

## Le contrôle nerveux de l'orientation du regard

André Roucoux  
Marc Crommelinck

La vision de haute qualité est restreinte à une zone spéciale du centre de la rétine appelée fovéa. La rétine périphérique, qui permet la vision ambiante, localise et guide la capture fovéale d'un stimulus périphérique, ce qui met en jeu les mécanismes d'orientation du regard et des mouvements de la tête, voire du corps tout entier. L'orientation du regard se fait par saccades. La saccade est contrôlée, notamment, par le colliculus supérieur, structure mésencéphalique comportant différentes couches de neurones: les couches superficielles reçoivent des afférences sensorielles d'origine visuelle, et transmettent l'information aux couches profondes; celles-ci, étroitement reliées aux structures prémotrices de l'orientation de l'œil, de la tête et du corps, intègrent, en outre, des informations en provenance des voies auditives et somesthésiques en coïncidence spatiale. Des résultats expérimentaux récents suggèrent l'existence d'un rétro-contrôle interne au colliculus de la vitesse d'orientation du regard. Les signaux colliculaires, caractérisés par leurs propriétés spatiales et temporelles, sont recodés et permettent la modulation en fréquence des motoneurons des muscles oculomoteurs.

**T**out organisme est un système ouvert, en perpétuel échange avec l'environnement. Ces échanges sont tout autant informationnels qu'énergétiques: ils sont tous deux également indispensables au maintien de la vie. Chez les animaux mobiles évolués, les entrées énergétiques et informationnelles se regroupent au niveau de la tête, pôle par lequel l'organisme affronte ou explore son environnement. «C'est donc la primauté du segment oro-céphalique qui marque phylogénétiquement l'établissement des rapports spatiaux entre l'organisme et son milieu» [1]. Ce sont notamment les capteurs d'information à distance

(télécepteurs) et leur sophistication progressive qui ont permis le développement de stratégies comportementales plus complexes et plus avantageuses sur le plan adaptatif [2]. Ces télécepteurs doivent être orientés en raison de leur sensibilité directionnelle plus ou moins grande. Plus le pouvoir de résolution spatiale d'un télécepteur est grand, plus le champ spatial couvert est étroit. L'œil en est probablement le meilleur exemple. L'orientation d'un tel capteur devient donc une fonction essentielle à son utilisation optimale.

Un vertébré herbivore tel le lapin possède un champ de vision de près de 360 degrés. Son acuité visuelle,

### ADRESSE

A. Roucoux : docteur en médecine, professeur à la faculté de médecine ; M. Crommelinck : docteur en psychologie, professeur à la faculté de médecine. Laboratoire de neurophysiologie, faculté de médecine, UCL 5449, B-1200 Bruxelles (Belgique).

## RÉFÉRENCES

1. Paillard J. Les déterminants moteurs de l'organisation de l'espace. *Cahiers de Psychologie* 1971; 14: 261-316.
2. Sherrington Ch. *The integrative action of the nervous system*. 1906 (réédition, Cambridge, 1952).
3. Sparks DL, Hartwich-Young R. The deep layers of the superior colliculus. In: Wurtz RH, Goldberg ME, eds. *The neurobiology of saccadic eye movements. Reviews of oculomotor research*. Amsterdam: Elsevier, 1989; 3: 213-55.
4. Guitton, D. Control of saccadic eye and gaze movements by the superior colliculus and basal ganglia. In: Carpenter RHS, ed. *Vision and visual dysfunction. Eye movements*. London: MacMillan, 1991: 244-76.
5. Roucoux A, Crommelinck M. Orienting gaze: a brief survey. In: Berthoz A, ed. *Multisensory control of movement*. Oxford: Oxford University Press, 1993: 130-49.
6. Sparks DL. Functional properties of neurons in the monkey superior colliculus: coupling of neuronal activity and saccade onset. *Brain Res* 1978; 156: 1-16.
7. Grantyn R. Gaze control through superior colliculus: structure and function. In: Büttner-Ennever JA, ed. *Neuroanatomy of the oculomotor system. Reviews of oculomotor research*, Vol. 2. Amsterdam: Elsevier, 1988: 273-333.
8. Grantyn A, Berthoz A. Burst activity of identified tecto-reticulo-spinal neurons in the alert cat. *Exp Brain Res* 1985; 57: 417-21.
9. Guitton D, Munoz DP. Control of orienting gaze shifts by tectoreticulospinal system in the head-free cat. I. Identification, localization and effects of behavior on sensory responses. *J Neurophysiol* 1991; 66: 1605-23.
10. Munoz DP, Wurtz RH. Role of the rostral superior colliculus in active visual fixation and execution of express saccades. *J Neurophysiol* 1992; 67: 1000-2.

faible, est presque identique dans toutes les parties du champ visuel: son regard ne nécessite donc pas une orientation précise. Certains poissons, oiseaux ou mammifères possèdent deux «qualités» de vision: une vision «de luxe» centrale, de haute acuité et permettant une discrimination des couleurs, et une vision «économique», périphérique, de basse acuité, achromatique, bien que plus sensible à l'intensité lumineuse. Si l'intégralité du champ visuel était pourvue d'une vision à haute acuité, le cerveau ne serait probablement pas en mesure de gérer une telle quantité d'information massivement envoyée en parallèle. En outre, le nerf optique serait dans ce cas d'un diamètre beaucoup trop important, avec pour corollaire une énorme tache aveugle. Chez les mammifères, la vision de haute qualité est habituellement restreinte à une zone spéciale au centre de la rétine, dont la position et la configuration peuvent changer en fonction de l'usage que l'animal a de sa vision. De façon générale, chez les prédateurs, on voit apparaître une *area centralis* compacte dirigée vers l'avant, souvent associée à une dépression de la rétine, la fovéa. Les animaux qui constituent des proies possèdent plutôt une bande rétinienne allongée, d'acuité un peu plus élevée que le reste de la rétine, correspondant approximativement au méridien horizontal. Chez l'homme, la situation est particulièrement frappante: dès que l'image d'une cible s'écarte de 1 degré du centre de la fovéa, l'acuité visuelle chute d'un facteur de trois. En d'autres termes, nous ne voyons avec une acuité maximale qu'environ le dix-millième de notre champ visuel. Il est cependant important de ne pas sous-estimer le rôle de la rétine périphérique qui permet la vision ambiante, par opposition à la vision focale de la fovéa. Quoique possédant une basse résolution, elle est capable de localiser et de guider la capture fovéale d'un stimulus périphérique. Parallèlement au développement phylogénétique de la fovéa, des mécanismes oculomoteurs d'orientation du regard de plus en plus sophistiqués sont apparus. Il est important de noter que chez l'homme, comme chez d'autres mammi-

fères, la totalité du champ visuel ne peut pas être balayée par l'œil seul: la périphérie ne peut être explorée que par un mouvement de l'œil accompagné d'un mouvement de la tête et parfois d'une rotation du corps lui-même.

Le complément fonctionnel indispensable de l'orientation est la stabilisation. Celle-ci sert à maintenir une position donnée du regard dans l'espace, dans l'intervalle qui sépare les processus d'orientation. D'une certaine manière, l'orientation du regard peut être considérée comme une suppression transitoire de la stabilisation. Une bonne vision requiert la stabilité de l'image sur la rétine. Le système visuel possède en effet une bande passante caractéristique dans le domaine spatial (l'acuité maximale se situe autour de 4 cycles par degré, chez l'homme) mais aussi dans le domaine temporel (dans une plage de 10 à 25 Hz selon le niveau d'éclairément). Pour bien voir, il faut que l'image ne se déplace pas trop vite sur la rétine mais qu'elle garde néanmoins un certain mouvement. La fonction du système de stabilisation est donc de prévenir des mouvements trop rapides de l'image sur la rétine. Phylogénétiquement, les premiers mouvements des yeux qui sont apparus sont les mouvements de stabilisation destinés, de manière apparemment paradoxale, non pas à déplacer le regard mais à le maintenir stable dans l'espace. La principale source de déplacement de l'image rétinienne est le mouvement du corps et tout particulièrement celui de la tête. Cette stabilisation est assurée par deux mécanismes synergiques: les réflexes vestibulo-oculaires et optocinétique.

Nous allons ici nous attacher à développer les propriétés des systèmes de contrôle de l'orientation du regard.

## Les mouvements d'orientation du regard

### Les saccades

Pendant les mouvements du regard destinés à orienter la fovéa, il ne peut y avoir de vision correcte. C'est pourquoi ces mouvements sont réalisés le plus rapidement possible, réduisant ainsi les périodes d'absence de vision. Ces mouvements, appelés sac-

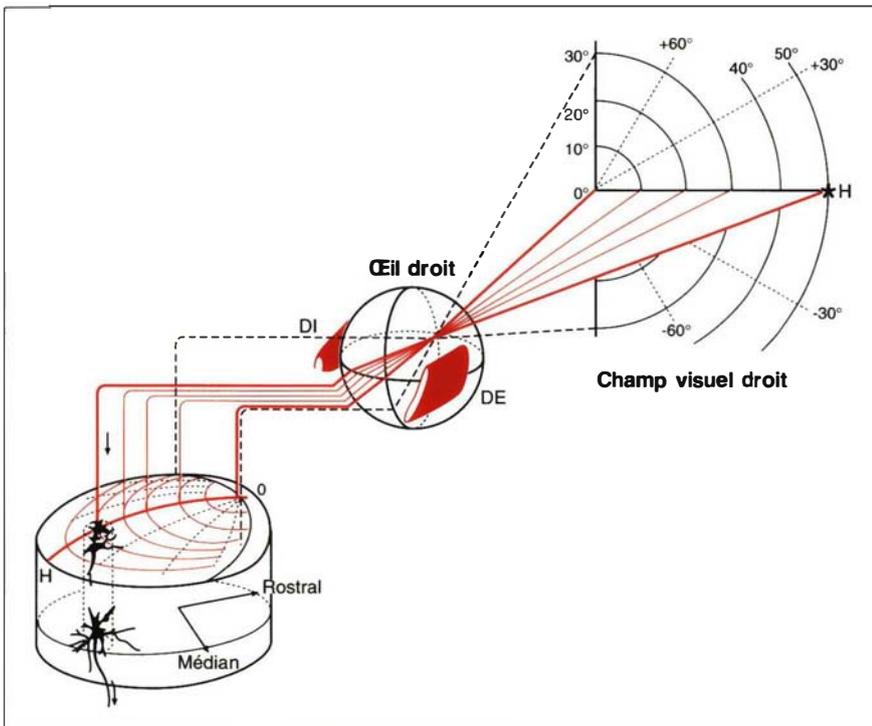


Figure 1. **Représentation schématique de la géométrie des projections de l'hémichamp visuel droit sur les couches superficielles du colliculus supérieur controlatéral.** OH représente le méridien horizontal. L'astérisque indique la position d'une cible dans le champ visuel et la position de son point image sur la carte colliculaire superficielle. La petite colonne cylindrique centrée autour de la représentation colliculaire de la cible schématise la projection de l'information sensorielle codée au niveau des couches superficielles vers les cellules de sortie situées dans les couches profondes (neurones tecto-réticulaires et tecto-réticulo-spinaux). (D'après [7].)

cadés, atteignent des vitesses de 600 à 800 degrés/s. La position et le mouvement de chaque œil dans son orbite sont contrôlés par six muscles extraoculaires disposés en paires antagonistes. Ces muscles, très rapides, sont particulièrement puissants en proportion de leur taille. Étant donné que la plupart des mouvements des yeux sont conjugués et que les positions de chaque œil doivent être ajustées de manière précise, il existe une coordination extrêmement stricte de l'activité de ces douze muscles. Nous évoquerons plus loin la manière dont ces saccades sont contrôlées par le système nerveux central. Chez beaucoup d'espèces, la saccade oculaire est toujours accompagnée d'une rotation rapide de la tête (une saccade de la tête). Cela est

particulièrement frappant chez le hibou dont le mouvement des yeux ne peut dépasser un degré d'amplitude mais chez qui la tête peut exécuter des rotations de 270 degrés. Les mouvements de la tête sont particulièrement complexes : plus de 20 paires de muscles y sont impliquées. Chez certaines espèces d'insectes ne possédant ni yeux ni tête mobiles, ce sont des saccades du corps entier qui permettent d'orienter la vision lors du vol.

#### La poursuite et la vergence

Si la cible visuelle est en mouvement, il est nécessaire, après la saccade, de maintenir son image sur la fovéa, en dépit du mouvement de cette cible. Grâce à la mesure de la vitesse de

glissement de cette image sur la fovéa par le système visuel, un asservissement du mouvement de l'œil au déplacement de l'objet est réalisé : c'est la poursuite oculaire. La vitesse de poursuite se sature assez rapidement autour de 100 degrés/s. Le système de poursuite possède également certaines capacités d'anticipation. Parallèlement au développement de la fovéa, les yeux ont progressivement migré en position frontale permettant un recouvrement des champs visuels de chaque œil. Cette vision binoculaire rend possible la stéréoscopie (ou vision du relief). Cette stéréoscopie ne peut cependant se réaliser que si les yeux convergent de manière précise en un point donné, point dont l'image est alors projetée sur des zones correspondantes de chaque fovéa. Ces mouvements de convergence ou de divergence sont les seuls mouvements oculaires non conjugués et se superposent de façon étroite aux mouvements saccadiques et de poursuite qui, eux, sont conjugués.

### Le contrôle colliculaire de la saccade du regard : un modèle d'interface sensori-motrice

Les fibres originaires de la rétine et formant le nerf optique se subdivisent en deux faisceaux principaux : l'un atteint le cortex visuel *via* un relais thalamique, le corps genouillé latéral, l'autre se dirige vers une structure mésencéphalique, le colliculus supérieur (CS). Notons également que le CS reçoit un important contingent de fibres en provenance du cortex (notamment visuel). Cette structure présente un intérêt tout particulier dans le cadre de notre propos puisqu'elle contrôle directement l'orientation du regard. Le colliculus contient sept couches de tissu nerveux, regroupées en trois couches superficielles et quatre couches profondes.

#### Physiologie des couches superficielles et profondes

Les couches superficielles reçoivent des afférences sensorielles d'origine visuelle. L'afférence visuelle couvre l'entièreté de l'hémichamp visuel controlatéral et a pour particularité

## RÉFÉRENCES

11. Munoz DP, Wurtz RH. Two classes of cells with saccade related activity in the monkey superior colliculus. Society for Neuroscience Abstracts, 1992; 18, Part 1: 699.
  12. Jay MF, Sparks DL. Sensorimotor integration in the primate superior colliculus. 1. Motor convergence. *J Neurophysiol* 1987; 57: 22-34.
  13. Jay MF, Sparks DL. Sensorimotor integration in the primate superior colliculus. 2. Coordinates of auditory signals. *J Neurophysiol* 1987; 57: 35-55.
  14. Robinson DA. Eye movement evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vis Res* 1972; 12: 1795-808.
  15. Roucoux A, Crommelinck M. Eye movements evoked by superior colliculus stimulation in the alert cat. *Brain Res* 1976; 106: 349-63.
  16. Guitton D, Crommelinck M, Roucoux A. Stimulation of the superior colliculus in the alert cat. I. Eye movements and neck EMG activity evoked when the head is restrained. *Exp Brain Res* 1980; 39: 63-73.
  17. Roucoux A, Guitton D, Crommelinck M. Stimulation of the superior colliculus in the alert cat. II. Eye and head movements evoked when the head is unrestrained. *Exp Brain Res* 1980; 39: 75-85.
  18. Paré M, Crommelinck M, Guitton D. Gaze shifts evoked by electrical stimulation of the superior colliculus in the head-free cat conform to the motor map but also depend on stimulus strength and fixation activity. *Exp Brain Res* 1994; 101: 123-39.
  19. Schiller PH, Koerner F. Discharge characteristics of single units in superior colliculus of the alert rhesus monkey. *J Neurophysiol* 1971; 34: 920-36.
- importante d'être organisée topographiquement (*figure 1*). La région fovéale se projette sur la partie antérieure, et la périphérie rétinienne, sur les régions caudales (rétinotopie). Dans les couches profondes, à cette représentation visuelle se superposent des projections en provenance des voies auditives et somesthésiques, toutes deux également organisées topographiquement, en coïncidence spatiale les unes avec les autres.
- Les couches profondes, outre une série de connexions relativement complexes, sont étroitement reliées aux structures prémotrices responsables de l'orientation de l'œil, de la tête et même du corps entier.
- Examinons plus en détail la neurophysiologie de ces couches profondes (*voir* notamment les revues [3-5]). Plusieurs formes différentes d'activité sensorielle et/ou oculomotrice ont été enregistrées dans les couches profondes chez le singe et chez le chat. Parmi ces différents types (représentés sur la *figure 2A* - en dessous de la ligne horizontale en traits discontinus), nous ne décrivons ici que deux groupes de cellules qui jouent un rôle clé dans les mécanismes de la commande saccadique.
- Les neurones dont la décharge phasique est étroitement reliée à la saccade (neurones SRBN: *saccade-related burst neurons* [6]) sont caractérisés par un champ moteur (*figure 2B*): la décharge la plus importante précède d'environ 20 ms des saccades ayant une amplitude et une direction spécifiques (dans le cas illustré, pour une saccade de 4 degrés dirigée 1,5 degré vers le bas). Pour des vecteurs saccadiques non optimaux, la décharge est plus faible. Si l'amplitude et/ou la direction de la saccade s'écartent suffisamment de la saccade optimale, le neurone reste silencieux.
- Les neurones tecto-réticulaires (TRN) et les neurones tecto-réticulospinaux (TRSN) constituent la source principale des voies de sortie du CS contrôlant la motricité saccadique (nous les regroupons sous la même catégorie: TR(S)N). Ces neurones (tout au moins chez le chat) se projettent directement sur le noyau oculomoteur externe controlatéral, sur des régions de la formation réticulaire où sont situés les neurones prémoteurs (*excitatory* et *inhibitory burst neurones*), sur le noyau *prepositus hypoglossi* (nPH), sur des régions de la formation réticulée mésencéphalique qui contrôlent les saccades verticales et sur certaines zones intervenant dans le contrôle des mouvements de la tête [7].
- Les TR(S)N ont été étudiés chez le chat [8] et deux types ont pu être mis en évidence [9]. Les TR(S)N, situés dans la partie rostrale du CS près de la représentation de la fovéa, sont activés de manière tonique aussi longtemps que l'animal fixe une cible réelle ou imaginaire. Dans la *figure 2A*, ils sont identifiés par fTR(S)N (f = fixation). Par ailleurs, les oTR(S)N (o = orientation) (*figure 2A*) présentent une réponse visuelle suivie par une activité soutenue qui conduit à une décharge phasique précédant une saccade du regard, que la tête soit mobile ou immobile. Ce type de neurone existe également chez le singe [10, 11].
- Une observation importante concernant les transformations sensorimotrices dans le CS a été réalisée par Jay et Sparks [12, 13]. Ils ont démontré que les champs récepteurs auditifs des neurones des couches profondes se déplacent avec le regard. Les réponses sensorielles, qu'elles soient évoquées par des *stimuli* auditifs ou visuels, sont donc recodées dans un système de référence commun, celui du système oculomoteur. La réponse sensorielle n'est présente que lorsque l'œil se trouve à une distance de la cible qui correspond au vecteur préférentiel de la cellule. En d'autres termes, la réponse dépend de la position de l'axe visuel par rapport à la cible. La différence entre la position instantanée du regard et la position désirée (qui équivaut à la position réelle de la cible) est souvent qualifiée d'erreur motrice, signal qui alimente des circuits de contrôle moteur de l'œil.
- Lors d'une simple saccade oculaire vers une cible visuelle, l'activité motrice des couches profondes est précédée par une activité visuelle dans les couches superficielles (*figure 2A*). De plus, étant donné la correspondance des cartes visuelles (couches superficielles) et motrices (couches profondes), l'activité sur la carte visuelle est produite juste au-dessus de l'activité sur la carte motrice. Cette propriété de correspon-

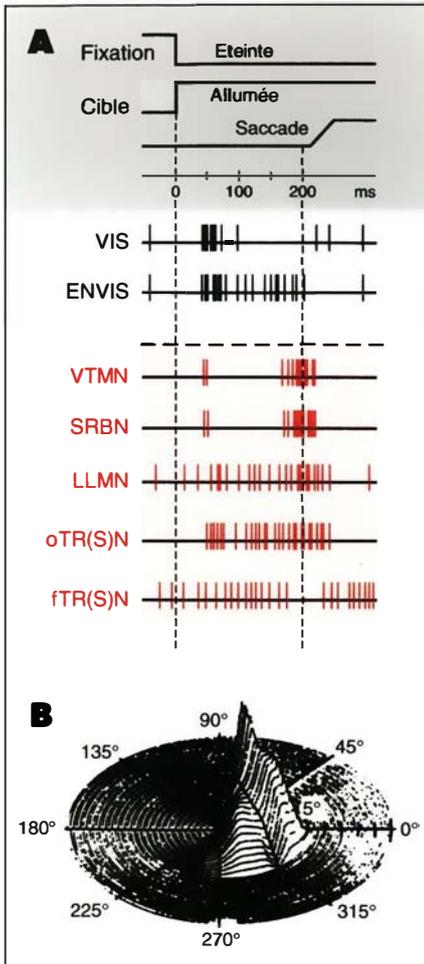


Figure 2. **Activités des cellules des couches superficielles, visuelles, et profondes, prémotrices, du colliculus supérieur (CS).** A. Séquence temporelle de l'activité de différents types de cellules du CS. Les deux traces supérieures indiquent, respectivement, l'extinction du point de fixation et l'allumage simultané d'une cible visuelle. La réponse saccadique vers cette cible, survenant après un délai d'environ 200 ms, est représentée sur le troisième tracé. Les tracés suivants représentent schématiquement les décharges des différentes catégories cellulaires rencontrées dans le CS en relation avec le stimulus visuel et la saccade oculaire. La ligne horizontale discontinue indique la séparation entre les couches superficielles et les couches intermédiaires-profondes. Les neurones visuels des couches superficielles (VIS) codent essentiellement la position du stimulus dans le champ visuel et non des caractéristiques comme le contraste, la forme, l'orientation ou la vitesse. La présentation de la cible dans le champ récepteur évoque une bouffée de potentiels d'action après 40 à 80 ms. La réponse de certaines cellules (ENVIS) est amplifiée si le stimulus est choisi comme cible pour une réponse saccadique (mécanisme d'attention sélective). Les neurones SRBN (saccade related burst neuron), tecto-réticulaires et tecto-réticulo-spinaux TR(S)N ont une décharge phasique étroitement liée à la saccade et sont caractérisés par un champ moteur. La décharge des VTMN (visually triggered movement neurones) est semblable à celle des SRBN pour autant que la saccade soit déclenchée par un signal visuel. Un exemple d'activité des long-lead movement neurones (LLMN, neurones prémoteurs) est représenté. Les neurones TR(S)N constituent la principale voie de sortie de CS, contrôlant la mobilité saccadique. Les oTR(S)N (o pour orientation) ont une réponse visuelle conduisant à une décharge phasique qui précède la saccade du regard. Les fTR(S)N situés dans la partie rostrale sont activés tant que l'animal fixe une cible (f pour fixation). (D'après [26].) B. Intensité de la bouffée d'activité d'une cellule colliculaire de type SRBN, enregistrée chez le singe, en fonction de la direction et de l'amplitude des saccades. La fréquence maximale de décharge précède des saccades de petite amplitude dirigées vers la droite avec une composante vers le bas (1 degré d'amplitude et un angle de 320 degrés). Les saccades dont les caractéristiques vectorielles s'éloignent de la saccade «préférentielle» sont précédées par une décharge cellulaire de moindre intensité. (D'après [27].)

dance spatiale des cartes superposées dans le réseau colliculaire (voir notamment chez le singe [14] et chez le chat [15-18]) a donné du poids au modèle de «fovéation» [19] dans lequel l'information visuelle chemine dorso-ventralement, des couches sensorielles vers les couches de commande motrice (figure 1).

### Relations entre l'activité des couches profondes et les circuits oculomoteurs

Ce modèle de capture fovéale soulève cependant une question qui est encore largement débattue actuellement : comment le message nerveux, élaboré dans le CS, est-il correctement réorganisé par la «machinerie» oculomotrice située immédiatement en amont des motoneurones. Tout

d'abord, la présence dans certains neurones des couches profondes d'un signal codant l'erreur motrice (voir plus haut) remet en question l'hypothèse d'un simple «flux» d'information depuis les couches superficielles vers les couches profondes. Ensuite, les signaux colliculaires, caractérisés à la fois par des propriétés spatiales et temporelles, doivent être recodés dans une dimension purement temporelle: la modulation en fréquence du motoneurone. Plusieurs modèles ont été proposés pour rendre compte de ce qui est parfois appelé la transformation spatio-temporelle. Ces modèles font appel à une boucle de rétroaction négative interne: dans la plupart des cas, une copie du signal de position de l'œil est dérivée des neurones prémoteurs et comparée à la

position souhaitée de l'œil, elle-même déterminée au moyen de l'erreur rétinienne et de la position initiales. Dès que position souhaitée et position réelle coïncident, la saccade est arrêtée. Ces modèles peuvent être répartis suivant deux catégories principales: (1) les modèles dans lesquels le signal de sortie du CS opère en boucle ouverte (le CS ne faisant pas partie de la boucle de rétroaction) et spécifie seulement le vecteur initial de l'erreur motrice de l'œil, et (2) les modèles dans lesquels le CS fait partie de la boucle de rétroaction et spécifie le vecteur instantané de l'erreur motrice de l'œil (pour une discussion récente, voir notamment [4, 20]). Des données récentes obtenues chez le chat [4, 21] et chez le singe [22] ainsi que des développements théoriques [23, 24] suggèrent le modèle

## RÉFÉRENCES

20. van Gisbergen JAM, van Opstal J, Berthoz A, Lefèvre P. Models of gaze orienting system : a brief survey. In: Berthoz A, ed. *Multisensory control of movement*. Oxford: Oxford University Press, 1993: 213-25.
21. Munoz DP, Pélisson D, Guitton D. Site of neural activity moves on superior colliculus motor map during gaze shifts. *Science* 1991; 251: 1358-60.
22. Munoz DP, Wurtz RH. Interactions between fixation and saccade neurons in primate superior colliculus. *Society for Neuroscience Abstracts*, 1993; 19, Part 1: 787.
23. Droulez J, Berthoz A. A neural network model of sensoritopic maps with predictive short-term memory properties. *Proc Natl Acad Sci USA* 1991; 88: 9653-7.
24. Lefèvre P, Galiana HL. Dynamic feedback to the superior colliculus in a neural network model of the gaze control system. *Neural Networks* 1992; 5: 871-90.
25. Lefèvre P, Tu C, Missal M, Galiana HL, Roucoux A. Modelling collicular function in 2D gaze orientation. *Society for Neuroscience Abstracts*, 1994; 20, Part 1: 233.
26. Wurtz RH, Albano JE. Visual-motor function of the primate superior colliculus. *Annu Rev Neurosci* 1980; 3: 189-226.
27. Sparks DL, Jay FJ. The functional organization of the primate superior colliculus: a motor perspective. In: Freund HJ, Büttner U, Cohen B, Noth J, eds. *Progress in Brain Research*. Amsterdam: Elsevier, 1986; 64: 235-41.
28. Crommelinck M, Guitton D. Oculomotricité. In: Richelle M, Requin J, Robert M, eds. *Traité de psychologie expérimentale*. Paris: Presses Universitaires de France, 1994: 657-728.

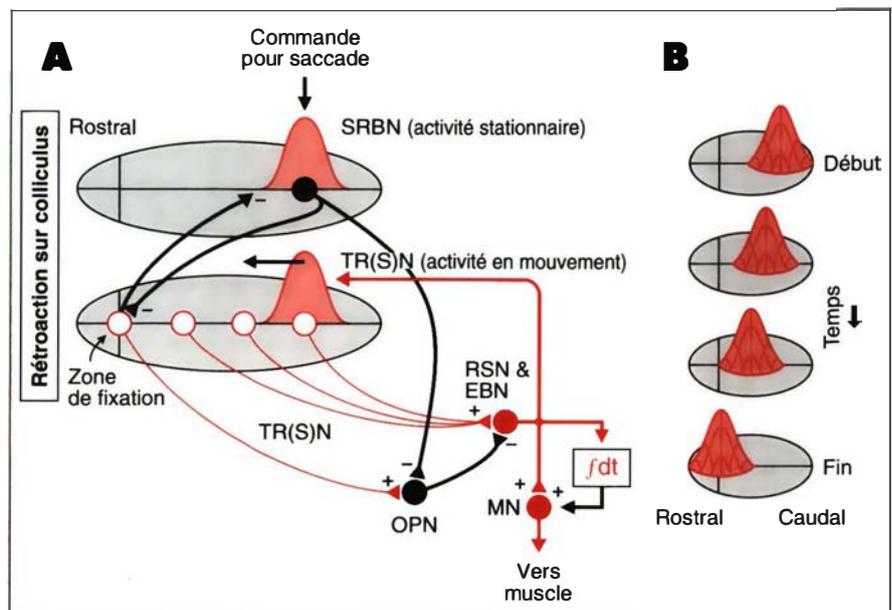
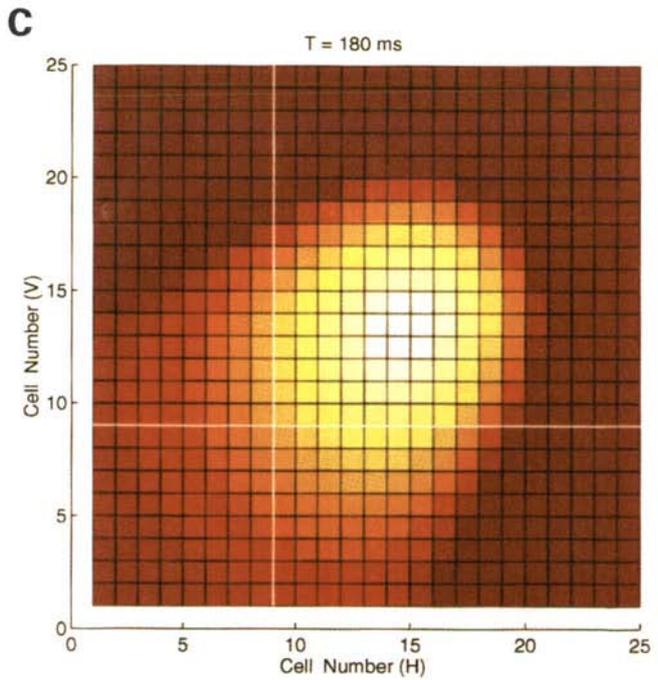
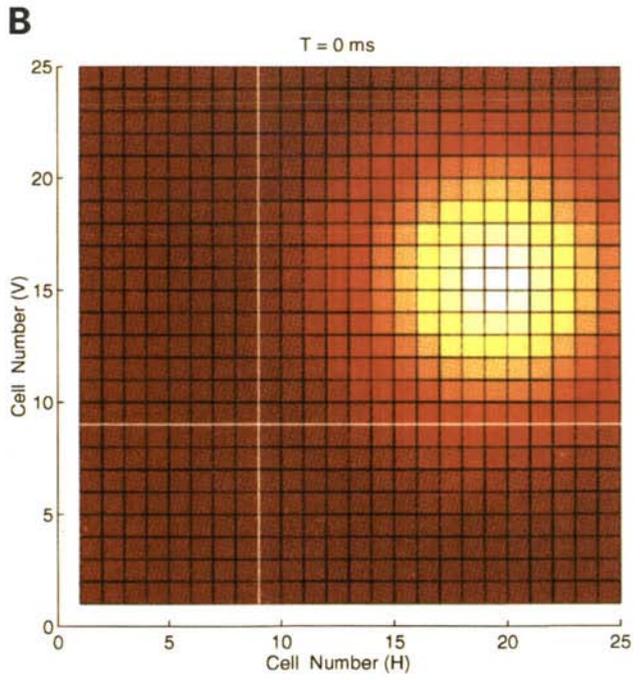
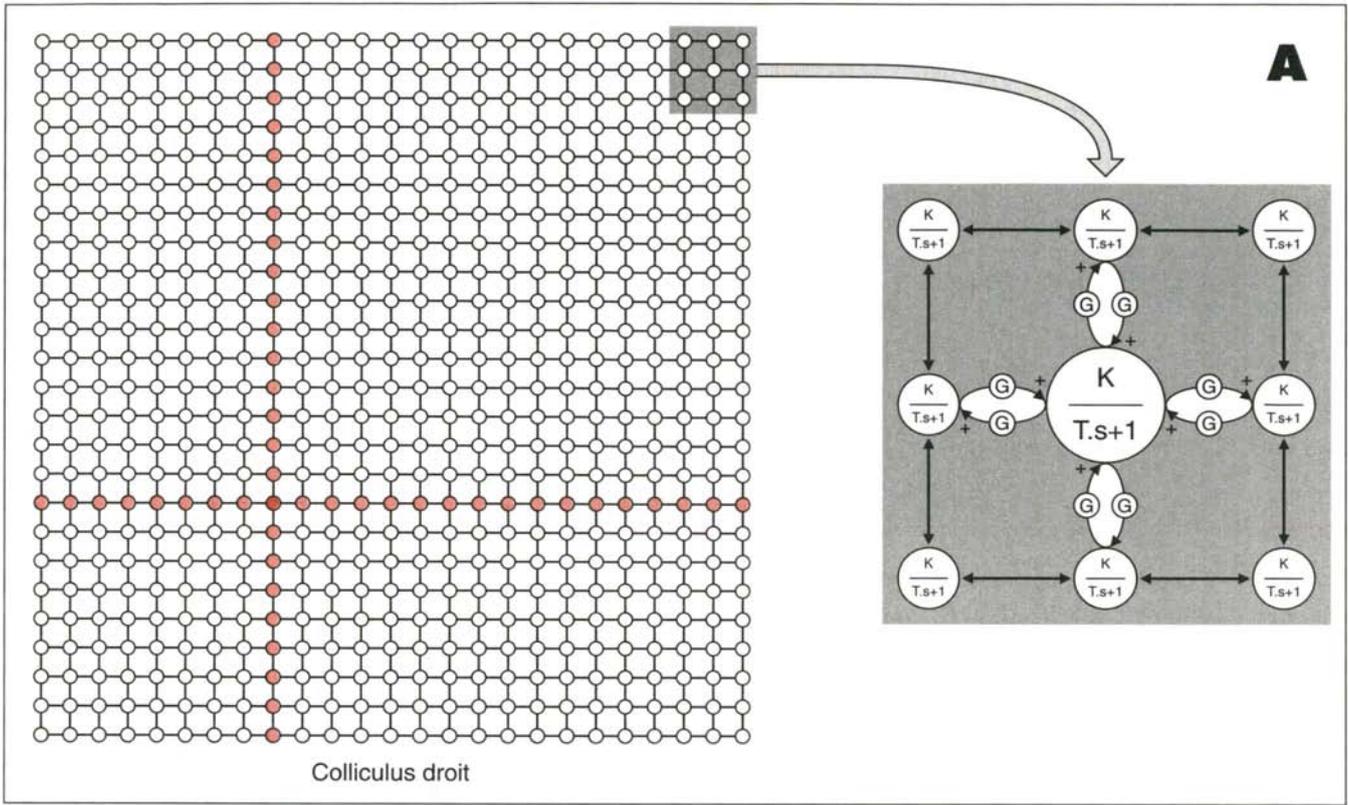


Figure 3. **Contrôle de la commande de la saccade du regard.** A. Modèle d'une boucle de rétroaction sur le colliculus supérieur (CS) contrôlant les circuits moteurs et prémoteurs de commande de la saccade. Deux cartes motrices sont représentées dont la coexistence est postulée dans les couches profondes du colliculus, l'une contenant les SRBN, l'autre les TR(S)N. L'activité neuronale est représentée sous la forme d'une montagne émergeant de la carte motrice, schématisée par la surface ovale. Le point « zéro » de la carte, situé dans la région rostrale, est l'intersection des méridiens horizontal et vertical (zone de fixation). L'activité des deux types de cellules (les SRBN et les TR(S)N) contrôle les circuits prémoteurs de l'œil: les SRBN inhibent les neurones omnipauseurs, OPN, les oTR(S)N activent les neurones responsables du signal de vitesse saccadique, excitatory burst neurones EBN et les neurones réticulo-spinaux RSN qui sont des relais prémoteurs excitateurs vers les motoneurons (MN) des muscles extra-oculaires. La rétroaction négative sur le CS consiste en un signal proportionnel à la vitesse du mouvement. Son effet est de déplacer l'activité des TR(S)N sur la carte motrice jusqu'à la zone rostrale de fixation. Les fTR(S)N issus de cette zone activent les neurones OPN qui, à leur tour, inhibent les EBN. Par le jeu des connexions, cette activation arrête la saccade. B. Représentation schématique du déplacement de l'activité sur la carte motrice en fonction du temps. Le temps est l'axe vertical, du haut vers le bas. (D'après [28].)

► Figure 4. **Carte motrice du colliculus supérieur (CS) droit.** A. La partie supérieure de la figure représente un modèle de la carte motrice d'un CS (colliculus droit sur lequel se projette l'hémichamp visuel contra-latéral) constitué d'un réseau de neurones interconnectés. Chaque petit cercle correspond à un neurone, interconnecté avec chacun de ses voisins. Les neurones roses correspondent aux méridiens horizontal et vertical de la rétine, le neurone rouge correspond à la fovéa, c'est-à-dire à la zone de fixation. Sur la partie droite de la figure est illustré un agrandissement d'une partie du réseau: chaque cellule est modélisée à l'aide d'un filtre passe-bas (constante de temps  $T$ ) et connectée à chacune de ses voisines immédiates par une liaison excitatrice (dont le gain est  $G$ ). La connectivité est homogène sur



*l'ensemble du réseau. La rétroaction négative (inhibition) est appliquée sur cinq cellules à partir du bord. En B est représentée l'activité des neurones du réseau au début (T = 0 ms) d'un grand mouvement d'orientation du regard déclenché par une cible située à 53 degrés horizontalement à gauche et 35 degrés en haut. Les couleurs indiquent l'intensité relative de l'activité de chaque neurone, le blanc correspondant à l'activité la plus élevée, le rouge sombre à la plus faible. C. La même activité est représentée 180 ms plus tard (à la fin du mouvement). On voit clairement le déplacement du centre de gravité de cette activité vers la région fovéale au cours du mouvement, provoqué par la rétroaction de vitesse du mouvement.*

de contrôle représenté sur la *figure 3A* et *3B*. Ce modèle permet de rendre compte des propriétés de plusieurs types cellulaires ; par ailleurs, il explique plusieurs propriétés « comportementales » du système saccadique.

Sur la *figure 3A* sont représentées deux cartes motrices dont la coexistence est postulée dans les couches profondes du CS. L'une contient les SRBN, l'autre les TR(S)N. Les oTR(S)N activent les EBN (*excitatory burst neurones*) et les RSN (*reticulospinal neurones*) qui sont des relais pré moteurs excitateurs vers les motoneurones (MN) alors que les fTR(S)N, issus de la zone de fixation, activent les OPN (*omnipause neurones*) qui, à leur tour, inhibent les EBN. Ainsi donc, par ce double système de connexions, le CS pourrait à la fois déclencher et arrêter une saccade suivant la position du maximum d'activité des TR(S)N sur la carte. Certains arguments anatomiques et électrophysiologiques (pour revue, voir [4]) suggèrent que les SRBN permettent une inhibition des OPN et entretiennent des interactions inhibitrices réciproques avec la zone de fixation rostrale.

Que représente la petite « montagne » sur chacune des cartes ? On sait que la fréquence et la durée d'une décharge phasique, par exemple dans les SRBN, sont plus importantes pour une saccade ayant une direction et une amplitude spécifiques. La fréquence de décharge d'une cellule donnée est donc fonction du vecteur saccadique : elle est maximale pour le vecteur préférentiel et décroît au fur et à mesure que l'on s'en éloigne (voir plus haut et *figure 2B*). Si donc une cellule est active pour tout un éventail de vecteurs saccadiques, il s'ensuit que, pour un mouvement donné, il existe une activité synchrone dans un ensemble de neurones colliculaires (concept de « codage en population »). La « montagne » représente donc le niveau d'activité d'un ensemble de neurones intervenant dans la programmation de la saccade. La genèse d'une saccade serait le résultat d'un processus qui, en aval du CS, lirait instantanément le bilan de l'activité des TR(S)N de la carte colliculaire en sommant (étant donné le signe des connexions) l'activité des différentes zones.

Le modèle dynamique à boucle de rétroaction, encore hypothétique, représenté sur la *figure 3A* fonctionne de la manière suivante. On postule (sur base de données expérimentales) qu'un signal de déclenchement d'une saccade active un ensemble de SRBN et de TR(S)N. Les premiers inhibent l'activité tonique des OPN, ce qui permet de désinhiber les EBN (par l'inhibition d'une inhibition), et la décharge en bouffée des oTR(S)N permet de déclencher l'activation phasique des EBN et d'initialiser le mouvement saccadique. L'activité nerveuse dans la couche des TR(S)N se déplace alors du site initial d'activation vers la zone rostrale de fixation (*figure 3B*). Ce déplacement d'activité est produit par une boucle de rétroaction issue des structures du tronc cérébral qui codent le signal de vitesse de la saccade (les EBN par exemple). Tant que l'activité nerveuse se propage sur la carte motrice, les EBN restent activés. Ces derniers redeviennent silencieux dès que la zone d'activité atteint la région rostrale. En effet, l'activation de cette région, contenant les fTR(S)N, est responsable de la reprise d'activité tonique des OPN et de l'inhibition de la décharge des SRBN, ce qui replace le système en état stationnaire. On peut comparer ce mécanisme de contrôle à une simulation interne du mouvement qui se déroule en temps réel. Ce mécanisme de contrôle du regard a fait l'objet d'une modélisation [25] qui est illustrée sur la *figure 4*.

L'accès à ces cartes colliculaires est possible non seulement à partir des capteurs sensoriels mais également à partir du cortex, expliquant ainsi, en plus de mouvements purement réflexes, les mouvements du regard vers des cibles remémorées ou imaginées et aussi les stratégies complexes d'exploration de figures ou de textes lus. C'est d'ailleurs au niveau du cortex (et tout spécialement au niveau des aires dites associatives), où s'élabore la perception visuelle, que se fait la jonction entre les dimensions sensorielles et motrices, dans un processus itératif d'interactions entre une commande motrice et une référence sensorielle. Chaque re-fixation fovéale apporte un nouveau contingent sensoriel qui lui-même suscite la fixation suivante, après

confrontation avec le modèle interne de l'environnement que recèle notre cerveau et le but que nous nous sommes fixé.

## Conclusion

Des recherches ultérieures détermineront la validité de ce modèle de déplacement d'activité nerveuse, en temps réel, au cours d'un mouvement du regard. Si ce dernier est confirmé, il s'agira d'un pas important dans la compréhension des mécanismes cérébraux de transduction sensori-motrice et tout particulièrement de transformation des données sensorielles codées spatialement en séquences motrices codées temporellement. Ce modèle est susceptible d'applications dans le domaine de la vision artificielle et du guidage robotique ■

## TIRÉS À PART

A. Roucoux.

## Summary

### The nervous control of gaze orientation

This short paper presents and discusses some new findings and hypotheses in the field of saccadic gaze control. After a general introduction to the function of eye movements, the physiology of the deep layers of the superior colliculus are reviewed. Recent experimental data suggest the existence of an internal feedback of gaze velocity which updates this retinotopically organised map, in real time, during the execution of the movement. This mechanism also permits a precise feedback control of such a fast movement, for which a classical external feedback is not possible, due to time delay. Another virtue of this spatially distributed feedback is that it elegantly solves the spatio-temporal transformation problem inherent to such a sensorimotor interface. Indeed, the visual input is topographically coded within its early processing by the brain (place code), whereas the motor output is sequentially coded (time code). This hypothesis has been computer-modelled and simulated. Further experimental data are however needed to confirm it.

## \* GLOSSAIRE \*

**Neurones LLMN** : Neurones pré-moteurs (*long-lead movement neurons*)

**Neurones SRBN**: Neurones dont la décharge phasique est reliée à la saccade (*saccade-related burst neurones*)

**Neurones TRN**: Neurones tectoréculaires

**Neurones TRSN** : Neurones tectoréculaires spinaux

**FTR(S)N** : Neurones TRN et TRSN dont la décharge dure tant que dure une fixation (F) du regard

**oTR(S)N** : Neurones TRN et TRSN dont la décharge phasique précède la saccade (o = orientation)

**Neurones VTMN** : Neurones dont la décharge reliée à la saccade est déclenchée par un signal visuel (*visually triggered movement neurons*)

**Neurones EBN** : Neurones responsables du signal de vitesse saccadique (*excitatory burst neurons*)

**Neurones MN** : Motoneurones

**Neurones OPN** : Neurones omniposeurs

**Neurones RSN** : Neurones réticulo-spinaux