident produisent une facilitation et ceux qui sont délocalisés sont atténués. En outre, le référentiel fondamental est le champ récepteur et non pas la localisation dans l'espace. C'est la coïncidence des champs récepteurs qui produit la facilitation ou l'inhibition ;

b) l'interaction dépend de la latence mais deux stimulus peuvent encore se renforcer s'ils sont décalés dans le temps, par exemple dans une fenêtre de 200 msec. Ceci est très important par suite des décalages de transmission de l'information (par exemple, les sons arrivent après la vision). Le cerveau a donc appris à tenir compte du décalage temporel naturel.

La distribution des champs récepteurs visuels des neurones des couches superficielles du colliculus constitue donc une carte rétinotopique. En outre, les neurones du CS sont sensibles au mouvement avec des directions préférentielles. La décharge de ces neurones contient à la fois des informations liées aux entrées sensorielles et d'autres liées au mouvement. On ne peut plus séparer les structures sensorielles des structures motrices. Il faut donc utiliser des paradigmes qui permettent de dissocier, dans un même neurone, ces deux composantes de son activité. C'est ainsi que chaque neurone a non seulement un « champ récepteur » sensoriel mais aussi un « champ de mouvement ». Ces champs récepteurs des couches superficielles sont d'ailleurs susceptibles d'être déplacés en fonction de la direction du regard. On voit à quel point le fonctionnement de ces structures visuo-motrices est flexible et à quel point perception et action sont intégrées. Cette influence de la direction du regard, appelée « dépendance orbitaire », se rencontre dans la plupart des structures impliquées dans les transformations visuo-motrices.

Les couches profondes du CS, qui contiennent les neurones efférents de cette structure, sont en registre avec les couches superficielles. Ces neurones codent des « vecteurs moteurs » c'est-à-dire que leur décharge va entraîner celle des générateurs saccadiques du tronc cérébral et de la formation réticulée mésencéphalique. La direction du mouvement, sa géométrie, vont dépendre de la connectivité axonale de ces neurones.

Dans une expérience cruciale, Goldberg a suggéré que les neurones supratentoriaux codent des vecteurs de mouvement et non pas des positions. Si cette hypothèse est vraie, les neurones, lors de l'exploration d'une séquence de cibles, ne déchargeront pas seulement lorsque l'œil aura atteint une des cibles, mais chaque fois que l'œil fera un mouvement parallèle à un certain vecteur, quelle que soit la position de l'œil dans le champ oculomoteur.

3. *Le contrôle nigral sur le colliculus supérieur : un mécanisme de sélection spatiale et temporelle des saccades*

Il existe des boucles cortex-ganglions de la base thalamus-cortex qui contribuent à l'élaboration du mouvement. Il semble que certaines de ces boucles soient particulièrement impliquées dans le contrôle des mouvements du regard. Une partie importante de ces boucles est constituée par les projections du cortex sur le striatum et du striatum sur la substance noire. Celle-ci enfin exerce une inhibition GABA-ergique sur le colliculus. Elle joue un rôle de sélection temporelle sur la saccade qui ne peut être déclenchée que lorsque les neurones s'arrêtent de décharger. Nous avons déjà vu que les neurones du tronc cérébral ne déclenchent la saccade que si les neurones pauseurs s'arrêtent de décharger. De même, les neurones tecto-réticulo-spinaux (TRSN) ne déchargent que lorsque les neurones de la substance noire qui se projettent sur le CS cessent de décharger. Comme la projection nigrale est très spécifique et qu'elle est organisée avec une topie précise, cette inhibition permet une sélection spatiale sur la carte rétinotopique colliculaire. Il est possible que cette distribution soit différente suivant les espèces en fonction de leur répertoire comportemental.

Ces neurones de la substance noire sont eux-mêmes sous contrôle inhibiteur du noyau caudé qui ne décharge pas seulement lorsque l'animal fait des saccades visuellement guidées simples mais aussi lorsque il fait des saccades mémorisées.

La production d'un mouvement d'orientation du regard est due à la fois à des mécanismes excitateurs et à des cascades de mécanismes inhibiteurs qui assurent la sélection spatiale et temporelle. Ce rôle de l'inhibition est actuellement très peu représenté dans les modèles. Je pense, cependant, que l'inhibition joue un rôle déterminant pour deux fonctions cognitives : l'attention sélective et l'imagination du mouvement. Je voudrais, en effet, proposer que, pendant un mouvement saccadique imaginé, les mêmes structures sont mises en œuvre que pendant un mouvement exécuté. L'exécution est seulement bloquée à divers niveaux par les mécanismes inhibiteurs qui sont décrits ci-dessus.

4. *Les mécanismes corticaux du contrôle de la saccade*

Un des exemples les plus spectaculaires des relations complexes entre le cortex cérébral et le colliculus dans les réactions d'orientation a été montré

par Sprague dans une expérience célèbre. Une lésion unilatérale du cortex visuel chez le chat induit une héli-négligence controlatérale à la lésion. Toutefois, une lésion du colliculus controlatéral au cortex lésé supprime la négligence. Cette interaction complexe n'est pas encore complètement élucidée.

Plusieurs structures corticales contribuent de façon importante à la genèse de la saccade. En dehors des structures visuelles primaires (V1, V2, V3, etc.), il s'agit du cortex pariétal (que le P^r Andersen a traité dans son séminaire), du champ oculomoteur frontal (COF), de l'aire motrice supplémentaire (AMS), ou plutôt d'une partie de l'AMS appelée champ oculomoteur supplémentaire (COS).

Le COF se projette vers la région des neurones pauseurs du tronc cérébral et vers la formation réticulée paramédiane. Il a des relais cérébelleux dans le noyau reticularis tegmenti pontis. La localisation du COF chez l'animal est bien connue. Sa stimulation électrique induit des saccades et sa lésion supprime les saccades controlatérales à la lésion. Les animaux lésés ne peuvent pas faire de saccades complexes ou même mémorisées. Chez l'Homme, la localisation de ce champ n'était pas très bien définie jusqu'à très récemment. Quelques études faites par imagerie cérébrale suggéraient qu'il était situé au voisinage du gyrus précentral. Une étude réalisée chez des malades ayant des lésions préfrontales suggérait que ces patients ne peuvent pas réussir le paradigme dit « d'antisaccade » mais il n'était pas clair dans cette étude de savoir si la lésion provenait d'un déficit des COF ou de structures préfrontales.

Nous avons vérifié, lors d'une expérience par imagerie cérébrale par caméra à émission de positons en utilisant des injections d'¹⁵O₂, réalisée au Centre hospitalier Frédéric Joliot d'Orsay, la localisation du champ oculomoteur frontal chez l'Homme. Il est situé dans la partie rostrale du gyrus précentral.

Pendant la fixation du regard le COF, l'AMS, le gyrus cingulaire médian sont activés. L'exécution de saccades volontaires dans le noir induit une activation du COF, de l'aire motrice supplémentaire, du gyrus cingulaire médian et d'autres structures sous-corticales. L'exécution de saccades mémorisées active en outre le cortex pariétal. Une forte latéralisation des aires activées est manifeste. Ainsi que nous l'avions pensé, les saccades imaginées activent aussi ces structures. La physiologie de ces neurones du champ oculomoteur frontal a été étudiée chez le singe. Une étude récente montre qu'une partie de ces neurones se projettent directement sur la région du tronc cérébral où sont situés les neurones pauseurs. Leur activité est une bouffée de décharge semblable à celle qui est trouvée au niveau prémoteur. Ces neurones pourraient jouer un rôle excitateur mais ils peuvent aussi, par l'intermédiaire d'interneurones locaux inhibiteurs, supprimer la décharge des neurones pauseurs.

Le cortex cérébral peut donc bloquer l'exécution de la saccade au moins à deux niveaux : d'une part, grâce à la cascade noyau caudé-substance noire-colliculus ; d'autre part, directement par l'action du COF au niveau des neurones pauseurs.

Les signaux codés par les neurones du COF ont été enregistrés par plusieurs auteurs. Ces travaux ont révélé, dans cette structure, plusieurs types neuronaux ayant des propriétés principalement visuelles, ou pré-saccadiques, et enfin post-saccadiques qui pourraient être liées à des ajustements post-saccadiques. Les neurones qui se projettent vers le colliculus sont ceux qui ont une activité pré-saccadique. Enfin, certains neurones sont liés à la présence d'un stimulus dans la fovéa et pourraient être impliqués dans le mécanisme de la fixation. Il a été démontré récemment, en effet, qu'une population de neurones dans la partie rostrale du colliculus déchargent pendant la fixation et l'on pourrait imaginer qu'ils sont activés par cette sous-population particulière de neurones du COF. Le profil de décharge des neurones du COF qui codent le mouvement et se projettent vers le colliculus se présente sous la forme d'une décharge phasique. Après une augmentation progressive, la fréquence décroît au début de la saccade, ce qui a été considéré comme la preuve que ces neurones codent une erreur motrice dynamique. Il est important de noter que l'influence de ces neurones des COF sur le colliculus peut dépendre du contexte comportemental dans lequel se place cette décharge. Il faut donc envisager une grande flexibilité dans la mise en œuvre de ces mécanismes. Il n'est pas sûr que l'on doive essayer de relier la décharge d'un seul neurone aux événements moteurs et peut-être faut-il envisager des analyses de population qui n'ont pas été tentées, comme c'est le cas pour les neurones du cortex moteur qui contrôlent les mouvements des membres.

5. Rôle du cortex cingulaire dans le contrôle de la saccade

Le cortex cingulaire a été étudié par divers groupes qui lui ont attribué un rôle dans les processus émotionnels, dans l'attention sélective, et des enregistrements par les méthodes d'imagerie cérébrale chez l'Homme ont montré son implication lorsque les sujets devaient effectuer des gestes dont les caractéristiques n'étaient pas déterminées en réponse à un stimulus externe mais par une production interne du cerveau.

L'enregistrement de neurones dans le cortex cingulaire postérieur chez le singe a révélé que des neurones déchargent après la saccade. Leur décharge dépend aussi de la position de l'œil dans l'orbite. Ils ont une direction préférentielle. Cette décharge est indépendante de la réafférence visuelle, bien qu'elle soit supérieure lorsque le mouvement de l'œil se fait sur un fond structuré. Leur champ récepteur visuel est large. Cette structure a des connexions anatomiques avec l'aire 7a du cortex pariétal chez le singe et avec l'aire LIP. Il y a sans doute une coopération entre cette aire et le cortex

pariétal. Ces neurones ne répondent pas pendant des tâches avec un délai. Contrairement à d'autres structures, ils ne semblent pas impliqués dans des activités liées à la mémorisation. Toutefois, il faut encore compléter ces données partielles.

Le cortex cingulaire pourrait être impliqué dans la relation entre la direction du regard à un moment donné et l'intérêt que porte l'animal à tel ou tel endroit de l'espace. On a pu parler de fonction « cognitive » du cortex cingulaire pour indiquer que cette structure ne serait responsable ni des détails de la programmation, ni de l'exécution de la saccade mais de sa mise en contexte par rapport aux intentions cognitives de l'animal.

6. *La contribution de l'aire motrice supplémentaire*

Dans le cortex frontal (aire 6 chez le singe), une petite zone (appelée « champ oculomoteur supplémentaire ») contient des neurones qui déchargent pendant les saccades. Cette aire appartient à ce que l'on appelle couramment « l'aire motrice supplémentaire (AMS) » qui est située à la partie médiane dorsale du cortex frontal. Sa localisation est connue par des travaux réalisés chez l'Homme avec la caméra à émission de positons et l'électroencéphalographie. On sait que l'AMS est impliquée dans la préparation du mouvement et dans la coordination de mouvements complexes comme, par exemple, la coordination bimanuelle. Cette aire est donc importante dans la translation de l'intention de l'action vers le mouvement exécuté. Nous l'avons trouvée activée pendant les saccades chez l'Homme, au cours de travaux d'imagerie mentionnés plus haut.

De façon générale, on peut résumer les théories concernant la fonction de l'aire motrice supplémentaire en disant que le mouvement est organisé en deux grandes boucles : la première impliquerait presque toutes les aires corticales qui mettraient en œuvre successivement le striatum (où les activités d'origine corticales seraient combinées avec les informations en provenance du système limbique), le globus pallidus, puis le thalamus et, enfin, le cortex. L'AMS jouerait un rôle important dans cette première boucle qui serait impliquée dans la sélection des événements de l'environnement et permettrait d'associer ces événements avec le répertoire des synergies motrices contenues dans les boucles du circuit ganglions de la base-thalamus-cortex, donc des boucles impliquées dans les phases initiales de la préparation du mouvement. On peut, en effet, voir s'activer cette aire dans les phases initiales de l'apprentissage lorsqu'un sujet doit apprendre un mouvement complexe.

Une deuxième boucle cortico-ponto-cérébello-thalamo-corticale serait impliquée, par exemple, dans la latéralisation des mouvements, dans leur apprentissage et leur plasticité.

Peu de données sont disponibles sur l'activité neuronale du champ oculomoteur supplémentaire. Il contient des neurones qui déchargent avant la saccade

et, plus particulièrement, lors de saccades déclenchées par l'animal. Ces neurones ont une direction préférentielle et sont modulés par la position de l'œil dans l'orbite. On a pu montrer récemment que certains neurones déchargent lors de la fixation de l'œil, ce qui est très compatible avec les données que nous avons obtenues à Orsay sur l'activation de cette aire chez l'Homme pendant la fixation. Il semble que l'AMS coderait les mouvements oculaires en coordonnées spatiales alors que les COF coderaient les mouvements du regard en coordonnées rétinienne (ce point a été discuté par le P^r Schlag dans son séminaire). La stimulation électrique de l'AMS donne principalement des saccades dirigées vers un but dans l'espace (codage vers un but) alors que la stimulation des COF donne des saccades de direction et d'amplitude constantes (codage vectoriel).

L'AMS est en relation avec le cortex cingulaire et, comme les neurones du cortex cingulaire, décharge après la saccade et semble la mettre en contexte. Ceci est compatible avec l'observation de déficits de patients ayant des lésions de l'AMS lorsqu'on leur demande de faire des séquences de saccades.

7. *Pulvinar et attention sélective*

Le pulvinar participe à l'élaboration des mouvements d'orientation. Cette structure est intéressante car elle relie la production de la saccade aux mécanismes généraux de l'attention. En cela, elle a des points communs avec le gyrus cingulaire. En effet, les neurones du pulvinar qui ont une activité liée à la saccade oculaire déchargent après la saccade.

Le pulvinar reçoit une projection importante de la rétine mais aussi du colliculus supérieur et est donc bien placé pour être sur une voie de réafférence interne. Il se projette, entre autres, sur l'aire médio-temporale (MT). Il est donc anatomiquement dans une position stratégique pour participer à la correction de la saccade en fonction du contexte visuel.

Dès 1938 on a découvert que la stimulation électrique du pulvinar produit des mouvements contraversifs directionnels très rapides des yeux, de la tête, et des mouvements d'exploration visuelle. Il faut que l'animal soit très éveillé pour que cette structure soit activée. Lorsque l'animal s'endort, on trouve des mouvements lents.

L'activité des neurones du pulvinar peut être liée soit à la projection de la main ou de l'œil, soit à la fixation attentive des synergies de l'œil et de la tête. Il faut que ces mouvements soient hautement intentionnels. La décharge des neurones liés aux saccades commence pendant ou après la saccade. La latence est d'environ 70 msec après la fin de la saccade. Ils ont une sensibilité directionnelle. Certains sont inhibés après la saccade. Certains ont une réponse purement visuelle. Ces neurones reflètent donc une décharge corollaire qui pourrait informer les structures visuelles corticales des déplacements

du regard. Cette structure est donc peut-être fondamentale pour l'ajustement de la saccade sur la cible mais aussi pour les mécanismes adaptatifs. Dans une étude récente, la sensibilité visuelle de ces neurones avant, pendant, et après la saccade a été étudiée. Les résultats révèlent que les réponses visuelles des neurones du pulvinar sont modulées pendant les différentes phases du mouvement de l'œil. La facilitation est limitée à certaines parties du champ récepteur et donc le pulvinar est le lieu d'une sélection intéressante dans l'environnement visuel.

Les lésions du pulvinar chez l'Homme induisent un allongement de la latence des saccades mais surtout des déficits de la fixation attentive.

La signification fonctionnelle de ces observations est encore inconnue. Il est possible qu'elles contribuent à l'élaboration d'invariances dans la perception spatiale pendant les mouvements du regard. Pour comprendre le fonctionnement de ces structures et leurs implications dans les processus cognitifs, il faut sans doute échapper à une conception trop « entrée-sortie » du fonctionnement du système visuo-moteur et, comme le fait le modèle de mémoire dynamique, privilégier l'existence de boucles internes de réafférences qui permettent d'ajuster le mouvement, son contexte et le but de l'action.

8. *La saccade d'origine vestibulaire*

En général, on étudie les saccades induites par des cibles visuelles. Le cerveau peut toutefois produire des mouvements d'orientation en utilisant d'autres informations sensorielles telles que, par exemple, les informations vestibulaires. Ainsi, après un déplacement passif dans le noir, il est possible de faire une saccade vers une cible fixe dans l'espace et dont la position a été mémorisée. Ces saccades d'origine vestibulaire ont été étudiées chez des sujets normaux et des patients ayant des lésions du cortex cérébral. Ce travail a montré que le déficit principal était obtenu chez des patients ayant des lésions focales du cortex préfrontal et, à un moindre degré, chez des patients ayant des lésions de l'aire motrice supplémentaire.

Ces travaux ouvrent une nouvelle voie d'étude sur les mécanismes corticaux de la mémoire spatiale du mouvement propre.

E. LES MODÈLES DE LA SACCADE OCULAIRE

Plusieurs générations de modèles ont été proposées par Keller, Van Gisbergen, Scudder, etc. pour représenter les processus neuronaux qui sous-tendent ces transformations visuo-motrices. Ils contiennent, à des degrés divers, des boucles de rétroaction et varient suivant le niveau où est élaboré le signal final de vitesse et de position de l'œil.

Une des clefs pour comprendre la façon dont le cerveau contrôle le mouvement de l'œil (qui est tri-dimensionnel) à partir de cartes rétinienne

(qui sont, par essence, bi-dimensionnelles) est donnée par la loi de Listing qui prédit que les rotations de l'œil sont faites autour d'un axe de rotation qui est toujours situé dans le plan frontal. Cette loi, vérifiée par l'expérience, permet de lever la difficulté liée au fait que les rotations ne constituent pas un groupe commutatif. Elle illustre remarquablement le principe énoncé par Bernstein qui veut que la nature ait trouvé des solutions pour diminuer le nombre de degrés de liberté ou pour simplifier la complexité des opérations neuronales nécessaires pour accomplir les mouvements.

Le contrôle colliculaire des mouvements oculaires a particulièrement intéressé les auteurs. La plupart de ces modèles sont fondés sur l'idée que l'ordre moteur au niveau du colliculus est codé sous forme d'une erreur motrice « *dmot* » qui est le déplacement nécessaire pour amener l'œil sur la cible.

Puis *dmot* est comparé à une copie efférente d'un déplacement instantané $E(t)$ ou d'une vitesse de l'œil, d'où un signal d'erreur dynamique $m(t)$ qui active le générateur saccadique dans le tronc cérébral.

$$m(t) = \text{dmot} - E(t)$$

Un *intégrateur* neuronal vient ensuite transformer l'erreur dynamique en position ; mais cette intégration linéaire ne s'applique pas aux rotations en 3D. Cette opération de soustraction linéaire a été critiquée et remplacée par une opération non linéaire utilisant les quaternions. De plus, pour intégrer il faut, dans le cas d'un processus non linéaire, combiner la position et la vitesse de l'œil. Deux modèles ont été récemment comparés par simulation et comparaison avec des données électrophysiologiques.

Dans un modèle (Q) (Tweed et Vilis), la commande du CS représente un simple vecteur de rotation q avec trois degrés de liberté : q commande l'activité des neurones excitateurs phasiques (NEP) qui portent un signal de vitesse angulaire ω dont l'axe est aligné avec l'axe de la rotation instantanée. Un intégrateur non-linéaire termine la transformation. Ce schéma suppose que la Loi de Listing est déterminée *avant* le colliculus puisque le vecteur q est la sortie du CS.

Un autre modèle (V) (Hepp en coopération avec Opstal) propose que le CS travaille en 2D dans un espace rétinotopique. Il code un déplacement vectoriel d entre la position initiale et la position finale dans le plan de Listing. Les neurones phasiques prémoteurs du tronc cérébral codent alors soit un signal 2D, la vitesse de l'œil $r = dr/dt$ dans le plan de Listing, soit un signal 3D, la vitesse angulaire ω comme dans le modèle de Tweed et Vilis.

L'implémentation de la loi de Listing est en *aval* du CS. On peut prédire la décharge des neurones du CS pour les deux modèles. L'enregistrement de 25 neurones du CS chez le singe a confirmé la validité du modèle V.

On ne sait pas actuellement si la Loi de Listing est produite dans le tronc cérébral, ou par le cervelet, ou par une interaction entre les deux.

Un troisième modèle (Droulez et Berthoz) propose l'idée que, contrairement aux propositions d'Andersen et conformément aux idées de Goldberg, le cerveau ne reconstruit pas de représentation spatiotopique de la position de la cible dans l'espace. Les opérations neuronales seraient exclusivement sur des cartes rétinotopiques. Sur ces cartes, la fréquence de décharge de chaque neurone est déterminée par le produit entre le gradient spatial de la décharge des neurones voisins et un signal réafférent de la vitesse de l'œil. Ce mécanisme est doté d'une mémoire et induit une réactualisation dynamique de la représentation sur la carte. Ce modèle dit de « mémoire dynamique » peut réaliser des saccades et les mouvements qu'il produit obéissent à la loi de Listing. Il a été simulé par un réseau de neurones formels sur ordinateur. Il possède des propriétés de prédiction qui sont fondamentales pour l'exécution de mouvements de capture d'une cible en mouvement.

Cette idée de la réactualisation dynamique a été reprise par Arbib et Domeiny dans un modèle plus général incluant les structures du cortex impliquées dans la programmation de la saccade. Il propose que la réactualisation (dynamic remapping) se fait aussi au niveau du cortex pariétal par des boucles réentrantes. Enfin, un groupe de modèles est issu de coopérations entre Guitton, Galiana et Lefevre. Ces auteurs ont proposé que la commande descendante est une erreur motrice sur la direction du regard et ont introduit l'idée nouvelle de l'existence, dans les étages prémoteurs, de « modèles internes » des propriétés mécaniques des effecteurs (les globes oculaires et la tête). Ces modèles internes permettraient de résoudre certains problèmes de commande comme le problème inverse.

A. B.

SÉMINAIRES : *La saccade oculaire : un modèle des relations perception-action*

5 janvier : R. BAKER, Univ. de New York

Phylogenetic history and evolution of gaze control in Vertebrates

12 janvier : R. BAKER, Univ. de New York

Embryological blueprint of extra-ocular muscles and motoneurons

19 janvier : J. SCHLAG, Univ. de Los Angeles

Rôle du cortex cérébral et du tectum dans les mouvements oculaires : le problème des référentiels

26 janvier : A. GRANTYN, CNRS/LPPA, Paris

Contribution du colliculus supérieur aux mouvements d'orientation du regard

2 février : K. O'REGAN, CNRS, Institut de Psychologie, Paris

Mouvements oculaires pendant la lecture

9 février : R. ANDERSEN, California Inst. of Technology
Neural mechanisms for saccadic eye movements

2 mars : C. KENNARD, Univ. de Londres
Pathophysiology of saccades

9 mars : J. STEIN, Univ. d'Oxford
Stability of gaze fixation in dyslexia and neurological patients : relation with the representation of egocentric space in the brain

16 mars : M. IMBERT, Univ. de Toulouse
Les intégrations multimodales et la représentation corticale de l'information spatiale

ACTIVITÉ DU LABORATOIRE

(UMR CNRS/Collège de France C9950)

I. PSYCHOPHYSIQUE DE LA VISION ET DU MOUVEMENT

(J. DROULEZ, V. CORNILLEAU-PÉRÈS, J. MCINTYRE, G. LEONE, S. HANNTON, I. LAMOURET, E. MARIN)

a) *Analyse des flux optiques en champ large et champ étroit*

Les mouvements propres de l'observateur génèrent sur sa rétine des mouvements larges aussi appelés « flux optique ». Le flux optique peut être décrit par un champ de vitesse bidimensionnelle des images rétinienne. Les variations de cette vitesse sur la rétine sont appelées parallaxe de mouvement et constituent une source importante d'informations sur le mouvement de l'observateur et le relief de son environnement. Les processus visuels d'analyse de la parallaxe de mouvement ont été étudiés en champ étroit (par exemple 8 deg d'angle visuel dans nos études antérieures). Par contre, à cause des difficultés techniques de présentation de stimulations visuelles larges, ils sont moins bien connus en champ large. C'est pourquoi nous avons développé une collaboration avec l'équipe du Pr. Gielen à Nijmegen (Pays-Bas) afin d'évaluer l'influence de la taille de stimulation sur l'analyse 3D du flux optique. Les résultats montrent des différences profondes entre les réponses obtenues en champ étroit (8 deg) et en champ large (90 deg). Pour une tâche de discrimination entre différents types de surfaces les performances dépendent de la condition (mouvement du sujet ou mouvement de l'objet) en champ étroit mais pas en champ large. La sensibilité à la courbure des surfaces est bien plus élevée en champ large, et les ambiguïtés sur le signe de la courbure que l'on peut trouver en champ étroit disparaissent en champ large. Ceci indique que la stabilité apparente de l'environnement au cours des mouvements propres est assurée par l'utilisation à la fois des informations non visuelles de mouvement propre et de perspective.

b) *Détection de la forme 3D des objets réels en mouvement*

L'utilisation de stimuli générés par ordinateur pour l'étude de la perception des formes en mouvement n'est valide que pour les vitesses apparentes faibles. Pour les vitesses élevées, supérieures à un seuil qui varie en fonction de la luminance et de la taille du stimulus, la persistance rétinienne altère la perception du mouvement des points de stimulation. C'est pourquoi nous développons actuellement un poste permettant de présenter des surfaces réelles en mouvement. Ce poste nous permettra de contrôler des résultats obtenus sur ordinateur et d'explorer la coopération de différents indices de profondeur pour la perception des formes 3D.

c) *Effet des distorsions optiques sur l'analyse 3D du flux optique*

En collaboration avec la Société Essilor, nous avons développé un nouvel axe de recherche centré sur les effets des distorsions optiques sur la perception des formes et du mouvement 3D. Parmi les indices visuels géométriques de profondeur, les informations de perspective statique et la parallaxe de mouvement jouent un rôle prépondérant. Dans cette étude nous cherchons à comprendre (i) comment ces deux indices coopèrent pour la perception du mouvement propre et des formes 3D, et (ii) comment les distorsions optiques complexes créées par les verres progressifs peuvent perturber l'observateur dans l'utilisation de ces indices de façon séparée ou simultanée. E. MARIN a monté au Laboratoire un poste expérimental grand champ pour l'étude psychophysique de ces questions. Ce poste est constitué d'une station graphique et d'un vidéoprojecteur haute résolution.

d) *Segmentation de la scène visuelle à partir du mouvement*

En parallèle avec le modèle d'analyse de séquences d'images en mouvement (voir rapport 92-93) nous développons des recherches psychophysiques sur les caractéristiques des processus de segmentation du flux optique. Des stimulations permettant de tester ces processus sont actuellement mises au point par I. LAMOURET.

e) *Modélisation du générateur de mouvements rapides d'orientation du regard*

Pour rendre compte d'un important corpus de connaissances, tant comportementales que neurophysiologiques concernant le contrôle du regard, nous avons été amenés à développer une voie théorique originale selon laquelle le colliculus supérieur jouerait un rôle de mémoire prédictive de la position de la cible des mouvements d'orientation, position codée dans une carte rétinotopique et actualisée en permanence par une copie interne de la commande en vitesse de l'œil. L'architecture neuronale proposée se comportant comme un intégrateur non-linéaire multidimensionnel, nous avons montré ensuite son applicabilité au problème de la représentation neuronale des positions inter-

segmentaires de l'œil et de la tête. Ce travail théorique, effectué dans le cadre d'une coopération européenne (consortium MUCOM), a permis de reformuler les lois de Listing et de Donder qui contraignent la géométrie tri-dimensionnelle des mouvements d'orientation du regard.

f) *Contribution du retour d'effort au contrôle du mouvement du bras*

Dans le cadre d'une série d'expérimentations spatiales, effectuées en collaboration avec un laboratoire de Moscou (Institute for problems of information transmission), nous avons entrepris l'étude psychophysique des informations haptiques, et plus particulièrement celles liées au retour d'effort. Cette étude présente deux aspects principaux : d'une part, le retour d'effort est un indice sensori-moteur permettant d'apprécier les caractéristiques géométriques et surtout dynamiques des objets que l'on manipule ; d'autre part, le retour d'effort peut s'avérer essentiel dans l'accomplissement de certaines tâches motrices, telles que le suivi de surface ou la commande à distance de systèmes complexes (téléopération).

g) *Rotation mentale et détection des symétries*

L'étude systématique du phénomène de rotation mentale a permis de mettre en évidence le rôle prépondérant de l'entraînement et de la complexité des objets à identifier. Les résultats obtenus peuvent s'interpréter en termes de représentation mentale de l'objet selon des axes ou des plans principaux. Par ailleurs, les performances obtenues dans une tâche de détection visuelle de symétrie ou de reproduction motrice de configurations symétriques et pour différentes orientations de l'axe de symétrie pourraient être également en rapport avec le phénomène de rotation mentale. Des expériences récentes effectuées dans le cadre d'une coopération internationale semblent confirmer cette hypothèse uniquement lorsque la voie visuo-motrice est activée.

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

(Z. KAPOULA Th. EGGERT, M.-P. BUCCI. En collaboration avec F. ZAMFIRESCU, Hôpital Necker ; L. GARRAUD, Hôpital de Douarnenez)

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, la vergence oculomotrice de fusion pourrait jouer un rôle important dans les adaptations non-conjuguées. Une autre implication con-

cerne les personnes strabiques présentant une déficience de la vision binoculaire : chez de telles personnes, la plasticité oculomotrice non-conjuguée devrait être déficiente.

Nos expériences portent sur deux aspects du contrôle adaptatif non-conjugué :

Le contrôle de la glissade post-saccadique. Cette adaptation implique vraisemblablement un changement dans l'ajustement des commandes nerveuses produisant la saccade oculaire, à savoir, l'impulsion, la dérive et le créneau.

Le contrôle de l'amplitude de la saccade, nécessitant le réglage de la commande d'impulsions uniquement. En présence d'une pathologie, la coactivation de ces deux types d'adaptation est nécessaire. En laboratoire, nous pouvons les étudier séparément. 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'anisécopie (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 :

a) *Adaptabilité de la glissade post-saccadique :*

1) Pour éviter les mouvements de vergence nous avons d'abord examiné l'adaptabilité de la glissade post-saccadique verticale. Une situation de vision dichoptique permet de fournir une image à chaque œil. Les deux images sont identiques et superposées ; le sujet les fusionne et perçoit une image unie. Après chaque saccade verticale, l'image d'un œil glisse vers le haut, celle de l'autre vers le bas. Le glissement est exponentiel et son amplitude est proportionnelle à celle de la saccade. Il entraîne une disparité verticale et donc la nécessité des mouvements non-conjugués pour restaurer la fusion. Après 3 heures d'entraînement le jumelage naturel des saccades verticales est altéré de deux façons : l'amplitude de la saccade devient plus grande pour l'œil dont l'image glisse dans la direction de la saccade. Ceci permet de réduire de façon prédictive la disparité entraînée par le glissement des images. Les saccades développent une glissade post-saccadique non-conjuguée ; elle est dans la direction appropriée mais son amplitude est très faible. Ces deux phénomènes persistent même pour les saccades spontanées exécutées dans le noir ; ceci indique qu'une adaptation a eu lieu. On conclut que l'adaptation de la glissade post-saccadique verticale est possible mais limitée. 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. L'angle de la

vergence et l'accommodation sont parmi les indices les plus importants pour l'estimation de la distance de fixation. Nos résultats suggèrent que l'action combinée de ces deux indices peut moduler l'amplitude des adaptations oculomotrices non-conjuguées. 4) Une autre série d'expériences examine l'adaptabilité de la glissade post-saccadique horizontale. La méthode est similaire à celle décrite pour les saccades verticales. Brièvement à la fin de chaque saccade horizontale les deux images glissent, l'une à gauche, l'autre à droite. Le glissement rétinien ainsi induit est convergent ou divergent suivant la direction de la saccade. L'adaptation survient principalement dans la glissade post-saccadique et non dans l'amplitude de la saccade. Elle est meilleure pour les glissements convergents, là où la vergence oculomotrice est aussi la meilleure.

b) *Adaptations rapides à l'aniséiconie :*

1) Des sujets ayant une vision parfaite sont invités à explorer une image qui est agrandie de 10 % pour un œil (simulation d'une anisométrie corrigée par lunettes). Leurs saccades (verticales ou horizontales) deviennent immédiatement inégales pour chaque œil. L'inégalité persiste même pour des saccades enregistrées ultérieurement sous vision monoculaire (absence de disparité). Elle est plus importante pour les saccades horizontales que pour les saccades verticales. La rapidité de ces adaptations s'oppose à la lenteur des adaptations au glissement rétinien optique (2-3 heures).

2) Dans une autre série d'expériences, le protocole de l'aniséiconie (inégalité de la taille des images) est appliqué avec trois types d'images différentes. L'inégalité des saccades induites dépend des indices monoculaires de profondeur de chaque image. Il semble donc que ces adaptations soient produites par un mécanisme naturel d'interaction entre les saccades et la vergence, mécanisme semblable à celui qui est impliqué lorsque nous fixons des cibles localisées en profondeur.

3) Des sujets présentant un microstrabisme sont capables d'effectuer des adaptations non-conjuguées rapides. Il n'existe pas de fusion bifovéale chez de tels sujets. La fusion périfovéale et/ou périphérique suffit donc pour stimuler des adaptations oculomotrices non-conjuguées.

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

1. BASE NEURALE DE LA SACCADÉ OCULAIRE CHEZ L'HOMME : ÉTUDE PAR CAMÉRA À ÉMISSION DE POSITONS

(L. PETIT, A. BERTHOZ. En collaboration avec C. ORSSAUD, N. TZOURIO, B. MAZOYER, Centre Hospitalier F. JOLIOT, Orsay)

Le débit sanguin cérébral régional a été mesuré par tomographie d'émission de positons chez des sujets volontaires sains par injection d'eau marquée à l'oxygène-15 au cours de différents protocoles :

— exécuter dans le noir complet des saccades volontaires d'amplitude maximale ;

— imaginer exécuter le même type de saccades tout en maintenant son regard fixe ;

— répéter dans le noir complet une séquence de six saccades, préalablement mémorisées ;

— continuer de fixer une cible centrale présentée 45 sec et éteinte 30 sec avant la mesure.

Un électrooculogramme a été enregistré à chaque mesure.

Une analyse fine de l'anatomie cérébrale de chaque sujet a été effectuée en imagerie par résonance magnétique, nous permettant la détection d'activations régionales.

Quel que soit le type de saccades exécutées, des activations bilatérales de l'aire motrice supplémentaire, du gyrus cingulaire médian et du gyrus précentral (les champs oculomoteurs frontaux) sont observées. Le cortex pariétal supérieur n'est activé que lors de la réalisation de séquences de saccades mémorisées, confirmant le rôle joué par cette structure dans la représentation interne de l'espace.

Les structures sous-corticales (noyau lenticulaire et thalamus) ainsi que le vermis cérébelleux ne sont activés que lors de la réalisation effective des mouvements oculaires.

2. PERCEPTION DES DÉPLACEMENTS PASSIFS CHEZ L'HOMME

a) *Voies corticales des saccades vestibulaires* (I. ISRAËL, A. BERTHOZ. En collaboration avec C. PIERROT-DESEILLIGNY, S. RIVAUD, Hôpital de la Salpêtrière, Paris)

Si les voies corticales impliquées dans la mémoire de l'espace visuel statique sont déjà assez bien connues, il est capital de savoir si les mêmes voies sont aussi impliquées dans la mémoire dynamique de l'espace, donc la mémoire de l'espace après un déplacement propre, qui stimule le système vestibulaire. Nous avons donc testé des patients atteints de lésions corticales focales, dans une tâche d'estimation de l'angle d'une rotation passive dans le noir. Les saccades sont utilisées comme index de quantification de cette estimation. Les derniers résultats suggèrent que la voie corticale de la mémoire vestibulo-spatiale et celle de la mémoire visuo-spatiale ne sont pas identiques. Le cortex préfrontal gère la mémoire de travail, dans les deux cas. Le cortex pariétal

postérieur organise la représentation visuelle de l'espace, et le champ oculomoteur frontal déclenche les saccades rétinotopiques. Le cortex pariéto-temporal (probable équivalent chez l'homme du cortex vestibulaire chez le singe) gère la représentation vestibulaire de l'espace, et l'aire oculomotrice supplémentaire ainsi que le champ oculomoteur frontal déclenchent les saccades allocentriques.

b) *Reproduction d'un déplacement linéaire passif* (I. ISRAËL, P. GEORGES-FRANÇOIS, R. GRASSO, T. TSUZUKU, A. BERTHOZ).

D'après certains auteurs, les informations idiothétiques (informations sensorielles générées par le mouvement propre : flux optique, proprioception et copie efférente ou décharge corollaire, signaux inertiels) permettent à un sujet de pouvoir continuellement se localiser par rapport à son point de départ, par intégration du trajet. Nous avons voulu montrer que, chez un sujet humain, l'estimation d'une distance linéaire lors d'un déplacement passif en aveugle est possible, dans des conditions de vitesse et accélération parfaitement contrôlées. Avec un robot mobile nouvellement acquis par le laboratoire, nous avons déplacé le sujet vers l'avant suivant l'axe X (sagittal) passivement et dans le noir (stimulus), de 2, 4, 6, 8 ou 10 m avec un profil de vitesse triangulaire, et 4 et 8 m avec un profil de vitesse constant. Il devait ensuite reproduire la même distance le plus précisément possible (réponse), toujours dans le noir, en pilotant le robot avec un joystick qui contrôle sa vitesse. Onze sujets ont été testés. Tous ont correctement reproduit la distance imposée, avec un coefficient de corrélation entre les distances stimulus et réponse de 0,90, et un gain (réponse/stimulus) de 0,98. Le trajet linéaire a donc été intégré (sa vitesse). Avec le profil de vitesse constant, la variabilité du gain était légèrement (mais significativement) plus grande qu'avec le profil triangulaire. Cette capacité à mesurer la distance est donc dépendante du profil de vitesse imposé. Néanmoins, la durée du stimulus peut aussi apporter une information importante pour sa reproduction. Et de fait, les sujets ont aussi reproduit assez précisément la durée du stimulus. Avec trois sujets, nous avons essayé de garder une durée de parcours approximativement constante sur les 5 distances imposées, avec différents profils de vitesse, dans une autre expérience. Non seulement la reproduction de la distance était encore tout à fait correcte, mais en plus l'un des sujets, non averti de cette modification, n'a pas réalisé que tous les essais avaient la même durée. Donc, la durée du déplacement peut contribuer à une reproduction correcte de la distance, mais ce n'est pas le paramètre principalement pris en compte. Finalement, nous nous sommes interrogés sur le profil de vitesse lui-même. Avec le paradigme principal, les sujets ont parfois reproduit la même forme triangulaire que celle du stimulus, et parfois le profil reproduit était différent. Nous avons essayé de quantifier cette reproduction du profil de vitesse, en calculant d'abord une interpolation linéaire pour obtenir autant de points pour le stimulus que pour la réponse, puis une corrélation entre les deux segments. Nous avons ensuite

comparé cet index d'appariement de vitesse avec l'erreur de la reproduction de la distance et n'avons pas trouvé de relation. En d'autres termes, les essais dans lesquels la distance imposée était bien reproduite n'étaient pas les essais dans lesquels la vitesse imposée était le mieux reproduite, et les réponses dont la vitesse était nettement différente du profil de vitesse du stimulus pouvaient être très précises quant au paramètre distance. Il semble donc que le profil de vitesse, qui fait aussi partie des paramètres du stimulus, n'était pas utilisé ou ne contribuait pas à la précision de la reproduction de la distance linéaire.

c) *Contribution d'une cible visuelle à l'estimation de rotations passives* (I. ISRAËL, A. BERTHOZ, en collaboration avec A. BRONSTEIN, M. GRETTY, MRC Human Movement and Balance Unit, Londres)

Le processus neuronal de l'intégration du trajet n'est pas connu mais, s'il s'agit réellement d'une intégration, un rôle fondamental doit être joué par le point de départ, qui permettrait d'initialiser l'intégrateur. Nous avons donc comparé la précision du retour au point de départ d'une rotation dans le noir, dans deux conditions : avec ou sans présentation d'une cible visuelle avant la rotation. Cinq sujets ont été testés, assis dans un fauteuil tournant motorisé. Le sujet était positionné à un point de départ donné, et passivement pivoté, dans le noir complet. Trois secondes après ce stimulus, il devait aussi précisément que possible retourner au point de départ, en contrôlant la vitesse du fauteuil avec un levier, dans le noir. Les stimuli étaient de 30°, 90° et 180°, avec un profil de vitesse sinusoïdal. Dans la première condition, une cible stationnaire était illuminée pendant 5 secondes, et éteinte quand le stimulus démarrait. Dans la seconde condition, le sujet était constamment dans le noir complet. L'amplitude de la réponse des sujets (le retour) était liée à l'amplitude du stimulus, avec un coefficient de régression linéaire r^2 de 0,91 dans la condition avec cible et de 0,75 sans cible. La pente de la droite de régression était plus élevée avec une cible que sans. Ceci rappelle le gain du réflexe vestibulo-oculaire plus élevé lorsque le sujet a vu une cible et doit continuer à l'imaginer pendant une rotation dans le noir. Le gain (amplitude de la réponse/amplitude du stimulus) était proche de l'unité dans les deux conditions, mais la variabilité était significativement plus petite avec une cible que sans. Ceci suggère que la cible était utilisée comme un point d'« ancrage », contribuant au processus d'intégration du trajet. Nous nous sommes ensuite demandé si la précision du retour dépendait de sa vitesse. En général, la vitesse maximale de la réponse était un peu plus faible que celle du stimulus. Ce qu'il est intéressant de noter, c'est que dans la condition sans cible, les rapports d'amplitudes et de vitesses étaient corrélés, alors qu'avec la cible ils ne l'étaient pas. Ceci suggère que la présence d'une cible rend la précision de la réponse indépendante de sa vitesse, ce qui indique une réelle intégration de la vitesse dans ce cas, alors que sans la cible les sujets ont peut-être essayé de reproduire la vitesse du stimulus. L'intégration du trajet pourrait être un processus physiologique « automatique », qui utilise un point

d'ancrage externe pour calculer une position égocentrique, quelle que soit la vitesse. La présence de ce point d'ancrage pourrait justement déclencher le processus.

3. ENREGISTREMENTS DES NEURONES DE L'HIPPOCAMPE CHEZ LE RAT

(S.I. WIENER, V. GAVRILOV, V. KORSHUNOV, O. TRULLIER, A. BERTHOZ)

Afin de mesurer directement la contribution vestibulaire dans les processus cérébraux impliqués dans la navigation, nous avons développé une nouvelle méthode d'application des stimuli inertiels (accélérations linéaires et angulaires) à des rats éveillés en les déplaçant à l'aide d'un robot sur lequel ils sont fixés. Ceci évite le problème soulevé par les expérimentations avec animaux libres de se mouvoir, où des informations provenant de mouvements volontaires de l'animal peuvent être utilisées par le cerveau dans la détermination de la position dans l'espace. De plus, le stimulus inertiel peut être parfaitement quantifié, puisque l'animal ne peut pas effectuer de mouvement par lui-même pendant l'application du stimulus. Des tests sont effectués pour déterminer la contribution du système vestibulaire dans la connaissance de la position du corps dans l'espace.

Le robot soumet le rat à des accélérations linéaires et angulaires dont les intensités sont contrôlées avec précision. Quand le robot transporte le rat vers un repère significatif de la pièce, l'animal apprend à recevoir la récompense d'eau et ses mouvements de léchage sont mesurés. L'eau fournit au rat assoiffé une certaine motivation pour rester attentif à sa position dans l'environnement.

Chez le rat libre de ses mouvements, nous avons montré que l'hippocampe reçoit des entrées sensorielles des modalités vestibulaires et visuelles. Les neurones hippocampiques répondent aussi aux informations non-spatiales en relation avec des rotations passives de l'animal et des changements de la situation expérimentale. Ces résultats remettent en question des idées d'O'Keefe et Nadel de l'hippocampe comme carte cognitive de l'espace dans un cadre de référence allocentrique.

Un travail de réflexion sur les modèles de l'hippocampe a été mené cette année et a fait l'objet d'un DEA d'O. Trullier.

4. RÔLE DES STRATÉGIES COGNITIVES DANS LA NAVIGATION ET LA SIMULATION MENTALE DES DÉPLACEMENTS

(M.A. AMORIM, F. SPARACHINO et A. BERTHOZ. En collaboration avec N. STUCCHI, Université de Turin, A. SIRIGU, Hôpital Pitié-Salpêtrière, Paris, K. CORPINOT et S. GLASAUER, Munich).

L'objectif est de comprendre dans quelle mesure des processus cognitifs de haut niveau (attention, imagerie mentale, etc.) influencent le traitement des

entrées sensorielles dans la navigation, voire dans la planification de celle-ci (simulation mentale). On distingue deux programmes d'expérience :

Une étude a comparé deux stratégies d'exploration d'un environnement imaginé. Ceci a permis de mettre en évidence que la localisation d'un objet virtuel par rapport à un observateur était plus facilement accessible que celle de l'observateur par rapport à l'objet.

Une seconde étude sur la désorientation spatiale a été entreprise. Une tâche de pointage manuel vers des objets mémorisés, après un changement de point de vue imaginé versus réel, a déjà mis en évidence une différence de performance entre patients cortico-lésés et sujets normaux. Cette étude se poursuit.

Une autre étude a permis de comparer l'effet différencié de deux stratégies d'imagerie (« route » versus « carte ») sur la représentation spatiale durant la marche en l'absence momentanée de vision. Une batterie de tests concernant la mémoire topographique a été mise au point et essayée chez des malades ayant des lésions de l'hippocampe. Ce travail a fait l'objet d'un DEA de Sciences cognitives de F. Sparachino.

5. INFLUENCE DE LA GRAVITÉ SUR LES SYSTÈMES SENSORI-MOTEURS

a) *Perception des symétries et perception de la force* (G. LÉONE, J. MCINTYRE, A. BERTHOZ, J. DROULEZ et B. GODARD. En collaboration avec l'Académie des Sciences de Moscou, V. GURFINKEL, M. LIPSHITS et le Centre National d'Etudes Spatiales)

Nous nous sommes intéressés, au moyen d'expériences psychophysiques, à l'influence de la microgravité sur le traitement cortical de l'information visuelle à un stade précoce ou à un stade plus élaboré de ce traitement. Nous avons ainsi étudié les performances de sujets lors d'une tâche de détection de symétrie axiale dans des polygones plans, propriété structurelle d'une forme très prégnante et extraite très efficacement et rapidement par le système visuel humain. Les sujets ont été testés dans différentes conditions : 1) droit debout, 2) allongé sur le dos, 3) en apesanteur lors de vols de longue durée (entre 14 et 199 jours) à bord de la station orbitale russe MIR, lors de trois vols franco-russes (Antarès 92, Post Antarès et Altaïr 93). Nos résultats indiquent une modification significative des performances des sujets en microgravité et une tendance similaire chez les sujets sur le dos, ce qui suggère une influence du système vestibulaire sur la détection des symétries.

Avec la même méthodologie, nous avons étudié si les performances des sujets étaient modifiées lors d'une tâche de transformations d'images mentales (rotation mentale) dont il est connu qu'elle active essentiellement les aires visuelles associatives. Nos résultats n'indiquent, contrairement à une étude

antérieure, aucune différence de performance due à la microgravité, suggérant qu'à ce niveau du traitement visuel, le système vestibulaire n'est pas pertinent pour cette tâche.

Notre équipe a récemment inauguré un nouveau domaine de recherche (avec J. DROULEZ) concernant le rôle de la sensibilité aux forces dans les processus de perception et de contrôle des mouvements. Il est évident que le système nerveux a la capacité de mesurer et de contrôler les forces produites par les segments corporels. Cependant, nous n'avons pas encore une idée précise sur le rôle des informations dynamiques de force durant le déroulement d'un mouvement. De plus, on ne sait pas encore comment se fait la fusion des informations visuelles et des sensations associées à la perception des forces, cette fusion permettant la perception de la position du corps et de l'environnement.

Afin de répondre à ces questions, plusieurs protocoles expérimentaux ont été développés (avec J. DROULEZ et S. HANNETON) centrés sur un manche de pilotage à retour d'effort, en coopération avec le Département de Robotique du CNES et la Société Matra. Ce système nous permet de simuler une grande variété de conditions dynamiques pour la main comme, par exemple, un contact avec un mur. Nous demandons aux sujets d'effectuer des tâches manuelles dans cet environnement virtuel. Nous pouvons donc introduire des perturbations dans la dynamique de l'objet simulé et mesurer les réponses du sujet en termes de trajectoire suivie par la main et forces d'interaction entre la main et le manche. La théorie que nous testons est fondée sur l'idée que le cerveau, pour contrôler la force lors d'une tâche de suivi du contour d'un objet, peut utiliser un modèle interne de la trajectoire et comparer ce modèle avec la trajectoire réelle en employant une force compliant. Ces expériences font partie de nos études en apesanteur. En effet, en microgravité, le fait que les objets ne sont plus soumis à l'accélération de la gravité exige une réorganisation des relations entre capteurs de longueur et capteurs de force. La force de la gravité a un effet sur tous les gestes des segments du corps. Comment le cerveau modifie-t-il les commandes motrices quand cette influence disparaît ? Ces expériences seront effectuées par des cosmonautes français et russes lors d'un vol spatial, en Novembre 1994 (ESAMIR). Un DEA de Biomécanique a été soutenu (B. Godard).

b) *Influence de la gravité sur la locomotion* (M.A. AMORIM, A. BERTHOZ, S. GLASAUER. En collaboration avec J. BLOOMBERG et M. RESCHKE, NASA, Houston)

En début 1994, le premier recueil de données de l'expérience « Locomotion » a été réalisé. On y étudie les performances avant et après un vol en microgravité du spationaute qui, mis dans l'obscurité, effectue un trajet préalablement mémorisé, dans un sens du parcours, puis dans le sens con-

traire, et ceci à une même vitesse de déplacement. Les données acquises avant et après le vol STS 60 de la navette américaine ont été les premières d'une série d'essais qui se poursuivra avec les vols prochains. Les essais contrôlés sont prévus dans notre laboratoire grâce à une configuration à 4 caméras du système d'enregistrement et d'analyse du mouvement ELITE. Cette expérience sera réalisée sur des sujets normaux et des patients ayant des déficits du système vestibulaire, dans une ligne de recherche existante.

Le matériel Sol et Vol de l'expérience « Orientation Spatiale » est en cours d'élaboration par la Société AETA. Dès sa livraison, l'étude (effectuée avant, pendant, et après le vol en microgravité) pourra démarrer. On y caractérisera l'aptitude du spationaute à reconnaître son environnement après un déplacement (roulis) réel versus imaginé, ceci dans une tâche de pointage manuel vers des cibles mémorisées.

c) *Interactions visuo-vestibulaires en microgravité* (G. CLÉMENT et A. BERTHOZ. En collaboration avec M. RESCHKE, NASA, Houston)

L'interaction entre le système visuel et le système vestibulaire sur les mouvements oculaires a été étudiée chez 4 astronautes pendant le vol STS-42 de la navette spatiale (1992) lors d'une combinaison entre la rotation sinusoidale d'une chaise tournante (stimulation vestibulaire) et le défilement d'une scène visuelle à vitesse constante (stimulation optocinétique). Lorsque les astronautes tournaient autour de leur axe longitudinal (axe z) la stimulation visuelle était horizontale ; lorsqu'ils tournaient autour de leur axe transverse (axe y), la stimulation visuelle était verticale par rapport à l'axe des corps. Les résultats, analysés en 1993, ont montré qu'au cours du vol orbital les mouvements oculaires, enregistrés au moyen d'une caméra vidéo en lumière infra-rouge, tendaient à rester alignés sur la verticale corporelle. Cette non-linéarité de l'interaction visuo-vestibulaire dans un plan où les otolithes sont normalement stimulés sur Terre est probablement due à l'absence des informations de position fournies par les otolithes en microgravité. Le référentiel utilisé par le cerveau dans ces conditions est l'axe du corps.

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

(W. GRAF, J.-R. DUHAMEL. En collaboration avec la Station Marine de Concarneau, le Laboratoire de Biologie Marine de Woodslide et le P^r UCHINO, Université de Tokyo)

1. POISSON-PLAT : MÉCANISMES DE L'ADAPTATION NEURONALE

Le poisson-plat offre un paradigme naturel pour l'étude des changements adaptatifs dans le réflexe vestibulo-oculaire. Lors de la métamorphose, le

poisson-plat s'incline de 90 degrés d'un côté ou de l'autre pour devenir un animal adulte adapté aux fonds. Dans cette position, les labyrinthes sont tournés de 90 degrés par rapport à leur orientation pré-métamorphique dans l'espace. Sur le plan structural, cette organisation nécessite une voie neuronale depuis les canaux semi-circulaires horizontaux jusqu'aux muscles qui déplacent l'œil verticalement. Au cours de la métamorphose, les réponses optomotrices adoptent une préférence directionnelle. Les stimulations optocinétiques appliquées à l'œil migrant sont moins efficaces que celles appliquées à l'œil stationnaire. Etant donné qu'il n'y a aucune perte de cellules ganglionnaires rétiniennes au cours de la métamorphose, cette observation pourrait être le fait de modifications au niveau des projections rétiniennes.

Dans une première série d'expériences, nous avons pu démontrer qu'il existe une différence entre les projections rétiniennes des poissons-plats orientés sur le côté droit et celles des poissons orientés sur le côté gauche. Chez les poissons-plats orientés sur le côté gauche, les projections sont bilatérales alors que chez ceux qui sont orientés sur le côté droit, elles sont unilatérales. Ces résultats sont importants non seulement par rapport aux observations comportementales décrites plus haut, mais également sur le plan de la taxonomie et de la phylogénie des poissons plats, en soulignant la possibilité d'une origine polyphylétique différente de ces deux espèces.

La seconde série d'expériences a servi à identifier la position des neurones oculomoteurs chez les élasmobranches. 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 neurones vestibulaires qui contacte les motoneurones de l'abducens et du rectus 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'injections intracellulaires de peroxydase de raifort.

Le poisson-plat offre un paradigme naturel pour l'étude des changements adaptatifs du réflexe vestibulo-oculaire. Les neurones vestibulaires horizontaux spécifiques de cette espèce sont à la fois nécessaires et suffisants pour l'adaptation du réflexe vestibulo-oculaire chez le poisson-plat adulte par réorganisation de connexions centrales.

Nous avons aussi recherché l'origine des neurones vestibulaires spécifiques à ce poisson, et plus particulièrement l'activité mitotique des cellules apparaissant dans les noyaux vestibulaires au pic de la période de métamorphose. Ces résultats indiquent que la naissance des neurones qui servent au réflexe

vestibulo-oculaire chez ce poisson pourrait avoir lieu durant la métamorphose afin de permettre les mouvements oculaires compensatoires propres aux animaux juvéniles et adultes.

Une étude préliminaire de l'induction de la métamorphose nous a permis de démontrer qu'il est possible d'empêcher celle-ci en manipulant l'habitat de l'animal. Lorsqu'élevés dans un environnement à éclairage omnidirectionnel, 40 % des animaux larvaires ont poursuivi leur croissance en tant que larve au-delà du pic de la métamorphose chez un groupe contrôle. Cette manipulation permettra par la suite de déterminer les aspects du développement du poisson-plat qui sont sous contrôle de facteurs génétiques et ceux qui sont sous contrôle externe.

Pour l'aquaculture des poissons-plats et les recherches sur ce poisson, un laboratoire a été installé sur le site de la Station de Biologie Marine du Collège de France, à Concarneau. Des expériences ont débuté et des données ont déjà été recueillies.

2. DÉVELOPPEMENT DE LA REPRÉSENTATION TRIDIMENSIONNELLE DE L'ESPACE DANS LE SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

Le pôle principal d'activité de l'équipe « Primates » concerne les bases neurales de la représentation de l'espace et des coordinations sensorimotrices. Ce thème de recherche s'articule autour d'un ensemble expérimental pour le contrôle des stimulations sensorielles (visuelles et vestibulaires) et du comportement oculomoteur pendant l'enregistrement des signaux neuronaux dans le cortex cérébral du singe. L'approche consiste à intégrer au sein d'un poste unique l'ensemble des instruments permettant de corrélérer l'activité neuronale en réponse aux événements visuels, vestibulaires et moteurs, afin de mieux comprendre la nature des mécanismes d'interactions sensorimotrices qui sous-tendent la perception de l'espace et le codage du mouvement.

L'étude du développement de la représentation tridimensionnelle de l'espace dans le système nerveux central, en utilisant le poisson et le lapin comme modèles de référence, est sur le point d'être opérationnelle au Collège de France en collaboration avec l'équipe de P. BUISSERET et C. MILLERET. Elle consistera à déterminer la nature et les paramètres des entrées visuelles, proprioceptives et vestibulaires, qui contribuent à engendrer, au niveau du cortex, du cervelet et du complexe vestibulaire, une représentation tridimensionnelle de l'espace nécessaire à la stabilisation et à l'orientation du regard.

3. RELATION VESTIBULO-OCULOMOTRICE

La transformation sensori-motrice dans le système de réflexes vestibulo-oculaires a été analysée chez le chat à l'aide de la stimulation vestibulaire

naturelle dans toutes les dimensions de l'espace physique pour déterminer les signaux dans les neurones vestibulo-oculomoteurs de deuxième ordre identifiés ainsi que leur morphologie. Il a pu être démontré que les neurones étaient codés dans les plans des canaux ou dans les plans des muscles oculaires particuliers. Nous concluons que la transformation des coordonnées vestibulo-oculomotrices se fait en deux étapes à l'intérieur de l'arc réflexe à trois neurones et est réalisée par des moyens aussi bien physiologiques qu'anatomiques.

4. ENREGISTREMENTS DES MOUVEMENTS OCULAIRES ET MÉMORISATION DE LA VITESSE

Les mouvements des yeux provoqués par stimulation optocinétique ont été analysés chez un certain nombre de téléostéens et d'élastranchés. Il a pu être démontré que seul le poisson rouge a des réponses comparables à celles des vertébrés de rang supérieur. Cette observation est importante eu égard à la question de l'existence générale d'un intégrateur de mémorisation de vitesse et de sa fonction.

5. POSTURE TÊTE-COU DES VERTÉBRÉS (En collaboration avec P.P. VIDAL et C. DE WAELE)

La biomécanique du système de mouvements tête-cou a été étudiée chez l'Homme, le singe, le cochon d'Inde, le rat et le lapin. Les essais mécaniques suivant la dissection de la colonne vertébrale cervicale chez les cadavres et la radiographie durant la flexion passive chez les animaux anesthésiés ont démontré une plage limitée de flexion latérale, mais une grande rigidité contre la dorso- et, plus particulièrement, la ventro-flexion. La section mécanique de l'ensemble tête-cou correspond à une ségrégation des stimulations vestibulaires. La stimulation otolithique agissant au niveau de la jonction cervico-thoracique (C6-Th2) maintient l'orientation verticale du cou au repos tandis que les canaux horizontaux assurent l'orientation de la tête dans le plan horizontal.

L'analyse de la stratégie des mouvements par cinéradiographie a montré un changement progressif dans l'utilisation des articulations tête-cou pour le contrôle des mouvements de la tête qui se produit du lapin au singe. Les lapins stabilisent leur tête indépendamment de l'orientation de la colonne vertébrale cervicale tandis que les singes (et l'Homme), à l'autre extrême, utilisent la colonne cervicale exclusivement pour l'orientation spatiale de la tête. Le cou s'étend durant la locomotion. Cette posture particulière déplace le centre de gravité de l'animal vers l'avant. Dès que cesse la marche, la tête est ramenée à la position de repos de la colonne cervicale orientée verticalement. Nous concluons que des contraintes distinctes dans les articulations tête-

cou (permettant seulement 4 degrés de liberté sur 70 ou plus) facilitent et simplifient le contrôle des mouvements de la tête par le système nerveux central.

6. VOIES DU CANAL ANTÉRIEUR

L'arc-réflexe vestibulo-oculaire à trois neurones représente la voie la plus directe entre les récepteurs vestibulaires et la musculature extra-oculaire pour la production de mouvements compensatoires des yeux. Nous avons pu déterminer, par injections intracellulaires de peroxydase de raifort, la morphologie des neurones excitateurs de second ordre des canaux antérieurs, qui se projettent vers leurs cibles par une voie extérieure au faisceau longitudinal médian.

Le soma de ces neurones est situé dans le noyau vestibulaire supérieur. L'axone principal passe à travers la formation réticulée profonde sous le brachium conjunctivum pour atteindre la partie la plus rostrale du noyau reticularis tegmenti pontis (NRTP), site où il traverse la ligne médiane. L'axone atteint ensuite la paroi caudale du noyau rouge d'où il repart vers le noyau oculomoteur. A l'intérieur de celui-ci, des collatérales d'axone contactent les motoneurones du droit supérieur et de l'oblique inférieur. Certaines branches axonales retraversent la ligne médiane à l'intérieur du noyau oculomoteur pour contacter les motoneurones du droit supérieur du côté opposé. La nature des signaux ainsi que la syntonisation spatiale de cette classe de neurones vestibulo-oculomoteurs sont encore indéterminées.

7. RÔLE DU CORTEX PARIÉTAL DANS LE CODAGE DES INFORMATIONS VISUELLES AU COURS DES MOUVEMENTS OCULAIRES

Nous avons démontré que des neurones visuels de l'aire pariétale inférieure latérale transforment les coordonnées rétinotopiques d'un stimulus visuel présenté à l'issue d'une saccade. Ce phénomène opère comme une mémoire spatiale de l'image rétinienne antérieure qui est mise à jour au cours des mouvements oculaires de manière à rester compatible avec l'information rétinienne réafférente. De plus, pour certains neurones cette mise à jour peut intervenir lorsqu'une saccade est programmée mais non encore initiée, anticipant ainsi les conséquences rétiniennes de cette saccade. L'un des rôles possibles d'un tel mécanisme est de fournir des informations spatiales précises au système de génération de mouvements des yeux. La mise à jour continue de la position de la cible est une solution optimale pour un tel processus puisqu'elle permet de représenter la position d'un objet par rapport à la direction actuelle du regard quelle qu'ait été la position rétinienne du stimulus au moment de son apparition.

Il est par ailleurs permis de penser que le recodage de l'information sensorielle au cours des mouvements oculaires puisse jouer un rôle dans la perception visuelle, notamment dans l'intégration « trans-saccadique » d'images rétiniennes successives lors de l'exploration d'une scène visuelle et, de manière plus spéculative, dans la constance de la perception spatiale en dépit des changements de position de l'axe du regard. Cette question a été abordée sur le plan théorique dans le cadre d'une réflexion avec des psychologues de l'Université de Louvain, K. VERFAILLIE et P. DEGRAEF. Un premier constat est la contradiction apparente entre d'une part, les données neurophysiologiques qui suggèrent la possibilité de superposer deux images successives dans une représentation centrale oculocentrique de l'espace visuel, et d'autre part, les résultats le plus souvent négatifs en psychophysique de la vision faisant usage du paradigme de fusion transsaccadique. La perception humaine est, en effet, remarquablement insensible aux transformations artificielles d'une scène intervenant au cours de la saccade. Cependant, il a été démontré que des sujets peuvent intégrer des informations périphériques pré-saccadiques et des informations fovéales post-saccadiques dans certaines conditions. La question posée par ce type d'approche est celle du niveau d'encodage auquel cette intégration a lieu. Des hypothèses récentes postulent qu'il s'agit d'un encodage de niveau assez élevé (forme ou objet, plutôt qu'indices locaux). Sur le plan neuronal cela suggère que les interactions entre traitement visuel et mouvements oculaires affecteront surtout les réponses dans les aires les plus proches du sommet du système extra-strié. Cela pourrait constituer un terrain prometteur pour l'étude des interactions entre l'activité dans les zones de représentation du champ central et du champ périphérique, notamment dans le contexte du comportement de recherche visuelle.

8. TRAJECTOIRE DES SACCADÉS OCULAIRES ET DÉRIVE POST-SACCADIQUE

(en collaboration avec M. MISSAL et A. BERTHOZ, Université de Louvain LPPA)

Le comportement saccadique est le plus souvent étudié chez l'animal entraîné effectuant de manière répétitive des mouvements oculaires vers une ou deux cibles lumineuses isolées. Ce type d'approche a permis de décrire avec une grande précision les caractéristiques spatio-temporelles des mouvements d'orientation des yeux, qui comprennent notamment une phase terminale lente nommée dérive *post-saccadique* qui est le plus souvent interprétée comme une correction d'amplitude liée à la coordination œil-tête (GRANTYN, OLIVIER et BERTHOZ). Le cadre stéréotypé des épreuves de saccades guidées visuellement pourrait cependant masquer un caractère plus général des trajectoires de l'œil qui est mis en lumière par l'analyse des mouvements spontanés d'exploration. En effet, chez le Chat, il semble que les composantes lentes modifient non seulement l'amplitude mais aussi la direction de la saccade. La ré-orientation de la trajectoire d'une saccade en cours, qui dès lors n'est plus

rectiligne mais curvilinéaire, remet en question certains présupposés qui sont à la base de certains modèles actuels du système saccadique. Nous avons entrepris de vérifier si les observations effectuées chez le Chat sont généralisables aux primates. Les mouvements oculaires spontanés ont été enregistrés dans notre laboratoire dans trois conditions : (1) mouvements spontanés en semi-obscurité sur fond homogène, (2) mouvements spontanés d'exploration d'une scène abstraite constituée d'objets sans signification (ellipses et rectangles orientés), (3) exploration d'une scène naturelle (image projetée de primates dans leur habitat).

9. CODAGE DE LA TRAJECTOIRE 3D D'UN OBJET ET DU TEMPS À LA COLLISION DANS LE CORTEX ASSOCIATIF (en collaboration avec V. CORNILLEAU-PÉRÈS)

Une variable importante dans le traitement du flux optique est l'extraction du mouvement relatif d'un observateur et des objets dans l'environnement. Les indices visuels jouent un rôle critique en particulier dans le calcul du temps à la collision (« time to collision ») ou la discrimination de la trajectoire 3D d'un objet par rapport à l'œil de l'observateur. Ces indices sont dérivés, tout comme la direction de la translation de la tête lors de la locomotion, à partir du taux d'expansion des points de l'image rétinienne depuis une origine. Nos travaux récents dans le sillon intra-pariétal ont montré l'existence d'une aire, VIP (ventral intra-parietal area), dont les neurones sont spécialisés pour l'analyse de la direction et de la vitesse de déplacement d'un stimulus visuel. Ces neurones répondent en outre au déplacement en profondeur et sont sensibles à la distance absolue des stimulus. Enfin, ces résultats montrent que ces neurones pourraient encoder l'espace visuel dans un référentiel centré sur le corps, la décharge de certains neurones ne dépendant pas tant de la direction de la stimulation sur la rétine mais plutôt du point d'impact projeté de la stimulation sur un point de la tête de l'animal. Ce point correspond d'ailleurs à un champ récepteur somesthésique, ces neurones étant presque tous sensibles aux deux modalités sensorielles.

Ces données suggèrent que l'aire VIP puisse jouer un rôle dans le codage du mouvement en profondeur mais nous n'avons pas encore déterminé les conditions de stimulations visuelles optimales et la nature des signaux rétiens (monoculaires, binoculaires) ou extra-rétiens contribuant à la sensibilité à la distance et au mouvement 3D. Une collaboration a été initiée entre nos deux équipes en vue d'étudier les réponses dans l'aire VIP à des simulations de flux optique afin d'établir leur contribution relative au codage des indices de translation en profondeur de la tête (heading) ou de formes solides, d'abord à partir d'indices monoculaires, ensuite à partir de la disparité de mouvement. Une autre variable, qui sera prise en compte ultérieurement afin d'évaluer les composantes accommodation et vergence, est la distance de fixation.

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

(A. GRANTYN, T. KITAMA, E. OLIVIER)

1. INTÉGRATION DES AFFÉRENCES TECTALES ET VESTIBULAIRES SUR DES NEURONES RÉTICULO-SPINAUX

Au cours de nos recherches nous avons identifié, chez le chat, une classe de neurones réticulo-spinaux étroitement liés aux mouvements d'orientation des yeux et de la tête (YT-RSN). Ils reçoivent les afférences directes du collicule supérieur (CS) et appartiennent donc au réseau efférent tecto-réticulo-spinal. Le contenu des signaux de ces neurones pendant des mouvements d'orientation ne reproduit pas exactement celui transmis par des neurones tectaux, que l'on peut considérer comme leur « entrée » synaptique principale. La composante supplémentaire des signaux des YT-RSN, peut-être la plus marquante, est l'activité tonique, soit lentement décroissante, soit stable, selon le neurone individuel. Il a été logique de supposer que cette activité provenait d'interactions dans le réseau réticulaire et les noyaux rhombencéphaliques associés. De nombreux arguments, bien fondés par de précédentes études, ont fait envisager les noyaux vestibulaires comme source d'activité tonique observée sur les YT-RSN. Nos expériences ont été conçues pour tester cette hypothèse. Les résultats ont été négatifs : 1) La probabilité de facilitation synaptique des YT-RSNs par stimulation du nerf vestibulaire est négligeable, comparée à celle des neurones réticulaires n'appartenant pas au système d'orientation. 2) La fréquence des décharges toniques des YT-RSN n'est pas modulée par des rotations sinusoïdales passives, ce que prouve l'absence des connexions effectives avec les noyaux vestibulaires pendant les réflexes vestibulaires compensatoires agissant sur les yeux et la tête. Les conclusions dérivées de cette étude ont des implications importantes en ce qui concerne l'organisation du réseau réticulaire. L'idée de polyvalence fonctionnelle des neurones qui composent ce réseau a été avancée depuis longtemps, en particulier pour des neurones du type YT-RSN, ces derniers portant les propriétés morphologiques « généralisées ». Avec le développement plus récent de l'approche connexionniste, la flexibilité des connexions et des fonctions est souvent admise comme étant la caractéristique principale des éléments individuels des réseaux. Dans les limites du paradigme expérimental utilisé, nos résultats montrent un exemple de la spécificité fonctionnelle des neurones qui, selon d'autres critères, devraient être considérés comme les neurones « généralisés ».

2. ORGANISATION DU RÉSEAU EFFÉRENT TECTO-RÉTICULO-SPINAL

Une série d'expériences a été conçue pour clarifier le problème des projections tecto-spinales ipsilatérales chez le chat. Dans les travaux des autres

auteurs, l'existence de cette connexion n'a pas, pour des raisons méthodologiques, pu être prouvée définitivement. En effet, après injections des marqueurs rétrogrades dans la moelle cervicale, il s'avérait impossible d'exclure le marquage des neurones tecto-spinaux à double croisement : un dans le mésencéphale, un autre au niveau des segments spinaux. Nous avons choisi la seule solution décisive, c'est-à-dire le marquage rétrograde après des transections sagittales du mésencéphale qui interrompent le croisement de la voie tecto-spinale classique. Les résultats démontrent sans ambiguïté l'existence de la connexion tecto-spinale ipsilatérale chez le chat. Elle est faible par rapport à celle établie par la voie croisée. Les neurones d'origine de cette projection sont caractérisés par une distribution topographique très particulière dans le colliculus supérieur, différente de celle des neurones tecto-spinaux contralatéraux. Les implications fonctionnelles de ces résultats méritent une étude approfondie. Deux hypothèses peuvent être considérées : 1) Les neurones à projection ipsilatérale représentent le substrat de la réaction d'évitement, déjà démontré chez les rongeurs. 2) Par analogie avec des circuits ponto-bulbaires, on peut supposer qu'ils contribuent à des mouvements anticompensatoires pendant des déplacements passifs et/ou la locomotion rotatoire.

Un projet nouveau a été engagé concernant *l'organisation topographique des connexions synaptiques du colliculus supérieur avec les motoneurones des muscles de la nuque*. Ce travail a été commencé en collaboration avec le P^r YOSHIDA (Université de Tsukuba, Japon). Il est connu qu'au niveau des neurones efférents du CS le vecteur des mouvements d'orientation est défini par la localisation de la population active par rapport à la représentation topographique de l'espace. Dans le cas des mouvements de la tête, chaque microrégion du CS doit avoir des connexions avec les motoneurones, pondérées de telle façon que la combinaison des muscles activés donne l'amplitude et la direction du mouvement représenté par cette microrégion. Nous avons utilisé la microstimulation du CS pour définir le vecteur caractéristique du déplacement du regard sur la base des saccades oculaires évoquées. Les réponses électromyographiques enregistrées simultanément avec des saccades servent pour évaluer le poids de connexion avec un muscle donné. La comparaison des réponses des muscles obtenues avec les différentes directions d'action permettra d'établir les gradients fonctionnels des connexions provenant des différentes régions de la « carte motrice » du CS.

VI. LE CONTRÔLE DU REGARD, UN MODÈLE D'ÉTUDE DU SNC ADULTE

ÉTUDE *IN VIVO* ET *IN VITRO*

1. ÉTUDE DES NEURONES VESTIBULAIRES MÉDIANS AU COURS DU SOMMEIL PARADOXAL ET D'UN APPRENTISSAGE (C. DE WAELE, P.-P. VIDAL, M. SÉRAFIN, P. BERNARD)

Au cours de l'année écoulée, nous avons poursuivi les différents projets impliquant l'enregistrement extracellulaire de neurones vestibulaires secondaires identifiés chez le cobaye éveillé. Nous avons terminé l'étude des caractéristiques des réponses de ces neurones au cours de stimulations vestibulaires (réflexe vestibulo-oculaire). Cette première étude constituait une étape indispensable avant d'aborder l'étude de la plasticité de ces neurones.

Nous avons ensuite poursuivi et achevé l'enregistrement de l'activité des neurones vestibulaires secondaires au cours de l'adaptation du réflexe vestibulo-oculaire induite par un conflit visuo-vestibulaire. Nos résultats indiquent que le gain des neurones vestibulaires secondaires varie au cours de cet apprentissage, ce qui démontre qu'ils sont impliqués dans la plasticité vestibulaire. Ce point est important car il va permettre l'étude des mécanismes moléculaires de cette plasticité en utilisant le cerveau entier isolé *in vitro* (en collaboration avec le P^r MÜHLEHALER).

Nous avons enfin enregistré l'activité de ces neurones pendant différentes phases du cycle veille-sommeil du cobaye, en particulier pendant le sommeil paradoxal. Cette étude a été entreprise dans le cadre de la collaboration de nos deux groupes sur l'étude des mécanismes neuronaux du contrôle de la vigilance.

L'ensemble de ces résultats expérimentaux fait actuellement l'objet d'un dépouillement approfondi.

2. ÉTUDE DES RÉCEPTEURS DES NEURONES VESTIBULAIRES CENTRAUX (N. VIBERT, P.-P. VIDAL. En collaboration avec M. SÉRAFIN et M. MÜHLEHALER, CMU de Genève)

Le stage de deux ans de N. VIBERT dans le groupe du P^r MÜHLEHALER s'est achevé au début 1993. Nous avons alors entrepris la rédaction des résultats scientifiques obtenus durant cette collaboration, résultats indispensables pour la rédaction de la thèse de N. VIBERT qui sera soutenue fin 1994. Il s'est rapidement avéré que quelques expériences complémentaires étaient nécessaires pour terminer cette phase de notre collaboration.

Le travail effectué a porté sur les actions de la dopamine, de la Substance P et de la sérotonine sur les neurones du noyau vestibulaire médian enregistrés en intracellulaire sur tranches.

— En ce qui concerne la dopamine, les résultats obtenus avec le Piribédil ont été complétés par des applications de dopamine et de divers agonistes et antagonistes dopaminergiques spécifiques. Nous avons pu compléter et affiner la caractérisation des récepteurs dopaminergiques présents dans le noyau vestibulaire médian. Ces résultats sont maintenant totalement finalisés et sont en cours de publication.

— D'autre part, N. VIBERT a observé des effets intéressants de la Substance P sur les neurones vestibulaires médians. Ces réponses dépolarisantes sont beaucoup plus fréquentes sur l'un des deux types neuronaux (neurones de type B) que nous avons récemment définis dans les noyaux vestibulaires médians en fonction de leurs propriétés de membrane intrinsèques ; cette caractéristique permet d'envisager une distinction pharmacologique entre ces deux types de neurones. Par ailleurs, ces effets de la Substance P sont pharmacologiquement atypiques puisqu'ils ne peuvent être reproduits par aucun des agonistes classiques des différents récepteurs aux tachykinines décrits dans la littérature ; il semblerait que l'on ait affaire à un nouveau type pharmacologique de récepteurs à la Substance P. Ces résultats sont actuellement en cours de finalisation avec l'aide du groupe GLAXO qui nous fournit divers ligands spécifiques des récepteurs aux tachykinines.

— L'étude des réponses sérotoninergiques des neurones vestibulaires médians est pratiquement achevée. De façon plus nette encore que la Substance P, la sérotonine permet une distinction pharmacologique entre les deux types de neurones définis dans ce noyau. Les réponses dépolarisantes obtenues en contrôle sur la plupart des cellules, apparemment médiées par des récepteurs de type 5-HT₂, sont en effet directes et postsynaptiques sur les neurones de type B, alors qu'elles semblent d'origine indirecte sur les neurones de type A puisqu'elles disparaissent en présence de tétrodontoxine. Tous ces résultats donneront lieu à de prochaines publications.

3. ETUDE DES BASES NEUROPHARMACOLOGIQUES DE LA COMPENSATION VESTIBULAIRE (C. DE WAELE, P.-P. VIDAL. En collaboration avec M. ABITBOL et J. MALLET, CNRS Paris, et X. MARIANOWSKI et Tran BA HUY, CHU Lariboisière, Paris)

Nous poursuivons l'étude des changements de l'expression des gènes codant pour les récepteurs NMDA après hémilabyrinthectomie. Nos résultats tendaient à montrer qu'une hypersensibilité de dénervation des récepteurs NMDA pourrait jouer un rôle dans la plasticité post-lésionnelle du système vestibulaire. Ces résultats avaient été obtenus en étudiant par des techniques

d'hybridation *in situ* en utilisant des sondes chaudes. Nous avons, en particulier, quantifié l'expression des ARNm de la sous-unité NMDA R1. Nous poursuivons cette étude en quantifiant l'expression sous unité NMDA R2 C chez le rat normal et à différents stades du processus de compensation qui suit l'hémilabyrinthectomie.

4. ETUDE DES POTENTIELS ÉVOQUÉS VESTIBULAIRES AU COURS D'INTERVENTIONS DE NEURECTOMIE VESTIBULAIRE (C. DE WAELE, P.-P. VIDAL. En collaboration avec Tran BA HUY Hôpital Lariboisière, Paris, et J.M. BAUDONNIÈRE et F. JOUEN, CNRS, Pitié-Salpêtrière, Paris)

Au contraire des potentiels évoqués auditifs, les potentiels évoqués vestibulaires (PEV) ne sont pas encore de pratique courante en clinique humaine. Ces derniers peuvent être évoqués soit par des rotations horizontales angulaires de forte intensité ($10\,000\text{ deg/sec}^2$) et de courte durée (à une fréquence de stimulation de 2 par sec) soit par des stimulations électriques. Le principal problème de ces stimulations est lié au fait qu'elles induisent, en plus de la stimulation vestibulaire, le recrutement d'autres capteurs comme les capteurs proprioceptifs et extéroceptifs. Par ailleurs, la neurectomie vestibulaire n'est plus une intervention d'exception. La mise au point ces dernières années de techniques chirurgicales permettant une bonne exposition du nerf vestibulaire (voie rétro-sigmoïde, voie trans-labyrinthique), ont favorisé l'extension de ces indications. Cette intervention a comme principale indication, la maladie de Ménière résistant à tout traitement médical et les neurinomes de l'acoustique. Notre projet consiste à enregistrer *en per-opératoire*, grâce à des techniques d'EEG quantifié, les potentiels évoqués vestibulaires (PEV) chez ces deux types de patients. Le nerf vestibulaire est stimulé électriquement et les potentiels générés sont recueillis à l'aide d'électrodes de surface multiples.

Le but de cette étude est double, à la fois fondamental et appliqué.

Sur le plan fondamental, l'analyse des PEV induits par une stimulation électrique du nerf vestibulaire permettra de mieux comprendre les générateurs impliqués dans la réponse vestibulaire et de déterminer la localisation des aires corticales où se projette l'information vestibulaire chez l'Homme. Nos résultats devrait permettre en outre une meilleure évaluation des PEV obtenus en pré- et post-opératoire chez des patients non anesthésiés par stimulation mécanique des récepteurs vestibulaires. A notre connaissance, aucune étude de ce type n'a encore été réalisée.

Sur le plan appliqué, le monitoring per-opératoire du nerf vestibulaire a un intérêt évident : il permettrait de s'assurer au cours de l'intervention que le nerf vestibulaire a été sectionné sur toute son épaisseur, ce qui permettrait de prévenir la survenue de vertiges postopératoires, vertiges qui ont été bien décrits après neurectomie vestibulaire partielle. Finalement à terme, cette

étude devrait permettre de savoir s'il existe une corrélation entre l'importance de la symptomatologie fonctionnelle rapportée par le patient avant l'intervention et les PEV enregistrés en per-opératoire. Ce serait une étape importante pour tenter d'élucider l'éthiopathogénie de la maladie de Ménière qui reste encore largement inconnue.

VII. DÉVELOPPEMENT VISUEL ET PROPRIOCEPTION EXTRAOCULAIRE

(P. BUISSET, C. MILLERET, I. BILLIG, J.-C. HOUZEL)

1. PLASTICITÉ DES CONNEXIONS INTERHÉMISPHÉRIQUES VISUELLES (C. MILLERET, J.-C. HOUZEL. En collaboration avec P. BUSER)

Nous avons montré précédemment que, malgré la présence de projections interhémisphériques exubérantes vers l'ensemble des aires 17 et 18 du cortex visuel chez le jeune chaton, la zone corticale qui reçoit des contacts synaptiques à action supraliminaire est limitée à la seule bordure entre ces deux aires dès la deuxième semaine postnatale. Une étude commencée tout récemment suggère que, chez des chatons âgés de trois semaines, ces projections exubérantes seraient capables d'exercer des actions synaptiques infraliminaires de part et d'autre de la bordure 17/18, dans les aires visuelles corticales 17 et 18 elles-mêmes. Ainsi, les projections exubérantes juvéniles callosales établiraient des contacts synaptiques fonctionnels dans l'ensemble du cortex visuel controlatéral chez le chaton. Ces résultats devront toutefois être confirmés par des expériences complémentaires.

Une étude tendant à élucider le rôle des macrophages dans les processus de rétraction et de stabilisation des exubérances juvéniles callosales a par ailleurs été entreprise. Les résultats préliminaires obtenus en comparant la distribution de ces macrophages dans et sous le cortex visuel chez des chatons âgés de 3 semaines soit élevés normalement depuis la naissance soit avec une privation monoculaire tendent à prouver que ces cellules particulières seraient plutôt impliquées dans les processus de rétraction (J.C. HOUZEL et C. MILLERET, en collaboration avec M. MALLAT et B. CHAMACK).

2. PROPRIÉTÉS COMPUTATIONNELLES DES AXONES CALLEUX VISUELS (J.C. HOUZEL. En collaboration avec G.M. INNOCENTI et P. LEHMANN, Université de Lausanne)

A partir des données anatomiques obtenues précédemment sur la morphologie des axones calleux visuels individuels chez le chat adulte, nous avons réalisé une simulation réaliste de la propagation des potentiels d'action dans

ces arborisations. L'analyse des profils d'activation présynaptiques ainsi obtenus montre que les caractéristiques géométriques de ces axones peuvent permettre l'activation synchrone de plusieurs colonnes de terminaisons issues d'un même axone, voire d'axones différents. Cette propriété est vérifiée pour des axones d'architecture variable, et nous émettons l'hypothèse que la morphologie axonale est essentiellement déterminée par des contraintes liées au développement.

3. ETUDE DE LA PÉRIODE SENSIBLE CHEZ L'ENFANT ATTEINT D'UNE AMBLYOPIE STRABIQUE (C. MILLERET et P. BUISSET. En collaboration avec M. EPELBAUM et J.L. DUFIER, Hôpital Necker)

Chez un enfant strabique, l'acuité de l'œil dévié est beaucoup plus faible que celle de l'œil non dévié. Toutefois, une occlusion de ce dernier permet d'accroître l'acuité de l'œil strabique. Une étude récente nous a permis d'établir que l'efficacité de cette occlusion était très grande à l'âge de 2-3 ans pour ensuite décroître en fonction de l'âge jusqu'à 12 ans. Ainsi, les effets néfastes d'un strabisme sur le développement du système visuel peuvent être atténués à condition toutefois que l'enfant soit suivi suffisamment tôt.

VIII. FUSEAUX NEUROMUSCULAIRES

(J. PETIT)

Les fuseaux neuromusculaires, récepteurs sensitifs dont le rôle dans la proprioception est important, possèdent trois sortes de fibres musculaires, dites intrafusales : les fibres à sac nucléaire b_1 , les fibres à sac nucléaire b_2 et les fibres à chaîne nucléaire. Ces fibres sont principalement innervées par des axones fusimoteurs γ que l'on a répartis en deux catégories fonctionnelles, l'une dynamique, l'autre statique. Il est bien établi que chaque axone γ dynamique innerve spécifiquement la fibre à sac b_1 dans chacun des fuseaux qu'il innerve. Par contre, une controverse persiste sur l'innervation des autres fibres intrafusales par les axones γ statiques. En contradiction avec plusieurs observations histophysiologiques, il a été suggéré que deux catégories d'axones γ statiques existent dont les uns innerveraient principalement les fibres b_2 , les autres principalement les fibres à chaîne.

Nous avons élaboré une méthode qui permet de déterminer dans un même muscle le mode de distribution intrafusale d'un nombre important d'axones γ statiques uniques agissant sur un nombre aussi élevé que possible de fuseaux (jusqu'à six). Cette méthode repose sur l'identification, par des critères uniquement physiologiques, du type de fibres musculaires activées dans un fuseau donné lors de la stimulation d'axones γ statiques uniques. Ces critères sont fondés sur les vitesses de contraction très différentes des fibres à sac b_2

et des fibres à chaîne. L'absence d'un pic significatif dans le cross-corrélogramme entre la stimulation à 100/s de l'axone γ et la réponse évoquée de la terminaison primaire est caractéristique d'une activation limitée à la seule fibre b_2 . La présence d'un pic significatif dans le cross-corrélogramme indique la contraction de fibres à chaîne. Les caractères des réponses lors d'une stimulation de l'axone à 30/s permettent de déterminer si cette activation est limitée à ces fibres ou si elle est accompagnée par celle de la b_2 . Dans le premier cas, la fréquence instantanée minimale de la terminaison primaire est proche de 30/s ; dans le second, elle se situe nettement au-dessus.

Dans le muscle *Peroneus tertius* du Chat, nous avons observé 130 effets de la stimulation de 42 axones γ statiques uniques sur 61 terminaisons primaires. L'utilisation des critères nous a permis de déterminer que 43 effets étaient dus à la contraction de fibres à sac b_2 seules, 42 à la contraction de fibres à chaîne seules et 45 à la contraction simultanée des deux types de fibres. L'on a constaté que seulement 12 % des axones γ statiques innervaient exclusivement les fibres à chaîne dans chacun des fuseaux qu'ils innervaient et 5 % exclusivement les fibres à sac b_2 alors que 83 % des axones innervaient conjointement fibres à sac b_2 et fibres à chaîne, la distribution variant d'un fuseau à l'autre. Ceci permet d'exclure l'existence d'axones γ statiques de deux types, les uns destinés aux fibres b_2 , les autres aux fibres à chaîne.

Les terminaisons secondaires des fuseaux neuromusculaires reposent sur les trois types de fibres intrafusales mais leur surface de contact avec les fibres à chaîne est la plus importante. La réponse de ces terminaisons, lors de la stimulation d'un axone γ statique, est beaucoup plus régulière que celle des terminaisons primaires mais possède néanmoins une certaine variabilité. Afin de déterminer si cette variabilité dépend du type de fibre intrafusale activée, nous avons étudié dans le muscle *tenuissimus* du Chat les réponses, de la terminaison primaire et d'une terminaison secondaire d'un même fuseau pendant la stimulation d'axones γ statiques uniques. L'utilisation des critères décrits précédemment a permis, par analyse des réponses de la terminaison primaire, de déterminer le type de fibres intrafusales (chaînes seules, b_2 seules ou les deux à la fois) activées dans ces fuseaux par la stimulation d'axones γ . Nous avons observé que la réponse de la terminaison secondaire était toujours plus faible que celle de la terminaison primaire et que sa variabilité ne dépendait pas du type de fibre intrafusale activé. Il est vraisemblable que les caractères des réponses des terminaisons secondaires sont principalement influencés par la position (non-équatoriale) des terminaisons secondaires sur les fibres intrafusales et par les propriétés mécaniques de la région de ces fibres sur laquelle elles reposent.

PUBLICATIONS

Articles dans revues scientifiques

ANDRÉ-DESHAYS C., ISRAËL, BERTHOZ A., POPOV K. and LIPSHITS M. Gaze control in weightlessness. I. Saccades, pursuit, & eye-head coordination. *J. Vestib. Res.* 1993, 3, 331-344.

BERTHOZ A. Données récentes sur la physiopathologie du regard. *Bul. Acad. Natle Méd.*, 1994, 17, 31-50.

CÉLICHOWSKI J., EMONET-DÉNAND F., LAPORTE Y. and PETIT J. Distribution of static γ axons in cat peroneus tertius spindles determined by exclusively physiological criteria. *J. Neurophysiol.*, 1994, 71, 722-732.

CLÉMENT G., POPOV K.E. and BERTHOZ A. Effects of prolonged weightlessness on horizontal and vertical optokinetic nystagmus and optokinetic after-nystagmus in humans. *Exp. Brain Res.*, 1993, 94, 456-462.

COLBY C.L., DUHAMEL J.-R. and GOLDBERG C.L. The analysis of visual space by the lateral intraparietal area of the monkey : the role of extra-retinal signals. *Prog. Brain Res.*, 1993, 95, 307-316.

COLBY C.L., DUHAMEL J.-R. and GOLDBERG M.E. Ventral intraparietal area of the macaque monkey : anatomic location and visual response properties. *J. Vestib. Res.*, 1993, 69, 902-914.

COLBY C.L., DUHAMEL J.R. and GOLDBERG M.E. Posterior parietal cortex and retinocentric representation of space. A commentary on the target article by Stein. *Beh. Brain Sci.*, 1993, 95, 307-316.

CORNILLEAU-PÉRÉS V. and DROULEZ J. Velocity-based correspondence in stereokinetic images. *Computer Vision Graphics and Image Processing : Image Understanding*, 1993, 58, 137-146.

CORNILLEAU-PÉRÉS V. and DROULEZ J. Stereo-motion cooperation and the use of motion disparity in the visual perception of 3D structure. *Perception and Psychophysics*, 1993, 54, 223-239.

DE WAELE C., ABITBOL M., CHAT M., MENINI C., MALLET J. and VIDAL P.P. Distribution of glutamatergic receptors and GAD messenger RNA-containing neurons in the vestibular nuclei of normal and hemilabyrinthectomized rat. *Europ. J. Neurosci.*, 1994, 6, 565-576.

DE WAELE C., SERAFIN M., KHATEB A. YABE T., VIDAL P.P. and MÜHLETHALER M. Medial vestibular nucleus in the guinea pig : Apamine-induced oscillations, and in vitro and in vivo study. *Exp. Brain Res.*, 1993, 93, 213-222.

DICKSON M., EMONET-DÉNAND F., GLADDEN M.H., PETIT J. and WARD J. Incidence of non-driving excitation of Ia afferents during ramp frequency stimulation of static g axons in cat hindlimbs. *J. Physiol. (Lond.)*, 1993, 460, 657-673.

DUBOIS K., POZZO T. and BERTHOZ A. Effect of training on postural strategies during complex equilibrium tasks in the frontal plane. *Intern. Soc. Biomechanics*, 1993, 358-359.

ESCUADERO M., DE WAELE C., VIBERT N., BERTHOZ A. and VIDAL P.P. Saccadic eye movements and the horizontal vestibulo-ocular and vestibulo-colic reflexes in the intact guinea-pig. *Exp. Brain Res.*, 1993, 97, 254-262.

GIoux M. and PETIT J. Effects of immobilizing the cat peroneus longus muscle on the activity of its own spindles. *J. Appl. Physiol.*, 1993, 75, 2629-2635.

GRAF W., BAKER J. & PETERSON B.W. Sensory-motor transformation in the cat's vestibulo-ocular reflex system. I. Neuronal signals coding spatial coordination of compensatory eye movements. *J. Neurophysiol.*, 1993, 70, 2425-2441.

GRANTYN A., OLIVIER E. and KITAMA T. Tracing premotor brain stem networks of orienting movements, *Current Opinion in Neurobiology*, 1993, 3, 973-981.

HOUZEL J.-C., MILLERET C. and INNOCENTI G.M. Morphology of callosal axons interconnecting areas 17 and 18 of the adult cat. *Europ. J. Neurosci.*, 1994, 6, 898-917.

INNOCENTI G.M., LEHMANN P. and HOUZEL J.-C. Computational structure of visual callosal axons. *Europ. J. Neurosci.*, 1994, 6, 918-935.

ISRAËL, I., FETTER M. and KOENIG E. Vestibular perception of passive whole-body rotation about horizontal and vertical axes in humans: goal-directed vestibulo-ocular reflex and vestibular memory-contingent saccades, *Exp. Brain Res.*, 1993, 96, 335-346.

ISRAËL I., ANDRÉ-DESHAYS C., BERTHOZ A., POPOV K. and LIPSHITS M. Gaze control in weightlessness. II. Sequences of saccades toward memorized visual targets. *J. Vestib. Res.*, 1993, 3, 345-360.

ISRAËL I., CHAPUIS N., GLASAUER S., CHARADE O. and BERTHOZ A. Estimation of passive horizontal linear whole-body displacement in humans, *J. Neurophysiol.*, 1993, 70, 1270-1273.

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

LANG W., PETIT L., HÖLLINGER P., PIETRZYK U., TZOURIO N., MAZOYER B. and BERTHOZ A. A positron emission tomography study of oculomotor imagery. *NeuroReport*, 1993, 5, 921-924.

LEONE G., TAINE R.C. and DROULEZ J. The influence of long-term practice on mental rotation of 3-D objects. *Cognitive Brain Res.*, 1993, 1, 241-255.

MATSAKIS Y., LIPSHITS M., GURFINKEL V. and BERTHOZ A. Effects of prolonged weightlessness on mental rotation of three-dimensional objects. *Exp. Brain Res.*, 1993, 94, 152-162.

MEYER D.L., LARA J., MALZ C.R. and GRAF W. Diencephalic projections to the retina in two species of flatfishes (*Scophthalmus maximus* and *Pleuronectes platessa*). *Brain Res.*, 1993, 601, 308-312.

MILLERET C. Fondements anatomiques, physiologiques et comportementaux de l'amblyopie strabique. *Rev. Oto-Neuro-Ophthalmol.*, 1993, 23/24, 40-44.

MILLERET C., HOUZEL J.-C. and BUSER P. Pattern of development of the callosal transfer of visual information to cortical areas 17 and 18 in the normally-reared cat. *Europ. J. Neurosci.*, 1994, 6, 193-202.

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

PETIT J., CHUA M. and HUNT C.C. Maximum shortening speed of motor units of various types in cat lumbrical muscles. *J. Neurophysiol.*, 1993, 69, 442-448.

PETIT J. and GIOUX M. Properties of motor units after immobilization of cat peroneus longus muscle. *J. Appl. Physiol.*, 1993, 74, 1131-1139.

PETIT J., DAVIES P. and SCOTT J.J.A. The static sensitivity of Golgi tendon organs in the anaesthetized cat. *J. Physiol. (Lond.)*, 1993, 467, 297P.

PETIT L., ORSSAUD C., TZOURIO N., SALAMON G., MAZOYER B. and BERTHOZ A. PET study of voluntary saccadic eye movements in humans: Basal ganglia-thalamocortical system and cingulate cortex involvement. *J. Neurophysiol.*, 1993, 69, 1009-1017.

PIERROT-DESEILLIGNY C., ISRAËL I., BERTHOZ A., RIVAUD S. and GAYMARD S. Role of the different frontal lobe areas in the control of the horizontal component of memory-guided saccades in man. *Exp. Brain Res.*, 1993, 95, 166-171.

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

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

UCHINO Y., SASAKI M., ISU N., HIRAI N., IMAGAWA M., ENDO K. and GRAF W. Second-order vestibular neuron morphology of the extra-MLF anterior canal pathway in the cat. *Exp. Brain Res.*, 1994, 97, 387-396.

VIBERT N., DE WAELE C., ESCUDERO M. and VIDAL P.P. The horizontal vestibulo-ocular reflex in the hemilabyrinthectomized guinea-pig. *Exp. Brain Res.*, 1993, 97, 263-273.

WIENER S.I. Spatial and behavioral correlates of striatal neurons in rats performing a self-initiated navigation task. *J. Neurosci.*, 1993, 13, 3802-3817.

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.

Co-édition d'ouvrages collectifs

BERTHOZ A. (ed). *Multisensory Control of Movement*, Oxford University Press, NY, pp. 1-507, 1993.

BERTHOZ A. et VIDAL P.P. (eds). *Noyaux Vestibulaires et Vertiges*, Arnette, Paris, 1993.

BERTHOZ A and SELVERSTON A. (eds). *Neural Control, Current Opinion in Neuro-biology*, 3, 1993.

Chapitres dans ouvrages collectifs

BERTHOZ A. Relations entre les noyaux vestibulaires et le cortex cérébral, dans : *Noyaux Vestibulaires et Vertiges*, Berthoz A. & Vidal P.P. (eds), Arnette, Paris, 1993, pp. 89-116.

BERTHOZ A. La coopération des sens et du regard dans la perception du mouvement, dans : « *Le Corps en Jeu* », O. Aslan. (éd.), Les Editions du CNRS, Paris, 1993, pp. 17-26.

BERTHOZ A. et POZZO T. Head and body coordination during locomotion and complex movements, in « *Interlimb coordination : Proceedings of a*

Human Frontiers Symposium, Leuven 1993, Swennen, Heuer, Massion and Casser (eds), Academic Press, ch. 7, 1994, pp. 147-165.

BUISSERET P. The development of visual cortical properties depends on visuo-proprioceptive congruence, in : « The Visually Responsive Neuron : From Basic Neurophysiology to Behavior- Progress in Brain Research, vol. 95, chap. 23 », T.P. Hicks et al. (eds), Elsevier, Amsterdam, 1993, pp. 251-256.

CLÈMENT G., LATHAN C.E. and BERTHOZ A. Up-down asymmetry of vertical optokinetic nystagmus and after-nystagmus elicited in microgravity, International Astronautical Federation, 1993, pp. 1-6.

DE WAELE C., CHAPUIS N., KRIMM M., VIBERT N., BERTHOZ A. and VIDAL P.P. Vestibular compensation and its consequence for spatial orientation. In : « Multisensory Control of Movement », A. Berthoz (ed.), Oxford University Press, NY, 1993, pp. 457-473.

DE WAELE C. and VIBERT N. Neurochimie des noyaux vestibulaires. Méthodes d'étude, résultats, applications cliniques, dans : « Noyaux Vestibulaires et Vertiges », A. Berthoz & Vidal, P.P. (eds.), Arnette, Paris, 1993, pp. 31-46.

DROULEZ J. and CORNILLEAU-PÉRÈS V. Application of the coherence scheme to the multisensory fusion problem. In : « Multisensory Control of Movement », A. Berthoz (ed.), Oxford Science Publications, NY, 1993, pp. 485-501.

DROULEZ J. and BERTHOZ A. The dynamic memory model and the control of fast orienting movements. In : « Multisensory Control of Movement », A. Berthoz (eds), Oxford University Press, NY, 1993, pp. 255-268.

GRANTYN A., BERTHOZ A., OLIVIER E. and CHAT M. Control of gaze by tectal and reticular projection neurons. In : « Multisensory Control of Movement », A. Berthoz (eds), Oxford University Press, NY, 1993, pp. 185-200.

ISRAËL I. Saccades toward externally or internally acquired memorized locations. In : « Visual and oculomotor functions : Advances in eye-movement research », G. d'Ydewalle et al. (eds), North-Holland, 1994, pp. 31-43.

ISRAËL I., PIERROT-DESEILLIGNY C., RIVAUD S. and BERTHOZ A. Contribution du cortex cérébral à l'intégration et la mémorisation des trajets, dans : « Programme Cognisciences » Axes Thématiques Nationaux. Workshop : La représentation de l'espace, 18-19 Octobre 1993, Gif/Yvette », 1993.

ISRAËL I., FETTER M. and KOENIG E. Three-dimensional whole-body rotation integration in humans. In : « Proceedings of XVIIth Barany Society Meeting, June 1992, Prague, Czechoslovakia », H. Krejčova et al. (eds), Barany Society, 1993, p. 67-72.

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

VAN GISBERGEN J.A.M., VAN OPSTAL A.J., BERTHOZ A. and LEFEVRE P. Models of the gaze orienting system : a brief survey. In : *Multisensory Control of Movement*, Berthoz, A. (ed), Oxford University Press, NY, 1993, pp. 213-225.

VIDAL P.P., WANG D.H., GRAF, W. and DE WAELE C. Vestibular control of skeletal geometry in the guinea pig : a problem of good trim ? In : *Natural and Artificial Control of Hearing and Balance*, Allum, J.H.J., Allum, D.J., Mecklenburg, F.P., Harris, and Probst, R. (eds) Amsterdam : Elsevier Science Publishers B.V. (Biomedical Division), 1993, pp. 229-243.

WIENER S.I. and BERTHOZ A. Forebrain structures mediating the vestibular contribution during navigation. In : *Multisensory Control of Movement*, Berthoz A. (ed), Oxford University Press, NY, 1993, pp. 427-456.

Communications aux congrès

BENAZET M, SERAFIN M., DE WAELE C., CHAT M., LAPEYRE P. and VIDAL P.P. In vivo modulation of the NMDA receptors by its glycinergic site in the guinea pig vestibular nuclei. *Soc. Neurosci. Abstr.* 19, 1993.

BERTHOZ A., GLASAUER S. and ISRAËL I. A new method for the study of vestibular function, eye movements and multisensory fusion in humans and animals : mobile robots. *Soc. Neurosci. Abstr.* 1491, 1993.

BILLIG I., BUISSERET-DELMAS C. and BUISSERET P. Identification of sensory nerve endings in cat extraocular muscles, *Perception S22* : 76a, 1993.

BUCCI M.P., KAPOULA Z., EGGERT T. and ZAMFIRESCU F. Disconjugate adaptations of saccades in subjects with irregular binocular coordination. 7th European Conference on Eye Movements, Durham (UK), 1993.

BUISSERET P., BUISSERET-DELMAS C., YATIM N. and BILLIG I. The oculomuscular afferents in the trigeminocerebellar pathways : an overview, *Perception S22* : 18a, 1993.

BUISSERET-DELMAS C., YATIM N., BILLIG I. and BUISSERET P. Organization of trigeminocerebellar afferences : relation with extraocular muscles. *Perception S22* :76b, 1993.

COLBY C.L., RHODES K., DUHAMEL J.R. and GOLDBERG M.E. Visual neurons in LIP respond to the remembered location of a stimulus in updated retinotopic coordinates. *Soc. Neurosci. Abstr.* 19, 1993.

CORNILLEAU-PÉRÈS V. and DROULEZ J. Visual perception of structure from object-motion and from self-motion : a comparison between wide-field and small-field stimuli. *Perception* 21S : 26B, 1993.

DE WAELE C., ABITBOL M., CHAT M., MENINI C., MALLET J. and VIDAL P.P. Distribution of glutamatergic receptors and GAD messenger RNA-containing neurons in the vestibular nuclei of normal and hemilabyrinthectomized rat. *Eur. J. Neurosci. Suppl.* 6 : 267, 1993.

DE WAELE C., ABITBOL M., CHAT M., MENINI C., MALLET J., VIDAL P.P. In situ hybridization study of NMDA receptors and glutamic acid decarboxylase in vestibular nuclei of intact and hemilabyrinthectomized rats. *Soc. Neurosci. Abstr.* 19, 1993.

EGGERT T., KAPOULA and BUCCI M.P. Fast disconjugate adaptations on saccades : dependency on stimulus characteristics. 7th European Conference on Eye Movements, Durham (UK), 1993.

EGGERT T., KAPOULA and BUCCI M.P. Fast disconjugate changes in saccades : role of disparity and monocular depth cues. Workshop on Oculomotor Plasticity, Eibsee (Allemagne), 1993.

ESCUADERO M. and VIDAL P.P. A quantitative study of EEG, neck EMG and eye movements during the sleep-wake cycle of the guinea-pig. *Eur. J. Neurosci. Suppl.* 6, 200, 1993.

GAVRILOV V. Brain slow potentials in rabbits during food-acquisition behavior in sober state and after acute alcohol administration. XXXIIth Congress IUPS (Glasgow, UK), 1993.

GAVRILOV V. EEG-unit activity relationships during behavior- 13th Congress of the EEG & Clinical Neurophysiology (Vancouver, Canada), 1993.

GLASAUER S. and ISRAËL I. The influence of otolithic thresholds on perception of passive linear displacement. *Eur. J. Neurosci. suppl.* 6 : 268 (1042), 1993.

GRAF W., WANG D.H., DE WAELE C. and VIDAL P.P. Biomechanics, movement strategies and the evolution of the head-neck system in mammals. Abstracts of the XXXII IUPS Congress 224.4/0 1993.

GRANTYN A., KITAMA T. and BERTHOZ A. Neuronal mechanisms of gaze control : Integration of tectal and vestibular inputs by reticular neurons participating in eye-head coordination. Third HFSP Meeting on Computational, Adaptive and Cognitive Aspects of Motor Behavior. Tokyo, 1993.

INNOCENTI G.M., LEHMANN P. and HOUZEL J.C. Computational constraints and structure of visual callosal axons. *Eur. J. Neurosci. Suppl.* 6 : 50, 1993.

ISRAËL I., BERTHOZ A., RIVAUD S. and PIERROT-DESEILLIGNY C. Saccades as index of passive whole-body rotation perception : effect of learning and aging, 7th Eur. Conf. Eye Movements, Durham, U.K., 1993.

ISRAËL I. and GLASAUER S. Some results concerning path integration in humans. In : « MUCOM (Esprit Basic Research), Bochum, Germany, 1993.

ISRAËL I. GLASAUER S. and BERTHOZ A. Vestibular derived estimation of linear distance in man. *Eur. J. Neurosci. Suppl.* 6, 268, 1993.

ISRAËL I., PIERROT-DESEILLIGNY C., RIVAUD S. and BERTHOZ A. Contribution du cortex cérébral à l'intégration et la mémorisation des trajets : Programme Cognisciences : Axes thématiques nationaux : La représentation de l'espace, Gif-sur-Yvette, 1993.

KAPOULA Z., EGGERT and BUCCI M.P. Position disparity controls disconjugate post-saccadic eye drift adaptation. *Soc. Neurosci. Abst.*, 19 : 180.12, 1993.

KAPOULA Z., EGGERT T. and BUCCI M.P. Mechanisms for disconjugate post-saccadic eye drift control. Workshop on Oculomotor Plasticity, Eibsee (Allemagne), 1993.

KITAMA T., GRANTYN A. and BERTHOZ A. Synaptic and functional convergence of tectal and vestibular inputs on « eye-neck » reticular formation neurons. *European J. Neurosci.*, Suppl. 6 : 272, 1993.

LANG W., PETIT L., HÖLLINGER P., PIETRZYK U., TZOURIO N., RAYNAUD L., MAZOYER B. and BERTHOZ A. Supplementary motor area and precentral gyrus are bilaterally active during imagined saccades in humans. *Eur. J. Neurosci. Suppl.* 6 : 156, 1993.

LAPEYRE P., SERAFIN M., VIDAL P.P.C. and DE WAELE C. An in vitro study of the effects of a Ginkgo Biloba extract (EgB 761) on guinea pig medial vestibular nuclei. *Eur. J. Neurosci. suppl.* 6 : 267 (1039), 1993.

MILLERET C., HOUZEL J.C. and BUSER P. Receptive fields disparity of visual cortical cells activated through the corpus callosum decreases with age in kittens. *Soc. Neurosci. Abst.* 19 : 370, 1993.

PIERROT-DESEILLIGNY C., ISRAËL I., BERTHOZ A., RIVAUD, S. and GAYMARD B. Effect of frontal lesions on memory-guided saccades in man. *Soc. Neurosci. Abst.* 19 : 427, 1993.

SÉMONT A., VITTE E., BERTHOZ A. and FREYSS G. Use of complex optokinetic pattern in vestibular rehabilitation. *Eur. J. Neurosci. Suppl.* 6 : 100, 1993.

SERAFIN M., LAPEYRE P., BENAZET M., DE WAELE C. and VIDAL P.P. In vivo and in vitro modulation of the NMDA receptors by its glycinergic site in the guinea pig vestibular nuclei. *Eur. J. Neurosci. Suppl.* 6, 108, 1993.

SERAFIN M., DE WAELE C. and VIDAL P.P. Activity of second-order type I medial vestibular nuclei neurons in head-fixed guinea-pig during alertness and REM sleep. *Soc. Neurosci. Abst.* 19, 1993.

SIRIGU A., COHEN L., DUHAMEL J.-R., PILLON B., DUBOIS B. and AGID Y. The role of hand posture in limb praxis. *Soc. Neurosci. Abst.* 19, 1993.

TETTONI L., LEHMANN P., HOUZEL J.C. and INNOCENTI G.M. A method for the simulation of spatio-temporal activity profiles in axonal arbors. *Eur. J. Neurosci. Suppl.* 6 : 279, 1993.

VIBERT N., SERAFIN M., VIDAL P.P. and MÜHLETHALER M. In vitro studies of physiological and pharmacological properties of medial vestibular neurons in guinea-pig. *Information Processing Under Gaze Control. Satellite Workshop to the 16th Meeting of ENA (Madrid)*, 1993.

VIBERT N., SERAFIN M., CRAMBES O., VIDAL P.P. and MÜHLETHALER, M. Effects of D2 dopaminergic agonists on guinea-pig medial vestibular neurones. *Eur. J. Neurosci. Suppl.* 6 : 267, 1993.

VIBERT N., SERAFIN M., CRAMBES O., VIDAL P.P. and MÜHLETHALER M. Dopaminergic agonists have both pre-and postsynaptic effects on guinea pig medial vestibular neurones. *Soc. Neurosci. Abst.* 19, 1993.

VIDAL P.P., VIBERT N., ESCUDERO M. and C. DE WAELE. Dynamic vestibular compensation in the guinea pig : the horizontal vestibuloocular reflex in intact and hemilabyrinthectomized guinea pigs. *Eur. J. Neurosci. Suppl.* 6 : 268 (1041), 1993.

VIDAL P.P., LAPEYRE P., SERAFIN M. and DE WAELE C. Effects of a Ginkgo biloba extract (EGB 761) in guinea pig medial vestibular neurons : an in vitro study. *Soc. Neurosci. Abst.*, 19, 1993.

Enseignement

BERTHOZ A.

Les relations perceptivo-motrices. DEA Sciences Cognitives (10 h).

Contrôle multisensoriel de l'Oculomotricité. DEA Neurosciences de Paris VI (10 h).

3^e cycle d'Otorhinolaryngologie, Hôpital Lariboisière (3 h).

BUISSERET P.

Paris V et Paris VIII, DEA de Psychologie des Processus cognitifs - Module Neurosciences (20 h).

Paris VI, DEA Neurosciences - Module Vision chez les Mammifères (10 h).
Paris XIII, DEA Biologie des Comportements - Option Vision - Motricité (10 h).

HOUZEL J.C.

Université Paris V, DEUG de Psychologie, Travaux dirigés du module Cerveau et Comportement (60 h).

MILLERET C.

Université Paris VI, Cours de Maîtrise de Physiologie - Module de Neurosciences des systèmes intégrés : « Mécanismes neurobiologiques de la perception visuelle » (12 h).

Faculté de Médecine Lariboisière-St Louis, Responsable de la formation continue d'Electrophysiologie visuelle et du Diplôme Universitaire de 3^e cycle, (2 h).

Cours de Biologie du Développement (sous l'égide de l'Association Cl. Bernard) (1 h).

Cours sur « Les fondements anatomo-fonctionnels de l'amblyopie strabique, Hôpital des Quinze-Vingts (1 h).

Cours de 2^e année d'Orthoptie, Hôpital Necker (4 h).

PETTIT J.

Université Paris-Sud, DEA de Biomécanique, Les récepteurs musculaires (8 h).

VIDAL P.P.

Paris VI, DEA Neurosciences.

Responsabilité du module Système Vestibulaire (10 h).

Université de Montpellier I et II, Chargé de cours au DEA de Neurobiologie Sensorielle (4 h).

DE WAELE C.

Cycle d'enseignement, Hôpital Lariboisière. Neurochimie des neurones vestibulaires centraux.

Conférences sur invitation

BERTHOZ A

— Le Cerveau et le Mouvement, CNRS, Marseille, 1993.

— Mécanismes corticaux de la saccade oculaire : une étude par caméra à émission de positons. UMR Cognition et Cerveau, Toulouse, 1993.

— Contribution du système vestibulaire au contrôle des mouvements et à l'orientation spatiale. Académie des Sciences, Paris, 1994.

— Mechanisms of Vestibular Function and Dysfunction. Satellite of the 1994 Neural Control of Movement Meeting, Hawaii, 1994.

— Neural basis of vestibular contribution to spatial memory. University of Tokyo, 1994

— Cortical mechanisms underlying the production of saccadic eye movements, Université de Séville, 1994.

— Adaptation des systèmes sensori-moteurs à la microgravité, CNES, 1994.

DUHAMEL J.-R.

— The neuropsychology and neurophysiology of the posterior parietal cortex, Faculté de Médecine, Université de Madrid, 1994.

— Bases neurales de la représentation de l'espace, Chaire des communications cellulaires, P^r J.-P. Changeux, Collège de France, 1994.

— The analysis of visual space by the posterior parietal cortex of the monkey, Faculté de Psychologie, Université de Louvain, 1994.

GRAF W.

— Zentrale Repräsentation des dreidimensionalen Raumes, Institut für Hirnforschung, Universität Bremen, Bremen, Allemagne (« Zentrale Repräsentation des drei-dimensionalen Raumes »), 1993.

— Is the 3-neuron vestibulo-ocular reflex arc really important for the generation of compensatory eye movements ?, Institute of Neurology, London, 1993.

— Biomechanics, movement strategies and the evolution of the head-neck system in mammals, Control of Head and Eye Movements, IUPS Congress, Glasgow, 1993.

— Head movement control in quadrupedal and bipedal mammals, Information Processing Underlying Gaze Control, Séville, 1993.

— Transformation sensori-motrice dans le système vestibulo-oculomoteur : anatomie, physiologie, implications cliniques, Hôpital Notre-Dame, Neurologie, Université de Montréal, 1994.

— Three-dimensional sensorimotor transformation in the vestibulo-ocular reflex, Arbeitsgruppe Neuroinformatik, ETH und Univ. Zürich, 1994.

GRANTYN A.

— Functional and morphological properties of the tecto-reticulo-spinal system of orienting in the cat. Tokyo Medical and Dental University, Tokyo, 1993.

— Cooperation of the superior colliculus and the brain stem reticular formation in the neural control of orienting movements. University of Tsukuba, Institute of Basic Medical Sciences, Tsukuba, Japan, 1993.

— Contribution du colliculus supérieur aux mouvements d'orientation du regard. Collège de France, 1994.

HOUZEL J.C.

— Organization, Development and Plasticity of visual callosal connections in the cat. Ruhr Universität, Bochum (Allemagne) 1994.

MILLERET C.

— Plasticité des connexions callosales visuelles chez le chat, Institut des Neurosciences, Paris VI, 1993.

— Plasticité des connexions interhémisphériques visuelles chez le chat et l'homme, EPHE- CNRS, Paris, 1994.

— Plasticity of the visual callosal connections in the cat, Universités de Boston, de Rochester et Rockefeller (USA), 1993.

VIDAL P.P.

— Neuronal discharge of identified type I second-order vestibular neurons in the alert guinea pig during vestibular stimulation and VOR adaptation. « Information Processing under Gaze Control », Satellite Workshop 16th Meeting ENA, Madrid, 1993.

— Neuropharmacology of the vestibular system. Final meeting of the Human Frontier Program, Kyoto, Sept-Oct. 1993 and Department of Otorhinolaryngology, Teiko University, Tokyo, 1993.

— Une étude combinée in vivo et in vitro de la stabilisation du regard. Service de Neurologie, CHU de Purpan, Toulouse, 1993.

— Le système de saccades : bases neurophysiologiques. XVIII^e Symposium de la Société d'Oto-Neurologie de Langue Française, Nancy, 1993.

— NMDA receptors in the vestibular nuclei. « Mechanisms of Vestibular Function and Dysfunction ». Satellite of the 1994 Neural Control of Movement Meeting, Hawai, 1994.

WIENER S.

— Représentations spatiale et non-spatiale au niveau de l'hippocampe, Université de Paris-Sud, 1994.

Participation à l'organisation de la Recherche

BERTHOZ A.

— Membre de la Section 29 du CNRS.

— Membre du Jury d'admission CR1 au CNRS.

— Coordinateur d'un Consortium européen sur le Contrôle multisensoriel du Mouvement - Programme Esprit.

— Membre du Conseil scientifique pour les Sciences de la Vie du programme européen « Human Capital and Mobility ».

— Co-responsable du « Réseau régional Cogniseine » du programme Cognisciences du CNRS.

- Membre du Conseil Scientifique du Programme Cognisciences du CNRS.
- Co-responsable avec C. Thinus-Blanc, M. Borillo, M. Denis, d'un « Axe Thématique National » du Programme Cognisciences sur « La représentation interne de l'espace ».
- Avec V. Cornilleau-Pérès, membre du « Réseau d'Excellence Européen » sur « La Vision par Ordinateur » du programme ESPRIT.

DE WAELE C.

- Responsable personne compétente en radioprotection, sources scellées et non scellées.

DUHAMEL J.-R.

- Coordinateur d'un réseau européen Capital Humain et Mobilité « The representation of three-dimensional space in the monkey neocortex ».

KAPOULA Z.

- Coordinatrice d'un réseau européen « Oculomotor plasticity in relations to binocular vision and strabismus ».

MILLERET C.

- Assesseur au Comité National des Universités, sous-section 69 : Neurosciences.
- Membre de la Commission de Spécialistes d'Etablissement, Collège de France.
- Membre du Conseil d'Administration de la Société française d'Optique Physiologique et des Sciences de la Vision.
- Coordinateur d'un réseau européen Capital Humain et Mobilité « Plasticity of the interhemispheric relations in adult mammals ».

VIDAL P.P.

- Membre du Conseil Scientifique de l'U.F.R. Saint Antoine, Université Paris VI, 1989-1993.
- Membre fondateur et membre du comité de pilotage de l'« European Biological Research Association »

DISTINCTIONS

BERTHOZ A.

- Elu Membre de l'Académie Internationale d'Astronautique.
- Elu Membre de l'Academia Europaea.