

De la représentation cérébrale spatio-temporellement distribuée à la capture ici et maintenant d'un objet visuel en mouvement

Laurent Goffart

▶ **To cite this version:**

Laurent Goffart. De la représentation cérébrale spatio-temporellement distribuée à la capture ici et maintenant d'un objet visuel en mouvement. L'avenir de la complexité et du désordre, 2018. hal-02296340

HAL Id: hal-02296340
https://hal.science/hal-02296340

Submitted on 25 Sep 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Publié dans:
L'avenir de la complexité et du désordre (Eds. J-C. S. Lévy & S. Ofman) Editions matériologiques, pp 267-294, 2018.
https://materiologiques.com/modelisations-simulations-systemes-complexes-2425-5661/280-lavenir-de-la-complexite-et-du-desordre.html

De la représentation cérébrale spatio-temporellement distribuée à la capture ici et maintenant d'un objet visuel en mouvement[1]

Laurent Goffart, PhD
Institut des Neurosciences de la Timone
CNRS Aix-Marseille Université
Marseille, France

Au cours de leur évolution, phylogénétique et ontogénétique, les animaux ont été, dans leur majorité, confrontés à la nécessité de gérer un environnement qui n'est pas composé uniquement d'objets stationnaires. Dans leur monde ("*Umwelt*"), les événements les plus signifiants se produisent souvent quand les choses (animales ou non, prédateur, proie, congénère ou autre) bougent ou quand eux-mêmes bougent. Face à ce dynamisme, ils se montrent capables de poursuivre et d'attraper leur proie, d'échapper aux prédateurs, en cours de vol pour certains d'entre eux. Comment de telles performances, spatio-temporellement précises, sont-elles possibles ? Faut-il croire que le fonctionnement du système nerveux mette en place des cadres généraux, tels l'espace et le temps, et des principes pareils à ceux qu'utilise la mécanique Newtonienne pour décrire le mouvement d'un corps ?

Vers la fin du 19ème siècle, quelques années après la publication de l'Origine des Espèces par Charles Darwin, Herbert Spencer défendait que les formes *a priori* de l'intelligence, comme celle d'espace, étaient un héritage de l'évolution animale, inscrit dans l'organisation physiologique du système nerveux. Pour lui, "*les rapports*

[1] L'auteur remercie le Professeur Jean-Marie Coquery pour les corrections qu'il a apportées à ce document.

d'espace ont été les mêmes, non-seulement pour tous les hommes, pour tous les primates et tous les ordres de mammifères dont nous descendons, mais aussi pour tous les ordres d'êtres moins élevés. Ces rapports d'espace constants sont exprimés dans des structures nerveuses définies, congénitalement constituées pour agir d'une manière déterminée, et incapables d'agir d'une manière différente"[2]. Cette adaptation phylogénétique, complétée d'ajustements ontogénétiques, consisterait alors, par une sorte de mimétisme, en une internalisation des lois considérées régir les phénomènes du monde externe. Selon Konrad Lorenz, elle aurait "*donné à notre pensée une structure innée qui correspond dans une large mesure à la réalité du monde extérieur*" et où "*nos formes d'intuition et nos catégories s'ajustent à ce qui existe réellement de la même manière que notre pied s'ajuste au sol ou les nageoires du poisson à l'eau*"[3]. De cette conception découle probablement l'idée que les lois de la mécanique classique seraient internalisées dans le fonctionnement cérébral. Certains défendent en effet que le cerveau dispose de modèles internes des lois de Newton[4]. Mais cette doctrine présente d'innombrables et sérieuses lacunes. Elle ne précise pas de quelle manière ni sous quelle forme elles y sont inscrites, comment réconcilier la diversité et la complexité des systèmes nerveux observées dans le monde vivant avec la paucité et la simplicité des lois du mouvement, ou encore, comment la dynamique de l'activité cérébrale, spatialement et temporellement distribuée, flexible et changeante, est assimilable au mouvement d'un corps rigide[5].

Est-il seulement possible de trouver dans l'organisation et le fonctionnement internes du système nerveux des éléments qui témoigneraient d'une internalisation de ces lois? Car il se peut bien que cette idée ne soit ni testable ni réfutable. L'adaptation, phylogénétique et ontogénétique, peut aussi résulter du fait que la physiologie des organismes vivants est fonctionnellement plastique, suffisamment labile pour que l'apprentissage et l'exercice répété permettent un ajustement progressif de leur répertoire comportemental aux contraintes environnementales. Car à défaut de cette malléabilité, les animaux concernés auraient plus de difficultés à

[2] H. Spencer, *Principes de Psychologie* [1872], tome 2, Alcan, 1892.
[3] K. Lorenz, « La doctrine kantienne de l'a priori à la lumière de la biologie contemporaine », in K. Lorenz, *L'homme dans le fleuve du vivant*, Flammarion, 1981.
[4] A. Berthoz, *La simplexité*, Odile Jacob, 2009.
[5] L. Goffart, « Saccadic eye movements : basic neural processes » In Reference Module in Neuroscience and Biobehavioral Psychology, Elsevier, 2017.

survivre. Il serait utile aussi de rappeler que les différentes espèces animales ne vivent pas toutes dans le même monde. Jakob von Uexküll considérait avec justesse que "*nous nous berçons trop facilement de l'illusion que les relations que le sujet d'un autre milieu entretient avec les choses de son milieu se déroulent seulement dans le même espace et le même temps que les relations qui nous lient aux choses de notre milieu d'humains. Cette illusion est nourrie par la croyance en l'existence d'un monde unique dans lequel sont imbriqués tous les êtres vivants. Il en découle la conviction générale et durable qu'il doit n'y avoir qu'un seul espace et un seul temps pour tous les êtres vivants*"[6].

Le fait que les mouvements puissent être décrits par la mécanique Newtonienne n'implique pas non plus que le fonctionnement interne du cerveau suive les mêmes lois. Selon Andras Pellionisz et Rodolfo Llinas, l'usage de cadres de référence séparés pour les signaux de type spatial et temporel nous empêche de parvenir à une description concise de la manière dont ces deux types seraient liés dans le système nerveux central. Dans le formalisme Newtonien, la localisation d'un objet en mouvement est définie par trois coordonnées spatiales (conventionnellement appelées x,y,z) et une coordonnée (t) établie par une horloge. Le cadre dit spatial est tridimensionnel tandis que le cadre temporel est unidimensionnel. Quand nous mesurons les coordonnées spatiales d'un objet, c'est la lumière qui nous permet d'établir une simultanéité entre les "points" constitutifs du corps en mouvement. Bien que leur nombre soit théoriquement infini, c'est la rigidité de l'objet qui fait que quatre valeurs suffisent pour cette localisation mathématique. Interrogeons-nous maintenant sur le sens que nous donnons à ce vecteur quadridimensionnel, et aussi sur les raisons qui ont poussé à rechercher plus de précision dans cette procédure de localisation. Considérons par exemple une hirondelle en vol. Sa photographie réduit l'animal à un corps rigide, une image figée dans une "tranche" temporelle quand bien même l'hirondelle n'y serait apparue que très furtivement. Le dynamisme du vol a disparu dans cette image photographique. Nous pouvons y appliquer une grille et faire une multitude de mesures de type spatial, mais aucune d'elles ne restituera ce qui caractérise le mouvement. Un allongement de la durée d'exposition ne permettra pas de retrouver ni les battements

[6] J. von Uexküll, *Milieu animal et milieu humain* [1956], Rivages, 2010.

d'ailes ni une accélération dans la trajectoire. Nous avons coutume d'utiliser plusieurs images successives, des tranches rangées selon un ordre où elles ne se chevauchent pas. Plus élevée sera la fréquence d'acquisition des images et plus grand sera leur nombre, mieux nous serons en mesure de reconstituer, par interpolation, la continuité du vol et par différentiation, sa vitesse. D'épaisseur de plus en plus fine, les tranches pourront se rapprocher de l'instant mais le dynamisme du phénomène demeure rigidifié.

Nous n'avons pas de mal à reconnaître que la situation est très différente dans notre esprit. Comme le dit Ernst Mach, "*le temps ne nous apparaît pas intuitivement comme un point du temps, qui n'a jamais aucune durée, mais comme une tranche du temps, d'une durée notable, avec des limites estompées, difficiles à préciser et de temps à autre variables*"[7]. De même dans le fonctionnement du cerveau, rien ne nous autorise à penser qu'il existe de telles tranches. Pellionisz et Llinas nous expliquent que l'utilisation de cadres de type "espace" et de type "temps" séparés n'est pas applicable pour décrire de manière rigoureuse le fonctionnement interne du cerveau, pour la simple raison qu'"*il n'y a pas dans le cerveau d'agent de simultanéité instantanée comparable à la lumière*"[8]. La vitesse de propagation nerveuse est du même ordre de grandeur que la vitesse des mouvements ; il n'y a pas de signal permettant de synchroniser les éléments appartenant à une même tranche du monde externe, un même instant. "*Créant une image interne de la réalité extérieure dans le système nerveux central de cette façon, à partir de signaux neuronaux différemment retardés, des événements externes simultanés ne seront pas représentés comme étant simultanés dans le système nerveux central*"[9]. En regard de la rapidité d'exécution des mouvements, la vitesse de conduction des signaux neuronaux n'est pas assez rapide pour recréer l'instantanéité de nos appareils photographiques. Il n'existe pas d'horloge centrale dont les battements puissent établir la simultanéité des signaux en provenance d'un objet mobile dans le champ visuel, des signaux visuels qui parfois sont aussi accompagnés de signaux liés à des changements concomitants dans la direction du regard. Pourtant le vol de l'hirondelle ne nous apparaît pas comme une traînée de couleurs. De plus, les

[7] E. Mach, *La connaissance et l'erreur* [1905], Flammarion, 1919.
[8] A. Pellionisz & R. Llinas, « Space-time representation in the brain. The cerebellum as a predictive space-time metric tensor », *Neuroscience* 7, 1982, p. 2949–2970.
[9] *Ibid.*

animaux sont capables de manifester des synchronismes avec les phénomènes extérieurs, comme par exemple lorsqu'une cible visuelle est capturée et accompagnée du regard. Un peu comme le corps et son image sur le miroir, des liaisons peuvent se produire de temps en temps, entre des processus dynamiques pourtant soumis à des chaînes de causalité différentes.

Un autre mode de description doit donc être trouvé. "*Puisque dans le système nerveux central, la simultanéité d'événements externes ne peut être établie par le recours à une horloge cérébrale …, le cerveau doit donc utiliser un autre mode de synchronisation spatiale*"[10]. Lors de la capture et du suivi visuel d'un objet en mouvement, une liaison semble s'établir entre l'objet externe et sa représentation cérébrale. Pellionisz et Llinas proposent une théorie où un continuum de type espace-temps caractérise le fonctionnement du cerveau. Il se présente sous la forme d'un hyper-espace de haute dimension, où les événements externes sont représentés dans des cadres de référence redondants, intrinsèquement obliques et "*où l'information espace et temps est détectée comme un continuum recouvrant chaque axe de coordonnées*"[11]. Un cadre non-kantien fusionnant les cadres spatial et temporel nous est donc proposé ici. Malheureusement, ce point de vue ne nous permet pas de comprendre comment l'organisation neuro-anatomique et le fonctionnement neurophysiologique établissent cet hyper-espace. Quand on considère la diversité des formes animales et des systèmes nerveux, devons-nous considérer qu'il y ait autant d'hyper-espaces qu'il y a d'espèces animales ? Il ne semble pas que ce réceptacle de type spatiotemporel nous rapproche d'une compréhension générale.

1] L'orientation du regard et la mensuration du champ visuel

L'étude des mouvements d'orientation du regard vers une cible visuelle en mouvement va nous donner l'occasion d'examiner si ces notions d'espace ou d'hyper-espace peuvent avoir quelque substrat neuro-psycho-physiologique, ou si

[10] *Ibid.*
[11] *Ibid.*

elles ne sont *in fine* que des concepts, des outils qui nous permettent de raisonner sur les choses, comme le soutiendrait Henri Poincaré[12].

Un rôle fondamental des mouvements oculaires dans la formation des notions d'espace et d'étendue est soupçonné depuis très longtemps. Trente ans après la première édition de la Critique de la raison pure[13], Johann Steinbuch soutenait une thèse empiriste de l'espace, opposée à la conception transcendantale d'Emmanuel Kant[14]. La perception des rapports de contiguïté ou de position entre les différentes régions du champ visuel, et donc de la rétine, proviendrait de ce que les sensations correspondantes sont associées à une structure bidimensionnelle (appelée espace visuel interne) que le fœtus commencerait à élaborer *in utero,* à l'occasion de ses mouvements oculaires spontanés. Pour Steinbuch, "*tous les points de la rétine sont en rapport avec certains degrés de contraction des muscles de l'œil ; de là résulte que, par l'effet de l'éducation, la sensation lumineuse de points particuliers de la rétine soit liée tacitement à la conscience des degrés de contraction correspondant à ces points*."[15] Pareillement, Alexander Bain, introduisant la notion de force dans le domaine de la psychologie physiologique naissante, soutenait que "*nous apprenons à connaître … la différence entre le coexistant et le successif, entre l'espace et le temps ; nous pouvons … par l'amplitude du mouvement musculaire, c'est-à-dire par la continuation de ce mouvement, distinguer les différences de la matière étendue et de l'espace. Cette sensibilité nous permet d'acquérir dès le principe le sentiment de l'étendue linéaire, comme mesurée par le cours du mouvement d'un membre ou d'un organe mû par des muscles*"[16]. Même Hermann von Helmholtz, plutôt défenseur de la conception kantienne de l'espace en tant que forme nécessaire et *a priori* de l'intuition externe, reconnaissait que "*les mouvements des yeux permettent d'apprendre quelle est la disposition des points du champ de la vision, c'est-à-dire d'apprendre quels sont les signes locaux des sensations qui répondent aux points immédiatement voisins. La loi spéciale des mouvements oculaires détermine ensuite quelles sont les étendues du champ visuel dont il est possible ou non de comparer exactement les grandeurs. On peut comparer exactement celles dont les images*

[12] H. Poincaré, *Des fondements de la géométrie*, Chiron, 1921.
[13] E. Kant, Critique de la raison pure [1781], Garnier Flammarion, 1976.
[14] J. Steinbuch, *Beiträge zur Physiologie der Sinne*. Schragg, 1811.
[15] T. Ribot, *La psychologie allemande contemporaine*, Baillière, 1879.
[16] A. Bain, *Les sens et l'intelligence* [1855], Alcan, 1895.

peuvent être amenées sur les mêmes points ou lignes de la rétine par de simples mouvements de l'œil."[17]

2] Quelques éléments neuro-psycho-physiologiques de base

L'apparition d'un objet dans le champ visuel conduit à la production d'un mouvement d'orientation très rapide du regard en direction du lieu où se trouve l'objet. Chez les primates, ce mouvement, appelé saccade, consiste principalement en une rotation conjointe des deux globes oculaires, d'autant plus ample que la cible visée est excentrée dans le champ visuel. Au-delà des limites du champ moteur oculaire, une rotation de la tête accompagne la saccade.

Les saccades résultent d'un changement du niveau de contraction des six muscles attachés à chaque globe oculaire : les muscles extra-oculaires. En se contractant, les muscles agonistes se raccourcissent, déviant l'orientation de l'œil d'une quantité proportionnelle à la durée du raccourcissement et avec une accélération proportionnelle à la force développée. Les muscles antagonistes, eux, se relâchent, évitant de contrarier la rotation ; les enregistrements électro-myographiques montrent en effet qu'il n'y a pas de contraction conjointe des muscles agonistes et antagonistes (co-contraction). La contraction des muscles agonistes résulte d'un surcroît d'activité des neurones moteurs (appelés motoneurones) qui les innervent tandis que le relâchement des muscles antagonistes résulte d'une suppression de l'activité des motoneurones qui leur sont associés. Les saccades démarrant d'une déviation horizontale et verticale nulles (de la direction dite droit devant) mobilisent tous les motoneurones. Le surcroît d'activité agoniste consiste en une rafale de potentiels d'action qui est entretenue par des rafales issues d'une population de neurones prémoteurs appelés neurones excitateurs phasiques (NEP). Une lésion de la région où sont regroupés ces neurones supprime de manière irréversible la capacité de produire des saccades ; les mouvements lents restent néanmoins possibles grâce à la mise en jeu d'autres neurones (les neurones toniques). L'excitation apportée par les NEP au niveau des motoneurones est vraisemblablement modérée par les rafales émises par une population d'autres

[17] H. von Helmholtz, *Optique physiologique*, Masson, 1867.

neurones, les neurones inhibiteurs phasiques. La durée de l'activation agoniste résultant de cette combinaison d'excitation et d'inhibition détermine la durée de la saccade oculaire tandis que la densité (la fréquence instantanée d'émission) des potentiels d'action influence la vitesse angulaire[18].

L'organisation neuronale et musculaire mise en œuvre pour produire une saccade consiste en quatre sous-systèmes oculomoteurs respectivement responsables de la production de mouvements dans les deux directions cardinales, horizontale (vers la droite ou la gauche) et verticale (vers le haut ou le bas). Dans les conditions normales, un couplage d'origine neuronale contrôle le synchronisme entre les processus responsables des rotations oculaires vers la droite ou vers la gauche (antagonistes l'un de l'autre); il en va de même pour les rotations verticales. Ce couplage appelé innervation réciproque est responsable du fait que l'exécution d'une saccade dans une direction donnée s'accompagne d'une inhibition concomitante des processus impliqués dans l'exécution de saccades de direction opposée. Par exemple, faire une saccade vers la droite consiste à mobiliser un processus conduisant à la contraction des muscles droit latéral de l'œil droit et droit médian de l'œil gauche (agonistes) tout en inhibant les processus menant à la contraction des muscles droit médian de l'œil droit et droit latéral de l'œil gauche (antagonistes). L'ampleur des composantes horizontale et verticale des saccades sera différente selon l'excentricité de l'objet, mais à chaque fois suffisante pour qu'au terme du mouvement, la fovéa soit orientée vers le lieu où se trouve la cible. Un autre couplage, d'origine neuronale lui-aussi, est responsable du synchronisme entre les rotations horizontale et verticale. Bien que mobilisant des systèmes neuromusculaires distincts, les deux composantes horizontale et verticale des saccades obliques démarrent en même temps et se terminent aussi, quasiment, au même moment. Mais surtout, le ralentissement de l'une des deux composantes entraîne un ralentissement de l'autre.

[18] A.K. Moschovakis, C.A. Scudder & S.M. Highstein, « The microscopic anatomy and physiology of the mammalian saccadic system », *Progress in Neurobiology* 50, 1996, p. 133-254 ; C.A., Scudder,C.R.S. Kaneko & A.F. Fuchs, « The brainstem burst generator for saccadic eye movements: A modern synthesis », *Experimental Brain Research* 142, 2002, p. 439-462 ; D.L. Sparks, « The brainstem control of saccadic eye movements », *Nature Reviews Neuroscience* 3, 2002, p. 952-964.

3] Le découpage oculomoteur du champ visuel

De manière générale, une saccade oculaire vers la droite est produite en réponse à l'apparition d'une cible dans l'hémichamp visuel droit, vers la gauche quand la cible est située à gauche. De même, une cible située dans l'hémichamp visuel supérieur appelle l'exécution d'une saccade vers le haut alors qu'une cible dans l'hémichamp visuel inférieur, une saccade vers le bas. Le découpage du champ visuel en hémichamps ne repose pas sur un tapissage cellulaire différentiel de la rétine. Celle-ci ne montre aucune délimitation autre que celle qui pourrait permettre, selon la densité relative de deux grandes classes de cellules photoréceptrices (les photorécepteurs à cône et les photorécepteurs à bâtonnet), de distinguer les champs visuels central et périphérique. Au sortir de la rétine, le chemin que vont emprunter les fibres du nerf optique ne suffit pas à déterminer la direction des saccades. L'hémichamp visuel droit correspond à l'ensemble des zones du champ visuel dont l'excitation par la présence d'un objet déclenche une saccade vers la droite. L'hémichamp visuel gauche correspond aux zones qui déclenchent une saccade vers la gauche. De même, appartient au champ visuel supérieur (ou inférieur) tout objet qui déclenche une saccade vers le haut (ou vers le bas). Ce découpage du champ visuel selon les directions de mouvement oculaire ne semble pas non plus reposer sur un câblage neuronal strict. En effet, certains désordres neurologiques conduisent à modifier ces associations visuomotrices. Des cas pathologiques ont été rapportés où un mouvement d'orientation vers la gauche est produit en réponse à l'apparition de cibles qui auparavant suscitaient des mouvements vers la droite. En particulier, lors de l'inactivation pharmacologique d'un territoire oculomoteur du cervelet, des mouvements d'orientation du regard peuvent être produits dans la direction opposée à celle de la cible[19]. Il semble en fait qu'il y ait au niveau des méridiens horizontal et vertical un recouvrement neuro-anatomique que seule l'activité des neurones peut scinder en deux.

Certaines observations expérimentales pourraient conduire à considérer que l'étendue du monde externe est déterminée par un ensemble de canaux ordonnés selon une topologie rétinienne. Cette conception n'est pas satisfaisante car elle ne

[19] L. Goffart & D. Pélisson, « Orienting gaze shifts during muscimol inactivation of caudal fastigial nucleus in the cat. I. Gaze dysmetria », *Journal of Neurophysiology* 79, 1998, p. 1942-1958.

rend pas compte de la nature essentiellement temporelle des mouvements d'orientation. Entre le moment où une cible est détectée dans le champ visuel périphérique et le moment où elle se retrouve au terme de la saccade, dans le champ visuel central, "capturée" par le regard, une durée s'est écoulée. Au cours de cette durée, des processus neuronaux parallèles et plus ou moins entremêlés ont été mis en branle : plusieurs cascades d'activation neuronale se sont déployées selon des canaux d'une formidable complexité. Du point de vue macroscopique, un scintillement lumineux ponctuel par exemple, va provoquer de manière difficilement résistible une excitation cellulaire qui, initialement localisée au niveau d'un nombre relativement petit de cellules de la rétine, empruntera le nerf optique et se propagera dans le cerveau d'une manière très vite divergente[20]. L'activité neuronale va en effet suivre plusieurs trajets et embraser plusieurs régions cérébrales selon des dynamiques ressemblant davantage à des avalanches qu'à un épanchement liquidien. Ainsi, notre petit foyer d'activité rétinienne, aux limites physiques relativement bien définies, va subir une sorte de "dilatation" spatiale et temporelle et donc, acquérir des dimensions (étendue et durée) différentes de ce qu'elles étaient à l'origine. Distribuée sur plusieurs territoires corticaux et sous-corticaux, l'activité neuronale va dans un de ses "écoulements"[21] mobiliser une structure bilatérale dont la topologie est homéomorphe à celle de la rétine : les colliculus supérieurs gauche et droit, situés dans le tronc cérébral. Au foyer relativement délimité au niveau de la rétine va correspondre une activité distribuée sur une étendue beaucoup plus large de l'un des deux colliculus supérieurs[22]. A partir de là, le foyer d'activité colliculaire va conduire à l'excitation des populations de neurones prémoteurs puis moteurs, faisant commencer la contraction des muscles extra-oculaires (et peut-être aussi de la nuque). L'excitation prémotrice et motrice est telle que la saccade produite dépendra de la position du foyer sur le colliculus supérieur. Autrement dit, de même que des objets situés à différents endroits du champ visuel vont conduire à des saccades différentes, des foyers d'activité situés à différents endroits du colliculus

[20] L.G. Nowak & J. Bullier, « The timing of information transfer in the visual system », in J. Kaas *et al.* (ed.), *Extrastriate Cortex*, vol. 12, Plenum Press, 1997, p. 205-241 ; M.T. Schmolesky, Y. Wang, D.P. Hanes, K.G. Thompson, S. Leutgeb, J.D. Schall & A.G. Leventhal, « Signal timing across the macaque visual system », *Journal of Neurophysiology* 79, 1998, p. 3272-3278.
[21] Tous les écoulements ne conduisent pas à des manifestations motrices visibles.
[22] W. Taouali, L. Goffart, F. Alexandre & N.P. Rougier, « A parsimonious computational model of visual target position encoding in the superior colliculus », *Biological Cybernetics* 109, 2015, p. 549-559.

supérieur vont produire des saccades d'amplitude et de direction démontrant un codage topographique. Le terme de transformation spatio-temporelle désigne ce processus qui transforme la *position* du foyer d'activité sur la carte colliculaire en cette *durée* d'activation neuronale conduisant à la production d'un mouvement dont l'ampleur augmente avec sa durée[23].

4] La transformation spatio-temporelle

Malgré les différences morphologiques parfois considérables dans les organes sensoriels (rétine, cochlée, bulbe olfactif, etc.) et moteurs (groupes musculaires extra-oculaires et nucaux) qui sont mis en jeu chez différentes espèces animales, une régularité apparaît dans la structure spatiale (et temporelle) des mouvements d'orientation du regard : leur amplitude (et leur durée) sont conformes (et proportionnelles) à l'étendue de l'environnement, avec une variabilité relativement bien délimitée. Cette relation entre l'endroit où se trouve un objet visuel et celui vers lequel se dirige le regard est une relation très robuste car elle résiste à une multitude de perturbations, pathologiques ou expérimentales. Si un changement de direction du regard est provoqué expérimentalement (par microstimulation électrique intracérébrale par exemple) avant que la saccade ne soit lancée vers une cible visuelle brièvement flashée, alors une saccade de correction est produite quelques millisecondes après la perturbation et ramène le regard en direction de l'endroit où la cible fût apparue, sans guidage visuel (puisqu'elle aura disparu). De pareilles compensations peuvent être observées même lorsque la perturbation est appliquée au cours de l'exécution du mouvement d'orientation. Ces expériences sont importantes, car elles montrent que l'orientation du regard n'est pas un phénomène balistique comparable au lancer d'une fléchette vers une cible. Il a été proposé que son exécution met en œuvre une boucle de rétroaction négative qui comparerait continuellement deux signaux : l'un codant la direction désirée du regard (une estimation neuronale de la position de la cible) et l'autre estimant sa direction courante (sur la base d'une copie des commandes motrices). Tant qu'il y a un écart entre ces deux signaux, une erreur motrice continuerait d'alimenter les neurones

[23] L. Goffart, « Saccadic eye movements : basic neural processes », *Neuroscience and Biobehavioral Psychology Reference Module*, Elsevier, 2017.

prémoteurs saccadiques et la saccade s'arrêterait lorsque les deux signaux coïncident[24]. Plus tard, il a été proposé une comparaison de deux autres grandeurs pour le codage de l'erreur motrice, une comparaison entre d'une part un vecteur représentant le déplacement désiré du regard et d'autre part un vecteur estimant le déplacement qu'il a parcouru depuis le départ de la saccade[25]. Cette configuration entraine une organisation fonctionnelle très différente. La question de savoir laquelle des deux configurations est la plus juste n'est pas encore résolue.

Qu'elle fasse appel à des signaux codant la direction du regard par rapport à l'axe du corps ou à des signaux de déplacement, la boucle de rétroaction négative permet d'expliquer la robustesse de la précision des saccades lorsque leur trajectoire est perturbée ou ralentie. Tant que le regard n'a pas atteint sa cible, l'erreur motrice persiste et continue de piloter les neurones prémoteurs. La boucle de rétroaction négative présente aussi l'avantage d'apporter une solution au problème de la transformation spatio-temporelle. Alors qu'auparavant, une table de correspondance était supposée s'intercaler entre d'une part, des signaux correspondant à des grandeurs spatiales (signaux de position désirée ou de déplacement désiré) et d'autre part, des commandes temporelles qui alimentent les motoneurones, désormais la durée de la saccade ne résulterait plus que de ce rétrocontrôle négatif. La saccade ne cesserait pas tant qu'il y a un écart entre les deux signaux comparés ; elle s'arrête quand l'erreur motrice est annulée.

5] Une transformation implicite ou explicite ?

Avec ce rétrocontrôle négatif, l'idée d'une transformation spatiotemporelle explicite à l'issue de laquelle une commande spécifiant la durée des saccades alimenterait les centres prémoteurs s'est trouvée écartée. Le neurologue Hans

[24] D.A. Robinson, « Oculomotor control signals », *in* G. Lennerstrand & P. Bach-Y-Rita (eds), *Basic mechanisms of ocular motility and their clinical implications*, Pergamon Press, 1975, pp. 337–378 ; D.S. Zee, L.M. Optican, J.D. Cook, D.A. Robinson & W.K. Engel, « Slow saccades in spinocerebellar degeneration », *Archives of Neurology* 33, 1976, p. 243-251. Pour une extension de cette idée aux mouvements d'orientation réalisés avec la tête, voir V. Laurutis & D.A. Robinson « The vestibulo-ocular reflex during human saccadic eye movements », *Journal of Physiology (London)* 373, 1986, p. 209-233.

[25] R. Jürgens, W. Becker & H.H. Kornhuber, « Natural and drug-induced variations of velocity and duration of human saccadic eye movements: evidence for a control of the neural pulse generator by local feedback », *Biological Cybernetics* 39, 1981, p. 87–96.

Kornhuber défendait en effet l'idée d'un contrôle chronométrique des saccades. Selon lui, le déplacement angulaire requis pour atteindre du regard une cible visuelle serait mesuré avant le démarrage du mouvement et codé de manière topographique au niveau des aires visuelles du cortex cérébral. Ce signal de type "spatial" serait ensuite traduit en "temps", plus précisément en une durée de rafale de potentiels d'action dans les noyaux oculomoteurs. La conversion spatiotemporelle serait réalisée en aval du cortex cérébral, au niveau du cervelet, et toute inaptitude à déterminer la durée de la rafale conduirait à une perturbation de la taille de la saccade[26]. La raison qui conduisit Kornhuber à considérer le cortex cérébelleux comme le siège de cette transformation vient de l'observation des saccades fortement imprécises chez les patients souffrant d'atrophie cérébelleuse tardive.

Avec la solution proposée par David Robinson d'un rétrocontrôle négatif, cette idée d'une transformation spatiotemporelle explicite fût abandonnée pendant plusieurs années. Elle a récemment resurgi, défendue par Peter Thier. Sur la base d'enregistrements de l'activité de neurones situés dans le cortex cérébelleux, Thier prétend en effet que l'activité de la population fournirait une signature temporelle précise du début et de la fin des saccades, déterminant ainsi leur durée. En changeant la durée d'activité de la population, l'amplitude de la saccade pourrait être changée. L'ajustement adaptatif de l'amplitude des saccades serait alors, selon lui, la conséquence d'une optimisation de la représentation du temps dans le cerveau[27]. Dans le sillage de l'idée de Berthoz que le cerveau "*sert à gagner du temps*"[28], cette conception n'est pas du tout concluante car elle ne repose que sur une simple corrélation. En effet, il est possible que la durée de l'activité augmente (ou diminue) non pas "dans le but" de rendre les saccades plus grandes (ou plus petites), mais simplement parce que la population neuronale concernée est informée qu'une saccade est en cours de réalisation. Le problème devient plus délicat quand on examine la façon dont Thier estime cette population. Les cellules qui la composent sont caractérisées par une augmentation de leur décharge. Pourtant, dans cette région cérébelleuse, les neurones dont l'activité est liée à celle des saccades ne se

[26] H.H. Kornhuber, « Motor functions of cerebellum and basal ganglia: the cerebellocortical saccadic (ballistic) clock, the cerebellonuclear hold regulator, and the basal ganglia ramp (voluntary speed smooth movement) generator », *Kybernetik* 8, 1971, p. 157-162.
[27] P. Thier, P. Dicke, R. Haas & S. Barash, « Encoding of movement time by populations of cerebellar Purkinje cells », *Nature* 405, 2000, p. 72-76.
[28] A. Berthoz, *Le sens du mouvement,* Odile Jacob, 1997.

limitent à ceux qui augmentent leur activité. Il s'y trouve un nombre non négligeable de neurones dont la décharge n'augmente pas mais diminue lors des saccades. Autrement dit, les neurones considérés par Thier ne sont pas représentatifs de la population des neurones qui, dans cette région du cortex cérébelleux, sont susceptibles d'être mis à contribution dans l'exécution de saccades vers une cible visuelle. Plus délicat encore est le fait que le début et la fin de l'activité de la population, dont la durée rappelons-le est supposée contrôler la durée des saccades, correspondent aux moments où l'activité passe au-dessus puis tombe en deçà d'un niveau quatre fois supérieur à l'activité dite de base, observée avant le déclenchement de la saccade. Aucune explication n'est donnée quant au choix de ce facteur quatre. Quiconque aurait examiné les mêmes résultats aurait pu être amené à interpréter différemment les résultats s'il avait eu recours à un autre facteur, ou procédé différemment dans l'analyse de l'activité des neurones enregistrés.

L'hypothèse d'un rétrocontrôle négatif reste donc l'hypothèse qui survit encore aux assauts des expérimentateurs pour expliquer la transformation spatiotemporelle. Elle présente l'avantage d'être simple et aussi de permettre des prédictions vérifiables. Elle prédit notamment une altération de l'amplitude des saccades si les signaux informant du déplacement parcouru par les yeux ne codent pas fidèlement le déplacement qu'il a effectivement parcouru. Une sous-estimation du déplacement parcouru doit en effet entraîner une hypermétrie des saccades, c'est-à-dire des saccades dépassant l'amplitude requise, tandis qu'une sur-estimation du déplacement parcouru doit entraîner une hypométrie.

6] Des notions permettant de raisonner sur les mesures

Malgré cette force prédictive, nous devrons pourtant nous efforcer de réfuter elle-aussi, cette hypothèse, pour éprouver sa validité mais aussi pour d'autres raisons plus critiques. Rappelons-nous que le modèle de contrôle de l'amplitude des saccades par rétroaction négative suppose l'existence d'un codage dans le cerveau d'au minimum deux grandeurs (une commande spécifiant le déplacement désiré et un signal estimant le déplacement parcouru) et d'une opération pratiquée sur elles

(une différence). De cette opération résulte le signal appelé erreur motrice qui, lorsqu'elle devient "nulle", conduit à l'arrêt de la saccade.

Une première question qui se pose est de comprendre la signification d'une erreur motrice "nulle". Elle signifie une sorte de congruence entre deux représentations neuronales. S'il nous est aisé de comprendre l'égalité (différence nulle) entre deux valeurs numériques, comment peut-on comprendre l'égalité entre des signaux neuronaux, entre des dynamiques d'activité neuronale qui vraisemblablement mobilisent des canaux distincts ? Pareillement, il nous est facile de comprendre comment effectuer une soustraction entre deux nombres, mais quels pourraient être la forme biologique, le substrat neuronal d'un comparateur ?

Une deuxième question concerne la nature du signal informant du déplacement parcouru. Ce signal est dynamique et prédictif ; il change à mesure que l'œil se déplace. Il change d'une manière qui, en raison des délais de transmission, afférents et efférents, doit précéder le déplacement réellement accompli. Une absence de prise en compte de ces délais entrainerait une sous-estimation du déplacement parcouru. Le fait que l'hypermétrie augmente avec l'éloignement de la cible pourrait indiquer que ces délais en dépendent ou que l'intégration des signaux informant de l'ampleur du déplacement ou même que la "soustraction" supposée dépendent d'un contrôle chronométrique. L'hypermétrie pourrait aussi résulter d'une intégration incomplète, des signaux de mouvement. Dans tous les cas, il va falloir expliquer en quoi consiste cette intégration du point de vue neurophysiologique, et comment elle est susceptible de moduler l'activité des neurones prémoteurs de la formation réticulée ponto-bulbaire impliqués dans la production des saccades.

Une troisième question concerne la façon dont un tel schéma fonctionne lorsque l'orientation du regard met un jeu une rotation conjointe de la tête[29] ou lorsque la cible visée est en mouvement.

[29] D. Guitton, R.R. Douglas & M. Volle, « Eye-head coordination in cats », *Journal of Neurophysiology* 52, 1984, p. 1030-1050. J. Quinet & L. Goffart, « Head-unrestrained gaze shifts after muscimol injection in the caudal fastigial nucleus of the monkey », *Journal of Neurophysiology* 98, 2007, p. 3269–3283, M.K. McCluskey & K.E. Cullen, « Eye, head, and body coordination during large gaze shifts in rhesus monkeys: movement kinematics and the influence of posture », *Journal of Neurophysiology* 97, 2007, p. 2976-2991.

7] Le monde regorge de choses en mouvement

Jusqu'ici nous n'avons en effet parlé que de l'orientation vers une cible statique. Cette situation est loin de représenter les conditions générales ou les plus fréquentes. Comme nous l'avons dit plus haut, la majorité des animaux ont été au cours de l'évolution, confrontés à la nécessité de gérer un environnement où les choses en mouvement sont les plus signifiantes. Nombre d'animaux manifestent d'ailleurs une remarquable capacité à capturer et à poursuivre du regard une cible visuelle en mouvement, à tel point que cette dernière semble parfois accrochée à la direction du regard. Comment un tel synchronisme est-il possible quand on sait que l'excitation rétinienne provoquée par une cible visuelle n'est pas transmise aux muscles extra-oculaires à la vitesse de la lumière ?

Chez le primate, nous pouvons considérer un délai minimum de 80 millisecondes entre l'instant où une cible mobile apparaît et le moment où l'œil peut commencer à bouger. Ce délai correspond en fait au temps nécessaire pour détecter un changement de contraction musculaire en réaction à un changement de position de la cible. Les travaux chez le singe montrent des temps de réponse en moyenne de l'ordre de 200 ms pour capturer une cible qui se déplace avec une vitesse constante de 20°/s. Cela signifie qu'entre le moment où elle est apparue et le moment où elle est capturée dans le champ visuel central, la cible a parcouru 4 degrés d'angle visuel. Malgré cela, quand la cible se déplace avec une vitesse constante, le regard parvient approximativement à être dirigé vers l'endroit où elle se trouve à la fin de la saccade ; la saccade est parvenue à rattraper le retard et corriger l'écart. Pour produire une saccade précise, le cerveau a donc dû prendre en compte, en plus de l'écart initial de position, la distance que la cible a parcourue entre son apparition et l'arrêt de la saccade.

8] L'hypothèse de la double commande

L'hypothèse a été proposée que deux flux parallèles soient mis en œuvre pour produire une saccade vers une cible mobile. Le premier flux relaierait une commande basée sur l'excentricité de la cible au moment où elle a été détectée (vecteur "position" de la cible) tandis que le second élaborerait une commande

complémentaire "permettant" de compenser le mouvement de la cible depuis sa détection. L'élaboration de cette commande additionnelle (vecteur "mouvement" de la cible) mettrait en œuvre un processus plus élaboré, car elle implique non seulement une estimation de la vitesse de la cible mais aussi du temps qui s'est écoulé depuis l'instant où la cible a été détectée. Les deux flux convergeraient sur les populations de neurones prémoteurs phasiques mentionnés plus haut, qui fournissent aux motoneurones extra-oculaires les signaux nécessaires pour bouger les yeux et orienter la fovéa, non pas là où la cible a été initialement détectée, mais là où elle se trouve à la fin de la saccade.

Nous avons vu que lors des saccades vers une cible statique, la position du foyer d'activité au niveau du colliculus supérieur profond déterminait l'amplitude et la direction de la saccade. Une étude électrophysiologique réalisée par Edward Keller montre une dissociation lors des saccades vers une cible mobile[30], suggérant chez certains que le foyer d'activité colliculaire code le vecteur correspondant à l'endroit où la cible est initialement apparue[31]. Si la population de neurones colliculaires actifs est identique dans les deux types de saccades, un signal complémentaire doit être ajouté en aval pour que la saccade produite diffère de celle qui est représentée par le foyer d'activité colliculaire. Une observation majeure suggère que le deuxième flux à l'origine de ce signal transiterait par le cervelet. En effet, après lésion d'un de ses noyaux afférents situé dans la région pontine du tronc cérébral, les saccades en direction d'une cible statique restent précises tandis que celles dirigées vers une cible mobile sont trop courtes[32]. Ce noyau qui projette exclusivement sur le cervelet reçoit des projections d'aires corticales dont les neurones sont sensibles au mouvement visuel. Ainsi, la voie cortico-ponto-cérébello-réticulaire élaborerait cette commande supplémentaire invoquée dans l'hypothèse de la double commande.

Cette hypothèse fait toutefois problème car elle repose sur des notions loin d'être évidentes. Une intégration (au sens mathématique du terme) des signaux de vitesse du mouvement de la cible serait effectuée et ajouterait le signal résultant (une

[30] E.L. Keller, N.J. Gandhi N & P. Weir, « Discharge of superior collicular neurons during saccades made to moving targets ». *Journal of Neurophysiology* 76, 1996, p. 3573-3577.
[31] L.M. Optican, « Oculomotor system: models », in: L.R. Squire (ed), *Encyclopedia of neuroscience*, Academic Press, 2009, pp. 25–34.
[32] J.G. May, E.L. Keller & D.A. Suzuki, « Smooth-pursuit eye movement deficits with chemical lesions in the dorsolateral pontine nucleus of the monkey », *Journal of Neurophysiology* 59, 1988, p. 952-977.

estimation du déplacement parcouru par la cible) à un signal lié à la position de départ de la cible. On ignore quelle est cette position de départ, à quels moments démarre et s'arrête l'intégration et comment cette dernière est implémentée par des neurones. De plus, le temps de réaction et la durée des saccades sont variables d'un mouvement à l'autre et l'observation de saccades précises suggèrerait, selon cette conception, que le système saccadique prenne en compte non seulement les signaux de mouvement de la cible mais aussi la temporalité de ses propres performances (à savoir quand la saccade va être lancée et sa durée). Une autre difficulté émane du fait que si nous représentons les signaux comme des vecteurs, la position de départ de la cible est un vecteur exprimé dans un référentiel oculocentré, c'est-à-dire par rapport à la direction du regard, tandis que le mouvement de la cible est un vecteur exprimé dans un autre référentiel, crâniocentré égocentré ou autre. Enfin, le résultat primordial que le foyer d'activité colliculaire corresponde à l'endroit où la cible est initialement apparue mérite d'être discuté.

Lorsqu'on examine les méthodes de l'étude de Keller, on découvre en effet que la cible se déplaçait tellement vite qu'il était impossible que le regard capture la cible, à moins que les saccades n'aient été déclenchées après une latence tellement courte que cela correspondrait à des réponses anticipatrices. Si les saccades avaient une latence normale (de l'ordre de 150 ms), alors elles étaient nécessairement fortement hypométriques, avec une amplitude trop courte. Nous avons du mal, dans ces conditions, à comprendre le besoin d'invoquer une commande additionnelle en aval du colliculus. Lorsqu'on se débarrasse de cette idée, on découvre alors la possibilité que la saccade était dirigée vers une position passée de la cible, et que l'activité enregistrée en était une commande. Du coup, on ignore si les neurones sensibles aux positions ultérieures de la cible, initialement silencieux, le demeuraient lorsque la saccade interceptait la cible dans la zone du champ visuel à laquelle ils sont sensibles. Un changement du foyer d'activité colliculaire contingent des changements de position d'une cible n'est pas exclu. L'activité colliculaire décrite par Keller peut en effet correspondre à une activité résiduelle, liée à la position passée de la cible. Autrement dit, il est possible que le mouvement de la cible dans le champ visuel s'accompagne d'une diffusion horizontale soit au niveau du colliculus supérieur soit au niveau des structures en amont qui l'innervent. Du coup, la commande additionnelle invoquée par l'hypothèse de double commande mobiliserait

d'autres neurones dans le colliculus lui-même, et non pas en aval. Le codage vectoriel mis en jeu ne consisterait pas en la somme de deux vecteurs mais en un seul vecteur, un vecteur dynamique qui estimerait la position de la cible, et pourquoi pas, dans le meilleur des cas, sa position ici et maintenant. Selon cette hypothèse alternative, le colliculus supérieur continuerait de coder dans le même référentiel le déplacement désiré du regard, que la cible soit immobile ou en mouvement. Des influences en aval du colliculus sont toujours possibles mais elles ne seraient que modulatrices.

9] Échantillonnage discret versus flux continu

Les études antérieures réalisées sur les saccades vers une cible mobile postulaient, pour des raisons qui ne sont pas clairement exposées, que la position de la cible était échantillonnée 100 millisecondes avant le départ de la saccade et qu'une commande supplémentaire devait donc être ajoutée ultérieurement sur la base des signaux de mouvement visuel. L'argument utilisé est que les saccades vers une cible qui s'éloigne du champ visuel central présentent une vitesse maximale moindre (attribué à l'échantillonnage de la position initiale de la cible) et une durée de décélération plus longue (attribuée à l'arrivée de la seconde commande) que les saccades de même amplitude dirigées vers une cible statique. Or, dans ces études, la transition entre la composante liée à l'excentricité initiale de la cible et celle liée à son mouvement était difficile à établir, car l'excentricité initiale de la cible et son mouvement consécutif présentaient la même direction[33]. Quand ces deux paramètres suivent des directions cardinales et perpendiculaires l'une à l'autre, les deux composantes oculomotrices peuvent être séparées plus facilement. On peut ainsi mieux estimer la dynamique de l'insertion des signaux de mouvement visuel dans le guidage des saccades. On ne trouve pas alors de délai entre le démarrage des deux composantes qui soit différent du délai observé dans une saccade vers une cible statique de dimensions similaires. Autrement dit, les deux composantes sont déclenchées en même temps. Des délais commencent à apparaître un peu plus tard,

[33] Y. Guan, T. Eggert, O. Bayer & U. Büttner , « Saccades to stationary and moving targets differ in the monkey », *Experimental Brain Research* 161, 2005, p. 220-232 ; E.L. Keller, N.J. Gandhi N & P. Weir, « Discharge of superior collicular neurons during saccades made to moving targets ». *Journal of Neurophysiology* 76, 1996, p. 3573-3577.

entre les pics de vitesse et les fins des deux composantes, indiquant que les signaux de mouvement laissent derrière eux une activité résiduelle[34].

Les saccades dirigées vers une cible mobile présentent une précision plus variable que celles dirigées vers une cible statique. La position moyenne atteinte correspond approximativement à celle que la cible avait 40-60 ms avant qu'elle ne se termine. Cette légère hypométrie est vraisemblablement dûe au délai nécessaire pour que les derniers signaux rétiniens parviennent aux motoneurones. Plutôt qu'un échantillonnage discret de la position de la cible 100 ms avant son déclenchement, il semble plutôt qu'il y ait un transfert continu des signaux visuels au générateur de saccades jusqu'à la fin de la saccade. Il a été montré ailleurs que l'amplitude des saccades vers une cible mobile restait corrélée avec l'excentricité de la cible, même lorsque l'on considère sa position au démarrage de la saccade[35]. Le fait que l'erreur des saccades n'augmente pas avec la durée des saccades suggère que le système oculomoteur saccadique continue d'intégrer les signaux visuels jusqu'à l'arrêt du mouvement. Si cela est vrai, les saccades devraient pouvoir continuer d'être précises même si leur durée est expérimentalement allongée.

10] Hyper-espace cérébral versus dynamisme

La capture fovéale saccadique d'une cible visuelle statique, immobile, ne se fait pas sur la seule base des signaux rétiniens ; elle implique également des signaux extra-rétiniens. La démonstration la plus élégante est apportée par des expériences de perturbation par microstimulation électrique. Dans ces expériences, une cible est présentée brièvement dans le champ visuel périphérique et la tâche de l'animal consiste à aller regarder là où la cible est apparue. Au cours de certains essais, une microstimulation électrique est appliquée au niveau d'un territoire oculomoteur du tronc cérébral afin de changer artificiellement la position du regard avant que la saccade ne soit lancée en direction de la cible flashée. Ces expériences permettent de tester dans quelle mesure les centres prémoteurs saccadiques sont informés de

[34] J. Fleuriet, S. Hugues, L. Perrinet & L. Goffart, « Saccadic foveation of a moving visual target in the rhesus monkey », *Journal of Neurophysiology* 105, 2011, p. 883–895.
[35] C.R. Cassanello, A.T. Nihalani, V.P. Ferrera, « Neuronal responses to moving targets in monkey frontal eye fields », *Journal of Neurophysiology* 100, 2008, p. 1544–1556.

ces changements involontaires de position, induits aussi de manière inattendue par la microstimulation, peuvent corriger la trajectoire et guider le regard vers l'endroit où la cible était présentée. Les résultats révèlent une prise en compte de telles perturbations lorsqu'elles sont induites par une microstimulation électrique au niveau du colliculus supérieur profond[36] ou des territoires de la formation réticulée pontine[37]. En revanche, lorsque la stimulation est appliquée au niveau du noyau où des motoneurones sont regroupés (noyau abducens) ou d'autres territoires de la formation réticulée pontine, la saccade manque la cible avec une erreur égale à l'amplitude du changement de position oculaire induit électriquement[38]. Ces erreurs de ciblage sont instructives, car elles démontrent que les signaux proprioceptifs en provenance des muscles extra-oculaires, susceptibles de renseigner sur leur étirement, ne peuvent pas rendre compte des compensations observées ailleurs (lorsque par exemple la stimulation électrique est appliquée au niveau du colliculus supérieur). Elles indiquent aussi l'existence d'éléments neuronaux impliqués dans la production des saccades mais ne participant pas à leur rétrocontrôle. D'autres études réalisées chez le chat ont montré que cette compensation n'est pas limitée au système oculomoteur mais qu'elle est une propriété du système oculo-céphalique prenant en charge l'orientation saccadique du regard[39].

À ce jour, une seule expérience de perturbation a testé la robustesse des saccades dirigées vers une cible visuelle en mouvement à une perturbation expérimentale introduite par microstimulation électrique[40]. La perturbation était spatiotemporelle car elle consistait en un retard et un changement de position. Au niveau temporel, le délai était constitué de la durée pour changer la position au

[36] D.L. Sparks & L.E. Mays, « Spatial localization of saccade targets. I. Compensation for stimulation-induced perturbations in eye position », *Journal of Neurophysiology* 49, 1983, p. 45– 63; P.H. Schiller & J.H. Sandell, « Interactions between visually and electrically elicited saccades before and after superior colliculus and frontal eye field ablations in the rhesus monkey », *Experimental Brain Research* 49, 1983, p. 381–392.

[37] D.L. Sparks & L.E. Mays & J.D. Porter, « Eye movements induced by pontine stimulation: interaction with visually triggered saccades », *Journal of Neurophysiology* 58, 1987, p. 300–318.

[38] *Ibid.*

[39] D. Pélisson, D. Guitton & D.P. Munoz, « Compensatory eye and head movements generated by the cat following stimulation-induced perturbations in gaze position », *Experimental Brain Research* 78, 1989, p. 654-658 ; D. Pélisson, D. Guitton & L. Goffart, « On-line compensation of gaze shifts perturbed by micro-stimulation of the superior colliculus in the cat with unrestrained head », *Experimental Brain Research* 106, 1995, p. 196-204; L. Goffart L, D. Pélisson & A. Guillaume « Compensation for gaze perturbation during inactivation of the caudal fastigial nucleus in the head-unrestrained cat », *Journal of Neurophysiology* 80, 1998, p. 1552-1557.

[40] J. Fleuriet & L. Goffart, « Saccadic interception of a moving visual target after a spatiotemporal perturbation », *Journal of Neuroscience* 32, 2012, p. 452-461.

départ de la saccade d'interception, du délai pour démarrer la contre-réaction et de la durée de la saccade de correction lancée plus tard. Dans ces expériences, la perturbation était introduite par une brève microstimulation dans le colliculus supérieur 150 ms après l'apparition d'une cible visuelle en mouvement. Afin d'exclure l'intervention de facteurs visuels dans les corrections, la cible disparaissait transitoirement pendant 150 (ou 300) ms après le début de la stimulation. Lors des essais contrôles (non perturbés), la cible bougeait pareillement pendant 150 ms, disparaissait pendant 150 (ou 300) ms puis réapparaissait le long de la même trajectoire. Les saccades, produites pendant la courte période au cours de laquelle la cible était invisible, se dirigeaient alors vers l'endroit où la cible se serait trouvée si elle n'avait pas disparu. Lors des essais perturbés par un changement de position dans la direction opposée au mouvement de la cible, les saccades de correction amenaient le regard vers le même endroit que les saccades non perturbées, c'est-à-dire là où se serait trouvée la cible si la saccade n'avait pas été perturbée. Lorsque la perturbation était ipsilatérale, les saccades de compensation étaient, selon les sites stimulés, soit précises soit hypermétriques. Si on considère qu'il existe dans le cerveau une représentation de la trajectoire nécessaire pour capturer une cible mobile, alors ces résultats montrent que cette représentation peut être robuste et résister à une perturbation spatiotemporelle : les changements de position et les délais associés sont pris en compte pour finalement amener le regard à l'endroit où se trouve la cible au moment où elle y passe.

A la lumière de ces résultats, faut-il considérer que le fonctionnement cérébral mette en jeu une sorte d'hyper-espace non-euclidien dans lequel la trajectoire de la cible serait représentée, comme le proposent Andras Pellionisz et Rodolfo Llinas[41] ? Les phénomènes cérébraux prennent-ils place dans une variété multidimensionnelle, au même titre que l'espace et le temps absolus Newtonien accueillent le mouvement d'un corps rigide ? Les expériences de perturbation testent-elles l'élasticité de la représentation d'une trajectoire dans ce réceptacle spatiotemporel, ou plutôt la capacité du fonctionnement cérébral à constamment renouveler une représentation neuronale plus "locale" et à laquelle correspondrait, dans le monde externe, la position courante, ici et maintenant, d'une cible ? Si nous ne postulons pas,

[41] A. Pellionisz & R. Llinas, « Space-time representation in the brain. The cerebellum as a predictive space-time metric tensor », *Neuroscience* 7, 1982, p. 2949–2970.

représentés dans l'activité cérébrale, des cadres généraux tels que l'espace ou l'espace-temps, allons-nous être amenés à des contradictions, voire nous retrouver dans une impasse ?

11] Que signifie ici et maintenant ?

Si nous ne postulons pas l'existence d'un réceptacle de type hyper-espace dans le fonctionnement cérébral, il nous reste la présence d'un objet en mouvement, ce qu'Ernst Mach appelait un corps : "*l'observation naïve montre immédiatement que les éléments sensibles d'un point de l'espace et du temps sont étroitement liés entre eux, que l'on entende espace et temps au sens physiologique ou au sens physique de ces mots. Nous nommons cette liaison un corps*."[42] Plutôt que de supposer une représentation de type espace-temps dans le fonctionnement du cerveau, nous allons procéder à partir des mesures dont nous disposons, les coordonnées dites "ici et maintenant", successives de l'objet[43].

Considérons une petite cible sphérique dans le monde physique qu'un observateur capture du regard. À cette capture, nous pourrions faire correspondre des mesures de type spatial, l'intersection entre les deux "axes" visuels[44] et une mesure de l'instant où la cible est "capturée". Mais il ne faut pas oublier que les axes visuels ne sont que des lignes imaginaires, que les fovéas ne se réduisent pas à un point ; elles sont des petites surfaces sensibles, au niveau desquelles des paquets de trains de potentiels d'action vont naître et se propager dans le cerveau. Nous avons également vu plus haut que l'activation correspondante dans le cerveau, spatio-temporellement distribuée (écoulement en dilatation puis en contraction), n'a rien de comparable avec le mouvement d'un corps rigide. De même que nous avons vu que l'instant de la capture ne pouvait se réduire à une "tranche" sans épaisseur. Une complexité neurophysiologique, spatiotemporelle, caractérise donc ce moment où le lieu regardé coïncide avec celui occupé par la cible. Réduire la capture fovéale d'une cible visuelle à une seule notion (ici et maintenant) ne nous conduit pas à une

[42] E. Mach, *La connaissance et l'erreur* [1905], Flammarion, 1919.
[43] L. Goffart, « Saccadic eye movements : basic neural processes », *Neuroscience and Biobehavioral Psychology Reference Module*, Elsevier, 2017.
[44] H. Collewijn, C.J. Erkelens & R.M. Steinman, « Trajectories of the human binocular fixation point during conjugate and non-conjugate gaze-shifts », *Vision Research* 37, 1997, p. 1049-1069.

impasse dès lors que nous considérons que cette notion n'est pas du tout un point mathématique, mais quelque chose qui est dotée d'un "volume" dont il va falloir chercher les dimensions. Nous allons commencer par considérer sa dimension temporelle.

Certains prétendent que les saccades vers une cible mobile témoignent de la capacité à prédire la position future d'un objet. Par exemple, Alain Berthoz déclare que "*dans la programmation de saccades vers une cible mobile, le mouvement de la cible est utilisé pour prédire la position future de la cible de manière à assurer une avance spatiale du regard à la fin de la saccade, plutôt que de tenter une capture précise de la cible*" et que d'une certaine façon le système visuo-oculomoteur estimerait "*le temps qu'il reste jusqu'à la collision de la cible avec la ligne du regard*"[45] ou "*le moment où la trajectoire de l'œil croisera la cible*"[46]. Pourtant, bien avant l'expérience de perturbation que nous avons décrites plus haut, un nombre considérable d'études réalisées avec des sujets entrainés montraient déjà que les saccades vers une cible mobile n'atterrissaient jamais au-delà de l'endroit où la cible se trouvait, mais en deçà, ou alors exactement à l'endroit où elle se trouvait. En fait, une étude récente réalisée sur des sujets naïfs montre que cet endroit dépend des variations de vitesse de la cible[47].

Plus généralement, Alain Berthoz défend que "*le cerveau sert à prédire le futur, à anticiper les conséquences de l'action, à gagner du temps*"[48]. Cette conception téléologique ne nous semble pas compatible avec les phénomènes de la nature. Un objet se déplaçant librement dans le monde physique a le potentiel d'occuper un large éventail de lieux. La position à venir dépend de tellement de facteurs (comme la direction du mouvement de l'objet par rapport à l'observateur, sa distance, sa vitesse et son accélération, sa durée, l'encombrement et les régularités de l'environnement, etc.) que d'imaginer que l'activité cérébrale puisse coder (représenter) la position future implique une intégration de tous ces facteurs avant que l'interception ne s'achève. Or, quand une cible se déplace de manière uniforme

[45] F. Klam, J. Petit, A. Grantyn & A. Berthoz, « Predictive elements in ocular interception and tracking of a moving target by untrained cats », *Experimental Brain Reseach* 139, 2001, p. 233–247.
[46] S. de Brouwer, D. Yuksel, G. Blohm, M. Missal & P. Lefèvre, « What triggers catch-up saccades during visual tracking? », *Journal of Neurophysiology* 87, 2002, p. 1646–1650.
[47] J. Quinet & L. Goffart, « Does the brain extrapolate the position of a transient moving target ? », *Journal of Neuroscience* 35, 2015, p. 11780–11790.
[48] A. Berthoz, *Le sens du mouvement*, Odile Jacob, 1997.

dans le champ visuel, les saccades n'orientent pas les yeux vers une position future de la cible où le regard viendrait se camper et attendre que celle-ci ne rejoigne le champ fovéal pour mettre en marche sa poursuite. Ce n'est que lorsqu'elle est connue à l'avance que la position à venir peut être prédite. Comme le dit justement William Ross Ashby, "*c'est l'observateur qui, connaissant bien ce qui se produit dans des conditions variées, décrit les événements dans les termes les plus trompeurs "viser là où* [une cible] *sera*"[49]. Chez les sujets entrainés, les saccades peuvent capturer l'endroit exact où la cible se trouve. Autrement, quand cette coïncidence spatiotemporelle n'est pas atteinte, les saccades sont trop courtes, elles sont en retard si la cible est en train d'accélérer, trop longues si elle est en train de décélérer[50]. Une saccade de correction est ensuite produite pour ramener l'image de la cible à nouveau sur les fovéas.

Cette capacité dite "prédictive" du cerveau n'est en fait rien d'autre qu'une capacité à réactualiser des représentations d'événements préalablement appris. Il ne s'agit pas du tout d'un pari. Résoudre efficacement le problème qui nous préoccupe ne consiste pas à comprendre comment le fonctionnement cérébral conduit à imaginer l'avenir, mais plutôt à comprendre comment un souvenir est "réveillé" et actualisé dans le cours de l'action. Plutôt que d'être tournée vers le futur, "*la prédiction est essentiellement une opération sur le passé*"[51]. La capture d'une cible en mouvement repose sur la capacité à réactiver une trace mémorisée de ses trajectoires potentielles et à actualiser cette connaissance dans l'action en cours. Ashby rappelle que "*le concept de prédiction est significatif seulement quand le passé montre certaines contraintes, une certaine redondance. Quand c'est ainsi, l'organisme, ou n'importe quel autre système réactif, est capable d'une certaine façon de prendre avantage des contraintes. Il utilise toujours le passé pour déterminer l'action présente, et la contrainte assure alors que l'action présente aura une probabilité meilleure que la chance de combiner avec les événements dans le monde réel pour atteindre le but désiré… L'acte de prédiction est donc simplement une des nombreuses façons par laquelle l'adaptation se manifeste. Dans ce sens, on*

[49] R.W. Ashby, « Induction, prediction and decision making in cybernetic systems », in R. Conant (ed.) *Mechanisms of Intelligence: Ashby's Writings on Cybernetics*. Intersystems Publishers, 1981.
[50] J. Quinet & L. Goffart, « Does the brain extrapolate the position of a transient moving target ? », *Journal of Neuroscience* 35, 2015, p. 11780–11790.
[51] R.W. Ashby, *Op. cit.*

peut dire que la prédiction se produit dans presque chaque mouvement que nous faisons."[52]

12] Des modèles dans le cerveau ou sur le papier ?

Certains auteurs invoquent la notion de modèle interne. Quand des sujets montrent la capacité de poursuivre sans délai une cible qui se déplace dans le champ visuel, "*c'est comme s'ils créaient un modèle interne du mouvement de la cible et poursuivait le signal de sortie de ce modèle, plutôt que la cible visuelle réelle*"[53]. La dynamique de la réponse oculomotrice (sortie) coïncide avec celle de la cible (entrée). Présentée ainsi, la réponse mesurée n'est plus considérée comme l'issue de processus complexes et parallèles causant la genèse et l'exécution d'une réponse motrice ; elle est devenue le signal d'entrée, modelée par des signaux instructeurs. Une telle conception rétrospective rappelle une idée défendue par Mach il y a plus d'un siècle : "*le trait fondamental de nos représentations psychologiques est de ressembler à l'original du double point de vue de la qualité des éléments des sensations et de leur combinaison mais aussi de leur relations et leur distribution dans l'espace et le temps. C'est l'exercice et le niveau d'attention du sujet qui a la plus grande influence sur la précision atteinte par cette ressemblance*"[54]. C'est ainsi qu'avec la pratique et l'exercice répété, le comportement évoluerait de manière à mimer ses conditions environnementales, produisant des actions spatio-temporellement précises, ajustées aux conditions dynamiques externes en cours[55]. La notion de modèle interne n'en reste pas moins un concept qui masque la complexité des processus neuronaux distribués sur plusieurs régions cérébrales. Il faut garder à l'esprit que le milieu dans lequel les activités neuronales se propagent est fondamentalement différent du tissu arithmétique avec lequel ces modèles internes du mouvement et de la position d'un objet rigide sont formalisés : il n'est ni

[52] *Ibid.*
[53] A.T. Bahill, M.J. Iandolo & B.T. Troost, « Smooth pursuit eye movements in response to unpredictable target waveforms », *Vision Research* 20, 1980, p. 923-931.
[54] E. Mach, *La connaissance et l'erreur* [1905], Flammarion, 1919.
[55] C. Bourrelly, J. Quinet & L. Goffart, « Unsupervised dynamic morphing of a spatiotemporal visual event during its oculomotor tracking », *Journal of Vision* 14, 2014, p. 492 *;* C. Bourrelly, J. Quinet & L. Goffart, « Evolution of the oculomotor tracking with an accelerating or decelerating target », *Journal of Vision* 15, 2015, p. 1016.

homogène, ni isotrope, ni temporellement figé (stationnaire). De même, il faut prendre garde de ne pas confondre ce qui relève de la mesure et le phénomène, et considérer aussi que les processus neuronaux continus ne se combinent pas comme les paramètres numériques discrets.

La prédiction consisterait donc en une sorte de synchronisation spatiale[56] faisant intervenir une expectation dynamique. Le problème qui se pose est de comprendre comment le souvenir vient s'insérer dans le présent de l'action en cours. Cette perspective conduit à penser autrement la façon dont l'activité cérébrale développe le mouvement de capture : il s'agit d'un processus historique qui s'actualise dans le flux sensorimoteur. Il est possible que le même processus soit engagé dans le guidage d'autres types de mouvements, comme celui de la main, vraisemblablement guidée par la direction du regard. Ce changement de perspective est important car il est plus difficile, si ce n'est vain, de comprendre comment le cerveau extrait des représentations à propos d'un brouillard indéfini (le futur) que de comprendre comment des trajectoires sont mémorisées et actualisées. La mémoire ne se limite pas à stocker des images statiques comme dans un album de photographies[57] ; l'activité cérébrale est le siège d'une multitude de flux d'activité, en perpétuel renouvellement. Envisager l'existence de représentations neuronales qui, temporellement, aillent au-delà de l'instant présent revient à supposer qu'au cours de l'évolution biologique, les organismes vivants auraient surmonté les incertitudes de leur environnement en plongeant aveuglément dans l'inconnu, en sautant vers quelque chose qui n'existe pas encore. Face à cette conception du cerveau qui "*prédit et parie*"[58], nous proposons une alternative radicalement différente : au cours de l'évolution aurait été sélectionné un système nerveux qui doterait les organismes vivants de la capacité d'observer, de tâtonner, de tester, d'apprendre et mémoriser les régularités de l'environnement, et ainsi de se détacher de plus en plus de l'emprise du réel. L'évolution culturelle de l'espèce humaine aurait conduit à élaborer des règles permettant d'organiser ces régularités en connaissances. Alors, à l'évolution des formes animales, représentations biologiques dynamiques et

[56] C. Bourrelly, J. Quinet, P. Cavanagh & L. Goffart, « Learning the trajectory of a moving visual target and evolution of its tracking in the monkey », *Journal of Neurophysiology* 116, 2016, p. 2739-2751.
[57] P. Cavanagh, A.T. Labianca & Thornton I.M. « Attention-based visual routines : sprites », *Cognition* 80, 2001, p. 47-60.
[58] A. Berthoz, « L'anticipation et le voyage mental : des propriétés fondamentales du vivant ? », in A. Berthoz & C. Debru (eds) *Anticipation et prédiction*, Odile Jacob, 2015, p. 11-43.

complexes de leur environnement naturel succèderait, avec l'avènement du langage, un autre type d'évolution, une abstraction, une séparation de la nature et le développement de règles soumises à quelque chose de nouveau : les règles de la rationalité.

Henri Poincaré s'interrogeait sur ces cadres que nous imposons au monde, ces "*instruments que les mathématiques mettent entre les mains du chercheur*"[59] pour interroger la nature. Car s'ils ne sont pas constitutifs de la nature et qu'ils sont "*l'œuvre de la libre activité de notre esprit … ne risquons-nous pas de tout fausser ?*"[60]. Certes ces décrets ne sont pas posés arbitrairement, ils sont guidés par l'expérience, soumis à des soucis de simplicité et d'efficacité. "*Sans doute la raison a ses préférences, mais ces préférences n'ont pas ce caractère impératif. Elle a ses préférences pour le plus simple, parce que toutes choses égales d'ailleurs, le plus simple est le plus commode*"[61]. Si la science permet d'imaginer la structure et l'organisation de notre monde, de faire des prédictions, il ne faut pas oublier qu'elle demeure un discours rationnel sans cesse en renouvellement, renaissant à chaque fois que "*des erreurs, des échecs, des surprises désagréables nous poussent à regarder le réel de plus près*"[62] et que "*ce à quoi on peut s'attendre avec le plus de certitude de la part des prédictions c'est qu'elles soient fausses*, [et qu'] *elles nous permettent de mesurer, même de manière imprécise, notre ignorance*"[63]. Équipés d'instruments et de concepts de plus en plus sophistiqués, développés et accumulés au cours de plusieurs générations, nous parvenons ultimement aux frontières de l'ignorance, face à quelque chose qui nous est inconnu, une chose amorphe toujours prête à recevoir un contact et qui sans relâche, sollicite notre imagination.

[59] H. Poincaré, *La science et l'hypothèse*, [1902], Editions Champs Flammarion, 1968.
[60] *Ibid.*
[61] H. Poincaré, *Des fondements de la géométrie*, Chiron, 1921.
[62] R. Thom, *Modèles mathématiques de la morphogénèse*. Bourgois, 1980.
[63] S. Firestein, *Les continents de l'ignorance*, Odile Jacob, 2014.