

M/S : médecine sciences



Le rôle du cortex pariétal

The control of gaze (1): the role of the parietal cortex

Claire Wardak and Jean-René Duhamel

Volume 20, Number 1, janvier 2004

URI: <https://id.erudit.org/iderudit/007527ar>

[See table of contents](#)

Publisher(s)

SRMS: Société de la revue médecine/sciences
Éditions EDK

ISSN

0767-0974 (print)
1958-5381 (digital)

[Explore this journal](#)

Cite this article

Wardak, C. & Duhamel, J.-R. (2004). Le rôle du cortex pariétal. *M/S : médecine sciences*, 20(1), 89–97.

Article abstract

Eye movements constitute one of the most basic means of interacting with our environment, allowing to orient to, localize and scrutinize the variety of potentially interesting objects that surround us. In this review we discuss the role of the parietal cortex in the control of saccadic and smooth pursuit eye movements, whose purpose is to rapidly displace the line of gaze and to maintain a moving object on the central retina, respectively. From single cell recording studies in monkey we know that distinct sub-regions of the parietal lobe are implicated in these two kinds of movement. The middle temporal (MT) and medial superior temporal (MST) areas show neuronal activities related to moving visual stimuli and to ocular pursuit. The lateral intraparietal (LIP) area exhibits visual and saccadic neuronal responses. Electrophysiology, which in essence is a correlation method, cannot entirely solve the question of the functional implication of these areas: are they primarily involved in sensory processing, in motor processing, or in some intermediate function? Lesion approaches (reversible or permanent) in the monkey can provide important information in this respect. Lesions of MT or MST produce deficits in the perception of visual motion, which would argue for their possible role in sensory guidance of ocular pursuit rather than in directing motor commands to the eye muscle. Lesions of LIP do not produce specific visual impairments and cause only subtle saccadic deficits. However, recent results have shown the presence of severe deficits in spatial attention tasks. LIP could thus be implicated in the selection of relevant objects in the visual scene and provide a signal for directing the eyes toward these objects. Functional imaging studies in humans confirm the role of the parietal cortex in pursuit, saccadic, and attentional networks, and show a high degree of overlap with monkey data. Parietal lobe lesions in humans also result in behavioral deficits very similar to those that are observed in the monkey. Altogether, these different sources of data consistently point to the involvement of the parietal cortex in the representation of space, at an intermediate stage between vision and action.

> Les mouvements des yeux constituent un mode d'accès privilégié au monde qui nous entoure. Ils permettent, en plaçant les objets d'intérêt dans la partie centrale du champ visuel, d'explorer les scènes visuelles, d'en identifier les composants significatifs et d'acquérir les informations nécessaires pour pouvoir agir sur eux (préhension, évitement...). De nombreuses étapes de traitement se succèdent entre l'arrivée des photons sur la rétine et la contraction des muscles oculaires. Dans cet article, nous étudions la place du cortex pariétal dans cet enchaînement de mécanismes neurophysiologiques. Nous proposons que celui-ci soit impliqué dans la représentation de l'espace et la sélection des objets pertinents dans l'environnement, c'est-à-dire après le traitement visuel perceptif et avant l'élaboration du signal moteur. <

Contrôle du mouvement du regard (1) Le rôle du cortex pariétal

Claire Wardak, Jean-René Duhamel



Institut des Sciences Cognitives,
Cnrs, 67, boulevard Pinel,
69675 Bron, France.

duhamel@isc.cnrs.fr

Ces mouvements sont permis par des réseaux impliquant de nombreuses structures corticales et sous-corticales. Au sein de ces réseaux, le cortex pariétal est un carrefour stratégique entre les structures impliquées dans la perception visuelle et celles participant à l'élaboration des commandes motrices nécessaires au déplacement des yeux.

Méthodes d'étude de l'implication du cortex pariétal dans les mouvements des yeux

Plusieurs méthodes ont été utilisées pour relier une localisation anatomique à une fonction comportementale. Chez l'animal, deux méthodes sont principalement mises en œuvre: l'électrophysiologie extracellulaire et les lésions. Le principe de l'électrophysiologie extracellulaire est d'enregistrer l'activité électrique d'un neurone (potentiel d'action) en réponse à une stimulation visuelle ou à une action particulière de l'animal (par exemple, apparition d'un objet visuel à un endroit précis de l'espace ou réalisation d'une saccade). Le principe des lésions est quant à lui d'évaluer les déficits comportementaux engendrés par la lésion d'une région précise.

Le regard possède un rôle essentiel dans nos interactions avec l'environnement: il permet de nous représenter notre environnement et notre position dans celui-ci, et est également nécessaire pour fixer un objet que l'on veut analyser correctement. Le regard, défini comme le point de fixation des deux yeux, se déplace grâce aux mouvements des yeux ou aux mouvements combinés des yeux et de la tête. Le point de fixation est fonctionnellement important du fait de l'organisation de la rétine. En effet, la majorité des récepteurs visuels est concentrée au centre de la rétine: la fovéa. Dans les aires corticales visuelles primaires, la partie du champ visuel correspondant à la fovéa est surreprésentée par rapport à celle correspondant à la périphérie. Par conséquent, pour analyser un objet dans un but d'identification et d'action (le saisir, l'éviter...), il est nécessaire de placer cet objet sur la fovéa. Ainsi, les mouvements des yeux refléteraient indirectement le comportement et les intentions d'un individu.

Les mouvements oculaires volontaires sont de trois types: saccades, poursuite et vergence (*voir Encadré*).

LES MOUVEMENTS DU REGARD

Ils permettent une vision optimale d'un objet en plaçant (par des mouvements rapides) et en maintenant (par des mouvements lents) son image au centre du champ visuel représenté sur la rétine par la fovéa.

Saccade oculaire

Déplacement rapide et conjugué des deux yeux d'un point de l'espace à un autre. Ce sont des mouvements de faible amplitude (1 à 25 minutes d'arc), de très courte durée (0,01 à 0,05 seconde) et de fréquence variant entre 0,1 et 1 Hertz. Leur vitesse peut atteindre 500 m/s de telle sorte que la vision n'est pas altérée par ce déplacement. Les saccades oculaires peuvent être réflexes (en réponse à un stimulus auditif, somesthésique ou visuel, survenant brutalement dans le champ visuel périphérique) ou volontaires (déclenchées par le sujet quand il souhaite amener une partie précise de la scène visuelle sur la fovéa (par exemple, aller lire une inscription sur un objet).

Poursuite oculaire

Déplacement lent et conjugué des deux yeux pour suivre une cible ponctuelle (fovéale) ou large (optocinétique) en déplacement. On distingue la poursuite saccadée ou saccadique (voir saccade oculaire), dans laquelle le mouvement des yeux est constitué par une suite de sauts et de pauses, et la poursuite continue ou poursuite douce, dans laquelle l'œil glisse à une vitesse voisine de celle de la cible.

Réflexe vestibulo-oculaire (RVO)

Déplacement lent et coordonné des yeux et du corps en sens inverse qui permet au sujet de bouger et de voir en même temps.

Mouvement de vergence

Mouvement disjoint des yeux dont les axes se rapprochent (convergence) ou s'éloignent (divergence) par opposition aux mouvements conjugués ou version. Les mouvements de vergence permettent de fixer un point à une distance proche du corps en évitant une diplopie qui serait préjudiciable à une vision nette de cet objet.

La méthode lésionnelle anciennement utilisée, généralement par aspiration, présente plusieurs inconvénients: l'aire à léser doit être repérée de manière anatomique, l'étendue de la lésion est difficile à contrôler et des phénomènes de plasticité cérébrale conduisent à une réorganisation des réseaux fonctionnels et donc à une récupération des déficits, très rapide mais variable dans le temps et en qualité. C'est pourquoi, plus récemment, une technique d'inactivation contrôlée et réversible a

été développée. Elle peut être réalisée soit par un agent chimique (injection intracérébrale d'une molécule inhibitrice dans des zones repérées par électrophysiologie), soit par le froid (implantation de tuyaux dans lesquels passent un liquide réfrigérant).

Chez l'homme, la neuropsychologie et l'imagerie cérébrale fonctionnelle ont apporté des réponses quant au rôle du cortex pariétal dans les mouvements des yeux. La neuropsychologie utilise le même raisonnement que la méthode lésionnelle chez l'animal: il s'agit de l'observation du comportement de patients porteurs de lésions cérébrales (généralement secondaires à un accident vasculaire cérébral) dans des tâches particulières. Les limites de ces études sont la taille des lésions, souvent étendues, et l'absence de reproductibilité (en taille et en localisation) d'un patient à l'autre. L'imagerie cérébrale fonctionnelle est un outil plus récent. Son principe repose sur le postulat selon lequel, lorsqu'une partie du cerveau «travaille», le débit sanguin local et la consommation de glucose augmentent. L'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle et la tomographie par émission de positons permettent de visualiser ces modifications locales du fonctionnement cérébral lors de la réalisation de tâches utilisant la fonction à étudier. La résolution spatiale de ces techniques d'imagerie est d'environ 1 mm.

Réseaux des mouvements oculaires chez le singe

Les saccades et la poursuite oculaires ne sont pas gérées par les mêmes réseaux (*Figure 1*). Il est à noter que, pour les structures visuelles, l'hémisphère gauche représente l'espace visuel droit et inversement.

Réseau saccadique

Trois structures possèdent des neurones dont l'activité peut être reliée aux saccades oculaires: une structure sous-corticale (colliculus supérieur) et deux régions corticales, frontale (champ oculaire frontal, *frontal eye field*) et pariétale (aire latérale intrapariétale).

Les colliculus supérieurs (droit et gauche) possèdent plusieurs couches de cellules, avec une représentation de l'espace contralatéral (opposé) au colliculus enregistré. Les couches dorsales contiennent principalement des neurones qui répondent à l'apparition de stimulus visuels dans certaines parties de l'espace [1]; cette région de l'espace est appelée champ récepteur du neurone¹. Ces couches dorsales pourraient intégrer l'information venant de la réalisation des saccades

¹ Voir Glossaire.

pour assurer une constance des représentations et de la perception de notre espace environnant. Les couches ventrales contiennent des cellules qui deviennent actives juste avant la réalisation d'une saccade vers une région précise de l'espace [1]; cette région est appelée champ de mouvement¹. La stimulation électrique d'un neurone provoque une saccade vers ce point de l'espace [2]. Ces couches dites «motrices» du colliculus supérieur sont directement reliées à la région du tronc cérébral contenant les groupes de neurones codant pour les dernières étapes de la commande vers les muscles de l'œil [3].

Dans le cortex frontal, le champ oculaire frontal possède des cellules visuelles, des cellules de mouvement et des cellules visuomotrices [4]. Les premières, sensorielles, répondent à l'apparition d'un stimulus visuel dans leur champ récepteur. Les secondes, plutôt motrices, s'activent avant la réalisation d'une saccade; elles n'ont pas de réponse purement visuelle (la saccade peut avoir lieu dans le noir). Les troisièmes possèdent les deux types de caractéristiques. La stimulation des cellules de mouvement et des cellules visuomotrices provoque une saccade vers l'emplacement du champ de mouvement de la cellule. D'autres aires frontales jouent un rôle dans les saccades oculaires: le champ

oculaire supplémentaire (*supplementary eye field*) et le cortex préfrontal dorsolatéral. Le *supplementary eye field* participerait à l'émergence de saccades vers une position particulière de l'espace, indépendamment du point de départ de l'œil, ainsi qu'au codage de l'information motrice pour des tâches faisant l'objet d'un entraînement [5]. Le cortex préfrontal dorsolatéral serait impliqué dans la mémorisation spatiale des cibles vers lesquelles une saccade va être réalisée [6]. Dans le cortex pariétal, les neurones de l'aire latérale intrapariétale ont des propriétés visuelles (ils répondent à l'apparition d'un objet dans le champ récepteur) et des propriétés saccadiques (ils répondent avant et/ou pendant la réalisation d'une saccade vers une position particulière) [7]. L'aire latérale intrapariétale possède une représentation de l'espace contralatéral topographique mais avec une surreprésentation de l'espace central [8]. Cette aire reçoit des informations provenant de différentes aires du traitement visuel et projette à son tour des informations vers le *frontal eye field* et le colliculus supérieur [9]. La lésion de cette région pariétale ne donne pas de déficits saccadiques très nets. Les lésions mécaniques du cortex pariéto-occipital induisent une faible augmentation de la latence des saccades (temps nécessaire au déclenchement du mouvement des yeux après apparition de la cible), sans déficit de perception visuelle [10]. Par ailleurs, la technique d'inactivation réversible par l'injection de muscimol, agoniste GABAergique, dans l'aire

latérale intrapariétale met en évidence [11] ou non [12] des déficits mineurs de latence et de précision des mouvements saccadiques. Ces observations suggèrent que l'aire latérale intrapariétale n'est pas indispensable à la réalisation correcte de saccades oculaires, bien que certains auteurs lui attribuent un rôle dans le codage de l'intention motrice de réaliser une saccade vers un endroit particulier [13]. Cependant, des études montrent que la réponse visuelle des neurones de l'aire latérale intrapariétale est modifiée lorsque l'attention de l'animal est dirigée vers un objet qu'il ne regarde pas (donc sans mouvement des yeux) [7]. L'aire latérale intrapariétale pourrait donc avoir un rôle dans les mécanismes attentionnels (*voir plus loin*).

Poursuite oculaire

Dans le cortex frontal, le *frontal eye field* participe à la formation du signal de poursuite [14]. Des études récentes montrent que les activités saccadiques et les activités de poursuite du *frontal eye field* sont séparées et que ce champ pourrait être composé de plusieurs sous-parties [15].

Dans le cortex pariétal, deux aires extrastriées sont concernées: l'aire temporale médiane et l'aire temporale supérieure mésiale, situées à la limite du cortex pariétal

¹ Voir Glossaire.

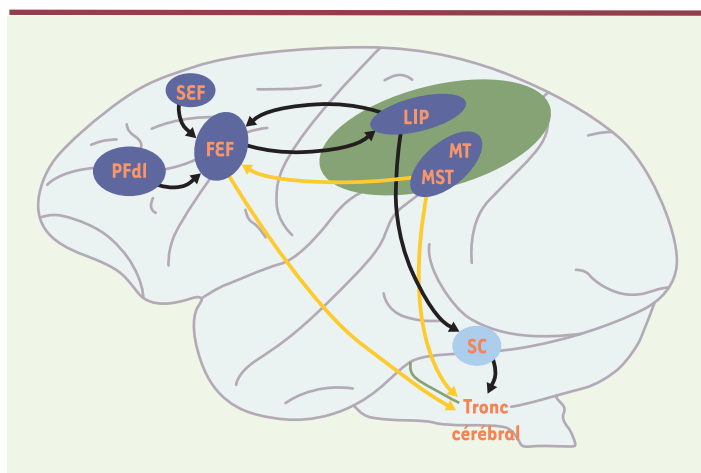


Figure 1. Réseaux corticaux gauches pour la production de saccades et de la poursuite oculaire chez le macaque Rhésus. Le cortex pariétal postérieur est représenté en vert. En bleu foncé, sont figurées les aires corticales participant aux mouvements oculaires, en bleu clair une structure sous-corticale participant aux saccades. Les flèches entre les différentes structures représentent les principales connexions anatomiques qui permettent la constitution d'un réseau fonctionnel pour la réalisation des saccades (en noir) et de la poursuite oculaire (en jaune). FEF: *frontal eye field*; LIP: aire latérale intrapariétale; MT: aire temporale médiane; MST: aire temporale supérieure mésiale; PFdl: cortex préfrontal dorsolatéral; SC: colliculus supérieur; SEF: *supplementary eye field*.

postérieur. Les neurones de ces deux aires répondent à des stimulus visuels en mouvement et sont donc actifs lors de tâches de poursuite [16]. Ces régions font partie des aires de traitement de l'information visuelle. Elles projettent vers le *frontal eye field* et vers le tronc cérébral [17]. Des lésions chimiques (injection d'acide iboténique) dans les aires temporale médiane et temporale supérieure mésiale n'affectent pas la détection et la réalisation de saccade vers des cibles stationnaires (fixes dans l'espace et le temps) [18]. En revanche, la discrimination d'un stimulus en mouvement, et par conséquent le déclenchement de la poursuite oculaire ou d'une saccade vers un objet qui se déplace, sont fortement touchées. Il s'agit donc vraisemblablement dans ce cas d'un déficit d'origine perceptive.

Au total, le cortex pariétal contient donc des aires du traitement visuel dont la lésion entraîne des déficits perceptifs, et des aires dont le rôle, représentation spatiale et/ou action, est plus difficile à établir.

Mouvements des yeux et attention

Attention et mouvements des yeux sont étroitement liés. En effet, lors de l'exploration d'une scène visuelle, les objets qui attirent l'attention d'un individu correspondent aux endroits où se pose son regard. Une saccade oculaire est à la fois un mouvement des yeux et un déplacement de l'attention du sujet. Par une étude combinant une tâche de saccade et une tâche de discrimination visuelle, H. Deubel *et al.* [19] ont montré que l'attention d'un individu se déplace de manière «obligatoire» au point d'arrivée d'une saccade, empêchant l'identification correcte d'une lettre située à un endroit différent. Mais l'attention peut également se manifester sans déplacement du regard : il est possible de fixer un point de l'espace comme un feu rouge tout en visualisant les déplacements des piétons dans l'environnement. Il s'agit alors d'attention périphérique. L'aire latérale intrapariétale pourrait avoir la fonction d'analyser la scène visuelle pour déterminer quels en sont les objets importants et permettre de sélectionner et de s'orienter vers ces objets par le biais du regard, voire d'autres effecteurs comme la main.

Un objet peut attirer l'attention de deux manières : (1) si un éclair apparaît soudainement dans le ciel, nous allons orienter notre regard vers cet éclair. Il s'agit d'attention exogène, dictée par les caractéristiques propres de l'objet (apparition soudaine, couleur vive...); (2) lorsque nous avons besoin de nos clés, nous allons activement diriger notre attention sur ces clés pour les localiser et les saisir. Il s'agit d'attention endogène, dictée par nos besoins et par la signification comportementale d'un objet. J.P. Gottlieb *et al.* [20]

ont montré que les neurones de l'aire latérale intrapariétale répondaient à chacune de ces conditions attentionnelles (Figure 2).

Le rôle de l'aire latérale intrapariétale dans ces mécanismes attentionnels a été mis en évidence par l'étude des performances du singe lors de l'exécution de tâches requérant de l'attention visuelle : des tâches d'extinction et des tâches de recherche visuelle¹ (Figure 3). Dans le cas d'inactivation réversible de l'aire latérale intrapariétale, malgré des mouvements oculaires normaux, le singe a du mal à orienter son attention du côté de l'espace opposé à l'inactivation [12]. Ces déficits sont semblables à ceux observés chez l'homme après lésion, vasculaire par exemple, du lobe pariétal droit (syndrome de négligence).

Chez l'homme

Deux syndromes relient le cortex pariétal et la fonction de regard : la négligence¹ et le syndrome de Balint. La négligence est considérée comme un trouble d'attention et de représentation de l'espace relevant du lobe pariétal droit [21]. Les patients sont incapables de représenter leur espace gauche : par exemple, ils ne mangent que la moitié de leur assiette ou, s'il leur est demandé de citer le nom de villes françaises, ils ne rapportent que les villes situées à l'Est. Les patients, qui n'ont pas de déficits visuels, sont incapables de s'orienter vers la gauche et de répondre à des stimulations venant de cet espace gauche. Ils présentent généralement une forte extinction. Le syndrome de Balint se traduit par une «paralysie» du regard (peu de mouvements des yeux) et une ataxie optique (déficit dans le guidage visuel de la main vers des objets) [22, 23]. Il est observé après une lésion pariétale bilatérale.

Les techniques d'imagerie cérébrale ont démontré que la réalisation de saccades oculaires active un grand réseau pariétal (région du sillon intrapariétal, précuneus et cortex cingulaire) et frontal, assez proche des régions saccadiques identifiées chez le primate (Tableau I) [24]. Ce réseau saccadique est très proche de celui impliqué dans les mécanismes de poursuite oculaire, avec parfois de légères différences de position et d'extension spatiales entre ces deux tâches oculaires [25]. Les aires pariétales impliquées dans la poursuite sont principalement le cortex intrapariétal et la jonction avec le sillon temporal supérieur, équivalentes des aires temporale médiane et temporale supérieure mésiale décrites chez le singe.

¹ Voir Glossaire.

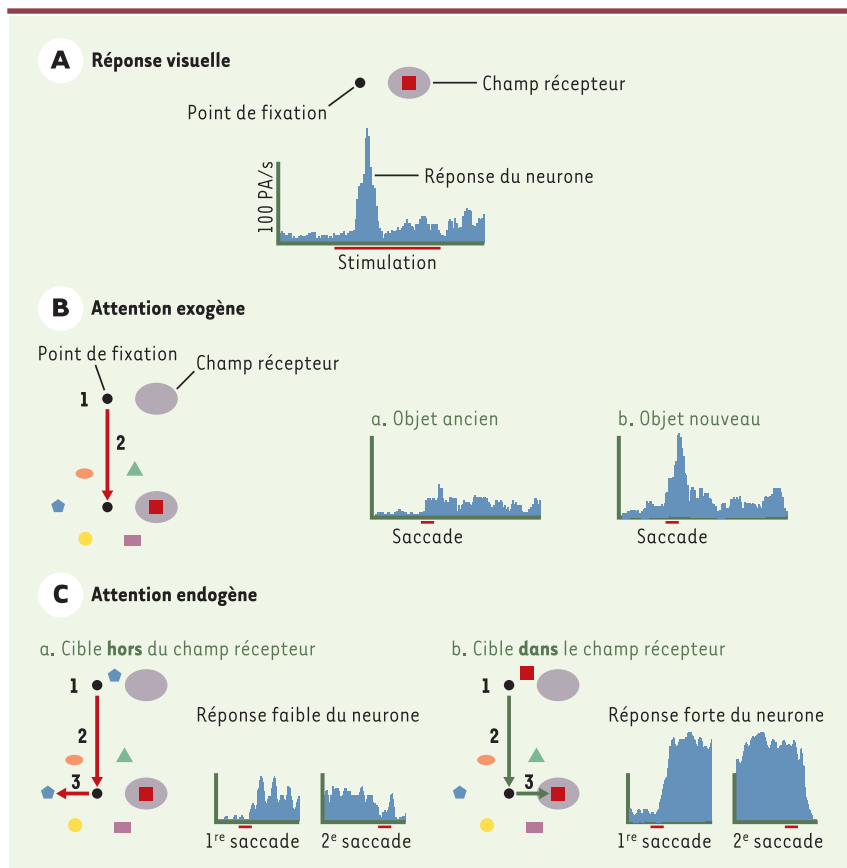


Figure 2. Réponse des neurones de l'aire latérale intrapariétale dans différentes conditions attentionnelles.

A. Définition du champ récepteur.

Les neurones des aires visuelles sont caractérisés par leur réponse à un objet visuel placé dans leur champ récepteur (zone de l'espace dans laquelle l'apparition d'un objet provoque une réponse de la cellule). En faisant successivement apparaître un objet en des points différents de l'espace, une cartographie de ce champ récepteur (emplacement et étendue) peut être réalisée. Les neurones de l'aire latérale intrapariétale répondent fortement à l'apparition d'un objet dans leur champ récepteur. PA: potentiels d'action.

B. Réponse des neurones de l'aire latérale intrapariétale lors de

l'attention exogène. Les neurones de l'aire latérale intrapariétale répondent également lors de tâches attentionnelles. Dans le cas de l'apparition brutale d'un objet dans le champ récepteur, il est donc difficile de distinguer la part de réponse visuelle de la part de réponse attentionnelle exogène du neurone. J.P. Gottlieb *et al.* [20] ont imaginé une astuce pour pouvoir étudier la réponse des neurones de l'aire latérale intrapariétale aux composantes purement attentionnelles de la tâche: ils ne font pas apparaître directement un objet dans le champ récepteur, mais ailleurs dans la scène visuelle. Le singe doit alors réaliser une saccade. Celle-ci modifie la position spatiale du champ récepteur et fait entrer l'objet dans celui-ci. La tâche du singe est la suivante: il doit fixer un point sur un écran, à l'extérieur d'un ensemble d'objets (1); le point de fixation s'éteint et réapparaît au centre des objets (2); le singe fait donc une saccade vers le point de fixation et fait ainsi entrer un des objets (carré rouge) dans le champ récepteur du neurone (en grisé). Deux variantes sont testées. Dans le premier cas, l'objet qui entre dans le champ récepteur est présent depuis 10 minutes dans la scène visuelle, il est donc ancien et n'attire pas l'attention de manière exogène; le neurone répond alors à l'entrée de l'objet dans son champ récepteur, mais de façon assez faible (a). Dans le deuxième cas, l'objet qui entre dans le champ récepteur apparaît 500 à 2000 ms avant la saccade du singe; la nouveauté de cet objet dans la scène visuelle lui confère un poids attentionnel fort: le neurone répond alors de manière bien plus élevée (b).

C. Réponse d'un neurone de l'aire latérale intrapariétale pour différentes conditions d'attention endogène. La tâche se décompose en une suite bien précise d'événements. Au début de la séquence, le singe fixe un point localisé à l'extérieur du groupe d'objets (1). Pendant qu'il fixe, un indice (pentagone bleu) apparaît à côté du point de fixation, indiquant à l'animal quelle sera la cible finale de l'essai en cours. Puis le point de fixation s'éteint et réapparaît au centre des objets; le singe réalise alors une saccade vers le point de fixation et fait donc entrer un des objets dans le champ récepteur du neurone (en grisé) (2). Quand le point de fixation s'éteint définitivement, le singe doit réaliser une saccade vers l'objet qui lui a été présenté en indice (3). Deux variantes sont testées: l'indice, cible de la saccade finale, n'est pas l'objet qui entre dans le champ récepteur et le neurone répond faiblement (a), ou bien l'indice est l'objet qui entre dans le champ récepteur et le neurone décharge fortement depuis l'entrée de la cible dans le champ récepteur jusqu'à la réalisation de la saccade vers cette cible (b). La différence entre ces deux conditions tient à la signification comportementale de l'objet présent dans le champ récepteur du neurone considéré. Ainsi, les neurones de l'aire latérale intrapariétale répondent fortement pour des objets saillants, que ce soit les caractéristiques physiques ou la signification comportementale de ces objets qui déterminent leur pouvoir attentionnel.

Plusieurs études se sont intéressées à la comparaison entre la saccade (ou déplacement de l'attention par saccade) et le déplacement de l'attention sans mouvement des yeux [26, 27]. Un large réseau d'aires corticales, pariétales et frontales, participe aux deux mécanismes, les mouvements des yeux et les déplacements de l'attention utilisant en grande partie le même réseau fonctionnel. Cette observation conforte l'hypothèse prémotrice de l'attention qui propose que, pour déplacer le locus attentionnel, le cerveau utilise le système saccadique comme support, autrement dit que le déplacement de l'attention pourrait correspondre à un

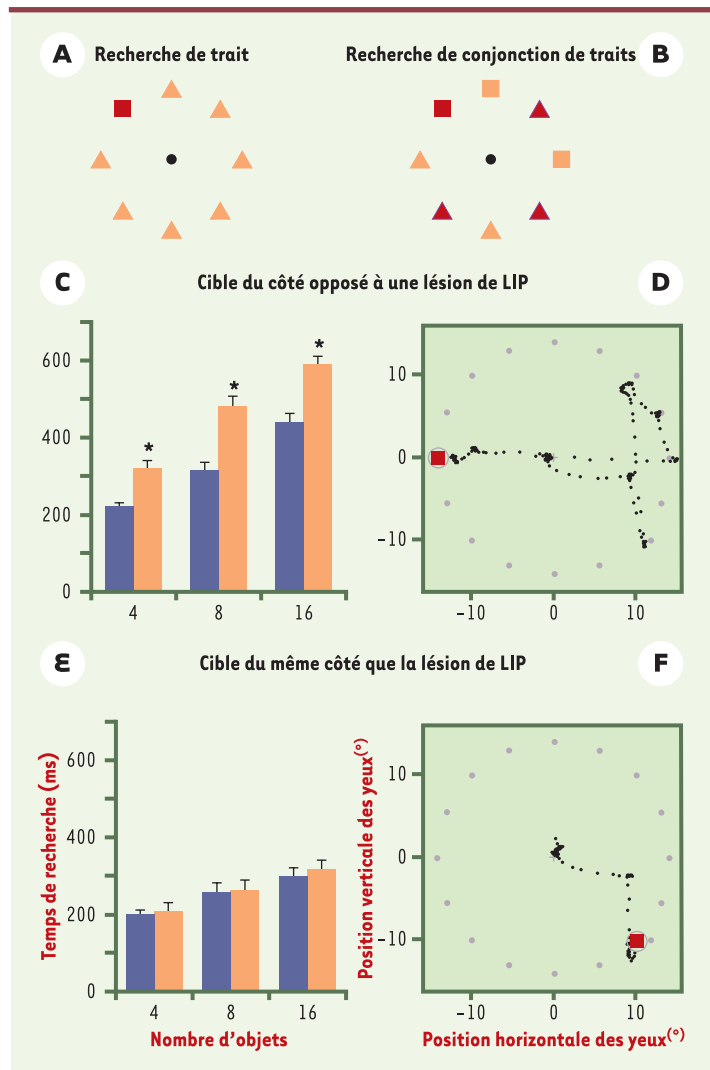
déplacement simulé de l'œil. Les deux mécanismes, saccades et déplacements attentionnels, utiliseraient donc le même réseau, mais pas exactement de la même manière.

Conclusions

Le cortex pariétal est la voie majeure de passage de l'information visuelle nécessaire à la production des mouvements oculaires et donc à l'orientation du regard. Si, pour la poursuite, l'activité du cortex pariétal est une étape du traitement perceptif du stimulus en mouve-

Figure 3. Recherche visuelle et inactivation de l'aire latérale intrapariétale.

Une tâche de recherche visuelle est caractérisée par la recherche d'une cible dans un ensemble de distracteurs. Le sujet doit généralement indiquer si la cible est présente ou absente, ou localiser la cible grâce à des mouvements des yeux. Les études de psychophysique ont montré que le comportement de recherche est affecté par la définition de la cible par rapport aux distracteurs. Deux cas de recherche se présentent. Si la cible diffère des distracteurs par une de ses caractéristiques (forme, couleur, orientation...), le temps de recherche du sujet n'est pas affecté par le nombre de distracteurs présents. C'est la condition de recherche de trait (A). En revanche, si la cible est définie comme la combinaison de deux caractéristiques et que les distracteurs partagent les combinaisons restantes (par exemple la cible est un carré rouge parmi des carrés oranges et des triangles rouges et oranges), alors le temps de recherche croît linéairement avec le nombre de distracteurs. C'est la condition de recherche de conjonction de traits (B). Dans le premier cas, on pense que la recherche est parallèle (tous les objets visuels sont traités en même temps) et ne nécessite pas d'attention sélective, alors que dans le deuxième cas la recherche est sérielle (les objets sont traités l'un après l'autre) et requiert de l'attention. Un singe, chez lequel une inactivation de l'aire latérale intrapariétale (LIP) (repérée en électrophysiologie) a été réalisée, doit fixer un point central, puis un ensemble de recherche apparaît comportant 4, 8 ou 16 objets. L'un de ces objets est la cible (carré rouge) et le singe doit aller fixer cette cible le plus rapidement possible (après une ou plusieurs saccades) pour être récompensé. Le singe est testé en condition de recherche de trait et en recherche de conjonction de traits. Après inactivation de l'aire latérale intrapariétale (colonnes oranges), les caractéristiques motrices des saccades ne sont pas affectées. En revanche, en comparaison avec la condition témoin (colonnes bleues), des déficits sont observés en recherche visuelle, et ce uniquement en condition de conjonction de traits (celle qui requiert le plus l'attention sélective). Le singe réalise plus de saccades et par conséquent met plus de temps (en millisecondes, moyennes $\pm$ ESM) pour trouver la cible si celle-ci est présentée du côté opposé à la lésion (C, E). L'enregistrement des mouvements des yeux d'un singe, après inactivation de l'aire latérale intrapariétale, lors d'essais individuels dans une condition de conjonction à 16 objets, montre que l'animal oriente préférentiellement son regard du côté de la lésion pour chercher la cible (D, F). Ainsi, l'inactivation de l'aire latérale intrapariétale produirait non pas des déficits dans l'exécution des saccades mais plutôt des déficits d'orientation et de sélection des objets pertinents dans l'environnement.



	LOCALISATION		FONCTION
	Singe	Homme	
Cortex frontal			
• Champ oculaire frontal (COF) <i>Frontal eye field (FEF)</i>	Banc antérieur du sillon arqué et une partie du gyrus entre les sillons principal et arqué	Gyrus précentral	Déclenchement volontaire des saccades (vecteur d'une amplitude et d'une direction), attention spatiale
• Champ oculaire supplémentaire (COS) <i>Supplementary eye field (SEF)</i>	Cortex frontal dorsomédian, au-dessus de la partie antérieure de la branche supérieure du sillon arqué	Sillon préfrontal supérieur	Saccades dirigées vers un but (position dans l'orbite et non vecteur), séquences de saccades
• Cortex pré-frontal dorsolatéral (CPFDL, PFdl) <i>Dorsolateral prefrontal cortex (DLPFc)</i>	Région autour et dans le sillon principal	Région entre le sillon précentral et le sillon frontal supérieur	Mémoire de travail (mémorisation des cibles saccadiques), préparation des saccades
Cortex pariétal			
• Aire latérale intrapariétale (LIP)	Partie postérieure du banc latéral du sillon intrapariétal	-	Traitement spatial et attentionnel, intention de réaliser une saccade
• Aire temporale médiane (MT)	Partie postérieure du fond du sillon temporal supérieur	Jonction temporo-pariétale postérieure	Analyse du mouvement visuel, poursuite oculaire
• Aire temporale supérieure mésiale (MST)	Partie postérieure du banc supérieur du sillon temporal supérieur	Jonction temporo-pariétale postérieure	Analyse du mouvement visuel, poursuite oculaire
	-		
• Cortex oculomoteur pariétal (COP)		Partie postérieure du sillon intrapariétal, serait l'équivalent de LIP	Intégration visuospatiale, déclenchement des saccades réflexives

Tableau 1. Structures cérébrales centrales impliquées dans le contrôle des mouvements du regard.

ment, elle servirait, pour les saccades, à la construction d'une représentation spatiale nécessaire au guidage, voire au déclenchement, des mouvements des yeux. Cette fonction inclut la capacité d'anticiper les conséquences sensorielles des mouvements oculaires qui seule peut assurer la mise à jour et la continuité de cette représentation spatiale entre les déplacements successifs du regard [28]. Enfin, l'aire latérale intrapariétale joue incontestablement un rôle dans la sélection des objets vers lesquels le regard a de grandes chances de s'orienter dans un environnement visuel où notre attention est sollicitée par de multiples stimulus plus ou moins saillants ou pertinents. Il ne faut cependant pas oublier que les traitements effectués au niveau pariétal vont non seulement permettre la production des mouvements oculaires mais également celle des mouvements de la main ou du bras. L'orientation du regard vers un objet est très importante pour pouvoir agir sur cet objet. Elle permet la construction de représentations spatiales

tenant compte de l'objet et de l'environnement, mais aussi de son propre corps. Avant de pouvoir saisir un objet, il faut pouvoir calculer sa position dans l'espace par rapport à la main, au bras ou à l'épaule. Le cortex pariétal serait le siège des transformations de coordonnées, à savoir le passage de la représentation d'un objet par rapport à l'œil (position sur la rétine) à sa représentation en coordonnées par rapport aux membres effecteurs [29, 30]. ♦

TIRÉS À PART

C. Wardak

SUMMARY

The control of gaze (1): the role of the parietal cortex

Eye movements constitute one of the most basic means of interacting with our environment, allowing to orient to, localize and scrutinize the variety of potentially interesting objects that surround us. In this review we discuss the role of the parietal cortex in the control of saccadic and smooth pursuit eye movements, whose purpose is to rapidly displace the line of gaze and to maintain a moving object on the central retina, respectively. From single cell recording studies in monkey we know that distinct sub-regions of the parietal lobe are implicated in these two kinds of movement. The middle temporal (MT) and medial superior temporal (MST) areas show neuronal activities related to moving visual stimuli and to ocular pursuit. The lateral intraparietal (LIP) area exhibits visual and saccadic neuronal responses. Electrophysiology, which in essence is a correlation method, cannot entirely solve the question of the functional implication of these areas: are they primarily involved in sensory processing, in motor processing, or in some intermediate function? Lesion approaches (reversible or permanent) in the monkey can provide important information in this respect. Lesions of MT or MST produce deficits in the perception of visual motion, which would argue for their possible role in sensory guidance of ocular pursuit rather than in directing motor commands to the eye muscle. Lesions of LIP do not produce specific visual impairments and cause only subtle saccadic deficits. However, recent results have shown the presence of severe deficits in spatial attention tasks. LIP could thus be implicated in the selection of relevant objects in the visual scene and provide a signal for directing the eyes toward these objects. Functional imaging studies in humans confirm the role of the parietal cortex in pursuit, saccadic, and attentional networks, and show a high degree of overlap with monkey data. Parietal lobe lesions in humans also result in behavioral deficits very similar to those that are observed in the monkey. Altogether, these different sources of data consistently point to the involvement of the parietal cortex in the representation of space, at an intermediate stage between vision and action. ♦

GLOSSAIRE

Champ récepteur d'un neurone. Pour un neurone avec des caractéristiques sensorielles, il s'agit de la zone de l'espace dans laquelle une stimulation sensorielle doit être présentée ou produite pour provoquer la réponse (émission de potentiels d'action) du neurone.

Champ de mouvement d'un neurone. Par analogie au champ récepteur des zones sensorielles, il s'agit, pour un neurone avec des caractéristiques motrices, de la zone de l'espace vers laquelle doit être programmé ou produit le mouvement considéré pour provoquer la réponse (émission de potentiels d'action) du neurone.

Négligence (négligence visuelle unilatérale ou négligence spatiale unilatérale ou hémignégligence). Absence de réaction et d'orientation aux stimulus présentés du côté controlatéral par rapport à la lésion cérébrale, en l'absence de troubles moteurs ou sensoriels élémentaires. La négligence peut intéresser les modalités visuelle, auditive et tactile (c'est-à-dire l'espace corporel et extracorporel) ainsi que la mobilité du membre atteint. Un déficit grave peut aller jusqu'à la non-reconnaissance du membre atteint (hémiasomatognosie) ou du déficit (anosognosie). Le syndrome de négligence est principalement décrit à la suite des lésions du lobule pariétal inférieur, mais aussi de la région dorsolatérale du lobe frontal et du gyrus linguale, le plus souvent à droite.

Tâche d'extinction. L'extinction se définit par l'incapacité de détecter un objet présenté dans l'espace gauche si un deuxième objet est simultanément présenté à droite, et inversement. La détection d'un objet gauche unique reste possible. Test réalisé chez les patients atteints de lésions cérébrales pour détecter des troubles de l'attention. Dans la pratique, le malade doit fixer le nez du médecin et celui-ci fait bouger un doigt de sa main droite, un doigt de sa main gauche ou les deux, à la hauteur des yeux du malade et symétriquement. Le patient doit dire s'il a détecté le mouvement d'un ou de deux doigts. L'extinction se manifeste par le fait que le patient est capable de détecter un événement unique, ipsilésionnel ou controlésionnel à sa lésion. Mais lorsque deux événements en compétition sont présentés (les deux doigts bougent en même temps), il ne détecte que l'événement ipsilésionnel. Chez le singe, deux objets sont présentés simultanément à droite et à gauche et le nombre d'essais pour lesquels le singe réalise une saccade vers l'objet gauche ou droit est noté.

Tâches de recherche visuelle. Tâche nécessitant de détecter la présence d'une cible prédéfinie parmi un ensemble d'objets. Généralement, le sujet de l'expérience doit dire si la cible est présente ou non en appuyant sur deux boutons différents. Mais il est également possible de lui demander d'aller fixer la cible (réponse par saccades oculaires). Deux conditions de recherche peuvent être testées: une recherche de trait et une recherche de conjonction de traits. Dans la première, la cible est différente des objets distracteurs par au moins une de ses caractéristiques visuelles ou trait (par exemple, la cible est le seul objet rouge de la scène visuelle). Dans la deuxième, la cible est définie par une combinaison de deux caractéristiques visuelles, et les autres combinaisons possibles sont présentes parmi les objets distracteurs (par exemple, la cible est un carré rouge et elle est présentée en même temps que des carrés verts et des triangles rouges; aucune de ses caractéristiques individuelles, forme ou couleur, ne suffit à la définir dans la scène visuelle). Un long débat théorique existe pour savoir si ces deux conditions sont traitées de la même manière ou non, et si seule la recherche en conjonction de traits requiert de l'attention pour être réalisée. Le fait que le temps nécessaire pour détecter la cible soit augmenté linéairement en fonction du nombre d'objets distracteurs présentés en même temps que la cible serait le reflet de l'implication de mécanismes attentionnels.

RÉFÉRENCES

1. Mays LE, Sparks DL. Dissociation of visual and saccade-related responses in superior colliculus neurons. *J Neurophysiol* 1980; 43: 207-32.
2. Schiller PH, Stryker M. Single-unit recording and stimulation in superior colliculus of the alert rhesus monkey. *J Neurophysiol* 1972; 35: 915-24.
3. Huerta MF, Krubitzer LA, Kaas JH. Frontal eye field as defined by intracortical microstimulation in squirrel monkeys, owl monkeys, and macaque monkeys. I. Subcortical connections. *J Comp Neurol* 1986; 253: 415-39.
4. Bruce CJ, Goldberg ME. Primate frontal eye fields. I. Single neurons discharging before saccades. *J Neurophysiol* 1985; 53: 603-35.
5. Schall JD. Neuronal activity related to visually guided saccades in the frontal eye fields of rhesus monkeys: comparison with supplementary eye fields. *J Neurophysiol* 1991; 66: 559-79.
6. Funahashi S, Bruce CJ, Goldman-Rakic PS. Mnemonic coding of visual space in the monkey's dorsolateral prefrontal cortex. *J Neurophysiol* 1989; 61: 331-49.
7. Colby CL, Duhamel JR, Goldberg ME. Visual, presaccadic and cognitive activation of single neurons in monkey lateral intraparietal area. *J Neurophysiol* 1996; 76: 2841-52.
8. Ben Hamed S, Duhamel JR, Bremmer F, Graf W. Representation of the visual field in the lateral intraparietal area of macaque monkeys: a quantitative receptive field analysis. *Exp Brain Res* 2001; 140: 127-44.
9. Blatt GJ, Andersen RA, Stoner GR. Visual receptive field organization and cortico-cortical connections of the intraparietal area (area LIP) in the macaque. *J Comp Neurol* 1990; 299: 421-45.
10. Lynch JC, McLaren JW. Deficit of visual attention and saccadic eye movements after lesions of parietooccipital cortex in monkey. *J Neurophysiol* 1989; 61: 74-90.
11. Li CS, Mazzoni P, Andersen RA. Effect of reversible inactivation of macaque lateral intraparietal area on visual and memory saccades. *J Neurophysiol* 1999; 81: 1827-38.
12. Wardak C, Olivier E, Duhamel JR. Saccadic target selection deficits after lateral intraparietal area inactivation in monkeys. *J Neurosci* 2002; 22: 9877-84.
13. Mazzoni P, Bracewell RM, Barash S, Andersen RA. Motor intention activity in the macaque's lateral intraparietal area. I. Dissociation of motor plan from sensory memory. *J Neurophysiol* 1996; 76: 1439-56.
14. MacAvoy MG, Gottlieb JP, Bruce CJ. Smooth-pursuit eye movement representation in the primate frontal eye field. *Cereb Cortex* 1991; 1: 95-102.
15. Tian JR, Lynch JC. Functionally defined smooth and saccadic eye movement subregions in the frontal eye field of Cebus monkeys. *J Neurophysiol* 1996; 76: 2740-53.
16. Komatsu H, Wurtz RH. Relation of cortical areas MT and MST to pursuit eye movements. I. Localization and visual properties of neurons. *J Neurophysiol* 1988; 60: 580-603.
17. Tusa RJ, Ungerleider LG. Fiber pathways of cortical areas mediating smooth pursuit eye movements in monkeys. *Ann Neurol* 1988; 23: 174-83.
18. Dursteler MR, Wurtz RH. Pursuit and optokinetic deficits following chemical lesions of cortical areas MT and MST. *J Neurophysiol* 1988; 60: 940-65.
19. Deubel H, Schneider WX. Saccade target selection and object recognition: evidence for a common attentional mechanism. *Vision Res* 1996; 36: 1827-37.
20. Gottlieb JP, Kusunoki M, Goldberg ME. The representation of visual salience in monkey parietal cortex. *Nature* 1998; 391: 481-4.
21. Bisiach E, Luzzatti C. Unilateral neglect of representational space. *Cortex* 1978; 14: 129-33.
22. Hecaen H, de Ajuriaguerra J. Balint's syndrome (psychic paralysis of visual fixation) and its minor forms. *Brain* 1954; 77: 373-400.
23. Vighetto A, Perenin MT. Optic ataxia: analysis of eye and hand responses in pointing at visual targets. *Rev Neurol (Paris)* 1981; 137: 357-72.
24. Berman RA, Colby CL, Genovese CR, et al. Cortical networks subserving pursuit and saccadic eye movements in humans: an fMRI study. *Hum Brain Mapp* 1999; 8: 209-25.
25. Petit L, Haxby JV. Functional anatomy of pursuit eye movements in humans as revealed by fMRI. *J Neurophysiol* 1999; 81: 463-71.
26. Nobre AC, Gitelman DR, Dias EC, Mesulam MM. Covert visual spatial orienting and saccades: overlapping neural systems. *NeuroImage* 2000; 11: 210-6.
27. Corbetta M. Frontoparietal cortical networks for directing attention and the eye to visual locations: identical, independent, or overlapping neural systems? *Proc Natl Acad Sci USA* 1998; 95: 831-8.
28. Duhamel JR, Colby CL, Goldberg ME. The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science* 1992; 255: 90-2.
29. Colby CL, Duhamel JR. Heterogeneity of extrastriate visual areas and multiple parietal areas in the macaque monkey. *Neuropsychologia* 1991; 6: 517-37.
30. Snyder LH. Coordinate transformations for eye and arm movements in the brain. *Curr Opin Neurobiol* 2000; 10: 747-54.