

Un nouveau rôle pour le thalamus ?

Hormis l'olfaction, toutes les informations sensorielles (c'est-à-dire la vue, l'ouïe, le goût et le toucher) transitent par le thalamus avant de parvenir aux aires néocorticales du cerveau (*figure 1*). De façon générale, les noyaux thalamiques sont considérés comme des structures « relais » qui transmettent l'information périphérique vers le cortex où ont lieu les opérations complexes menant à la reconnaissance et à l'interprétation des stimulus sensoriels. Ainsi, le thalamus est en quelque sorte la porte d'entrée des voies sensorielles vers le cortex, porte dont l'ouverture dépend du degré de vigilance de l'animal. Cette image conventionnelle du thalamus est de plus en plus remise en question [1]. La première indication que cette région du cerveau jouerait un rôle qui dépasse celui d'un strict relais repose sur l'organisation anatomique des voies nerveuses. La relation entre le thalamus et le cortex est telle que les régions corticales qui reçoivent des signaux des noyaux thalamiques se projettent à leur tour vers ces mêmes noyaux (*figure 1*). Il existe donc des connexions réciproques, sous forme de boucles thalamo-cortico-thalamiques, liant intimement l'activité des neurones du néocortex et du thalamus. Dès lors, ce dernier doit-il être considéré comme un maillon d'une voie strictement ascendante ou plutôt comme un partenaire actif du cortex dans le traitement de l'information ?

Les neurones du thalamus peuvent-ils réaliser des opérations complexes ?

Au cours des dernières années, plusieurs travaux d'ordre théorique [2, 3] ont suggéré que le thalamus est impliqué de façon dynamique, via les

boucles thalamo-corticales, dans l'analyse complexe des signaux sensoriels, analyse jusqu'à présent associée uniquement au cortex. Qu'est-ce qu'une opération complexe pour un neurone ? Prenons l'exemple des cellules nerveuses du système visuel et de leur capacité de coder – c'est-à-dire de refléter dans leur activité – la direction du mouvement d'un objet [4]. Chez les mammifères supérieurs, la plupart des neurones visuels corticaux peuvent déterminer la direction du déplacement d'un stimulus

simple, comme l'un des réseaux de barres représenté sur la *figure 2A*. Que se passe-t-il si l'on présente maintenant un stimulus plus complexe (*figure 2B*) ? Ce dernier, qui a l'apparence d'un motif quadrillé, est constitué de deux réseaux identiques superposés qui diffèrent par leur axe d'orientation. Au niveau perceptif, un observateur humain verra le motif quadrillé se déplacer vers le bas, dans une seule direction correspondant aux contraintes imposées par le mouvement des deux composantes du stimulus.

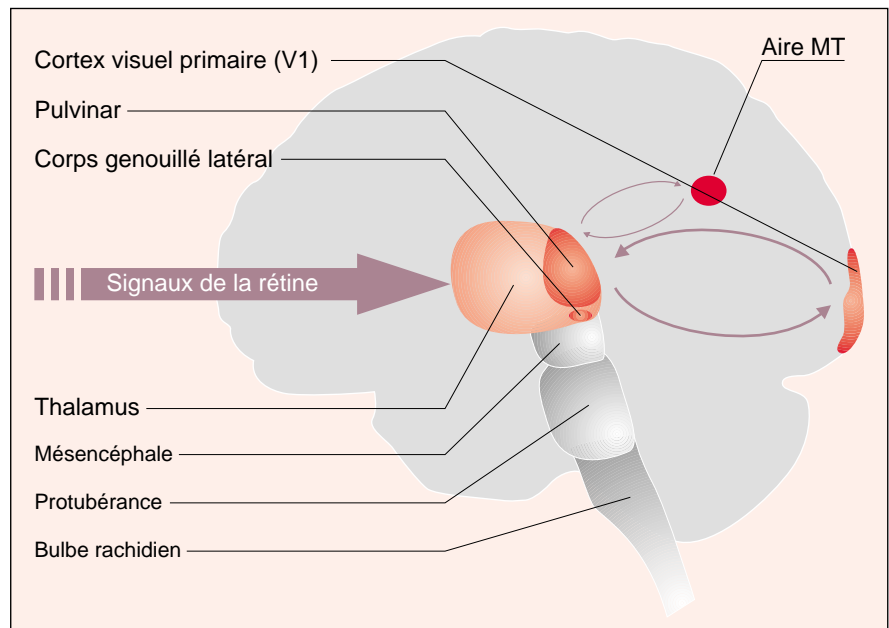


Figure 1. **Représentation schématique des hémisphères cérébraux illustrant la position du thalamus et de ses deux noyaux visuels principaux, le corps genouillé latéral et le pulvinar.** Les informations captées par la rétine de l'œil parviennent (via le nerf optique et le tractus optique) au corps genouillé latéral et, dans une moindre mesure, au pulvinar. Ces signaux sont alors transmis au cortex visuel primaire (V1) et aux aires corticales extrastrées qui, à leur tour, se projettent sur ces mêmes noyaux thalamiques (afin de simplifier la figure, seules l'aire extrastrée et l'aire V1 sont illustrées). Ces boucles thalamo-corticales pourraient représenter des modules impliqués dans l'analyse complexe des différents attributs d'une scène visuelle, telle que le mouvement des objets.

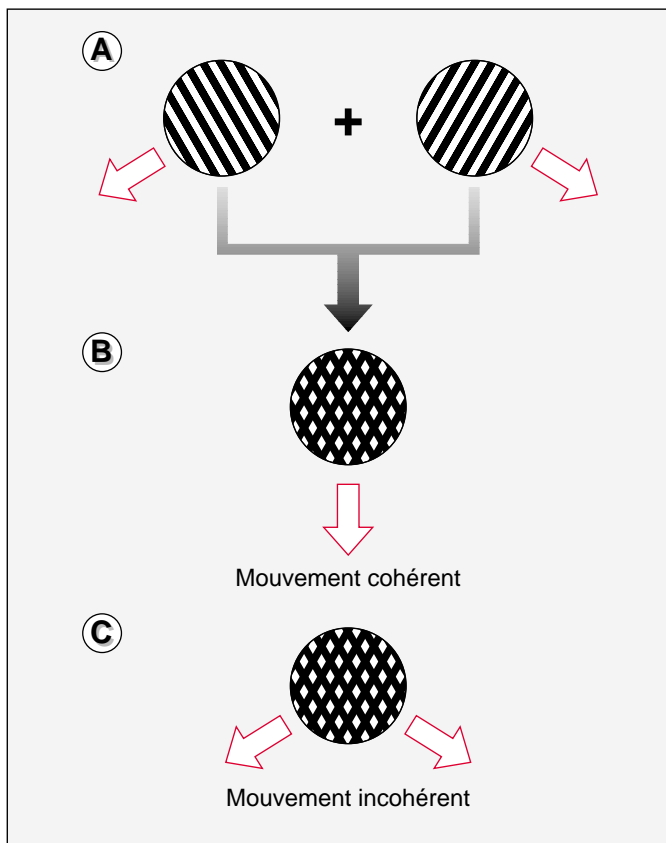


Figure 2. **Perception d'un motif quadrillé.** Un motif quadrillé est formé par la superposition de deux réseaux de barres en mouvement qui ne diffèrent que par leur orientation. Dans l'exemple présenté, l'axe des deux réseaux diffère de 120 degrés. Compte tenu que la direction du mouvement de chaque réseau est perpendiculaire à son orientation respective, les deux réseaux se déplacent dans des directions différentes (A). Lorsque les deux stimulus sont superposés

afin de former le quadrillage, un observateur verra, dans des conditions normales, un seul mouvement vers le bas (direction réelle du motif) qui correspond à celui des intersections des stimulus (B) et non pas le mouvement des deux composantes dans des directions discordantes (C).

Autrement dit, le sujet ne voit pas se déplacer les deux composantes, chacune dans une direction différente (absence de cohérence, figure 2C), mais plutôt le mouvement harmonieux des intersections vers le bas (perception cohérente, figure 2B). Ce dernier déplacement, issu de l'intégration du mouvement des deux composantes, est considéré comme la direction réelle du motif quadrillé. Au niveau cortical, seules les cellules d'une aire extrastriée* de haut niveau hiérarchique spécialisée dans l'analyse du mouvement (l'aire temporale médiane [MT] chez les primates et l'aire ectosylvienne visuelle antérieure [EVA] chez le chat), sont

capables de refléter dans leur activité la direction réelle du motif quadrillé [5-7]. Les cellules des autres aires corticales étudiées jusqu'à présent par les électrophysiologistes (incluant le cortex visuel primaire) sont incapables de réaliser cette intégration et ne peuvent alors coder que le déplacement des deux composantes du motif quadrillé. La détection du mouvement réel du motif quadrillé nécessite donc des mécanismes neuronaux élaborés.

Un candidat de choix : le pulvinar

Cette analyse complexe peut-elle être effectuée par les neurones du thalamus visuel ? Nous avons émis l'hypothèse selon laquelle certains neurones du pulvinar en seraient capables. Le pulvinar occupe une large zone du thalamus postérieur dorsal. Il s'est considérablement

développé au cours de l'évolution, et sa complexité s'est accrue parallèlement à celle du néocortex [8]. Cette structure a la particularité d'interagir avec presque toutes les aires visuelles du cortex, et réciproquement, et en particulier avec l'aire MT des primates et l'aire EVA du chat. Compte tenu de la nature des propriétés des neurones du pulvinar (en particulier, de leur sensibilité au mouvement) et de l'organisation de ses connexions afférentes et efférentes, nous avons émis l'hypothèse selon laquelle une boucle thalamo-corticale incluant le pulvinar, serait impliquée dans le traitement du mouvement des objets. Si l'hypothèse est juste, les neurones situés aux deux extrémités de la boucle doivent être capables de réaliser les mêmes algorithmes complexes. C'est-à-dire que les neurones thalamiques doivent pouvoir coder la direction réelle du motif quadrillé et c'est le cas. Nous avons en effet démontré [9] que le tiers des neurones de la partie médiane du pulvinar du chat codent la direction véritable du motif quadrillé (figure 3). Ces mêmes neurones peuvent aussi réaliser cette analyse après l'ablation chirurgicale du cortex EVA. Des neurones situés dans des structures sous-corticales peuvent donc réaliser des opérations normalement attribuées uniquement au néocortex.

En conclusion, quels sont les impacts de cette découverte ?

Ces résultats sont importants à plus d'un titre. Ils indiquent que le rôle du thalamus dépasse celui de simple relais de l'information sensorielle vers le cortex en relation avec l'état de vigilance. Il est vraisemblable que le pulvinar représente une plate-forme qui intègre les différents aspects d'une image en étroite collaboration avec le cortex. Nos données corroborent aussi les notions théoriques selon lesquelles le thalamus, par l'intermédiaire des boucles thalamo-corticales, participerait avec le cortex à l'analyse de perceptions complexes. Dans ce contexte, il semble essentiel de réévaluer les modèles d'intégration sensorielle qui, pour la plupart, ne prennent en considération que les aires corticales (pour exemple, voir [10]).

* Aire corticale située dans les centres visuels, mais hors de l'aire striée qui seule reçoit les influx relayés directement depuis la rétine par le corps genouillé latéral.

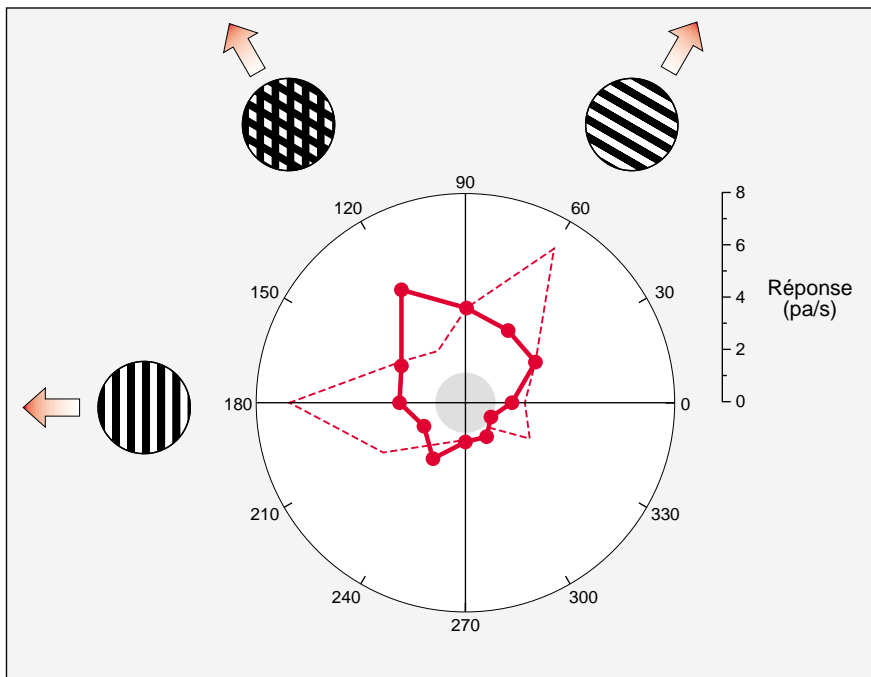


Figure 3. Exemple de la réponse d'un neurone du pulvinar en fonction de la direction du mouvement du motif quadrillé. Les réponses sont illustrées sous la forme d'un diagramme polaire. La courbe d'accord indique que la cellule code la véritable direction du stimulus. Si ce n'était pas le cas, la courbe serait semblable à celle, hypothétique, présentée en ligne pointillée (courbe d'accord bilobée correspondant à la direction du mouvement des deux composantes du quadrillage). pa : potentiels d'action ; s : seconde.

Plus encore, la découverte que les cellules du thalamus peuvent réaliser des opérations complexes en interagissant avec les aires extrastriées est importante pour interpréter les capacités visuelles résiduelles des sujets ayant subi une lésion accidentelle ou chirurgicale du cortex visuel primaire (V1). Les récents travaux de l'équipe de Püto [11] s'inscrivent dans cette ligne de pensée. Ces auteurs ont étudié les fonctions visuelles d'une patiente ayant eu une lésion de V1 dans l'enfance (avant l'âge de 8 ans) et dont la récupération fonctionnelle était tout à fait remarquable. En effet, alors que la patiente était, précocement

après la lésion, totalement aveugle au niveau de l'hémichamp controlatéral à la lésion (hémianopsie), elle a développé, après quelques années, une vision dans le champ visuel supérieur (quadrantopsie). L'examen de l'activité cérébrale (par tomographie à émission de positons) évoquée par le mouvement d'une cible visuelle dans son champ préalablement aveugle a révélé que le pulvinar et certaines aires corticales extra-striées étaient activés lors de cette tâche, impliquant directement le thalamus extragéniculé dans les fonctions visuelles résiduelles de sujets ayant une lésion cérébrale.

1. Sherman SM, Guillery RW. Functional organization of thalamocortical relays. *J Neurophysiol* 1996; 76: 1367-95.
2. Mumford D. Neuronal architectures for pattern-theoretic problems. In: Koch C, Davis JL, eds. *Large-scale neuronal theories of the brain*. London: MIT Press, 1994: 125-52.
3. Miller R. Cortico-thalamic interplay and the security of operation of neural assemblies and temporal chains in the cerebral cortex. *Biol Cybern* 1996; 75: 623-75.
4. Roucoux A, Crommelinck M. Le contrôle nerveux de l'orientation du regard. *Med Sci* 1995; 11: 1323-31.
5. Movshon JA, Adelson EH, Gizzi MS, Newsome WT. The analysis of moving visual patterns. *Pont Acad Sci Ser Varia* 1985; 54: 117-51.
6. Stoner GR, Albright TD. Visual motion integration: a neurophysiological and psychophysical perspective. In: Smith AT, Snowden RJ, eds. *Visual detection of motion*. London: Academic Press, 1994: 253-90.
7. Scannell JW, Sengpiel F, Tovée MJ, Benson PJ, Blakemore C, Young MP. Visual motion processing in the anterior ectosylvian sulcus. *J Neurophysiol* 1996; 76: 895-907.
8. Casanova C, Nordmann JP, Molotchnikoff S. Le complexe noyau latéral postérieur-pulvinar des mammifères et la fonction visuelle. *J Physiol* 1990; 85: 44-57.
9. Merabet L, Desautels A, Minville K, Casanova C. Motion integration in a thalamic visual nucleus. *Nature* 1998; 396: 265-8.
10. Nowlan JJ, Sejnowski TJ. A selection model for motion processing in area MT of primates. *J Neurosci* 1995; 15: 1195-214.
11. Püto M, Johannsen P, Faubert J, Gjedde A. Activation of human extrageniculostriate pathways after damage to area V1. *Neuroimage* 1999; 9: 97-107.

**Christian Casanova
Lotfi Merabet
Karine Minville
Alex Desautels**

Laboratoire des neurosciences de la Vision, École d'optométrie, Université de Montréal, CP 6128, Succursale Centre-ville, Québec H3C 3J, Canada.