

Université de Montréal

Orientation spatiale et plasticité de l'hippocampe chez les personnes aveugles

Par

Madeleine Fortin

Département de psychologie
Faculté des Arts et des Sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de *Philosophiae doctor* – Doctorat (Ph.D.)
en psychologie recherche-intervention
option neuropsychologie clinique

Décembre 2009

© Madeleine Fortin, 2009

Université de Montréal
Faculté des Arts et Sciences

Cette thèse intitulée :

Orientation spatiale et plasticité de l'hippocampe chez les personnes aveugles

Présentée par :
Madeleine Fortin

A été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Miriam Beauchamp
présidente-rapporteuse

Franco Lepore
directeur de recherche

Dave Saint-Amour
codirecteur

Hugo Théorêt
membre du jury

Lotfi B. Merabet
examineur externe

Elaine C. Chapman
représentante du doyen

Résumé

Il est généralement admis que la vision joue un rôle prépondérant dans la formation des représentations spatiales. Qu'advient-il alors lorsqu'un individu est atteint de cécité? Dans le premier volet de cette thèse, les habiletés spatiales des personnes aveugles ont été examinées à l'aide de différentes tâches et comparées à celles de personnes voyantes effectuant les mêmes tâches avec les yeux bandés. Dans une première étude, les capacités de rotation mentale ont été évaluées à l'aide d'une épreuve d'orientation topographique tactile. Les résultats obtenus montrent que les personnes aveugles parviennent généralement à développer des capacités de rotation mentale similaires à celles de personnes voyantes et ce, malgré l'absence d'information de nature visuelle. Dans une seconde étude, nous avons utilisé différentes tâches spatiales nécessitant l'utilisation de la locomotion. Les résultats obtenus montrent que les personnes aveugles font preuve d'habiletés supérieures à celles de voyants lorsqu'elles doivent apprendre de nouveaux trajets dans un labyrinthe. Elles parviennent également à mieux reconnaître une maquette représentant un environnement exploré précédemment. Ainsi, l'absence de vision ne semble pas entraver de manière significative la formation de concepts spatiaux.

Le second volet de cette thèse s'inscrit dans la lignée des études sur la plasticité cérébrale chez les personnes aveugles. Dans le cas présent, nous nous sommes intéressés à l'hippocampe, une structure profonde du lobe temporal dont le rôle au plan spatial a été établi par de nombreuses études

animales ainsi que par des études cliniques chez l'humain incluant l'imagerie cérébrale. L'hippocampe joue un rôle particulièrement important dans la navigation spatiale. De plus, des changements structuraux de l'hippocampe ont été documentés en relation avec l'expérience des individus. Par exemple, l'étude de Maguire *et al.* (2000) a mis en évidence de telles modifications structurelles de l'hippocampe chez des chauffeurs de taxi. À l'instar de ces derniers, les personnes aveugles doivent emmagasiner de nombreuses informations au sujet de leur environnement puisqu'elles ne peuvent bénéficier de la vision pour mettre à jour les informations sur celui-ci, sur leur position dans l'espace et sur la position des objets se trouvant hors de leur portée. Nous avons montré, pour la première fois, une augmentation du volume des hippocampes chez les personnes aveugles en comparaison avec les personnes voyantes. De plus, cette augmentation de volume était positivement corrélée à la performance à une tâche d'apprentissage de trajets.

Les résultats présentés dans cette thèse permettent d'appuyer les études antérieures qui soutiennent que les personnes aveugles parviennent à compenser leur déficit et à développer des habiletés spatiales comparables, voire supérieures, à celles de personnes voyantes. Ils permettent également d'apporter un éclairage nouveau sur le concept de plasticité cérébrale présent chez cette population en montrant pour la première fois un lien entre le volume de l'hippocampe et les habiletés spatiales chez les personnes aveugles.

Mots-clés : cécité; navigation; imagerie cérébrale; IRM volumétrique, habiletés spatiales; compensation; plasticité cérébrale; neuropsychologie

Abstract

It is well known that the visual modality plays a key role in the development of spatial representations. Hence, one may wonder how complex spatial abilities develop and how the brain is able to adapt in the absence of this modality. In order to answer such questions we investigated the spatial abilities and cerebral plasticity of both early and late blind individuals in comparison to sighted blindfolded individuals.

The first experiment was designed to assess mental rotation abilities. A tactile topographical orientation task was used. The results show that blind individuals are able to develop mental rotation abilities similar to those of sighted ones. In the second experiment, we used different spatial tasks requiring the use of locomotion and wayfinding. Results show that blind individuals are better than their sighted counterparts at learning new routes in a maze. They also perform better when having to recognize a small-scale model representing a real-size spatial layout they had previously explored. Thus, the absence of vision does not appear to significantly impede the formation of spatial concepts.

The second part of this thesis is in line with studies on brain plasticity in blind individuals. We measured morphological changes in the hippocampus, a medial structure of the temporal lobe. Animal lesion-based and human brain imaging studies have shown that the hippocampus plays an important role in the processing of spatial information and in spatial navigation. Furthermore,

structural changes in the hippocampus have been documented in relation to the 'spatial' experience of individuals. For instance, Maguire and colleagues (2000) have shown structural differences in the hippocampus of well-trained taxi drivers in comparison to individuals without extensive spatial training. Like taxi drivers, blind individuals require extensive storage of information regarding their environment. This is essentially because they cannot rely on visual cues to create a representation of the spatial organization of their environment, nor can they continuously visually update their position in space and the spatial coordinates of objects outside of their reach. Here we show for the first time an increase in the volume of the hippocampus in blind compared to sighted individuals. Moreover, this increase in hippocampal volume was positively correlated with performance on the route-learning task described above.

Overall, the results not only support previous findings showing that blind individuals can develop spatial abilities similar or superior to those of sighted individuals, but also shed light on the concept of brain plasticity by showing for the first time a correlation between hippocampal volume and spatial abilities in the blind.

Keywords : blindness; navigation; brain imaging; volumetric MRI, spatial abilities; compensation; brain plasticity; neuropsychology

Table des matières

Résumé	iii
Abstract.....	vi
Liste des figures.....	ix
Liste des sigles et abréviations.....	x
Remerciements	xii
Introduction générale.....	1
<i>La plasticité cérébrale : Définition générale</i>	<i>2</i>
<i>La plasticité cérébrale chez les personnes aveugles.....</i>	<i>2</i>
<i>Hippocampe et traitement de l'information spatiale : études animales</i>	<i>9</i>
<i>Hippocampe et traitement de l'information spatiale : études chez l'humain</i>	<i>13</i>
<i>Avantages de la vision pour le traitement de l'information spatiale</i>	<i>14</i>
<i>Hippocampe et traitement de l'information spatiale chez l'aveugle.....</i>	<i>16</i>
<i>Plasticité et neurogenèse dans l'hippocampe : études animales.....</i>	<i>17</i>
<i>Plasticité dans l'hippocampe humain : l'exemple des chauffeurs de taxi</i>	<i>19</i>
Articles de la thèse.....	25
<i>Article 1 : Impact of vision on the development of topographical orientation abilities</i>	<i>26</i>
<i>Article 2 : Wayfinding in the Blind: Larger Hippocampal Volume and Supranormal Spatial Navigation</i>	<i>43</i>
Discussion générale et conclusion.....	84
<i>Résultats obtenus aux tâches comportementales</i>	<i>85</i>
<i>Volumétrie de l'hippocampe.....</i>	<i>90</i>
<i>Hippocampe postérieur : Pourquoi n'y a-t'il pas de changements?.....</i>	<i>93</i>
<i>Traitement égocentrique et allocentrique de l'information spatiale et corrélats anatomiques.....</i>	<i>95</i>
<i>Conclusion</i>	<i>98</i>
Références pour introduction et discussion générales	101

Liste des figures

Article 1 : « Impact of vision on the development of topographical orientation abilities »

- Figure 1. Modified tactile version of the *Standardized Road-Map test of Direction Sense*41
- Figure 2. Mean percentage of correct performance and standard error as a function of the group for each turn type..... 42

Article 2 : « Impact of vision on the development of topographical orientation abilities »

- Figure 1. The learning a route task.....78
- Figure 2. Effect of learning.....79
- Figure 3. The pointing task80
- Figure 4. The spatial layout task.....81
- Figure 5. Segmented hippocampus82
- Figure 6. Brain – behavior correlation83

Liste des sigles et abréviations

EEG : Électroencéphalographie

IRM : Imagerie par résonance magnétique

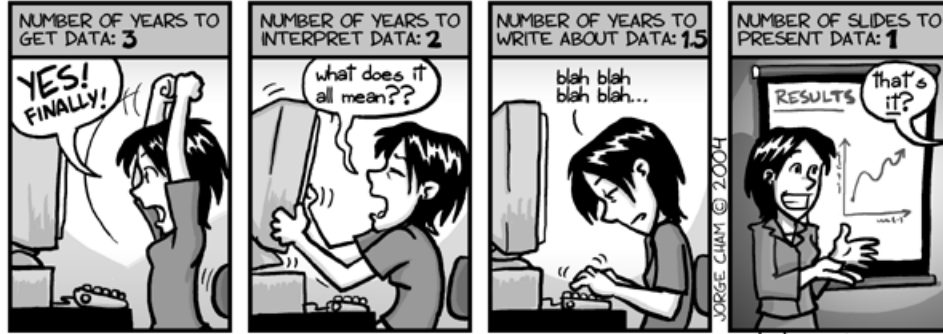
MRI : Magnetic resonance imaging

TEP : Tomographie par émission de positons

TLV : Trigone of the lateral ventricle

SMT : Stimulation magnétique transcrânienne

DATA: BY THE NUMBERS



Remerciements

Je tiens d'abord à remercier mon directeur de recherche, Franco Lepore qui a su bien me guider lors de ce périple dans le monde de la science. Je tiens toutefois à souligner qu'au-delà de ses qualités scientifiques, c'est aussi pour sa grande gentillesse, son écoute et son souci de créer un environnement de travail chaleureux que j'estime Franco. Je souhaite également remercier mon co-directeur, Dave Saint-Amour qui a fait preuve d'une grande disponibilité à mon égard et qui a su plus d'une fois apaiser mes angoisses au cours de la rédaction de cette thèse.

Un gros merci à tous les membres de cette grande famille particulière et colorée qu'est le CERNEC, ce fut un plaisir de vous côtoyer pendant toutes ces années. Merci à mes collègues étudiants pour tous les dîners remplis d'anecdotes et toutes les jasettes dans la porte d'un bureau ou dans un coin de corridor. J'aurais bien aimé tous vous nommer mais par souci de concision : merci à tous ceux qui souhaitent être remerciés! Patrice Voss, je ne pouvais écrire mes remerciements sans mentionner ton nom, de la construction de labyrinthe à la rédaction d'articles en passant par le coloriage de structures cérébrales, tu as été un partenaire de rêve! Merci également aux autres professeurs du laboratoire, à Stéphane Denis et particulièrement à Maria Sanchez toujours prête à nous aider ou à jouer à la grand-maman-gâteau avec nos bambinos.

Les études supérieures c'est long et par moments rempli d'embûches, merci à ma famille et à mes amis pour leur soutien, leur sens de l'humour, leur compréhension et leur amour. Un merci tout spécial à ma maman qui a été la grande relectrice de cet ouvrage et qui a mis toutes ses connaissances du renforcement positif à contribution pour m'encourager à terminer ma rédaction!

Je garde mes plus grands remerciements pour ma petite famille d'amour. D'abord pour Pierre-Luc, qui partage ma vie depuis tant d'années et qui a toujours été là pour célébrer mes joies et mes réussites, comme pour m'épauler lors des moments plus difficiles. Son don pour le bonheur, ses petits plats confectionnés avec amour, son appui indéfectible et ses conseils toujours judicieux ont à mes yeux une valeur inestimable. Merci aussi à mes deux coquelicots, Camille et Alexandre, qui depuis leur arrivée ensoleillent chacune de mes journées et me rappellent à quel point chaque petite découverte a son importance.

Introduction générale

LA PLASTICITÉ CÉRÉBRALE : DÉFINITION GÉNÉRALE

Depuis que William James a associé pour la première fois le terme plasticité aux neurosciences en 1890, de nombreux chercheurs se sont intéressés au phénomène fascinant qu'est la plasticité cérébrale. Celle-ci réfère à la capacité que présente le cerveau à se mouler et à s'adapter constamment aux pressions, tant internes qu'externes, qui lui sont appliquées. L'organisme soumis à la fois aux forces du bagage génétique et aux facteurs environnementaux tire profit de toutes les expériences auxquelles il est confronté afin d'évoluer de la meilleure manière possible. Cette modulation du système nerveux s'effectue à travers deux mécanismes principaux, soit par le renforcement des connexions neuronales déjà existantes et par la création de nouvelles connexions. La plasticité cérébrale est particulièrement importante au cours de l'enfance où elle est considérée comme étant à son paroxysme, mais on sait maintenant qu'elle persiste tout au long de l'existence. En effet, chaque nouvelle stimulation, chaque nouvel apprentissage, chaque interaction avec l'environnement sont autant d'occasions qui permettent au cerveau de se modifier (Pascual-Leone *et al.*, 2005).

LA PLASTICITÉ CÉRÉBRALE CHEZ LES PERSONNES AVEUGLES

La cécité, lorsqu'elle se manifeste en bas âge, et même lorsqu'elle survient plus tardivement, offre la possibilité d'étudier les propriétés plastiques du cerveau alors qu'il est soumis à une pression importante, soit celle de fonctionner sans un apport sensoriel primordial. La vision est effectivement une modalité sensorielle des plus importantes puisqu'elle permet d'embrasser l'environnement du regard et d'ainsi acquérir rapidement de nombreuses

informations au sujet de ce dernier favorisant conséquemment les interactions avec celui-ci. Ainsi, les personnes privées de la vue doivent effectuer d'importants ajustements pour compenser cette perte sensorielle et interagir de manière efficace avec le monde qui les entoure. Cela offre l'occasion aux chercheurs d'évaluer les modifications survenant chez ces individus à la fois au plan comportemental et au plan des substrats neuronaux afin d'apprécier les modifications survenues au sein du système nerveux en cas de cécité. Il n'y a donc rien d'étonnant au fait que les conséquences de la perte de la vision et les interrogations quant aux mécanismes pouvant pallier l'absence d'une telle modalité sensorielle alimentent les débats et passionnent les chercheurs depuis déjà longtemps.

Qu'arrive-t-il, en effet, lorsqu'un individu ne peut bénéficier de la vision pour acquérir de l'information au sujet de l'environnement? Les propos de scientifiques et philosophes ainsi que de nombreux récits anecdotiques laissent entendre depuis longtemps que les personnes aveugles seraient en mesure de développer des capacités exceptionnelles dans les modalités sensorielles résiduelles, leur permettant de compenser l'absence d'information de nature visuelle. Diderot proposait déjà, au 18^e siècle, que les aveugles de naissance développeraient, principalement au plan de l'audition et du toucher, des habiletés supérieures permettant de pallier le manque de vision. Il a d'ailleurs rapporté le cas célèbre, dans sa « Lettre sur les aveugles à l'usage de ceux qui voient » (1749), d'un mathématicien pouvant différencier les fausses pièces de monnaie des vraies simplement en les touchant. Au cours des dernières décennies, la communauté scientifique s'est penchée sur cette

question et deux hypothèses explicatives basées sur des études expérimentales ont émergé en guise de tentative de réponse (Rauschecker, 1995). La première, l'hypothèse du déficit, stipule que si l'on considère que la vision est une composante essentielle au bon fonctionnement et à la construction des représentations spatiales, alors on peut s'attendre à ce que les personnes aveugles se trouvent grandement handicapées par l'absence d'information visuelle (Axelrod, 1959). De plus, compte tenu de l'importance des informations visuelles au plan perceptif, la cécité pourrait avoir un impact négatif sur les modalités sensorielles résiduelles. La seconde hypothèse propose au contraire qu'il y aurait une compensation pour la perte visuelle via les autres modalités sensorielles (Rice, 1970). Cette compensation sensorielle permettrait aux personnes aveugles, en dépit de la perte de vision, de se former une conception appropriée de l'espace. Par ailleurs, l'augmentation des habiletés liées aux modalités sensorielles résiduelles pourrait être attribuable en partie à une réorganisation des connexions et en partie à un déploiement attentionnel accentué ou différent. La majorité des études réalisées au cours de la dernière décennie semblent appuyer davantage l'hypothèse de la compensation (Théorêt *et al.*, 2004; Pascual-Leone *et al.*, 2005). En effet, les personnes non voyantes semblent bénéficier de capacités équivalentes, voire supérieures, à celles des personnes voyantes dans plusieurs sphères de la vie quotidienne telles que la mémoire (Röder *et al.* 2001; Amedi *et al.*, 2003), la discrimination tactile (Grant *et al.*, 2000; Van Boven *et al.* 2000; Goldreich & Kanics, 2003; Alary *et al.*, 2009), la discrimination et l'identification des odeurs (Cuevas *et al.*, 2009), le traitement de la voix (Niemeyer et Starlinger, 1981;

Bull *et al.*, 1983; Hugdahl *et al.*, 2004) ou la discrimination de la hauteur tonale des sons (Gougoux *et al.*, 2004).

Les études de localisation sonore : Un exemple de compensation

De manière plus spécifique, l'étude des capacités de localisation sonore chez les personnes aveugles permet d'illustrer de manière éloquente les processus de plasticité présents suite à la privation d'un sens. Ces capacités ont été largement étudiées au cours de la dernière décennie, notamment parce qu'elles revêtent une importance primordiale chez la personne aveugle. En effet, puisque les aveugles ne peuvent bénéficier d'informations de nature visuelle, la modalité sensorielle leur permettant d'accéder rapidement à des informations hors de leur portée est l'audition. Imaginons simplement une personne aveugle souhaitant traverser une rue. Il est essentiel pour elle d'identifier adéquatement en premier lieu la présence de véhicules, la direction de leur mouvement ainsi que la distance à laquelle ils se trouvent. Cela illustre bien l'importance de la localisation sonore dans la vie quotidienne des personnes atteintes de cécité. Il n'est donc pas étonnant que plusieurs chercheurs se soient intéressés à cette question.

Au plan comportemental, la majorité des études concernant la potentialisation des modalités résiduelles chez les personnes aveugles soulignent de manière éloquente la capacité de ces individus à compenser la perte ou l'absence de stimulation visuelle. Bien que certaines études suggèrent la présence de déficits chez les personnes non voyantes (Zwiers *et al.*, 2001; Lewald, 2002), de nombreuses autres ont plutôt objectivé une supériorité des personnes

aveugles aux tâches de localisation sonore lorsqu'elles sont comparées à des participants voyants et, à fortiori, lorsque les sons sont présentés de manière monaurale (Lessard *et al.*, 1998; Leclerc *et al.*, 2000; Doucet *et al.*, 2005; Gougoux *et al.*, 2005) ou dans l'espace périphérique (Röder *et al.*, 1999, Ashmead *et al.*, 1998; Voss *et al.*, 2004).

Au plan cérébral, des études électrophysiologiques ont montré que, chez les personnes non voyantes, les régions postérieures normalement dédiées au traitement visuel sont impliquées dans le traitement des stimuli auditifs lors de tâches de localisation sonore, ce qui n'est pas le cas chez les personnes voyantes (Kujala *et al.*, 1992; Röder *et al.*, 1999; Leclerc *et al.*, 2000). Ceci suggère donc qu'une réorganisation inter-modale impliquant le recrutement des structures visuelles surviendrait au niveau cortical permettant le traitement de stimuli auditifs. Il a également été montré que les personnes aveugles, ayant une meilleure performance à une tâche de localisation auditive monaurale, présentaient des changements électrophysiologiques plus marqués que les voyants et les personnes aveugles présentant une performance normale à cette tâche (Leclerc *et al.*, 2005). Par ailleurs, les résultats d'études utilisant la tomographie par émission de positons (TEP) ont montré des activations dans les régions occipitales des personnes ayant perdu la vue en bas âge lors de tâches de localisation auditive (Weeks *et al.*, 2000; Gougoux *et al.*, 2005). Fait intéressant, dans l'une de ces études, une corrélation positive a été établie entre le niveau de performance à la tâche et le niveau d'activation du cortex occipital (Gougoux *et al.*, 2005). Dans le même ordre d'idées, une étude effectuée à l'aide de stimulation magnétique

transcrânienne (SMT) a permis d'établir pour la première fois un lien de causalité entre le fonctionnement du cortex occipital et la performance à une tâche de localisation auditive chez les aveugles ayant perdu la vue en bas âge. En effet, suite à l'application de la SMT sur le cortex occipital, seule la performance des sujets aveugles précoces a subi une diminution alors que la performance des personnes voyantes est demeurée inchangée (Collignon *et al.*, 2007). Ces différents résultats permettent d'établir un lien entre le fonctionnement du cortex occipital et la performance à des tâches de localisation sonore et permettent d'appuyer l'idée selon laquelle la compensation comportementale dépendrait, du moins en partie, du recrutement des aires déafférentées, montrant ainsi que l'activité des aires occipitales observée chez les personnes non voyantes n'est pas un épiphénomène. (Voir Saint-Amour *et al.*, 2006 pour une revue détaillée).

Mentionnons qu'en plus des processus de plasticité inter-modale discutés précédemment, les avantages observés au plan comportemental lors des tâches de localisation sonore pourraient également être liés à des processus de plasticité intra-modale. Ce type de plasticité est lié à l'augmentation de l'utilisation d'une des modalités sensorielles résiduelles, en l'occurrence l'audition. Il a été montré que la région tonotopique du cortex auditif des personnes aveugles était élargie comparativement à celle de personnes voyantes (Elbert *et al.*, 2002). Ainsi, une combinaison de plasticité inter-modale impliquant le cortex visuel et de plasticité intra-modale impliquant le cortex auditif pourrait contribuer aux performances supérieures observées chez les personnes non voyantes.

Qu'en est-il des aveugles ayant perdu la vue tardivement?

Jusqu'à présent, les données présentées se sont centrées sur l'impact de la déficience visuelle chez des individus ayant perdu la vue à la naissance ou très tôt dans la vie (aveugles précoces). Peu d'études ont évalué les capacités de personnes aveugles ayant perdu la vue tardivement – soit au cours de l'adolescence ou à l'âge adulte – (aveugles tardifs) puisque jusqu'à récemment, il était admis qu'au-delà d'une certaine période critique dans le développement, le système nerveux ne permettait plus de réorganisation fonctionnelle parmi ses composantes. Certaines études ont appuyé cette supposition en montrant que les aveugles tardifs ne bénéficiaient pas du recrutement du cortex visuel contrairement aux aveugles précoces (Cohen *et al.*, 1999; Sadato *et al.*, 2002). Toutefois, plusieurs études récentes ont plutôt montré que le cortex occipital de personnes ayant perdu la vue tardivement était activé lors de tâches auditives ou tactiles (Kujala *et al.*, 1997; Büchel *et al.*, 1998; Burton, 2003; Voss *et al.*, 2006; Voss *et al.*, 2008). Il a aussi été montré qu'une supériorité au plan comportemental pouvait être objectivée lors de certaines tâches auditives (Voss *et al.*, 2004). Cela laisse donc croire que les individus ayant perdu la vue tardivement peuvent, eux aussi, bénéficier d'une réorganisation cérébrale qui, cependant, est possiblement moindre et différente de celle observée chez des aveugles précoces (voir Collignon *et al.*, 2009 pour une revue détaillée).

Qu'en est-il de la navigation spatiale ?

Il est généralement admis que la vision joue un rôle prépondérant dans la formation des représentations environnementales. Nous savons maintenant

que les personnes aveugles parviennent à cartographier leur environnement sonore aussi bien, voire mieux dans certaines circonstances, que les personnes voyantes. Nous savons aussi qu'en lien avec ces capacités, des processus de plasticité inter- et intra-modale modifient l'organisation cérébrale des personnes aveugles. Au-delà de leur habileté à localiser les sons provenant de l'environnement, qu'en est-il de leur capacité à naviguer dans celui-ci? Les personnes aveugles parviennent-elles à développer des habiletés spatiales comparables à celles de personnes voyantes? Finalement, des changements plastiques au niveau des structures cérébrales liées aux opérations spatiales sont-ils observés?

HIPPOCAMPE ET TRAITEMENT DE L'INFORMATION SPATIALE : ÉTUDES ANIMALES

Chez l'animal, de nombreuses études ont montré l'importance de l'hippocampe dans le traitement de l'information spatiale. Depuis la découverte, dans l'hippocampe du rat, de « cellules de lieux » sélectives à la localisation dans l'espace, cette structure est en effet considérée comme un élément clé du système de navigation présent chez les mammifères. Le rôle que joue cette structure au plan de l'encodage de l'information spatiale a été souligné à de nombreuses reprises par des études électrophysiologiques (O'Keefe, 1979; Cohen & Eichenbaum, 1993; Gavrillov *et al.*, 1998) et lésionnelles (Rolls *et al.*, 1989; Feigenbaum *et al.*, 1996; Moser *et al.*, 2008).

Cellules de lieux et carte cognitive

O'Keefe et Dostrovsky (1971) ont été les premiers à montrer l'existence, dans l'hippocampe du rat, de « cellules de lieux » ayant la particularité de s'activer seulement lorsque la tête de l'animal se trouve à un endroit stable et spécifique de l'espace. Le champ d'activation des cellules de lieux se forme à l'aide d'informations de nature visuelle, proprioceptive, vestibulaire et motrice (McNaughton *et al.*, 1996). Puisque les champs d'activation sont stables dans le temps, il est probable que ces cellules encodent de l'information à long terme au sujet de l'environnement. De multiples représentations environnementales sont donc latentes jusqu'à ce que l'animal se trouve à nouveau dans le champ environnemental représenté par la cellule (Muller, 1996; Shapiro et Eichenbaum, 1999). Les cellules de lieux ne s'activent pas de manière isolée, elles forment plutôt un ensemble organisé de cellules établissant une carte mnémorique de l'environnement. Ainsi, des changements dans l'environnement ne perturbent pas la carte mnémorique emmagasinée dans l'hippocampe (Muller, 1996). Les cellules de lieux permettraient en fait à l'animal de se créer une représentation allocentrique (i.e., indépendante de la position du sujet) dynamique et continuellement mise à jour de l'espace et de la position qu'il occupe dans celui-ci (O'Keefe & Nadel, 1978). Le terme « carte cognitive » est le plus souvent utilisé pour référer à ce type de traitement de l'information spatiale. Brièvement, rappelons que la carte cognitive est une forme de représentation de l'environnement (McNaughton *et al.*, 1996). Elle est surtout considérée comme un processus de réorganisation (interne) de l'information spatiale du milieu qui permet de dépasser les données perceptives immédiates, ce qui

confère une plus grande flexibilité et efficacité aux conduites (Kuipers, 1982; Poucet, 1993). L'une des propriétés centrales de la carte cognitive vient de ce qu'elle représente un niveau d'élaboration et d'abstraction plus important que celui impliqué dans la connaissance d'un trajet. La carte cognitive s'exprime à travers une série de tâches (i.e., d'opérations) telles que pointer vers une destination non visible, estimer la distance d'un lieu non perçu, prendre un raccourci ou faire un détour. Plusieurs facteurs interviennent dans l'élaboration d'une carte cognitive, notamment la nature de l'information environnementale disponible et la façon dont elle est acquise (Thorndyke & Hayes-Roth, 1982). Le plus souvent, la carte cognitive s'élabore à travers les déplacements de l'individu. Différents systèmes de traitement de l'information sont alors mis en jeu : systèmes perceptifs (vision, audition, etc.) et sensorimoteurs (kinesthésie et proprioception). Chaque modalité sensorielle fournit des informations spécifiques qui vont être intégrées dans une représentation mentale. La vision joue un rôle déterminant dans la représentation de l'espace, mais non indispensable. En l'absence d'un traitement visuel, comme chez l'aveugle, les autres modalités sensorielles vont jouer un rôle plus important. Par exemple, le facteur locomoteur (e.g., copie efférente motrice, informations vestibulaires et proprioceptives) joue un rôle structurant dans les conduites spatiales, mais pas nécessairement à un niveau de représentation consciente (Passini *et al.*, 1990; Thinus-Blanc & Gaunet, 1997). L'hippocampe joue un rôle important dans ce processus (Worsley *et al.*, 2001).

Les régions de l'hippocampe

Les diverses régions de l'hippocampe n'ont pas une importance équivalente dans le traitement de l'information spatiale. Des études de lésions chez le rat ont montré l'importance de l'hippocampe dorsal au plan de l'apprentissage spatial (Moser *et al.*, 1993). Une relation positive quasi linéaire existe entre la taille de la lésion dorsale et les déficits d'apprentissage lors d'une tâche spatiale. Par ailleurs, il semble que l'hippocampe dorsal joue un rôle plus important au plan de l'apprentissage spatial que les autres parties. Par exemple, de petites lésions de l'hippocampe dorsal entraînent de grands déficits alors que de grandes lésions de la partie ventrale de l'hippocampe n'entraînent que de légers déficits, cette partie devant être presque totalement éliminée pour que l'acquisition de la tâche en soit affectée. Ces données ont été obtenues chez le rat à l'aide de la tâche du labyrinthe de Morris. Cette tâche consiste à apprendre à localiser une plate-forme transparente sous la surface d'un récipient rempli de lait. Lorsque des rats sont testés dans ce labyrinthe, l'hippocampe dorsal est suffisant à lui seul pour soutenir un apprentissage spatial, ce qui n'est pas le cas de l'hippocampe ventral (Moser *et al.*, 1993). D'autres études ont appuyé l'importance de l'hippocampe dorsal au plan des fonctions spatiales en montrant que celui-ci était plus impliqué que l'hippocampe ventral dans l'apprentissage, la mémorisation et le traitement de l'information spatiale chez le rat (Moser *et al.*, 1995; Hock & Bunsey, 1998). Chez le singe, l'hippocampe postérieur, l'équivalent de l'hippocampe dorsal chez les rongeurs, remplit les mêmes fonctions (Colombo *et al.*, 1998).

HIPPOCAMPE ET TRAITEMENT DE L'INFORMATION SPATIALE : ÉTUDES CHEZ L'HUMAIN

Chez l'humain, de nombreuses études ont montré que l'hippocampe est très impliqué au plan mnésique, notamment au plan de la mémoire déclarative et épisodique. Ceci est principalement lié au fait que les patients ayant des dommages à l'hippocampe sont sévèrement amnésiques (Scoville et Milner, 1957). De nombreuses études cliniques établissent maintenant le rôle important que joue l'hippocampe dans les tâches de nature spatiale (O'Keefe *et al.*, 1998). En effet, des dommages à l'hippocampe droit entraînent notamment un déficit dans des tâches de mémoire spatiale (Milner *et al.*, 1968; Zola-Morgan *et al.*, 1986; Smith & Milner, 1989; Bohbot *et al.*, 1998) et d'apprentissage de trajet (Barrash *et al.*, 2000). De plus, une étude effectuée sur trois humains ayant subi des lésions bilatérales à l'hippocampe en bas âge a montré que ceux-ci étaient incapables de trouver leur chemin dans un environnement familier (Vargha-Khadem *et al.*, 1997). L'hippocampe a aussi été lié à la mémoire épisodique des « événements » spatiaux (Burgess, 2002; Burgess *et al.*, 2002). Comme c'est le cas chez l'animal, il a été suggéré que cette structure jouerait un rôle central dans le traitement spatial de type allocentrique (Goldstein *et al.*, 1989; Abrahams *et al.*, 1997). Par ailleurs, une étude récente a enregistré des cellules dans l'hippocampe humain dont l'activité répondait à des localisation spécifique, de manière comparable aux cellules de lieux chez le rat (Ekstrom *et al.*, 2003).

Des études en imagerie fonctionnelle montrent que l'hippocampe est un site fortement impliqué dans la navigation spatiale chez l'humain (Mellet *et al.*,

2000; Iaria *et al.*, 2003; Hartley *et al.*, 2003; Kumaran & Maguire, 2005). Un grand nombre de données suggèrent que l'hippocampe de l'hémisphère droit serait plus impliqué dans le traitement spatial et que la navigation spatiale serait principalement traitée dans le lobe temporal droit (O'Keefe *et al.*, 1998). Une étude effectuée à l'aide de la TEP montre que l'hippocampe droit est particulièrement sollicité lorsque l'environnement est complexe et similaire à l'environnement réel dans lequel évolue l'être humain (Maguire *et al.*, 1997). L'hippocampe droit serait également un corrélat de la précision de la navigation : plus la navigation est adéquate, c'est-à-dire, plus le chemin suivi entre les points de départ et d'arrivée est direct, plus l'hippocampe est activé (Maguire *et al.*, 1998; Maguire *et al.* 1999). Cependant, certaines études montrent que l'hippocampe gauche serait le plus impliqué dans la navigation (Ghaem *et al.*, 1997) alors que d'autres auteurs rapportent une activation bilatérale des hippocampes (Maguire *et al.*, 1996-1; Maguire *et al.*, 1996-2; Maguire *et al.*, 1997). En somme, malgré les différences qui subsistent quant à la prédominance d'un hippocampe sur l'autre, ces données suggèrent que l'hippocampe joue un rôle prépondérant dans la représentation de l'espace à grande échelle chez les humains et cela, au-delà de la simple implication au plan mnésique.

AVANTAGES DE LA VISION POUR LE TRAITEMENT DE L'INFORMATION SPATIALE

Lorsque l'on souhaite s'orienter et naviguer dans un environnement donné, la vision offre certains avantages par rapport aux autres modalités sensorielles. En premier lieu, elle permet une perception rapide et simultanée puisque, d'un

seul coup d'œil, le voyageur peut percevoir son environnement comme un tout. Elle permet aussi d'accéder à de l'information sur des objets distants (Strelow, 1985). Enfin, elle permet également d'extraire les invariants spatiaux et d'ainsi stabiliser la représentation de l'environnement dans lequel un individu se trouve en mouvement, tout en rendant disponible pour le voyageur une mise à jour précise sur sa position dans l'espace et sur les conséquences de son déplacement (Thinus-Blanc & Gaunet, 1997). Privées de ces informations visuelles, les personnes aveugles se trouvent donc désavantagées lors de leurs déplacements et doivent faire une utilisation accrue des informations acquises au sujet de l'environnement via les autres sens. L'information auditive joue un rôle plus important, notamment pour déterminer la direction et la distance des objets. Toutefois, l'utilisation de l'audition est limitée puisqu'elle nécessite, pour être profitable, que les objets environnementaux émettent des sons ou les renvoient. L'exploration haptique de l'environnement sera également plus importante, mais celle-ci demande inéluctablement plus de temps et d'énergie et ne permet qu'une perception séquentielle et partielle de l'environnement proximal (Thinus-Blanc et Gaunet, 1997). Le facteur locomoteur (informations *idiothétiques* : la copie efférente motrice, les informations vestibulaire et proprioceptive) va jouer un rôle structurant, conscient, plus important dans les conduites spatiales (Millar, 1994; Thinus-Blanc et Gaunet, 1997). Comme la vision permet d'acquérir des informations distales sur la position des objets par rapport à l'individu, mais surtout par rapport aux objets entre eux, celle-ci permet l'utilisation d'un cadre de référence allocentrique (i.e., centré sur l'environnement). Les personnes aveugles, privées de ces informations, tendent plutôt à utiliser un

cadre de référence égocentrique (i.e., centré sur la position de leur propre corps) (Fiehler *et al.*, 2009). De plus, les personnes non voyantes naviguant et s'orientant dans un environnement complexe doivent prendre un plus grand nombre de décisions que les voyants dans la planification de leur déplacement (Passini *et al.*, 1986; Passini et Proulx, 1988). La mémoire est dès lors considérablement plus engagée. Soulignons également que les individus voyants, même passifs, sont à tout instant bombardés d'informations visuelles provenant de leur environnement alors que les personnes aveugles doivent se mettre en action pour entrer en contact avec ce dernier.

HIPPOCAMPE ET TRAITEMENT DE L'INFORMATION SPATIALE CHEZ L'AVEUGLE

Il n'existe pas, à ce jour, d'étude permettant de statuer sur le rôle de l'hippocampe chez l'humain aveugle. Toutefois, des études menées chez des rats aveugles et voyants ont montré que des cellules de lieux étaient présentes et fonctionnelles même chez les rats devenus aveugles en bas âge (perte de la vue à l'âge d'une semaine) (Save *et al.*, 1998). Ces cellules ont des caractéristiques équivalentes à celles présentes chez les rats voyants et ont aussi des champs d'activation similaires. Les objets présents dans l'environnement et détectés par le rat sont utilisés pour établir le champ d'activation des cellules et ce, tant chez les rats aveugles que chez les rats voyants. Cependant, le taux de décharge est plus faible chez les rats aveugles que chez les rats voyants. L'hippocampe traiterait donc, au moins en partie, l'information idiothétique (Poucet *et al.*, 2003). Par ailleurs, il a été montré que les souris aveugles présentaient une performance équivalente à celle de souris voyantes dans un paradigme d'évitement de chocs dans un labyrinthe

en T (*T maze footshock avoidance*) (Farr *et al.*, 2002). Les auteurs ont également montré que leur performance était aussi affectée que celle des souris voyantes lorsqu'on lésait l'hippocampe (Farr *et al.*, 2002). Finalement, il a été montré chez l'animal que l'hippocampe était nécessaire au traitement de l'information idiothétique, principalement utilisée par les personnes aveugles (Whishaw *et al.*, 2001). L'ensemble de ces données laisse entendre que l'hippocampe jouerait un rôle semblable chez les rongeurs aveugles et voyants et permet d'émettre l'hypothèse qu'il en serait de même chez les humains aveugles et voyants.

PLASTICITÉ ET NEUROGENÈSE DANS L'HIPPOCAMPE : ÉTUDES ANIMALES

Tel que discuté précédemment, le cerveau, bien qu'organisé, présente une certaine capacité d'adaptation qui lui permet de se modifier en fonction des expériences auxquelles il est soumis. Les systèmes sensoriels, notamment chez l'animal sourd ou aveugle, ont été largement étudiés. Des études animales ont également montré que l'hippocampe présente une certaine plasticité en relation avec les expériences de l'individu. Des études effectuées chez les volatiles (mésanges à tête noire et pigeon biset) montrent que l'augmentation du volume des hippocampes survient en même temps que l'augmentation de l'utilisation des habiletés spatiales de l'oiseau (Barnea & Nottebohm, 1994; Cnotka *et al.*, 2008). Cela suggère que le volume de l'hippocampe peut varier en fonction de l'utilisation que l'animal fait de cette structure. Par ailleurs, il a été montré que l'augmentation du volume de l'hippocampe n'a lieu que chez les oiseaux qui cachent de la nourriture, et qui doivent donc la retrouver par la suite, alors que les oiseaux privés de ce

comportement montrent plutôt une diminution du volume de l'hippocampe (Clayton & Krebs, 1994). Cela a également été montré chez les mammifères (Lee *et al.*, 1998). L'hippocampe a donc un volume plus grand chez les animaux pour lesquels la mémoire spatiale est importante, voire essentielle à la survie.

Par ailleurs, des études ont montré que la neurogenèse est possible dans le cerveau après la naissance et que celle-ci aurait notamment lieu dans le gyrus dentelé de l'hippocampe. Cela a été montré chez les rongeurs (Miller & Nowakowski, 1988; Kee *et al.*, 2002), chez certains volatiles (Barnea & Nottebohm, 1994; Clayton & Krebs, 1994), puis chez les primates (Gould *et al.*, 1999-1; Gould *et al.*, 1999-2; Kornack & Rakic, 1999) et chez l'humain (Eriksson *et al.*, 1998). Des études chez le macaque ont montré que la neurogenèse, bien que présente chez l'adulte, diminue avec l'âge (Gould *et al.*, 1999-2; Kornack & Rakic, 1999). Par ailleurs, il a été montré que les nouvelles cellules présentes chez le rongeur s'intègrent aux cellules déjà existantes pour devenir des cellules matures et fonctionnelles (Van Praag *et al.*, 2002). Des études chez les oiseaux et les rongeurs ont montré que l'environnement et l'expérience ont un impact sur la neurogenèse. En effet, un environnement plus riche augmente la neurogenèse et le taux de survie des cellules créées chez les mésanges à tête noire (Barnea & Nottebohm, 1994). Des données récentes indiquent que la neurogenèse dans l'hippocampe de la souris est associée à une meilleure performance lors de l'apprentissage de tâches spatiales (He *et al.*, 2009). De plus, l'apprentissage de tâches spatiales augmente la prolifération de nouvelles cellules dans le gyrus dentelé du rat

(Lemaire *et al.*, 2000). Soulignons cependant que lorsqu'on inhibe en grande partie la neurogenèse dans le gyrus dentelé chez le rat adulte, l'acquisition et la performance à une tâche spatiale ne sont pas affectées (Shors *et al.*, 2002). Cela suggère que la neurogenèse n'est pas nécessaire à l'apprentissage spatial. Néanmoins, elle pourrait contribuer à l'augmentation du volume des hippocampes observée suite à une utilisation accrue de l'hippocampe.

PLASTICITÉ DANS L'HIPPOCAMPE HUMAIN : L'EXEMPLE DES CHAUFFEURS DE TAXI

Une étude réalisée par Maguire et ses collaborateurs (2000) auprès de chauffeurs de taxi de Londres a montré ce phénomène chez l'humain. Ce choix de participants s'explique par le fait que les chauffeurs de taxi londoniens doivent suivre une formation de deux ans pour apprendre à naviguer dans la ville ainsi que par le fait que l'accomplissement de leur travail repose sur cette habileté, faisant donc d'eux une sorte d'experts de la navigation spatiale. Lorsque le volume des hippocampes des chauffeurs de taxi a été comparé à celui de participants contrôles, la présence de certaines différences structurelles a été décelée. Bien qu'aucune différence ne soit perceptible dans la globalité de la structure, des différences sont présentes au niveau des sections antérieures et postérieures de l'hippocampe. Une augmentation de la matière grise est présente au niveau des hippocampes postérieurs droit et gauche chez les chauffeurs de taxi lors de la comparaison avec les participants contrôles. Par ailleurs, le volume antérieur de l'hippocampe des participants contrôles est plus grand que celui des chauffeurs de taxi. Une corrélation positive a été trouvée entre les années

d'expérience en tant que chauffeur de taxi et le volume de l'hippocampe postérieur droit. Cela indique que des changements dans la matière grise des hippocampes peuvent être acquis et suggère que les cartes mnémoniques spatiales se trouvent dans l'hippocampe postérieur, ce qui concorde avec les résultats obtenus dans les études animales. Le fait qu'il n'y ait pas de corrélation équivalente pour l'hippocampe gauche suggère que ce dernier a une implication différente de celle de l'hippocampe droit dans la navigation spatiale.

Objectifs et hypothèses de recherche

La présente thèse s'intéresse au comportement et à la réorganisation cérébrale chez la personne non voyante en relation avec le traitement de l'information spatiale. Le premier objectif était de mesurer le volume des hippocampes des personnes aveugles afin de déterminer si des changements pouvaient être observés chez cette population. Nous souhaitons également évaluer si ces possibles changements au plan cérébral s'accompagnaient de différences au plan comportemental. Le second objectif, commun aux deux études présentées, consistait donc à évaluer la présence de différentes habiletés spatiales chez les personnes aveugles, principalement les habiletés de navigation et de rotation mentale, tout en les comparant à celles de personnes voyantes. De plus, contrairement à ce qui était généralement admis auparavant, des études récentes ont montré que des changements, tant au plan comportemental qu'au plan cérébral, survenaient chez les personnes ayant perdu la vue tardivement. Afin de tenir compte de cet élément, nous avons décidé de constituer un groupe d'aveugles ayant perdu

la vue tardivement (après l'âge de 14 ans) en plus d'un groupe d'aveugles ayant perdu la vue en bas âge (avant 5 ans).

Objectif I : Volumétrie de l'hippocampe chez les personnes aveugles

Le premier objectif visait à effectuer une étude comparative entre aveugles et voyants en ce qui a trait à la taille de l'hippocampe. Tel que mentionné précédemment, des changements plastiques au plan cérébral ont souvent été documentés suite à une privation sensorielle. Ce type de changement a largement été étudié chez les personnes aveugles, chez qui on retrouve, entre autres, un recrutement intermodal du cortex occipital et un élargissement de la région tonotopique du cortex auditif (plasticité intra-modale). Par ailleurs, l'étude de Maguire et collaborateurs (2000) a mis en évidence des changements plastiques dans l'hippocampe de chauffeurs de taxi. Compte tenu du fait que l'absence de vision complique l'encodage de l'information spatiale et la mise à jour de la position du voyageur dans l'espace, nous postulons que la navigation spatiale chez les personnes atteintes de cécité nécessite d'emmagasiner davantage d'information au sujet de l'environnement. Les capacités mnésiques, notamment celles liées aux informations spatiales, seraient donc davantage sollicitées en comparaison avec les personnes voyantes. Ceci laisse croire que des changements plastiques, similaires à ceux documentés chez les chauffeurs de taxi, pourraient survenir au niveau de la matière grise de l'hippocampe. Afin de mesurer la taille des hippocampes des participants, ceux-ci ont été soumis à un examen en imagerie par résonance magnétique (IRM). La segmentation manuelle de l'hippocampe a par la suite été effectuée (Pruessner *et al.*, 2000).

Hypothèse de recherche :

- Le volume de l'hippocampe postérieur (queue) droit est plus grand chez les personnes aveugles en comparaison avec les personnes voyantes.

Objectif II : Évaluation des habiletés de spatiales chez les personnes aveugles

Au plan comportemental, les études concernant les habiletés spatiales des personnes aveugles présentent des résultats assez hétérogènes. Lors de comparaisons entre personnes aveugles et voyants aux yeux bandés, certains rapportent des performances inférieures aux tâches spatiales (Rieser *et al.*, 1992; Noordzij *et al.*, 2007) alors que plusieurs autres font état de performances équivalentes, voire supérieures (Loomis *et al.*, 1993; Passini *et al.*, 1990) (voir Thinus-Blanc & Gaunet, 1997 pour une revue détaillée). Les données obtenues à ce jour tendent à montrer que les personnes aveugles sont meilleures lorsqu'elles utilisent un cadre de référence égocentrique (Noordzij *et al.*, 2006). Cependant, une étude récente ayant évalué l'effet de la cécité sur la cognition spatiale a montré que les personnes aveugles avaient une performance supérieure à celle de voyants lors de tâche impliquant un cadre de référence allocentrique (Tinti *et al.*, 2006). Nous souhaitons investiguer davantage les capacités des personnes aveugles en ce qui a trait à la navigation spatiale. Pour ce faire, nous avons utilisé trois types de tâches :

① Apprentissage de trajet; ② Pointage; ③ Exploration d'une configuration spatiale.

Hypothèse de recherche :

La performance aux tâches spatiales sera différente chez les personnes aveugles en comparaison avec les personnes voyantes.

En ce qui a trait à la rotation mentale, les études effectuées auprès de personnes aveugles se sont principalement centrées sur la comparaison d'une paire d'objets dont l'un est une version miroir de l'autre ou auquel une rotation a été appliquée. Ces études ont généralement montré que les personnes aveugles parvenaient à effectuer la tâche et montraient les patrons de réponses classiques associés à la rotation mentale (e.g., augmentation du temps de réponse en fonction de l'augmentation de degré de rotation de la forme), indiquant donc que la vision n'était pas requise pour réussir une tâche de rotation mentale tactile (Marmor et Zaback, 1976; Carpenter et Eisenberg, 1978; Rösler *et al.*, 1993; Röder *et al.*, 1997). Les personnes aveugles commettent cependant à ces tâches plus d'erreurs que les personnes voyantes et, à fortiori, si elles ont perdu la vue en bas âge (Marmor et Zaback, 1976; Millar, 1976). En complémentarité aux études citées précédemment, nous souhaitons évaluer, chez les personnes aveugles, les capacités de rotation mentale, mais cette fois-ci dans une tâche centrée sur l'environnement plutôt qu'en lien avec des objets. Nous avons, pour ce faire, utilisé une version tactile d'une tâche d'orientation topographique, le *Standardized road-map test of direction sense* (Money *et al.*, 1976).

Hypothèses de recherche :

- Les aveugles (précoces et tardifs) commettent plus d'erreurs que les personnes voyantes à la tâche de rotation mentale.
- Les aveugles précoces commettent plus d'erreurs que les aveugles tardifs à la tâche de rotation mentale.
- Plus le degré de rotation mentale nécessaire à l'obtention d'une réponse sera grand, plus le nombre d'erreurs commises sera élevé.

Articles de la thèse

**ARTICLE 1 : IMPACT OF VISION ON THE DEVELOPMENT OF TOPOGRAPHICAL
ORIENTATION ABILITIES**

Impact of vision on the development of topographical orientation abilities

Madeleine **Fortin**¹, Patrice **Voss**¹, Constant **Rainville**^{2, 3}, Maryse **Lassonde**¹, and Franco **Lepore**^{1, 2}.

1- Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada.

2- Centre de Recherche de l'Institut Universitaire de Gériatrie de Montréal, Montréal, Québec, Canada.

3- Center for Interdisciplinary Research in Rehabilitation, Montréal, Québec, Canada.

Running Title: Topographical orientation in the blind

Corresponding author:

Franco Lepore, Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition, Département de Psychologie, Université de Montréal, Case Postale 6128, Succursale Centre-ville, Montréal, Québec, Canada, H3C 3J7.

This study was supported by grants from the Canadian Institutes of Health Research awarded to Franco Lepore and Maryse Lassonde.

Article publié dans *Neuroreport*, (2007), 17(4), 443-446.

ABSTRACT

The current experiment examined the importance of visual input on the construction of inner spatial representations. Early- and late-onset blind and paired control participants performed a tactile spatial orientation task. No significant group differences were observed, indicating that the blind can represent space. However, more errors were committed by the early blind than by the late blind and sighted individuals in portions of the task that involved mental rotation skills, suggesting a potential facilitating role of vision in the proper development of spatial constructs.

Key words: Blindness; Road-Map test of Direction Sense; Spatial Orientation; Mental Rotation.

INTRODUCTION

Our sensations often tend to be dominated by the modality that provides the most detailed and reliable information about the external world. It is known that the visual modality plays a key role in the development of spatial representations. Indeed, no other sensory modality provides as much information about our surrounding environment as the visual modality. This raises the question about how the absence of visual input might affect the proper development of complex spatial abilities, especially if the loss occurred at an early stage of development. Hence, blind individuals must rely solely on the other sensory modalities to gather spatial information. Regarding their ability to develop an appropriate representation of space, two opposing views have been put forward. On the one hand, if the spatial information provided

by the other senses is less accurate than the one provided by vision, a deficit should be expected [1]. On the other hand, although vision may not contribute to the construction of spatial representations, other sensory modalities such as audition, olfaction, touch and kinaesthetic feedback obtained from walking may also provide spatial information. If the spatial information provided by these other senses is accurate enough, then blind people should develop an accurate concept of space because of compensatory processes through the remaining sensory modalities [2,3].

In a review about spatial representations in blind individuals, Thinus-Blanc & Gaunet [4] stated that the most adequate form of spatial representation is that concerning the topography of the environment and that such a representation can be acquired by using symbolic supports such as reading a map. The use of a map often entails right-left and up-down discriminations and occasionally requires the use of mental rotation abilities. Obviously, in the case of blind individuals, this would have to be done via a tactile map. In the current study, a modified tactile version of the Standardized Road-Map test of Direction Sense [5] (which will be referred to as the "Road-Map Test" hereinafter) was used to evaluate topographic orientation skills in three subject groups: an early-onset blind group, a late-onset group and two sighted control groups paired for age, gender, laterality and education with each of the two blind groups. The Road-Map Test has previously been used with other subject populations (e.g. [6-8]). It is also used to assess at least two different cognitive processes, namely, right-left discrimination [9-10] during spatial navigation and mental rotation [11].

Previous studies have shown that blind individuals are not handicapped in their mental rotation abilities when instructed to compare two objects, with the second either being a rotated version of the first or a mirror-image [12-14]. In marked contrast to these studies, however, the current experiment focuses on mental rotations centered on the environment rather than on external objects similar to those in the aforementioned studies. Thus, the aim of the current study was to investigate if mental rotation abilities involved in spatial orientation tasks differ between sighted and blind individuals. All subjects were submitted to a pre-test evaluation in which it was ensured that all could properly distinguish their right from their left.

METHODS

Subjects

Fifty-two participants with no history of neurological, cognitive or sensory deficit, other than blindness in the case of the blind participants, participated in the experiment and were divided into 4 groups. The first group (n=13) consisted of early-blind participants (loss of vision before 5 years of age) aged between 19 and 55 years (mean age 33.8). The second group (n=13) consisted of late-blinded subjects (loss of vision after 14 years of age) aged between 22 and 57 years (mean age 38.5). There were two control groups composed of blindfolded sighted participants paired for age, gender, education and laterality score, as assessed by the Edinburgh Handedness Inventory, with the blind participants. The first control group was paired with the early-blind subjects. Participants in this group (n=13) were aged between

19 and 51 years (mean age 32.4). The other control group was paired with the late-blind subjects. Participants in this group (n=13) were aged between 20 and 56 years (mean age 38.5). In all cases blindness was attributable to peripheral damage and led to either total blindness or at most light perception. Written informed consent was obtained from all participants. The research protocol was approved by the ethics committees of the Centre for Interdisciplinary Research in Rehabilitation, which coordinates research with blind subjects, sponsored by the Institut Nazareth & Louis Braille, by the Research Center of the Institut Universitaire de Gériatrie de Montréal, where the testing was carried out, and by the Université de Montréal, where the project originated.

Procedure

Pre-test evaluation of right-left discrimination

Participants were individually tested and sighted ones were blindfolded in order to exclude any vision of the context and material. All subjects were evaluated to insure that they could make proper right-left discriminations. The test was an adaptation of Laurendeau and Pinard's [15] (1968) used to study cognitive development in children. For the duration of the task, the experimenter faced the subject. The right-left discrimination abilities of the subjects were assessed through four sub-tests with increasing difficulty levels. First, the subjects were asked to designate their own body parts (right hand, left leg, right ear, left hand, right leg and left ear). Secondly, the subjects were asked to designate these same body parts on the experimenter's body (who was seated directly in front of the subject, thus simulating a mirror

image). In the third sub-test, a table was put between the subject and the experimenter. Three objects were placed on the table (a coin to the right of the subject, a set of keys to the left, and a pencil in between). All subjects were told what the objects were and instructed to touch the table and remember where the three different objects were. The experimenter made sure that the locations of the objects were properly known by asking the subjects to show where the keys, the pencil and the coin were. Once the locations were properly memorized, the experimenter asked the subjects to cross their arms and to answer six questions on the position of the objects in relation to each other (e.g. "from YOUR point of view, is the pencil to the left or to the right of the keys?"). The same questions were then asked again, this time in reference to the position of the experimenter. (e.g. "from MY point of view, is the pencil to the left or to the right of the keys?")

Road-Map test

A modified tactile version of the *Standardized Road-Map test of Direction Sense* [5] was used (see Figure 1). The map was presented on an 8 by 11 inch sheet of SwellTouch paper, a thermal expansion paper, on which a small scale distribution of roads appeared in relief. Each participant had a practice run on a first path consisting of 3 turns to ensure a complete comprehension of the instructions. The experimental path contained a total of 32 turns, with an equal amount of left and right ones. The participants were told to follow the embossed path with their fingers while imagining themselves walking along the path. When a corner on the path was reached, participants were asked to indicate whether they had just taken a right or a left turn. No time

limit was imposed. The map always remained in a fixed position in front of the participants and they were not allowed to alter their head or body position to facilitate right-left judgements. The answers were written down by one of the experimenter while the other made sure that the subject did not move.

The 32 turns were divided into three categories of turn type (see figure 2) as defined [8]: (1) no rotation is required to give the proper right-left answer (No rotation, 9 turns), (2) a mental rotation of approximately 90° is required to give the proper right-left answer (Half rotation, 13 turns) and (3) a mental rotation of more than 90° but no more than 180° is required to give the proper right-left answer (Full rotation, 10 turns).

RESULTS

All subjects correctly discriminated between the right and left on their own body during the pre-test. Hence, no subjects were excluded for poor laterality discrimination abilities. For the early blind and their paired sighted controls, a two (groups) by four (right-left discrimination subtests) repeated measures ANOVA revealed no significant group, level or interaction effects (all $p > .05$). Similar results were found, using the same test, for the late blind and their paired sighted controls (all $p > .05$).

The performances on the Road-Map Test for all groups are plotted in Figure 2. Generally, most subjects (blind and sighted) could correctly indicate the turn they had made and as such, no significant differences were found when comparing the absolute error scores. Two Wilcoxon Tests performed on the

overall scores revealed no significant difference between the early blind and their paired sighted controls ($z = -1.379$, $p=.168$); no difference was found between the late blind and their paired sighted controls either ($z = -.534$, $p=.593$). Moreover, no significant differences were found between the groups with regards to the different turn types (no rotation, half rotation, full rotation) (all $ps>.05$).

Further non-parametric testing revealed a significant difference between the turn types (Friedman Test (2) = 31.355, $p<.01$). The post-hoc analysis showed that, for all subjects, significantly more errors were made on the full rotation turns than on the no rotation turns (Multiple comparisons post-hoc test: all $ps<.05$). Furthermore, more errors were made on the half rotation turns than on the no rotation turns (Multiple comparisons post-hoc test: all $p<.05$) for all groups, with the exception of the sighted group paired with the early blind individuals.

However, there was some variability within the groups. Money and collaborators [5] stated that a ten-error score (less than 68.75% of correct responses) serves as a useful cutoff point in evaluating a subject's performance, and that anyone making more than ten errors is guessing and has probably not developed a proper sense of direction. When paying attention to the individual scores obtained by each subject and taking this fact into account, it was found that only one in twenty-six sighted subjects made more than 10 errors, while two of the thirteen late-onset blind individuals did so and four of the thirteen early-onset blind did so as well. A trend was found

when comparing the number of early blind and paired control subjects making more than 10 errors (χ^2 Fisher's Exact Test (2 sided) $p=.096$). Although no correlation between the age of onset of blindness or duration of blindness (both early and late blind) and overall performance was found (Pearson: all $ps>.05$), the abovementioned results suggest that visual experience may contribute to the proper development of spatial orientation skills, at least in certain individuals. Thus, the non-significance of the group analysis (Wilcoxon Test) might be a consequence of the variability of the scores in the blind subject groups, particularly as a result of the dichotomy between the accurate and non-accurate subjects found in the early blind group.

DISCUSSION

The purpose of the current study was to evaluate the impact of visual experience on the development of orientation and mental rotation abilities. Analysis of the turn type showed that more mistakes were made when mental rotation was required than when it was not, independent of the subject group. This appears to be an indication that the blind (both early and late) do not differ from the sighted in terms of the type of errors produced during the task. Sighted or not, all subjects seem to behave similarly whether rotational ability is required or not. These results give support to the idea that blind individuals can compensate for their visual deficit through the remaining sensory modalities.

In previous studies, we found a clear dichotomy in the performance accuracy of blind individuals performing a sound localization task [16-18]. The subjects

could be divided in two subgroups with regard to their performance; one subgroup showed a very accurate performance while the other showed a poor performance in the sound localization task, similar to that of normal subjects. A similar dichotomy seems to emerge in our task as well. Although group statistics revealed no significant differences between the early-onset blind group and their paired sighted controls, and between the late-onset blind subjects and their paired sighted controls, the analysis of individual scores showed that the number of subjects making more than 10 errors on the task was higher in the early blind group than in the late blind and sighted groups. In these particular subjects (who made more than 10 errors), it was evident that they had severe difficulties with the mental rotation aspects of the test since they all made more than 7 errors in the full rotation turns (which consisted of less than a third of the total amount of turns). This suggests that even if visual experience is not essential, it may play a facilitating role in the proper development of spatial abilities, particularly mental rotation abilities. Our results also indicate that some of the blind can compensate for the absence of visual input and develop proper mental rotation abilities while others seem to have difficulty to do so.

CONCLUSION

Even in the absence of vision, blind individuals, both of early and late-onset can learn and use complex spatial abilities such as mental rotation in order to navigate within a mentally represented environment. However, it would appear that not all blind individuals can compensate for the absence of vision,

suggesting that visual input may facilitate an individual's ability to develop mental rotation skills.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the participants as well as the Institut Nazareth et Louis-Braille (INLB) for their assistance in recruiting the blind subjects. This study was supported by grants from the Canadian Institutes of Health Research awarded to Franco Lepore and Maryse Lassonde.

REFERENCES

[1] Axelrod S. *Effects of Early Blindness*. American Foundation for the Blind: New York; 1959.

[2] Rice CE. Early blindness, early experience and perceptual enhancement. *Research Bulletin of the American Foundation for the Blind* 1970; **22**: 1–22.

[3] Fletcher JF. Spatial Representation in Blind Children. 1: Development Compared to Sighted Children. *J Vis Impair Blind* 1980; **74**: 381-385.

[4] Thinus-Blanc C, Gaunet F. Representation of Space in Blind Persons: Vision as a Spatial Sense? *Psychol Bull* 1997; **121**: 20-42.

[5] Money J, Alexander D, Walker HT. *A Standardized Road-Map Test of Direction Sense*. Baltimore: John Hopkins University Press; 1976.

[6] Rainville C, Marchand N, Passini R. Performances of patients with a dementia of the Alzheimer type in the Standardized Road-Map test of Direction Sense. *Neuropsychologia* 2002; **40**: 567-573.

[7] Armstrong CL, Cloud B. The Emergence of Spatial Rotation Deficits in Dementia and Normal Aging. *Neuropsychology* 1998; **12**: 208-217.

[8] Vingerhoets G, Lannoo E, Bauwens S. Analysis of the Money Road-Map Test Performance in Normal and Brain-Damaged Subjects. *Arch Clin Neuropsychol* 1996; **11**: 1-9.

[9] Flicker C, Ferris SH, Crook T, Reisberg B, Bartus RT. Equivalent spatial-rotation deficits in normal ageing and Alzheimer's disease. *J Clin Exp Neuropsychol* 1988; **10**: 387-399.

[10] Lezak MD. *Neuropsychological Assessment, 3rd ed.* New York: Oxford University Press; 1995.

[11] Kritchevsky M. The elementary spatial functions of the brain. In: Stiles-Davis J, Kritchevsky M, Bellugi U (eds). *Spatial Cognition: Brain Bases and Development.* Hillsdale: Lawrence Erlbaum; 1988.

[12] Röder B, Rösler F, Heil M, Hennighausen E. Haptic mental rotation in patients with congenital blindness, acquired blindness and normal vision persons. *Z Exp Angew Psychol* 1993; **40**: 154-177.

[13] Carpenter PA, Eisenberg P. Mental rotation and the frame of reference in blind and sighted individuals. *Percept Psychophys* 1978; **23**: 117-124.

[14] Marmor GS, Zaback LA. Mental Rotation by the Blind: Does Mental Rotation Depend on Visual Imagery? *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 1976; **2**: 515-521.

[15] Laurendeau M, Pinard A. *Les Premières Notions Spatiales de L'enfant*. Genève: Delachaux et Niestlé; 1968.

[16] Lessard N, Paré M, Lepore F, Lassonde M. Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects. *Nature* 1998; **395**: 278-280.

[17] Doucet ME, Gagné JP, Leclerc C, Lassonde M, Guillemot JP, Lepore F. Blind subjects process auditory spectral cues more efficiently than sighted people. *Exp Brain Res* 2005; **160**: 194-209.

[18] Gougoux F, Zatorre RJ, Lassonde M, Voss P, Lepore F. A functional neuroimaging study of sound localization: visual cortex activity predicts performance in early-blind individuals. *PLoS Biol* 2005; **3**: 324-333.

TABLES AND CAPTIONS

Figure 1: The modified tactile version of the *Standardized Road-Map test of Direction Sense* [5]. All the dots were embossed so that the path could be followed with the fingers. Three examples of the kinds of turns that are encountered while performing the task are shown: (1) turn requiring no rotation; (2) turn requiring a mental rotation of 90°; (3) turn requiring a mental rotation of more than 90°.

Figure 2: Mean percentage of correct performance and standard error as a function of the group for each turn type.

Figure 1

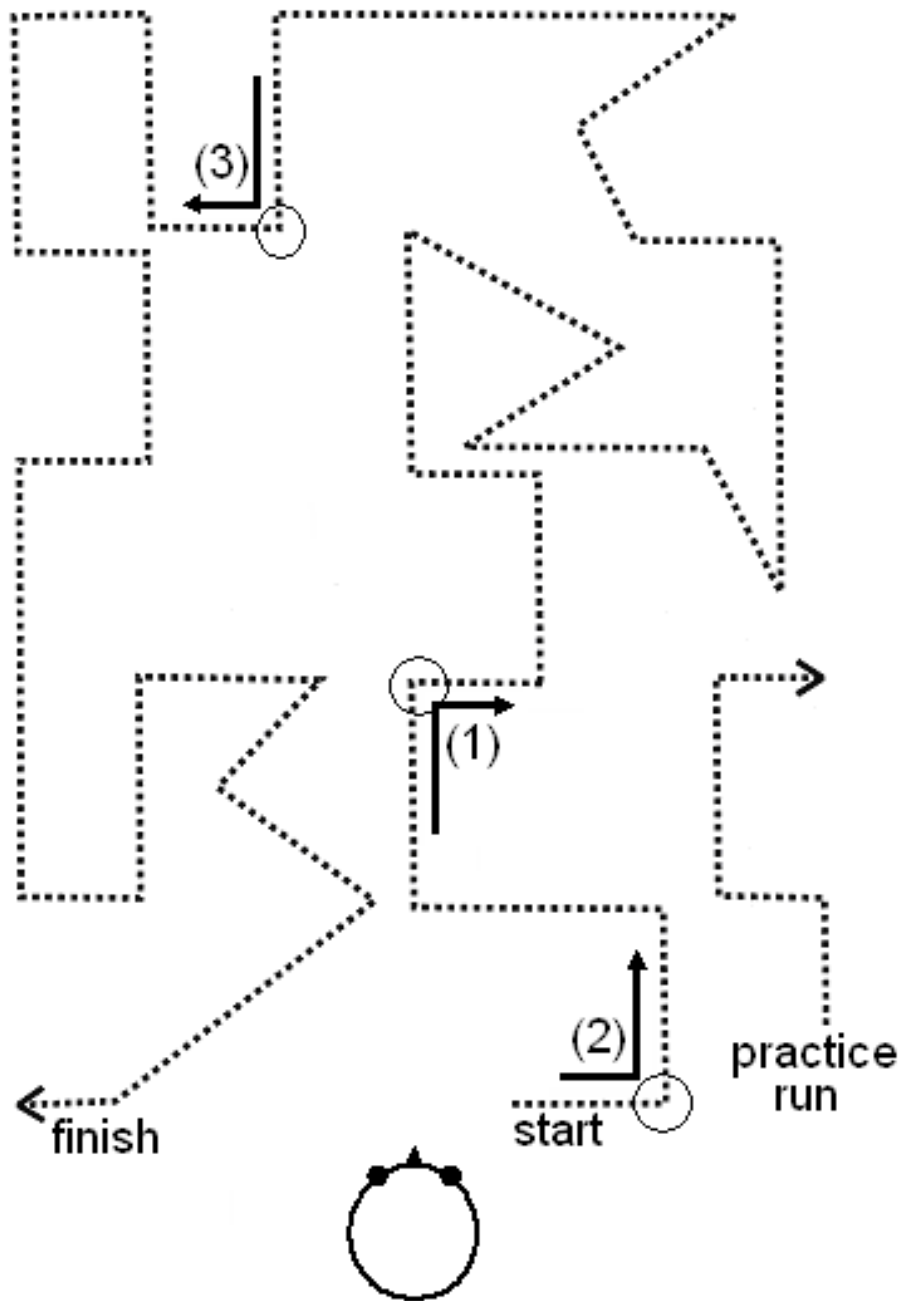
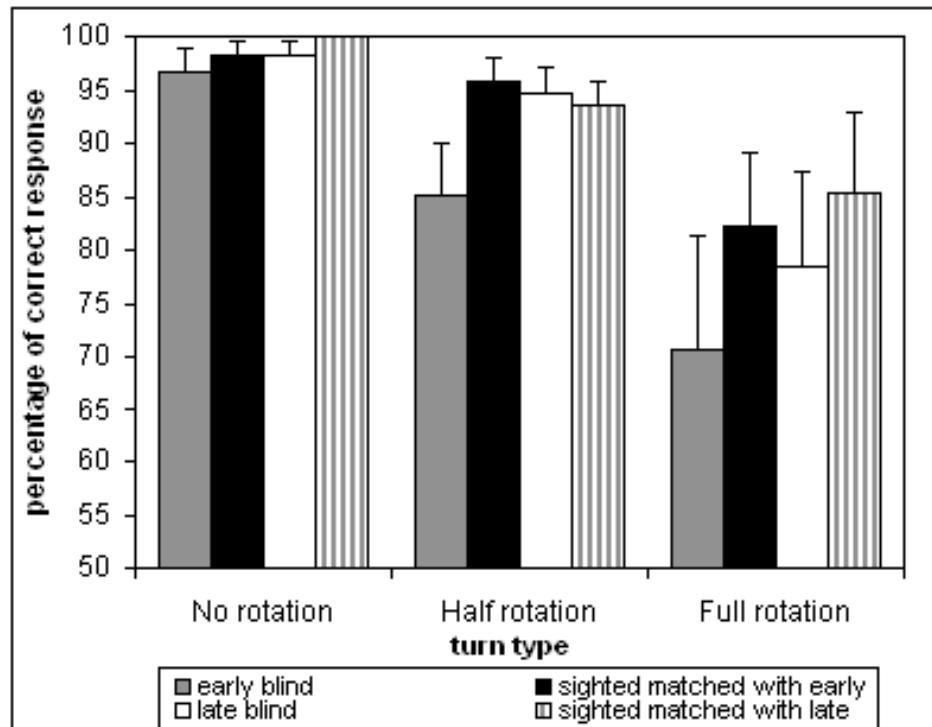


Figure 2



**ARTICLE 2 : WAYFINDING IN THE BLIND: LARGER HIPPOCAMPAL VOLUME
AND SUPRANORMAL SPATIAL NAVIGATION**

Wayfinding in the Blind: Larger Hippocampal Volume and Supranormal Spatial Navigation

Running title: Wayfinding and hippocampal size in the blind

Madeleine **Fortin**¹, Patrice **Voss**¹, Catherine **Lord**², Maryse **Lassonde**^{1,3}, Jens **Pruessner**², Dave **Saint-Amour**^{1,3,4}, Constant **Rainville**^{5,6} and Franco **Lepore**^{1,3,5}.

1- Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada.

2- Douglas Hospital Research Center, McGill University, Montréal, Québec, Canada.

3- Centre de recherche, CHU Sainte-Justine, Montréal, Québec, Canada.

4- Département d'ophtalmologie, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada.

5- Centre de Recherche de l'Institut Universitaire de Gériatrie de Montréal, Montréal, Québec, Canada.

6- Center for Interdisciplinary Research in Rehabilitation, Montréal, Québec, Canada.

Article publié dans *Brain* (2008), 131, 2995-3005.

Abstract

In the absence of visual input, the question arises as to how complex spatial abilities develop and how the brain adapts to the absence of this modality. We therefore explored navigational skills in both early and late blind individuals and also explored structural differences in the hippocampus, a structure well known to be involved in spatial processing. Remarkably, we not only show that blind individuals possess superior navigational skills than matched sighted blindfolded controls on a route learning task, but also show for the first time a significant volume increase of the hippocampus in blind individuals, irrespective of whether their blindness was congenital or acquired. Overall, our results shed new light not only on the construction of spatial concepts and the non-necessity of vision for its proper development, but also on the hippocampal plasticity observed in adult blind individuals who have to navigate in this space.

Keywords: Blindness, hippocampus, maze tasks, plasticity, volumetric MRI

INTRODUCTION

Wayfinding requires the proper encoding, processing and retrieval of spatial information. Successful spatial navigation also requires the activation of a network of brain regions that are essential for the processing of space (Ghaem et al., 1997; Maguire et al., 1998). The hippocampus, in particular, plays an important role for navigation in large-scale environments (Burgess et al., 2002). The contribution of this structure to the processing of spatial information has been demonstrated in several human (Vargha-Khadem et al.,

1997; Barrash et al., 2000) and animal studies (Morris et al. 1982; Moser et al., 1993; Colombo et al., 1998). It has also been shown that hippocampal volume varies as a function of experience: the more spatial memory is important or essential for the survival of a species, the larger is the structure (Barnea and Nottebohm 1994; Clayton and Krebs, 1994; Lee et al., 1998).

Interestingly, a study carried out by Maguire et al. (2000) revealed structural differences in the hippocampi of London taxi drivers compared with control participants. Taxi drivers were selected because they undergo 2 years of training before obtaining their taxi license, thus making them experts in spatial navigation. Taxi drivers showed a bilateral increase in grey matter density in the posterior sections of each hippocampus as well as a bilateral decrease in grey matter density in its anterior sections compared to control participants. Moreover, a positive correlation was found between the number of years spent driving taxis and the grey matter density of the right posterior hippocampus.

Like taxi drivers, blind individuals require extensive storage of information regarding their environment because they cannot rely on vision to understand the spatial organization of their environment and visually update online the spatial coordinates of objects outside their reach. They are disadvantaged compared to sighted individuals because vision provides important and unique information about the location and motion of the traveller as well as cues regarding the spatial layout of the far space environment (Strelow, 1985). Consequently, they rely more on idiothetic cues, such as vestibular and

proprioceptive information and the monitoring of the movement made by oneself (Millar, 1994; Thinus-Blanc and Gaunet, 1997). Since it has been shown that the hippocampus is essential for the processing and use of idiothetic information in animals (Whishaw et al., 2001) one might expect to see differences in hippocampal volume in visually deprived individuals.

The aim of the current study was two-fold. First, we submitted our subjects to a series of spatial navigation tasks to ascertain whether or not the blind develop these skills, and possibly, as shown in other tasks using this subject population, whether they actually show enhanced skills with respect to wayfinding and orientation in space. Second, we looked at possible structural correlates of performance by measuring hippocampal sizes (both whole and identified sub-regions) in these individuals. It was predicted that blind individuals would not only better perform in our spatial tasks, but would also show differences in hippocampal size compared with the sighted. Moreover, we investigated both early blind subjects and individuals who lost their vision later in life, in whom plastic changes are known to be more limited.

MATERIALS AND METHODS

Participants

Thirty-eight participants with no history of neurological, cognitive or sensory-motor deficits, other than blindness in the case of the blind participants, participated in the experiment and were divided into three groups. The first group ($n = 12$) consisted of early-blind individuals (loss of vision before 5 years of age), aged between 19 and 55 years (mean age 33.8 years), nine of

whom were men (three women). The second group ($n = 7$) consisted of late-blind participants (loss of vision after 14 years of age) aged between 22 and 57 years (mean age 39.9 years), including four men and three women. In all cases, blindness was attributable to peripheral damage and led to either total blindness or at most light perception. There was one control group composed of blindfolded sighted participants paired for age, gender, education and laterality score, as assessed by the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971), with each of the two groups of blind participants. The sighted control group ($n = 19$) were aged between 19 and 56 years (mean age 36.0 years), 13 of whom were men (six women). The research protocol was approved by the ethics committees of the Center for Interdisciplinary Research in Rehabilitation, which coordinates in the Province of Quebec research with blind participants and is sponsored by the Institut Nazareth & Louis Braille, by the Research Center of the Institut Universitaire de Gériatrie de Montréal, where the testing was carried out, by the Centre Hospitalier de l'Université de Montréal (CHUM), where the MRI scans were collected, and by the Université de Montréal, where the project originated. All participants provided written informed consent prior to testing.

Behavioral tasks

Participants performed the tasks before undergoing the MRI scans. It is important to keep in mind that the sighted individuals were blindfolded before entering the testing room and throughout the entire experiment in order to exclude any visual information of the spatial context. As shown in rats, animals rely heavily on idiothetic information to travel in space when vision is

not available (Wishaw et al., 1997). Sighted participants were blindfolded 15 min prior to the beginning of the behavioural tasks. Afterwards, while remaining blindfolded, all participants were then familiarized with the maze setting by exploring, with the aid of the experimenter, a small portion of the maze. As a result, all subjects were blindfolded for about half an hour prior to testing.

In order to eliminate a possible discrepancy between the groups in attention abilities, the digit span subtest from the Weschler Adult Intelligence Scale III (Weschler, 1997) was used to assess working memory and attention

Maze tasks

Two different tasks were administrated in a human-sized experimental labyrinth setting formed by a series of panels (1 m x 2 m) occupying a space of 9 m x 15 m. The protocol used for the spatial tasks in the labyrinth was developed in earlier studies (Passini et al., 1990; Chouinard et al., 2003).

Learning a route task: The first navigational task consisted of learning a series of routes in a human-size maze which rely on linear acquisition of information. Subjects memorized a route once, and then had to follow the same path a number of times while trying to make as few errors as possible. The participants were first guided once by the experimenter in the labyrinth along a predetermined path and were invited to explore the space along the way in order to learn and memorize the specific path taken. The experimenter walked in front of the participant and guided him/her by repeatedly saying 'this way'

while the participants were touching the walls surrounding them. When the guided tour of the route was completed, the participants were brought back to the starting point where they were invited to follow the same path by themselves while the experimenter, walking behind, pointed out and corrected their errors. This was done by touching the participants and placing them in the correct orientation without giving any information on the spatial context (for example, 'turn left here'). This procedure was repeated five times. There were four different paths increasing in complexity. The complexity of the path was related to the number of decision points (6, 8, 10 or 12, see Figure 1). The different degrees of complexity were obtained by moving walls in order to change the setting of the maze. The errors committed by the participants were noted on a sheet by the experimenter. An error was noted each time a participant entered an incorrect alley by crossing with their two feet an imaginary line going from the decision point into the alley. Only one error could be made at each decision point for each trial because participants were then redirected in the correct alley.

Pointing task: The participants were brought to three different points in the labyrinth. At each new point, they had to point as precisely as possible towards the starting point or towards the last pointing position (see Figure 3). They had to do so by placing their foot on a specific mark on the floor and extending their arm along the axis of the body in the estimated direction. The angle was measured by holding a stick against the end of the arm of the participant and reporting the position of the arm on a protractor positioned on

the floor. The degree of difference was then computed by subtracting the position of the arm from the actual correct direction.

Spatial layout task

The participants were conducted to a small room (4 m x 5 m) adjacent to the labyrinth. In order to discover the principles of the spatial organization of a small spatial layout placed within the room using the same panels as for the labyrinth, they were asked to freely explore this spatial layout by walking through it. There were two different configurations with different degrees of complexity, each of which was presented in a counterbalanced manner across all subjects in each group (see Figure 4). The walls were placed according to an axial symmetrical layout and a central symmetrical layout. All the subjects explored each layout once at their leisure. Right after the exploration of the first layout presented to them, the participants explored five small-scale models with their hands and then chose the correct model representing the explored layout (one represented the correct configuration and the four others contained one or two errors). This procedure was repeated for the second layout. A correct identification was noted when a participant chose the correct small-scale model from all the models presented. The difference between each erroneous small-scale model and the correct one was limited to only one cue (one error) for the complex configuration and to two cues (two errors) for the simple one.

Anatomical data

Image Acquisition and preprocessing

For each participant, high-resolution volumetric MRI was performed on a Siemens 1.5 Tesla Magnetom Vision MRI scanner (Siemens, Erlangen, Germany) at the Notre-Dame Hospital (CHUM). Each participant was investigated with a high-resolution (1 x 1 x 1 mm, T1-weighted 3D) sagittally oriented MRI echo sequence with TR: 1100; TE: 4.38; flip angle of 15; 256 x 256 matrix and FOV: 250.

Following acquisition, the native MR images were transferred to a Linux workstation. A combination of different algorithms was used to prepare the raw MRI volumes for manual segmentation. The images were first corrected for intensity non-uniformity (Sled et al., 1998) and then registered into standard stereotaxic space based on the MNI 152 template (Collins et al., 1994) to account for individual differences in head size. These pre-processing steps reduce inter-scan variability due to scan artifacts and correct for global brain size differences.

The segmentation and volumetric analyses were performed using DISPLAY, a software developed at the McConnell Brain Imaging Centre of the Montreal Neurological Institute. This program allows simultaneous viewing and navigating in brain volumes in coronal, sagittal and horizontal orientations in 1 mm slice intervals (see Figure 5).

Image Analysis

The anatomical boundaries used for segmentation have been described in detail elsewhere (Pruessner et al., 2000). In short, the procedures described below for delineation of the hippocampus were employed.

The most posterior part of the hippocampus was defined as the first appearance of ovoid mass of grey matter inferomedial to the trigone of the lateral ventricle (TLV). The lateral border at this point was the TLV, whereas medially, the border was identified by the presence of white matter. Further anteriorly, an arbitrary border was defined for the superior and medial border of the hippocampus, in order to differentiate hippocampus grey matter from the grey matter of the Andreas Retzius gyrus, the fasciolar gyrus and the crus of the fornix.

For the hippocampus body, the most visible inferolateral layer of grey matter was excluded, assuming that it actually represents entorhinal cortex. Next, the white matter band at the superomedial level of the hippocampus body, the fimbria, was included. If grey matter was found superior to the fimbria, the first row of grey matter was also included. The dentate gyrus, located between the four California regions in the hippocampal formation, together with the California regions themselves and part of the subiculum, were included. The subiculum was divided by drawing a straight line with an angle of approximately 45° from the most inferior part of the hippocampus medially to the cistern if no white matter delineation was visible between

these two structures. The lateral border at this point was identified by the inferior horn of the lateral ventricle.

The hippocampus head was defined by the emergence of the uncal recess in the superomedial region of the hippocampus. The most important structures for identification of lateral, anterior and superior borders of the head were the uncal recess of the inferior horn of the lateral ventricle and the alveus. Besides the coronal view, the sagittal and horizontal views were employed for identification of the anterior border of the hippocampus.

This protocol with proven reliability and validity has been implemented in numerous studies (Pruessner et al., 2000, 2001; Buss et al., 2007) and benefits from superior visualization of the target structures in 3D (coronal, sagittal and horizontal). The intra-rater intra-class reliability coefficients ranged between 0.81 and 0.84 for one rater (P.V.) measuring the hippocampi in four participants two subsequent times, with at least 1 month elapsing between consecutive measurements. The intra-rater intra-class reliability coefficients ranged between 0.86 and 1.00 for one rater (M.F.) dividing the hippocampi in three parts for the same four participants. The inter-rater intra-class reliability coefficients range between 0.73 and 0.82 for two raters (P.V. and C.L.) measuring hippocampal volumes independently in eight randomly selected MRI scans. The inter-rater intra-class reliability coefficients range between 0.99 and 1.00 for two raters (M.F. and C.L.) dividing the hippocampus in three parts for the same eight participants. All the raters were blind with respect to the group and performance of the subjects.

RESULTS

Behavioral data

There was no difference between the blind and the sighted on the digit span subtest from the Weschler Adult Intelligence Scale III (Weschler, 1997). A one-way ANOVA (analysis of variance) between the early and late blind participants revealed no significant group effect ($P > 0.05$). Similar results were found, using the same test, for the blind participants pooled together and their paired sighted controls ($P > 0.05$). Hence, the differences obtained on the other task cannot be attributable to a discrepancy in working memory or attentional abilities.

In the 'learning a route' task, the participants were required to follow a specific path in the human size maze, to which they had been previously exposed, while keeping errors to a minimum. There were four different routes to learn, each presented for five trials. Each new route increased in its level of difficulty by augmenting the number of decision points by 2 (6 decision points for the first route; 12 for the fourth). The number of errors for each trial was computed and the five trials were pooled in order to obtain the total number of errors for each route. An analysis of the performance on this task was first examined with respect to whether the blindness occurred early or later in life. For these participants, a two (early blind versus late blind) by four (complexity of the routes) repeated measures ANOVA revealed no significant effects between the two groups of blind participants [$F_{(1,17)} = 0.183$; $P > 0.05$]. There was a route effect [$F_{(3,51)} = 25.536$; $P \leq 0.001$], the number of errors generally increasing with the number of decision points. There were no

significant interactions between the groups (early and late blind) and the complexity of the routes [$F_{(3,51)} = 1.850$; $P > 0.05$].

Hence, the blind participants were pooled together for comparison with the sighted controls. A two (blind versus sighted) by four (complexity of the routes) repeated measures ANOVA was carried out. As was the case for the analysis involving only the blind participants, there was a route effect [$F_{(3,108)} = 64.85$; $P \leq 0.001$], the number of errors generally increasing with the number of decision points. The analysis revealed a significant effect between the blind and the sighted [$F_{(1,36)} = 4.352$; $P \leq 0.05$], with the blind making in total less errors (mean = 63.26 errors, SE = 3.94) than the sighted (mean = 75.16 errors, SE = 4.12) (see Figure 1). A trend was found for the interaction between complexity of the routes and visual experience (blind versus sighted) [$F_{(3,108)} = 2.394$; $P = 0.08$]. A contrast analysis was conducted in order to determine which routes differed between the blind and sighted. This analysis showed that the number of errors committed for the more complex route (12 decision points) was larger for the sighted individuals than for the blind [$P \leq 0.01$ (blind: mean = 22.89 errors, SE = 1.34; sighted: mean = 29.16 errors, SE = 1.95)]. There was also a difference for the easiest route (6 decision points), whereby the sighted made more errors than the blind individuals [$P = 0.04$ (blind: mean = 10.16 errors, SE = 0.86; sighted: mean = 13.16 errors, SE = 1.11)]. There were no significant differences between the sighted and the blind for the other two routes (8 and 10 decision points). In addition, Figure 2 clearly illustrates that differences between groups were not attributable to different learning rates. Additional repeated

measures ANOVA were also performed for each route with the trials serving as the repeated factor. The lack of significant interactions between the trial variable and the group variable [with the exception of route 3; $F_{(4,144)} = 2.605$, $P = 0.045$] also supports the notion that both groups did not differ in terms of learning rate.

In the 'pointing' task, the participants were guided to three different locations in the labyrinth. At each new location, they had to point as precisely as possible towards the starting point or towards the last pointing location. An analysis of performance on this task was first examined with respect to whether the blindness occurred early or later in life. For these participants, a two (early blind versus late blind) by three (pointing locations) repeated measures ANOVA revealed no significant effects between the two groups of blind participants [$F_{(1,17)} = 0.86$; $P > 0.05$]. There was a pointing location effect [$F_{(2,34)} = 4.02$; $P \leq 0.05$], the degree of errors generally increasing for each new pointing location. There were no significant interactions between the groups (early and late blind) and the different pointing location ($P > 0.05$). Again, the blind participants were pooled together for comparison with the sighted controls. A two (blind versus sighted) by three (pointing locations) repeated measures ANOVA was carried out. As was the case for the analysis involving only the blind participants, there was a pointing location effect [$F_{(2,72)} = 7.355$; $P \leq 0.001$], the number of errors generally increasing for each new pointing location. The analysis revealed no significant effect [$F_{(1,36)} = 0.702$; $P = 0.408$] between the blind (mean = 57.09 errors, SE = 8.21) and the sighted (mean = 68.18 errors, SE = 10.38) and no significant

interactions between the groups (blind and sighted) and the different pointing location ($P > 0.05$) (see graph of Figure 3).

In the 'spatial layout' task, the participants were told to freely explore the spatial layout of a small maze in order to familiarize themselves with its spatial organization (see Figure 4). Following this exploration, the participants had to choose the correct model out of five small-scale models representing the layout they had just explored. There were two different configurations with different degrees of complexity. The difference between each erroneous small-scale model and the good one was limited to only one cue for the complex configuration and to two cues for the simple one.

For the complex configuration (one cue), a chi-square analysis showed that significantly more blind participants succeeded in performing the task in comparison to the sighted subjects ($\chi^2_{(1)} = 3,89$; $P < 0.05$). However, there was no difference between the number of blind and sighted participants who succeeded in the simple configuration task where more cues were available ($\chi^2_{(1)} = 0.11$, $P > 0.05$) (see graph of Figure 4).

The type of strategy used by the subjects from the two groups was compared. Generally, they used one of two strategies: they either simply moved along the perimeter of the room to which were attached the panels (border evaluation) or they also tried to understand the general layout by touching the different panels and establish some relationship between them (border and layout evaluation). Based on previous experiments with the apparatus the two

types of strategies were already identified and the experimenter simply observed the participants as they were exploring the layout in order to determine which strategy was used. Again, there was no difference between the proportion of blind and sighted participants in their preferred strategy for exploring the set of panels making up the space ($\chi^2_{(1)} = 1.42, P > 0.05$).

Anatomical data

Grey matter volume of the hippocampus was first examined for difference as a function of whether the blindness occurred early or later in life. For these participants, a two (early blind and late blind) by two (hemisphere) by three (structure: head, body and tail of the hippocampus) repeated measures ANOVA revealed no significant effects between the early and the late blind [$F_{(1,17)} = 0.133; P > 0.05$]. There was a structure effect [$F_{(2,34)} = 148.001; P < 0.001$], the head of the hippocampus being larger than the body ($P < 0.001$) which in turn was larger than the tail ($P < 0.001$). There were no significant interactions between group (early versus late blind) and structure [$F_{(2,34)} = 0.058; P > 0.05$] (see Figure 5). The lack of differences between the early- and late-blind group could not be attributable to the age or the sex of the participants since they did not differ for these characteristics [Age: $t_{(17)} = -1.130, P > 0.05$; Sex: χ^2 Fisher's Exact Test (two sided) $P > 0.05$].

Hence, the blind participants were pooled together for comparison with the sighted controls. A two (blind versus sighted) by two (hemisphere) by three (structure: head, body and tail of the hippocampus) repeated measures ANOVA revealed a significant effect between the blind and the sighted

[$F_{(1,36)} = 6.314$; $P < 0.01$], with the blind showing a larger hippocampal volume than the sighted (blind: mean = 4237.00 mm³, SE = 107.53; sighted: mean = 3905.74 mm³, SE = 76.27).

As was the case for the analysis involving only the blind participants, there was a structure effect [$F_{(2,72)} = 356.346$; $P < 0.001$], the head of the hippocampus being larger than the body ($P < 0.001$) which in turn was larger than the tail ($P < 0.001$). A significant interaction between structure and hemisphere was found [$F_{(2,72)} = 8.358$; $P \leq 0.001$], with the body being larger in the left hemisphere ($P = 0.006$) and the head being larger in the right hemisphere ($P = 0.008$) while the tail volume did not differ between hemispheres for both blind and sighted participants ($P > 0.05$) (see Figure 4). A trend was also found for the interaction between structure and visual experience (blind versus sighted) [$F_{(2,72)} = 2.354$; $P < 0.1$]. A contrast analysis was conducted in order to determine which part of the hippocampus differed between the blind and sighted. This analysis showed that the overall head volume (left and right hemisphere combined) was larger in the blind individuals [$P \leq 0.05$ (blind: mean = 2527.08 mm³, SE = 111.27; sighted: mean = 2250.76 mm³, SE = 73.32)], while there was no significant difference between the blind and the sighted for the hippocampus body ($P > 0.05$) and the hippocampus tail ($P > 0.05$).

Correlational analyses

Given the significant differences between groups observed both for the maze task as well as for the hippocampal volume, it is only natural to see if both

data sets correlated with one another. Although the volume of the right head of the hippocampus did not significantly correlate with the overall results of each of the routes ($P > 0.05$), the total volume of the right hippocampus did correlate with the data from the fourth route, the most difficult one ($r = -0.326$; $P = 0.046$). The negative relationship simply implies that the larger the volume of the right hippocampus, the less error a subject committed (see Figure 6). In addition, we found no significant correlation between the age of the onset of blindness with the volume of the right head ($r = 0.073$; $P = 0.766$), the right hippocampus ($r = 0.106$; $P = 0.665$) and the total hippocampal volume ($r = 0.055$; $P = 0.823$), thus supporting our decision to pool both blind groups together for our analyses.

DISCUSSION

The results presented above provide clear evidence of structural differences between blind and sighted individuals. Indeed, there was a significant difference in the overall volume of the hippocampus between the blind and the sighted. The involvement of this structure in spatial tasks has been demonstrated in many studies. For instance, structural differences in taxi drivers in comparison to controls concerned the hippocampus (Maguire et al., 2000). More generally, imaging studies have demonstrated the activation of this structure in association with navigational tasks (Maguire et al., 1997; Mellet et al., 2000; Hartley et al., 2003; Iaria et al., 2003). Furthermore, the importance of the temporal lobe as a whole for path integration has been clearly established by studies in humans with temporal lobectomy (Worsley et al., 2001).

In the current study, the difference in hippocampal volume between groups mainly lies within the anterior portion, namely the hippocampus head. Although it is not known for its implication in spatial processing, Maguire and colleagues (2006) have shown a possible link between the head of the hippocampus and visuo-spatial memory. The head of the hippocampus has also been typically associated with verbal memory (Hackert et al., 2002). Keeping this in mind, it is possible that during the 'learning a route' task, subjects were simply verbally storing path information as a string of right and left turns as opposed to learning an allocentric representation of the space. Thus, a volume increase of this part of the structure could also be related to an enhanced use of memory by blind individuals, as observed in previous studies (Röder et al., 2001; Amedi et al., 2003, 2004; Raz et al., 2005). Although the aforementioned studies related performance in verbal memory tasks to primary visual cortex activation, it remains nonetheless possible that an additional contribution came from the hippocampus head.

A very recent study also examined hippocampal volume differences between blind and sighted individuals (Chebat et al., 2007). They found that the volume of the right posterior hippocampus was significantly reduced compared to sighted controls. Although their findings appear at odds with the ones presented here, they are not entirely incompatible. In fact, another recent study found both sets of differences between blind and sighted hippocampal volumes: a larger anterior and a smaller posterior region in the right hippocampus (Lepore et al., 2008). The latter study used a new surface mapping algorithm (see Shi et al., 2007), suggesting that the differences

between the studies could have a methodological basis. Moreover, Chebat et al.(2007) used predefined cut-offs to segment the hippocampus (with the most anterior quarter of the slices being counted as the head, the posterior quarter of the slices as the tail, leaving the intermediate slices as the body), which could explain the discrepancies between the results of both studies. Nevertheless, both the findings of Chebat et al. (2007) and the current findings presented here are supported by the data provided by Lepore et al. (2008), suggesting that both differences could exist in blind individuals, and may reflect adaptive responses to sensory deprivation and/or be driven by increased functional demands on memory systems.

Because of the global enhancement in hippocampal volume in blind participants, a structure involved in spatial navigation, we wanted to investigate whether this would lead to behavioral enhancements in these individuals with respect to spatial tasks. A recent study also examined the effects of visual deprivation on spatial cognition and showed that blind individuals can perform better than sighted ones across a series of spatial tasks (Tinti et al., 2006). While some of their tasks were quite similar to ours, they did not evaluate navigational skills during route learning per se, which was the primary objective in the current study. Our results show that blind individuals are indeed better at learning complex paths within a maze compared to blindfolded sighted subjects. These results extend previous findings regarding spatial navigation and the blind (Passini et al., 1990) where no difference between blind and blindfolded sighted subjects was found when learning a new route in the labyrinth. However, the routes used were

relatively easy with only 3 and 5 decision points (compared with 6, 8, 10 and 12 for the current study).

Consistent with their results, our easier routes produced very little difference between groups, with the exception of the first route. One explanation for this might be that since the 6-decision point route was the first task performed by all subjects, it is possible that the sighted subjects, who suddenly had to navigate in unfamiliar territory without eyesight for the first time, committed more errors than they would have had if they had more experience with the maze setting or if they had been blindfolded for a longer period of time. After completing the first route and consequently familiarizing themselves better with the maze, their performance increased and reached a level similar to that of the blind for the following two routes (routes 2 and 3). Therefore, it would seem that tasks with few decision points may be too easy for both the blind and the sighted and that the lack of difference between groups is simply result of a ceiling effect. The superior abilities of the blind became more apparent as task difficulty increased (especially notable for 12 decision points), which is probably more representative of real life situations. Moreover, it is this route that significantly correlated with right hippocampal volume, indicating that the larger the right hippocampus, the fewer errors the subjects committed. This is an impressive finding given that this is the first study to show a link between a cerebral structure and spatial abilities in blind individuals. Finally, it is noteworthy to mention that while both groups showed learning effects (albeit slight) across the five trials for each route, they did not differ in terms of their learning rates.

A significant difference was also found when comparing the number of blind individuals and paired control participants who successfully identified the correct small scale model corresponding to the spatial layout they had previously explored when only one cue was available. This suggests that blind individuals are better than the sighted at understanding and encoding spatial information when only idiothetic cues are available. It has been argued that blind individuals tend to be better when they use an idiothetic frame of reference when encoding spatial information in large scale environments (Noordzij et al., 2006) and especially if they have lost sight at an early age (Millar, 1994; Thinus-Blanc and Gaunet, 1997). The present results do not seem to support the latter part of this statement because no difference was found between the early and late blind group on the different spatial tasks. It is worth noting that blind subjects have more experience in dealing with tactile stimuli, and therefore might be better at extracting information about shapes from touch as opposed to simply a superior spatial memory. Perhaps the actual answers lie in the form of some combination of the two mechanisms.

As far as the pointing task is concerned, there was no significant difference between the performance of blind and sighted individuals. While this could be explained by the fact that pointing in a specific direction is not a behaviour used often by blind persons since such behaviour relies more on allocentric-based knowledge of the environment, our blind subjects did on average perform better although the difference did not reach statistical significance (mostly attributable to large variances). In addition, Tinti et al. (2006) also

had their blind subjects perform a similar pointing task and showed that they were significantly better than the sighted subjects. This difference could be explained by the fact that in our study, subjects made significantly more turns in the maze before being asked to point compared with the pointing task in Tinti et al. (2006). It could therefore be argued that our pointing task might have been too difficult to enable the observation of any substantial differences between our groups. Taking these facts into account, it would nonetheless seem that blind individuals are better able to situate themselves in their environment with respect to a specific reference point.

The absence of structural differences in the posterior portion of the hippocampus (hippocampal tail) and the finding that blind individuals perform better than sighted individuals on different spatial tasks are not incompatible. In fact, in the general population, variations in navigational skills alone are not associated with structural differences (Maguire et al., 2003). Maguire and collaborators submitted participants to different spatial tasks, including navigation in a virtual reality town, recognition of an environmental scene from the visited town, construction of a map of the town and a standardized topographical memory test. None of those tasks were related to the grey matter volume of the hippocampus. Furthermore, the posterior part of the hippocampus has been related to the use of allocentric information (Mellet et al., 2000). It has also been argued that taxi drivers and controls differ on the kind of spatial representation they use. Taxi drivers tend to use a more integrated representation of space (allocentric) than normal controls (Maguire et al., 2000). Therefore, it is possible that the enhancement of grey matter

volume in the posterior part of the hippocampus of taxi drivers is linked to their increased use of an allocentric frame of reference. In marked contrast, however, it has been hypothesized that blind individuals rely mostly on an egocentric frame of reference to process spatial information (Thinus-Blanc and Gaunet, 1997), which could explain why no volume difference was found in the posterior portion of the hippocampus.

Worthy of mention is the fact that we did not measure volumes elsewhere in the brain nor did we have a control structure. This leaves open the possibility that other structural changes may exist in the adult brain of blind individuals. Moreover, the hippocampal changes seen here could result from changes elsewhere having a knock-on effect in our analyses due to the need for scaling for global brain size.

In summary, the present results revealed larger volumes of the anterior (head) portions of the hippocampus in blind individuals compared with sighted controls. These hippocampal volume differences were paralleled by multiple behavioural enhancements in the former. These individuals did in fact show superior navigational skills when learning new paths in a maze setting and also demonstrated superior recognition of small-scale tactile layouts representing spatial environments they had previously explored. Further research is required to better understand the role of the anterior hippocampus in spatial navigation in the blind. The reported difference might not be the result of altered spatial navigational abilities, but rather the result of increased use of memory functions, albeit for spatial tasks, in the blind.

Acknowledgements

This study was supported by grants from the Canadian Institutes of Health Research awarded to Franco Lepore and Maryse Lassonde. Madeleine Fortin was funded by the Fonds de la Recherche en Santé du Québec, the Fond de Recherche en Ophtalmologie de l'Université de Montréal (FROUM) and the Réseau de recherche en santé de la vision.

References

Amedi A, Raz N, Pianka P, Malach R, Zohary E. Early 'visual' cortex activation correlates with superior verbal memory performance in the blind. *Nat Neurosci* 2003; 6: 758-766.

Amedi A, Floel A, Knecht S, Zohary E, Cohen LG. Transcranial magnetic stimulation of the occipital pole interferes with verbal processing in blind subjects. *Nat Neurosci* 2004; 7: 1266-1270.

Barnea A, Nottebohm F. Seasonal recruitment of hippocampal neurons in adult free-ranging black-capped chickadees. *Proc Natl Acad Sci* 1994; 91: 11217-11221.

Barrash J, Damasio H, Adolphs R, Tranel D. The neuroanatomical correlates of route learning impairment. *Neuropsychologia* 2000; 8: 820-836.

Burgess N, Maguire EA, O'Keefe J. The human hippocampus and spatial and episodic memory. *Neuron* 2002; 35: 625-641.

Buss C, Lord C, Wadiwalla M, Hellhammer DH, Lupien SJ, Meaney MJ, Pruessner JC. Maternal care modulates the relationship between prenatal risk and hippocampal volume in women but not in men. *J Neurosci* 2007; 27: 2592-2595.

Chebat DR, Chen JK, Schneider F, Ptito A, Kupers R, Ptito M. Alterations in right posterior hippocampus in early blind individuals. *NeuroReport* 2007; 18: 329-333.

Chouinard SB, Brière ME, Rainville C, Godbout R. Correlation between evening and morning waking EEG and spatial orientation. *Brain Cogn* 2003; 53: 162-165.

Clayton NS, Krebs JR. Hippocampal growth and attrition in birds affected by experience. *Proc Natl Acad Sci* 1994; 91: 7410-7414.

Collins DL, Neelin P, Peters TM, Evans AC. Automatic 3D intersubject registration of MR volumetric data in standardized Talairach space. *J Comput Assist Tomogr* 1994; 18: 192-205.

Colombo M, Fernandez T, Nakamura KA, Gross CG. Functional differentiation along the anterior-posterior axis of the hippocampus in monkeys. *J Neurophysiol* 1998; 80: 1002-1005.

Ghaem O, Mellet E, Crivello F, Tzourio N, Mazoyer B, Berthoz A, Denis M. Mental navigation along memorized routes activates the hippocampus, precuneus and insula. *Neuroreport* 1997; 8: 739-744.

Hartley T, Maguire EA, Spiers HJ, Burgess N. The well-worn route and the path less traveled , Distinct neural bases of Route Following and Wayfinding in Humans. *Neuron* 2003; 37: 878-888.

Hackert VH, den Heijer T, Oudkerk M, Koudstaal PJ, Hofman A, Breteler MM. Hippocampal head size associated with verbal memory performance in non-demented elderly. *Neuroimage* 2002; 17, 1365-1372.

Iaria G, Petrides M, Dagher A, Pike B, Bohbot V. Cognitive Strategies Dependent on the Hippocampus and caudate nucleus in human navigation, variability and change with practice. *J Neurosci* 2003; 23: 5945-5952.

Lee DW, Miyasato LE, Clayton NS. Neurobiological bases of spatial learning in the natural environment, neurogenesis and growth in the avian and mammalian hippocampus. *Neuroreport* 1998; 9: R15-27.

Lepore N, Shi Y, Lepore F, Fortin M, Voss P, Chou YY, Lord Catherine, Lassonde M, Dinov, Toga AW, Thompson PM. Patterns of Hippocampal Shape and Volume Differences in Blind Subjects. *Neuroimage* (submitted).

Maguire EA, Frackowiak RSJ, Frith CD. Recalling routes around London, Activation of the right hippocampus in taxi drivers. *J Neurosci* 1997; 17: 7103-7110.

Maguire EA, Burgess N, Donnett JG, Frackowiak RS, Frith CD, O'Keefe J. Knowing where and getting there, a human navigation network. *Science* 1998; 280: 921-924.

Maguire EA, Gadian DG, Johnsrude IS, Good CD, Ashburner J, Frackowiak RS, Frith CD. Navigation-related structural change in the hippocampi of taxi drivers. *Proc Natl Acad Sci* 2000; 97: 4398-4403.

Maguire EA, Spiers HJ, Good CD, Hartley T, Frackowiak RS, Burgess N. Navigation expertise and the human hippocampus, A structural brain imaging analysis. *Hippocampus* 2003; 13: 250-259.

Maguire EA, Woollett K, Spiers HJ. London Taxi Drivers and Bus Drivers: A Structural MRI and Neuropsychological Analysis. *Hippocampus* 2006; 16: 1091-1101.

Mellet E, Briscogne S, Tzourio-Mazoyer N, Ghaem O, Petit L, Zago L, Etard O, Berthoz A, Mazoyer B, Denis M. Neural correlates of topographic mental exploration, The impact of route versus survey perspective learning. *Neuroimage* 2000; 12: 588-600.

Millar S. Understanding and representing space. Theory and evidence from studies with blind and sighted children. Oxford: Clarendon Press; 1994.

Morris RG, Garrud P, Rawlins JN, O'Keefe J. Place navigation impaired in rats with hippocampal lesions. *Nature* 1982; 297: 681-683.

Moser E, Moser MB, Andersen P. Spatial learning impairment parallels the magnitude of dorsal hippocampal lesions, but is hardly present following ventral lesions. *J Neurosci* 1993; 13: 3916-3925.

Noordzij ML, Zuidhoek S, Postma A. The influence of visual experience on the ability to form spatial models based on route and survey description. *Cognition* 2006; 100: 321-342.

Oldfield OD. The assessment and analysis of handedness, the Edinburgh Inventory. *Neuropsychologia* 1971; 9: 97-113.

Passini R, Proulx G, Rainville C. The spatio-cognitive abilities of the visually impaired population. *Environment and Behavior* 1990; 22: 91-118.

Passini R, Rainville C, Marchand N, Joannette Y, Lepage Y. La détérioration des opérations spatio-cognitives dans la maladie d'Alzheimer. *Revue de Neuropsychologie* 1997; 3: 247-279.

Pruessner JC, Li LM, Serles W, Pruessner M, Collins DL, Kabani N, Lupien S, Evans AC. Volumetry of hippocampus and amygdala with high-resolution MRI and three-dimensional analysis software, minimizing the discrepancies between laboratories. *Cereb Cortex* 2000; 10: 433-442.

Pruessner JC, Collins DL, Pruessner M, Evans AC. Age and gender predict volume decline in the anterior and posterior hippocampus in early adulthood, *J Neurosci* 2001; 21: 194-200.

Raz N, Amedi A, Zohary E. V1 Activation in congenitally blind humans is associated with episodic retrieval. *Cereb Cortex* 2005; 15: 1459-1468.

Röder B, Rösler F, Neville HJ. Auditory memory in congenitally blind adults, a behavioral-electrophysiological investigation. *Cogn Brain Res* 2001; 11: 289-303.

Shi Y, Thompson PM, de Zubicaray GI, Rose SE, Tu Z, Dinov I, Toga AW. Direct mapping of hippocampal surfaces with intrinsic shape context. *Neuroimage* 2007; 37:792–807

Sled JG, Zijdenbos AP, Evans AC. A nonparametric method for automatic correction of intensity nonuniformity in MRI data. *IEEE Trans Med Imaging* 1998; 17: 87-97.

Strelow ER. What is needed for a theory of mobility. Direct perception and cognitive maps – Lessons from the blind. *Psychol Rev* 1985; 92: 226-248.

Thinus-Blanc C, Gaunet F. Representation of space in blind persons, vision as a spatial sense? *Psychol Bull* 1997; 121: 20-42.

Tinti C, Adenzato M, Tamietto M, Cornoldi C. Visual experience is not necessary for efficient spatial cognition: evidence from blindness. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology* 2006; 59: 1306-1328.

Vargha-Khadem F, Gadian DG, Watkins KE, Connelly A, Van Paesschen W, Mishkin M. Differential effects of early hippocampal pathology on episodic and semantic memory. *Science* 1997; 277: 376-380.

Weschler D. *Weschler Adult Intelligence Scale III*. United States of America: The Psychological Corporation; 1997.

Whishaw IQ, McKenna JE, Maaswinkel H. Hippocampal lesions and path integration. *Curr Opin Neurobiol* 1997; 7: 228-234.

Whishaw IQ, Hines DJ, Wallace DG. Dead reckoning (path integration) requires the hippocampal formation, evidence from spontaneous exploration and spatial learning tasks in light (allothetic) and dark (idiothetic) tests. *Behav Brain Res* 2001; 127: 49-69.

Worsley CL, Recce M, Spiers HJ, Marley J, Polkey CE, Morris RG. Path integration following temporal lobectomy in humans. *Neuropsychologia* 2001; 39: 452-464.

Figures and captions

Figure 1: *The learning a route task.* **A)** The 6 decision-points path **B)** The 8 decision-points path **C)** The 10 decision-points path **D)** The 12 decision-points path. The subjects were first guided along the path, as indicated by the arrows, from the starting point **S** to the finish point **F**. They were then asked to follow the same path by themselves five times. The numbers of errors made by the sighted (in black) and blind (in grey) subjects for each route (A, B, C and D) is illustrated in the graph.

Figure 2: *Effect of learning.* Learning curves for both the blind and sighted participants across the five trials for all four paths. It can be seen that both groups show similar learning rates for all paths.

Figure 3: *The pointing task.* **A)** The subjects were guided from the departure point **D** to the first pointing position **1** and were then asked to point towards the departure point **D**. They were then guided to the second pointing position **2** and asked to point towards the first pointing position **1**. Finally, they were guided to the third pointing position **3** and were asked to point towards the second pointing position **2**. The bottom portion of the figure shows the performance of the sighted and the blind.

Figure 4: *The spatial layout task.* The left portion of the figure shows the axial symmetrical layout of the complex configuration **A)** along with the five small-scale models from which the participants had to choose the correct representation (in this case **4a**). In the right portion of the figure is shown the

central symmetrical layout of the simple configuration **B)** along with the different configurations from which the subjects had to choose the correct response (in this case **3b**). In the middle graph, the performance of the sighted and the blind is shown.

Figure 5: *Segmented hippocampus.* In **A)** the sagittal, **B)** coronal and **C)** horizontal plane. The yellow-green scale corresponds to the right hippocampus and the blue-purple scale to the left hippocampus. The head (dark green) can clearly be distinguished from both the body (light green) and tail (yellow-green) in the sagittal slice. The mean total and partial hippocampal volumes for both the early blind (green), the late blind (orange) and the sighted (yellow) are shown in the graph.

Figure 6: *Brain – behavior correlation.* Seen here is the right hippocampus volume plotted against the error scores on the 4th learned route for both blind and sighted subjects. When both groups were pooled together, a significant correlation was observed between the above-mentioned variables. The sighted subjects tended to have smaller right hippocampal volumes associated with poorer performance on the behavioral task as opposes to the blind subjects in which the opposite pattern was observed.

Figure 1

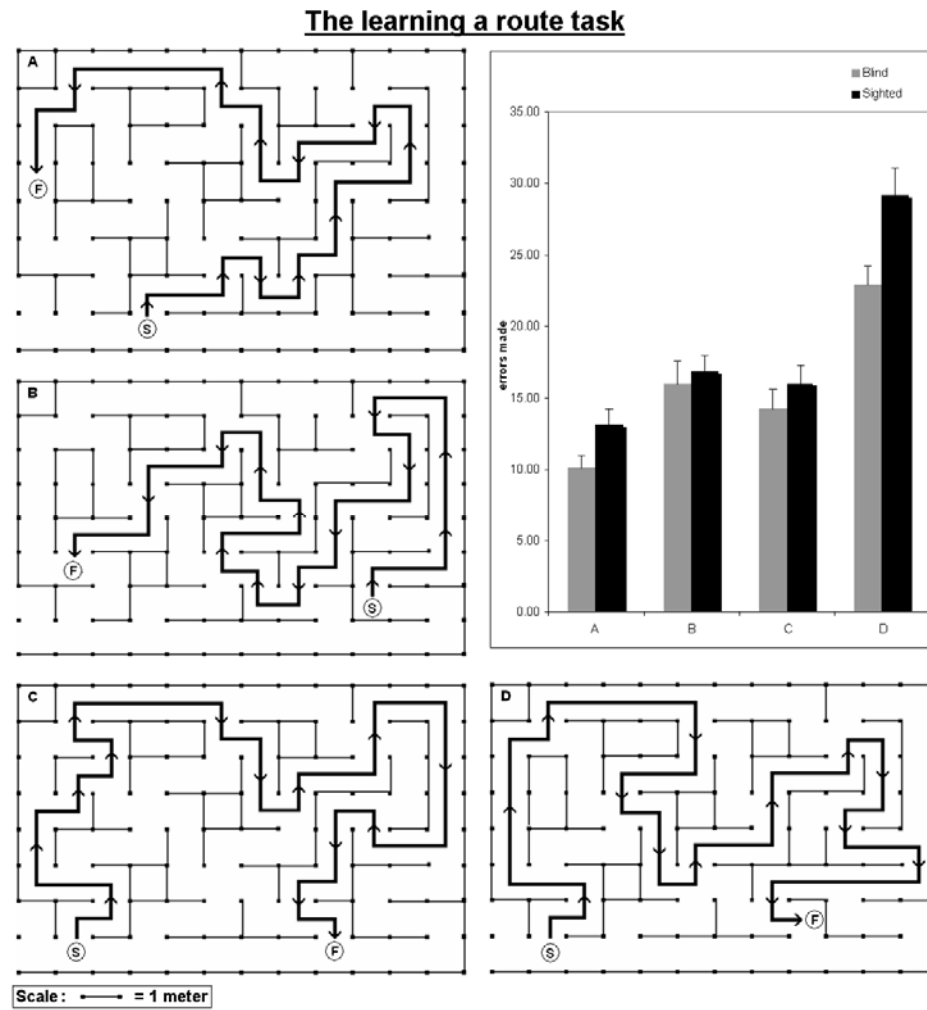


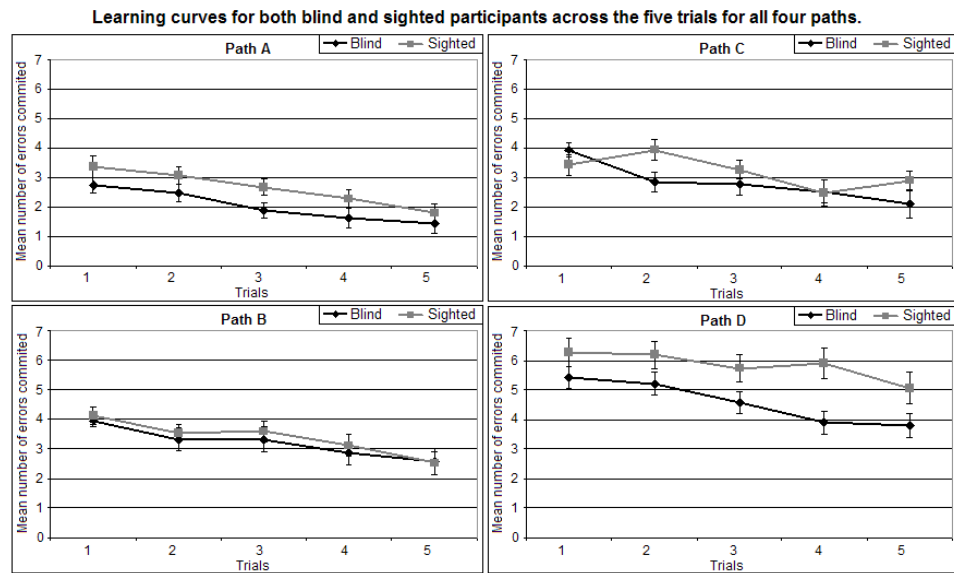
Figure 2

Figure 3

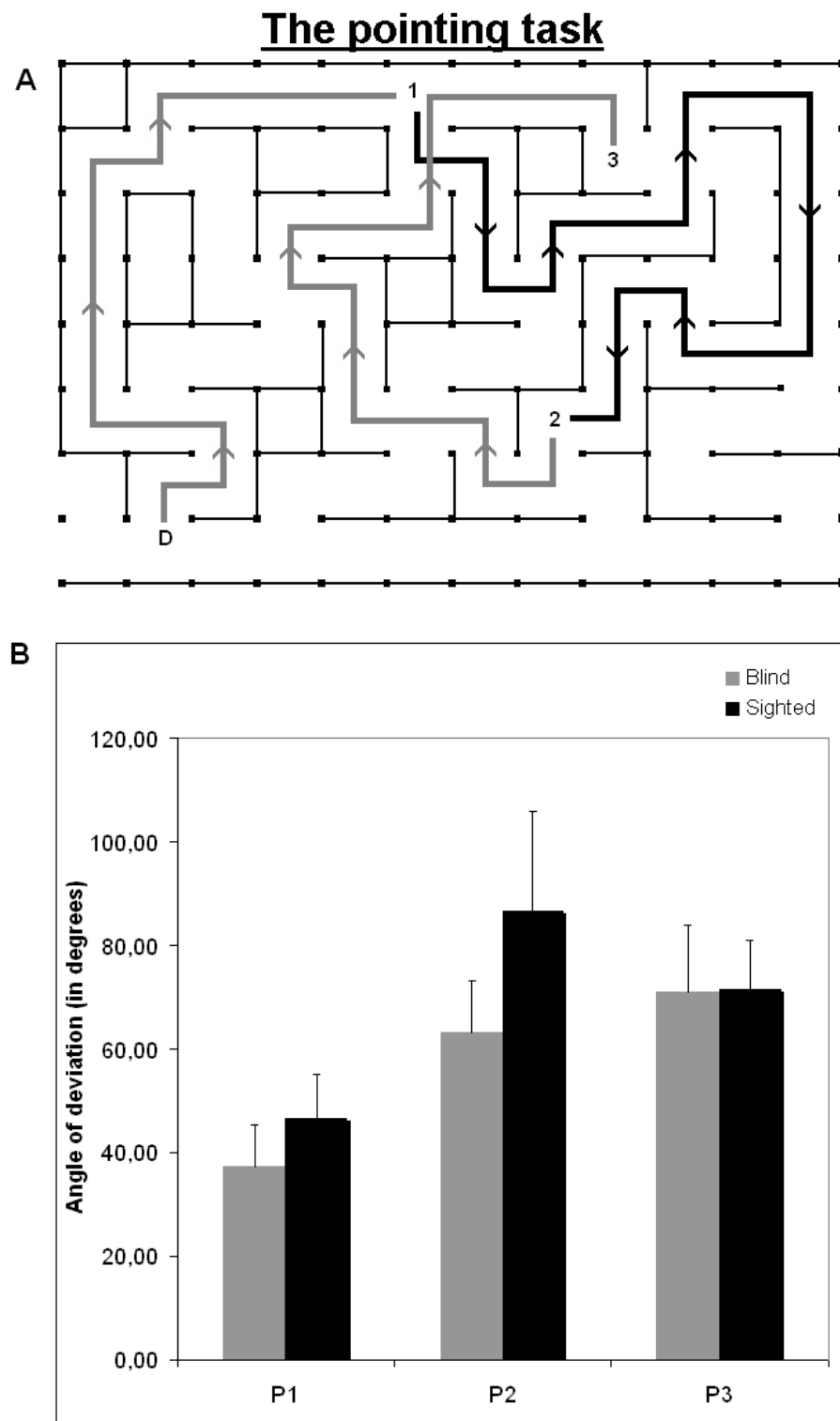


Figure 4

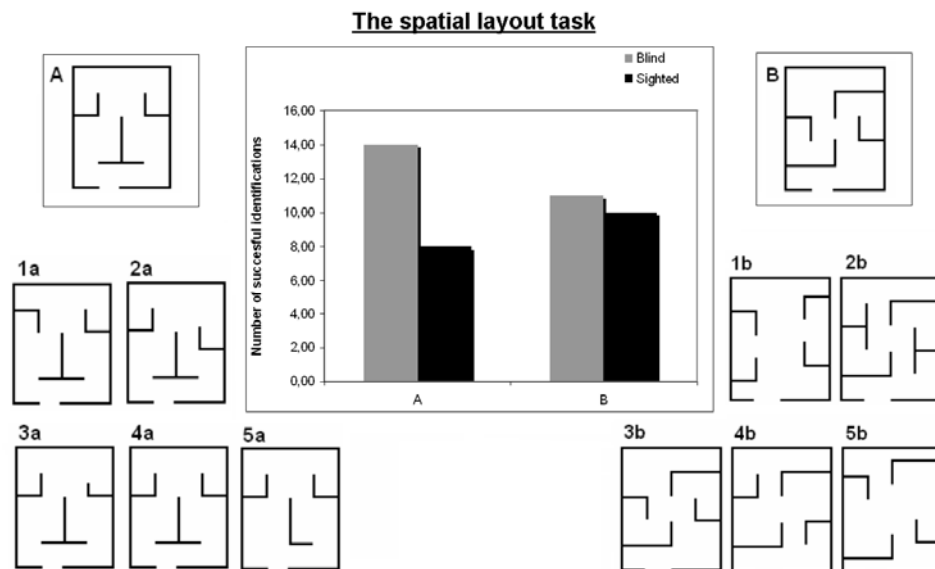


Figure 5

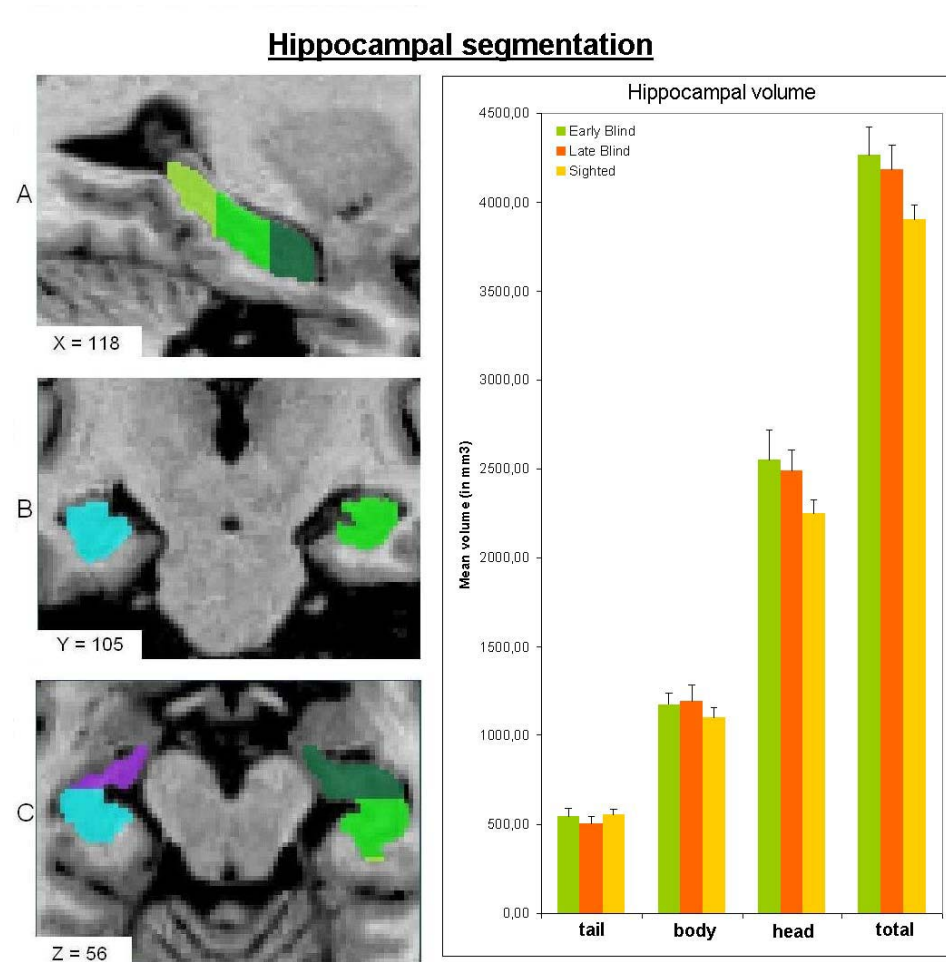
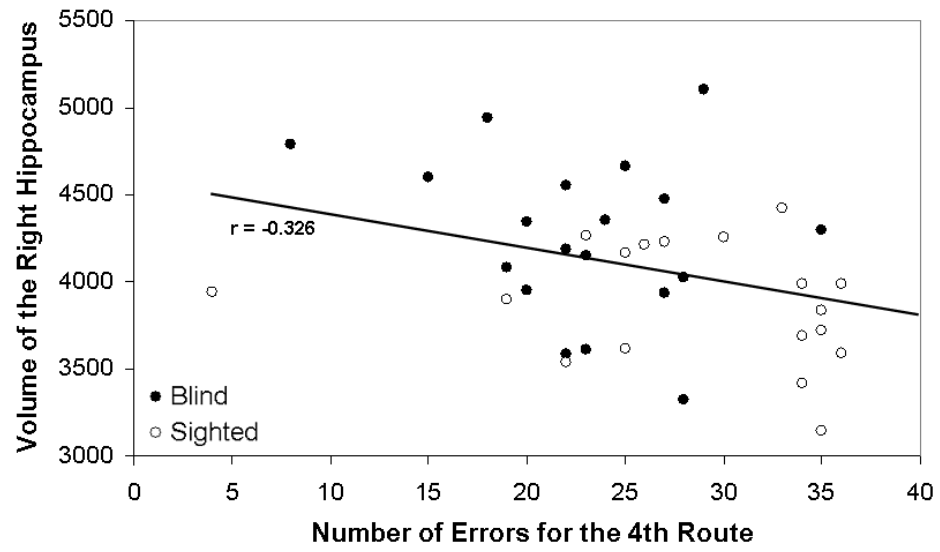


Figure 6



Discussion générale et conclusion

Le but général de cette thèse était d'étudier la plasticité cérébrale de l'hippocampe et les habiletés spatiales chez une population de personnes non-voyantes. L'absence ou la perte d'une modalité sensorielle telle que la vision permet d'étudier les phénomènes de plasticité cérébrale ainsi que les comportements qui pourraient y être associés. L'objectif de cette thèse était donc double. Dans un premier temps, nous souhaitions évaluer si les personnes aveugles parvenaient à développer des habiletés spatiales comparables à celles de personnes voyantes et ce, malgré l'absence de l'apport visuel. Pour ce faire, nous avons soumis des participants ayant perdu la vue en bas âge (avant l'âge de 5 ans) ou plus tardivement (après l'âge de 14 ans) et des personnes voyantes ayant les yeux bandés à un ensemble de tâches spatiales. Dans un second temps, nous nous sommes intéressés à l'hippocampe, une structure profonde du lobe temporal dont le rôle au plan spatial a été établi par de nombreuses études animales ainsi que par des études cliniques chez l'humain, incluant l'imagerie cérébrale. Nous avons donc soumis les participants, aveugles et voyants, à un examen en IRM afin d'effectuer des mesures morphologiques de leurs hippocampes et ainsi vérifier l'hypothèse selon laquelle les hippocampes entre ces deux populations diffèrent.

RÉSULTATS OBTENUS AUX TÂCHES COMPORTEMENTALES

La première expérience visait à évaluer si les personnes aveugles parvenaient à développer des capacités de rotation mentale comparables à celles de personnes voyantes. Les études classiques s'intéressant aux capacités de rotation mentale des personnes non-voyantes montrent qu'elles parviennent

adéquatement à effectuer des comparaisons entre deux objets dont l'un a subi une rotation par rapport à l'autre (Marmor et Zaback, 1976; Carpenter et Eisenberg, 1978; Rösler *et al.*, 1993; Röder *et al.*, 1997). Nous souhaitons évaluer si les personnes aveugles étaient également capables d'effectuer des rotations mentales dans un cadre plus égocentrique, comme dans le cas où elles devraient suivre un trajet sur la carte d'une ville. Nous avons donc utilisé une carte tactile où les participants devaient suivre un trajet prédéfini. Afin d'exécuter la tâche, les participants qui, dans les tâches classiques, doivent faire tourner dans leur esprit les objets externes présentés doivent, dans le cas présent, se projeter dans l'espace et faire tourner leur propre corps pour arriver à donner une réponse. Les analyses de groupe effectuées indiquent que les participants aveugles développent des capacités de rotation mentale leur permettant d'effectuer normalement ce genre d'opérations. En effet, il n'existe pas de différence significative entre les résultats obtenus par les groupes de participants aveugles et les groupes de participants voyants. De plus, les personnes non-voyantes présentent un patron d'erreurs similaires à celui des personnes voyantes (augmentation du nombre d'erreurs en fonction de l'augmentation du degré de rotation mentale à effectuer). Cependant, lorsqu'on s'attarde aux scores individuels, on remarque qu'un plus grand nombre de participants aveugles précoces échouent la tâche (4/13) en comparaison avec les participants aveugles tardifs (2/13) ou voyants (1/26). Il ne s'agit que d'une tendance, aucune corrélation n'ayant été trouvée entre l'âge de survenue de la cécité ou la durée de la cécité et la performance à la tâche. Ce résultat s'inscrit tout à fait dans la lignée des études classiques s'intéressant à la rotation mentale d'objets chez les personnes aveugles. En

effet, celles-ci montrent que les personnes aveugles, en comparaison avec les voyants, commettent davantage d'erreurs à ces tâches et ce, particulièrement s'ils ont perdu la vue en bas âge (Marmor et Zaback, 1976; Millar, 1976). Ainsi, l'ensemble de ces résultats permet de croire que l'expérience visuelle, bien que non indispensable, jouerait un rôle facilitant le développement adéquat des capacités de rotation mentale par le biais de l'imagerie visuelle. Ainsi, les aveugles précoces seraient les plus affectés alors que les aveugles tardifs pourraient bénéficier des capacités résiduelles au plan de l'imagerie visuelle qu'ils auraient acquises alors qu'ils étaient toujours voyants. Soulignons par ailleurs que la dichotomie observée au sein même du groupe d'aveugles précoces, où certains participants sont très performants alors que certains autres ne le sont pas du tout, a déjà été relevée dans des études s'intéressant aux capacités de localisation sonore des personnes aveugles (Lessard *et al.*, 1998; Doucet *et al.*, 2005; Gougoux *et al.*, 2005, Voss *et al.*, 2008).

Suite à l'obtention de ces résultats, nous désirions, dans la seconde expérience, examiner de quelle manière les personnes aveugles se comportaient à des tâches spatiales impliquant la locomotion. Pour ce faire, nous avons élaboré trois épreuves distinctes auxquelles nous avons soumis des participants aveugles et des participants voyants qui avaient les yeux bandés.

La première tâche se déroulait dans un labyrinthe grandeur nature. Les participants devaient alors reproduire à la marche un trajet auquel ils avaient

préalablement été exposés, tout en commettant un minimum d'erreur. Les aveugles précoces et tardifs ont commis dans l'ensemble moins d'erreurs à cette tâche que les personnes voyantes. Une analyse plus détaillée permet de constater que les différences se situent au niveau du premier trajet (6 points de décision) et du dernier trajet (12 points de décision). Il est possible que la différence de performance obtenue au premier trajet soit attribuable au fait que les personnes voyantes naviguaient pour la première fois avec les yeux bandés et que, conséquemment, elles aient commis davantage d'erreurs que si elles avaient eu plus d'expérience avec le labyrinthe ou que si elles avaient eu les yeux bandés depuis plus longtemps. Ainsi, après s'être familiarisées avec la tâche, les personnes voyantes obtiennent une performance similaire à celles des personnes aveugles pour les deux trajets subséquents (8 et 10 points de décision) et une différence n'est obtenue entre les groupes que pour le dernier trajet. Cela laisse croire que les tâches comprenant moins de points de décision pourraient être relativement aisées tant pour les personnes aveugles que pour les personnes voyantes et ne permettraient pas de mettre en lumière les différences d'aptitude entre ces groupes. Cela corroborerait les résultats obtenus lors d'une étude précédente qui ne permettait pas de mettre en évidence des différences entre les aveugles et les voyants pour des trajets comportant peu de points de décision (Passini *et al.*, 1990). Le dernier trajet, plus complexe puisqu'il comprend davantage de décisions et probablement plus représentatif de la vie de tous les jours, permet aux personnes aveugles de se distinguer avantageusement des participants voyants.

Un avantage pour le groupe d'aveugles par rapport au groupe de voyants a également été trouvé lorsque les participants bénéficiaient d'un seul indice pour identifier une maquette correspondant à une configuration spatiale préalablement explorée à la marche. Cela suggère que les personnes aveugles sont meilleures que les personnes voyantes pour encoder l'information spatiale lorsque seules les informations idiothétiques sont disponibles. Des études antérieures ont montré que les personnes aveugles performant mieux lorsqu'elles utilisent un cadre de référence égocentrique pour encoder l'information spatiale (Noordzij *et al.*, 2006) et, a fortiori, si elles ont perdu la vue en bas âge (Millar, 1994; Thinus-Blanc et Gaunet, 1997). Les résultats obtenus appuient donc uniquement la première partie de cette affirmation puisqu'aucune différence n'a été observée entre les groupes d'aveugles précoces et tardifs. Mentionnons toutefois qu'une supériorité à cette tâche pourrait également être attribuable au fait que les personnes aveugles ont davantage l'habitude d'extraire l'information sur les formes à partir du toucher. Puisque les maquettes présentées devaient être sélectionnées sur l'unique base d'informations tactiles, il est possible que cela ait nuit, dans une certaine mesure, aux participants voyants.

Une tâche de pointage a également été utilisée. Celle-ci ne permet pas de mettre en lumière de différence significative entre les groupes d'aveugles et de voyants, bien que les aveugles réussissent en moyenne mieux que les voyants à cette tâche. Spontanément, cette absence de différence pourrait être expliquée par le fait que ce type de comportement n'est pas fréquent pour une personne aveugle. On pourrait également supposer que les aveugles

sont désavantagés à ce type de tâche qui requiert davantage l'utilisation d'un cadre de référence allocentrique ce qui, de prime abord, ne semble pas être privilégié par les personnes aveugles (Thinus-Blanc et Gaunet, 1997). Toutefois, une étude utilisant le même genre de tâche chez une population de personnes aveugles montre que celles-ci performent mieux que les voyants (Tinti *et al.*, 2006). Cette différence entre les deux études pourrait être due au fait que notre tâche est plus difficile, les sujets ayant à tourner davantage dans le labyrinthe et que, par conséquent, il y a un effet plancher qui ne permet pas de mettre en lumière des différences entre les deux groupes.

VOLUMÉTRIE DE L'HIPPOCAMPE

Plusieurs études ont montré l'importance de l'hippocampe au plan de la navigation spatiale (Maguire *et al.*, 1997; Mellet *et al.*, 2000; Hartley *et al.*, 2003; Iaria *et al.*, 2003). De plus, des changements de volume au niveau de cette structure ont été documentés en relation avec l'expérience des individus (Maguire *et al.*, 2000). Les résultats obtenus aux tâches comportementales montrent des capacités de navigation spatiale supérieures chez les personnes aveugles. De plus, celles-ci doivent emmagasiner davantage d'information en mémoire au sujet de leur environnement – puisqu'elles ne peuvent bénéficier de la vision pour mettre à jour ces informations – et sur leur position dans l'espace. Ainsi, nous désirions mesurer le volume (total et sous-sections) des hippocampes des personnes aveugles afin de le comparer à celui de sujets contrôles voyants.

Les résultats obtenus montrent que le volume total des hippocampes des personnes aveugles est supérieur à celui des personnes voyantes. Par ailleurs, le volume de la tête de l'hippocampe (section antérieure) est plus élevé dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche alors qu'il n'y a pas de différence au niveau du corps (section intermédiaire) ou de la queue de l'hippocampe (section postérieure). Considérant que la supériorité du volume de l'hippocampe serait liée au traitement de l'information spatiale, la latéralisation de la différence (à droite) n'a rien d'étonnant puisqu'il est bien connu que l'hémisphère droit traite de manière préférentielle les informations spatiales alors que l'hémisphère gauche se spécialise dans le traitement des informations langagières (Gazzaniga, 1995).

Bien que l'interaction n'ait pas atteint le seuil de significativité, une analyse de contraste effectuée pour des raisons d'intérêt théorique montre que les différences entre les groupes se situent au niveau du volume de la tête des hippocampes (section antérieure). La partie antérieure de l'hippocampe est généralement associée à la mémoire verbale (Hackert *et al.* 2002) et un lien a également été établi entre cette structure et les capacités mnésiques pour du matériel visuo-spatial (Maguire *et al.*, 2006). Une étude récente de Bohbot et collaborateurs (2007) suggère que cette sous-section pourrait également être liée à l'utilisation de stratégie allocentrique lors de la navigation spatiale. Ainsi, il est possible que cette structure soit recrutée par les personnes aveugles pour les aider à traiter l'information spatiale. Par ailleurs, un volume plus élevé au niveau de cette section de l'hippocampe pourrait être lié à l'augmentation de l'utilisation des processus mnésiques par les personnes aveugles, telle que

décrite dans des études antérieures (Amedi *et al.*, 2003, Amedi *et al.*, 2004, Röder *et al.*, 2001 and Raz *et al.*, 2005). Ces études associent les performances en mémoire verbale à l'activation du cortex visuel primaire, mais il demeure néanmoins possible qu'une contribution additionnelle provienne de la tête de l'hippocampe. Toutefois, mentionnons qu'une étude comparant des sujets contrôle à des médecins, soit des individus ayant acquis des informations de manière intensive et sur une longue période de temps, ne trouve aucune différence au niveau du volume de matière grise des hippocampes (Woollett *et al.*, 2008). Cela indique donc que le fait d'acquérir de nombreuses informations et d'utiliser davantage les processus mnésiques n'est pas invariablement associé à des changements au niveau de la matière grise de l'hippocampe. Les changements au niveau de cette structure semblent davantage être liés à l'acquisition de configurations spatiales complexes et détaillées telles que le plan d'une ville.

Compte tenu du rôle de l'hippocampe au plan de la navigation spatiale, des différences obtenues à la tâche d'apprentissage de trajet et de la différence de volume observée au niveau de l'hippocampe, nous avons jugé pertinent d'effectuer une analyse corrélacionnelle entre ces données. Nous avons trouvé une corrélation significative entre le volume total de l'hippocampe droit et le nombre d'erreurs commises au trajet le plus complexe (12 points de décision). C'est un résultat important puisque c'est la première fois qu'une étude montre un lien entre une structure cérébrale et des habiletés spatiales chez les personnes aveugles. Cela permet également d'appuyer l'idée selon laquelle les

différences de volume obtenues pourraient, d'une manière ou d'une autre, être liées aux habiletés spatiales chez les personnes aveugles.

HIPPOCAMPE POSTÉRIEUR : POURQUOI N'Y A-T'IL PAS DE CHANGEMENTS?

Le fait que nous n'ayons pu mettre en lumière de changements au niveau de la portion postérieure de l'hippocampe (queue) et le fait que les participants aveugles présentent une performance supérieure à celle des voyants à certaines tâches spatiales peut sembler, de prime abord, incohérent.

Les résultats volumétriques obtenus par l'équipe de Maguire (2000) montraient un volume plus élevé au niveau de la section postérieure de l'hippocampe (queue) chez les chauffeurs de taxi alors que les sujets contrôles présentaient un volume plus élevé au niveau de la tête de l'hippocampe (section antérieure). Cette étude a également montré que les chauffeurs de taxi diffèrent des sujets contrôles quant au type de représentation spatiale qu'ils utilisent. En effet, les chauffeurs de taxi tendent à utiliser des représentations de l'espace plus intégrées (de type allocentrique) que les participants contrôles (Maguire *et al.*, 2000). Dans une étude plus récente, Bohbot et collaborateurs (2007) trouvent une corrélation entre l'utilisation de stratégies de type allocentrique et la densité de matière grise dans une section plus antérieure de l'hippocampe droit. Ces chercheurs rapportent que la section où ils retrouvent le niveau maximal d'augmentation de la matière grise recoupe la région où l'augmentation de matière grise était observée chez les chauffeurs de taxi de l'étude de Maguire *et al.* (2000) sans recouper la section où la matière grise semblait diminuée par rapport aux contrôles. Ces

résultats suggèrent que l'augmentation du volume de l'hippocampe pourrait, en fait, être liée à l'utilisation d'un cadre de référence allocentrique.

Par ailleurs, une étude récente ayant également comparé le volume des hippocampes de personnes aveugles et voyantes a, de son côté, montré une diminution significative du volume de l'hippocampe postérieur droit chez les aveugles en comparaison avec les sujets contrôles (Chebat *et al.*, 2007). Une autre étude utilisant un nouvel algorithme pour la cartographie de l'hippocampe (Shi *et al.*, 2007) montre qu'on retrouve à la fois une diminution de la section postérieure et une augmentation de la section antérieure de l'hippocampe droit chez les aveugles en comparaison avec les sujets voyants (Lepore *et al.*, 2009). Ce résultat suggère que les deux différences pourraient coexister chez les personnes aveugles et pourraient refléter une réponse adaptative à la perte sensorielle et/ou être liées à une augmentation de la demande au plan mnésique.

Il importe de souligner qu'il existe d'importantes différences entre les études susmentionnées au plan méthodologique. Chebat et collaborateurs ont notamment utilisé une méthode de segmentation reposant sur des critères prédéfinis (premier quart des tranches attribué à la tête, dernier quart des tranches attribué à la queue et tranches intermédiaires attribuées au corps de l'hippocampe) alors que la méthode que nous avons utilisée repose sur des repères anatomiques bien définis. Il est donc possible que les différences obtenues soient, en partie du moins, attribuables à des divergences d'ordre méthodologique.

Par ailleurs, les variations d'expertise au plan de la navigation dans la population générale ne s'accompagnent pas nécessairement de changements au plan structurel (Maguire *et al.*, 2003). En effet, Maguire et collaborateurs ont soumis un ensemble de participants à des tâches spatiales (navigation virtuelle dans une ville, reconnaissance de scène de l'environnement de cette ville, construction d'une carte de cette ville et test de mémoire topographique standardisé). Aucune de ces tâches ne corrélait avec la matière grise de l'hippocampe. Ainsi, cela pourrait également expliquer pourquoi aucune différence n'est objectivée au niveau de l'hippocampe postérieur des personnes aveugles, le gain au plan comportemental n'étant pas assez important pour engendrer des changements mesurables au niveau cérébral.

Finalement, l'ajout d'une mesure globale du volume cérébral ainsi que l'ajout de structures contrôles, ailleurs dans le cerveau (structures n'ayant bien sûr pas de lien connu avec les réseaux impliqués dans la navigation et le traitement de l'information spatiale) permettrait d'augmenter la robustesse des résultats obtenus. En effet, dans la présente étude, on ne peut écarter l'hypothèse selon laquelle la mise à l'échelle des cerveaux aurait eu un impact sur le volume des hippocampes.

TRAITEMENT ÉGOCENTRIQUE ET ALLOCENTRIQUE DE L'INFORMATION SPATIALE ET CORRÉLATS ANATOMIQUES...

Il existe dans la littérature scientifique certaines inconsistances dans l'utilisation des termes « route representation » et « survey representation »

qui, dans certains cas, sont utilisés pour parler d'une perspective au niveau du sol (route) et d'une perspective à vol d'oiseau (survey) (e.g. Mellet *et al.*, 2000; Shelton et Gabrieli, 2002). Dans le présent ouvrage, nous utilisons les termes « apprentissage égocentrique » pour référer à l'apprentissage sous forme de routes (route knowledge, response learning, response strategy) qui repose sur l'encodage d'une séquence d'actions (e.g. faire une cinquantaine de pas puis tourner à gauche) qui sont liés aux mouvements d'un individu dans l'espace. Ce type de cadre de référence se rapporte au corps propre et ne tient pas compte des points de repère environnementaux (Berthoz, 2001; Hartley *et al.*, 2003; Bohbot *et al.*, 2007). Ce type de navigation impliquerait le noyau caudé (Iaria *et al.*, 2003; Hartley *et al.*, 2003). Nous utiliserons l'expression « apprentissage allocentrique » pour faire référence à l'usage d'une représentation globale de l'environnement sous forme de carte cognitive où la personne établit des relations entre différents points de repères présents dans l'environnement. Ce type d'apprentissage (survey knowledge, place learning, spatial memory strategy) n'est pas dépendant de la position de l'individu dans l'espace et nécessite une vue d'ensemble de l'environnement qui est souvent comparé à une carte regardée en survol (O'Keefe et Nadel, 1978; Hartley *et al.*, 2003; Bohbot *et al.*, 2007). Ce type de navigation plus flexible est dépendant de l'hippocampe (Maguire *et al.*, 1998; Iaria *et al.*, 2003; Bohbot *et al.*, 2004).

Il existe une variabilité entre les individus quant à la stratégie spontanément utilisée pour effectuer une tâche de navigation (égocentrique vs allocentrique). En effet, le type de stratégie utilisé semble se répartir de

manière assez équivalente dans la population normale, la moitié des gens utilisant spontanément la première et l'autre moitié la seconde (Iaria *et al.*, 2003). Le type de stratégie utilisé influencera à la fois les processus cognitifs impliqués, la performance à la tâche en fonction d'exigences spécifiques de la situation (e.g. se rendre du travail à la maison par le chemin usuel ou effectuer un détour) et les structures cérébrales impliquées dans la résolution de la tâche. Tel que mentionné précédemment, l'utilisation d'une stratégie allocentrique est liée à l'activation de l'hippocampe alors que l'utilisation d'une stratégie égocentrique est liée à l'activation du noyau caudé. Or, les navigateurs les plus efficaces sont ceux qui se montrent flexibles quant à la stratégie utilisée. Ceux-ci activent leurs hippocampes lorsqu'ils exécutent des tâches résolues plus aisément à l'aide d'une stratégie allocentrique comme trouver un nouveau chemin (wayfinding - e.g. partir de l'Université et faire un détour au magasin de tricot) alors qu'on observe une activation du noyau caudé droit lorsqu'ils doivent simplement suivre un chemin connu (traitement égocentrique; route following – e.g. partir de l'Université et retourner à la maison). Ainsi, il est possible que les changements cérébraux, que ce soit au niveau du noyau caudé ou de l'hippocampe, ne soient observables que chez les individus présentant une nette préférence pour l'une ou l'autre des stratégies tandis qu'aucun changement ne pourrait être objectivé chez les navigateurs faisant preuve d'une flexibilité au plan de la stratégie adoptée.

Il est logique de croire que les aveugles utilisent davantage des stratégies de type égocentrique puisque, sans l'apport de la vision, il devient plus difficile d'avoir accès à des points de repère et de les mettre en relation entre eux,

comme c'est le cas lors de l'utilisation de stratégies allocentriques (Thinus-Blanc et Gaunet, 1997). Si les personnes aveugles utilisent principalement des stratégies de type égocentrique, alors on peut supposer, à la lumière de ces études, que l'hippocampe ne serait peut-être pas la structure la plus impliquée dans le traitement des informations spatiales chez les personnes aveugles, le noyau caudé jouant un rôle plus important chez les personnes utilisant les stratégies égocentriques.

Les études s'intéressant à l'utilisation de stratégies allocentriques et égocentriques chez les aveugles en comparaison avec les voyants sont arrivées à des résultats divergents. Alors que certains objectivent la présence de déficits chez les aveugles (Rieser *et al.*, 1986), d'autres ne trouvent, comme c'est le cas ici, aucune différence (Passini *et al.*, 1990; Loomis *et al.*, 1993; Klatzky *et al.*, 1995), voire une performance supérieure à celle obtenue par les sujets contrôles (Tinti *et al.*, 2006). Les changements que nous avons observés au niveau de l'hippocampe seraient cohérents avec l'utilisation de cadre de référence allocentrique par les personnes aveugles.

CONCLUSION

La plasticité cérébrale chez les personnes aveugles a été largement étudiée au cours de la dernière décennie. Les études ont montré l'étonnante capacité du cerveau à se réorganiser suite à l'absence d'information provenant d'une modalité sensorielle qui semble pourtant jouer un rôle primordial dans la relation qu'un individu entretient avec son environnement. En lien avec ces changements au niveau cérébral, les recherches ont montré que les

personnes aveugles, malgré l'absence de l'apport d'informations visuelles, parviennent à développer des capacités qui, dans bien des cas, surpassent même celles des personnes voyantes.

L'objectif de cette thèse était double. D'une part, nous souhaitions évaluer les habilités spatiales des personnes non-voyantes et d'autre part, nous désirions effectuer des mesures morphologiques de leurs hippocampes afin de comparer ces données à celles obtenues chez des sujets contrôles voyants. Les résultats obtenus révèlent la présence, chez les personnes aveugles, d'un volume supérieur au niveau de la partie antérieure de l'hippocampe (tête) en comparaison avec les voyants. Les personnes aveugles ont également montré une performance équivalente à celle des voyants pour une tâche de rotation mentale et supérieure à ces derniers lors de tâches d'apprentissage de trajets et de reconnaissance de maquettes représentant un environnement qu'ils avaient précédemment exploré. Une corrélation a été trouvée entre la performance au trajet le plus difficile et le volume de l'hippocampe antérieur chez les personnes aveugles.

Le traitement de l'information spatiale peut s'effectuer via deux grands types de stratégies : égocentriques et allocentriques. La majorité des études suggèrent que les personnes aveugles utilisent davantage les stratégies de type égocentrique. Compte tenu de la relation établie entre le noyau caudé et l'utilisation de ce type de stratégies, la prochaine étape logique serait d'effectuer la mesure de cette structure chez les personnes aveugles en comparaison avec des personnes voyantes. Soulignons que certaines études

suggèrent que les personnes aveugles parviendraient également à utiliser des stratégies allocentriques pour traiter l'information spatiale. Ainsi, il serait judicieux d'inclure une tâche permettant de déterminer quelle est la stratégie spontanément utilisée par les participants (allocentrique vs égocentrique). Cela permettrait d'émettre des hypothèses plus précises quant aux différences anatomiques recherchées (hippocampe vs noyau caudé). Il serait par la suite pertinent de comparer les participants aveugles utilisant spontanément une stratégie de type égocentrique avec les voyants utilisant ce même type de stratégie et de faire de même pour la stratégie de type allocentrique. Cela permettrait d'augmenter les chances de mettre en lumière des différences significatives entre les groupes et de trouver des effets plus importants.

Références pour introduction et discussion générales

Abrahams, S., Pickering, A., Polkey, C.E. et Morris, R.G. (1997), « Spatial memory deficits in patients with unilateral damage to the right hippocampal formation », dans *Neuropsychologia*, 35, p. 11-24.

Alary, F., Duquette, M., Goldstein, R., Chapman, C.E., Voss, P., La Buissonniere-Ariza, V. et Lepore, F. (2009), « Tactile acuity in the blind: A closer look reveals superiority over the sighted in some but not all cutaneous tasks », dans *Neuropsychologia*, 47, p. 2037-2043.

Amedi, A., Malach, R., Hendler, T., Peled, S. et Zohary, E. (2003), « Early 'visual' cortex activation correlates with superior verbal memory in the blind », dans *Nature Neuroscience*, 6, p. 758-766.

Amedi, A., Floel, A., Knecht, S., Zohary, E. et Cohen, L.G. (2004), « Transcranial magnetic stimulation of the occipital pole interferes with verbal processing in blind subjects », dans *Nature Neuroscience*, 7, p. 1266-1270.

Ashmead, D.H., Wall, R.S., Ebinger, K.A., Eaton, S.B., Snook-Hill, M.M. et Yang, X. (1998), « Spatial hearing in children with visual disabilities », dans *Perception*, 27, p. 105-122.

Axelrod, S. (1959), *Effects of Early Blindness*, New York, American Foundation for the Blind.

Barnea, A et Nottebohm, F. (1994), « Seasonal recruitment of hippocampal neurons in adult free-ranging black-capped chickadees », dans *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91, p. 11217-11221.

Barrash, J., Damasio, H., Adolphs, R. et Tranel, D. (2000), « The neuroanatomical correlates of route learning impairment », dans *Neuropsychologia*, 38, p. 820-836.

Berthoz, A. (2001), « Bases neurales de l'orientation spatiale et de la mémoire des trajets : mémoire topo-graphique ou mémoire topo-kinesthétique ? », dans *Revue Neurologique (Paris)*, 157, p. 779-789.

Bohbot, V.D., Iaria, G., Petrides, M. (2004), « Hippocampal function and spatial memory: evidence from functional neuroimaging in healthy participants and performance of patients with medial temporal lobe resections », dans *Neuropsychology*, 18, p. 418-425.

Bohbot, V.D., Kalina, M., Stepankova, K., Spackova, N., Petrides, M. et Nadel, L. (1998), « Spatial memory deficits in patients with lesions to the right hippocampus and to the right parahippocampal cortex », dans *Neuropsychologia*, 36, p. 1217-1238.

Bohbot, V.D., Lerch, J., Thorndyraft, B., Iaria, G. et Zijdenbos, A.P. (2007), « Gray matter differences correlate with spontaneous strategies in a human virtual navigation task », dans *The Journal of Neuroscience*, 27, p. 10078-10083.

Büchel, C., Price, C., Frackowiak, R.S. et Friston, K. (1998), « Different activation patterns in the visual cortex of late and congenitally blind subjects », dans *Brain*, 121, p. 409-419.

Bull, R., Rathborn, H. et Clifford, B.R. (1983), « The voice recognition accuracy of blind listeners », dans *Perception*, 12, p. 223-226.

Burgess, N. (2002), « The hippocampus, space, and viewpoints in episodic memory », dans *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 55A, p. 1057-1080.

Burgess, N., Maguire, E.A. et O'Keefe, J. (2002), « The human hippocampus and spatial and episodic memory », dans *Neuron*, 35, p. 625-641.

Burton H. (2003), « Visual cortex activity in early and late blind people », dans *The Journal of Neuroscience*, 23, p. 4005-4011.

Carpenter, P.A. et Eisenberg, P. (1978), « Mental rotation and the frame of reference in blind and sighted individuals », dans *Perception & Psychophysics*, 23, p. 117-124.

Chebat, D.R., Chen, J.K., Schneider, F., Ptito, A., Kupers, R. et Ptito, M. (2007), « Alterations in right posterior hippocampus in early blind individuals », dans *Neuroreport*, 5, p. 329-333.

Clayton, N.S. et Krebs, J.R. (1994), « Hippocampal growth and attrition in birds affected by experience », dans *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91, p. 7410-7414.

Cnotka, J., Mohle, M. et Rehkamper, G. (2008), « Navigational experience affects hippocampus size in homing pigeons », dans *Brain, behavior and evolution*, 72, p. 233-238.

Cohen, L.G., Weeks, R.A., Sadato, N., Celnik, P., Ishii, K. et Hallett, M. (1999), « Period of susceptibility for cross-modal plasticity in the blind », dans *Annals of neurology*, 45, p. 451-460.

Cohen, N.J. et Eichenbaum, H. (1993), *Memory, Amnesia and the Hippocampal System*. Cambridge: MIT Press.

Collignon, O., Lassonde, M., Lepore, F., Bastien, D. et Veraart, C. (2007), « Functional cerebral reorganization for auditory spatial processing and auditory substitution of vision in early blind subjects », *Cerebral Cortex*, 17, p. 457-465.

Collignon, O., Voss, P., Lassonde, M. et Lepore F. (2009), « Cross-modal plasticity for the spatial processing of sounds in visually deprived subjects », dans *Experimental Brain Research*, 192, p. 343-358.

Colombo, M., Fernandez, T., Nakamura, K. et Gross, C.G. (1998), « Functional differentiation along the anterior-posterior axis of the hippocampus in monkeys », dans *Journal of Neurophysiology*, 80, p. 1002-1005.

Cuevas, I., Plaza, P., Rombeaux, P., De Voder, A.G. et Renier, L. (2009), « Odour discrimination and identification are improved in early blindness », dans *Neuropsychologia*, [Epub ahead of print].

Diderot (1749). *Lettre sur les aveugles à l'usage de ceux qui voient*.

Doucet, M.E., Guillemot, J.P., Lassonde, M., Gagné, J.P., Leclerc, C. et Lepore, F. (2005), « Blind subjects process auditory spectral cues more efficiently than sighted people ». *Experimental Brain Research*, 160, p. 194-209.

Ekstrom, A.D., Kahana, M.J., Caplan, J.B., Fields, T.A., Isham, E.A., Newman, E.L. et Fried, I. (2003), « Cellular networks underlying human spatial navigation », dans *Nature*, 425, p. 184-188.

Elbert, T., Sterr, A., Rockstroh, B., Pantev, C., Müller, M.M. et Taub, E. (2002), « Expansion of the tonotopic area in the auditory cortex of the blind », dans *The Journal of Neuroscience*, 22, p. 3439-3445.

Eriksson, P.S., Perfilieva, E., Bjork-Eriksson, T., Alborn, A.M., Nordborg, C. Peterson, D.A. et Gage, F.H. (1998), « Neurogenesis in the adult human hippocampus », dans *Nature Medicine*, 4, p.1313-1317.

Farr, S.A., Banks, W.A., La Scola, M.E. et Morley, J.E. (2002), « Blind mice are not impaired in a T-maze footshock avoidance acquisition and retention », dans *Physiology & Behavior*, 76, p. 531-538.

Feigenbaum, J.D., Polkey, C.E. et Morris, R.G. (1996), « Deficits in spatial working memory after unilateral temporal lobectomy in man », dans *Neuropsychologia*, 34, p. 163-176.

Fiehler, K., Reuschel, J. et Rösler, F. (2009), « Early non-visual experience influences proprioceptive-spatial discrimination acuity in adulthood », dans *Neuropsychologia*, 47, p. 897-906.

Gavrilov, V.V., Sidney, W.I. et Berthoz, A. (1998), « Discharge Correlates of Hippocampal Complex Spike Neurons in Behaving Rats Passively Displaced on a Mobile Robot », dans *Hippocampus*, 8, p. 475-490.

Gazzaniga, M.S. (1995), « Consciousness and the cerebral hemispheres », dans *The Cognitive Neurosciences*, Cambridge : MIT Press, p. 1401-1410.

Ghaem, O., Mellet, E., Crivello, F., Tzourio, N., Mazoyer, B., Berthoz, A. et Denis, M. (1997), « Mental navigation along memorized routes activates the hippocampus, precuneus and insula », dans *NeuroReport*, 8, p. 739-744.

Goldreich, D. et Kanics, I.M. (2003), « Tactile Acuity is Enhanced in Blindness », *The Journal of Neuroscience*, 23, p. 3439-3445.

Goldstein, L.H., Canavan, A.G. et Polkey, C.E. (1989), « Cognitive mapping after unilateral temporal lobectomy », dans *Neuropsychologia*, 27, p. 167-177.

Gougoux, F., Lepore, F., Lassonde, M., Voss, P., Zatorre, R.J. et Belin, P. (2004), « Pitch discrimination in the early blind », dans *Nature*, 430, p. 309.

Gougoux, F., Zatorre, R.J., Lassonde, M., Voss, P. et Lepore, F. (2005), « A functional neuroimaging study of sound localization: visual cortex activity predicts performance in early-blind individuals », dans *PLoS Biology*, 3, p. 324-333.

Gould, E., Beylin, A., Tanapat, P., Reeves, A. et Shors, T.J. (1999-2), « Learning enhances adult neurogenesis in the hippocampal formation », dans *Nature Neuroscience*, 2, p. 260-265.

Gould, E., Reeves, A.J., Fallah, M., Tanapat, P., Gross, C.G. et Fuchs E. (1999-1), « Hippocampal neurogenesis in adult Old World primates », dans *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, p. 5263-5267.

Grant, A.C., Thiagarajah, M.C. et Sathian, K. (2000), « Tactile perception in blind Braille readers: A psychophysical study of acuity and hyperacuity using gratings and dot patterns », dans *Perception & Psychophysics*, 62, p. 301-312.

Hackert, V.H., den Heijer, T., Oudkerk, M., Koudstaal, P.J., Hofman, A. et Breteler, M.M. (2002), « Hippocampal head size associated with verbal memory performance in nondemented elderly », dans *NeuroImage*, 17, p. 1365-1372.

Hartley, T., Maguire, E.A., Spiers, H.J. et Burgess N. (2003), « The well-worn route and the path less traveled, Distinct neural bases of Route Following and Wayfinding in Humans », dans *Neuron*, 37, p. 878-888.

He, C., Qu, X. Cui, L., Wang, J. et Kang, J.X. (2009), « Improved spatial learning performance of fat-1 mice is associated with enhanced neurogenesis and neuritogenesis by docosahexaenoic acid », dans *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, p. 11370-11375.

Hock, B.J. et Bunsey, M.D. (1998), « Differential effects of dorsal and ventral hippocampal lesions », dans *The Journal of Neuroscience*, 18, p. 7027-7032.

Hugdahl, K., Ek, M., Takio, F., Rintee, T., Tuomainen, J., Haarala, C. et Hämäläinen, H. (2004), « Blind individuals show enhanced perceptual and attentional sensitivity for identification of speech sounds », dans *Cognitive Brain Research*, 19, p. 28-32.

Iaria, G., Petrides, M., Dagher, A., Pike, B. et Bohbot, V. (2003), « Cognitive Strategies Dependent on the Hippocampus and caudate nucleus in human navigation, variability and change with practice », dans *The Journal of Neuroscience*, 23, p. 5945-5952.

Kee, N., Sivalingam, S., Boonstra, R. et Wojtowicz, J.M., (2002), « The utility of Ki-67 and BrdU as proliferative markers of adult neurogenesis », dans *Journal of Neuroscience Methods*, 115, p. 97-105.

Klatzky, R.L., Golledge, R.G., Loomis, J.M., Cicinelli, J.G. et Pellegrino, J.W. (1995), « Performance of blind and sighted persons on spatial tasks », dans *Journal of Visual Impairment & Blindness*, 93, p. 70-82.

Kornack, D.R. et Rakic, P. (1999), « Continuation of neurogenesis in the hippocampus of the adult macaque monkey », dans *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, p. 5768-5773.

Kuipers, B. (1982) « The "map in the head" metaphor », dans *Environment and Behavior*, 14, p. 202-220.

Kujala, T., Alho, K., Huotilainen, M., Ilmoniemi, R.J., Lehtokoki, A., Leinonen, A., Rinne T., Salonen O., Snikkonen, J., Standertskjöld-Nordenstam C.G., et al. (1997), « Electrophysiological evidence for cross-modal plasticity in humans with early- and late-onset blindness », dans *Psychophysiology*, 34, p. 213-216.

Kujala, T., Alho, K., Paavilainen, P., Summala, H. et Naatanen, R. (1992), « Neural plasticity in processing of sound location by the early blind: an event-related potential study », dans *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 84, p. 469-472.

Kumaran, D. et Maguire, E.A. (2005), « The Human Hippocampus: Cognitive Maps or Relational Memory? », dans *The Journal of Neuroscience*, 25, p. 7254-7259.

Leclerc, C., Saint-Amour, D., Lavoie, M.E., Lassonde, M. et Lepore, F. (2000), « Brain functional reorganization in early blind humans revealed by auditory event-related potentials », dans *NeuroReport*, 11, p. 545-550.

Leclerc, C., Segalowitz, S.J., Desjardins, J., Lassonde, M. et Lepore F. (2005), « EEG coherence in early blind humans during sound localization », dans *Neuroscience Letters*, 376, p. 154-159.

Lee, D.W., Miyasato, L.E. et Clayton, N.S. (1998), « Neurobiological bases of spatial learning in the natural environment: neurogenesis and growth in the avian and mammalian hippocampus », dans *NeuroReport*, 9, p. R15-27.

Lemaire, V., Koehl, M., Le Moal, M. et Abrous, D.N. (2000), « Prenatal stress produces learning deficits associated with an inhibition of neurogenesis in the hippocampus », dans *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, p. 11032-11037.

Lepore, N., Shi, Y., Lepore, F., Fortin, M., Voss, P., Chou, Y.Y., Lord, C., Lassonde, M., Dinov, I.D., Toga, A.W. et Thompson, P.M. (2009), « Pattern of hippocampal shape and volume differences in blind subjects », dans *Neuroimage*, 46, p. 949-957.

Lessard, N., Paré, M., Lepore, F. et Lassonde, M. (1998), « Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects », dans *Nature*, 395, p. 278-280.

Lewald, J. (2002), « Vertical sound localization in blind humans », dans *Neuropsychologia*, 40, p. 1868-1872.

Loomis, J.M., Klatzky, R.L., Golledge, R.G., Cicinelli, J.G., Pellegrino J.W. et Fry, P.A. (1993), « Nonvisual navigation by blind and sighted: Assessment of path integration ability », dans *Journal of Experimental Psychology: General*, 122, p. 73-91.

Maguire, E.A., Burgess, N. et O'Keefe, J. (1999), « Human spatial navigation: cognitive maps, sexual dimorphism, and neural substrates », dans *Current Opinion in Neurobiology*, 9, p. 171-177.

Maguire, E.A., Burgess, N., Donnett, J.G., Frackowiak, R.S.J., Frith, C.D. et O'Keefe, J. (1998), « Knowing where and getting there: a human navigation network », dans *Science*, 280, p. 921-924.

Maguire, E.A., Burke, T., Phillips, J. et Staunton, H. (1996-1), « Topographical disorientation following unilateral temporal lobe lesions in humans », dans *Neuropsychologia*, 34, p. 993-1001.

Maguire, E.A., Frackowiak R.S. et Frith C.D. (1996-2), « Learning to find your way: a role for the human hippocampal formation », dans *Proceedings of The Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263, p. 1745-1750.

Maguire, E.A., Frackowiak, R.S.J. et Frith, C.D. (1997), « Recalling routes around London: activation of the right hippocampus in taxi drivers », dans *The Journal of Neuroscience*, 17, p. 7103-7110.

Maguire, E.A., Frith, C.D., Burgess, N., Donnett, J.G. et O'Keefe, J. (1998), « Knowing where things are parahippocampal involvement in encoding object locations in virtual large-scale space », dans *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10, p. 61-76.

Maguire, E.A., Gadian, D.G., Johnsrude, I.S., Good, C.D., Ashburner, J., Frackowiak, R.S.J. et Frith, C.D. (2000), « Navigation-related structural change in the hippocampi of taxi drivers », dans *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, p. 4398-4403.

Maguire, E.A., Spiers, H.J., Good, C.D., Hartley, T., Frackowiak, R.S. et Burgess N. (2003), « Navigation expertise and the human hippocampus: a structural brain imaging analysis », dans *Hippocampus*, 13, p. 250-259.

Marmor, G.S. et Zaback, L.A. (1976), « Mental rotation by the blind: does mental rotation depend on visual imagery? », dans *Journal of experimental psychology. Human perception and performance*, 2, p. 515-521.

McNaughton, B.L., Barnes, C.A., Gerrard, J.L., Grothard, K., Jung, M.W., Knierim, J.J., Kudrimoti, H. Qin, Y., Skaggs, W.E., Suster, M. et Weaver, K.L. (1996), « Deciphering the hippocampal polyglot: the hippocampus as a path integration system », dans *The Journal of Experimental Biology*, 199, p. 173-185.

Mellet, E., Briscogne, S., Tzourio-Mazoyer, N., Ghaem, O., Petit, L., Zago, L., Etard, O., Berthoz, A., Mazoyer, B. et Denis, M. (2000), « Neural correlates of topographic mental exploration, The impact of route versus survey perspective learning », dans *Neuroimage*, 12, p. 588-600.

Millar, S. (1976), « Spatial representation by blind and sighted children », dans *Journal of experimental child psychology*, p. 460-479.

Millar, S. (1994), « Understanding and representing space », dans *Theory and evidence from studies with blind and sighted children*. Oxford: Clarendon Press.

Miller, M.W. et Nowakowski, R.S. (1988), « Use of bromodeoxyuridine-immunohistochemistry to examine the proliferation, migration and time of origin of cells in the central nervous system », dans *Brain Research*, 457, p. 44-52.

Milner, B., Taylor, L. et Sperry, R.W. (1968), « Lateralized Suppression of Dichotically Presented Digits After Commissural Section in Man », dans *Science*, 161, p. 184-186.

Money, J., Alexander, D. et Walker, H.T. (1976), *A standardized road-map test of direction sense*. Baltimore : John Hopkins University Press.

Moser, E., Moser, M.B. et Andersen, P. (1993), « Spatial learning impairment parallels the magnitude of dorsal hippocampal lesions, but is hardly present following ventral lesions », dans *The Journal of Neuroscience*, 13, p. 3916-3925.

Moser, E.L., Kropff, E. et Moser, M.B. (2008), « Place cells, grid cells and the brain's spatial representation system », dans *Annual Review of Neuroscience*, 31, p. 69-89.

Moser, M.B., Moser, E.I., Forrest, E. Andersen, P. et Morris R.G.M. (1995), « Spatial learning with a minislab in the dorsal hippocampus », dans *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92, p. 9697-9701.

Muller, R.U. (1996), « A quarter of a century of place cells », dans *Neuron*, 17, p. 813-822.

Niemeyer, W. et Starlinger, I. (1981), « Do the Blind Hear Better? Investigations on Auditory Processing in Congenital or Early Acquired Blindness : II. Central Functions », dans *Audiology*, 20, p. 510-515.

Noordzij, M.L., Zuidhoek, S. et Postma, A. (2006), « The influence of visual experience on the ability to form spatial models based on route and survey description », dans *Cognition*, 100, p. 321-342.

Noordzij, M.L., Zuidhoek, S. et Postma, A. (2007), « The influence of visual experience on visual and spatial imagery », dans *Perception*, 36, p. 101-112.

O'Keefe, J., Burgess, N., Donnett, J.G., Jeffery, K.J. et Maguire, E.A. (1998), « Place cells, navigational accuracy, and the human hippocampus », dans *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 353, p. 1333-1340.

O'Keefe, J. (1979), « A review of the hippocampal place cells », dans *Progress in Neurobiology*, 13, p. 419-439.

O'Keefe, J. et Dostrovsky J. (1971), « The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat », *Brain Research*, 34, p. 171-175.

O'Keefe, J. et Nadel, L. (1978), *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford : Clarendon Press.

Pascual-Leone, A., Amedi, A., Fregni, F. et Merabet L.B. (2005), « The Plastic Human Brain Cortex », dans *Annual review of neuroscience*, 28, p. 377-401.

Passini, R. et Proulx, G. (1988), « Wayfinding Without Vision: an Experiment with Congenitally Totally Blind People », dans *Environment and Behavior*, 20, p. 227 -252.

Passini, R., Dupré, A. et Langlois, C. (1986), « Spatial Mobility of the Visually Handicapped Active Person: a Descriptive Study », dans *Journal of Visual Impairment and Blindness*, 80, p. 904-907.

- Passini, R., Proulx, G. et Rainville, C. (1990), « The spatio-cognitive abilities of the visually impaired population », dans *Environment and Behavior*, 22, p. 91–118.
- Poucet, B. (1993), « Spatial cognitive maps in animals: New hypotheses on their structure and neural mechanisms », dans *Psychological Review*, 100, p. 163-182.
- Poucet, B., Lenck-Santini, P.P., Paz-Villagrán, V. et Save, E (2003), « Place cells, neocortex and spatial navigation: a short review », dans *Journal of Physiology-Paris*, 97, p. 537-546.
- Pruessner, J.C., Li, L.M., Serles, W., Pruessner, M., Collins, D.L., Kabani, N., Lupien, S. et Evans, A.C. (2000), « Volumetry of hippocampus and amygdala with high-resolution MRI and three-dimensional analysis software, minimizing the discrepancies between laboratories », dans *Cerebral Cortex*, 10, p. 433-442.
- Rauschecker, J.P. (1995), « Compensatory plasticity and sensory substitution in the cerebral cortex », dans *Trends in Neuroscience*, 18, p. 36–43.
- Raz, N., Amedi, A. et Zohary, E. (2005), « V1 Activation in congenitally blind humans is associated with episodic retrieval », dans *Cerebral Cortex*, 15, p. 1459-1468.
- Rice, C.E. (1970), « Early blindness, early experience and perceptual enhancement », dans *Research Bulletin of the American Foundation for the Blind*, 22, p. 1–22.
- Rieser, J.J., Hill, E.W., Talor, C.R., Bradfield, A. et Rosen, S. (1992), « Visual experience, visual field size, and the development of nonvisual sensitivity to the spatial structure of outdoor neighborhoods explored by walking », dans *Journal of Experimental Psychology. General*, 121, p. 210–221.
- Röder, B., Rösler F. et Hennighausen, E. (1997), « Different cortical activation patterns in blind and sighted humans during encoding and transformation of haptic images », dans *Psychophysiology*, 34, p. 292–307.
- Röder, B., Rösler, F. et Neville, H.J. (2001), « Auditory memory in congenitally blind adults: a behavioral-electrophysiological investigation », dans *Cognitive Brain Research*, 11, p. 289-303.
- Röder, B., Teder-Sälejärvi, W., Sterr, A., Rösler, F., Hillyard, S.A. et Neville, H.J. (1999), « Improved auditory spatial tuning in blind humans ». dans *Nature*, 400, 162-166.
- Rolls, E.T., Miyashita, Y., Cahusac, P.M., Kesner, R.P., Niki, H., Feigenbaum, J.D. et Bach, L. (1989), « Hippocampal neurons in the monkey with activity related to the place in which a stimulus is shown », dans *The Journal of Neuroscience*, 9, p. 1835-1845.

Rösler, F., Röder, B., Heil, M. et Hennighausen, E. (1993), « Topographic differences of slow event-related brain potentials in blind and sighted adult human subjects during haptic mental rotation », dans *Cognitive Brain Research*, 1, p. 145–159.

Sadato, N., Okada, T., Honda, M. et Yonekura, Y. (2002), « Critical period for cross-modal plasticity in blind humans: a functional MRI study », dans *Neuroimage*, 16, p. 389-400.

Saint-Amour, D., Lepore, F., Guillemot, J.P. et Lassonde, M. (2006), « Sound localization in early-blind human subjects: evidence for adaptative cortical plasticity », dans S. Lomber et J.J. Eggermont (Eds), *Reprogramming the Cerebral Cortex*. Oxford: Oxford University Press.

Save, E., Cressant, A., Thinus-Blanc, C. et Poucet, B. (1998), « Spatial firing of hippocampal place cells in blind rats », dans *The Journal of Neuroscience*, 18, p. 1818-1826.

Scoville, W.B. et Milner, B. (1957), « Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions », dans *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 20, p.11-21.

Shapiro, M.L. et Eichenbaum, H. (1999), « Hippocampus as a memory map: synaptic plasticity and memory encoding by hippocampal neurons », dans *Hippocampus*, 9, p. 365-384.

Shelton, A.L. et Gabrieli, J.D. (2002), « Neural correlates of encoding space from route and survey perspectives », dans *The Journal of Neuroscience*, 22, p. 2711-2717.

Shi, Y., Thompson, P.M., de Zubicaray, G.I., Rose, S.E., Tu, Z., Dinov, I. et Toga, A.W. (2007), « Direct mapping of hippocampal surfaces with intrinsic shape context », dans *Neuroimage*, 37, p. 792-807.

Shors, T.J., Townsend, D.A., Zhao, M., Kozorovitskiy, Y. et Gould, E. (2002), « Neurogenesis may relate to some but not all types of hippocampal-dependent learning », dans *Hippocampus*, 12, p. 578-584.

Smith, M.L. et Milner, B. (1989), « Right hippocampal impairment in the recall of spatial location: encoding deficit or rapid forgetting? », dans *Neuropsychologia*, 27, p. 71-81.

Strelow, E.R. (1985), « What is needed for a theory of mobility. Direct perception and cognitive maps – lessons from the blind ». *Psychological Review*, 92, p.226–248.

Théoret, H., Merabet, L. et Pascual-Leone, A. (2004), « Behavioral and neuroplastic changes in the blind: evidence for functionally relevant cross-modal interactions », dans *Journal of Physiology – Paris*, 98, p. 221-233.

Thinus-Blanc, C. et Gaunet, F. (1997), « Representation of space in blind persons: vision as a spatial sense? », dans *Psychological Bulletin*, 121, p. 20-42.

Thorndyke, P.W. et Hayes-Roth, B. (1982), « Differences in spatial knowledge acquired from maps and navigation », dans *Cognitive Psychology*, 14, p. 560-589.

Tinti, C., Adenzato, M., Tamietto, M. et Cornoldi, C. (2006), « Visual experience is not necessary for efficient spatial cognition: evidence from blindness », dans *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 59, p. 1306-1328.

Van Boven, R.W., Hamilton, R.H., Kauffman, T., Keenan, J.P. et Pascual-Leone, A. (2000), « Tactile spatial resolution in braille readers », dans *Neurology*, 54, p. 2230-2236.

Van Praag, H., Schinder, A.F., Christie, B.R., Toni, N., Palmer, T.D. et Gage, F.H. (2002), « Functional neurogenesis in the adult hippocampus », dans *Nature*, 415, p. 1030-1034.

Vargha-Khadem, F., Gadian, D.G., Watkins, K. E., Connelly, A., Van Paesschen, W. et Mishkin, M. (1997), « Differential effects of early hippocampal pathology on episodic and semantic memory », dans *Science*, 277, p. 376-380.

Voss, P., Gougoux, F., Lassonde, M., Zatorre, R.J. et Lepore F. (2006), « A positron emission tomography study during auditory localization by late-onset blind individuals », dans *NeuroReport*, 20, p. 383-388.

Voss, P., Gougoux, F., Zatorre, R.J., Lassonde, M. et Lepore F. (2008), « Differential occipital responses in early- and late-blind individuals during a sound-source discrimination task », dans *Neuroimage*, 40, p. 746-758.

Voss, P., Lassonde, M., Gougoux, F., Fortin, M., Guillemot, J.P. et Lepore F. (2004), « Early and late-onset blind individuals show supra-normal auditory abilities in far-space », dans *Current Biology*, 14, p. 1734-1738.

Weeks, R., Horwitz, B., Aziz-Sultan, A., Tian, B., Wessinger, C.M., Cohen, L.G., Hallett, M. et Rauschecker, J.P. (2000), « A Positron emission tomographic study of auditory localization in the congenitally blind », dans *The Journal of Neuroscience*, 20, p. 2664-2672.

Whishaw, I.Q., Hines, D.J. et Wallace, D.G. (2001), « Dead reckoning (path integration) requires the hippocampal formation: evidence from spontaneous exploration and spatial learning tasks in light (allothetic) and dark (idiothetic) tests », dans *Behavioural Brain Research*, 127, p. 49-69.

Woollett, K., Glensman, J. et Maguire, E.A. (2008), « Non-spatial expertise and hippocampal gray matter volume in humans », dans *Hippocampus*, 18, p. 981-984.

Worsley, C.L., Recce, M., Spiers, H.J., Marley, J., Polkey, C.E. et Morris, R.G. (2001), « Path integration following temporal lobectomy in humans », *Neuropsychologia*, 39, p. 452-64.

Zola-Morgan, S., Squire, L.R., et Amaral, D.G. (1986), « Human amnesia and the medial temporal region: enduring memory impairment following a bilateral lesion limited to field CA1 of the hippocampus », dans *The Journal of Neuroscience*, 6, p. 2950-2967.

Zwiers, M.P., Van Opstal, A.J. et Cruysberg, J.R.M. (2001), « A Spatial Hearing Deficit in Early-Blind Humans », dans *The Journal of Neuroscience*, 21, p. 1-5.

> Qu'advient-il lorsqu'un individu perd la vue et que les informations visuelles ne parviennent plus aux régions cérébrales dédiées à leur traitement ? Ces régions deviennent-elles désuètes ? Arrêtent-elles de contribuer aux processus sensoriels et cognitifs ? Non. Les connaissances actuelles suggèrent que le cerveau se réorganise et rallie ces régions afin de traiter des stimulus non-visuels. Notre laboratoire se consacre depuis plusieurs années à l'étude de la cécité et des conséquences qui lui sont associées, tant sur le plan comportemental que sur celui de la réorganisation cérébrale. <



Perte sensorielle et réorganisation cérébrale

Madeleine Fortin, Patrice Voss, Maryse Lassonde, Franco Lepore



Centre de recherche, Centre hospitalier universitaire Mère-Enfant (Sainte-Justine) et Centre de recherche en neuropsychologie et cognition, Université de Montréal, CP 6128 - Succursale Centre-ville, Montréal (Québec), H3C 3J7 Canada.

REVUES
SYNTHÈSE

Le monde sonore des non-voyants

Chez tout individu, la vision joue un rôle prépondérant dans l'acquisition d'informations relatives à son environnement : elle facilite notamment ses déplacements. Ainsi, les personnes privées de la vue doivent effectuer d'importants ajustements pour compenser cette perte et interagir de manière efficace avec le monde qui les entoure.

Les interrogations liées aux mécanismes susceptibles de pallier l'absence d'une modalité sensorielle si importante passionnent les chercheurs depuis fort longtemps. Déjà au 18^e siècle, Diderot avait émis l'idée que les personnes aveugles de naissance compensaient l'absence du sens de la vue en développant les autres sens et, principalement, ceux de l'ouïe et du toucher. Depuis, les études expérimentales ont donné lieu à l'émergence de deux hypothèses [1]. L'une propose que les personnes non-voyantes devraient être sévèrement handicapées puisque la vision joue chez l'humain un rôle important dans le développement de la représentation de l'espace [2]. L'autre, en accord avec ce qu'affirmait Diderot, suggère plutôt que les autres modes sensoriels permettraient de compenser la perte de la vue et qu'une conception appropriée de l'espace pourrait donc être formée [3]. La majorité des étu-

des réalisées au cours de la dernière décennie appuient davantage cette deuxième explication [4].

Notre laboratoire se consacre depuis plusieurs années à l'étude de la plasticité cérébrale consécutive à la perte d'un des cinq sens et s'attache particulièrement au développement du sens de l'ouïe chez les aveugles. Les différents travaux de recherche que nous avons effectués appuient l'hypothèse de la compensation intermodale chez la personne atteinte de cécité.

En 1998, Lessard *et al.* [5] ont publié, dans la revue *Nature* les résultats d'une étude portant sur la localisation sonore chez les personnes aveugles précoces soumises à deux situations expérimentales. Elles devaient d'abord localiser la provenance de sons à l'aide des deux oreilles (présentation binaurale) puis, dans un deuxième temps, à l'aide d'une seule oreille, l'autre étant obstruée (présentation monaurale). Lorsqu'ils pouvaient se servir des deux oreilles, les sujets aveugles, tout comme les voyants, arrivaient à bien identifier la provenance des sons. Cependant, lorsqu'ils ne pouvaient utiliser qu'une seule oreille, les voyants présentaient un biais positionnel en faveur de l'oreille non obstruée et ce, que les sons soient émis de façon ipsilatérale ou contralatérale à celle-ci (Figure 1). Chez les participants aveugles, ce phénomène était également présent mais seulement chez la moitié d'entre eux. Cependant, l'autre moitié a localisé adéquatement la provenance des sons, même s'ils étaient émis ipsilatéralement à l'oreille obstruée, et ce dans la

quasi-totalité des essais. Il est particulièrement intéressant de relever qu'aucune localisation adéquate n'a été observée chez les 36 participants voyants. Ces résultats étonnants permettent de supposer que les personnes aveugles utilisent les indices monauraux plus efficacement afin d'explorer leur environnement. De plus, ils montrent que la

calibration de l'espace azimuthal peut être effectuée en l'absence de vision puisque les sujets aveugles arrivent à développer une excellente représentation de l'espace malgré l'absence de la vue. Ces résultats ont, par la suite, été confirmés à plusieurs reprises [6-8].

Des études subséquentes ont tenté de vérifier si notre hypothèse voulant que les personnes aveugles utilisent plus efficacement les indices monauraux pour explorer leur environnement était valide. Nous avons donc évalué l'effet d'une modification des indices spectraux lors de la localisation de sons émis de manière monaurale [7]. Les sujets aveugles ne présentant pas de biais positionnel ont donc refait la tâche de localisation monaurale tout en étant soumis à différentes modalités d'atténuation des indices spectraux, soit par des modifications de la forme du pavillon de l'oreille avec de la pâte acoustique soit par la filtration de certaines fréquences du son. Dans ces différentes situations, le nombre d'erreurs a augmenté de manière significative, ce qui appuie donc notre hypothèse.

Puisque les études précédentes s'étaient déroulées dans l'espace péripersonnel, il était pertinent de se demander si les capacités supérieures des sujets aveugles pour la localisation de sons pouvaient être attribuées au fait que l'espace proximal peut être calibré par la rétroaction sensori-motrice. Nous avons donc effectué une étude de discrimination auditive où les sons étaient émis à une distance de trois mètres [9]. Cette fois, les participants devaient déterminer si deux sons provenaient du même endroit ou d'endroits différents. Les sujets étaient soumis à trois situations de stimulation, les deux premières consistant à discriminer des sons présentés dans l'espace frontal (devant le participant) et latéral (à la gauche ou à la droite du participant). Dans la troisième, les participants devaient évaluer la distance des stimuli, le premier son étant émis à 3 mètres et le deuxième dans l'intervalle entre cette position et 4 mètres. Lorsque les sons étaient présentés en position frontale ou en position latérale, dans l'hémichamp antérieur à l'axe interaural, les sujets voyants et aveugles réussissaient de manière équivalente. Cependant, les sujets non-voyants, qu'ils aient perdu la vue tardivement ou en bas âge, arrivaient mieux que les voyants à discriminer la provenance des sons lorsque ceux-ci étaient présentés dans l'hémichamp latéral derrière l'axe interaural, et lorsqu'un jugement appréciatif de la distance était requis. Ainsi, les personnes aveugles parviennent à calibrer l'espace extra-personnel malgré l'absence de rétroaction visuelle et tactile permettant de valider cette calibration. De plus, elles présentent des capacités de discrimination supérieures à celles des voyants lorsque les tâches reposent

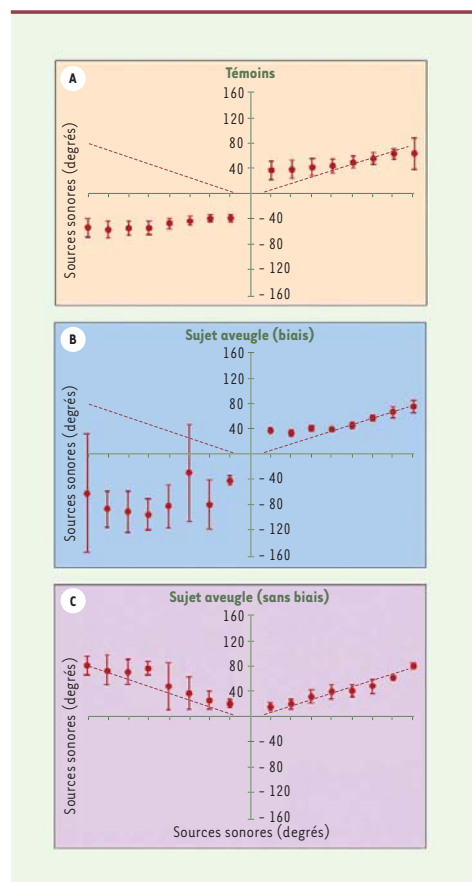


Figure 1. Tâche de localisation monaurale. Présentation des résultats pour personnes voyantes (A), un sujet représentatif des sujets aveugles présentant un biais positionnel (B) et un sujet aveugle représentatif de ceux qui ne présentent pas de biais positionnel (C). La ligne pointillée indique la localisation des sources sonores alors que les points indiquent la localisation perçue de cette même source (adaptée de [5]).

sur l'analyse d'indices auditifs subtils, ce qui corrobore d'ailleurs les résultats d'autres chercheurs [10-11]. Nous nous sommes également intéressés aux capacités de discrimination de la hauteur tonale des sons [12]. Dans l'expérience que nous avons menée, les participants entendaient des paires de sons dont la difficulté de discrimination variait soit selon les hauteurs tonales, soit selon les intervalles de temps qui séparaient les deux sons. Les sujets devaient déterminer si la hauteur tonale des deux sons montait ou descendait. Pour ce type de tâche, nous avons montré que les sujets aveugles de naissance présentaient une meilleure performance que les voyants et que les sujets devenus aveugles tardivement. Une corrélation négative était d'ailleurs présente entre l'âge du début de la cécité et la performance à la tâche. Ces études comportementales soulignent de manière éloquentes la capacité des individus aveugles à compenser la perte de stimulation visuelle. En effet, non seulement arrivent-ils à utiliser l'ouïe pour calibrer leur environnement, mais, plus encore, ils réussissent à développer des habiletés telles qu'elles augmentent leur potentiel d'interaction avec ce qui les entoure. Il est donc pertinent de se demander à quoi peuvent être attribuées ces capacités supérieures. Les techniques d'imagerie cérébrale maintenant disponibles nous offrent désormais des moyens d'approfondir davantage nos connaissances et de répondre en partie à cette question.

La cécité révèle un cerveau plastique

Au début des années 1990, il a été démontré que des signaux électriques provenant des régions corticales postérieures, celles où s'effectue normalement le traitement des stimulations visuelles, étaient présents chez les aveugles mais non chez les voyants lors de l'exécution d'une tâche de localisation auditive [13, 14]. Ainsi, ces régions seraient

réquisitionnées dans le traitement d'informations auditives chez les non-voyants. De façon analogue, les participants aveugles ayant fait preuve de performances exceptionnelles (voir [5]) participèrent de nouveau à une tâche de localisation sonore mais en se prêtant, cette fois, à l'enregistrement de leurs potentiels évoqués [6]. Chez ces participants, les composantes N1 et P3 (pics caractéristiques de l'onde cérébrale en réponse à une stimulation auditive) furent retrouvées non seulement dans les régions centrales, celles qui sont propres au traitement auditif comme chez les sujets voyants, mais également dans les régions occipitales (Figure 2). Ces résultats suggèrent qu'une réorganisation intermodale au niveau cortical surviendrait chez les personnes aveugles et que les structures visuelles désafférentées seraient recrutées afin de permettre le traitement des stimulus auditifs. Par ailleurs, une étude subséquente a démontré que les composantes du spectre de l'EEG des sujets aveugles manifestaient une très grande cohérence entre les cortex occipital et auditif pour ce qui est des ondes thêta, alpha et bêta [15]. Ceci témoigne du fait que l'activité déclenchée dans la zone de traitement normal, c'est-à-dire le cortex auditif, était fortement corrélée avec l'activité produite dans le cortex occipital recruté pour le traitement des stimulus auditifs.

Dans une étude ultérieure, les participants aveugles furent répartis en deux groupes selon leur performance liée à la tâche de localisation auditive monaurale. Leur activité cérébrale étudiée à l'aide de la tomographie par émission de positons (TEP) fut comparée à celle de

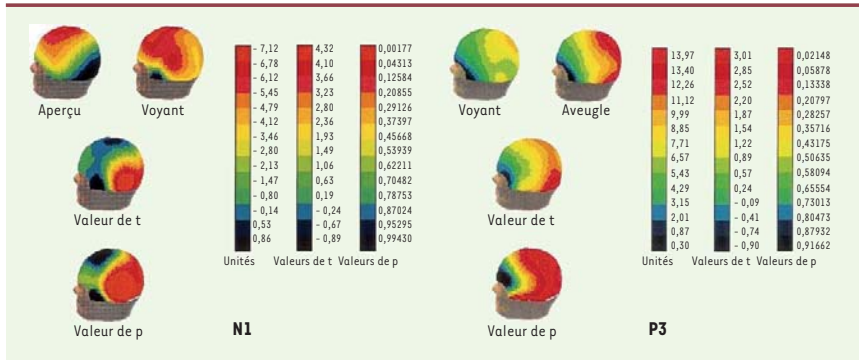


Figure 2. Distribution des composantes N1 (portion gauche de la figure) et P3 (portion droite de la figure) chez les personnes aveugles et voyantes durant une tâche de localisation sonore. Les couleurs rouge-orange correspondent aux régions les plus activées et les couleurs bleu-noir aux régions les moins activées (adaptée de [6]).



personnes voyantes. Lors de l'exécution d'une tâche de localisation sonore, ces deux groupes ont manifesté des activations cérébrales différentes [8]. En effet, seuls les participants montrant une performance supérieure pour l'exécution de la tâche de localisation monaurale présentaient une activation dans le cortex visuel; ceux ayant une performance normale ne se distinguaient pas des voyants pour les régions activées (Figure 3). De plus, une corrélation a été établie entre le niveau d'activation du cortex et la performance observée chez les aveugles : plus le cortex était activé, meilleure était la performance. Ainsi, un lien clair entre le recrutement du cortex occipital et la performance lors de tâches de localisation sonore a pu être établi. Cette étude a, par la suite, été reprise auprès de participants aveugles ayant perdu la vue tardivement [16]. Ces derniers ne montraient pas de supériorité de performance pour exécuter la tâche de localisation sonore. Cependant, les résultats obtenus attestent qu'une activité est tout de même présente dans le cortex occipital, bien qu'elle soit moins importante que celle observée chez les aveugles précoces. Cela indique qu'une certaine plasticité survient également lorsque la vision est per-

due plus tard dans la vie, mais elle semble plus limitée que dans le cas des sujets aveugles précoces et ne semble pas offrir de marge pour une « surperformance » lors de tâches très difficiles.

La stimulation magnétique transcrânienne (SMT) est une nouvelle technique de localisation cérébrale qui permet d'étudier les effets de « lésions virtuelles » sur le fonctionnement du cerveau. Comme la SMT perturbe le fonctionnement normal d'une région très précise du cerveau, on en déduit, par conséquent, la fonction de cette région. Ainsi, comme les études présentées jusqu'à maintenant portent à le croire, si le cortex visuel est utilisé par les aveugles pour le traitement de stimulus auditifs, la désactivation de ce cortex devrait perturber leur capacité à bien traiter les sons. C'est exactement ce qui s'est produit lorsque la SMT a été appliquée sur le cortex occipital concurrentement à une tâche de localisation auditive : seule la performance

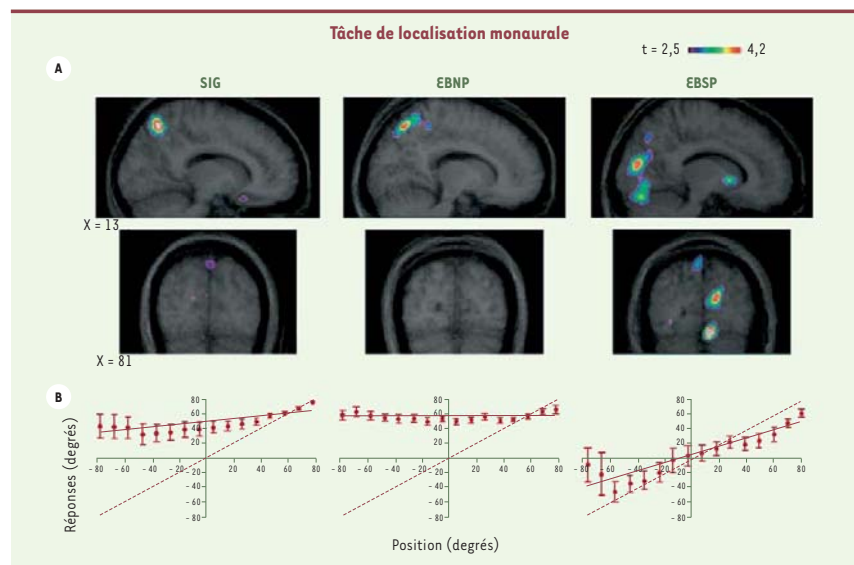


Figure 3. Localisation sonore et tomographie par émission de positons (TEP). A. Activations cérébrales lors de la tâche de localisation monaurale. À gauche les voyants, au centre les sujets aveugles avec biais positionnel et à droite les sujets aveugles sans biais positionnel. On note la présence d'une activation du cortex occipital seulement chez les sujets aveugles ne présentant pas de biais positionnel. Cette activation ne se retrouve pas chez les personnes voyantes et chez les sujets aveugles non-performants qui présentent tous deux un biais positionnel en faveur de l'oreille non obstruée. B. Les données comportementales correspondantes sont présentées pour la même tâche. Comme pour la Figure 1, la ligne pointillée indique la localisation des sources sonores tandis que les points indiquent la localisation perçue de cette même source. SIG = sujets témoins voyants ; EBNP = sujets aveugles précoces non performants ; EBSP = sujets aveugles précoces supra-performants (adaptée de [8]).

des sujets aveugles a subi une diminution tandis que celle des voyants est demeurée inchangée [17]. Ce résultat permet donc, pour la première fois, d'établir un lien de causalité entre le recrutement du cortex occipital et la performance associée à une tâche de localisation auditive, démontrant dès lors que l'activité occipitale observée chez les sujets aveugles n'est pas qu'un simple épiphénomène.

En résumé, ces résultats mettent en lumière l'étonnante capacité du cerveau à se réorganiser après la perte d'un des cinq sens. Les études en cours au sein de notre laboratoire visent à déterminer si de telles facultés supranormales pour ce qui est de stimulations auditives et des réorganisations correspondantes se limitent au sens de l'ouïe ou s'étendent aussi à d'autres sens, tel le toucher, ou à d'autres fonctions, telles la mémoire de travail ou l'orientation dans l'espace [18].

La surdit , similaire   la c cit 

Afin d'acqu rir davantage d'informations quant   la mani re dont le cerveau pallie la perte d'un des cinq sens, nous nous sommes  galement int ress s   la r organisation du cerveau des personnes sourdes. De nombreuses  tudes ont d montr  qu'une plasticit  similaire   celle d tect e chez les aveugles existerait  galement chez les sourds. Il semblerait effectivement que, chez ces personnes, les r gions auditives soient mobilis es afin de r aliser des t ches de nature visuelle [19-21]. Par ailleurs, le d veloppement de proth ses auditives (implants cochl aires) permet aujourd'hui de r tablir l'audition chez les sujets sourds [22]. Les r ussites et les  checs de ces implants nous offrent la possibilit  de jeter un nouveau regard sur les processus de plasticit  c r brale. En effet, il semblerait que la plasticit  intermodale serait un facteur contrariant le bon fonctionnement de la proth se [23]. C'est ce qu'a  galement d montr  notre laboratoire [24] en enregistrant, chez des personnes dot es d'un implant cochl aire, les potentiels  voqu s par des stimulus visuels.

Dans notre  tude, les participants sourds (ayant tous perdu l'audition apr s l'acquisition du langage) furent r partis en deux groupes selon leur capacit    reconnaître le langage   l'aide de l'implant cochl aire. Des stimulus visuels en mouvement  taient pr sent s   l'ensemble des participants. Lors de cette t che, les personnes du premier groupe, celles capables de reconnaître le langage   l'aide de l'implant (performants), pr sentaient des r ponses corticales similaires   celles obtenues chez des sujets entendants, c'est- -dire une activit  c r brale restreinte aux aires visuelles. Or, pour les personnes du second groupe, celles incapables de reconnaître le langage avec l'implant (non performants), l'activit  c r brale  tait nettement plus faible dans les aires visuelles et  tait distribu e plus ant rieurement, notamment dans les zones auditives, t moignant ainsi du recrutement de ces aires. Ces r sultats corroborent l'id e selon laquelle les difficult s   b n ficier de l'implant cochl aire seraient en partie attribuables   la plasticit  qui fait suite   l'apparition de la surdit  [25]. Ainsi, chez les individus non performants, les aires auditives sont recrut es pour traiter l'information visuelle

et ne seraient plus disponibles pour traiter les entr es auditives qui parviennent maintenant au cortex gr ce   l'implant.

Ces divers r sultats illustrent la fascinante aptitude que poss de notre cerveau pour se r organiser, ce qui permet de pallier les d ficits et d'acqu rir des capacit s hors du commun. Ils illustrent aussi cependant un paradoxe associ    la plasticit  c r brale : elle peut entra ner des effets ind sirables emp chant les aires sollicit es par un autre mode sensoriel de se consacrer de nouveau   leur fonction premi re lorsque nous tentons de la r tablir gr ce   une proth se.  

SUMMARY

Sensory loss and brain reorganization

It is without a doubt that humans are first and foremost visual beings. Even though the other sensory modalities provide us with valuable information, it is vision that generally offers the most reliable and detailed information concerning our immediate surroundings. It is therefore not surprising that nearly a third of the human brain processes, in one way or another, visual information. But what happens when the visual information no longer reaches these brain regions responsible for processing it? Indeed numerous medical conditions such as congenital glaucoma, retinitis pigmentosa and retinal detachment, to name a few, can disrupt the visual system and lead to blindness. So, do the brain areas responsible for processing visual stimuli simply shut down and become non-functional? Do they become dead weight and simply stop contributing to cognitive and sensory processes? Current data suggests that this is not the case. Quite the contrary, it would seem that congenitally blind individuals benefit from the recruitment of these areas by other sensory modalities to carry out non-visual tasks. In fact, our laboratory has been studying blindness and its consequences on both the brain and behaviour for many years now. We have shown that blind individuals demonstrate exceptional hearing abilities. This finding holds true for stimuli originating from both near and far space. It also holds true, under certain circumstances, for those who lost their sight later in life, beyond a period generally believed to limit the brain changes following the loss of sight. In the case of the early blind, we have shown their ability to localize sounds is strongly correlated with activity in the occipital cortex (the location of the visual processing), demonstrating that these areas are functionally engaged by the task. Therefore it would seem that the plastic nature of the human brain allows them to make new use of the cerebral areas normally dedicated to visual processing.  



RÉFÉRENCES

1. Rauschecker JP. Compensatory plasticity and sensory substitution in the cerebral cortex. *Trends Neurosci* 1995 ; 18 : 36-43.
2. Axelrod S. *Effects of early blindness*, New York : American Foundation for the Blind, 1959.
3. Rice CE. Early blindness, early experience and perceptual enhancement. *Res Bull Am Found Blind* 1970 ; 22 : 1-22.
4. Pascual-Leone A, Amedi A, Fregni F, Merabet LB. The plastic human brain cortex. *Ann Rev Neurosci* 2005 ; 28 : 377-401.
5. Lessard N, Paré M, Lepore F, Lassonde M. Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects. *Nature* 1998 ; 395 : 278-80.
6. Leclerc C, Saint-Amour D, Lavoie ME, et al. Brain functional reorganization in early blind humans revealed by auditory event-related potentials. *NeuroReport* 2000 ; 11 : 545-50.
7. Doucet ME, Guillemot JP, Lassonde M, et al. Blind subjects process auditory spectral cues more efficiently than sighted people. *Exp Brain Res* 2005 ; 160 : 194-209.
8. Gougoux F, Zatorre RJ, Lassonde M, et al. A functional neuroimaging study of sound localization: visual cortex activity predicts performance in early-blind individuals. *PLoS Biol* 2005 ; 3 : 324-33.
9. Voss P, Lassonde M, Gougoux F, et al. Early and late-onset blind individuals show supra-normal auditory abilities in far-space. *Curr Biol* 2004 ; 14 : 1734-8.
10. Ashmead DH, Wall RS, Ebinger KA, et al. Spatial hearing in children with visual disabilities. *Perception* 1998 ; 27 : 105-22.
11. Röder B, Teder-Sälejärvi W, Sterr A, et al. Improved auditory spatial tuning in blind humans. *Nature* 1999 ; 400 : 162-6.
12. Gougoux F, Lepore F, Lassonde M, et al. Pitch discrimination in the early blind. *Nature* 2004 ; 430 : 309.
13. Kujala T, Alho K, Paavilainen P, et al. Neural plasticity in processing of sound location by the early blind: an event-related potential study. *Electroencephalog Clin Neurophysiol* 1992 ; 84 : 469-72.
14. Kujala T, Huottilainen M, Sinkkonen J. Visual cortex activation in blind humans during sound discrimination. *Neurosci Lett* 1995 ; 183 : 143-6.
15. Leclerc C, Segalowitz SJ, Desjardins J, et al. EEG coherence in early blind humans during sound localization. *Neurosci Lett* 2005 ; 376 : 154-9.
16. Voss P, Gougoux F, Lassonde M, et al. A positron emission tomography study during auditory localization by late-onset blind individuals. *NeuroReport* 2006 ; 17 : 383-8.
17. Collignon O, Lassonde M, Lepore F, et al. Functional cerebral reorganization for auditory spatial processing and auditory substitution of vision in early blind subjects. *Cerebr Cortex* 2007 online.
18. Fortin M, Voss P, Rainville C, et al. Impact of vision on the development of topographical orientation abilities. *NeuroReport* 2006 ; 17 : 443-6.
19. Bavelier D, Brozinsky C, Tomann A, et al. Impact of early deafness and early exposure to sign language on the cerebral organization for motion processing. *J Neurosci* 2001 ; 21 : 8931-42.
20. Finney EM, Fine I, Dobkins KR. Visual stimuli activate auditory cortex in the deaf. *Nat Neurosci* 2001 ; 4 : 1171-3.
21. Finney EM, Clementz BA, Hickok G, Dobkins KR. Visual stimuli activate auditory cortex in deaf subjects: evidence from MEG. *NeuroReport* 2003 ; 14 : 1425-7.
22. Panton CW, Don M, Eggermont JJ, et al. Auditory system plasticity in children after long periods of complete deafness. *NeuroReport* 1996 ; 8 : 61-5.
23. Giraud AL, Price CJ, Graham JM, et al. Cross-modal plasticity underpins language recovery after cochlear implantation. *Neuron* 2001 ; 30 : 657-63.
24. Doucet ME, Bergeron F, Lassonde M, et al. Cross-modal reorganization and speech perception in cochlear implant users. *Brain* 2006 ; 29 : 3376-83.
25. Lee DS, Lee JS, Oh SH, et al. Cross-modal plasticity and cochlear implants. *Nature* 2001 ; 409 : 149-50.

TIRÉS À PART

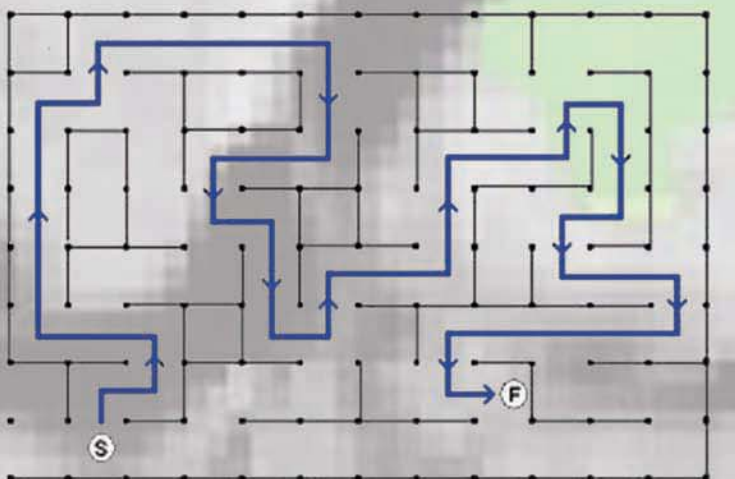
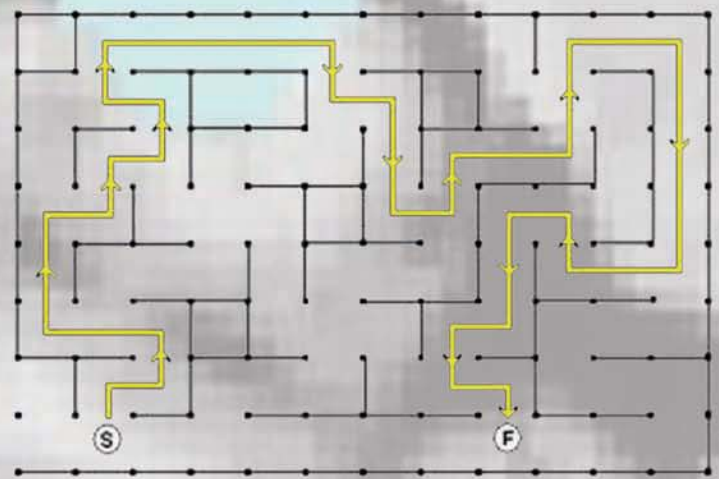
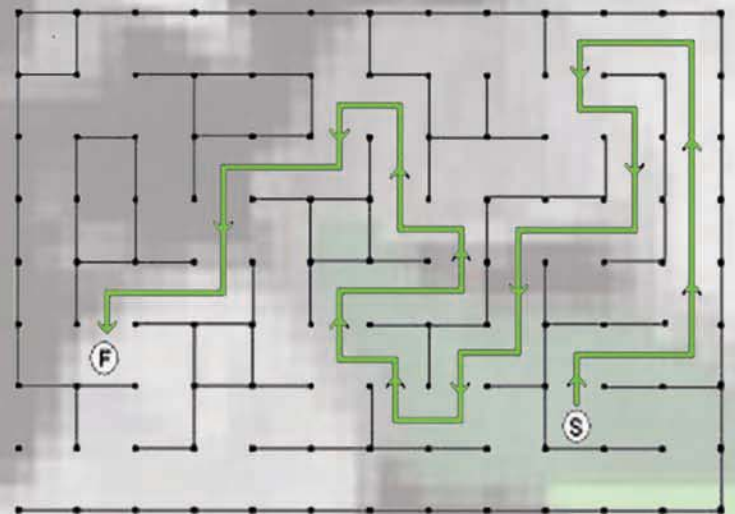
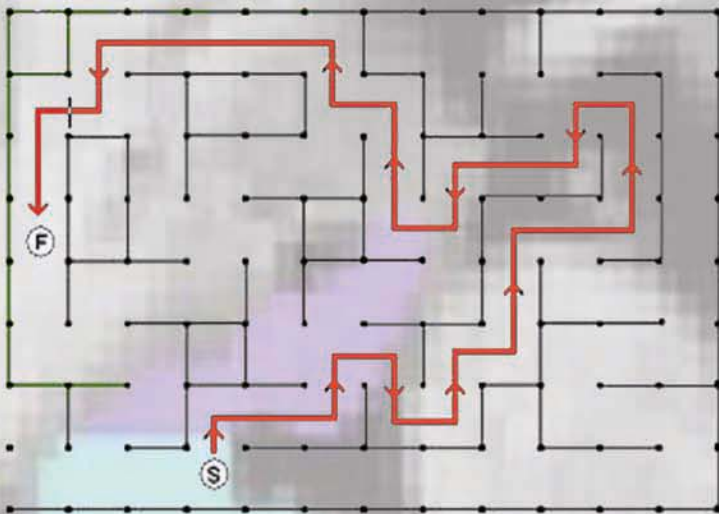
M. Fortin

BRAIN

A JOURNAL OF NEUROLOGY

Volume 131 Part 11 November 2008

www.brain.oxfordjournals.org



BRAIN

A JOURNAL OF NEUROLOGY

Former Editors

John Bucknill, James Crichton-Browne, David Ferrier and John Hughlings Jackson (1878), Armand de Watteville (1884), Robert Percy Smith (1901), Henry Head (1905), Gordon Holmes (1923), Francis Walshe (1938), Russell Brain (1954), Denis Williams (1967), Charles Phillips (1975), Peter (PK) Thomas (1982), Ian McDonald (1991), John Newsom-Davis (1997).

Editor Alastair Compston (Cambridge)

Associate Editors

Patrick Chinnery (Newcastle upon Tyne)
Christian Elger (Bonn)
Mark Hallett (Bethesda)
Argye Hillis (Baltimore)

Jan van Gijn (Utrecht)
Dimitri Kullmann (London)
Geraint Rees (London)
Angela Vincent (Oxford)

Associate Editor, Secretary and Treasurer Geraint Rees (London)

Scientific Editor Eleanor Riches

Editorial Assistant Joanne Bell

Advisory Board

Jean Aicardi (Paris)	James Dambrosia (Bethesda)	Steve Waxman (New Haven)	Marsel Mesulam (Chicago)
Frederik Barkhof (Amsterdam)	Glenda Halliday (Sydney)	Hartmut Wekerle (Munich)	Yoshikuni Mizuno (Tokyo)
Thomas Bird (Seattle)	Seth Love (Bristol)	Sam Berkovic (Melbourne)	Pam Shaw (Sheffield)
Alexis Brice (Paris)	Catherine Lubetzki (Paris)	Marinos Dalakas (Bethesda)	Cornelius Weiller (Freiburg)
David Brooks (London)	Mary Reilly (London)	Masud Husain (London)	
Oliver Brüstle (Bonn)	Gen Sobue (Nagoya)	Roger Lemon (London)	

Manuscripts should be submitted online at <http://mc.manuscriptcentral.com/brain>. For inquiries please contact the editorial office: e-mail, brain@medschl.cam.ac.uk; tel, +44(0)1223 331141; fax, +44(0)1223 767382.

© Guarantors of Brain 2008

All rights reserved; no part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording, or otherwise without either the prior written permission of the Publishers, or a licence permitting restricted copying issued in the UK by the Copyright Licensing Agency Ltd, 90 Tottenham Court Road, London W1P 9HE, or in the USA by the Copyright Clearance Center, 222 Rosewood Drive, Danvers, MA 01923. For those in the USA or Canada not registered with CCC, articles can be obtained by fax in 48 hours by calling: WISE for Medicine™ 1-800-667-WISE.

Drug disclaimer

The mention of trade names, commercial products or organizations, and the inclusion of advertisements in the journal does not imply endorsement by the Guarantors of Brain, the editors, the editorial board, Oxford University Press or the organization to which the authors are affiliated. The editors and publishers have taken all reasonable precautions to verify drug names and doses, the results of experimental work and clinical findings published in the journal. The ultimate responsibility for the use and dosage of drugs mentioned in the Journal and in interpretation of published material lies with the medical practitioner, and the editors and publishers cannot accept liability for damages arising from any errors or omissions in the journal. Please inform the editors of any errors.

Disclaimer

Statements of fact and opinion in the articles in Brain are those of the respective authors and contributors and not of Brain or Oxford University Press. Neither Oxford University Press nor Brain make any representation, express or implied, in respect of the accuracy of the material in this journal and cannot accept any legal responsibility or liability for any errors or omissions that may be made. The reader should make his/her own evaluation as to the appropriateness or otherwise of any experimental technique described.