

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

que le déficit induit par la maladie de Parkinson concerne l'horloge elle-même.

Les noyaux gris centraux sont impliqués dans un mécanisme chronométrique spécifique, mais rien n'indique que l'horloge soit exclusivement localisée dans les noyaux gris centraux : on n'a pas confirmé que les noyaux gris sont les seuls responsables du fonctionnement de l'horloge cérébrale. On pourrait en effet imaginer que les noyaux gris centraux font partie d'un réseau de structures dont seule la collaboration conduit à la production d'une base de temps. Pour admettre que l'horloge interne est strictement localisée dans les noyaux gris, il faudrait montrer que seule leur lésion fait perdre la propriété scalaire, ce qui nécessiterait que toutes les structures cérébrales, l'une après l'autre, fassent l'objet d'une exploration systématique, ce qui n'est pas réaliste.

D'autres mécanismes non spécifiques, mais indispensables

La perception du temps nécessite une horloge interne spécifique (les impulsions qui s'accumulent et un interrupteur qui autorise ou non leur stockage), mais aussi des mécanismes non spécifiques : une mise en mémoire des durées à estimer et un mécanisme de comparaison permettant de décider si la durée étudiée est ou non supérieure à une durée de référence. Par exemple s'il faut comparer deux sons de durées différentes, on doit les mémoriser, les comparer et ensuite décider lequel est le plus long. S'il faut produire un mouvement d'une durée précise, il faut disposer d'une mémoire de cette durée et d'un mécanisme permettant la comparaison du mouvement en cours à la durée stockée en mémoire. Ainsi, d'autres structures que les noyaux gris – en l'occurrence les aires impliquées dans la mémoire – sont indispensables, quoique non spécifiques, pour évaluer des durées ; ce pourrait être le cas d'autres structures telles que les aires préfrontales.

En effet, on sait que le syndrome frontal, dû à des lésions préfrontales, se manifeste notamment par des troubles de l'attention et de la mémoire à court terme. Compte tenu de ces observations cliniques, et de l'importance de ces deux processus dans l'estimation des durées brèves, on a étudié les performances temporelles de

patients présentant ce type de lésions. Effectivement, ces personnes évaluent mal les durées, mais cet effet n'est pas spécifique : elles échouent dans tous les tests requérant un niveau élevé d'attention. Le cortex préfrontal joue bien un rôle essentiel lorsqu'il s'agit d'estimer des durées, mais c'est en raison de son implication dans le maintien de l'attention.

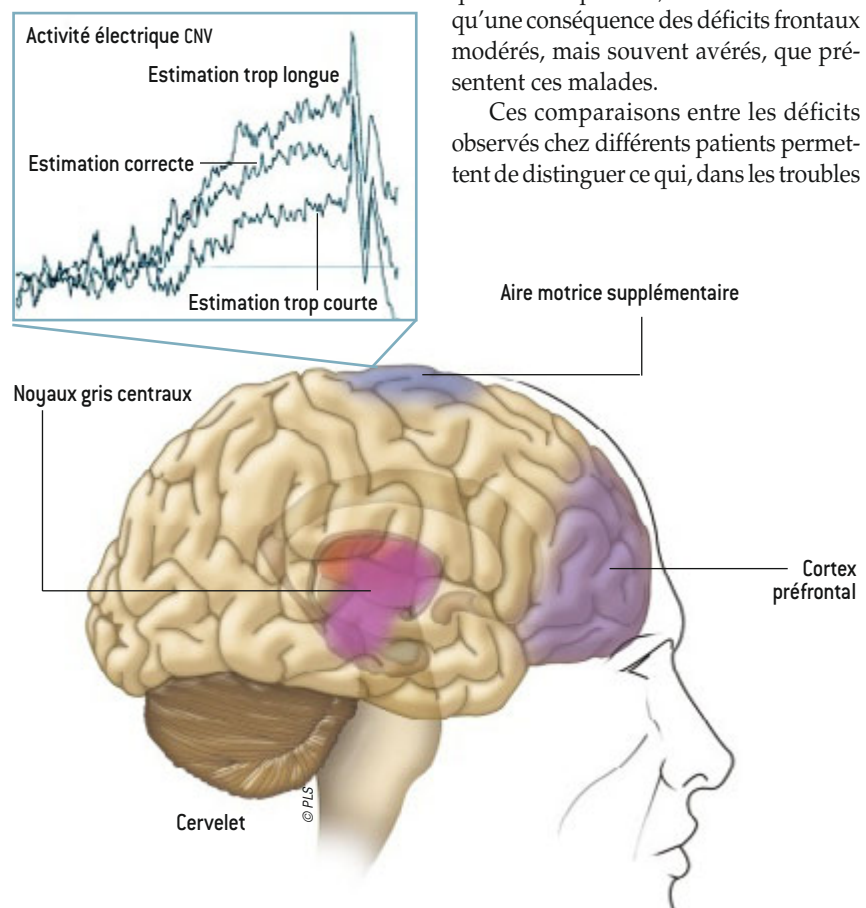
Dans une autre expérience, on a demandé à des patients de juger des intervalles courts (0,4 seconde) et des intervalles longs (4 secondes). Les patients n'échouent que lorsqu'il leur faut évaluer les intervalles les plus longs. Cela est compatible avec l'idée selon laquelle une partie de la durée est « oubliée » quand elle dure trop longtemps.

Pour explorer cette hypothèse, dans une seconde expérience, on demandait aux sujets de comparer deux durées très brèves présentées, soit l'une juste après l'autre,

soit séparées par un délai de quatre secondes. Les sujets ayant un syndrome frontal présentent un déficit, mais seulement dans le second cas où ces durées sont séparées de quatre secondes. On peut en conclure que le déficit pour les intervalles de quatre secondes est dû au fait que cette durée est oubliée à mesure que le temps passe, parce qu'elle est trop longue pour leur mémoire de travail. Comme dans le cas d'une lésion cérébelleuse, le déficit temporel présenté par ces patients n'est que secondaire : le cortex préfrontal est essentiel dans les processus de maintien en mémoire à court terme de l'information temporelle et, chez eux, il est lésé.

Ainsi, les jugements temporels requièrent, en plus des mécanismes spécifiques d'horloge, des mécanismes attentionnels et mnésiques non spécifiques. On peut d'ailleurs penser que les troubles de l'estimation du temps présentés dans certaines maladies psychiatriques, telles que la schizophrénie, ne sont eux-mêmes qu'une conséquence des déficits frontaux modérés, mais souvent avérés, que présentent ces malades.

Ces comparaisons entre les déficits observés chez différents patients permettent de distinguer ce qui, dans les troubles



2. QUELQUES STRUCTURES sont spécifiquement impliquées dans la détermination des durées courtes. C'est le cas des noyaux gris centraux et des aires motrices supplémentaires. L'activité électrique enregistrée juste au-dessus des aires motrices supplémentaires (onde dite CNV, voir la cartouche) est d'autant plus intense que la durée est jugée longue. D'autres aires cérébrales, sont nécessaires pour que l'évaluation des durées soit correcte, mais elles ne sont pas spécifiques de l'horloge cérébrale. C'est, par exemple, le cas du cortex préfrontal.