

mais tout aussi indispensables à cette perception : les zones impliquées dans la mémoire et l'attention.

La nature des mécanismes de l'horloge cérébrale a fait l'objet de nombreux travaux depuis les premières études psychophysiques réalisées au XIX^e siècle. Diverses méthodes d'analyse ont précisé ces résultats : des lésions dues à un accident et dont les symptômes associés permettent de mieux comprendre la fonction normale de la zone impliquée, l'utilisation de médicaments qui bloquent ou au contraire restaurent la fonction d'une aire cérébrale ou encore l'imagerie.

Le modèle de l'horloge interne, dit du temps scalaire, prédit bien les performances temporelles de l'homme et de l'animal : grâce à cette horloge nichée dans le cerveau, « organe » de la perception du temps, nous estimons correctement la durée des événements. Cette horloge serait constituée d'une base de temps, d'un accumulateur et d'un interrupteur. Des impulsions seraient égrenées de façon continue et s'accumuleraient comme des grains de sable, au fond d'un sablier. Quand on évalue une durée, l'interrupteur déclenche le stockage de ces impulsions, et la quantité d'impulsions accumulées détermine la durée écoulée. Mais pour que l'évaluation soit correcte, il faut nécessairement que l'on fasse attention au temps qui s'écoule. En effet, les impulsions ne s'arrêtent jamais, mais si l'on n'y prête pas attention, toutes ne sont pas stockées : certaines passent inaperçues, et l'évaluation est incorrecte. On voit déjà que l'évaluation du temps exige un sablier cérébral, mais aussi des mécanismes attentionnels.

Comment estimer une durée

Ce modèle a été conforté quand on a montré que certaines régions cérébrales se comportent comme une base de temps et d'autres comme un accumulateur. Pour ce faire, les neurobiologistes ont étudié des personnes ayant des lésions cérébrales. Une des difficultés auxquelles se sont heurtés les neurobiologistes tient au fait que l'accumulateur et l'interrupteur ne fonctionnent que si le sujet évalue le temps qui passe, alors que la base de temps – les impulsions qui s'accumulent – est toujours active.

Il semble donc difficile d'imaginer des expériences où l'on parviendrait à inacti-

ver cette base de temps afin d'en observer les conséquences. En revanche, une lésion des régions contenant la base de temps devrait profondément perturber son fonctionnement et détériorer la perception du temps chez les personnes concernées.

Rappelons en quoi consistent les expériences visant à tester la perception temporelle. On demande, par exemple, aux participants d'appuyer sur un bouton pendant une durée précise (appelée durée cible), par exemple pendant une seconde ; le sujet doit répéter plusieurs fois l'opé-

ration. Dans d'autres expériences, on fait écouter un extrait sonore au sujet et il doit choisir, entre plusieurs durées que lui propose l'expérimentateur, laquelle lui semble la plus proche de ce qu'il a entendu. Ou encore, on fait entendre un son au sujet, et il doit en reproduire la durée.

Quand on demande à un sujet d'appuyer plusieurs fois de suite sur un bouton pendant une seconde, par exemple, il commet, même s'il est bien entraîné, de petites erreurs. Parfois la durée est un peu trop longue, parfois un peu trop courte,



1. L'HORLOGE BIOLOGIQUE serait constituée d'une sorte de sablier cérébral, mis en jeu dès que l'on doit estimer une durée brève. Des « grains de sable » s'accumuleraient et la quantité accumulée déterminerait la durée écoulée. Les « grains de sable » seraient des impulsions électriques émises par les neurones de l'horloge cérébrale.

LES AUTEURS



Viviane POUTHAS a dirigé l'Équipe Perception du temps et des rythmes : mécanismes et dysfonctionnements dans l'Unité de neurosciences cognitives et imagerie cérébrale de l'Hôpital de la Salpêtrière, à Paris.

Laurence CASINI, maître de conférences à l'Université de Provence, à Marseille, travaille dans l'Équipe Chronométrie et dynamique cérébrale au Laboratoire de neurobiologie de la cognition.

Franck VIDAL, professeur à l'Université de Provence, à Marseille, travaille dans cette même équipe.

BIBLIOGRAPHIE

W. Meck, T. Penney et V. Pouthas, Cortico-striatal representation of time in animals and humans, *Current Opinion in Neurobiology*, vol. 18 (2), pp. 145-152, 2008.

V. Pouthas et al., Neural network involved in time perception : an fMRI study comparing long and short interval estimation, *Human Brain Mapping*, vol. 25(4), pp. 433-441, 2005.

J. Coull et al., Functional anatomy of the attentional modulation of time estimation, *Science*, vol. 303(5663), pp. 1506-1508, 2004.

A. Ferrandez et al., Basal ganglia and supplementary motor area subserve duration perception : an fMRI study, *NeuroImage*, vol. 19(4), pp. 1932-1944, 2003.

L. Casini et R. Ivry, Effects of divided attention on temporal processing in patients with lesions of the cerebellum or frontal lobes, *Neuropsychology*, vol. 13, n° 1, pp. 10-21, 1999.

F. Macar et al., Performance-dependent ERP changes in judgments of brief durations, *Experimental Brain Research*, vol. 125, pp. 271-280, 1999.

mais si l'on fait la moyenne des réponses, le résultat est proche de la seconde, voire rigoureusement égal. De surcroît, la moyenne de ces petites erreurs est proportionnelle à la durée cible : lorsqu'un sujet commet des erreurs de l'ordre de 100 millisecondes pour une durée cible de une seconde, il commet des erreurs de l'ordre de 200 millisecondes pour une durée cible de deux secondes. C'est ce que l'on nomme la propriété de scalarité.

On peut utiliser la scalarité comme le signe du bon fonctionnement de l'horloge, ou ses anomalies comme une preuve du dysfonctionnement de l'horloge interne. De cette façon, nous pouvons différencier les expériences où la scalarité disparaît, indiquant que l'horloge dysfonctionne, de celles où la scalarité reste préservée bien que le sujet ne parvienne plus à évaluer correctement les durées.

Ainsi, nous disposons d'une façon de repérer le bon fonctionnement (ou le dysfonctionnement) de l'horloge cérébrale. Mais où se situe-t-elle ? Deux structures cérébrales ont été associées depuis longtemps au traitement des durées, car les personnes chez qui elles sont lésées présentent des déficits de perception temporelle : les noyaux gris centraux et le cervelet. Toutefois, nous allons voir que le cervelet ne doit plus être retenu comme un siège potentiel de l'horloge.

Où l'horloge est-elle localisée ?

L'intérêt suscité par le cervelet résulte d'observations réalisées chez les patients présentant des lésions de cette structure. On avait remarqué que, parmi les manifestations cliniques liées aux atteintes du cervelet, on retrouve très souvent une ataxie (des troubles de la coordination motrice), une dyschronométrie (qui se manifeste par un retard dans l'exécution des mouvements volontaires) et une adiadococinésie (difficulté à synchroniser des mouvements des deux mains). Certains en avaient déduit – à tort, nous allons le voir – que l'horloge interne est située dans le cervelet.

De même, des études consistant à utiliser des substances qui imitent ou bloquent les effets de la dopamine, neurotransmetteur indispensable au bon fonctionnement des noyaux gris centraux, ont montré que la dopamine joue un rôle essentiel dans les mécanismes d'évaluation des durées. Ces derniers sont perturbés quand

on empêche la dopamine d'agir. Or on sait que les personnes atteintes de la maladie de Parkinson présentent un déficit en dopamine, cause des troubles moteurs dont elles souffrent.

Dès lors, les neurobiologistes se sont intéressés aux troubles de l'estimation temporelle chez les patients atteints de lésions du cervelet ou de la maladie de Parkinson. Ces personnes ne parviennent pas à estimer des durées brèves, quel que soit le type de tâches utilisées (qu'on leur demande d'évaluer des durées inférieures à la minute ou d'exécuter un mouvement de durée donnée). En revanche, on constate que la propriété de scalarité disparaît chez les patients parkinsoniens, alors qu'elle est préservée chez les patients présentant des atteintes du cervelet.

Qu'en conclure ? Comme la propriété de scalarité signe le bon fonctionnement de l'horloge, on déduit que cette dernière implique les noyaux gris centraux, mais pas le cervelet. Ou encore, que les déficits des patients parkinsoniens résultent d'une atteinte de l'horloge interne, ce qui n'est pas le cas des déficits des patients présentant une lésion du cervelet. En d'autres termes, les atteintes présentées dans les tâches d'estimation temporelle par les patients ayant une lésion du cervelet ne sont pas spécifiques de l'horloge (puisque la propriété de scalarité est préservée).

Cela illustre le fait que pour décider qu'une structure est impliquée dans les mécanismes de l'horloge et plus particulièrement dans sa composante « base de temps », il faut que les atteintes de cette structure provoquent un déficit dans les expériences où la durée doit être estimée. Mais bien que cette condition soit nécessaire, elle n'est pas suffisante. Prenons une image : pour juger du tempo d'un métronome, il faut ne pas être sourd. De la présence d'un déficit profond chez les sourds, on ne conclurait pas que l'oreille est responsable des mécanismes chronométriques, mais seulement que l'oreille est nécessaire pour estimer correctement un tempo. Le déficit n'est évidemment pas spécifique du temps.

Ainsi, le cervelet est nécessaire pour évaluer correctement le temps, mais le déficit observé chez les patients ayant une lésion du cervelet n'est pas spécifique de l'horloge puisque la propriété scalaire est préservée. On en déduit que le déficit cérébelleux concerne des structures situées en amont ou en aval du mécanisme d'horloge, alors