

Physiologie de la perception et de l'action

M. Alain BERTHOZ, professeur

L'enseignement a porté cette année encore sur les bases neurales du Regard. Les mécanismes que nous décrivons concernent surtout les *mouvements* du regard et ne rendent pas compte du rôle du regard dans la transmission de l'intention, de l'émotion, des relations sociales, de la culture, etc. Notre but a été toutefois de bâtir les fondations d'une physiologie de ces mécanismes en considérant, par exemple, le problème de la reconnaissance des visages qui ouvre une fenêtre sur ce qui pourrait être une neurophysiologie des fonctions cognitives complexes associées au regard. De plus, nous avons cherché, par le cours et les invités aux séminaires, à étayer les thèses que nous soutenons sur le fonctionnement du cerveau, à savoir qu'il est une machine biologique dont la fonction principale est d'anticiper sur les conséquences de l'action en utilisant la mémoire du passé ; que la perception est fondamentalement active ; qu'elle est interrogation, qu'elle est prédictive et est le résultat d'une présélection interne et non le fruit d'un processus stimulus-réponse ; qu'elle est multimodale et utilise des configurations de capteurs préspecifiées en même temps qu'est programmé un mouvement ; que ces propriétés exigent des simplifications comme la correspondance des espaces sensoriels, la réduction du nombre de degrés de libertés, etc.

Les mouvements du regard — objet de notre cours — sont sous-tendus par un répertoire de mouvements : la saccade oculaire (que nous avons étudiée l'an dernier), la poursuite oculaire, les réflexes de stabilisation du regard, chacun ayant son réseau neuronal à la fois spécifique et en interaction avec les autres. Le premier cours a été consacré à un rappel de données déjà étudiées les deux années précédentes. Le deuxième cours a porté sur la poursuite oculaire.

A. LA POURSUITE OCULAIRE

1. *Propriétés dynamiques*

Ce mouvement du regard est apparu tardivement au cours de l'évolution. On ne le rencontre que chez les Primates et chez l'Homme dans sa forme vraiment

élaborée. La poursuite est cette capacité que nous avons de maintenir sur la fovéa une cible visuelle en mouvement lorsqu'elle a été capturée par un mouvement d'orientation. La poursuite est souvent appelée « poursuite continue » (« smooth pursuit » en anglais) parce qu'elle se distingue de la saccade qui est un saut brusque de l'œil. Les Poissons, Amphibiens, Mammifères inférieurs jusqu'au chat même, qui n'ont pas de fovéa, ne peuvent poursuivre une cible. Ils font des successions de saccades. Si l'on veut comprendre l'existence de plusieurs voies neurales qui sous-tendent la poursuite chez le Primate et chez l'Homme, il faut rappeler qu'il y a peut-être des formes primitives de poursuite (qui consistent, en fait, en des mouvements de suivi effectués par la tête). La poursuite oculaire n'est pas un mouvement volontaire : elle exige une cible en mouvement ou tout au moins que le cerveau puisse reconstruire de façon interne le mouvement de la cible. Elle a une latence d'environ 120 à 150 msec. Elle n'apparaît que tardivement au cours du développement chez l'enfant. Sa maturation suit le développement du cortex visuel et elle n'est en place chez le bébé que vers un an.

La poursuite est un mouvement lent. L'analyse fréquentielle révèle que sa bande passante chute très rapidement au delà de 1 Hz et il est difficile à l'Homme de suivre une cible qui se déplace à une vitesse supérieure à 100 deg/sec dans le plan horizontal. Elle contribue peut-être à la suppression du réflexe vestibulo-oculaire lorsque l'on veut garder le regard sur une cible qui se déplace avec la tête. Sa dynamique a été étudiée en déplaçant des points lumineux sur des écrans de façon sinusoïdale mais le paradigme principal d'étude de la poursuite est le stimulus dit « de Rashbass » qui consiste à présenter au sujet un point de fixation constitué d'une cible visuelle qui fait un saut rapide vers une position excentrique suivi d'un mouvement continu à vitesse constante en sens contraire à ce saut initial. Ce paradigme a été développé en raison de la latence de la poursuite et de l'existence d'une saccade qui précède le mouvement de poursuite proprement dit. Il permet de dissocier la latence de la poursuite, sa vitesse initiale et le suivi de la cible. On peut montrer que, malgré l'existence d'une latence importante, la poursuite oculaire manifeste de nombreuses propriétés d'anticipation. Cette anticipation peut être dynamique mais aussi géométrique lors de poursuites de cibles en mouvement bidimensionnel.

La poursuite oculaire ne doit pas être dissociée de la poursuite manuelle. Ses propriétés sont sans doute liées étroitement avec la coordination visuo-manuelle. Elles dépendent, en particulier, du caractère actif de la trajectoire de la cible : si le sujet manipule lui-même la cible, la dynamique est différente.

Il est important de bien comprendre que la poursuite est contrôlée par une reconstruction interne d'un mouvement. Un sujet peut, par exemple, poursuivre le centre d'une roue qui avance dans l'espace même si ce centre n'est pas matérialisé. La principale preuve du caractère central de la construction mentale nécessaire pour entraîner la poursuite vient d'expériences faites avec des lumières intermittentes. Si l'on prend, par exemple, des cibles visuelles disposées

en ligne ou en cercle sur un plan et qu'on les illumine de façon intermittente par un éclairage stroboscopique, on peut induire une illusion de déplacement continu de ces points en amorçant cette illusion par un suivi d'un doigt le long des points. Cette illusion dite « de mouvement sigma » a été étudiée de façon quantitative. Il est particulièrement remarquable qu'en même temps qu'apparaît l'illusion perceptive de déplacement continu des cibles apparaît une poursuite alors qu'en l'absence de cette illusion, le cerveau ne peut induire que des saccades lorsque le sujet cherche à explorer les cibles. Par conséquent, c'est bien le *percept* de mouvement d'une cible qui induit l'apparition de la poursuite oculaire. Il s'agit donc d'un modèle particulièrement intéressant de mouvement pour l'étude des mécanismes cognitifs.

Des modèles mathématiques ont, depuis une trentaine d'années, représenté ces propriétés dynamiques de la poursuite. En général, ils empruntent leurs concepts à l'analyse des systèmes linéaires ou à la théorie de la commande optimale et supposent que l'entrée du système est la différence entre la vitesse de la cible dans l'espace et un signal interne de décharge corollaire « extra-rétinien » qui indique la vitesse de l'œil dans l'orbite. Le cerveau disposerait ainsi d'un signal d'erreur. Ces modèles contiennent des opérateurs qui rendent compte des propriétés de prédiction. Les développements les plus intéressants sont ceux qui soutiennent l'idée que le système de poursuite travaille à partir d'une reconstruction interne d'un mouvement et d'une prédiction de la géométrie de la trajectoire de la cible.

2. Bases neurales

Il est possible de faire une description séquentielle des différentes opérations neuronales qui permettent la production du mouvement de l'œil pendant la poursuite. Les centres nerveux aujourd'hui identifiés comme participant à cette élaboration sont : la rétine, les aires visuelles associatives du cortex occipital et pariétal, le cortex frontal, les noyaux du pont, le cervelet et les noyaux du tronc cérébral. La détection du mouvement de la cible est effectuée par les mécanismes sensoriels de ségrégation et de parcellation qui ont été découverts au niveau des premiers relais du système visuel.

Le mouvement de la cible est mesuré au niveau de la rétine puis analysé par la partie magno-cellulaire du corps genouillé latéral qui se projette vers les couches 4c α et 4 b du cortex visuel primaire (V1) où sont traitées principalement les informations de mouvement alors que d'autres couches du cortex sont concernées par la couleur, la forme, la texture, etc. Les neurones de V1 sont influencés par le mouvement et transmettent à V2 cette information ; mais l'aire principale de traitement du mouvement de la cible, impliquée dans l'élaboration de la poursuite, est l'aire située dans le cortex médio-temporal chez le singe (MT) qui reçoit d'ailleurs aussi des informations sur le mouvement des cibles par l'intermédiaire du colliculus supérieur et du pulvinar.

L'aire MT contient plusieurs catégories de neurones. Leur champ récepteur est en général plus large que celui des neurones de V1 et V2. En utilisant le paradigme de Rashbass, il a été possible de démontrer que ces neurones codent la vitesse de la cible visuelle suivant des directions préférentielles mais qu'ils ne sont pas influencés par le mouvement de l'œil. Si l'on éteint brièvement la lumière pendant la poursuite ou que l'on stabilise l'image de la cible sur la rétine par un retour du mouvement de l'œil sur le mouvement de la cible, les neurones s'arrêtent de décharger alors que le mouvement continue. A ce niveau, il semble donc que ce sont encore exclusivement les informations visuelles qui sont prises en compte. Des lésions d'acide iboténique dans l'aire MT ont démontré un déficit spécifique de la poursuite sans déficit de la saccade oculaire.

L'aire MT se projette sur une autre aire qui semble jouer un rôle essentiel dans la poursuite oculaire : l'aire médiane temporale supérieure (MST dans la terminologie anglo-saxonne). Cette aire est elle-même divisée en régions (dorso-médiane, latérale) dans lesquelles les neurones n'ont pas les mêmes propriétés. Les cellules ont, en général, des champs récepteurs très larges et certains sont sans doute plus concernés par la perception du mouvement de l'environnement visuel que par le mouvement de cibles dans cet environnement. D'autres sont des champs récepteurs plus restreints et sont sans doute particulièrement concernés par la poursuite. Il est donc intéressant de trouver dans une même aire des neurones concernés par le mouvement de l'œil et par le contexte visuel dans lequel se situe ce mouvement. Les zones liées à la poursuite ont la caractéristique essentielle de recevoir non seulement des entrées visuelles assurément liées à l'erreur rétinienne mais aussi des signaux dits « extra-rétiens », c'est-à-dire liés au mouvement de l'œil en provenance, sans doute, des centres du tronc cérébral qui élaborent les commandes motrices. Cette décharge corollaire peut être démontrée en interrompant brièvement l'éclairage de la cible ou en stabilisant l'image de la cible sur la rétine. Dans ces conditions, et contrairement aux neurones de l'aire MT qui interrompent leur décharge, les neurones de l'aire MST continuent à décharger. Ces neurones reçoivent aussi des entrées vestibulaires et codent donc peut-être le mouvement de la cible dans l'espace grâce à une combinaison de l'erreur rétinienne, de la décharge corollaire du mouvement de l'œil et de l'information sur le mouvement de la tête données par les capteurs vestibulaires. La suggestion de certains auteurs est donc que dans l'aire MST le mouvement de la cible serait reconstruit en coordonnées spatiales et non plus en coordonnées rétiennes comme dans l'aire MT.

Les aires MT et MST du cortex temporal ne sont pas les seules activées pendant la poursuite oculaire : l'aire corticale pariétale 7 est aussi le siège d'activité neuronale et des lésions induisent aussi des déficits de poursuite. Les neurones de l'aire 7a ont aussi des directions préférentielles et sont activés pendant les mouvements de poursuite ipsilatéraux. Toutefois, ces neurones ne semblent décharger que pour des vitesses de poursuite assez faibles (inférieures à

20 deg/sec) alors que les neurones des aires MT et MST déchargent pour des vitesses qui correspondent bien avec les vitesses de la poursuite oculaire.

Le cortex pariétal pourrait alors ne pas être impliqué directement dans la production de la poursuite mais dans l'analyse des réorganisations perceptives accompagnant le glissement des scènes visuelles de l'environnement pendant la poursuite. Ces neurones maintiennent toutefois leur décharge pendant l'extinction de la cible et ont donc une entrée extra-rétinienne. Il faudra, dans les années à venir, comprendre comment sont dissociées et analysées les différentes composantes du mouvement du flux optique qui permettent à un sujet voyageant dans un train de poursuivre du regard un oiseau qui vole au-dessus d'un champ de blé balayé par le vent ! Cette segmentation dynamique, que notre cerveau peut réaliser de toute évidence, est un des mécanismes les plus intéressants mais qui demandera encore bien des recherches.

Les cortex temporal et pariétal ne sont pas les seuls à contribuer à la poursuite oculaire. On a, en effet, découvert que les neurones du champ oculomoteur frontal chez le singe sont activés pendant la poursuite oculaire. Toutes les directions de l'espace sont représentées à ce niveau.

Quelles sont les cibles des aires corticales qui élaborent les signaux de poursuite ? On pense actuellement qu'une partie des aires corticales ci-dessus se projette sur des noyaux prémoteurs situés dans le tronc cérébral au niveau du pont. C'est ainsi que les neurones de plusieurs des noyaux pontins sont activés pendant la poursuite et semblent donc en constituer la voie prémotrice principale. Le noyau dorso-latéral du pont contient des neurones dont les fréquences de décharge sont très semblables à ceux de l'aire MT pendant la poursuite et dont la lésion induit des déficits (toutefois non permanents) de la poursuite. Le noyau reticularis tegmenti-pontis et le noyau dorso-médian du pont, impliqués dans le nystagmus optocinétique, contiennent aussi des neurones activés pendant la poursuite. Ces noyaux, chez le singe, pourraient refléter une participation du système optique accessoire à la poursuite oculaire puisque le noyau du tractus optique contient des neurones activés pendant la poursuite. Il semble donc que, chez le Singe, plusieurs voies parallèles convergent vers le tronc cérébral et les travaux futurs devront identifier le rôle fonctionnel de ces voies.

La surprise principale dans la découverte des mécanismes de la poursuite oculaire a été le fait que le cervelet semble une voie importante pour la construction de la commande motrice comme c'est le cas pour le nystagmus optocinétique. Les noyaux du pont sont, en effet, principalement des noyaux précérébelleux et c'est par l'intermédiaire du flocculus du cervelet et du vermis que s'élabore la commande qui, finalement va entraîner — sans doute par l'intermédiaire du noyau prepositus hypoglossi et des noyaux vestibulaires — la décharge motrice des motoneurones oculaires. La lésion du cervelet entraîne en effet un déficit important de la poursuite et on sait maintenant que les cellules de Purkinje du flocculus codent la vitesse du regard pendant la poursuite oculaire. Ici aussi ce

signal semble être dû à la convergence du glissement rétinien, parvenu par la voie cortico-pontique, de signaux extra-rétiens sur le mouvement de la tête d'origine vestibulaire, et d'un signal corollaire de la vitesse de l'œil juste avant les motoneurones.

Une deuxième voie cérébelleuse est impliquée dans le contrôle de la poursuite. Il s'agit du vermis du cervelet qui reçoit aussi sans doute son entrée des noyaux du pont et se projette sur le tronc cérébral par l'intermédiaire du noyau fastigial. On ne sait pas actuellement comment les différents centres dans lesquels des activités neuronales ont été enregistrées contribuent à la dynamique de la poursuite. Au niveau du cervelet une tentative de modélisation a été réalisée à partir de l'idée que le cervelet effectue des transformations de type « dynamique inverse » qui sont nécessaires pour coder les commandes motrices en rapport avec les propriétés mécaniques de la périphérie. Ainsi, la décharge de cellules de Purkinje est une combinaison de l'accélération, de la vitesse et du déplacement angulaire de l'œil.

Bien qu'il soit tentant de penser que la poursuite oculaire est ainsi le produit séquentiel de l'activation des aires visuelles corticales, des noyaux du pont, du cervelet et des structures prémotrices ou oculomotrices du tronc cérébral, il est aussi possible que ce schéma s'avère trop simple. En effet, des boucles longues et complexes lient en retour les structures cérébelleuses au cortex et nous devons donc considérer que l'étude de la poursuite oculaire, si elle est un modèle privilégié pour comprendre l'organisation des fonctions motrices les plus élaborées faisant intervenir les fonctions cognitives les plus complexes, n'en est qu'à son début.

B. LES MÉCANISMES ADAPTATIFS DANS LE CONTRÔLE DU REGARD

Dans les cours qui ont précédé, nous avons envisagé le développement, le fonctionnement normal et, parfois, la pathologie des différents sous-systèmes qui permettent les mouvements du regard. Mais ces mouvements mécanismes adaptatifs sont nombreux, complexes et subtils. En effet, la plupart des éléments du répertoire oculomoteur ont un contrôle multimodal. Que se passe-t-il lorsque se produit une incongruence entre entrées sensorielles normalement congruentes (par exemple, la détection visuelle et vestibulaire) et la part d'ajustement paramétrique normal de différents mouvements, et quels sont les mécanismes de réponse à des conditions extrêmes ou anormales?

1. *La déviation prismatique : adaptation locale ou stratégies de substitution ?*

Un des paradigmes les plus fructueux utilisé depuis 20 ans pour étudier les propriétés adaptatives des mouvements du regard a été la déviation prismatique. Le port de prismes de Dove (qui inversent le sens de déplacement apparent du

monde visuel dans les plans horizontal et frontal) induit des modifications adaptatives du réflexe vestibulo-oculaire qui furent quantifiées dans les années 60. Plusieurs hypothèses ont été formulées depuis vingt ans pour expliquer cette remarquable adaptation.

L'une de ces hypothèses suppose que le mécanisme principal de la plasticité réside dans une interaction hétérosynaptique au niveau des cellules de Purkinje du flocculus du cervelet. Une détection de l'erreur visuelle serait transmise par les cellules grimpantes par l'intermédiaire de l'olive inférieure. Cette erreur visuelle serait utilisée pour modifier l'influence qu'exerce la cellule de Purkinje sur le gain et la phase du réflexe vestibulo-oculaire. Les modifications synaptiques dans la cellule de Purkinje seraient dues à des mécanismes de dépression à long terme. Cette hypothèse est contestée par d'autres auteurs qui refusent de localiser dans le cervelet seul la plasticité neurale liée à ces modifications adaptatives des neurones situés dans le tronc cérébral, appelés « neurones cibles du flocculus », qui seraient le siège de modifications synaptiques. Ces neurones ont été identifiés dans les noyaux vestibulaires et reçoivent eux aussi des convergences multimodales susceptibles de leur donner un rôle dans l'adaptation. Le débat sur ce sujet est toutefois encore ouvert.

Une autre hypothèse, que j'ai particulièrement soutenue, propose l'idée qu'au-delà de mécanismes de bas niveau impliquant les structures du cervelet et du tronc cérébral, le cerveau peut aussi faire appel à des mécanismes de haut niveau pour résoudre des problèmes comme l'adaptation prismatique. Cette hypothèse a été testée sur un paradigme consistant à demander à un sujet de faire des mouvements d'orientation du regard d'un point à un autre de l'espace (orientation du regard) ou de maintenir le regard fixe sur une cible lorsqu'on déplace la tête (stabilisation du regard). Dans les deux cas, le mouvement du regard peut être une combinaison de saccades, de réflexes vestibulo-oculaires, de nystagmus optocinétique et de poursuite oculaire. Le port des prismes contraint le cerveau à effectuer une réorganisation dramatique de la coordination des mouvements des yeux et de la tête. Les expériences ont montré que, dans ces conditions, les sujets produisaient des « pseudo-réflexes » qui ressemblaient à des réflexes vestibulo-oculaires inversés mais qui, en réalité étaient des séquences de saccade. Le cerveau n'utilisait donc pas la plasticité fonctionnelle du réflexe vestibulo-oculaire mais une stratégie de substitution fonctionnelle qui consistait à supprimer le réflexe déficient ou non-fonctionnel et à le remplacer par un autre élément du répertoire oculomoteur. Cette théorie a une portée générale : elle suppose que le cerveau est capable, lorsqu'il est le siège d'un conflit sensori-moteur, de sélectionner les éléments du répertoire moteur et d'orchestrer en quelque sorte une stratégie de remplacement.

La nature cognitive de ces réorganisations fonctionnelles a été établie grâce à des expériences au cours desquelles nous avons réussi à montrer que des modifications adaptatives du réflexe vestibulo-oculaire pouvaient être obtenues par

un simple effort mental dans le noir, c'est-à-dire en utilisant l'imagination. De même qu'une cible visuelle en mouvement n'est pas nécessaire pour induire la poursuite mais que tout percept de mouvement peut l'entraîner, il suffit aussi d'un percept pour induire la plasticité. Ces résultats confirment les théories qui suggèrent que les mêmes mécanismes neuronaux sont mis en jeu pendant les mouvements imaginés et les mouvements exécutés. Le fait que des saccades peuvent être utilisées pour remplacer un réflexe vestibulo-oculaire déficient ou non-fonctionnel a donné lieu à ce que j'ai appelé « l'hypothèse de substitution saccadique ». De façon plus générale, ces résultats démontrent le haut niveau de coopération entre les sous-systèmes qui composent le répertoire des mouvements du regard.

2. *La mémoire vestibulaire.*

Un autre exemple de ces coopérations est donné par le paradigme de « mémoire vestibulaire ». Nous avons, en effet, montré qu'après un déplacement linéaire ou angulaire dans le noir, un sujet peut faire une saccade qui reflète l'amplitude de la rotation. Ceci signifie que les informations vestibulaires sur la rotation ou la translation ont été utilisées par la mémoire spatiale pour produire une saccade. Cet accès des informations vestibulaires à « l'intégration des trajets », c'est-à-dire à la capacité de reproduire un trajet parcouru dans l'espace, est possible grâce à des voies neurales qui transmettent les informations vestibulaires à travers le thalamus vers le cortex pariéto-insulaire. Il est vraisemblable que dans cette structure est reconstruit le mouvement de la tête dans l'espace et il est remarquable que cette zone corticale se projette à son tour vers les structures qui participent à l'élaboration des représentations de l'espace et au contrôle des actions orientées. Une partie de ces aires participe aussi à la production des saccades oculaires. Le système saccadique et la poursuite oculaire sont donc étroitement liés au système vestibulaire.

C. LE REGARD ET LA PERCEPTION DES VISAGES

1. *Aspects comportementaux*

Lorsque nous examinons le visage d'une personne ou sa représentation sur un tableau, la direction du regard de la personne observée est en même temps porteuse d'un message qui n'est pas seulement la direction de l'attention ; elle exprime, avec tout le contexte du visage et du corps, l'émotion, la curiosité, l'agression, l'affection, etc. Ce qui frappe dans l'examen d'un visage, c'est le caractère immédiat de la perception de ces traits. Un autre aspect intéressant qui m'apparaît lorsque je regarde un visage est l'impression d'une participation de mon regard au regard de la personne que j'observe. Je suis regardant avec lui. Cela suggère que les mécanismes qui me permettent de reconstituer la significa-

tion du regard de l'autre sont aussi les mécanismes de mon propre regard. De même, il est bien connu que l'on peut reconnaître un regard dans une foule de façon immédiate. Ceci suggère que le cerveau contient des schémas prototypiques de visages connus et sans doute du regard dans ces visages. Des mécanismes neuronaux d'anticipation sont seuls capables d'expliquer ce caractère immédiat de la reconnaissance des visages.

De nombreux traités ont été consacrés à la « physiognomonie » depuis les travaux de Jean Baptista de la Porta (1538) et ceux de Lavater (1741-1801). Le livre de Darwin (1872) sur l'expression des émotions établit un véritable standard pour des études ultérieures sur l'expression mais il faut savoir qu'il s'est fondé en partie sur le remarquable travail du neurologue Duchêne de Boulogne (1862).

Nous avons d'abord décrit dans le cours quelques aspects particuliers des visages, en particulier leur asymétrie. Cette asymétrie augmente avec l'âge. Elle est normale et a des bases biologiques. Lorsqu'elle est exagérée, elle est souvent accompagnée d'un syndrome qui inclut une torsion de l'œil, des torticolis, des asymétries de la colonne vertébrale et, parfois, de nombreux autres symptômes végétatifs ou même cognitifs. Ces asymétries cranio-faciales ont été, jusqu'à présent, souvent traitées par la seule chirurgie. Des découvertes récentes montrent qu'elles peuvent être accompagnées d'une asymétrie congénitale vestibulaire qui induirait une déviation du « schéma corporel » responsable de plusieurs des symptômes associés.

L'exploration visuelle d'un visage est souvent biaisée d'un côté ; nous préférons explorer le côté droit des visages de nos semblables. Cette asymétrie dans l'exploration des visages est d'ailleurs une tendance qui s'applique à tous les objets que nous regardons. Les peintres gothiques de la Renaissance ont eu tendance à montrer le visage gauche, tendance qui a disparu dans les siècles suivants.

2. Bases neurales

Quelles sont les bases neurales susceptibles d'être associées à ces propriétés de la reconnaissance des visages et, en particulier, au traitement des informations contenues dans le regard ? On sait maintenant que dans le sulcus temporal supérieur existent des groupes de neurones qui codent particulièrement les traits du visage. Ces neurones codent de nombreuses caractéristiques des visages. Certains sont sensibles à un profil particulier, d'autres à l'inclinaison de la tête, d'autres enfin ne codent qu'une partie des traits (l'ensemble constitué par les yeux, par exemple). Certains neurones sont particulièrement sensibles à ce que l'on a appelé « le contact du regard ». Ainsi, si le visage que l'on présente au singe regarde en face, ces neurones déchargeront fortement ; maintenant, si le même visage « regarde sur le côté », le même neurone ne déchargera que très faiblement. Voici établie la base neuronale de cette attraction, ce « magnétisme », du regard maternel qui avait tant fasciné Ajuriaguerra.

Ces neurones sont sensibles à la familiarité des visages. Les mécanismes qui contribuent à l'élaboration de cette reconnaissance neuronale des visages ne sont pas encore tous connus. Toutefois, on sait que cette aire corticale est située dans ce qu'il est maintenant convenu d'appeler « le courant ventral de traitement des informations visuelles ». Au moins quatre niveaux d'élaboration successifs seraient mis en jeu : les aires V1, V2, V3 où sont réalisées des extractions de traits, une ségrégation perceptive de contours, de volumes, etc. Puis, dans les aires temporales, nommées dans la nomenclature anglo-saxonne PIT, CIT, AIT (inférieure postérieure, centrale inférieure, antérieure inférieure) seraient recomposés, à partir d'indices multiples, les principaux traits du visage (bouche, œil, oreilles, cheveux) ainsi que l'indique le fait que des neurones de ces zones répondent à des variations de ces traits particuliers. Un troisième niveau (AIT) établirait des relations entre des traits particuliers et des orientations (par exemple, des neurones pourraient reconnaître à ce niveau des yeux de face ou de profil). Le codage ne serait donc plus rétinien mais tiendrait compte de l'orientation par rapport à l'observateur. Enfin, une généralisation de l'objet perçu serait faite dans l'aire supérieure, qui correspondrait à ce que l'on peut considérer comme le visage de la personne et, plus particulièrement dans l'aire STPA, et pourrait être composée d'une activité neuronale indépendante de l'observateur en combinant tous les points de vue sur le visage. Ce serait le lieu de la construction du « concept de visage ». L'objet pourrait alors être représenté pour lui-même et non pas du point de vue de l'observateur. On pourrait alors à ce stade comparer le visage avec des prototypes de visages et accéder au traitement cognitif sur les visages.

Il est intéressant de constater que les données concernant le développement confirment les données de neurobiologie. En effet, les bébés, s'ils possèdent de toute évidence des prototypes de visages dès la naissance (ainsi qu'en témoignent les réactions d'orientation déclenchées par les visages) ne reconnaissent les visages en une première étape qu'à travers des caractéristiques globales. Il faut attendre trois ou quatre mois, en même temps que se développe le cortex temporal, pour que l'enfant soit sensible à la direction du regard. De même, il semble bien que les patients qui ont des lésions du lobe pariétal aient des difficultés à reconnaître la direction du regard mais pas l'identité de la personne alors que le déficit de la perception de la direction du regard chez les patients ayant des lésions temporales est accompagné de déficits dans l'identification de la personne.

Quelles que soient les explications que la neurobiologie nous donnera finalement sur ces processus, il est donc clair que des neurones codent « le regard de l'autre » et nous trouvons dans ces mécanismes la raison du caractère si immédiat et prégnant du regard qui nous observe. Mentionnons que ces mécanismes sont certainement très anciens et très importants car de l'examen du regard de l'autre résulte une inférence sur ses intentions pacifiques ou agressives et il est clair pour moi que cette forme élémentaire de construction d'une « théorie de

l'esprit » de « l'autre » telle qu'elle a été étudiée par Prénack chez le singe a été un puissant instrument de survie au cours de l'évolution. La fonction de contact social par le regard est certainement une fonction essentielle qui doit encore être explorée dans toutes ses dimensions et peut-être faut-il explorer ce qu'après Grüsser l'on pourrait appeler « l'agnosie sociale du regard ».

D. QUELQUES DIRECTIONS POUR L'AVENIR

Le dernier cours de cette année a été consacré à évoquer quelques questions (que nous n'avons pas eu le temps d'approfondir) concernant le regard. L'une d'entre elles concerne les relations entre mécanismes de l'orientation du regard et mécanismes de l'attention sélective ainsi que la question des bases neurales de la sélection des cibles dans l'espace. J'ai proposé récemment une théorie fondée sur le rôle essentiel de l'inhibition pour effectuer une sélection hiérarchisée. Il est souvent supposé que ces mécanismes impliquent le cortex frontal mais dans des tâches de choix fondées sur la forme des stimuli, le cortex temporal joue un rôle essentiel, peut être d'ailleurs de concert avec les champs oculomoteurs frontaux. L'avenir dira comment ces aires coopèrent pour assurer ces sélections fondées sur la mémoire.

Un autre domaine, que nous n'avons qu'à peine effleuré, est celui des pathologies du regard. La dyslexie, par exemple, est une pathologie complexe à laquelle de nombreuses études ont été récemment consacrées. Un autre sujet passionnant est celui des relations entre le rêve et le regard : par exemple, la question est de savoir si les mouvements oculaires pendant le sommeil paradoxal sont de véritables mouvements d'exploration. Cette question n'est pas tranchée car si les saccades pendant les rêves ont des amplitudes et des vitesses qui ressemblent à celles des saccades pendant l'exploration visuelle, des études récentes sur des patients héminégligents suggèrent que les mouvements rapides des yeux pendant le sommeil paradoxal ne sont que des mouvements d'orientation.

Il reste enfin à comprendre l'articulation des mouvements du regard avec la posture, la locomotion et, de façon générale, la coordination des gestes et surtout les relations entre pathologies mentales et regard comme l'ont évoqué les dernières images de notre cours empruntées à des dessins de malades mentaux.

A. B.

SEMINAIRES :

10 janvier : G. BARNES, Université de Londres

Physiopathologie et modèles de la poursuite oculaire : un exemple de mécanisme prédictif.

- 17 janvier : Y. BURNOD, Université de Paris VI
Modélisation des mécanismes cérébraux des transformations visuo-motrices
- 24 janvier : J. DROULEZ, LPPA, Collège de France
Le concept de la mémoire dynamique dans le contrôle des mouvements du regard
- 31 janvier : P. BACH-Y-RITA, Université de Wisconsin-Madison
Voir avec la peau : un exemple de plasticité par substitution sensorielle
- 7 février : G. MELVILL-JONES, Université de Calgary
Les mécanismes de la plasticité sensorielle (I) Interaction entre vision et système vestibulaire dans la stabilisation du regard
- 14 février : G. MELVILL-JONES, Université de Calgary
Les mécanismes de la plasticité sensorielle (II) Effets des changements de référentiels sur les déplacements locomoteurs
- 7 mars : R. WURTZ, National Institute of Health, Bethesda
Patho-physiology of pursuit eye movements
- 8 mars : R. WURTZ, National Institute of Health, Bethesda
Neural basis of visual motion perception
- 14 mars : J. GRÜSSER, Université libre de Berlin
Regard et perception visuelle
- 21 mars : C. PIERROT-DESEILLIGNY, Hôpital de la Salpêtrière, Paris
Physiopathologie de la poursuite oculaire chez l'Homme

ACTIVITÉ DU LABORATOIRE

(UMR CNRS/Collège de France C9950)

I. PSYCHOPHYSIQUE DE LA VISION ET DU MOUVEMENT

I. PERCEPTION DES COURBURES 3D EN VISION ACTIVE

(J. DROULEZ, V. CORNILLEAU-PÉRÈS)

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

en condition tête libre à cause de la mise en jeu des réflexes vestibulo-oculaires. De plus, la compensation artificielle des rotations autour du centre optique de l'œil lors des tests en condition tête fixe induit des performances encore meilleures qu'en condition tête libre. Ces expériences suggèrent donc que les informations extra-rétiniennes (d'origine vestibulaire, notamment) ne semblent pas avoir une influence directe sur les processus de détection de la courbure 3D d'une surface en mouvement. Ces informations peuvent cependant améliorer les capacités de détection dans la mesure où elles contribuent à mieux stabiliser le regard. Les principaux résultats de cette expérience ont été confirmés en utilisant des objets réels (au lieu de séquences d'images numériques).

2. PERCEPTION DES COURBURES POUR DES CHAMPS VISUELS LARGES

(J. DROULEZ, V. CORNILLEAU-PÉRÈS, E. MARIN.

En collaboration avec C. GIELEN, Université de Nimègue)

En collaboration avec l'Université de Nimègue, nous avons reproduit l'expérience précédente en champ large, soit ± 45 degrés. Les résultats de cette expérience montrent que les performances des sujets dans une tâche de détection de courbure sont les mêmes quelle que soit la condition expérimentale (sujet en mouvement, sujet stationnaire, objet en translation ou objet en rotation). La courbure seuil en champ large est par ailleurs beaucoup plus faible qu'en champ étroit. Ceci montre que la contrainte de stabilisation de l'image sur la rétine est beaucoup moins importante pour des images de grande dimension. De plus, l'analyse comparée des erreurs portant sur le signe de la courbure (lorsqu'elle est détectée par le sujet) montre également une nette opposition entre petit et grand champ. Dans le cas des images de grande taille, les sujets ne font pratiquement jamais d'erreur de signe : il n'y a pas d'ambiguïté concave/convexe. En revanche, en champ étroit, les erreurs de signe sont importantes, particulièrement lorsque le sujet est stationnaire. Dans ce cas, on peut donc affirmer que des informations extra-rétiniennes ont participé à la levée de l'ambiguïté dans le traitement du flux optique.

3. MODÉLISATION DU TRAITEMENT DU FLUX OPTIQUE ET CORRÉLATS NEUROPHYSIOLOGIQUES

(J. DROULEZ, V. CORNILLEAU-PÉRÈS, I. LAMOURET, E. MARIN. En collaboration avec le P^r ORBAN, Université de Louvain, W. GRAF et J.-R. DUHAMEL, LPPA, Paris)

Nous avons poursuivi le développement d'un modèle d'analyse du mouvement et des formes 3D à partir de séquences d'images fondé sur la recherche du minimum d'une fonction d'énergie comprenant un terme lié à la mesure (dérivé de la méthode du gradient) et un terme de cohérence lié à une contrainte affine portant

sur le champ de mouvement 3D. Les performances de ce modèle ont été d'abord évalué sur des images de synthèse bruitées, puis confirmées sur des images naturelles fournies par l'INRIA avec qui nous collaborons. Par ailleurs, les extrema locaux de l'énergie permettent de définir des contours dynamiques, donc d'initialiser un processus de segmentation dynamique de scène en mouvement. Une première étude expérimentale a permis de valider en partie ce modèle en montrant que la résolution du problème de l'ouverture, qui constitue un exemple classique d'intégration d'informations locales de mouvement, pouvait être influencée par le contexte tridimensionnel de la tâche de détection du mouvement.

Les neurones des différentes aires du cortex du singe sont connus pour être sensibles à la vitesse rétinienne mais aussi à des composantes plus complexes de la stimulation visuelle. En collaboration avec le P^r Orban (Université catholique de Louvain), nous étudions les relations entre stimulation des champs récepteurs de ces neurones (aire MT) et de leurs pourtours. Dans le cortex pariétal postérieur, nous étudions (avec l'équipe de W. Graf et J.-R. Duhamel de notre laboratoire) quelles composantes du flux optique influencent la réponse des neurones sensibles à l'approche d'un stimulus.

4. EFFET DE L'ENTRAÎNEMENT ET DE LA COMPLEXITÉ DES OBJETS DANS LES OPÉRATIONS DE ROTATION MENTALE

(J. DROULEZ, G. LÉONE, A. BERTHOZ)

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

5. RÔLE DU RETOUR D'EFFORT DANS LE CONTRÔLE DYNAMIQUE DU MOUVEMENT DE LA MAIN

(J. DROULEZ, S. HANNETON. En collaboration avec Y. BURNOD, INSERM/CREARE, Paris VI, Y. COIFFET, LRP, R. ZAPATA, Université de Montpellier, A. ROUCOUX, Université de Louvain, et B. TONDU, INSA de Toulouse)

Les informations haptiques, et plus spécifiquement le retour d'effort, fournissent des indications irremplaçables sur les propriétés dynamiques et mécaniques (compliance, frottement, inertie) des objets manipulés. Certaines tâches visuo-manuelles sont ainsi très difficiles à réaliser dans un contexte de téléopération lorsque le retour d'effort est supprimé. Nous avons étudié dans un premier temps

la contribution du retour d'effort lors d'une tâche de suivi de surface. Cette expérience a été réalisée à l'aide d'un manche robotisé permettant de simuler un comportement dynamique, tel que par exemple, le contact avec une surface plane. Nous avons montré que la trajectoire de la main n'est pas significativement influencée par l'existence du retour d'effort pendant les 200 premières millisecondes du suivi de la surface. Dans une deuxième expérience, nous avons demandé à des sujets de contrôler un système dynamique du 2^e ordre pour effectuer un suivi de trajectoire de contenu fréquentiel variable. Les résultats de cette expérience montrent que le retour d'effort seul n'améliore les performances que pour les basses fréquences confirmant ainsi les conclusions de la 1^{re} étude. De plus, si les sujets peuvent anticiper la trajectoire de la cible, les performances sont améliorées par le retour d'effort même aux hautes fréquences. Cela suggère que la force exercée en retour pourrait servir, non à agir directement sur la commande motrice du bras, mais à mieux élaborer un modèle interne du système contrôlé. Le manche motorisé du laboratoire ne permet l'application d'un retour d'effort que sur l'extrémité du bras des sujets. Une collaboration avec le laboratoire de Robotique de Paris (Y. Coiffet) concerne l'évaluation, en vue d'une utilisation dans un cadre expérimental d'un exosquelette motorisé permettant l'application de forces sur les différentes phalanges de la main (main à retour d'effort).

Il est, d'autre part, nécessaire, pour interpréter les résultats de ces expériences de coordination visuo-manuelle, de disposer de différents modèles des mécanismes d'élaboration de la commande motrice. Notre réflexion sur ce point se porte sur la recherche d'algorithmes de contrôle issus de la robotique, susceptibles d'être physiologiquement plausibles. Nous travaillons également sur la conception d'architecture de calcul distribué (de type réseau de neurones) pouvant prendre en charge le codage de transformations sensorimotrices dynamiques complexes et servir de support neuronal aux modèles internes qui semblent être impliqués dans le contrôle des mouvements. Cette étude se fait en collaboration avec l'Unité INSERM/CREARE de Paris VI (Y. Burnod), avec l'Université de Louvain (A. Roucoux) et avec le laboratoire de Robotique de l'Université de Montpellier (R. Zapata). Nous envisageons enfin le test de ces modèles sur des robots manipulateurs particuliers dotés de muscles pneumatiques, en collaboration avec le CREARE et le Laboratoire de Robotique de l'I.N.S.A. de Toulouse (B. Tondu).

II. RÔLE DE LA VISION BINOCULAIRE DANS LES ADAPTATIONS OCULOMOTRICES NON CONJUGUÉES

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

I. ADAPTATION RAPIDE NON CONJUGUÉE DES SACCADÉS

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

Les saccades vers des cibles lointaines sont, en général, conjuguées aux deux yeux. La coordination oculomotrice est nécessaire pour permettre la fusion bino-

culaire (processus cortical de l'unification des images rétiniennes disparates). Dans la plupart des situations naturelles, les saccades s'effectuent vers des cibles plus proches qui diffèrent aussi bien en direction qu'en éloignement. Les saccades sont alors combinées avec des mouvements de vergence (mouvements habituellement lents, dans le sens opposé aux deux yeux) ; la vergence permet d'aligner les axes visuels d'une distance à l'autre. L'essentiel de ce réaligement se fait au cours de la saccade elle-même (accélération de la vergence par la saccade) ; ainsi, dans de telles conditions les deux yeux produisent des saccades avec des amplitudes inégales.

Une série d'études a été réalisée pour examiner la capacité des sujets normaux à exercer un contrôle adaptatif sur la coordination binoculaire de leurs saccades. Une situation de vision dichoptique (basée sur des filtres polarisants) est employée pour fournir une image à chaque œil. Les images sont projetées sur un écran plat frontoparallèle ; pour provoquer des adaptations ces images contiennent des disparités visuelles. Dans un type d'expériences, l'image d'un œil est agrandie de 10 % (aniséiconie) ; ceci crée une disparité similaire à celle éprouvée par des personnes portant des lunettes avec une correction différente aux deux yeux. Dans d'autres expériences, les sujets sont invités à explorer un stéréogramme produit par deux patterns composés de points aléatoires ; chaque pattern est la projection monoculaire d'un objet tridimensionnel. La disparité de telles images provoque une perception vive de relief. Les résultats principaux sont les suivants : immédiatement, les saccades des deux yeux ne sont plus coordonnées mais inégales. Cette inégalité est compensatrice car elle réduit la disparité autour de chaque nouvelle fixation du regard. L'inégalité induite peut être spécifique à la position du regard, ex. : divergente pour certaines positions et convergente pour d'autres. L'inégalité des saccades persiste dans des conditions de vision monoculaire (en l'absence de disparité visuelle, absence de perception de relief). Ceci suggère la présence d'un mécanisme adaptatif rapide. Nous proposons un mécanisme d'apprentissage associatif rapide : le SNC associerait la saccade avec une commande de vergence accélérée permettant de réduire la disparité autour de chaque point de fixation. Autrement dit, la disparité seule activerait la saccade et la vergence ensemble, comme pour des saccades vers des cibles situées à des distances différentes. Ce couplage pourrait devenir rapidement indépendant de la disparité visuelle. Des travaux en projet visent à consolider expérimentalement l'hypothèse d'un apprentissage oculomoteur associatif rapide.

2. CONTRÔLE OCULOMOTEUR BINOCULAIRE CHEZ DES SUJETS STRABIQUES

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

L'hypothèse centrale de nos recherches est que les adaptations non conjuguées sont commandées par le système cortical de fusion binoculaire. Le strabisme est

la cause principale des troubles ou de la perte complète de la fusion binoculaire. Nous avons étudié des sujets présentant un strabisme de petit angle qui n'ont pas de fusion fovéale mais qui maintiennent une fusion périphérique et une grosse stéréopsie. La méthode de l'aniséiconie expérimentale a été utilisée. Comme les sujets normaux, les sujets présentant un microstrabisme ont pu développer une inégalité des saccades compensatrice et persistante. Nous concluons que le mécanisme adaptatif non conjugué est préservé dans le microstrabisme. Dans des travaux en cours et en projet nous poursuivons ces études chez des patients présentant différentes formes de strabisme et surtout différents potentiels de fonction sensorielle binoculaire (déficit complet de vision binoculaire, ébauche de vision binoculaire périphérique, bonne vision binoculaire périphérique). Le but est de déterminer si une binocularité très faible peut inciter des adaptations oculomotrices non conjuguées. Ces travaux se déroulent aussi bien en laboratoire qu'en milieu hospitalier, au service d'ophtalmologie de Douarnenez où nous avons installé un poste expérimental.

3. ADAPTATION DE LA GLISSADE POST-SACCADIQUE

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

Ce programme de recherche examine les mécanismes par lesquels le SNC parvient à éviter le glissement de l'œil après le mouvement rapide de la saccade. Le glissement de l'œil provoquerait un glissement de l'image sur la rétine et entraverait la vision. Des glissades post-saccadiques marquées sont fréquentes dans des cas de désordres oculomoteurs périphériques ou centraux. Elles sont souvent différentes pour chaque œil et donc la cause d'une diplopie. En laboratoire, nous étudions la capacité des sujets normaux à exercer un contrôle adaptatif sur la glissade post-saccadique séparément pour chaque œil. Pour ce faire, nous induisons un glissement rétinien différent pour chaque œil : à la fin de chaque saccade l'image d'un œil glisse dans une direction, celle de l'autre œil glisse dans la direction opposée. Après quelques heures d'entraînement les sujets développent une glissade oculaire post-saccadique compensatrice qui persiste même après des saccades effectuées dans l'obscurité.

Une série d'études est achevée dans laquelle ces adaptations sont étudiées pour la direction verticale, horizontale et orthogonale. Des différences importantes apparaissent entre la direction horizontale et la direction verticale. L'induction d'une glissade adaptative non conjuguée verticale n'est possible qu'en vision rapprochée (distance du sujet à l'écran 57 cm). Par contre, l'adaptabilité de la glissade horizontale (convergente ou divergente) est importante même pour des distances intermédiaires (1 m). La disparité de position produite par le glissement opposé des images est indispensable pour provoquer des glissades compensatrices horizontales. Toutefois, la disparité de vitesse est importante également, puisque la constante de temps de la glissade induite est modulable

par celle du glissement de l'image sur l'écran. Plus important est le résultat montrant qu'il est possible d'induire une glissade convergente ou divergente couplée avec la saccade verticale (glissade orthogonale). La glissade orthogonale est sans doute due à un mécanisme de vergence.

L'ensemble de ces résultats suggère que les adaptations non conjuguées de la glissade post-saccadique seraient fondées aussi sur les interactions entre le système des saccades et un système de vergence accélérée que l'on pourrait apprendre à synchroniser avec la fin de la saccade. Il existerait par ailleurs, un couplage central entre l'angle statique de la vergence horizontale (la vergence de distance) et les adaptations oculomotrices non conjuguées. Ces résultats constituent la base d'un nouveau projet de recherche sur l'organisation et la plasticité des mouvements des deux yeux dans l'espace tridimensionnel et autour de trois axes de rotation (mouvements horizontaux, verticaux et torsion).

III. BASES NEURALES DES MOUVEMENTS DU REGARD

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

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

Nous avons cette année dépouillé les résultats d'expériences faites sur les zones cérébrales activées pendant une tâche de saccades mémorisées. Une série de cinq cibles visuelles étaient présentées au sujet qui devait donc effectuer une séquence de cinq saccades. Il devait mémoriser cette séquence. La mesure dans la caméra à positons était faite pendant la reproduction dans le noir de la séquence mémorisée. Les résultats démontrent que pendant les saccades simples ou imaginées, seules les aires centrales (FEF, SMA, cortex cingulaire) sont activées ; on trouve que lorsque des séquences de saccades sont mémorisées, le cortex pariétal et le cortex frontal dorso-latéral sont activés suggérant les contributions de ces aires dans la mémoire visuo-spatiale.

2. IDENTIFICATION DU CORTEX VESTIBULAIRE GRÂCE À L'IMAGERIE PAR RÉSONANCE MAGNÉTIQUE (IRM)

(A. BERTHOZ, E. LOBEL. En coopération avec A. LEROY VILIG et D. LE BIHAN, Service hospitalier F. Joliot, CEA, ORSAY)

Les données anatomiques obtenues chez le Singe ont permis d'identifier plusieurs aires corticales qui reçoivent des informations vestibulaires par l'intermédiaire du thalamus. Il s'agit principalement des aires CPVI (cortex vestibulaire

pariéto-insulaire), T3, 3a, 2v, 6 et 7. De plus des données de neurophysiologie chez le singe ont montré récemment que 40 % des neurones de V2 ont des champs récepteurs dont les propriétés d'orientation sont influencées par les informations otolithiques sur l'inclinaison de la tête. Enfin, des entrées vestibulaires ont été montrées au niveau de l'aire visuelle MT. Cette identification est importante car elle ouvre la voie à une compréhension des mécanismes neuro-naux de traitement cortical des informations vestibulaires pour le guidage des mouvements et la perception multisensorielle des mouvements de la tête dans l'espace. Ces données ont été récemment confirmées par une étude d'une équipe de Londres grâce à la technique de caméra à émission de positrons. Nous avons démarré cette année une étude sur l'IRM 3.5 Tesla d'Orsay. Les sujets sont couchés dans l'anneau et une dose d'eau froide à 10 degrés est injectée dans l'oreille produisant une stimulation calorique qui est connue pour induire une stimulation vestibulaire principalement canalaire. Dans le cadre d'un DEA de Sciences cognitives, E. Lobel a contribué à la mise au point de protocoles d'activation sur l'aimant d'Orsay et a fait des mesures préliminaires sur 5 sujets, ce qui a permis de retrouver les aires déjà identifiées par le PET mais aussi de suggérer la participation d'autres aires. Les données sont en cours de dépouillement.

De plus, une autre série d'expériences, qui concernera la vision du mouvement et sera faite en coopération avec l'équipe de J. Droulez et V. Cornilleau Pérés, a été engagée par l'installation d'un stimulateur visuel numérique.

3. PERCEPTION DES DÉPLACEMENTS PASSIFS CHEZ L'HOMME

a) *Voies corticales des saccades de mémoire vestibulaire*

(I. ISRAËL, A. BERTHOZ. En collaboration avec C. PIERROT-DESEILLIGNY, S. RIVAUD, Hôpital de la Salpêtrière, INSERM U.289)

Si les aires corticales impliquées dans le codage et/ou le traitement de l'espace visuel rétinotopique, donc l'espace vu par un sujet immobile, sont déjà assez bien connues, ce n'est pas le cas des aires corticales mises en jeu quand le sujet bouge dans l'espace.

Nous avons donc testé des patients atteints de lésions corticales focales dans une tâche de saccade de mémoire vestibulaire (le sujet est pivoté dans le noir puis fait une saccade vers son point de fixation initial = espace allocentrique) et une tâche de saccade de mémoire visuelle (le sujet fait dans le noir une saccade vers une cible disparue = espace rétinotopique).

Nos résultats montrent que les sujets atteints de lésion du FEF (Frontal Eye Fields) ou du PPC (Posterior Parietal Cortex) sont déficitaires dans la tâche impliquant une référence rétinotopique mais pas dans la tâche allocentrique, alors que les sujets atteints de lésions du SEF (Supplementary Eye Fields) ou du PTC (Parieto-Temporal Cortex) sont déficitaires dans la tâche impliquant une référence allocentrique mais pas dans la tâche rétinotopique. Les patients

atteints de lésions du PFC (PreFrontal Cortex) sont déficitaires dans les deux cas. Il semble donc que non seulement les aires correspondant à ces deux types de référence sont différentes, mais en plus elles ne peuvent pas se remplacer les unes par les autres.

b) Reproduction d'un déplacement linéaire passif

(I. ISRAËL, R. GRASSO, T. TSUZUKU, A. BERTHOZ)

D'après Mittelstaedt, les informations idiothétiques (informations sensorielles générées par le mouvement propre : flux optique, proprioception et copie éfférente ou décharge corollaire, signaux inertiels) permettent à un sujet de se localiser par rapport à son point de départ en tout point d'une trajectoire, par intégration du trajet ('path integration'). Le terme « integration » peut correspondre à trois systèmes différents : a) le cerveau calcule l'amplitude du déplacement en cumulant les positions successives (intégration spatiale) ; b) le cerveau calcule l'amplitude du déplacement à partir des signaux endogènes de vitesse et/ou accélération du corps (ou de la tête ; intégration temporelle) ; c) le cerveau calcule l'amplitude du déplacement à partir de toutes les informations disponibles (intégration multisensorielle). Nous avons essayé de déterminer le procédé mis en œuvre par l'intégration d'un trajet linéaire. Avec le robot mobile nouvellement acquis par le laboratoire (le Robuter™, de Robosoft SA, France), nous avons déplacé des sujets vers l'avant, en translation rectiligne 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. Ils devaient 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. Quinze sujets ont été testés. Tous ont correctement reproduit la distance du stimulus, quel que soit le profil de vitesse imposé, avec un coefficient de corrélation entre les distances stimulus et réponse de 0,90 et un gain « réponse/stimulus » de 0,98. Cette capacité à mesurer la distance est indépendante du profil de vitesse imposé.

La durée du stimulus peut aussi apporter une information importante pour sa reproduction. De fait, les sujets ont aussi reproduit assez précisément la durée du stimulus. Avec huit sujets, nous avons essayé de garder une durée de stimulus constante sur les 5 distances imposées, en utilisant différents profils de vitesse (triangle, trapèze, carré), dans une autre expérience. Non seulement la reproduction de la distance était identique à la précédente, mais en plus les sujets n'ont 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 avons examiné le profil de vitesse de la reproduction et avons découvert que les sujets reproduisaient systématiquement le profil imposé, triangle, trapèze ou carré, respectivement. Nous en concluons que le cerveau enregistre un pattern dynamique de mouvement grâce à une combinaison d'informations multisensorielles (vitesse, position, temps, ...).

c) *Contribution d'une cible visuelle à l'estimation de rotations passives*

(I. ISRAËL. En collaboration avec A. BRONSTEIN, M. GREY, du MRC Human Movement and Balance Unit, Londres)

Ici encore, nous avons examiné le processus de l'intégration du trajet. 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 passive dans quatre conditions différentes : avec ou sans présentation d'une cible visuelle fixe avant la rotation, et avec ou sans présentation d'une cible visuelle solidaire de la tête durant la rotation imposée. Cinq sujets ont été testés, assis dans une chaise pivotante motorisée. Le sujet était positionné à un point de départ donné, et passivement pivoté. Trois s après ce stimulus il devait retourner au point de départ aussi précisément que possible, en contrôlant la vitesse de la chaise avec un joystick, dans le noir complet. Les stimuli étaient de 30°, 90° et 180°, avec un profil de vitesse sinusoïdal. Nous avons pu montrer que les réponses des sujets sont meilleures quand une cible fixe dans l'espace a été présentée au sujet avant la rotation. Cette cible pourrait figurer ce fameux point de départ, nécessaire lors d'une intégration, qui peut également être spatiale ou temporelle, comme vu plus haut. De plus, dans cette condition, les réponses étaient indépendantes de la vitesse contrôlée par le sujet pendant la rotation de retour. Ceci suggère une intégration temporelle, qui transforme le signal de vitesse angulaire mesuré par les canaux semi-circulaires en signal de position ou amplitude.

4. RÔLE DE L'HIPPOCAMPE DANS LA NAVIGATION ET LA MÉMOIRE SPATIALE

a) *Activité des neurones de l'hippocampe liées au comportement et au contexte*

(S.I. WIENER, V. GAVRILOV, V. KORCHUNOV et A. BERTHOZ)

Le programme de recherche sur le codage de l'espace et du mouvement a été poursuivi. Nous avons enregistré l'activité des neurones de l'hippocampe chez le rat libre de ses mouvements dans une arène dont nous contrôlons les indices visuels. Sur 97 neurones hippocampiques, 15 ont eu des champs d'activité en dehors du centre de l'arène et donc étaient sensibles aux analyses de source des influences sensorielles. Nous avons montré trois types de tels effets : 1) vestibulaire, 2) environnemental (des amers, 'landmarks') et 3) substratal. Ceci montre pour la première fois que la sélectivité spatiale des neurones hippocampiques peut dépendre d'un cadre de références local et que, dans ces conditions, les repères allocentriques visuels ne sont pas utiles. Dans cette même population des neurones hippocampiques, nous avons trouvé 25 autres cellules avec des décharges **non** corrélées avec la position du rat. Une catégorie de cellules

($n = 11$) déchargent seulement après des stimulations visuelles ou des rotations de l'arène. Les latences et durées des décharges étaient trop longues pour être considérées comme réponses sensorielles mais peuvent servir comme traces de mémoire pour être liées ultérieurement avec d'autres traces hippocampiques grâce aux processus de l'apprentissage associatif. Un deuxième groupe de neurones a déchargé lorsque le rat a effectué un des comportements requis dans la tâche, mais dans chacun des quatre coins de l'arène. Quelques-uns étaient sélectifs à l'arrivée du rat vers le centre de l'arène, d'autres quand le rat buvait de l'eau dans plusieurs coins. L'ensemble de ces neurones comprend effectivement une représentation de toutes les étapes séquentielles de la tâche comportementale. Ces cellules, comme les cellules de lieu, codent des composantes de la structure du milieu où le rat effectue son comportement — il s'agit soit des caractéristiques physiques de l'environnement, soit de l'organisation du comportement du rat. L'hippocampe code donc également l'organisation et la structure temporelle, spatiale et sensorielle du milieu dans lequel le rat se trouve. Ces représentations peuvent servir de base pour permettre la réalisation d'associations ultérieures. L'excitation simultanée de deux neurones indique la conjonction d'événements codés respectivement par chacun. Si un signal de renforcement est également présent, de telles associations peuvent être rendues permanentes grâce aux processus de plasticité synaptique. Les aires du cortex à l'origine de ces signaux peuvent donc être liées. L'hippocampe établirait alors des représentations à la fois multimodales et abstraites et également des liaisons fonctionnelles entre des aires (de haut niveau) du cortex qui n'ont pas nécessairement des inter-connexions directes entre elles.

b) Influence des informations vestibulaires sur le codage spatial des neurones de l'hippocampe

(S.I. WIENER, V. GAVRILOV et 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 stimulus inertiels (accélération 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 sur des 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 mieux quantifié puisque l'animal ne peut pas effectuer de mouvement par lui-même pendant l'application du stimulus. Un système de contention du corps et de la tête du rat, et un programme d'entraînement de rats adapté à l'utilisation du robot mobile ont été mis au point. Le robot soumet le rat à des accélérations linéaires et angulaires dont les intensités sont contrôlées. Dans le cadre d'une collaboration avec le D^r A. Reber de la Faculté des Sciences de Rouen, nous avons mesuré les mou-

vements oculaires dus aux réflexes vestibulo-oculaires à l'aide d'électrodes d'argent mises en place sur les yeux des rats. Cette technique de mesure représente un contrôle valable de la mise en jeu du système vestibulaire durant les translations et rotations appliquées au rat avec le robot. Nous mesurons actuellement les ondes thêta avec ce protocole. Les cellules de lieu sont testées afin de déterminer à quelles accélérations et vitesses leur sélectivité est altérée.

c) Etude du rôle du cortex vestibulaire dans le comportement de navigation

(S.I. WIENER, N. GOB, V. GAVRILOV et A. BERTHOZ. En collaboration avec M. GULDIN, Berlin)

Nous avons installé un nouveau poste de recherche afin de tester les contributions des aires du cortex pariétal postérieur à la navigation spatiale. Ce programme de recherche comprend l'apprentissage d'une tâche spatiale à des rats, l'étude des pertes d'efficacité et de performances après des lésions corticales et, enfin, l'amélioration des performances chez les animaux lésés après traitement à l'extrait de Ginkgo biloba. Dans la tâche l'animal doit retrouver une récompense d'eau cachée à la périphérie d'une plate-forme ronde de 1,8 m de diamètre. La pièce expérimentale est entourée de rideaux noirs. Le rat est mis au centre de la table sous un entonnoir opaque qui peut être enlevé de l'extérieur de l'enceinte grâce à une poulie. L'expérience se déroule en deux étapes : 1) échantillonnage : dans une lumière faible, le rat trouve l'eau, 2) test : après que le rat ait été remis sous l'entonnoir, la table est tournée d'un angle sélectionné au hasard : ceci entraîne une stimulation vestibulaire. L'entonnoir est enlevé et le rat doit chercher la récompense dans l'obscurité. La magnitude de l'erreur de l'angle de départ et la longueur du parcours (mesurées avec une caméra vidéo infrarouge) montre les capacités du rat à intégrer les informations vestibulaires dans ses cartes cognitives de l'environnement.

d) Etude des neurones de l'hippocampe ventral

(S.I. WIENER. En collaboration avec M. JUNG, TUCSON, USA)

Avec Min Jung, au laboratoire de B. McNaughton à Tucson, Arizona, USA, nous avons étudié un article sur l'hétérogénéité du codage spatial sélectif dans l'hippocampe ventral et dorsal. Nous avons enregistré dans l'hippocampe dorsal et ventral de rats entraînés à effectuer des tâches simples d'orientation spatiale. Nos résultats montrent qu'une très petite proportion des neurones de l'hippocampe ventral ont des champs d'activité dont la taille moyenne est beaucoup plus grande que celle des neurones de l'hippocampe dorsal. Ces résultats indiquent par ailleurs que la localisation spatiale précise prend probablement place dans l'hippocampe dorsal.

e) Modélisation des processus de traitement des informations spatiales dans l'hippocampe

(O. TRULLIER, S.I. WIENER, A. BERTHOZ. En collaboration avec J.A. MEYER, Ecole Normale Supérieure, Paris et R. ZAPATA, LIRM, Montpellier)

Une revue approfondie des principaux modèles formels de la littérature concernant l'hippocampe a été réalisée. Plusieurs de ces modèles ont été simulés sur ordinateur. Ce travail théorique fait l'objet d'une première étape de la thèse d'O. Trullier. Par ailleurs, un robot autonome a été construit au LIRM pour de nouvelles expériences qui seront mises au point en 1996.

5. MÉMORISATION ET REPRODUCTION DES TRAJECTOIRES COURBES AVEC LA LOCOMOTION. INTÉGRATION DE TRAJET ET SYSTÈME VESTIBULAIRE

(Y. TAKEI, R. GRASSO et A. BERTHOZ)

Un paradigme expérimental a été mis au point afin de tester l'aptitude des sujets à mémoriser et reproduire une trajectoire locomotrice circulaire. Huit jeunes volontaires, cinq sujets âgés et un patient ayant une histoire récente de troubles vestibulaires ont été entraînés à suivre des trajets circulaires de différents rayons (0,5 ; 0,9 ; 1,15 m) dessinés sur le sol. La tâche expérimentale consistait à reproduire, les yeux bandés, les trajets circulaires mémorisés en complétant deux révolutions complètes pour rejoindre le point du départ. Les jeunes volontaires devaient répéter la tâche dans une condition de travail mental concurrent (compte à rebours) et une condition de travail moteur (compte à rebours à voix haute). Les sujets âgés et le patient étaient testés seulement avec le cercle de rayon moyen (0,9 m) dans les deux premières conditions (sans et avec le calcul mental).

Les sujets portaient un casque spécial équipé de marqueurs réfléchissant la lumière infrarouge, alignés avec l'axe naso-occipital. La position instantanée des marqueurs était enregistrée en 3D à la fréquence de 50 Hz à l'aide d'un équipement dédié (ELITE). Ensuite, à partir de la position 3D, la cinématique du mouvement ainsi que l'orientation instantanée de la tête étaient reconstruites totalement.

Les résultats ont montré que tous les sujets normaux étaient capables de marcher selon une trajectoire circulaire de rayon proche de celui du trajet mémorisé. Les sujets âgés montraient une difficulté à maintenir la courbure constante ce qui induisait des trajectoires plutôt polygonales. En général, il y avait une tendance à sous-estimer le rayon (c'est-à-dire à surestimer la courbure), à surestimer l'angle reproduit (les sujets s'arrêtaient avant d'avoir accompli 720°) alors que la distance apparaît, en moyenne, bien estimée.

Le patient montrait le même degré de surestimation que les sujets âgés (116 degrés) mais la variabilité de la reproduction de l'angle et du rayon était beaucoup plus grande. Sa trajectoire montrait une courbure très variable.

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

(M.-A. AMORIM ET A. BERTHOZ. En collaboration avec A. SIRIGU, Hôpital Pitié-Salpêtrière, Paris et S. GLASAUER, Munich)

On étudie l'effet de processus cognitifs de types attentionnels ou représentationnels (imagerie mentale) sur le traitement des entrées sensorielles durant la navigation.

Une étude a comparé l'effet de deux modes de traitement sur la réactualisation des informations de localisation et d'orientation durant la locomotion en l'absence momentanée de vision.

Une autre étude, en collaboration avec J. Loomis (Université de Santa Barbara) et S. Fukusima (Université de São Paulo, Brésil), a examiné les distorsions de la profondeur dans les représentations spatiales consécutives à un déplacement sans vision réel versus imaginé.

Des données expérimentales ont été recueillies dans le cadre d'une étude sur la désorientation spatiale chez des sujets sains et des patients atteints de troubles de la mémoire topographique.

Un projet LPPA-CNES-Matra en cours, sur la mise au point d'un casque de stimulation visuelle par réalité virtuelle pour un besoin spatial, permettra de distinguer la contribution respective des indices visuels et proprioceptifs durant des déplacements soit bidimensionnels (locomotion terrestre) soit tridimensionnels (simulant le comportement en microgravité). Les logiciels nécessaires à des tâches de navigation ont été mis au point.

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

a) Perception des symétries et rotation mentale

(G. LÉONE, J. MCINTYRE. En collaboration avec P. VIVIANI, Université de Genève, A. SEMJEM, S. DE SCHONEN, LNC Marseille)

Nous nous sommes intéressés 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 au moyen d'expériences psychophysiques. 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 Altair 92). Nous avons ainsi démontré que la détection des symétries axiales n'est pas liée à un cadre de références gravitationnel. Néanmoins, nos résultats indiquent une modification significative des performances des sujets en

microgravité et une tendance similaire chez les sujets couchés sur le dos, suggérant 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 pariétales. Nos résultats indiquent, contrairement à une étude antérieure, aucune différence de performance liée à la microgravité.

Enfin, nous avons étudié plus généralement l'effet de la microgravité sur certains traitements cognitifs de l'information temporelle ou spatiale lors du vol de l'ESA-EUROMIR 94 à bord de la station russe MIR.

Nous avons aussi étudié en laboratoire la latéralisation de la détection des symétries axiales et montré que l'influence de l'orientation de l'axe de symétrie est modulée par la position de présentation du stimulus dans le champ visuel.

b) *Influence de l'exposition à la microgravité sur la locomotion* (M.-A. AMORIM, A. BERTHOZ. En collaboration avec S. GLASAUER, Munich et M. RESCHKE, NASA, Houston, USA)

Dans cette étude, on examine les performances avant et après un vol en microgravité d'un spationaute qui, mis dans l'obscurité, effectue un trajet locomoteur préalablement mémorisé, dans un sens du parcours, puis dans le sens contraire, et ceci à une même vitesse de déplacement. Des données ont été recueillies en 1994 et 1995 après les missions de la navette STS 60, STS-68, STS-64, STS-66, et STS-67, soit sur 11 astronautes. Une première présentation des résultats a été faite au 11^e Symposium sur l'Homme dans l'Espace, à Toulouse, 27-31 mars 1995. Les essais contrôlés avec des sujets normaux et des patients ayant des problèmes vestibulaires sont en cours à l'INSEP (Vincennes) avec le système d'enregistrement et d'analyse du mouvement ELITE alloué au LPPA par le CNES.

c) *Interactions visuo-vestibulaires en micro-gravité*

(G. CLÉMENT et A. BERTHOZ. En collaboration avec M.F. RESCHKE, B. COHEN, M. IGARASHI et D.E. PARKER, USA)

1. Analyse des données de l'expérience Microgravity Vestibular Investigations (MVI/Mission Spacelab IML-1, janvier 1992)

Les résultats de cette expérience ont permis de mettre en évidence l'importance de l'information gravitationnelle pour déterminer l'orientation spatiale de la vitesse des mouvements lents de l'œil lors du nystagmus optocinétique (OKN) et du nystagmus vestibulaire (VOR).

2. Analyse des données de l'expérience concernant les mouvements oculaires et la perception de mouvement lors de la rotation autour d'un axe incliné par rap-

port à la gravité, effectuée avant et après un vol spatial chez deux astronautes (Mission Navette STS-51G, juillet 1995)

3. Préparation d'une expérience sur l'orientation du nystagmus optocinétique en absence de gravité (COIS/Mission Spacelab LMS, juin 1996) (Projet de Recherche soumis et accepté par NASA/NIH)

4. Préparation d'une expérience sur l'adaptation du système neurovestibulaire à des accélérations linéaires en absence de pesanteur (ATLAS/Mission Spacelab, Neurolab, janvier 1998). (Projet de Recherche soumis et accepté par NASA/NIH)

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

I. INTERACTIONS VISUO-VESTIBULAIRES DANS LE CORTEX PARIÉTAL POSTÉRIEUR

L'orientation dans l'espace tridimensionnel repose sur des traitements multisensoriels dont le résultat s'exprime dans la façon dont nous percevons notre environnement et dans l'organisation de nos mouvements. Le cortex pariétal est connu pour participer à ces fonctions et pourrait être essentiel à l'établissement des référentiels spatiaux utilisés dans le codage des mouvements guidés visuellement, processus qui requiert, notamment, l'analyse des déplacements de la tête dans l'espace. Nous avons étudié la sensibilité aux stimulations visuelles et vestibulaires des neurones de deux régions distinctes du lobule pariétal inférieur : le cortex pariétal antérieur, dont les afférences vestibulaires sont connues, et l'aire intrapariétale ventrale (VIP), décrite comme une région de convergence visuelle et somesthésique. Dans ces deux régions, nous avons récemment identifié des neurones répondant à la rotation du corps dans le plan horizontal, et ce aussi bien dans l'obscurité totale que pendant la suppression volontaire du réflexe vestibulo-oculaire. Il s'agit de signaux vestibulaires reflétant la vitesse de déplacement de la tête. Ces neurones répondent également à des stimulations visuelles optocinétiques, avec une sélectivité pour la direction du mouvement qui est soit congruente, soit non-congruente avec la sélectivité pour la direction de la rotation de la tête. Dans le premier cas, les directions de mouvement préférées sont opposées, et correspondent à la réponse de type compensatoire décrite dans les noyaux vestibulaires. Dans le second cas, les directions préférées sont identiques. Dans l'aire VIP nous avons retrouvé une forte proportion de neurones répondant de manière non-congruente. Ces résultats suggèrent donc l'existence d'une représentation supramodale de l'espace de mouvement dans le lobule pariétal inférieur chez le primate.

2. INFLUENCE DE L'ATTENTION ET DES MOUVEMENTS DES YEUX SUR LE TRAITEMENT CORTICAL DES INFORMATIONS VISUELLES

L'exploration de l'environnement visuel se fait dans une large mesure au moyen de saccades oculaires servant à déplacer rapidement le regard. Le cortex de l'aire intrapariétale latérale (LIP) contient une représentation du champ rétinien périphérique. L'activité des neurones de cette région reflète le déplacement de l'attention vers une position périphérique ainsi que l'intention de déplacer le regard vers cette position. L'aire LIP contient également une représentation du champ visuel central, qui pourrait jouer un rôle dans une activité complémentaire de la saccade, qui est la fixation de l'œil et le maintien actif de l'attention sur cette portion du champ visuel. Afin d'élucider la contribution de l'aire LIP au codage de l'espace visuel, nous analysons la contribution des indices rétinien et non-rétinien à l'activité de neurones individuels chez le singe vigile en situation de comportement. La variabilité des champs récepteurs est mesurée durant la présentation de trains de stimulations visuelles dans trois conditions distinctes : (1) dans une épreuve de discrimination visuelle fovéale, (2) durant la période de préparation d'une saccade vers une cible mémorisée, et (3) durant le regard spontané. Les résultats préliminaires ont permis de mettre en lumière un mécanisme dynamique par lequel le cortex pariétal peut moduler la distribution spatiale de l'attention visuelle. En effet la focalisation volontaire de l'attention, au centre du champ visuel ou vers la périphérie, modifie de façon systématique les gradients d'activité neuronale sur la surface des champs récepteurs. Ces résultats sont en accord avec l'idée que l'on ne peut dissocier le traitement sensoriel du contexte moteur et cognitif dans lequel il se déroule.

3. DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME VESTIBULAIRE ET OCULOMOTEUR

(W. GRAF. En collaboration avec la Station marine de Concarneau)

Le travail progresse bien à la Station marine du Collège de France à Concarneau. Le laboratoire de Neurobiologie a maintenant été définitivement implanté. Actuellement les expériences sur les projections des muscles extraoculaires des élaémobranches en sont à leur étape finale avant complétion du projet. L'aquaculture du poisson-plat progresse et les larves ont été envoyées au groupe collaborateur de Göttingen pour traitement immunocytochimique de l'activité gliale comme marqueur de la plasticité embryonnaire.

Pour utiliser de manière optimale l'équipement de Concarneau, une réunion sera tenue début Septembre pour discuter des points d'intérêt commun et préparer les demandes de financement appropriées. En plus de notre laboratoire, les groupes du P^r N. Dieringer (Université de Munich) et du P^r D.L. Meyer (Université de Göttingen) participent à cette recherche. Avec ce dernier groupe, un projet a déjà été soumis au Programme Procope ainsi que trois autres au NIH, à la NASA et à la CEE. Deux autres projets en préparation seront présentés à la CEE.

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

(A. GRANTYN, J. PETIT, A. MOSCHOVAKIS, T. KITAMA. En collaboration avec A. MOSCHOVAKIS, Université d'Heraklion, Crète)

Le travail du groupe est consacré à l'analyse des circuits neuronaux qui assurent la transformation des « commandes motrices » générées par le collicule supérieur (CS) en des signaux pré moteurs. Cette transformation est nécessaire pour le contrôle des paramètres métriques et dynamiques des mouvements d'orientation des yeux et de la tête. La particularité de l'approche expérimentale chez l'animal éveillé (chat) consiste en une combinaison de techniques physiologiques et morphologiques permettant l'étude des connexions entre les neurones ou populations de neurones identifiés par leur apport fonctionnel à l'exécution du mouvement.

ÉTUDE DES RELATIONS ENTRE LES POIDS DES CONNEXIONS EFFÉRENTES ET LES PARAMÈTRES DES MOUVEMENTS OCULAIRES CONTRÔLÉS PAR DES MICROPOPULATIONS DE NEURONES COLLICULAIRES.

L'amplitude et la direction des saccades dépendent de la localisation de la population active des neurones présaccadiques par rapport à la carte motrice du CS. Ces paramètres des mouvements sont donc codés sous une forme vectorielle. Dans le cas général des saccades obliques le vecteur doit être décomposé pour assurer l'innervation appropriée des générateurs saccadiques orthogonaux : horizontal (H), dans la formation réticulée pontique, et vertical (V), dans la formation réticulée méso-diencephalique. Selon les modèles actuels une telle transformation pourrait être fondée sur une corrélation entre les composantes horizontale et verticale du vecteur codé par une population locale de neurones et les poids relatifs de connexions de ces neurones avec les deux générateurs saccadiques. Cette hypothèse n'a jamais été vérifiée expérimentalement.

Dans les expériences conduites en collaboration avec A. Moschovakis nous avons utilisé le marquage antérograde (Biocytine) pour étudier de façon quantitative, dans des régions contenant les générateurs saccadiques (H,V), les terminaisons d'axones provenant de petites populations de neurones colliculaires. Les injections du marqueur ont été combinées avec la microstimulation des mêmes populations de façon à caractériser le vecteur saccadique codé par la microrégion concernée. Les localisations des pipettes d'injection, identiques à celles des électrodes de stimulation, ont été choisies de manière à obtenir des variations des composantes vectorielles suffisamment importantes pour détecter des différences éventuelles au niveau morphologique.

(1) La première partie du travail a été consacrée à l'analyse des saccades évoquées par la microstimulation afin de définir le vecteur saccadique représentatif de chaque microrégion. Il est connu, même s'il n'existe pas d'étude systématique chez le chat, que les caractéristiques des saccades évoquées

dépendent des paramètres de stimulation. Nous avons confirmé que l'amplitude vectorielle des saccades augmente avec l'intensité. Une observation nouvelle consiste à démontrer que, dans une microrégion donnée, les amplitudes des composantes horizontales et verticales n'ont pas nécessairement la même sensibilité à l'intensité. Cela implique que l'effet excitateur du CS sur les générateurs saccadiques (H, V) dépend non seulement des poids des connexions mais aussi du nombre des neurones liés de préférence à un de deux générateurs. Il est probable que les proportions de ces neurones changent avec l'élargissement de la zone d'excitation, suite à l'augmentation de l'intensité de stimulation. Les caractéristiques des vecteurs saccadiques prédites par la carte visuotopique du CS correspondaient à celles que nous avons observées uniquement lorsque des intensités de stimulation relativement fortes (3 - 4 x seuil) étaient utilisées. De façon préliminaire, ces vecteurs ont été retenus pour l'étude des corrélations avec les données morphologiques. Un autre facteur qui doit être pris en compte avant de définir le vecteur représentatif est le changement de l'amplitude et de la direction des saccades évoquées en fonction de la position des yeux au moment de la stimulation. Nos calculs des indices de la sensibilité à la position ont révélé une sensibilité parfois très importante. Ce résultat a été inattendu car nos sites de stimulation étaient localisés dans la moitié antérieure du CS, la zone où, selon les rapports précédents, la sensibilité à la position n'est pas exprimée. Nos résultats démontrent que le calcul du « vecteur caractéristique » de McIlwain doit être appliqué pour obtenir l'amplitude et la direction représentatives des saccades évoquées, même dans la zone antérieure, dite « rétinocentrique », du CS.

(2) Nous avons alors étendu l'étude aux « dérives » *post-saccadiques* qui suivent la saccade dans le cas d'une stimulation de longue durée. Dans le comportement d'orientation des chats les mouvements similaires semblent représenter l'ajustement final du regard sur la cible. Nos études précédentes ont suggéré que les neurones colliculaires efférents, capables de générer les décharges de longue durée, sont à l'origine de telles « dérives » *post-saccadiques* (DPS). Le décours temporel des DPS évoquées par la stimulation électrique semble confirmer les prévisions faites à partir de notre étude de connexions des neurones tecto-réticulo-spinaux révélées par marquage intra-axonal. Dans les cas extrêmes, les DPS peuvent présenter un décours exponentiel ou en forme de rampe. Le mélange des deux fonctions est le plus typique. La constante de temps de la composante exponentielle est compatible avec une action excitatrice relativement directe sur les motoneurones des muscles extraoculaires. L'engagement des circuits intégrateurs doit être postulé pour expliquer le décours en rampe. Les substrats anatomiques de telles connexions ont été mis en évidence par nos études précédentes. Les relations entre les caractéristiques des DPS et les paramètres de stimulation ont donné, comme dans le cas des saccades, des indications sur l'hétérogénéité des microrégions du CS en ce qui concerne les proportions des neurones qui diffèrent selon leurs connexions avec les générateurs saccadiques (H, V). L'absence

de corrélation entre les amplitudes des saccades et des DPS, pendant la variation de l'intensité de stimulation, suggère que ces deux types de mouvements sont contrôlés, au moins partiellement, par des populations indépendantes des neurones de projection. Les résultats décrits ci-dessus sont présentés dans un article soumis à publication.

(3) Le *dépouillement des données morphologiques* est en cours. Il implique la cartographie et le comptage des boutons synaptiques dans au moins deux régions étendues du tronc cérébral : le mésencéphale rostral et la région ponto-bulbaire. Parallèlement à l'acquisition des données sur le système 3D (NeuroLucida) nous avons procédé au développement des programmes permettant la comparaison des distributions des boutons obtenues chez différents animaux. Le problème principal à résoudre consiste en la normalisation de la taille des segments du tronc cérébral et des formes géométriques des divers noyaux et aires cytoarchitectoniques.

VI. LE CONTRÔLE DU REGARD, UN MODÈLE D'ÉTUDE DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL ADULTE. UNE ÉTUDE IN VIVO ET IN VITRO

1. ÉTUDE PAR HYBRIDATION IN SITU ET IMMUNOCYTOCHIMIE DE L'EXPRESSION DES ARN MESSAGERS, ET DE DIFFÉRENTES PROTÉINES, AU COURS DE LA COMPENSATION VESTIBULAIRE

(C. DE WAELE, A. CAMPOS-TORRES, S. OBADIA, T. LEVASSEUR, P.P. VIDAL.
En collaboration avec M. ABITBOL et J. MALLET, CNRS, Gif-sur-Yvette,
R. MARIANOWSKI et P. TRAN BA HUY, Hôpital Lariboisière, Paris ;
P. JOSSET, Hôpital Trousseau, Paris)

L'ablation unilatérale d'un labyrinthe induit des déficits posturaux et oculomoteurs statiques et dynamiques. Les troubles statiques rétrocedent en quelques jours chez la plupart des Vertébrés : c'est la compensation vestibulaire. Les études électrophysiologiques ont montré que ces déficits étaient liés à une asymétrie d'activité entre les deux complexes vestibulaires : immédiatement après la lésion, les neurones vestibulaires centraux déafférentés sont silencieux, alors que l'activité des neurones vestibulaires controlatéraux est augmentée. Au stade compensé, les neurones déafférentés récupèrent une activité de repos quasi-normale. De nombreuses hypothèses ont été proposées pour expliquer ce phénomène, mais les mécanismes moléculaires impliqués restent peu connus. Nous avons donc décidé de tester par des méthodes morphologiques deux types d'hypothèses : premièrement, un changement de l'expression des ARN messagers (ARNm) codants pour les récepteurs glutamatergiques est-il impliqué ? Deuxièmement, l'ablation unilatérale des capteurs vestibulaires induit-elle une réaction gliale, et des interactions neurones-glie favorisent-elles le retour à une activité normale des neurones vestibulaires centraux ?

a) *Etude des récepteurs glutamatergiques au cours de la compensation vestibulaire*

Plusieurs études ont montré que le principal transmetteur libéré par les afférences vestibulaires primaires sur les neurones vestibulaires secondaires était un acide aminé exciteur. Par ailleurs, nous avons montré que les neurones vestibulaires centraux étaient dotés à la fois de récepteurs glutamatergiques de types AMPA et NMDA. Il était donc essentiel de rechercher une éventuelle modulation de l'expression des ARNm codants pour les différentes sous-unités de ces récepteurs. Pour les récepteurs NMDA, nos résultats ont montré au stade aigu une baisse d'environ 20 % de l'expression des ARNm codants pour la sous-unité NR1 dans les deux noyaux vestibulaires médians ipsi- et controlatéraux à la lésion. Au stade compensé en revanche, nous n'avons plus observé de différence d'expression de cette sous-unité par rapport au contrôle. Ce résultat laisse supposer que des modulations des ARNm codants pour cette sous-unité surviendraient de façon très précoce après hémilabyrinthectomie. Les niveaux d'expression après hémilabyrinthectomie des ARNm codants pour la sous-unité NR2 des récepteurs NMDA, et les sous unités GluRA et GluRB des récepteurs AMPA, sont en cours de dépouillement.

b) *Etude de la réaction gliale induite dans les noyaux vestibulaires après labyrinthectomie unilatérale*

Des travaux récents ont montré que l'activité astrocytaire était régulée par l'activité neuronale. Nous avons donc recherché chez le rat adulte si une réaction gliale existait dans les noyaux vestibulaires déafférentés. Différents types d'anticorps ont été utilisés : des anticorps mono- et polyclonaux anti-vimentine et anti-GFAP pour repérer ces marqueurs des astrocytes, et un anticorps monoclonal OX42 marqueur de la microglie. Nos résultats ont montré l'existence d'une réaction astrocytaire importante au sein du complexe vestibulaire déafférenté. L'étude de la réaction microgliale est actuellement en cours de dépouillement. La réponse astrocytaire montre le rôle de l'activité neuronale dans les interactions neurone/glie chez le rat adulte, et suggère que la glie pourrait jouer un rôle dans la restauration fonctionnelle de l'activité des neurones vestibulaires déafférentés.

2. *ÉTUDE IN VIVO DES NEURONES VESTIBULAIRES MÉDIANS AU COURS DU SOMMEIL PARADOXAL, ET D'UN PHÉNOMÈNE D'APPRENTISSAGE*

(P. BERNARD, M. SERAFIN, G. RABBATH, C. DE WAELE, P.P. VIDAL. En collaboration avec L. RIS et E. GODAUX, Université de Mons, Belgique)

Au cours de l'année écoulée, nous avons entrepris le dépouillement des données enregistrées l'année dernière concernant l'enregistrement extracellulaire de neurones vestibulaires secondaires identifiés chez le cobaye éveillé :

— L'étude des réponses de ces neurones au cours de stimulations vestibulaires (réflexe vestibulo-oculaire) est achevée. Ces travaux démontrent que ces cellules ne diffèrent pas, fonctionnellement parlant, des neurones vestibulaires secondaires enregistrés chez le chat et le singe.

— Nos résultats indiquent que le gain des neurones vestibulaires secondaires varie au cours de l'adaptation du réflexe vestibulo-oculaire induite par un conflit visuo-vestibulaire. C'est, à notre connaissance, la première démonstration de l'implication de ces neurones dans la plasticité vestibulaire. L'étude des mécanismes cellulaires de cette plasticité sera poursuivie sur le cerveau entier isolé *in vitro*.

— Nos enregistrements de l'activité des neurones vestibulaires secondaires pendant le cycle veille-sommeil révèlent un fait curieux. Bien que pendant le sommeil paradoxal (SP), les yeux du cobaye oscillent à 10 Hz, les neurones vestibulaires secondaires (dont une grande partie contactent les motoneurones extra-oculaires) n'oscillent pas. Bien plus, ces neurones codent encore la vitesse de la tête pendant des stimulations naturelles. En d'autres termes, nous démontrons pour la première fois que des neurones sensitifs restent capables de coder les informations extérieures pendant le SP.

3. ÉTUDES *IN VITRO* SUR LE CERVEAU ENTIER ISOLÉ

(A. BABALIAN, N. VIBERT, P.P. VIDAL. En collaboration avec M. SERAFIN et M. MÜHLETHALER, Université de Genève, Suisse)

Potentialités du modèle expérimental

Comme nous l'avons souligné précédemment, le cerveau entier isolé permet d'étudier en intracellulaire les propriétés de membrane et la neuropharmacologie de neurones identifiés, au sein d'un réseau encore fonctionnel. L'étude des réseaux de neurones impliqués dans le contrôle du regard et de la posture sur cette préparation ne pose pas de problème technique majeur si les protocoles habituellement mis en oeuvre sur les préparations aiguës *in vivo* peuvent être appliqués. Nous avons vérifié depuis six mois que c'était bien le cas.

Études des champs de potentiels

Des électrodes à succion ont été mises en place sur les nerfs vestibulaires, abducens et oculomoteurs. Nous avons pu vérifier la viabilité de la préparation en enregistrant les champs de potentiels antidromiques évoqués par la stimulation des nerfs abducens et oculomoteurs, et les champs orthodromiques évoqués par les stimulations vestibulaires ipsi- et contralatérales dans les noyaux vestibulo-

lares et oculomoteurs. Les caractéristiques de ces champs de potentiels sont identiques à celles observées *in vivo*.

Enregistrements intracellulaires

Nous sommes actuellement capables d'identifier sur le cerveau entier isolé *in vitro* : — les neurones vestibulaires secondaires excitateurs et inhibiteurs ; — les neurones vestibulaires de type I et les interneurons inhibiteurs de type II ; — les neurones vestibulaires réguliers (« toniques ») et irréguliers (« phasiques ») ; — les motoneurons des noyaux abducens et oculomoteur.

Nous recherchons comment les différentes classes de neurones vestibulaires médians (type A, B, B + LTS), définies sur tranche par leurs propriétés intrinsèques, se rattachent aux différentes catégories fonctionnelles de neurones vestibulaires individualisées *in vivo*. Nous espérons pouvoir déterminer si à ces catégories fonctionnelles correspondent des propriétés de membrane spécifiques.

Nous recherchons aussi le transmetteur excitateur impliqué dans la transmission entre les neurones vestibulaires primaires et les neurones vestibulaires secondaires. Les neurones vestibulaires secondaires sont identifiés par la stimulation orthodromique du nerf vestibulaire, et le potentiel monosynaptique évoqué est quantifié pendant la perfusion d'un certain nombre d'antagonistes des récepteurs glutaminergiques. Nous procéderons de même pour rechercher le neuromédiateur impliqué dans la transmission entre les neurones vestibulaires secondaires et les motoneurons abducens, et pour identifier le transmetteur libéré par les cellules de Purkinje du flocculus sur les neurones vestibulaires.

4. ÉTUDE DES POTENTIELS ÉVOQUÉS VESTIBULAIRES AU COURS DE NEURECTOMIES VESTIBULAIRES

(C. DE WAELE, P.P. VIDAL. En collaboration avec G. FREYSS et P. TRAN BA HUY, Hôpital Lariboisière, Paris ; J.M. BAUDONNIÈRE et F. JOUEN, CNRS, Hôpital Pitié-Salpêtrière, Paris)

Au contraire de l'étude des potentiels auditifs, celle des potentiels évoqués vestibulaires (PEV) n'est pas encore courante en clinique humaine. Ces derniers peuvent être évoqués soit par des rotations angulaires de forte intensité et de courte durée, soit par des stimulations électriques. 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 ont favorisé l'extension de son utilisation en cas de maladie de Ménière, ou de neurinôme de l'acoustique. En collaboration avec P. TRAN BA HUY (Service d'ORL, Hôpital Lariboisière), J.M. BAUDONNIÈRE, et F. JOUEN (CNRS, URA 654, Pitié-Salpêtrière), notre projet consiste à enregistrer en per-opératoire les

PEV chez ces deux types de patients. Le nerf vestibulaire est stimulé électriquement et les potentiels sont recueillis à l'aide d'électrodes de surface.

L'analyse des PEV induits par une stimulation électrique du nerf permettra de déterminer la localisation des aires corticales où se projette l'information vestibulaire chez l'homme. Le monitoring per-opératoire du nerf vestibulaire a par ailleurs un intérêt évident : il permet de s'assurer que le nerf vestibulaire a bien été sectionné sur toute son épaisseur, et donc de prévenir la survenue des vertiges post-opératoires décrits après neurectomie vestibulaire partielle.

VII. DÉVELOPPEMENT VISUEL ET PROPRIOCEPTION EXTRAOCULAIRE

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

I. ORGANISATION DE LA BOUCLE TRIGÉMINO-CÉRÉBELLO-VESTIBULAIRE

(I. BILLIG et P. BUISSERET. En collaboration avec N. YATIM, C. COMPOINT et C. BUISSERET-DELMAS).

La coordination d'un mouvement et son contrôle sont soumis à la régulation permanente du cervelet. C'est la régulation oculomotrice qui retient particulièrement notre attention. Une des composantes majeures du contrôle du mouvement par le cervelet est l'information transmise à partir des récepteurs musculaires. Nous nous sommes donc posé la question de la participation des récepteurs des muscles extraoculaires. Nous savons que ces récepteurs se projettent dans les parties postérieures des noyaux trigéminaux. Nous avons entrepris, chez le rat, une étude de l'organisation de l'ensemble du système trigémino-cérébelleux. Le résultat est particulièrement intéressant en ce sens que les régions postérieures des noyaux trigéminaux ne projettent que sur le vestibulo-cervelet et sur le lobule VI, connu pour ses afférences visuelles. Nous savons aussi qu'à partir du vestibulo-cervelet et du vermis du lobule VI, par les noyaux profonds cérébelleux et suivant une organisation précise, ces régions se projettent sur les noyaux vestibulaires inférieur, médian et supérieur et que la zone B du lobule VI se projette, elle, directement sur le noyau vestibulaire latéral.

2. ÉTUDE DES CONNEXIONS DES AMAS CELLULAIRES INTERCALÉS ENTRE LES NOYAUX CÉRÉBELLEUX MÉDIAN ET INTERPOSÉ

(P. BUISSERET. En collaboration avec C. BUISSERET-DELMAS, N. YATIM, C. COMPOINT et P. ANGAUT)

Le cortex cérébelleux est constitué de bandes sagittales suivant une organisation très précise. Le nombre de ces bandes s'accroît régulièrement. Récemment une zone intercalée X entre la zone A la plus médiane et la zone B plus latérale a été mise en évidence anatomiquement grâce à son efférence spécifique sur

des amas cellulaires intercalés entre les noyaux cérébelleux médian et interposé. Selon que ces amas seraient des cellules déplacées du noyau médian ou du noyau interposé ou un mélange des deux, l'organisation des boucles olivo-cortico-nucléo-olivaires serait différente. S'ils sont assimilables au noyau médian, la zone X serait dans une boucle fermée identique à celle de la bande A. Si par contre ils appartiennent au noyau interposé, la zone X serait dans une boucle ouverte car ce dernier se projette sur une région olivaire différente de celle du noyau médian. Deux connexions de ces noyaux profonds, normalement très spécifiques, ont été étudiées : la projection nucléo-corticale et la projection nucléo-olivaire. Les résultats montrent de façon concordante que ces amas cellulaires spécifiques de la bande X, doivent être considérés, du point de vue de leur connectivité, comme du noyau interposé. Ceci implique que cette bande X est inscrite dans une boucle ouverte par laquelle l'entrée cérébelleuse d'une bande (A) contrôle celle d'une bande voisine (C). Les conséquences fonctionnelles de cette organisation atypique sont en cours d'évaluation.

3. DÉMONSTRATION DE L'EXISTENCE D'UNE EXTENSION POSTÉRIEURE DE LA ZONE X AUX LOBULES IX ET X DU CERVELET

(P. BUISSET. En collaboration avec N. YATIM, C. COMPOINT, P. ANGAUT et C. BUISSET-DELMAS)

L'existence de la zone X est démontrée anatomiquement des lobules II à VI et physiologiquement comme recevant des afférences du membre antérieur avec des latences très courtes. A la suite d'injections très spécifiques dans les amas cellulaires intercalés entre les noyaux médian et interposé, le marquage rétrogradé des cellules de la bande X a démontré l'existence d'un segment postérieur dans les lobules IX et X. Cette existence a été confirmée par traçage antérograde.)

4. DÉMONSTRATION DE L'EXISTENCE D'UNE PROJECTION PRIMAIRE DIRECTE DES CELLULES GANGLIONNAIRES DU NOYAU MÉSENCÉPHALIQUE DU TRIJUMEAU EXCLUSIVEMENT SUR LA ZONE X DU CORTÈX CÉRÉBELLEUX

(I. BILLIG et P. BUISSET. En collaboration avec N. YATIM, C. COMPOINT et C. BUISSET-DELMAS)

La littérature avait parfois décrit des afférences cérébelleuses primaires en provenance du noyau mésencéphalique du trijumeau. Ce noyau est constitué de cellules ganglionnaires déplacées centralement dont la branche périphérique innerve la région de la face. Lors des très nombreuses expériences de l'étude de l'organisation des connexions trigémino-cérébelleuses (voir plus haut), nous avons observé dans certains cas des neurones de ce noyau mésencéphalique du trijumeau marqués à la suite d'injection du cortex cérébelleux. Une étude comparée précise de ces cas expérimentaux nous a permis d'aboutir à la conclusion

que seule la zone X du vermis cérébelleux reçoit ces afférences directes du noyau mésencéphalique du trijumeau.

5. PLASTICITÉ DES CONNEXIONS INTERHÉMISPHÉRIQUES VISUELLES CHEZ LE CHAT ADULTE

(C. MILLERET, L. WATROBA. En collaboration avec P. BUSER, IDN, Paris VI)

Une étude antérieure avait permis d'établir que le transfert interhémisphérique des messages visuels pouvait être modifié chez le chat adulte sous l'effet d'une occlusion monoculaire associée à une déafférentation partielle du système visuel. Nous avons démontré récemment: (i) l'implication du corps calleux dans ce processus puisque la section de cette commissure supprime tout transfert interhémisphérique; (ii) qu'une semaine postopératoire n'était pas suffisante pour obtenir la modification de ce transfert. Nous éliminons ainsi l'intervention de tout processus à court terme d'adaptation rétinienne à l'obscurité; (iii) en utilisant une approche quantitative, que le processus était au moins partiellement réversible en environ 30 minutes, après exposition de l'œil initialement occlus à la lumière. Nous éliminons ainsi tout processus d'adaptation rétinienne à la lumière qui opère en moins de 10 minutes. Les mécanismes centraux de plasticité impliqués avant et après réouverture de l'œil sont à l'étude.

6. PLASTICITÉ DES CONNEXIONS INTERHÉMISPHÉRIQUES AU COURS DU DÉVELOPPEMENT

a) Chez le chat

(C. MILLERET et J.C. HOUZEL. En collaboration avec G.M. INNOCENTI, Université de Lausanne, Suisse)

Nous avons montré voici quelque temps qu'un strabisme convergent unilatéral induit une semaine après la naissance ou une occlusion monoculaire effectuée au même âge chez un chaton entraînait la stabilisation fonctionnelle de projections callosales exubérantes juvéniles au niveau du cortex visuel à l'âge adulte. L'organisation de ces projections, marquées à l'aide d'un marqueur antérograde (la biocytine) et reconstruites en trois dimensions, est en accord avec les données électrophysiologiques; elle révèle de plus une grande complexité dont le détail reste à préciser.

b) Chez l'homme

(C. MILLERET. En collaboration avec Y. DORDAIN et ROUSSAT, Hôpital du Val-de-Grâce)

Afin de préciser si un strabisme apparaissant précocement chez l'enfant s'accompagne d'une stabilisation de projections exubérantes au niveau du corps cal-

leux à long terme, comme chez le chat, nous avons entrepris une analyse morphométrique de cette commissure en imagerie IRM chez des sujets adultes atteints d'une telle anomalie oculomotrice et les avons comparés à des sujets normaux. Les résultats préliminaires indiquant que l'épaisseur du corps calleux des sujets strabiques est effectivement supérieure à celle des sujets normaux, il semble vraisemblable qu'une telle stabilisation ait lieu chez les deux espèces. Une étude plus approfondie est maintenant entreprise pour confirmer ces résultats et préciser quelle région du corps calleux est anormale.

VIII. FUSEAUX NEUROMUSCULAIRES

(J. PETIT)

Un axone γ statique, comme nous l'avons montré dans un travail précédent, n'innervé pas, dans tous les fuseaux qu'il innervé, un seul type de fibre musculaire intrafusale (fibre à sac b_2 ou fibre à chaîne nucléaire). Par conséquent, lors de mouvements naturels les décharges des terminaisons primaires fusoriales sont vraisemblablement influencées par l'activation simultanée de ces deux types de fibres intrafusales. Nous avons donc comparé les modifications des réponses aux variations de longueur musculaire des terminaisons primaires induites par l'activation simultanée des fibres à sac b_2 et à chaîne, à celles produites par l'activation soit de la fibre à sac b_2 , soit des fibres à chaîne.

Les réponses de terminaisons primaires à des étirements musculaires sinusoïdaux de fréquence croissante (0,5-9 Hz) pendant la stimulation (10, 20 et 30 Hz) d'axones γ statiques uniques, dont la distribution avait été déterminée par la méthode mise au point dans un travail précédent, ont été enregistrées. Les étirements sinusoïdaux, de 0,5 mm d'amplitude, ont été appliqués à trois longueurs musculaires. La coactivation des fibres b_2 et à chaîne, à 20-30 Hz, évoquait une forte augmentation de la décharge des terminaisons primaires, décharge modulée sinusoïdalement par l'étirement musculaire jusqu'à une fréquence de 8-9 Hz. L'activation de la fibre à sac b_2 produisait une moindre augmentation de la décharge dont la modulation était limitée à une fréquence de 3-4 Hz. Par contre l'activation des fibres à chaîne maintenait la décharge de la terminaison primaire à une fréquence proche de celle de la stimulation pendant la phase de raccourcissement musculaire jusqu'à une fréquence de 5-6 Hz.

La comparaison de ces réponses suggère que les terminaisons primaires fusoriales ne peuvent coder les variations de longueur musculaire dans une plage étendue de vitesses que lors de la coactivation des deux types de fibres musculaires intrafusales (fibre à sac b_2 et fibre à chaîne nucléaire).

PUBLICATIONS

Articles dans revues scientifiques

BERTHOZ A., ISRAËL I., GEORGES-FRANÇOIS P., GRASSO R. and TSUZUKU T. Spatial memory of body linear displacement : what is being stored ? *Science*, 1995, 269, 95-97.

BUISSERET P. The influence of extraocular muscle proprioception on vision. *Physiol. Rev.*, 1995, 75, 323-338.

CELICHOWSKI J., EMONET-DÉNAND F., GLADDEN M.H, LAPORTE Y. and PETIT J. Primary and secondary afferent discharges from the same spindle during chain fibre contraction in cat tenuissimus muscle. *Exper. Physiol.* 1994, 79, 691-704.

CORNILLEAU-PÉRÈS V. and DROULEZ J. The visual perception of three-dimensional shape from self-motion and object-motion. *Vision Res.*, 1994, 34, 2331-2336.

DE WAELE C., MÜHLEHALER M. and VIDAL P.P. Neurochemistry of the central vestibular pathways. *Brain Res. Rev.*, 1995, 20, 24-46.

DIJKSTRA T.M.H., CORNILLEAU-PÉRÈS V., GIELEN C.C.A.M. and DROULEZ J. Perception of 3D shape from ego- and object-motion: comparison between small and large field stimuli. *Vision Res.*, 1995, 35, 453-462.

GLASAUER S., AMORIM M.A. and BERTHOZ A. Goal-directed linear locomotion in normal and labyrinthine-defective subjects. *Exper. Brain Res.* 1994, 98, 323-335.

GRAF W., DE WAELE C. and VIDAL P.P. Functional anatomy of the head-neck movement system of quadrupedal and bipedal Mammals. *J. Anat.*, 1995, 186, 55-74.

GRAF W., DE WAELE C., VIDAL P.P., WANG D.H. and EVINGER C. The orientation of the cervical vertebral column in unrestrained awake animals. II. Movement strategies. *Brain Behav. Evol.*, 1995, 45, 209-231.

ISRAËL I., SIEVERING D and KOENIG E. Self-rotation estimate about the vertical axis. *Acta Otolaryngol. (Stockh.)*, 1995, 115, 3-8.

JUNG M., WIENER S.I. and McNAUGHTON B.L. Comparisons of spatial firing characteristics of units in dorsal and ventral hippocampus of the rat. *J. Neurosci.* 1994, 14, 7347-7356.

KORSHUNOV, V. Miniature microdrive for extracellular recording of neuronal activity in freely moving animals. *J. Neurosci. Meth.* 1995, 57, 77-80.

LAPEYRE P.N.M. and DE WAELE C. Glycinergic inhibition of spontaneously active guinea-pig medial vestibular nucleus neurons in vitro. *Neurosci. Lett.*, 1995, 188, 155-158.

LEONE G., PATINEL J. et MILGRAM M. Détection des symétries par réseaux de neurones formels : utilisation de représentations internes dans l'apprentissage. *Intellectica*, 1994, 19, 217-252.

LEONE G., LIPSHITS M., MCINTYRE J. and GURFINKEL V. Independence of bilateral symmetry detection from a gravitational reference frame. *Spatial Vision* (Special issue on the Perception of Symmetry : part 2) 1995, 9, 127-137.

MCINTYRE J., GURFINKEL V., LIPSHITS M.I., DROULEZ J. and GURFINKEL V.S. Measurements of human force control during a constrained arm motion using a force-actuated joystick. *J. Neurophysiol.* 1995, 73, 1201-1222.

MILLERET C. Visual callosal connections and strabismus. *Behav. Brain Res.* 1994, 64, 85-95.

OLIVIER E., KITAMA T. and GRANTYN A. Anatomical evidence for ipsilateral collicular projections to the spinal cord in the cat. *Exp. Brain Res.*, 1994, 100, 160-164.

OLIVIER E., GRANTYN A., KITAMA T. and BERTHOZ A. Post-spike facilitation of neck EMG by cat tectoreticulospinal neurones during orienting movements. *J. Physiol. (London)*, 1995, 482, 455-466.

O'MARA S.M., ROLLS E.T., BERTHOZ A. and KESNER R.P. Neurons responding to whole body motion in the primate hippocampus. *J. Neurosci.* 1994, 14, 6511-6523.

PETIT J., DAVIES P. and SCOTT J.J.A. Static sensitivity of tendon organs to tetanic contraction of in-series motor units in feline peroneus tertius muscle. *J. Physiol. (Lond.)* 1994, 481, 177-184.

PETIT L., TZOURIO N., ORSSAUD C., PIETRZYK U., BERTHOZ, A. and MAZOYER, B. Functional neuroanatomy of the human visual fixation. *Eur. J. Neurosci.* 1995, 7, 169-174.

SIRIGU A., COHEN L., DUHAMEL J.R., PILLON B., DUBOIS B. and AGID Y. A selective impairment of hand posture for object use in limb apraxia. *Cortex*, 1995, 1, 41-56.

VIBERT N., SERAFIN M., VIDAL P.-P. and MÜHLETHALER M. Effects of baclofen on medial vestibular nucleus neurones in guinea-pig brainstem slices. *Neurosci. Lett.*, 1995, 183, 193-197.

VIBERT N., SERAFIN M., CRAMBES O., VIDAL P.P. and MÜHLETHALER M. Dopaminergic agonists have both presynaptic and postsynaptic effects on guinea-pig's medial vestibular nucleus neurones. *Eur. J. Neurosci.*, 1995, 7, 555-562.

VIBERT N., SERAFIN M., VIDAL P.P. and MÜHLETHALER M. Direct and indirect effects of muscimol on medial vestibular nucleus neurones in guinea-pig brainstem slices. *Exp. Brain Res.*, 1995, 104, 351-356.

Co-édition d'ouvrages collectifs

DELGADO-GARCIA J.M., GODAUX E. and VIDAL P.P. (eds). *Information Processing Underlying Gaze Control*, Pergamon Press, New York-Oxford, 1994, 460 pages.

Chapitres dans des ouvrages collectifs

BERTHOZ A. and VIDAL P.P. Oscillations in the control of eye and head movements. Are they due in part to supra-brainstem synchronising oscillations ?, dans : « *Temporal Coding in the Brain* », G. Buzsaki *et al.* (eds), Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, 1994, pp. 185-203.

EGGERT T., KAPOULA and BUCCI M.P. Fast disconjugate adaptations of saccades: dependency on stimulus characteristics, dans : *Eye Movement Research : Mechanisms, Processes and Applications* J. Findlay, R.W. Kentridge & R. Walker (eds.) Elsevier Science Publisher, 1995, pp. 189-199.

GRAF W. and BAKER, R. Postural control and compensatory eye movements in flatfish. In : *Advances in Fish biology*, vol. 1, H.R. Singh (eds), Hindustan Publishing Cooperation, Delhi, 1994, pp. 233-245.

GRAF W., DE WAELE C. and VIDAL P.P. Biomechanics, movement strategies and the evolution of the head-neck system in Mammals, dans : « *Information Processing Underlying Gaze Control* », J.M. Delgado Garcia *et al.* (eds), Pergamon Press, New York, 1994, pp. 415-427.

ISRAEL I and BERTHOZ, A. Saccades toward externally or internally acquired memorized locations, dans : *Visual and oculomotor functions: Advances in eye-movement research*. d'Ydewalle G & Van Rensbergen J. (eds) Elsevier Science B.V. North-Holland, 1994, pp. 31-43.

ISRAËL I., BRONSTEIN A.M., KANAYAMA R., FALDON M., GRESTY M.A. and BERTHOZ A. Visual and vestibular factors influencing accuracy during vestibular « navigation », dans *Vestibular and neural front*. Taguchi K, Igarashi M & Mori S. (Eds) Elsevier Science B.V. Amsterdam, 1994, pp. 521-524.

KAPOULA Z., EGGERT T. and BUCCI M.P. Disconjugate post-saccadic eye drift control in normal humans, dans : *Contemporary ocular motor and vestibular research: A tribute to David A. Robinson* A. Fuchs A., Brandt T., Büttner U. and Zee D. (eds), Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 1994, pp. 106-133.

MILLERET C. Physiopathogénie de l'amblyopie. *Encyclopédie Médico-chirurgicale* (Paris), *Traité d'Ophtalmologie*, 1994, 21-595-A-05.

ORSSAUD C., PETIT L., TZOURIO N., LANG W., MAZOYER B. and BERTHOZ A. Positron emission tomographic studies of saccadic eye movements in healthy humans, dans « *Information Processing Underlying Gaze Control* », J.M. Delgado-Garcia *et al.* (eds), Pergamon Press, New York-Oxford, 1994, pp. 175-186.

PETTIT L., ORSSAUD C., LANG W., PIETRZYK U., HÖLLINGER P., TZOURIO N., RAYNAUD L., MAZOYER B. and BERTHOZ A. PET activations of voluntary, memorized and imagined saccades, Dans « Contemporary ocular motor and vestibular research: a tribute to David A. Robinson », Fuch, A.F., Brandt T., Büttner U., Zee D. (eds), Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 1994, pp. 231-233.

RON S., BERTHOZ A. and GUR S. Eye-head coordination can be coupled or dissociated: Contemporary ocular motor and vestibular research: A tribute to David A. Robinson A. Fuchs A., Brandt T., Büttner U. and Zee D. (eds), Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 1994.

SERAFIN M., MÜHLETHALER M. and VIDAL P.P. Second-order type I medial vestibular neurones in the head-fixed guinea-pig during alertness and following adaptation, dans : « Information Processing Underlying Gaze Control », J.M. Delgado-Garcia *et al.* (eds), Pergamon Press, New York-Oxford, 1994, pp. 175-186.

VIBERT N., SERAFIN M., VIDAL P.P. and MÜHLETHALER M. Pharmacological properties of medial vestibular neurones in the guinea pig in vitro, dans : « Information Processing Underlying Gaze Control », J.M. Delgado-Garcia *et al.* (eds), Pergamon Press, New York-Oxford, 1994, pp. 159-173.

Communications dans des congrès

BABALIAN A., VIBERT N., SERAFIN M., MÜHLETHALER M. and VIDAL P.P. Electrophysiologie des neurones du noyau vestibulaire médian sur une préparation de cerveau entier isolé de cobaye maintenu in vitro. Abstract n° C 34 du 2^e Colloque de la Société des Neurosciences, Lyon, mai 1995.

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

BILLIG I., YATIM N., COMPOINT C., BUISSERET P. and BUISSERET-DELMAS C. Trigemino-cerebellar and trigemino-olivary projections in the rat. Europ. J. Neurosci., 1995, S7, 222.

BUISSERET P., BUISSERET-DELMAS C., YATIM N. and BILLIG I. The oculomotor afferents in the trigemino-cerebellar pathways: an overview. Perception, 1993, S22 : 18a (Abstract).

BUISSERET I., BILLIG N., YATIM N., COMPOINT C. et BUISSERET-DELMAS C. Afférences oculomotrices et cervelet. Arch. Int. Physiol. Biochem., 1994, 102 A66.

CAMPOS-TORRES A., OBADIA S., VIDAL P.P. and DE WAELE C. Réaction macrogliale induite dans les noyaux vestibulaires de rat après labyrinthectomie et neurectomie vestibulaire unilatérale. Abstract n° A 53 du 2^e Colloque de la Société des Neurosciences, Lyon, mai 1995.

DUHAMEL J.R. The analysis of visual space by the posterior parietal cortex of the macaque monkey. Europ. J. Neurosci. 1995, 7 (Suppl. 108.03) 183.

EGGERT T. et KAPOULA Z. Fast induced saccade amplitude inequality : is it position specific ? Binocular Oculomotor Coordination and Plasticity, Santorin, Grèce, octobre, 1994.

ESCUADERO M., VIDAL P.P. and BERTHOZ A. Sensorial conflict between vestibulo-ocular and cervico-ocular reflexes. *Europ. J. Neurosci.* 1995, 7 (Suppl. 125.14) 226.

GAVRILOV V., WIENER S. and BERTHOZ A. The properties of hippocampal neurons observed during passive displacement of rats on a mobile robot. *Eur. J. Neurosci.* 1994, S7, 137.

GAVRILOV V., WIENER S., TRULLIER O. et BERTHOZ A. Enregistrements hippocampiques chez le rat éveillé et immobilisé pendant des déplacements et rotations passifs sur un robot. Colloque de la Société des Neurosciences, Lyon, mai 1995.

GEORGES-FRANÇOIS P., GRASSO R., ISRAËL I., TSUZUKU T. and BERTHOZ A. (1994) Contribution des otolithes à la reproduction d'un déplacement linéaire. *CogniSeine 94*, Paris, 6 juin 1994.

GEORGES-FRANÇOIS P., TSUZUKU T., ISRAËL I. and BERTHOZ A. (1994) Contribution of the otoliths to the reproduction of linear displacement. 17th Ann. Meeting of the European Association, septembre 1994, Vienna, Austria. (*Eur. J. Neurosci.*)

GLASAUER S. Spatial orientation during locomotion following space flight. 11^e symposium IAAA « L'Homme dans l'espace », Toulouse, 27-31 mars 1995.

GLASAUER S. and ISRAËL I. (1994) Otolithic thresholds influence the perception of passive linear displacement. 18th Barany Society Meeting, Uppsala, Sweden, June 6-8 1994.

GRANTYN A., OLIVIER E. AND BERTHOZ A. Neuronal correlates of slow corrective eye movements in the cat. Symposium « Binocular Oculomotor Coordination and Plasticity », Santorin, Grèce, octobre 1994.

HANNETON S. Manual control of dynamical systems : contribution of haptic and predictive cues. Conférence sur Neurosciences - Robotics, Multisensory Control of Movement, CNRS, Campus Michel-Ange, Paris, 16 juin 1995

HOUZEL J.C. and MILLERET C. Early unilateral enucleation induces functional visual callosal transfer to cortical areas 17 in the cat. *Europ. J. Neurosci.* 1995, 7 (Suppl. 26.05) 45.

ISRAËL I. Linear path integration : what is being integrated ? Workshop on Neurology of Human Spatial Orientation. Ibiza, May 15-19th 1995.

ISRAËL I., GEORGES-FRANÇOIS P. and BERTHOZ A. Self-controlled reproduction of linear passive displacement. MUCOM Symposium and Review ; Brussels, June 12-14, 1994.

ISRAËL I., GEORGES-FRANÇOIS P., TSUZUKU T. and BERTHOZ A. Otoliths contribution to self-driven reproduction of passive linear motion. 24th Annual Meeting of the Society for Neuroscience, November 1994, Miami, USA. Soc. Neurosci. Abstr.

ISRAËL I., BRONSTEIN A.M., KANAYAMA R., GREY M.A. and BERTHOZ A. Visuo-vestibular factors influencing vestibular navigation. XIIth Intern. Symposium on Posture and Gait, Matsumoto, Japan, 3-7 October 1994.

ISRAËL I., PIERROT-DESEILLIGNY C., RIVAUD S. and BERTHOZ A. Parietal areas involved in visual and vestibular memory guided saccade tasks. Parietal Lobe Contributions to Orientation in 3D-Space. Workshop at the Department of Neurology, Tübingen, May 25-28, 1995.

ISRAËL I., RIVAUD S., PIERROT-DESEILLIGNY C. et BERTHOZ A. Voies corticales des saccades de mémoire visuelle ou vestibulaire. *Cogniscience* 94, Paris, 6 juin 1994.

JUNG M., WIENER S.I., MOORE K., KIPEN S. and MCNAUGHTON B.L. Variations in place-specific firing of hippocampal neurons along the septo-temporal axis. Soc. Neurosci. Abstr. 1994, 20, 1206.

KAPOULA Z. and EGGERT T. Cross-axis disconjugate oculomotor plasticity. *Europ. Neurosci. Abstr.* 1994, 7.

KAPOULA Z. and EGGERT T. Orthogonal disconjugate adaptive control of the saccadic system. Symposium « Binocular Oculomotor Coordination and Plasticity », Santorin, Grèce, octobre, 1994.

KAPOULA Z. et EGGERT, T. Inégalité des saccades des deux yeux induite par des stimuli visuels: spécificité de position. Colloque de la Société des Neurosciences, Lyon, mai 1995.

KITAMA T., GRANTYN A. and BERTHOZ A. « Eye-Neck » reticular neurons control orienting gaze shifts but not gaze-stabilizing vestibular reflexes. Soc. Neurosci. Abstr. 1994, 20, 1398.

KORSHUNOV V.A., WIENER S.I., KORSHUNOVA T.A. and BERTHOZ A. Non-spatial behavioral correlates of CA1 hippocampal complex spike cells in rats performing a spatial navigation task. Soc. Neurosci. Abstr. 1994, 20, 804.

LA MOURET I., CORNILLEAU-PÈRES V. and DROULEZ J. Solving the Aperture Problem in a 3D context. Abst. ECVP. 2^e Colloque de la Société Française des Neurosciences. 1995, 293.

LÉONE G. Influence of non visual cues at different level of visual information processing: the effect of prolonged weightlessness. 11^e symposium IAAA « L'Homme dans l'espace », Toulouse, 27-31 mars 1995.

LÉONE G., LIPSHITS M., GURFINKEL V. and DUHAMEL J.-R. Influence of non-visual cues on bilateral symmetry detection. Soc. Neurosci. Abstr., 1994.

LÉONE G., DE SCHONEN S. and LIPSHITS M. Is a vertical orientation of axis of symmetry always salient for human visual system ? Soc. Neurosci. Abstr., 1995.

MARTIN J.C. et HANNETON S. Interactions modales : cadre théorique et exemple en téléopération. 2^e Colloque de la Société Française des Neurosciences. (Résumé) 1995, 34.

MONCHOUX F., THELLIER F., BAGIANA F., CLEMENT G. and BARER A. Human physiological model during extra-vehicular activities. 5th European Symposium on Space and Environmental Control Systems, Friedrichscharfen (Allemagne), juin 1994.

PETIT L., TZOURIO N., ORSSAUD C., MAZOYER B. and BERTHOZ A. Human functional anatomy of the fixation of a remembered visual target. Soc. Neurosci. Abstr. 1994, 20, 233.

PETIT L., TZOURIO N., MELLET E., CRIVELLO F., LAURIER L., BERTHOZ A. and MAZOYER B. PET activation of the superior parietal lobules during the execution of a prelearned saccades sequence. Human Brain Map, 1995, Suppl. 1, 413.

POZZO T., EVRARD C. and BERTHOZ A. Coordination between posture and movement during whole body reaching. Europ. J. Neurosci. 1995, 7 (Suppl., n° 67.20), 123.

SERAFIN M., BERNARD P., DE WAELE, MÜHLETHALER M. et VIDAL P.-P. Activité des neurones secondaires de type I du noyau vestibulaire médian chez le cobaye tête-fixe pendant le réflexe vestibulo-oculaire après adaptation, et pendant le sommeil paradoxal. Colloque de la Société des Neurosciences, Lyon 14-18 mai 1995.

TSUZUKU T., ISRAËL I., GEORGES-FRANÇOIS P., GRASSO R. and BERTHOZ A. Reproduction active d'un transport linéaire passif. Colloque de la Société des Neurosciences, Lyon 14-18 mai 1995.

VIBERT N., SERAFIN M., VIDAL P.P. and MÜHLETHALER M. Effects of serotonin, noradrenaline and substance P on medial vestibular nucleus neurones in brainstem slices. Eur. J. Neurosci., 1994, Suppl. 7, 219.

VIDAL P.P., DE WAELE C., BAUDONNIÈRE P.M., JOUEN F. and TRAN BA HUY P. Vestibular evoked responses before and after unilateral vestibular deafferentation in man.

VIDAL P.P., SERAFIN M. and BERNARD P. Activity of second-order medial vestibular nuclei neurones in head-fixed guinea pig during alertness, REM sleep, and adaptation. « Sensory Interactions in Posture and Movement Control », Satellite Workshop to the 17th Meeting of the ENA, Smolenice (abstract), 1994.

WIENER S.I., GAVRILOV V., KORSHUNOV V., KORSHUNOVA T. et BERTHOZ A. Représentation spatiale et non spatiale au niveau de l'hippocampe et du striatum. CogniSeine, Paris, CNRS, 1994.

WIENER S.I., KORSHUNOV V., KORSHUNOVA T. and BERTHOZA. Neurones de l'aire CA1 de l'hippocampe ayant des décharges corrélées avec la performance de chacune des étapes de la séquence de la tâche chez le rat libre de ses mouvements. 2^e Colloque de la Société des Neurosciences, Lyon, 17 mai 1995, pp. 287-288.

YATIM N., BUISSERET-DELMAS C., BUISSERET P., COMPOINT C. and ANGAUT P. Cortical and olivary projections of the nucleus medialis - nucleus interpositus interface in the cerebellum of the rat. *Europ. J. Neurosci.* 1995, 7, 221.

Conférences sur invitation

BERTHOZ A. Interactions visuo-vestibulaires : implications cliniques. Journées intern. de Neuro-Ophthalmologie, Paris, 3-4 juin 1994.

BERTHOZ A. La géométrie euclidienne a-t-elle des fondements dans l'organisation des systèmes sensoriels et moteurs ? « Rationalité logique et Intuition géométrique », ENS, Paris, 9-10 juin 1994.

BERTHOZ A. Vestibular contribution to cortical mechanisms of spatial cognition. *Brain and Cognitive Sciences*, MIT, USA, 1 July 1994.

BERTHOZ A. Quelques aspects des mécanismes neuronaux impliqués dans la représentation mentale du mouvement et de l'espace. Journée de l'institut de Biologie du Collège de France, Paris, 25 novembre 1994.

BERTHOZ A. Explorations fonctionnelles. Journée biomédicale, Département Sciences de la Vie du CNRS, CNRS, 14 octobre 1994.

BERTHOZ A. Decision in the perception and control of movement. Colloques Médecine et Recherche - Fondation IPSEN « Neurobiologie de la prise de décision », Paris, 1994.

BERTHOZ A. Représentation de l'espace. 1994. 3^e journée scientifique Cogni-Seine 94 - Programme interdisciplinaire de recherche Cognisciences, CNRS, juin 1994.

BERTHOZ A. Bases neuronales du contrôle des mouvements du regard. 1995. Congrès d'Optométrie, Paris, janvier 1995.

BERTHOZ A. Parietal lobe contributions to visually-guided motor behavior., Parietal Lobe Contributions to Orientation in 3D-Space. Workshop at the Department of Neurology, Tübingen, May 25-28, 1995.

BERTHOZ A. Orientation spatiale et locomotion : aspects normaux et pathologiques. Conférence Jacques Monod, Aussois, mai 1995.

BRAAK L, CLEMENT G. and ARENALES O. Analytical definition and proposed concepts for the manned infrastructures of a lunar outpost. 11th IAA Man-in-Space Symposium, Toulouse (France), avril 1995.

BUISSERET P. Regarder pour apprendre à voir. Université d'été « Neurosciences et Psychomotricité », juillet 1994.

BUISSERET P. Bases physiologiques de la proprioception musculaire. Association française de Strabologie, novembre 1984.

BUISSERET P. Développement visuel : rôle des expériences visuelle et motrice. Groupe d'étude des maladies oculaires (GEMO), Centre M.S.D. Chibret, mai 1995.

BUISSERET P. Développement visuel et multisensorialité. XXVI^{es} journées d'étude et de formation de l'Association des Psychologues spécialisés pour handicapés de la vue, 17 juin 1995.

CLEMENT G. Neurosensory, motor and postural changes during and after spaceflight. International Space University, Barcelone (Espagne), juillet 1994.

CLEMENT G. Microgravity life sciences investigators' guide. International Space University, Barcelone (Espagne), août 1994.

CLEMENT G. Microgravity vestibular investigations aboard Spacelab and Mir. International Space University, Barcelone (Espagne), août 1994.

CLEMENT G. Life sciences issues of Extra-Vehicular Activity. International Space University, Barcelone (Espagne), août 1994.

CLEMENT G. Lessons learned in telemedicine by using a remotely controlled echocardiograph. International Space University, Barcelone (Espagne), août 1994.

CLEMENT G. « Adaptation to Linear Acceleration in Space ». NASA NeuroLab Investigator Working Group Meeting 2, Cap Canaveral (USA), février 1995.

CLEMENT G. « Problèmes d'orientation en milieu aéronautique et spatial ». Equipe de France de Voltige Aérienne, CREPS Toulouse (France), mars 1995.

CORNILLEAU-PÉRÈS V. Perception visuelle des formes 3D. Colloque « Perception 3D et Technologie », APTEP, novembre 1994.

CORNILLEAU-PÉRÈS V. and DROULEZ J. Coopération entre mouvement et disparité binoculaire dans la perception des formes. 1994. Journée du Réseau Cogniscience, juin 1994.

CORNILLEAU-PÉRÈS V. and DROULEZ J. Atelier Segmentation et Fusion. Journée du Réseau Cogniscience, juin 1994.

DROULEZ J. Le concept de mémoire dynamique dans le contrôle des mouvements du regard. 1995. Séminaire du Collège de France, chaire de Physiologie de la Perception et de l'Action, janvier 1995.

DROULEZ J. La prédiction dans le contrôle moteur, Université de Nancy, février 1995.

DROULEZ J. Visual perception of 3-D shapes from object motions or self-motion. *Neurosciences - Robotics, Multisensory Control of Movement*, CNRS, Campus Michel-Ange, Paris, 16 juin 1995.

DROULEZ J. Champs mnémoniques et transformations sensori-motrices. 1995. Atelier « Du mouvement au contrôle postural », Université Pierre et Marie Curie, mars 1995.

DROULEZ J., MARIN E. and CORNILLEAU-PÉRÈS V. Application of the coherence scheme to the segmentation of moving scenes. *MUCOM Symposium & Review*, Bruxelles, 12-13 juin 1994.

HANNETON S. Manual control of dynamic systems : contributions of haptic and predictive cues. *Neurosciences - Robotics, Multisensory Control of Movement*, CNRS, Campus Michel-Ange, Paris, 16 juin 1995.

ISRAËL I. Self-controlled reproduction of linear passive displacement, 1994. *MUCOM symposium and Review*, Brussels, June 12-14, 1994.

ISRAËL I. Estimation of passively travelled distances. 1994. *European Summer School on Cognitive Neuroscience*, Nijmegen, June 24 to July 4, 1994.

ISRAËL I. Voies corticales des saccades de mémoire visuelle ou vestibulaire. *Cogniseine 94*, Paris, 6 juin 1994.

MILLERET C. Connexions interhémisphériques et strabisme. *Association Française de Strabologie*, Strasbourg, 1994.

MILLERET C. La physiopathologie de l'amblyopie strabique. *XI^e Congrès international de strabologie*, Lisbonne (Portugal), juin 1995.

MILLERET C. Les effets connus du strabisme sur les connexions interhémisphériques. *XI^e Congrès international de strabologie*, Lisbonne (Portugal), juin 1995.

THELLIER F., MONCHOUX F., BONIN J.L. and CLÉMENT G. Model of physiological responses during spatial extra-vehicular activity. *6th International Conference on Environmental Ergonomics*, Montabello, Québec (Canada), septembre 1994.

VIDAL P.P. Service de Neurologie (P^r Clanet), CHU de Purpan, Toulouse, mars 1994.

VIDAL P.P. *XVIII^e Symposium de la Société d'Oto-Neurologie de Langue Française*, Nancy, mai 1994.

VIDAL P.P. « Sensory Interactions in Posture and Movement Control », *Satellite Workshop to the 17th Meeting of the ENA*, Smolenice, septembre 1994.

VIDAL P.P. Séminaire de prospective sur le Développement du Système Nerveux Central en Microgravité organisé par le CNES, Banyuls, décembre 1994.

VIDAL, P.P. Unité de Neurophysiologie et de Neurochimie (dir. P^r M. Jouvet), Lyon, décembre 1994.

VIDAL P.P. Journées d'Etudes Internationales du CDI, Paris, mars 1995.

VIDAL P.P. Conférence Jacques Monod (Organisateurs : H. Forssberg et J. Massion), Aussois, Co-président de la session « Tronc Cérébral et Moelle Epinière », avril 1995.

VIDAL P.P. New Directions in Vestibular Research (Organisateurs : S.M. Highstein, B. Cohen and J.A. Büttner-Ennever), New York, juin 1995.

WIENER S. Représentations spatiales et non spatiales au niveau de l'hippocampe.

— Institut des Neurosciences, Université Paris VI, Jussieu, Paris, 3 juin 1994.

— Laboratoire de Vision et Motricité INSERM U94, Bron, 14 juin 1994.

— CNRS Laboratoire de Cerveau et Cognition, Toulouse, 17 juin 1994.

— CNRS Laboratoire des Neurosciences Fonctionnelles (Groupe mémoire spatiale), Marseille, 21 juin 1994.

— Département de Psychologie Expérimentale, Université d'Oxford, Oxford, Angleterre, 7 novembre 1994.

— REARE-INSERM URA 1199, Univ. Paris VI, Jussieu, Paris, 8 décembre 1994.

— CNRS URA 1939, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 20 février 1995.

WIENER S.I. Hippocampal neuronal activity related to self-displacement and rotation. Conférence sur Neurosciences - Robotics, Multisensory Control of Movement, CNRS, campus Michel-Ange, Paris, 16 juin 1995.

WIENER S. « Possible vestibular contributions to self-movement correlated hippocampal neural activity ». New York Acad. Sci., Rockefeller Université, New York, USA, 26 juin 1995.

Organisation de réunions

KAPOULA Z. Organisatrice d'une Conférence Internationale, « Binocular oculomotor coordination and plasticity : implications for strabismus », 60 participants, Santorin, Grèce, 12-14 octobre 1994. Financement par la CEE, Directeurat XII.

TROTTER Y., BURNOD Y. and CORNILLEAU-PÉRÈS V. Neurosciences - Robotics : Multisensory control of Movement. Paris, CNRS, Campus Michel-Ange, juin 1995 (80 participants).

Enseignement

BERTHOZ, A.

— DEA Sciences cognitives - EHESS - Paris VI - Ecole Polytechnique.

— DEA Neurosciences - Paris VI.

— Maîtrise de Physiologie - Pitié Salpêtrière.

BUISSERET P.

— DEA de psychologie des processus cognitifs Paris V et VIII, module « Neurosciences » (20 h).

— DEA de Neurosciences Paris VI, module « Vision chez les Mammifères » (10 h).

CLÉMENT G.

— ISU (International Space University), Département des Sciences de la Vie, Session d'Eté 1994 à Barcelone (Espagne). Préparation et coordination du Curriculum du département (6 lectures plénières, 16 conférences, 15 sessions de travaux dirigés).

CORNILLEAU-PÉRÈS V.

— DEA Sciences cognitives - EHESS - Paris VI - Ecole Polytechnique.

DROULEZ J.

— DEA Sciences cognitives - EHESS - Paris VI - Ecole Polytechnique.

HANNETON, S. Assistant-Moniteur Normalien, chargé de travaux pratiques et travaux dirigés de Chimie à l'Université de Marne-la-Vallée.

MILLERET C.

— Hôpital Necker-Enfants malades : cours de 2^e année d'orthopsie (2 h).

— Université PVI : Cours de Maîtrise. Module de Neurosciences des Systèmes Intégrés « Mécanismes neurobiologiques de la perception visuelle » (12 h).

VIDAL P.P.

— Le Système Vestibulaire. DEA de Neurosciences de Paris 6 (10 h).

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

VIBERT N.

— Université Paris 7, DEUG SNV 2. Travaux Pratiques du Module de Physiologie Animale de seconde année (60 h).

Participation à l'organisation de la recherche et à la recherche clinique

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 (MUCOM-Esprit Basic Research).

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

- Membre du Conseil Scientifique du Programme Cognisciences du CNRS.
- Membre du Conseil d'Etablissement du Collège de France.
- Membre du Groupe de travail ministériel (MSER) pour l'Evaluation de la Recherche Spatiale, décembre 1994-mars 1995.
- 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.

- Attachée au Service ORL de l'hôpital Lariboisière (Paris).

KAPOULA Z.

- Coordinatrice scientifique du contrat de jumelage Science intitulé « Oculomotor plasticity in relation to binocular vision and strabismus ». Organisme : CEE, Commission XII, Science Research and Development.

MILLERET C.

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

VIDAL P.P.

- Membre fondateur et membre du comité de pilotage de l' « European Biological Research Association ».

Activités de diffusion « Grand Public »

- BERTHOZ A. Réalisateur d'un film - Production Vidéoscope - Université de Nancy - Collège de France, « L'homme qui bouge » (52 min.).

THÈSES ET DIPLÔMES

- BEN HAMED, S. DEA Neurosciences, Université Paris VI, Juin 1995.
- CAMPOS-TORRES, A. DEA Neurosciences, Université Paris VI, Juin 1995.
- KERLIRZIN, Y. DEA Biomécanique - Université Paris-Sud, Orsay, Juin 1995.

GOB, N. DEA Sciences cognitives. Université Paris VI - EHESS, Juin 1995.

LOBEL, E. DEA Sciences cognitives. Université Paris VI - EHESS, Juin 1995.

TRULLIER, O. DEA Robotique. École Polytechnique, Juillet 1995.

PETIT L. Anatomie fonctionnelle de la saccade oculaire horizontale chez l'homme sain par tomographie par émission de positons. Thèse de l'Université Paris VI, 1995.

VIBERT N. Etude de quelques propriétés physiologiques et pharmacologiques des neurones du noyau vestibulaire médian chez le cobaye. Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6 (Pierre et Marie Curie), Spécialité « Neurosciences », Décembre 1994.

KAPOULA Z. Le contrôle cognitif, perceptif, volontaire et adaptatif de la saccade oculaire. Diplôme d'Habilitation à diriger des recherches, Université Paris VI, 14 février 1995.

WIENER S.J. Bases neuronales de la représentation de l'espace. Habilitation à diriger des recherches, Université Paris VI, 31 mai 1995.

DISTINCTIONS

BUISSERET P.

— Prix L. Lallemand de l'Académie des Sciences 1994.

EHRETTE M.

— Médaille de Cristal du CNRS, 1994.