

Université de Montréal

**LES HABILITÉS SPATIO-COGNITIVES DES AVEUGLES DE
NAISSANCE :
RÉSOLUTION DE LABYRINTHES TACTILES**

Présenté par :

Léa Gagnon, B.Sc.

École d'optométrie

Mémoire présenté à la faculté des études supérieures et postdoctorales
en vue de l'obtention du grade de maîtrise en sciences de la vision,
option sciences fondamentales et appliquées

Juillet 2010

© Léa Gagnon, 2010

Université de Montréal

Faculté des études supérieures et postdoctorales

Ce mémoire intitulé :

**LES HABILITÉS SPATIO-COGNITIVES DES AVEUGLES DE
NAISSANCE :
RÉSOLUTION DE LABYRINTHES TACTILES**

Présenté par :

Léa Gagnon, B.Sc.

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Vasile Diaconu, Ph.D.
président rapporteur

Maurice Ptito, M.D., Ph.D.
directeur de recherche

Marie-Chantal Wanet, Ph.D.
membre du jury

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|--|------|
| TABLE DES MATIÈRES | i |
| RÉSUMÉ ET MOTS CLÉS | v |
| SUMMARY AND KEY WORDS | vii |
| LISTE DES TABLEAUX | ix |
| LISTE DES FIGURES | xi |
| LISTE DES ABRÉVIATIONS | xiii |
| REMERCIEMENTS | xv |
| I. INTRODUCTION | 1 |
| 1. Plasticité | 1 |
| 1.1 Effets de la privation sensorielle | 3 |
| 1.2 Hypertrophie compensatrice | 5 |
| 1.2.1 Exemples chez l'animal | 5 |
| 1.2.2 Exemples chez l'humain | 6 |
| 1.3 Plasticité intermodale | 7 |
| 1.3.1 Exemples chez l'animal | 7 |
| 1.3.2 Exemples chez l'humain | 8 |
| 1.3.3 Psychophysique des sens résiduels | 10 |
| 1.3.4 Substitution sensorielle | 13 |
| 2. Navigation, orientation et mémoire spatiale | 17 |
| 2.1 Quelques définitions | 17 |
| 2.2 Ontogénèse et microgénèse de la cognition spatiale | 19 |
| 2.3 Les habiletés spatiales chez l'individu aveugle | 28 |

| | | |
|-------------|--|-----------|
| 2.3.1 | Déficience ou différence? | 28 |
| 2.3.2 | Développement des habiletés spatiales chez l’aveugle de naissance | 30 |
| 2.4 | Bases neurologiques de la navigation | 31 |
| 2.4.1 | Théorie de la carte cognitive | 32 |
| 2.4.2 | Théorie standard de consolidation | 33 |
| 2.4.3 | Théorie multiple traces | 34 |
| 3. | Problématiques, objectifs et hypothèse | 42 |
| 3.1 | Problématiques | 42 |
| 3.2 | Objectifs | 44 |
| 3.3 | Hypothèse | 46 |
| II. | ARTICLE 1 | 47 |
| 1. | Abstract | 50 |
| 2. | Introduction | 51 |
| 3. | Methods | 52 |
| 4. | Results | 55 |
| 5. | Discussion | 56 |
| 6. | Conclusion | 58 |
| 7. | Acknowledgements..... | 59 |
| 8. | References | 59 |
| 9. | Figure Legends..... | 67 |
| III. | ARTICLE 2 | 69 |
| 1. | Abstract | 72 |

| | |
|--|-----|
| 2. Introduction | 73 |
| 3. Material and methods | 74 |
| 4. Results | 77 |
| 5. Discussion | 81 |
| 6. Conclusion | 87 |
| 7. Acknowledgements | 87 |
| 8. References | 87 |
| 9. Figure Legends | 102 |
| IV. DISCUSSION GÉNÉRALE | 105 |
| 1. Justification de la technique | 105 |
| 2. Discussion des résultats comportementaux | 105 |
| 3. Discussion des résultats d'imagerie | 109 |
| 4. Importance de l'hippocampe en navigation chez l'aveugle de naissance | 113 |
| V. CONCLUSION | 115 |
| 1. Perspectives de recherche | 115 |
| VI. RÉFÉRENCES | 119 |

RÉSUMÉ ET MOTS CLÉS

La navigation repose en majeure partie sur la vision puisque ce sens nous permet de rassembler des informations spatiales de façon simultanée et de mettre à jour notre position par rapport à notre environnement. Pour plusieurs aveugles qui se fient à l'audition, le toucher, la proprioception, l'odorat et l'écholocalisation pour naviguer, sortir à l'extérieur de chez soi peut représenter un défi considérable. Les recherches sur le circuit neuronal de la navigation chez cette population en particulier s'avèrent donc primordiales pour mieux adapter les ressources aux handicapés visuels et réussir à les sortir de leur isolement.

Les aveugles de naissance constituent aussi une population d'intérêt pour l'étude de la neuroplasticité. Comme leur cerveau s'est construit en absence d'intrant visuel, la plupart des structures reliées au sens de la vue sont réduites en volume par rapport à ceux de sujets voyants. De plus, leur cortex occipital, une région normalement dédiée à la vision, possède une activité supramétabolique au repos, ce qui peut représenter un territoire vierge pouvant être recruté par les autres modalités pour exécuter diverses tâches sensorielles. Plusieurs chercheurs ont déjà démontré l'implication de cette région dans des tâches sensorielles comme la discrimination tactile et la localisation auditive. D'autres changements plastiques de nature intramodale ont aussi été observés dans le circuit neuronal de la navigation chez ces aveugles. Par exemple, la partie postérieure de l'hippocampe, impliquée dans l'utilisation de cartes mentales, est réduite en volume alors que la section antérieure est élargie chez ces sujets. Bien que ces changements plastiques anatomiques aient

bel et bien été observés chez les aveugles de naissance, il reste toutefois à les relier avec leur aspect fonctionnel.

Le but de la présente étude était d'investiguer les corrélats neuronaux de la navigation chez l'aveugle de naissance tout en les reliant avec leurs habiletés spatio-cognitives. La première étude comportementale a permis d'identifier chez les aveugles congénitaux une difficulté d'apprentissage de routes tactiles construites dans des labyrinthes de petite échelle. La seconde étude, employant la technique d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle, a relié ces faiblesses au recrutement de régions cérébrales impliquées dans le traitement d'une perspective égocentrique, comme le lobule pariétal supérieur droit. Alors que des sujets voyants aux yeux bandés excellaient dans la tâche des labyrinthes, ces derniers recrutaient des structures impliquées dans un traitement allocentrique, comme l'hippocampe et le parahippocampe. Par ailleurs, la deuxième étude a confirmé le recrutement du cortex occipital dans une tâche de navigation chez les aveugles seulement. Ceci confirme l'implication de la plasticité intermodale dans des tâches cognitives de plus haut niveau, comme la navigation.

Mots clés: Navigation, hippocampe, cécité, labyrinthe, toucher, imagerie fonctionnelle.

SUMMARY AND KEY WORDS

Navigation is predominately based on vision as it gathers spatial information simultaneously and allows a continuous update of our position relative to space. For many blind people who rely mainly on auditive, haptic, proprioceptive, olfactive and echolocating cues to navigate, leaving outside their home can be a challenge. Research on the navigational neural network in this particular population is therefore crucial to better adapt resources for visually impaired people and free them from isolation.

Congenitally blind subjects are also an interesting population for the study of neuroplasticity. As their brain was built without any visual input, most structures related to vision are reduced in volume compared to those of seeing subjects. Moreover, their occipital cortex, a region normally dedicated to vision, has a suprametabolic activity at rest, which could represent a virgin territory that can be recruited by other modalities to accomplish various sensory tasks. Recently some researchers have demonstrated the involvement of this region in sensory tasks such as tactile discrimination and auditive localisation. Other intramodal plastic changes have also been observed in the blind's navigational neural network. The posterior part of hippocampus, involved in cognitive mapping, is reduced in volume while the anterior section is enlarged in blind subjects. Although some anatomical plastic changes have been observed in congenitally blind's brain navigational system, their functional aspect remains to be elucidated.

The purpose of this study was to investigate the neural correlates of navigation in congenital blindness and to link them with the blinds' spatio-cognitive skills. The first behavioral study identified route learning difficulties in congenitally blind participants when they were asked to navigate inside small-scaled tactile mazes. Using functional magnetic resonance imagery in the second study, these problems were associated with the recruitment of brain regions involved in an egocentric perspective processing, such as right superior parietal lobule. While blindfolded seeing subjects excelled in the maze task, they recruited structures involved in allocentric processing, such as hippocampus and parahippocampus. Moreover, the second study confirmed the recruitment of occipital cortex in a navigation task for blind subjects only. This strengthens the involvement of crossmodal plasticity in higher level cognitive tasks, such as navigation.

Key words : Navigation, hippocampus, blindness, maze, haptic, functional imaging.

LISTE DES TABLEAUX**INTRODUCTION**

| | |
|----------------|----|
| Tableau I..... | 11 |
|----------------|----|

ARTICLE 1

| | |
|--------------|----|
| Table I..... | 63 |
|--------------|----|

ARTICLE 2

| | |
|--------------|----|
| Table I..... | 93 |
|--------------|----|

| | |
|---------------|----|
| Table II..... | 97 |
|---------------|----|

LISTE DES FIGURES**INTRODUCTION**

| | |
|----------------|----|
| Figure 1 | 16 |
| Figure 2 | 18 |
| Figure 3 | 21 |
| Figure 4 | 25 |
| Figure 5 | 34 |
| Figure 6 | 36 |

ARTICLE 1

| | |
|----------------|----|
| Figure 1 | 64 |
| Figure 2 | 65 |
| Figure 3 | 66 |

ARTICLE 2

| | |
|----------------|-----|
| Figure 1 | 94 |
| Figure 2 | 95 |
| Figure 3 | 96 |
| Figure 4 | 101 |

LISTE DES ABRÉVIATIONS

| | |
|------|---|
| AC | Aveugle(s) congénital(aux) |
| AP | Aveugle(s) précoce(s) |
| AT | Aveugle(s) tardif(s) |
| BA | Aire de Brodman |
| BOLD | <i>Blood-oxygen-level dependant</i> |
| CGL | Corp(s) genouillé(s) latéral(aux) |
| CV | Contrôle(s) voyant(s) |
| Hip | Hippocampe(s) |
| IRM | Imagerie par résonance magnétique |
| IRMf | Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle |
| MEG | Magnétoencéphalographie |
| PHip | Parahippocampe(s) |
| PLT | Potentialisation à long terme |
| SMT | Stimulation magnétique transcranienne |
| SSVT | Système de substitution visuo-tactile |
| TEP | Tomographie par émission de positrons |
| TDU | <i>Tongue display unit</i> |

REMERCIEMENTS

Merci à Maurice, mon directeur de recherche, de m'avoir accueillie dans votre laboratoire de renom. Ça a été un réel honneur de travailler avec vous. Votre positivisme, votre confiance et vos clins d'oeil de tous les jours m'ont certainement aidée à maintenir les efforts constants nécessaires. Un merci tout spécial pour votre support dans ma démarche académique. C'est tellement agréable de travailler avec des gens qui croient en nos objectifs!

Merci à Ron pour cet accueil chaleureux dans ce pays scandinave. Je me suis vraiment sentie dorlotée avec tout cet encadrement, votre équipe dynamique et autres petits + d'outremer.... bureau avec fenêtre, espressos, vélos! Merci pour vos précieux conseils tout au long du projet.

Merci à M. Nespresso, alias Fabien! Sincèrement, je n'ai jamais vu quelqu'un aussi fanatique de café comme toi! Mais ça te fait bien ;) J'espère que mes décorations dans ton bureau t'auront inspiré en cas de carence... Sinon, merci pour TOUTE ton aide précieuse dans les analyses et le processus d'approvisionnement de Matlab et SPM. C'était un gros contrat! J'ai bien aimé travailler avec toi pour qui tout était clair, alors que dans mon esprit, c'était le banc de brouillard!

Merci à Mathilde, mon entraîneuse de vélo, ma prof de cuisine végétarienne, ma coach de SPSS mais surtout, ma complice d'un été ☺. Une chance que tu étais là à Copenhague pour donner des surnoms à nos participants, aller me chercher de quoi souper quand j'étais prise dans la salle de contrôle d'IRM et surtout défier ces gigantesques araignées qui gardaient l'entrée de l'hôpital! Merci BEAUCOUP d'être

restée quelques semaines supplémentaires pour terminer l'expérimentation de mon groupe d'aveugles. Une partie de ce diplôme te revient ;)

Merci à Daniel pour tes nombreux conseils et interventions dans la mise sur pied de mon projet de recherche. Ta disponibilité et ton enthousiasme pour les excursions étaient très motivants. Je sais que ça a été dur de conduire 26h (sans compter les 4h pendant lesquelles on tournait en rond) aller-retour Montréal-Washington avec une fille qui avait peur de l'auto et une autre qui se mélange entre l'Est et l'Ouest... J'ai été ravie de constater que même si je n'ai pas le sens de l'orientation, on peut très bien faire un Ph. D. dans le domaine et se limiter à la théorie!

Thanks to Rune for your welcome, help with computers and taming this MRI machine. Your presence and 24/ 7 reachable cell phone were very salutary. A part of this diploma belongs to you also!

Merci aux autres membres du labo qui contribuent à agréments l'ambiance de travail: Isabelle, Joseph, Marc, Mark, Marie-Odile, Mylène, Hocine, Shahin et Anteneh. Votre participation et enthousiasme aux activités extra-labo étaient bien motivants pour ceux et celles qui les organisaient! Nous formons une belle équipe et j'espère que la même tendance se poursuivra avec les prochains étudiants. Parlant de prochains étudiants...Un merci tout spécial à Sarah et Audrey, les 2 nouvelles stagiaires et les grandes sauveuses du projet « Lego » réalisé à Montréal! Je suis persuadée que vous le terminerez haut la main, avec peut-être une ampoule au doigt parce que l'analyse des vidéos sera longue... héhé!

Merci à Diane et Jérôme pour leur support technique et leurs encouragements. Didi, je te promets que plus jamais je ne t'offrirai une job de comptage d'erreurs de doigts dans des labyrinthes... Tu es une championne persévérante sur qui on peut compter! Et sache que j'admire beaucoup ta ponctualité, que tu conserves même malgré tes nuits blanches!!!

Merci à mes parents, mes 2 fans inconditionnels, qui continuent à faire des tsunamis pour m'encourager! Un merci tout spécial à maman Lyne pour tes innombrables lifts, les soupers mijotés et desserts délicieux sortis du four à 23h le soir après une grosse journée au travail, et tout ça de Montréal jusqu'à Copenhague! Qu'est-ce que j'aurai bien pu faire sans toi, hein?!?! Merci à papa pour avoir enduré le bruit de la génératrice au chalet pendant des fins de semaines afin que je puisse finir mes analyses SPM. Maudit que c'est le fun d'habiter encore chez des parents aussi dévoués!

Enfin, merci à ma petite sœur Cloé, la dernière mais non la moindre. Ta folie et tes dons incroyables de vulgarisation scientifique continuent à m'encourager et à me divertir. À te voir saigner du nez en m'écoutant parler d'hippocampes atrophiés et de plasticité intermodale, tu me fais relativiser les choses et représentes un baromètre important à mon esprit didactique. OK... En termes CLAIRS, maintenant: je t'aime! Et particulièrement quand tu te mets à monter des histoires avec des p'tits poneys et des cerveaux en plasticine!

INTRODUCTION

1. Plasticité

Le système nerveux possède une étonnante aptitude à former de nouveaux circuits et à s'adapter aux stimuli de l'environnement. Grâce à ce caractère malléable et constant, le cerveau est capable de compenser les dommages induits suite à un traumatisme, une blessure et même, une pathologie. Cette capacité d'adaptation décline avec l'âge. Par exemple, plus une lésion survient tôt dans la vie, plus la récupération est meilleure; un phénomène appelé effet Kennard. C'est durant la période critique du développement, i.e. lors de l'élagage des neurones qui affine l'architecture cellulaire, que cette neuroplasticité atteint son plein pouvoir.

Au niveau sous-cortical, la plasticité semble se limiter aux organismes en cours de développement (Bavelier et Neville, 2002). Alors que dans le télencéphale, la période critique varie selon la hiérarchie corticale. Toutes les régions conservent leur caractère plastique à l'âge adulte, mais les circuits neuronaux s'établissent plus rapidement dans les aires primaires sensorielles que dans les aires plurimodales supérieures (Rieser et al., 2008). L'importance des transformations plastiques varie également selon le système. Et, à l'intérieur de tout système, chaque fonction a sa propre période critique. Dans le système visuel par exemple, l'acuité, la préférence d'orientation, les colonnes de dominance oculaire, la stéréopsie et les visions scotopique et photopique mûrissent à différents rythmes (Harwerth et al., 1986) ce

qui leur attribue différents moments de vulnérabilité optimale. En résumé, les trois paramètres qui influencent la force des changements plastiques sont:

- la nature de l'expérience,
- sa place au cours du développement et
- le(s) circuit(s) impliqué(s)

La plasticité cérébrale s'observe au niveau cellulaire. Par exemple, lorsque deux rats de la même souche sont élevés dans deux environnements différents, un pauvre et un enrichi, la morphologie de leurs neurones somatosensoriels corticaux diffère. Le rat soumis à davantage de stimulations développe des neurones avec une large arborisation et de nombreuses épines dendritiques, ce qui permet de maximiser les connexions avec d'autres neurones du cortex. Les neurones du rat élevé en milieu appauvri possèdent une arborisation dendritique moins dense (Johansson et Belichenko, 2002) et les possibilités de faire synapse avec leurs voisins se voient réduites.

Les changements locaux de la connectivité s'expliquent par plusieurs mécanismes plastiques intramodaux. Parmi les plus probables, il y a le démasquage de synapses silencieuses, des modifications dans l'expression des récepteurs ou encore des changements affectant les modulateurs.

Si la plasticité cérébrale nous aide à récupérer d'un trauma ou encore à performer dans une tâche complexe suite à un entraînement, elle présente cependant certains effets négatifs. Par exemple, lors d'une privation sensorielle précoce, l'habileté d'intégration des stimuli associés se détériore graduellement, au point où il

devient impossible d'utiliser ce sens à l'âge adulte s'il est restauré (Rieser et al., 2008).

1.1 Effets de la privation sensorielle

La privation sensorielle précoce nuit au développement du système correspondant. Une étude menée dans notre laboratoire (Ptito et al., 2008b) utilisant la technique d'IRM morphométrique, a récemment démontré l'atrophie des structures de la voie géniculo-striée du système visuel chez l'aveugle de naissance. Cette voie est le chemin principal emprunté par l'information visuelle. Elle part de la rétine pour se rendre au cortex visuel primaire (aire de Brodman (BA) 17) en passant par les nerfs, chiasme, tractus optiques, les corps genouillés latéraux (CGL) du thalamus et les radiations optiques. Les cerveaux de 11 aveugles congénitaux (AC), sans histoire de perception lumineuse, ont été comparés à ceux de 21 sujets contrôles voyants (CV), couplés en âge et en sexe. Les résultats démontrent une diminution bilatérale et significative du volume de matière grise du CGL dorsal, du noyau postérieur droit du pulvinar, des cortex occipitaux striés (BA 17) et extrastriés (BA 18 et 19) et du gyrus temporal médian (possiblement l'aire médiotemporale). Une diminution significative du volume de matière blanche a également été observée dans les nerfs, chiasme, tractus et radiations optiques de même que dans le fascicule inférieur longitudinal et le splénium du corps calleux de ces sujets AC. À l'inverse, les fascicules occipito-frontal et longitudinal supérieur ainsi que le genou du corps calleux présentent chez l'aveugle de naissance une hypertrophie significative.

La privation sensorielle a toutefois ses effets positifs. Parmi ceux-ci se trouve le développement de stratégies alternatives pour pallier le handicap. Par exemple, une grande mémoire verbale est caractéristique des aveugles car elle permet de compenser l'incapacité à écrire des notes (Rieser et al., 2008). Plus intéressant encore, Kellogg publiait en 1962 la découverte d'un sixième sens chez l'humain, pouvant s'apparenter à l'écholocation utilisée par la chauve-souris et le dauphin. Ce système de sonar est bien maîtrisé par les sujets aveugles. Ces derniers sont capables de discriminer des distances qui les séparent d'un objet (aussi faibles qu'un déplacement de 4 pouces d'un disque de bois situé à 2 pieds devant eux), de différencier les tailles d'un disque et même son matériel (ex : velours versus denim). Ils utilisent ce sonar en balayant l'environnement par des sons de leur choix, le plus souvent des claquements de langue et des signaux vocaux, et en analysant l'écho retourné par localisation binaurale.

Les sourds (et certains entendants) qui communiquent par le langage des signes savent, pour leur part, distribuer leur attention dans le champ visuel périphérique (Rieser et al., 2008; Bavelier et al., 2000) puisqu'ils ont l'habitude de se regarder directement dans les yeux en signant. Ils ont également plus de facilité que les naïfs de leur langage en ce qui concerne la discrimination des visages, de ses caractéristiques (Rieser et al., 2008; Benton et Van Allen, 1972) et la distinction des émotions (Rieser et al., 2008; Arnold et Murray, 1998). Cette habileté semble être développée par l'utilisation des expressions faciales en guise de ponctuation.

Plus la privation sensorielle survient tôt dans la vie de l'individu, plus le cerveau a de la facilité à développer des talents (voir plus bas) en lien avec d'autres

modalités. Deux phénomènes plastiques, à savoir l'hypertrophie compensatrice et la plasticité intermodale (Rieser et al., 2008) expliquent cette observation.

1.2 Hypertrophie compensatrice

1.2.1 Exemples chez l'animal

L'hypertrophie compensatrice réfère aux dimensions agrandies d'une aire corticale. Comme la surface totale du cortex est constante, l'hypertrophie survient au détriment d'une autre région, soit celle associée au sens destitué dans le cas d'une privation sensorielle. L'élargissement et le rétrécissement qui l'accompagne varient en fonction de l'expérience.

Un exemple de la littérature animale est celui de la souris énucléée, étudié par Rauschecker et al. (1992) et Bronchti et al. (1992). Lorsque les deux yeux d'une souris sont retirés durant sa première semaine de vie, celle-ci développe des vibrisses plus longues et plus larges en diamètre que celles de ses frères et sœurs normaux élevés dans la même litière. La représentation corticale associée à chacune de ces vibrisses robustes est agrandie de près du tiers sur le cortex somatosensoriel de la souris énucléée par rapport à des vibrisses normales de souris voyantes.

Paupériser une stimulation sensorielle a des effets similaires à l'énucléation. C'est ce qu'ont réalisé Gyllensten et al. (1966) qui ont observé une hypertrophie du cortex auditif chez les souris nouveau-nées et adultes après les avoir élevées durant 3 mois dans une noirceur complète. Aussi, des études électrophysiologiques sur le rat-

taupe né aveugle, le *Spalax ehrenbergi*, démontrent que le cortex occipital de cet animal est envahi par le système auditif, alors que cette région est normalement visuelle chez des espèces de rats voyants.

Les changements de taille observés sur le cortex s'accompagnent de modifications cellulaires, tel que mentionné plus tôt avec les rats élevés dans des environnements pauvres et enrichis (Johansson et Belichenko, 2002). Par exemple, lorsque les afférences visuelles ou somatosensorielles sont sectionnées chirurgicalement chez le rat, la densité neuronale du cortex auditif augmente tout comme la densité d'épines dendritiques pour chaque neurone de cette région (Ryugo et al., 1975, Bavelier et Neville, 2002).

1.2.2 Exemples chez l'humain

Chez l'humain, la main gauche des violonistes droitiers couvre un plus grand territoire sur les cortex somatosensoriel et moteur (Schwenkreis et al., 2007) que chez des non-musiciens droitiers. Dans la population aveugle, une étude de Pascual-Leone et Torres (1993) utilisant les potentiels évoqués rapporte que l'aire du cortex somatosensoriel associée aux doigts lecteurs de Braille est jusqu'à deux fois plus grande chez les sujets aveugles qui lisent manuellement cette écriture que chez des sujets naïfs.

De plus, l'étude des potentiels endogènes auditifs par Alho et al. (1993) révèle que la négativité de traitement est étendue jusqu'à l'arrière du scalp de sujets aveugles contrairement aux voyants. Ce résultat concorde avec les observations

d'Elbert et al. (2002). qui dénotent une expansion du cortex auditif par un facteur de 1,8 chez un groupe de 9 aveugles (4 AC et 5 tardifs (AT)) par rapport au groupe de CV à l'aide de l'imagerie de source magnétique. Cette dernière technique combine la magnétoencéphalographie (MEG) et l'imagerie par résonance magnétique (IRM).

1.3 Plasticité intermodale

1.3.1 Exemples chez l'animal

Comme l'aire des territoires corticaux fluctue selon l'expérience, certains peuvent empiéter sur des zones exploitées par d'autres circuits. La plasticité intermodale se définit par la réorganisation des circuits nerveux faisant intervenir deux ou plusieurs systèmes. La majorité des recherches effectuées dans ce domaine s'intéresse aux systèmes sensoriels, comme la vision, le toucher et l'audition. Mais la plasticité intermodale devrait s'étendre aussi aux systèmes de plus haut niveau comme les circuits de la mémoire et de la navigation.

Frost et ses collègues (Frost et al., 2000; Frost et Metin, 1985) ont étudié des hamsters nouveaux-nés au cerveau dit « recâblé ». Suite à des lésions chirurgicales de la voie auditive ascendante et des principales cibles rétiniennes comme les collicules supérieurs, ils ont observé des projections ectopiques anormales au cours du développement. À 4 mois, les cellules ganglionnaires de ces hamsters recâblés relient les rétines et trois noyaux thalamiques, soient les noyaux visuel secondaire (latéral postérieur), somatosensoriel (ventrobasal) et auditif (géniculé médial). Ce

dernier a d'ailleurs une organisation rétinotopique, c'est-à-dire que la représentation du champ visuel est conservée à la surface de cette structure normalement auditive. Des synapses fonctionnelles sont générées dans le thalamus ce qui permet le relais de l'information visuelle aux cortex auditif et somatosensoriel, formant une voie rétinothalamo-corticale plutôt que rétinocolliculo-corticale. Les neurones visuels des cortex auditif et somatosensoriel de ces hamsters recâblés sont fonctionnels et possèdent des propriétés analogues aux neurones du cortex visuel primaire de hamsters normaux. La sélectivité à la direction et à l'orientation compte parmi ces dernières. Des résultats similaires ont aussi été obtenus chez le furet nouveau-né (Sur et al., 1988) dont le cortex auditif devenait visuel au cours de son développement après ablation unilatérale du CS et du cortex visuel (aires 17 et 18). Hyvarinen et al. (1981) ont également démontré chez le singe aux paupières suturées depuis la naissance que l'aire 19, normalement visuelle associative chez les animaux normaux, était activée par l'exploration tactile d'objets.

1.3.2 Exemples chez l'humain

De façon plus naturelle, la plasticité intermodale permet aux handicapés sensoriels de recruter des structures additionnelles du cerveau pour effectuer une tâche. Règle générale, c'est la nature de la tâche plutôt que la modalité qui définit l'aire corticale supplémentaire impliquée.

Chez les AC, la lecture Braille active non seulement les aires communes aux voyants aux yeux bandés (comme les cortex primaire somatosensoriel, préfrontal

dorsolatéral droit, pariétal postérieur et la portion rostrale du prémoteur dorsal) mais aussi le cortex occipital (Sadato, 2008). De plus, il a été démontré que la stimulation magnétique transcrânienne (SMT) au-dessus de cette région provoque des erreurs de lecture chez les AC mais seulement des phosphènes visuels chez les voyants et quelques AT (Ptito et al., 2008a; Kupers et al., 2006). D'ailleurs, une femme AC lectrice de Braille et victime d'un accident cérébro-vasculaire au niveau de ses 2 lobes occipitaux rapporte être devenue alexique au braille suite à ses lésions (Hamilton et al., 2000). Ensemble, ces études confirment l'utilité de la région occipitale dans la tâche. Dans cet exemple, l'AC lit le Braille avec son cortex « visuel » (et son cortex somatosensoriel) comme le fait le voyant avec les graphèmes imprimés. Parallèlement, en lisant le langage des signes, le sourd de naissance comprend avec son cortex « auditif » (et son cortex visuel) comme le font les entendants qui écoutent (et regardent) une personne parler (Finney et al., 2001).

Récemment, l'équipe de Merabet et ses collaborateurs (2008) ont démontré que la plasticité intermodale entraine en jeu très tôt suivant une privation sensorielle. Seuls 5 jours de suppression visuelle ont permis à des voyants aux yeux bandés de profiter des bienfaits de la plasticité intermodale dans une tâche de reconnaissance de caractères Braille. Suivant l'entraînement à la lecture Braille réparti sur les 5 jours, les sujets voyants aux yeux bandés ont amélioré leurs performances beaucoup plus vite que le groupe contrôle voyant qui n'avait pas subi de privation visuelle préalable. Au 5^e jour, les résultats comportementaux étaient significativement différents, avec un plus faible taux d'erreurs en faveur des voyants aux yeux bandés. De plus, la SMT réitérée au-dessus du cortex occipital des voyants aux yeux bandés

augmentait le taux d'erreurs, alors que l'IRMf révélait une augmentation significative du signal BOLD dans cette région au cours de la tâche. Suivant la restitution de la vision au 6^e jour, les voyants se comportaient comme le groupe contrôle et les effets plastiques avaient complètement disparu. Cet effet étonnamment rapide et réversible chez des sujets adultes soutient que la plasticité intermodale repose sur le dévoilement de synapses existantes et silencieuses.

1.3.3 Psychophysique des sens résiduels

Grâce à la plasticité intermodale et à l'hypertrophie compensatrice, une plus grande surface de cortex peut être exploitée pour effectuer une tâche. Ceci soulève les questions suivantes : les AC entendent, touchent et sentent-ils mieux que les voyants? Les sourds voient -ils mieux que les entendants? Pour répondre à ces questions, plusieurs chercheurs ont mesuré les habiletés de même que les seuils psychophysiques de sensibilité des sens résiduels des handicapés sensoriels. Il est clair que la cécité et la surdité entraînent des changements compensatoires comme des variations de performance dans des tâches complexes impliquant les sens inaltérés. Mais ces performances, améliorées pour la plupart, n'ont toutefois que rarement des effets sur les seuils de sensibilité mesurés dans les autres modalités. Le tableau I (page 11) résume les performances des sourds et aveugles dans divers tests psychophysiques. La majorité des résultats sont équivalents autant chez les sourds / aveugles que chez les sujets normaux.

Tableau 1. Seuils psychophysiques des handicapés sensoriels et comparaison avec ceux des sujets normaux (*LSA = Langue des Signes Anglaise **LSR = Langue des Signes Russe).

| | Papier | Sujets | Sens mesuré | Test | Performance (vs sujets normaux) |
|-----------------------------|---|---|---|---|---|
| AVEUGLES | Stockbrügger, 1973 (pilote, non-publié) | NA | Ouïe | Différence de temps interaurale pour l'ouïe directionnelle | améliorée |
| | Starlinger et Niemeier, 1981 | 7 AC, 6 AP, 5 AT (18-25 ans) | Ouïe | Différence de temps interaurale pour l'ouïe directionnelle | équivalente |
| | | | Ouïe | Seuil différentiel d'intensité (SISI) | équivalente |
| | | | Ouïe | Seuil différentiel de fréquence | équivalente |
| | Niemeier et Starlinger, 1981 | | Ouïe | Seuil du réflexe stapédien controlatéral | équivalente |
| | | | Ouïe | Test de sensibilité d'intensité sonores supraliminaires | équivalente |
| | | | Ouïe | Intégration de tonalité pure | améliorée |
| | | | Ouïe | Discrimination de la parole | améliorée |
| | Röder et al., 1996 | | Ouïe | Temps de détection d'une cible sonore | plus court |
| | Gougoux et al., 2004 | 7 AC, 7 AT | Ouïe | Discrimination de la fréquence d'un son | améliorée chez AC |
| Van Boven et al., 2000 | 15 lecteurs de Braille | Toucher | Orientation d'un réseau en relief | améliorée | |
| SOURDS | Bross, 1979 | 6 enfants sourds | Vue | Discrimination de la billance | équivalente |
| | Bross et Sauerwein, 1980 | enfants sourds | Vue | Fusion photique | équivalente |
| | Finney et Dobkins, 2001 | 10 congénitaux, 3 précoces, maîtrisant tous la LSA* | Vue | Sensibilité aux contrastes | équivalente |
| | | | Vue | Asymétrie dans le champ de vision selon la sensibilité aux contrastes | équivalente (i.e. absente) |
| | Bosworth et Dobkins, 2002 | 12 congénitaux, 4 précoces, maîtrisant tous la LSA* | Vue | Asymétrie dans le champ de vision selon le kinématogramme | Sensibilité accrue dans l'hémichamp droit (central, périphérique) |
| Brozinsky et Bavelier, 2004 | 23, maîtrisant la LSA* (22) ou la LSR** (1) | Vue | Asymétrie dans le champ de vision selon le kinématogramme | Sensibilité accrue dans l'hémichamp droit (central, périphérique) | |

Si les handicapés sensoriels ne voient ou n'entendent pas mieux que les sujets normaux sur une base absolue de sensibilité, ceux-ci excellent souvent dans des tâches plus complexes impliquant leurs sens résiduels. Les rats énucléés à la naissance présentant une hypertrophie somesthésique des barils corticaux associés aux vibrisses robustes parcourent un labyrinthe plus rapidement que des rats voyants. Ces résultats de Toldi et al. (1994a; 1994b) sont corrélés avec une sensibilité angulaire accrue des vibrisses des rats aveugles par rapport à celles de rats voyants. Il semble que les rats énucléés se servent davantage de leurs vibrisses que leurs frères normaux. Les performances obtenues dans le labyrinthe dépendraient donc grandement de l'usage qu'ils en font. Chez le chat, les animaux aux paupières suturées dès leur naissance sont meilleurs que les voyants dans la localisation de sons, lorsque plongés dans une enceinte où 8 hauts parleurs génèrent un bruit à différents azimuts (0° , 45° , 90° , 135° , 180° , 225° , 270° et 315°) (Rauschecker et Kniepert, 1994; Rauschecker, 1995). Les différences de performance entre les deux groupes sont d'ailleurs plus importantes dans les directions arrière et latérales. Ces observations comportementales se justifient par les propriétés des neurones du cortex ectosylvien antérieur. Chez les chats aveugles, la majorité des neurones de cette région plurimodale (vue, ouïe et somesthésie) sont spatialement syntonisés envers une seule direction alors qu'ils sont omnidirectionnels chez les animaux voyants.

Chez l'humain, les aveugles ont plus de facilité que les voyants dans des tâches de localisation auditive. C'est ce qu'ont confirmé plusieurs chercheurs en utilisant une enceinte similaire à celle des chats (Lessard et al., 1998). Lorsque

l'expérience est effectuée dans un scanner de tomographie par émission de positrons (TEP) (Weeks et al., 2000; Gougoux et al., 2005) l'activité cérébrale des cortex strié et extrastriés augmente chez le groupe d'aveugles aux performances supérieures mais pas chez les aveugles aux performances normales ni chez les CV. Parallèlement, les potentiels endogènes auditifs indiquent la présence d'une déflexion négative étendue au niveau occipital chez les sujets aveugles alors que cette onde se limite aux régions pariéto-temporales chez les voyants (Niemeyer et al., 1981; Röder et al., 1999; Leclerc et al., 2000). Ces observations ont également été confirmées par la technique d'électroencéphalographie (Leclerc et al., 2005; Collignon et al., 2008). Au niveau tactile, les aveugles sont meilleurs que les voyants aux yeux bandés en ce qui concerne l'identification tactile d'objets tridimensionnels, tels qu'un visage, une tasse ou une clé. D'Anguilli et Waraich (2002) ont démontré que les résultats dépendaient surtout de la stratégie d'exploration utilisée par leurs sujets juvéniles en ce qui a trait à la mémoire de reconnaissance de ces objets. Lorsque l'exploration était guidée par l'expérimentateur, le groupe d'enfants voyants aux yeux bandés performait mieux que les enfants aveugles laissés libres dans leur action.

1.3.4 Substitution sensorielle

Les yeux sont-ils essentiels à la vue? Et les oreilles le sont-elles à l'ouïe? Telles sont les questions que pose le père de la substitution sensorielle, Paul Bach-y-Rita dès 1972 (Bach-y-Rita, 1972). L'essentiel de ses recherches démontra qu'une expérience tactile ou auditive peut remplacer certains aspects de la vision.

Le principe de la substitution sensorielle repose sur la conversion d'un signal sensoriel en une représentation abstraite, sa signification (Rieser et al., 2008), suivie de la transformation de cette dernière en un signal d'une autre modalité. Avec de l'entraînement, les aveugles deviennent capables de percevoir certains détails de leur environnement, à l'origine accessibles que par la vision, à l'aide de différents dispositifs ou prothèses visuelles comme l'appareil de stimulations linguales ou TDU (*Tongue Display Unit*).

Le TDU exploite le sens du toucher pour traduire de l'information visuelle, soient la luminance (intensité électrique) et les formes bidimensionnelles éloignées (étendue des impulsions électrotactiles). Son ancêtre, le SSVT (Système de Substitution Visuo-Tactile) a été développé par Bach-y-Rita dans les années 1970. À l'époque le chercheur utilisait une grille électrotactile posée sur le dos ou l'abdomen. Une caméra posée sur la tête du sujet filme le champ de vision en noir et blanc. Puis, ces informations sont transmises à un transducteur qui les traduit en impulsions électriques. Le TDU se pose sur la langue, un organe hautement sensible qui possède une large représentation corticale somesthésique. De plus, le milieu aqueux dans lequel il baigne assure une transmission optimale du signal.

Le net avantage des techniques de substitution sensorielle est la possibilité d'entraîner les sujets à réussir une tâche pour laquelle ils sont également naïfs au tout début de l'expérience. Une étude longitudinale sur le comportement et les changements plastiques neuronaux suivant l'entraînement peut alors se réaliser. Plusieurs travaux menés dans notre laboratoire (Ptito et Kupers, 2005; Ptito et al., 2005; 2009; Chebat et al., 2007b) ont démontré que les AC étaient capables, après

une période d'apprentissage, de distinguer des formes et d'identifier la direction du mouvement de points aléatoires transmis sur leur langue à l'aide du TDU. Leur acuité visuo-tactile a pu être évaluée en utilisant la lettre E de la chartre de Snellen. La distance séparant chaque électrode étant de 1mm ou 3 degrés d'angle visuel, ceci offre aux sujets la possibilité d'atteindre une acuité de Snellen variant entre 1/293 et 1/90. Les résultats démontrent que seulement 8,4 % des sujets CV aux yeux bandés ont développé une acuité égale ou supérieure à 1/120 comparativement à 31,3 % chez le groupe d'aveugles précoces (AP), une différence hautement significative.

D'autres sujets naïfs au TDU ont tenté d'identifier l'orientation de la lettre T de Snellen dans une expérience de TEP (Ptito et al., 2005). Deux enregistrements à l'aide de l'oxygène 15 ont permis de comparer l'activité hémodynamique du cerveau avant et après apprentissage. Les résultats sont similaires dans les deux groupes avant la pratique. Cependant, après 7 sessions d'entraînement de 1 heure réparties sur une semaine, de larges zones occipitales (cunéus, cortex occipital inférieur, médial et latéral), pariéto-occipitales et occipito-temporales (gyrus fusiforme) s'activent chez les AC en plus des zones communes aux voyants aux yeux bandés. Les 2 groupes apprenaient la tâche aussi efficacement en une semaine, cependant les AC avaient tendance à répondre mieux et plus vite que les sujets CV (différences non-significatives).

Les expériences de substitution sensorielle nous renseignent sur les capacités d'apprentissage des handicapés sensoriels. Ces dernières sont très bonnes comparativement aux sujets CV puisque l'implication d'aire(s) corticale(s) additionnelle(s) leur offre un avantage compétitif. Le recrutement du cortex occipital

chez l'aveugle de naissance pourrait s'expliquer par sa nature supramétabolique (Veraart et al., 1990; De Volder et al., 1997). Ceci signifie que chez ces sujets, cette région (cortex strié et extrastrié) normalement dédiée à la vision est très active au repos. Selon cette hypothèse, le cortex occipital deviendrait en quelque sorte un territoire vierge non conquis par les neurones visuels et qui pourrait être recruté pour effectuer différentes tâches dans les autres modalités. L'entraînement au TDU, la lecture braille (Cohen et al., 1997; Kupers et al., 2006; Ptito et al., 2008; Sadato, 2008), l'exploration tactile d'objets (Pietrini et al., 2004), la localisation auditive (Collignon et al., 2008) de même que la production et la mémorisation de mots (Amedi et al., 2003) en sont quelques exemples.

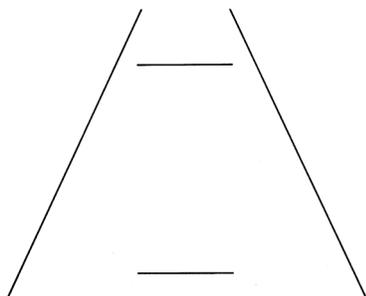


Figure 1. Dans l'illusion de Ponzo, les barres horizontales ont la même longueur mais la plus haute paraît plus longue que la plus basse. Le système perceptuel interprète la figure comme une projection aplatie d'une construction tridimensionnelle ou d'une scène visuelle en perspective.

D'autres chercheurs (Renier et al., 2005) ont utilisé un appareil de substitution sensorielle pour tester l'illusion de Ponzo (figure 1) chez des AC et un groupe de CV aux yeux bandés. L'illusion n'a été déjouée que par le groupe d'aveugles qui percevaient les lignes horizontales de la même longueur. Ceci indique que l'expérience visuelle couplée à la connaissance de la perspective sont nécessaires à la perception de cette illusion, gouvernées par des influences descendantes. La

réussite d'une tâche dépend donc essentiellement de l'expérience passée. Ce résultat nous permet de répondre à la question philosophique que se posait Molyneux en 1688:

« A Man, being born blind, and having a Globe and a Cube, nigh of the same bignes, Committed into his Hands, and being taught or Told, which is Called the Globe, and which the Cube, so as easily to distinguish them by his Touch or Feeling; Then both being taken from Him, and Laid on a Table, Let us Suppose his Sight Restored to Him; Whether he Could, by his Sight, and before he touch them, know which is the Globe and which the Cube? Or Whether he Could know by his Sight, before he stretch'd out his Hand, whether he Could not Reach them, tho they were Removed 20 or 1000 feet from Him? » (Molyneux, 1688)

L'aveugle à qui la vue vient d'être restituée devra donc d'abord se familiariser avec ces nouveaux percepts et apprendre à les faire concorder avec ceux qu'il connaît dans les autres modalités pour réaliser le défi (Held, 2009).

2. Navigation, orientation et mémoire spatiales

2.1 Quelques définitions

Une définition courante de la navigation est la capacité à se déplacer à travers les obstacles de notre environnement en utilisant de l'information spatiale. Pour atteindre un but précis, comme revenir à la maison après le travail ou même trouver un site web, il est nécessaire de s'orienter dans l'espace, qu'il soit réel ou virtuel. L'orientation spatiale est donc un processus dynamique qui exploite les sens d'un individu pour lui permettre d'établir sa propre position en lien avec celles des autres

objets de son environnement. Elle se résume en trois phases (Gärling et al. 1982; Passini et al., 1986a; 1986b) :

- le traitement de l'information qui exige l'obtention, l'interprétation, la structuration, la rétention et l'accumulation de données.
- la prise de décisions et
- l'exécution des décisions qui met en jeu la perception, la cognition, la mémoire et l'apprentissage.

L'orientation se base sur trois principaux points de vue ou systèmes de référence. Le plus primitif est de nature égocentrique, soit centré sur le sujet et ses actions. Le meilleur exemple pour illustrer cette perspective est l'utilisation d'un GPS. Lorsqu'on voyage sur la route à l'aide de cet outil, ce dernier présente la voiture immobile au centre de l'écran dans un environnement en mouvement. En suivant les indications, ce n'est pas la voiture virtuelle qui tourne à droite mais l'environnement qui se déplace par rapport à celle-ci (figure 2).



Figure 2. Le GPS utilise un point de vue égocentrique dans lequel l'environnement se déplace et où la voiture reste immobile.

Au cours de son développement, l'homme apprend à établir un cadre de référence fixe dans lequel il se meut tout comme les autres objets de son environnement. Il change sa perspective et adopte pas à pas un point de vue dans lequel des repères sont fixés. Au départ, le cadre de référence est limité à la résidence

du sujet qui utilise un système de référence de nature domicentrique. Ce point de vue intermédiaire exploite la trigonométrie pour définir les distances et les angles reliant plusieurs objets. Cette perspective est d'ailleurs utilisée par plusieurs animaux (oiseaux, bétail, poissons et insectes) et les enfants qui ignorent l'existence de points cardinaux (Downs et Stea, 1973). Au cours de son développement, l'enfant attribue éventuellement des coordonnées et des distances aux objets de l'espace et adopte un point de vue géocentrique ou allocentrique. Grâce à cette perspective, il parvient à se représenter mentalement son environnement en se forgeant une carte imaginaire, aussi appelée carte cognitive. Cela lui permet de traiter les informations spatiales de manière interactive, sélective et structurelle.

2.2 Ontogenèse et microgenèse de la cognition spatiale

Suite aux observations comportementales de ses 3 enfants, le psychologue suisse Jean Piaget détermine à partir des années 1930 les différents stades évolutifs de l'intelligence humaine (Piaget, 1936; Hart et Moore, 1973). Selon Piaget, Werner et leurs collaborateurs, le terme développement ne se limite pas aux changements effectués à travers le temps, mais implique une hiérarchisation. Leur théorie, quoique contestée, implique que l'intelligence se construise autour du degré d'organisation cognitive de l'espace dans lequel évolue le sujet. Selon ces psychologues, l'apprentissage spatial est donc intimement lié au quotient intellectuel, une idée que reprend S. Porteus au milieu du XX^e siècle (Porteus, 1950). Entre la naissance et la puberté, l'enfant développe en parallèle (voir figure 3, page 21):

- 4 niveaux d'organisation cognitive de l'espace (sensorimoteur, préopératoire, opératoire concret et opératoire formel),
- 3 types de relations spatiales (topologique, projectif et euclidien),
- 3 modes de représentation (énactive, iconique et symbolique),
- 3 systèmes de référence (égocentrique, domocentrique et allocentrique) et
- 2 types de représentation topographique (route et topographique)

Selon Piaget et Werner, les stades du développement de la cognition spatiale sont séquentiels et l'ordre ne peut être modifié. Chacun dépend du précédent pour son propre développement. Ainsi, à la puberté, l'adolescent possède les qualités spatiales d'ordre supérieur. Toutefois, ce n'est pas parce que les qualités spatiales sont acquises plus tard au cours de l'ontogenèse qu'elles sont les plus adéquates et efficaces pour résoudre une problématique. Le point de vue égocentrique, par exemple, ne se limite pas qu'aux animaux et aux enfants d'âge préscolaire. Il est tout aussi utile aux adultes lorsque par exemple, une fois assis dans un autobus, ils doivent déterminer si le véhicule est en mouvement en se référant au paysage qui défile par la fenêtre (Millar, 1988).

Le terme représentation spatiale a été défini par Shemyakin (1966) comme étant une « réflexion de l'espace dans l'esprit des hommes » et par Piaget et Inhelder (1967) comme une « réflexion mentale symbolique et internalisée de l'action spatiale » (Downs et Stea, 1973). Ce terme se distingue des représentations spatiales externes comme des dessins ou des cartes routières. Une représentation internalisée

ou cognitive entraîne le codage des informations spatiales en pensées. Une forme de codage d'un environnement consiste en la génération d'une carte cognitive de l'espace, aussi appelée carte mentale, où les informations sont réparties dans un système de coordonnées et codées dans l'espace.

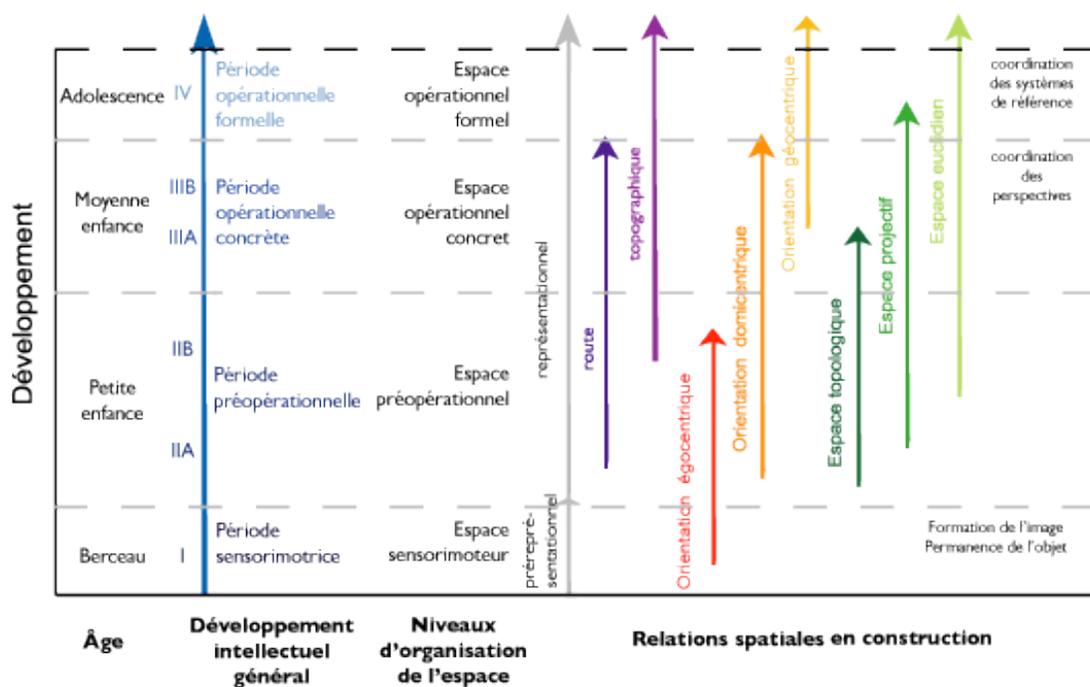


Figure 3. Cette figure illustre 4 des 5 principaux domaines de développement spatial chez l'enfant selon la théorie de Piaget. L'ontogenèse des différents niveaux d'organisation de la cognition spatiale, des représentations topographiques, des systèmes de référence, des types de relations spatiales apparaissent en bleu, violet, orangé et vert, respectivement. Seuls les modes de représentation éactive, iconique et symbolique ne sont pas représentés. Adapté : Hart et Moore, 1973.

Les 3 types de relations spatiales correspondent aux espaces topologique, projectif et métrique (ou euclidien). Ceux-ci sont générés au cours des 4 stades de la conceptualisation de l'espace (Cohen et Acredolo, 1985; Hart et Moore, 1973).

Notons que les âges mentionnés varient en fonction des individus et qu'ils ne sont inscrits qu'à titre indicatif. Ce n'est pas le moment qui est important ici, mais la séquence.

Stade I : Espace et intelligence sensorimoteurs – de 0 à 1 ½ an ou 2 ans

Ce stade est marqué par la genèse de l'image et la conceptualisation de la permanence de l'objet (Hart et Moore, 1973). Alors que l'olfaction et le goût sont déjà bien développés à la naissance, les systèmes visuel et auditif poursuivent leur maturation (Goldstein, 2002). Les neurones du cortex visuel se multiplient tout comme les cônes de la rétine dans lesquels la quantité de pigment visuel augmente. Ceci permet une amélioration de l'acuité visuelle entre 0 (de 20/400 à 20/600 à 1 mois) et 4 mois, valeur qui atteint alors presque celle de l'adulte (20/20). La courbe d'audibilité progresse elle aussi pendant cette période pour n'être qu'à 10-15 dB de celle de l'adulte à l'âge de 6 mois. L'angle minimum audible qui sépare 2 sources sonores évolue quant à lui de 27° à 2 mois à 5° à 18 mois alors qu'il est de 1° chez l'adulte. Pendant la maturation de ses fonctions perceptuelles, le jeune enfant effectue des activités réflexes sans toutefois établir la distinction entre lui-même et ce qui l'entoure. Puis, à travers l'expérience subjective, le nourrisson discerne son soi des objets extérieurs. Le jeu lui apprend tranquillement que les objets existent même s'ils sont cachés. L'enfant qui centralisait les espaces selon ses besoins et

les différentes parties de son corps (ex : espaces buccal, tactile, auditif, visuel-perceptuel, etc.) commence à les réunir. Il développe ainsi la confiance nécessaire pour coordonner ses actions, internaliser ses pensées et se déplacer librement sur le terrain. À cette étape, il maîtrise le premier niveau de compréhension de l'espace (représentation énaactive) et évolue dans un espace dit topologique. Les éléments sont en relation avec lui-même et son point de vue est égocentrique. Graduellement, l'enfant devient capable d'apprendre une route, parcourir un trajet en sens inverse, faire des détours et prendre des raccourcis.

Stade II – Espace et intelligence préopérationnels ou intuitifs – de 2 à 7 ans

L'enfant se représente le monde extérieur par des symboles qu'il manipule de façon intuitive (représentation iconique). Dès l'âge de 4 ans, il parvient tranquillement à contrôler ses actions (Hart et Moore, 1973). À ce stade, la représentation de l'espace est statique et essentiellement égocentrique. Il développe tranquillement un espace projectif en établissant des relations topographiques entre 2 objets sans faire référence à lui-même.

Stade III – Espace et intelligence opérationnels concrets – de 7 à 12 ans

Entre 7 et 8 ans, l'enfant effectue des opérations concrètes en apparence. Ce n'est que vers l'âge de 9 ans qu'il organise ses opérations en une structure logique. Sa conception de l'espace atteint un degré supérieur d'abstraction. Il peut maintenant utiliser le langage pour manipuler et

transformer l'espace mentalement (représentation symbolique). L'enfant parvient à se représenter le monde extérieur sans faire référence à lui-même. Il utilise ainsi un point de vue allocentrique, i.e. centré sur le monde.

Stade IV – Espace et intelligence opérationnels formels – Après 12 ans, l'adolescent est en mesure d'exécuter des opérations spatiales en les dissociant de ses actions réelles, des objets ou de l'espace. Il est enfin capable de pensées abstraites sans le support de la perception ni de l'expérience. Il peut résoudre tous les problèmes spatiaux mentalement puisqu'il a les aptitudes nécessaires pour construire un espace métrique, où des distances relient les repères de l'espace dans un système de coordonnées.

La tâche des 3 montagnes (figure 4, page 25) est un exemple de test soumis aux jeunes pour évaluer leur habileté à manipuler l'espace mentalement. Dans ce dernier, une maquette présente trois montagnes de différentes altitudes habitées par une maisonnette. L'expérimentateur demande au sujet de jumeler le point de vue de la poupée placée à différentes positions autour de la table avec les dessins correspondants. Entre 4 et 6 ½ ans, l'enfant attribue toujours son propre point de vue à celui de la poupée, même s'il est amené à vérifier ses réponses en se déplaçant du bon côté de la table. Ce n'est qu'entre 7 et 9 ans que l'enfant donne la bonne réponse (Hart et Moore, 1973). À cet âge, il est capable d'effectuer une rotation mentale de la

scène, comprendre l'espace à un deuxième niveau à l'aide d'images mentales et changer sa perspective en adoptant un point de vue allocentrique.

La microgenèse qui correspond au développement individuel à court terme partage plusieurs ressemblances avec l'ontogenèse. C'est dire que l'adulte apprend un nouvel environnement de façon analogue à l'enfant en cours de développement.

La compréhension de l'environnement spatial se réfère à la nature et à la forme par lesquelles l'information est enregistrée, au principe d'organisation de l'information spatiale et non pas à la représentation elle-même. L'individu a le choix d'utiliser 2 types de stratégie pour se représenter un nouvel environnement. La première rassemble les informations de manière séquentielle au fur et à mesure que le sujet parcourt son chemin. Ce mode de représentation repose sur la route empruntée. La seconde stratégie relève de la topographie de l'espace. Les informations spatiales sont rassemblées en même temps. C'est le type de stratégie préférée par les pilotes d'avion. Les chauffeurs de taxi quant à eux se réfèrent plus souvent au mode de représentation par route (Hart et Moore, 1973).

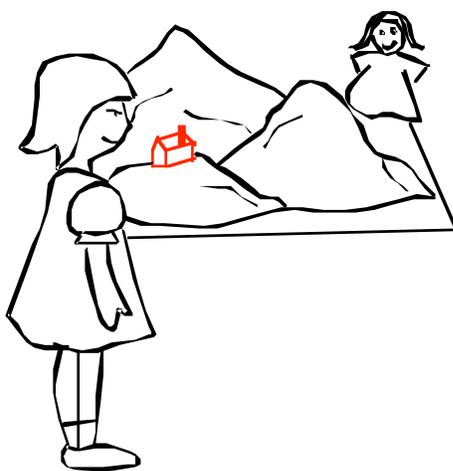


Figure 4. Dans la tâche des 3 montagnes, Piaget demande à l'enfant si la poupée est en mesure de voir la maisonnette cachée derrière l'une des montagnes. Une réponse négative suppose que l'enfant est capable de faire une rotation mentale de la scène. Cette compréhension de l'espace est de 2^e ordre.

Trois niveaux de structures spatio-cognitives (Passini et al., 1990) peuvent être construites mentalement dans le but de se représenter un macroenvironnement. Le psychologue américain Jérôme S. Bruner a été le premier à proposer 3 modes de ces représentations spatiales (Bruner, 1959; 1966; Hart et Moore, 1973). Celles-ci sont :

- *Représentation énaactive*

Ce mode de représentation de premier ordre est centré sur l'apprentissage de la *réponse* spatiale. Plusieurs études basées sur la résolution de labyrinthes (Brown, 1932; Von Senden, 1932; Mandler, 1962; Shemyakin, 1966) ont démontré que lorsqu'un homme voyant tentait de retracer le trajet parcouru sans l'aide des lignes frontières, ce dernier se rappelait plus d'une succession de mouvements que de la configuration exacte du labyrinthe. L'apprentissage des actions spatiales précède celui de l'organisation spatiale d'un nouvel environnement. Il n'est pas nécessaire d'établir des relations topographiques entre repères de l'espace pour se rappeler les étapes du chemin reliant le point A au point B. Seul un plan de décision appris sous la forme d'une liste d'épicerie est suffisant. La route se définit alors par un ordre successif d'opérations codées dans le *temps*. Elle n'a qu'une seule dimension. Les tâches spatiales qui relèvent de cette structure cognitive sont :

- l'apprentissage de nouvelles routes
- le parcours d'un trajet en sens inverse
- l'association de routes apprises pour en faire une autre

- l'apprentissage d'une route sur un modèle à petite échelle et son exécution à grande échelle

- *Représentation iconique*

Le deuxième niveau de compréhension se base encore une fois sur l'apprentissage d'une route. Mais cette fois, c'est via l'*imagerie mentale*. Les repères de l'espace sont reliés entre eux grâce aux données perceptuelles. L'apprentissage de la route et du lieu relève au départ de l'image dérivée de la perception visuelle. Les psychologues des années 1960 croyaient que l'imagerie mentale ne s'adressait qu'aux voyants ce qui limitait les AC au mode de représentation éactive (Von Senden, 1932; Hart et Moore, 1973). Cette idée a toutefois été réfutée quelques années plus tard (Uhl et al., 1994; Aleman et al., 2001; Kaski, 2002). L'imagerie mentale enregistre les données perceptuelles en provenance de tous les sens et pas uniquement celles reliées à la vision. Les AC n'ayant aucun souvenir visuel sont donc capables d'imagerie mentale et peuvent développer pareille représentation tout comme celle de 3^e ordre. Le sujet qui se représente un environnement par l'imagerie mentale est en mesure de réaliser les opérations de 1^{er} ordre, en plus d'intégrer un parcours et de trouver son chemin. Les opérations spatiales correspondantes sont :

- l'identification par pointage de différents endroits appris de l'espace
- la prise des raccourcis et de détours
- l'exécution de rotations mentales

- *Représentation symbolique*

Ce mode de représentation de 3^e ordre est de nature symbolique. En plus de se baser sur l'imagerie mentale, celui-ci se bâtit autour du *langage*. Selon Bruner, le langage apporte un net avantage à la conceptualisation de l'espace car il permet non seulement d'exprimer et de représenter l'expérience, mais surtout de la transformer. Ce mode permet d'énoncer les principes d'organisation de l'espace. La compréhension spatiale peut alors relever de la forme (théorie de Gestalt) ou de toute autre propriété structurale, comme la géométrie d'un immeuble, le quadrillé des rues principales d'un centre-ville, etc. L'individu qui possède cette structure cognitive doit pouvoir effectuer des tâches des ordres inférieurs en plus de :

- reproduire l'espace sur papier
- construire l'espace à petite échelle

2.3 Les habiletés spatiales chez l'individu aveugle

2.3.1 Déficience ou différence?

En absence de vision, peut-on naviguer? L'individu aveugle peut-il exécuter une tâche spatiale aussi facilement qu'un sujet voyant?

Pendant des décennies, les scientifiques croyaient que la vue était le seul sens spatial ce qui, selon la théorie de la déficience (Fletcher, 1980), empêchait les aveugles d'effectuer certaines tâches spatio-cognitives. Certes, les autres sens renseignent très peu l'aveugle sur son environnement éloigné. L'avantage de la

vision est sans doute de procurer simultanément plusieurs types d'informations spatiales comme les distances et les angles séparant des objets. Mais la vision n'est pas l'unique modalité « spatiale » et il n'y a aucune raison de croire que le potentiel spatio-cognitif de l'aveugle différerait de celui des voyants. En absence de perception visuelle, le principal sens spatial est le système « *haptic* », un anglicisme qui allie à la fois le toucher et la proprioception. L'aveugle a aussi recours aux mouvements, à l'ouïe, à l'odorat ainsi qu'à l'écholocalisation. Ses points de repère sont donc le plus souvent des différences de pressions d'air ou de sons, les textures des sols, etc. Pour chaque sujet, toutes les informations sensorielles sont complémentaires et convergentes. La vue n'est donc pas nécessaire ni toujours suffisante pour résoudre un problème spatial (Millar, 1988).

La théorie de la différence quantitative (Shemyakin, 1966) propose au contraire que les aveugles soient habiles en navigation mais moins performants que les voyants. En 1981, Landau et al. évaluèrent Kelli, une aveugle de naissance âgée de 2 ans et demi, dans plusieurs tâches spatiales. Ils conclurent qu'elle était en mesure, tout comme des adultes CV aux yeux bandés, de découvrir et d'utiliser les propriétés euclidiennes de l'environnement de manière à faire des inférences et à trouver le chemin le plus court reliant 2 objets éloignés.

Passini et al. (1990) et Fortin et al. (2008) confirmèrent eux aussi la théorie de la différence quantitative après avoir évalué des groupes d'AC, d'AT, d'amblyopes, de CV et de CV aux yeux bandés dans diverses tâches de navigation au cœur d'un immeuble et d'un labyrinthe de taille humaine. Leurs résultats démontrent que tous les aveugles sont capables d'utiliser les 3 niveaux de structures cognitives. Les AC

naviguent mieux et comprennent mieux ces environnements comparativement aux AT et aux voyants aux yeux bandés, alors que les voyants aux yeux ouverts et les amblyopes surpassent tous les aveugles. La vision améliore donc les compétences spatio-cognitives alors que l'expérience visuelle (cécité tardive : AT et CV aux yeux bandés) les diminue. Ceci ne représente donc qu'un avantage perceptuel et non cognitif.

L'expérience en navigation de Rieser et al. (1992) réalisée dans un environnement encore plus écologique, soit un quartier en plein air, peint un autre portrait des habiletés spatio-cognitives des aveugles. Ceux ayant eu une expérience visuelle avec un champ visuel périphérique sain, surpassaient les AC dans une tâche de pointage directionnel. Les CV aux yeux ouverts performaient mieux que les AT qui étaient eux-mêmes plus habiles que les AC. Il semble donc que les habiletés spatio-cognitives dépendent non seulement de l'âge d'acquisition de la cécité mais aussi du type d'environnement dans lequel se déplacent les sujets.

2.3.2 Développement des habiletés spatiales chez l'aveugle de naissance

Le développement de la cognition spatiale chez l'enfant aveugle suit les mêmes étapes que l'enfant voyant. Cependant, la privation visuelle limite l'accès aux facteurs qui pourraient motiver la découverte de l'environnement extérieur. Certaines études basées sur l'observation de poupons AC (Norris et al., 1957; Adelson et Fraiberg, 1974) ont dévoilé un retard considérable dans l'acquisition de la mobilité initiée par l'enfant. Par exemple, l'enfant aveugle depuis la naissance ne rampe sur le

sol qu'aux environs de ses 13 mois alors que l'enfant voyant le fait 6 mois plus tôt. D'autres tâches de mobilité, telles que tendre la main pour attraper un objet sonore, s'asseoir, s'élever à l'aide de ses bras ou s'aider des objets limitrophes pour se mettre debout, sont aussi effectuées en retard, soit environ 4 mois après les enfants voyants. De plus, le jeune AC ne réussit à marcher librement dans une pièce qu'à 19 mois, soit 7 mois après l'enfant sans handicap.

Le modèle de développement proposé par Piaget est valide pour l'aveugle de naissance avec cependant une plus longue période sensorimotrice. À cette étape, ces enfants sont limités à des points de vue égocentrique et domicentrique, aux relations topologiques et au premier niveau de structure cognitive (énactive) plus longtemps que les voyants. D'après Millar (1988), étant donné que le système haptique code les informations de manière séquentielle, les aveugles seraient naturellement portés à se représenter les informations spatiales sous forme de route. De plus, ils doivent mettre à jour leur position beaucoup plus fréquemment que les voyants. Ces derniers qui ont facilement accès aux plans géométriques préfèrent à l'opposé utiliser une vue topographique pour traduire l'espace tridimensionnel en cartes bidimensionnelles.

2.4 Bases neurologiques de la navigation

Quelles régions du cerveau sont recrutées pour extraire et utiliser l'information spatiale? Où est emmagasinée la mémoire spatiale? La réponse est complexe. À ce jour, trois principales théories tentent d'expliquer les bases neurologiques de la navigation.

2.4.1 Théorie de la carte cognitive

La première théorie se fonde sur les recherches animales et principalement la découverte des cellules de lieux (*place cells*) de l'hippocampe (Hip) par O'Keefe et Dostrovsky en 1971. Les chercheurs avaient alors effectué des enregistrements électrophysiologiques à l'aide de microélectrodes dans le cerveau de rats laissés libres dans l'exploration de leur cage. Les réponses obtenues dans la portion dorsale de la structure hippocampienne indiquaient une forte corrélation entre l'activité des neurones pyramidaux des cornes d'Ammon (CA1 et CA3) et un lieu précis occupé par le rat. Le champ récepteur de ces neurones a alors pris le nom de champ de lieu. O'Keefe et Nadel (1978) publiaient quelques années plus tard leur théorie de la carte cognitive. Les derniers auteurs proposent un modèle de navigation centré sur l'Hip, la structure du cerveau qui permet l'élaboration d'une carte mentale de l'espace. Selon ces derniers, elle représente l'environnement du point de vue allocentrique et permet l'acquisition d'une mémoire spatiale à long terme. Dans ce modèle, la potentialisation à long terme (PLT) des cellules de lieux permet la formation d'une route codée dans un référentiel centré sur l'environnement. Pour atteindre un but, l'animal n'a qu'à suivre la meilleure route, de cellules en cellules. Des études sur des cohortes de souris aux cellules de lieux anormales, incapables de PLT (modification de gènes (Cho et al., 1998) et traitement aux N-méthyl-D-aspartate-bloquants (Kentros et al., 1998) supportent la théorie de la carte cognitive. Chez l'humain, cette théorie implique une latéralisation de la fonction vers la droite. L'Hip gauche serait

spécialisé quant à lui pour relier les données spatiales avec des entités linguistiques (Burgess et al., 2002).

2.4.2 Théorie standard de consolidation

La théorie standard de consolidation, développée en 1971 par David Marr, attribue à l'Hip la faculté d'emmagasiner et de rétablir la mémoire récente, qu'elle soit spatiale ou non. Selon l'auteur, la structure permettrait d'assurer la consolidation, soit la transition des souvenirs de la mémoire à court terme à la mémoire à long terme, et de faire le lien entre les informations sensorielles provenant du cortex. Une fois les souvenirs stockés dans la mémoire à long terme, ces derniers deviendraient indépendants de l'Hip et ne relèveraient que du néocortex.

L'histoire du patient E.P. (Spiers et Maguire, 2007; Teng et Squire, 1999) supporte cette théorie. Victime d'une encéphalite virale, E.P. était devenu amnésique suite à d'importantes lésions de ses lobes temporaux antérieurs et médians, lieux anatomiques des Hip. Testé 50 ans après un déménagement, Teng et Squire (1999) demandèrent à E.P. de résoudre des problèmes spatiaux dans sa ville d'origine où il avait passé les 22 premières années de sa vie. Le test exigeait la description de routes, de détours et le pointage vers des indices spatiaux. Étrangement, même si E.P. était incapable d'apprendre de nouveaux environnements, ses performances étaient comparables à celles de sujets contrôles. Ces observations vont à l'encontre de la théorie de la carte cognitive qui prédit une incapacité chez E.P. à résoudre ces tâches

de navigation. Sans toutefois contredire la théorie multiples traces, l'histoire de E.P. favorise la théorie standard de consolidation.

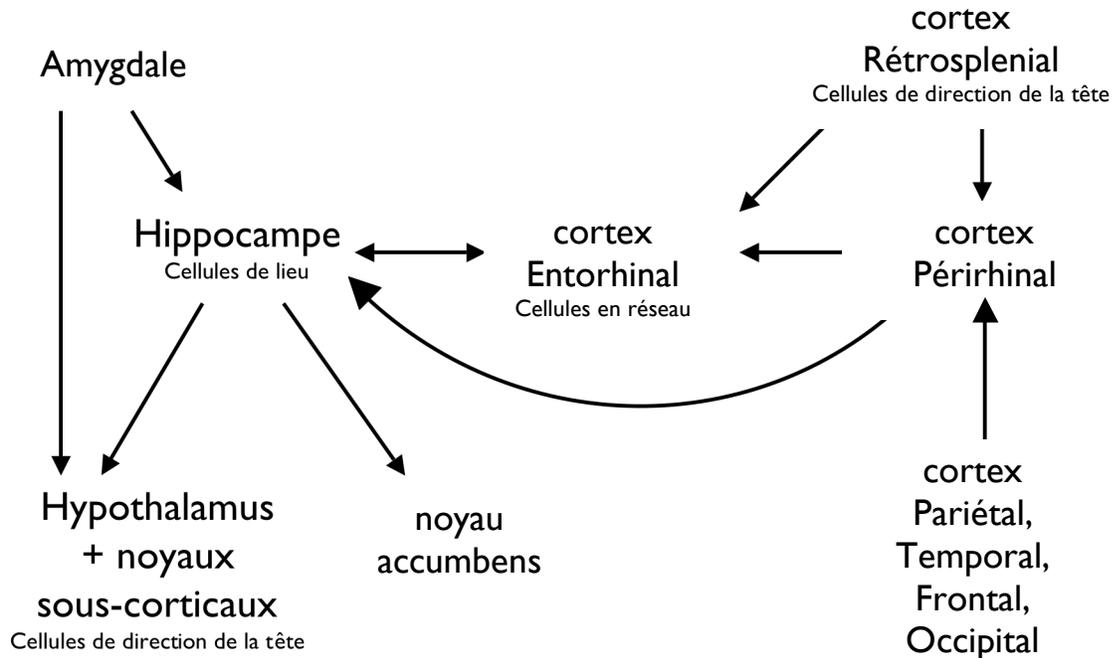


Figure 5. Circuit neural de la navigation chez le rat selon le modèle distribué de Gaussier. Sources : Gaussier et al., 2002; Poucet et al., 2004; Bilkey, 2007.

2.4.3 Théorie multiples traces

L'absence de corrélation entre les objectifs de navigation et les cellules de lieux de l'Hip amène à penser que le circuit est plus distribué qu'il n'y paraît. L'animal doit d'abord se situer dans l'espace, choisir sa destination et se mouvoir vers elle. La troisième théorie, appelée multiples traces, a été émise par Nadel et Moscovitch en 1997 et attribue à l'Hip un second rôle. La structure serait nécessaire

pour se souvenir du passé en détails, mais son utilité serait de courte durée puisque le cortex prendrait ensuite le relais pour traiter les données spatiales.

Le parahippocampe (PHip), juxtaposé à l'Hip, représenterait une entrée vers cette dernière structure et serait essentiel pour extraire des informations spatiales à partir de scènes visuelles, comme des distances et des angles reliant des repères, ainsi que se représenter leur géométrie (Burgess et al., 2002). De plus, il serait possible d'utiliser le PHip sans l'Hip pour naviguer dans des environnements très simples (Burgess et al., 2002). Par exemple, le célèbre patient amnésique H.M. qui avait subi une lésion bilatérale de ses lobes temporaux médians pour guérir son épilepsie, a déjà réussi une tâche spatiale allocentrique à l'aide de son PHip inaltéré (Bohbot et al., 2007).

Gaussier et ses collaborateurs (2002) ont proposé un modèle distribué de la navigation concordant avec la dernière théorie. Les auteurs suggèrent que le circuit s'étende des noyaux sous-corticaux aux différents cortex (figure 5, page 33) en passant bien sûr par l'Hip. Le cortex entorhinal forme le relais le plus important dans ce circuit puisqu'il achemine les informations sensorielles à l'Hip. Il est composé de cellules en réseau (*grid cells*) qui se distinguent des cellules de lieux puisque leur champ récepteur est multiple plutôt qu'unique. Les réponses de chacune de ces cellules en réseaux forment un carrelage triangulaire périodique sur le terrain exploré par l'animal (figure 6, page 35). Chaque réseau est caractérisé par une certaine distance séparant chaque lieu, une orientation et une phase par rapport à un axe et un point de référence extérieurs (Moser et al., 2008). Aussi, dans le cortex entorhinal médian, la distance des réseaux tend à augmenter selon l'axe dorsomédial-

ventrolatéral. Ces cellules ont pour rôle d'identifier les changements de position avec exactitude dans un système de référence coordonné.

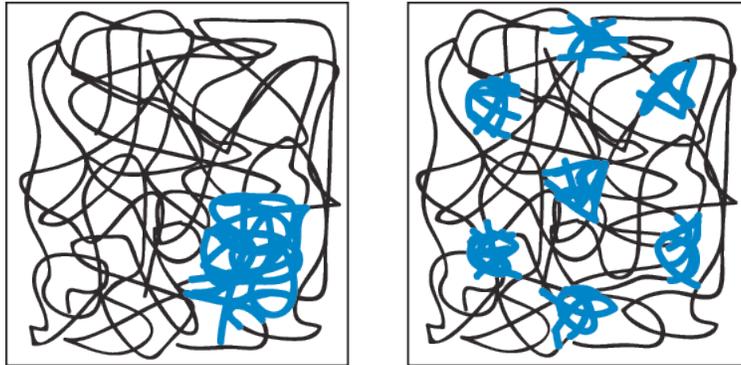


Figure 6. Activité des **a)** cellules de lieux de l'hippocampe et des **b)** cellules en réseau du cortex entorhinal médial. L'activité de chaque neurone est indiquée en bleu, par-dessus la trajectoire d'un rat explorant sa cage. Source : Moser et al., 2008, adapté.

Les champs de lieux sont grandement influencés par les indices sensoriels éloignés. O'Keefe et Conway (1978) avaient réussi à berner le sens d'orientation de rats en exerçant une rotation des indices distaux placés sur les murs de leur cage circulaire. Les champs de lieux subissaient alors la même rotation, même si les indices proximaux, placés au centre de la cage, n'avaient pas été déplacés. Lorsque les expérimentateurs tournaient les indices proximaux sans toucher aux indices éloignés, aucun changement de réponse des cellules de lieux n'était observé. Les frontières géométriques apparaissent donc être des éléments clés du codage par lieu tout comme du codage par réseau, tel que démontré plus tard par Hafting et al. (2005) et Barry et al. (2007).

Fait intéressant, lorsque des indices sont retirés d'un environnement familier, les cellules de lieux et les cellules en réseau du rat continuent à décharger pour les mêmes endroits. Et, même si l'environnement est peu à peu transformé en un second environnement familier, les réponses des neurones de l'Hip et du cortex entorhinal continuent à décharger conformément à l'environnement d'origine (Leutgeb et al., 2005). L'histoire de présentation des stimuli peut donc exercer un effet plus fort que les stimuli eux-mêmes.

Même si les indices visuels sont d'une grande importance pour les cellules de lieux et les cellules en réseaux, la vision n'est pas l'unique modalité qui influence leurs taux de décharges. Les rats aveugles se servent, tout comme leurs frères voyants, d'indices tactiles (Save et al., 1998), olfactifs (Save et al., 2000) et auditifs (Poucet et al., 2004) pour ancrer les cartes spatiales dans leurs Hip. Aussi, les décharges des cellules de lieux peuvent être induites uniquement par des informations relatives aux mouvements propres de l'animal (O'Keefe, 1976; McNaughton et al., 1996). Ce sont toutefois les cellules en réseau qui semblent se spécialiser pour intégrer ce type d'indices idiothétiques, relatifs à la proprioception et la kinesthésie. L'intégration d'un parcours, processus par lequel un animal enregistre ses déplacements linéaires et angulaires de façon à mettre à jour sa position dans un système de référence coordonné, est effectuée selon Moser et al. (2008) dans le cortex entorhinal. Cette structure a notamment accès à la vitesse, à la direction de déplacement, aux copies des efférences motrices et aux données vestibulaires et proprioceptives. Les indices sensoriels deviennent donc utiles afin d'établir les

paramètres initiaux du réseau et corriger l'erreur cumulative importante obtenue après intégration des indices reliés aux mouvements.

Le cortex périrhinal connecté directement et indirectement aux Hip via le cortex entorhinal est un autre élément clé de la mémoire spatiale. La structure reçoit également des projections des cortex frontal, pariétal, occipital et temporal. Chez le rat, des lésions dans ce cortex ont démontré que les champs de lieu des neurones de l'Hip changeaient de position après un délais de 24h alors qu'ils demeuraient stables chez les animaux contrôles (Muir et Bilkey, 2001). Cette découverte suggère que le cortex périrhinal soit utile pour la reconnaissance d'environnements basée sur les souvenirs spatiaux.

D'autres types de neurones, présents dans les noyaux thalamiques antérieurs et dorsolatéraux, le cortex retrosplénial et le postsubiculum du rat répondent à l'orientation de la tête de l'animal indépendamment de sa position (Poucet et al., 2003). Dans le circuit de Gaussier, ces cellules de la direction de la tête (*head direction cells*) agissent comme un compas interne qui, conjointement avec les cartes cognitives créées par les cellules de lieux de l'Hip, dirige spatialement l'animal dans ses déplacements. Le cortex occipital et le postsubiculum seraient spécialisés pour faire concorder l'orientation de la boussole interne avec celle qui lui correspond sur les cartes mentales.

Une fois un problème spatial résolu mentalement, l'animal le résout en actions. Les noyaux sous-corticaux, dont le nucleus accumbens, sont responsables de la traduction du parcours étudié en commandes motrices. Ce dernier unit la motivation à l'action alors que l'hypothalamus et le thalamus modulent la motivation

liée à la destination selon les états internes de faim, soif, besoin reproducteur, etc. Le noyau caudé est activé quant à lui par les aspects reliés aux mouvements, notamment la vitesse de navigation (Burgess et al., 2002). Les amygdales auraient elles aussi leur implication dans le circuit de la navigation puisque, selon la nature des émotions, elles motiveraient ou démotiveraient l'animal dans le choix de certains parcours (Poucet et al., 2004).

Chez les espèces les plus évoluées, le cortex préfrontal est aussi impliqué dans la motivation et l'induction de commandes motrices reliées à la navigation puisque des cellules de buts (*goals cells*) ont été enregistrées dans cette région (Hok et al., 2005). Ce cortex entretient des connexions étroites avec les amygdales et les systèmes moteur et prémoteur via le pallidum ventral et le striatum dorsal. Toutefois, son rôle premier serait associé à la mémoire à court terme de souvenirs spatiaux. Par ailleurs, un sous-système de la navigation requis pour l'exécution de séquences sensorimotrices impliquerait le striatum ventral, les Hip, le nucleus accumbens et les cortex pré-/moteurs. Ce système ne permettrait de résoudre que des parcours appris par cœur et non des actions spatiales flexibles et complexes qui, elles, exigeraient l'implication de la région préfrontale (Poucet et al., 2004).

Enfin, le cortex pariétal complète le circuit de la navigation. Le rôle de cette aire dans la navigation est encore débattu. Son implication est mieux connue chez le rongeur que chez le primate puisque des contraintes expérimentales rendent difficiles les enregistrements électrophysiologiques chez les grands animaux laissés libres dans leurs déplacements. Certaines études (Burgess et al., 2002; Spiers et Maguire, 2007) proposent que ce cortex contienne les cartes cognitives du passé et donne accès aux

cartes égocentriques. D'autres travaux (Nitz et al., 2006; 2009) suggèrent que le cortex pariétal contienne le cadre de référence centré sur la route plutôt que sur l'individu ou sur l'environnement. La route se définit dans ce contexte comme un « espace linéaire constitué de tournants, vers la gauche ou la droite, séparés par une locomotion rectiligne vers l'avant, elle-même répartie sur des distances variables » (Nitz et al., 2009). Ces affirmations s'appuient sur le fait que les neurones pariétaux enregistrés chez des rats en mouvement sont fortement reliés aux époques de navigation à l'intérieur de routes. L'activité corticale de ces neurones est également corrélée avec la direction du déplacement, la position spatiale et le type de comportement de locomotion (Nitz et al., 2006; 2009; McNaughton et al., 1996). Des études chez le singe (Crowe et al., 2004a; 2004b) ont aussi démontré la sélectivité à la direction d'une route pour les neurones du cortex pariétal (BA 7a et le bras du cortex moteur primaire, M1). Chez l'humain, une lésion du cortex pariétal postérieure droit cause des difficultés dans la description de route impliquant des tournants vers la gauche, symptôme reconnu sous le nom de négligence de représentation (Bisiach et al., 1993). D'autres études de lésion chez le rongeur (Poucet et al., 2003) ont démontré l'implication de cette région dans le traitement d'indices spatiaux proximaux. Après un test de rotation des indices proximaux, les champs de lieux de rats lésés ne démontraient aucun changement de propriétés. Mais, lorsque les indices proximaux des cages circulaires étaient retirés en présence des rats, les champs de lieux se modifiaient pour retrouver leurs propriétés initiales, avant le test de rotation. Chez les rats contrôles au contraire, les décharges des cellules de lieux demeuraient constantes ou s'arrêtaient en absence d'indices proximaux, un

résultat suggérant la contribution du cortex pariétal à la stabilité des champs de lieux et du système de référence coordonné de l'Hip.

Plusieurs études de cas chez l'humain (Rosenbaum et al., 2000; 2005; Maguire et al., 2006a) supportent la théorie multiple traces. L'histoire de K.C., S.B. et T.T. en sont quelques exemples. Victime d'un accident de moto, K.C. devint profondément amnésique suite aux dommages bilatéraux de ses Hip, des cortex parahippocampiens et de la région occipitale médiane. Il était toutefois capable de décrire des détours, indiquer les distances entre repères de l'espace, juger la proximité de lieux et décrire la séquence d'indices spatiaux rencontrés le long d'une route. Cependant, lorsque K.C. était amené à dessiner son quartier, ce dernier ne traçait que très peu de repères, preuve d'un déficit de connaissances géographiques. Son cas, comme celui du chauffeur de taxi torontois S.B. aux atteintes et performances similaires, appuie la théorie multiples traces qui attribue aux Hip l'habileté de décrire les détails spatiaux de son voisinage. Un second chauffeur de taxi, le patient T.T. lésé bilatéralement au niveau des Hip suite à une encéphalite, a rapporté être incapable de naviguer dans sa ville virtuelle malgré ses 40 années d'expérience à Londres. Toutefois, T.T. était en mesure de pointer dans différentes directions, reconnaître des repères, juger des distances dans Londres réelle et de localiser des endroits sur une carte de la capitale. Son histoire appuie encore une fois la théorie multiples traces qui prédit une représentation spatiale détaillée altérée chez ce sujet.

3. Problématiques, objectifs et hypothèses

3.1 Problématiques

Les expériences de Maguire et al. (2000, 2006a, 2006b) chez les chauffeurs de taxis Londoniens ont démontré que les humains expérimentés en navigation dans un environnement complexe présentaient une augmentation du volume de matière grise dans leur Hip postérieur et une diminution de la taille de leur Hip antérieur lorsque comparés à ceux de chauffeurs de bus, habitués de voyager dans des parcours prédéterminés. La plasticité locale de la structure semble donc corrélée avec les exigences du travail, la mémoire visuo-spatiale nécessaire pour former de nouvelles routes et la complexité de l'environnement. En effet, le degré de plasticité est aussi plus important chez des chauffeurs de taxi Londoniens circulant dans leur ville sinueuse que chez des chauffeurs de taxi Torontois pour lesquels la métropole est organisée en quadrilatères multiples (Spiers et Maguire, 2007).

Qu'arrive-t-il aux formations hippocampiennes de l'aveugle de naissance? Tout comme les chauffeurs de taxi, les handicapés visuels nécessitent une demande fonctionnelle accrue de la mémoire pour naviguer dans leur environnement puisqu'ils doivent constamment mettre à jour les informations spatiales. On pourrait donc penser que les effets plastiques sont semblables chez ces deux groupes. Or, les études de Chebat et al. (2007a), Fortin et al. (2008) et Lepore et al. (2009) démontrent étonnamment le contraire. La tête et la queue de l'Hip présentent, respectivement, une augmentation et une diminution unilatérales du côté droit (avec une même

tendance pour le côté gauche) chez le groupe d'AP lorsque comparées aux Hip de CV.

Comment se fait-il qu'une structure si importante dans la formation de cartes spatiales soit réduite en volume chez des individus aveugles aux habiletés spatiales supérieures? Dans un cerveau développé en absence de toute stimulation visuelle, y aurait-il une autre région qui détiendrait une fonction similaire? Quels sont les effets de la plasticité intermodale sur le circuit de la navigation de l'aveugle de naissance? Est-il possible que les habiletés spatio-cognitives des aveugles de naissance ne soient pas si supranormales que certains chercheurs le proposent? Et si les AC avaient profité d'un avantage perceptuel par rapport aux CV au cours des expériences de navigation dans des environnements de grande échelle? Les indices écholocatifs masqués par les bruits de quartier en plein air (Rieser et al., 1992) et qui n'étaient pas contrôlée dans les études de Passini et Fortin pourrait-ils à eux seuls expliquer les différences comportementales?

Pour tester les corrélats neuronaux de la navigation chez l'aveugle de naissance, une équipe de notre laboratoire (Kupers et al., 2009) a entraîné des sujets aveugles et voyants aux yeux bandés avec le TDU dans une tâche de reconnaissance de routes tactiles. Les routes présentées sur la langue d'un point de vue égocentrique comportaient 2 tournants (droite + gauche pour la route 1 et droite + droite pour la route 2). Les sujets exploraient passivement ces deux routes et indiquaient ensuite si elles étaient identiques ou différentes. Pour réussir la tâche, les sujets devaient donc exécuter des rotations mentales et développer un point de vue allocentrique à partir des stimulations linguales. Ils étaient ensuite amenés à dessiner ces routes sur papier

pour confirmer la formation de cartes spatiales. Cette tâche, réalisée dans un scanner d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), a confirmé l'utilisation du PHip et du cortex occipital chez les AC seulement dans la tâche. Les mêmes routes ont ensuite été reprises dans une deuxième expérience d'imagerie au cours de laquelle les stimulations, de nature visuelle cette fois, étaient présentées à un groupe de sujets CV aux yeux ouverts. Ceci a confirmé le recrutement des mêmes régions dans la tâche que chez les AC qui l'exécutaient avec l'appareil de substitution sensorielle. Ces régions sont reconnues dans l'utilisation d'une stratégie topographique pour comprendre l'espace et le manipuler mentalement (Committeri et al., 2004). Grâce à cette étude, il est maintenant possible d'affirmer que la plasticité intermodale permet le recrutement du cortex occipital dans une tâche de navigation.

Mais la plasticité intermodale interviendrait-elle aussi dans une tâche *active* de navigation, dans laquelle les sujets pourraient traiter des informations spatiales pour ensuite prendre et exécuter des décisions?

3.2 Objectifs

Pour tenter de répondre à ces questions, la présente étude évalue d'une part les habiletés spatio-cognitives des AC en contrôlant pour l'écholocation. Des labyrinthes tactiles de petite échelle à multiples carrefours en « T » seront utilisés pour comparer les performances des AC et de CV aux yeux bandés dans une tâche d'apprentissage d'une route. Dans un deuxième temps, la présente étude évalue le substrat neural de la navigation tactile chez l'AC par la méthode d'IRMf. Au cours

des séances d'imagerie, la même tâche active de navigation dans les labyrinthes tactiles sera utilisée.

La technique d'IRMf permet la mesure indirecte de l'activité cérébrale en enregistrant la réponse vasculaire des neurones. Ces derniers, qui doivent synthétiser de l'adénosine triphosphate à partir de glucose et d'oxyhémoglobine pour décharger l'influx nerveux, entraînent des changements de concentration en désoxyhémoglobine. Cette molécule paramagnétique est capable de modifier le signal de résonance produit par les atomes d'hydrogène du corps humain et capté par le scanner. Elle est à la base du signal BOLD (*Blood-oxygen-Level Dependant*) qu'enregistre l'IRMf. Par conséquent, les résultats d'activité cérébrale découlant d'une étude en IRMf impliquent que l'hypothèse hémodynamique, couplant étroitement l'activité vasculaire à l'activité neuronale, soit vraie. Les variations du signal BOLD sont enregistrées par rapport à un état de référence, qui peut être le repos ou encore une tâche contrôle. Dans cette étude d'IRMf, un nouveau labyrinthe tactile à multiple carrefours en « T » (*Maze*) et un carré sans point de décision (*Square*) seront utilisés comme conditions d'intérêt et contrôle, respectivement. En contrastant ces deux conditions (*Maze-Square*), les analyses d'imagerie permettront d'identifier les régions associées à une augmentation et une diminution du signal BOLD. Ces augmentations ou activations sont associées à une hausse d'activité neuronale pendant la tâche la plus exigeante (*Maze*) alors que les diminutions ou désactivations peuvent être interprétées comme une hausse d'activité neuronale pendant la tâche la moins exigeante (*Square*) (Greicius et Menon, 2004).

3.3 Hypothèses

Comme les AC sont très habiles pour se situer dans des grands espaces par l'écholocation, notre première hypothèse stipule que les AC soient moins habiles que les CV aux yeux bandés dans l'apprentissage de routes construites dans des petits espaces et pour lesquels l'écholocation n'est pas nécessaire. Par ailleurs, comme les AC recrutent leur cortex occipital pour naviguer passivement dans des routes tactiles présentées sur la langue, notre seconde hypothèse veut qu'ils aient recours à cette même région pour apprendre et naviguer activement dans des routes avec leur doigt. Finalement, comme leur Hip postérieur est réduit, notre troisième hypothèse précise qu'ils n'utiliseraient pas cette structure pour exécuter la tâche.

ARTICLE 1

**Navigational skills of congenitally blind subjects:
Tactile maze solving**

L. Gagnon¹, R. Kupers², M. Ptito¹

¹ Chaire de Recherche Harland Sanders, School of Optometry, University of Montréal, Montréal, Canada

² Institute of Neuroscience and Pharmacology, University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark

1. Abstract

Vision is undoubtedly a very important parameter for navigation although not crucial. Indeed, blind people are able to navigate using other senses such as touch, audition, olfaction, proprioception and motion-related cues. Most studies have been performed inside buildings and human-size mazes and indicate that congenitally blind (CB) people can not only navigate efficiently but they are sometimes better than blindfolded sighted control (SC) subjects. These navigational studies however do not control for environmental cues as, for example, echolocation and it is well known that CB use this cue more often and more skillfully than SC to appreciate their environment. They indeed commonly produce sounds and analyze the sound waves reflected by surrounding objects allowing their precise localization. We hypothesize here that if echolocative cues are eliminated, CB should lose their advantage compared to SC in a simple navigation task. To test this hypothesis, we evaluated the performance of both groups of subjects in small-scale, tactile multiple T-mazes. Our results show that SC are significantly better than CB in resolving route learning tasks. We suggest that, contrary to some large-scale spaces, like mazes or corridors where echolocative cues are available, navigational skills inside small-scale spaces benefit from visual experience.

Key words: blindness, tactile maze, navigation, route learning.

2. Introduction

Vision is critical for updating our position relative to space and providing distant spatial cues at a glance. However, sighted control (SC) subjects perform worst than blind participants when they are asked to navigate blindfolded in some large-scale spaces (Passini *et al.*, 1990) where echolocative cues are optimums. Most studies have investigated blind participants' navigational skills within buildings (Passini *et al.*, 1990), obstacle courses (Strelow and Brabyn, 1982; Chebat *et al.*, 2007) and human-size mazes (Fortin *et al.*, 2008). They all find that early blinds become better qualified in orienting themselves inside such complex environments than blindfolded seeing controls. These studies sustain that congenitally, early as well as late blind people are, like SC, able to understand space at each of the three levels of cognitive structure (Passini *et al.*, 1990). Those cognitive structures comprise the enactive representation centered on motor response, the iconic representation based on mental imagery and the symbolic representation supported by language (Hart and Moore, 1973). Visually impaired people can also execute complex orientation tasks like mental rotations (Fortin *et al.*, 2006) required for topographic representation. However, all studies were carried out inside indoor large-scale spaces and did not control for echolocation, suggesting that this cue largely contributed to CB supranormal navigational skills. Echolocation is a sonar system used by bats (Simmons, 1989) and dolphins (Oelschlager, 2008) that can be sufficient for navigation without vision. It helps animals to detect, localize and even classify preys (Jones, 2005) while it provides blind humans an estimation of objects distance, size, density and even texture (Kellogg, 1962). Blind people who are

specialized in echolocation first scan the environment by producing a sound with their white cane, fingers, foot or voice, and then listen binaurally the returned sound waves (Griffin, 1944). Animals studies (Heffner *et al.*, 1992a; 2007; 2008) have linked the ability to echolocate with the field of best vision across species. The narrower the field of vision is in a given species, the better the echolocation. Moreover, when the field of view is absent, even from birth, gaze orientation remains important for auditory localization (Desprès *et al.*, 2005). In this situation, eyes and head act as an intern compass for the brain, which can update the body position on an internalized survey map (Gaussier *et al.*, 2002). Nevertheless, if a blind animal is limited to near space, such as the subterranean species *Spalax ehrenbergi*, the ability to echolocate with sounds is impaired (Heffner *et al.*, 1992b). This suggests that echolocation is not as useful for near space as it is for far space. Our goal was to eliminate echolocation by designing a navigational task restricted to a small scale environment such as tactile multiple T-mazes in which CB and blindfolded SC were asked to learn a route by moving their index finger. As no prior hand exploration was allowed, CB who can efficiently explore objects with their hands (D'Anguilli and Waraich, 2002; Heller *et al.*, 2003) would lose their competitive advantage compared to SC. We hypothesized that when restricted to haptic cues to understand an environment, SC would be better than CB.

3. **Methods**

Participants

19 SC (range: 21-46 years; mean 29 years) and 14 CB (range : 21-57 years; mean 33 years) recruited through the Danish Institute for the Blind and Partially Sighted and a major Danish University Hospital participated in the study. CB profiles are given in table I. According to the Edinburgh Handedness Inventory, all subjects were right-handed except two CB who were trained with their non-dominant hand. In accordance with the Declaration of Helsinki (Edinburgh, 2000) subjects gave their informed and written consent before participation. The study protocol was also approved by the local research committee.

Mazes

Three tactile multiple T-mazes were built using flat Lego blocks on a platform of 25.4 cm x 25.4 cm. The designs are presented in figure 1a. The hallway and the walls measured 1.6 cm and 0.8 cm wide, respectively, and the height of the latter was 1.0 cm. The right finger's width of each participant was measured in order to be used as a confounding variable.

Procedure

CB and blindfolded SC subjects were sitting at a table and, during a short familiarization period, were invited to explore manually a tactile T-maze containing a single dead-end. After they had understood this simple setting, participants had to learn 3 different routes inside 3 tactile multiple T-mazes presented in an increased complexity order. The complexity of the maze was related to the number of decision points (12, 16 or 20 for mazes A, B and C, respectively). All subjects used their right index finger to navigate through the maze and reach the exit (placed at a random

position). They were asked to avoid dead-ends and do not step back. None of the sighted subjects could see the maze and no hand exploration was allowed prior to the task. During the experiment, all subjects learned the route by trials and errors. For each maze, participants had as many runs as there were decision points. A single run is defined as a given route from the start to the end. No time limit was set. To prevent extensive training, all good navigators who completed the maze perfectly (no dead-end encountered neither back step) two times, skipped the remaining runs and went to the next level.

Performance on the maze task was recorded on videotape and scored afterwards by two independent observers using the following formula:

$$\text{Error \%} = \frac{\text{total of dead-ends encountered for each first decision}}{\text{total number of dead-ends inside the maze}} \times 100\%$$

Time required to solve the maze was also calculated.

Statistical Analysis

A two way (group x run) mixed design ANOVA was done over each dependent variable (error % and time) for each maze. Because some participants did not use all runs allowed, the ANOVA was driven over the firsts 7, 6 and 5 runs of mazes A, B and C, respectively. The best mean performances (lower errors % for each subject, all runs combined) were also compared between groups, using an independent samples Student *t*-test. Finally, a Pearson khi-square test was employed

to compare the ratio of subjects who reached the performance criterion ($\leq 20\%$ of errors) in each group and for each maze.

4. **Results**

As predicted by chance, both groups avoided half of dead-ends during the first exploratory runs (figure 1b). The two-way (groups) x (runs) mixed ANOVA showed significant main effect of runs on error % and time for each maze, which reveals an improvement with practice. Trying to remember the route and the dead-ends' position, participants learned by trials and errors and progressed similarly during the firsts 7, 6 and 5 runs (mazes A, B and C) as no interaction group x run was found for either maze. This shows that the speed of learning represented by the slope of each curve presented on figure 1b and 1c are similar in both groups.

Subjects performed similarly well inside maze A. Once this training was over, the best navigators, namely the SC, were able to distinguish themselves while performing maze B (figures 1b) and a significant group effect on error % was found favoring their performance. Error % also tended (not significant) to be higher for CB in maze C but a group effect was found only for the time (figure 1c). The faster the participants, the more errors they make.

In order to provide information on the consolidation phase that extends until the last runs, we also analyzed the best performances of each participant. The *t*-test driven over the best performance analysis clearly indicates that SC are significantly better at avoiding dead-ends than CB while performing all mazes (figure 2), all runs combined. Finally, as presented in figure 3, the Pearson khi-square test reveals that a

greater number of SC avoided more dead-ends inside each maze after they understood the setting. Ninety-five %, 100% and 84% of SC successfully learned the routes presented in mazes A, B and C, while only 64%, 71% and 50% of CB achieved the task.

In order to test the effects of confounding variables, we analyzed the correlation between the dependant variables (error % and time) and the age, years of education and finger's width. No significant effect was observed for either confounding variables even after excluding the two blind left-handed subjects

5. Discussion

The present experiment showed important differences between CB's and SC's navigational skills. According to our hypothesis, the blindfolded SC are much better than CB inside tactile multiple T-mazes. Here we confirm that CB subjects are impaired in route learning inside small-scale environments where they cannot rely on echolocation cues.

Participants could learn the route with different perspectives. The first level of understanding refers to the subject himself, more precisely in this case, to the subject's finger. Participants who used this egocentric point of view were moving slowly and alongside the walls in order to recognize each point of decision. This slow-moving strategy was used at the very beginning and the time spent inside maze A suggests that each group improved their understanding of space at run 3. The next step of comprehension is centered on the route rather than on the participant. A route point of view means that the subject has identified one or more segments with or

without a turning point. For example, once entered in maze A, subjects had to turn left after the straight alley. Segments that are more quickly identified are those near the start and the end. And once every piece of the route has been identified in order, a general allocentric representation built into a coordinate scheme can be imagined. A route perspective is efficient for coding absolute distances, but a survey perspective is needed to code positions of objects with accuracy (Lederman *et al.*, 1985). As vision is the unique sense that provides several spatial cues together and in the same time, it is noteworthy that visually deprived people can naturally tend to adopt a point of view that gathers spatial information as detected by the other modalities, that is to say sequentially. Millar (1988) proposed that the route representation can be preferred by blind people although it is not impossible for them to use a survey (allocentric) perspective as well (Passini *et al.*, 1990). Moreover, transforming an egocentric into an allocentric frame of reference is, albeit not impossible, less easy for CB. Studies testing blind subjects' orientation abilities inside near space support this idea. Postma *et al.* (2008) investigated haptic orientation perception in blindness. They asked participants to match a test bar's orientation to a reference bar's orientation. All participants performed similarly, immediately following haptic exploration inside peripersonal space, suggesting equal haptic skills in both groups. However, after a 10 sec delay, blindfolded SC subjects improved their accuracy more than late blind subjects, while CB performed at the same level. Experiments on pointing of memorized proprioceptive targets (Gaunet *et al.*, 2006) also show that an 8 sec delay is sufficient to improve estimation of distances (as represented by the orientation of the pointing-distribution ellipse's major axis) in SC and LB but not in

CB. All these authors interpreted this delay as a shift from an egocentric to an allocentric frame of reference. Thus, visual experience is associated with a fast transition between those two points of view. Visuospatial imagery seems to facilitate the allocentric representations in many allocentric tasks, like mental rotation (Fortin *et al.*, 2006) and location judgments (Lehtinen-Railo and Juurmaa, 1994). Furthermore, according to Hermelin and O'Connor (1975), visual feedback improves limb movements coding in an allocentric and coordinated scheme. Thus, the lack of familiarity with a visual reference system seems to penalize CB subjects in our tactile mazes. Although it has been proved that CB people are able to engage into mental imagery tasks (Uhl *et al.*, 1994; Cattaneo *et al.*, 2008), they are often less efficient than sighted, especially during the mental manipulation of multiple images (Cornoldi and Vecchi, 2003; Bonino *et al.*, 2008).

6. Conclusion

Our results have shown that blindfolded SC did fewer errors than CB inside all mazes when controlling for echolocation. This indicates that, when subjects rely only on the haptic modality, visual experience seems to be a clear advantage for the route learning tasks done inside small-scale environments. Although it is possible to learn the route based on a verbal plan of actions derived from an egocentric map, the ease to manipulate an allocentric map especially through visuo-spatial imagery may have helped SC to perform better than CB participants. In indoor large-scale environments, however, where the whole body is in motion, echolocation seems

more appropriate to handle such cognitive maps in absence of vision giving CB a significant advantage.

7. Acknowledgments

The authors are thankful to Mathilde Beaulieu-Lefebvre, Daniel-Robert Chebat, Miguel Chagnon and Diane Brousseau for their help and technical support. The study is supported in part by the Harland Sanders Foundation and the Danish Medical Research Council.

8. References

- 1) Bonino, D., E. Ricciardi, et al. (2008). "Tactile spatial working memory activates the dorsal extrastriate cortical pathway in congenitally blind individuals." Arch Ital Biol **146**(3-4): 133-46.
- 2) Cattaneo, Z., T. Vecchi, et al. (2008). "Imagery and spatial processes in blindness and visual impairment." Neurosci Biobehav Rev **32**(8): 1346-60.
- 3) Chebat, D. R., K. Madsen, et al. (2007). Navigation skills in the early blind using a sensory substitution device. Society for Neuroscience. San Diego, California, U.S.A.
- 4) Cornoldi, C. and T. Vecchi (2003). Visuo-spatial working memory and individual differences Hove and New York, Psychology Press.
- 5) D'Anguilli, A. and P. Waraich (2002). "Enhanced tactile encoding and memory recognition in congenital blindness." International J Rehabilitation Res **25**: 143-145.

- 6) Despres, O., V. Candas, et al. (2005). "Spatial auditory compensation in early-blind humans: involvement of eye movements and/or attention orienting?" Neuropsychologia **43**(13): 1955-62.
- 7) Fortin, M., P. Voss, et al. (2008). "Wayfinding in the blind: larger hippocampal volume and supranormal spatial navigation." Brain.
- 8) Fortin, M., P. Voss, et al. (2006). "Impact of vision on the development of topographical orientation abilities." Neuroreport **17**(4): 443-446.
- 9) Gaunet, F. and Y. Rossetti (2006). "Effects of visual deprivation on space representation: immediate and delayed pointing toward memorised proprioceptive targets." Perception **35**(1): 107-24.
- 10) Gaussier, P., A. Revel, et al. (2002). "From view cells and place cells to cognitive map learning: processing stages of the hippocampal system." Biol Cybern **86**(1): 15-28.
- 11) Griffin, D. R. (1944). "Echolocation by blind men, bats and radar." Science **100**(2609): 589-590.
- 12) Hart, R. A. and G. T. Moore (1973). The Development of Spatial Cognition: A Review. Image & Environment: Cognitive Mapping and Spatial Behavior. Chicago, Aldine Publishing Company: 246-288.
- 13) Heffner, R. S. and H. E. Heffner (1992). "Visual factors in sound localization in mammals." J Comp Neurol **317**(3): 219-32.
- 14) Heffner, R. S. and H. E. Heffner (1992). "Hearing and sound localization in blind mole rats (*Spalax ehrenbergi*)." Hear Res **62**(2): 206-16.
- 15) Heffner, R. S., G. Koay, et al. (2007). "Sound-localization acuity and its

- relation to vision in large and small fruit-eating bats: I. Echolocating species, *Phyllostomus hastatus* and *Carollia perspicillata*." Hear Res **234**(1-2): 1-9.
- 16) Heffner, R. S., G. Koay, et al. (2008). "Sound localization acuity and its relation to vision in large and small fruit-eating bats: II. Non-echolocating species, *Eidolon helvum* and *Cynopterus brachyotis*." Hear Res **241**(1-2): 80-6.
- 17) Heller, M. A., K. Wilson, et al. (2003). "Superior haptic perceptual selectivity in late-blind and very-low-vision subjects." Perception **32**: 499-511.
- 18) Hermelin, B. and N. O'Connor (1975). "Location and distance estimates by blind and sighted children." Q J Exp Psychol **27**(2): 295-301.
- 19) Jones, G. (2005). "Echolocation." Curr Biol **15**(13): R484-8.
- 20) Kellogg, W. N. (1962). "Sonar system of the blind." Science **137**: 399-404.
- 21) Lederman, S. J., R. L. Klatzky, et al. (1985). "Spatial and movement-based heuristics for encoding pattern information through touch." J Exp Psychol Gen **114**(1): 33-49.
- 22) Lehtinen-Railo, S. and J. Juurmaa (1994). "Effect of visual experience on locational judgement after perspective change in small-scale space." Scand J Psychol **35**: 175-183.
- 23) Millar, S. (1988). "Models of sensory deprivation: The nature/nurture dichotomy and spatial representation in the blind." International J Behavioral Development **11**: 69-87.
- 24) Oelschlager, H. H. (2008). "The dolphin brain--a challenge for synthetic neurobiology." Brain Res Bull **75**(2-4): 450-9.
- 25) Passini, R., G. Proulx, et al. (1990). "The spatio-cognitive abilities of the

- visually impaired population." Environment and Behavior **22**(1): 91-118.
- 26) Postma, A., S. Zuidhoek, et al. (2008). "Haptic orientation perception benefits from visual experience: evidence from early-blind, late-blind, and sighted people." Percept Psychophys **70**(7): 1197-206.
- 27) Simmons, J. A. (1989). "A view of the world through the bat's ear: the formation of acoustic images in echolocation." Cognition **33**(1-2): 155-99.
- 28) Strelow, E. R. and J. A. Brabyn (1982). "Locomotion of the blind controlled by natural sound cues." Perception **11**(6): 635-40.
- 29) Uhl, F., T. Kretschmer, et al. (1994). "Tactile mental imagery in sighted persons and in patients suffering from peripheral blindness early in life." Electroencephalogr Clin Neurophysiol **91**(4): 249-55.

Table I. Congenitally blind participants' profile (mean index size and standard deviation for SC and CB were 14.4 ± 0.5 mm and 15.4 ± 0.4 mm, respectively)

| Sex | Age (years) | Education (years) | Handedness | Index size (mm) | Etiology of blindness | Onset |
|-----|-------------|-------------------|------------|-----------------|--|------------|
| F | 26 | 16 | R | 15,4 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| M | 56 | 15 | R | 13,5 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| F | 21 | 12 | R | 14,1 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| F | 22 | 14 | R | 12,5 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| M | 21 | 12 | R | 14,0 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| M | 38 | 17 | L | 16,3 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| F | 41 | 14 | R | 14,0 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| M | 23 | 14 | L | 16,2 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| M | 19 | 10 | R | 14,1 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| M | 42 | 19 | R | 16,0 | Retinoblastoma | Birth |
| F | 27 | 14 | R | 12,6 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| M | 57 | 17 | R | 19,0 | Retinopathy of prematurity and cataracts | 6 months |
| M | 35 | 12 | R | 13,8 | Unknown | < 3 months |
| F | 34 | 14 | R | 10,6 | Retinopathy of prematurity | Birth |

M, male; F, female; R, right; L, left

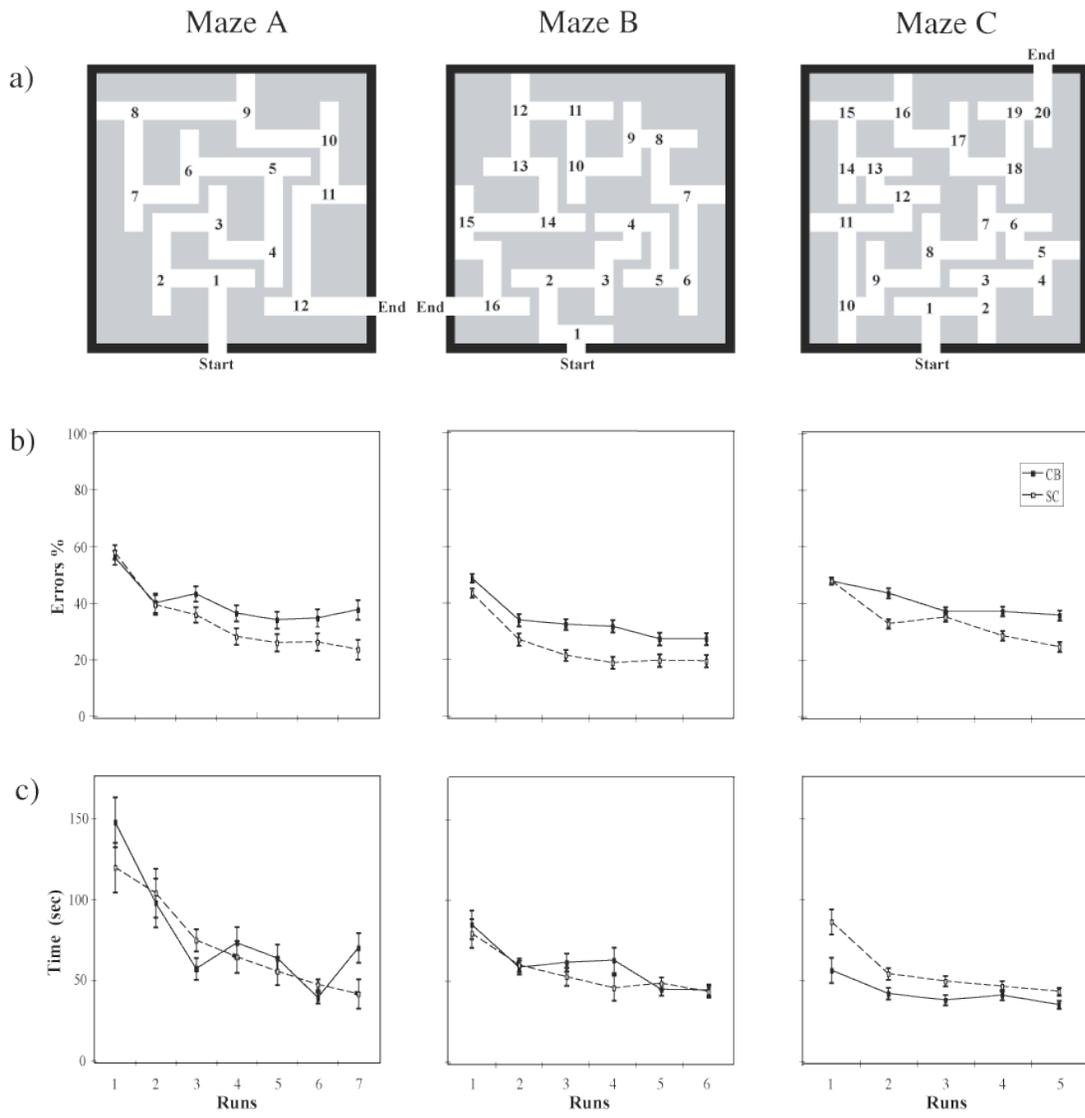


Figure 1

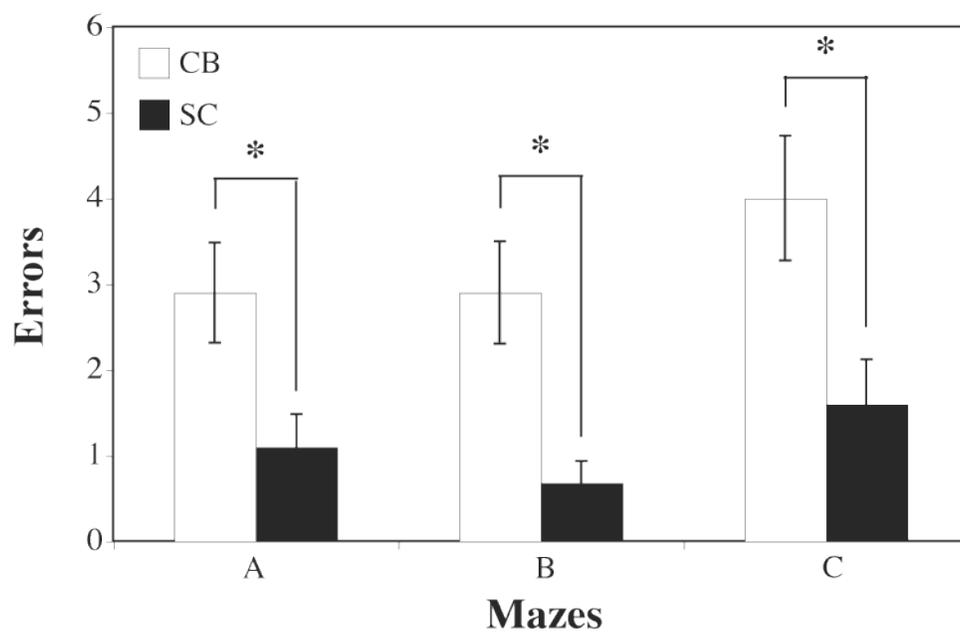


Figure 2

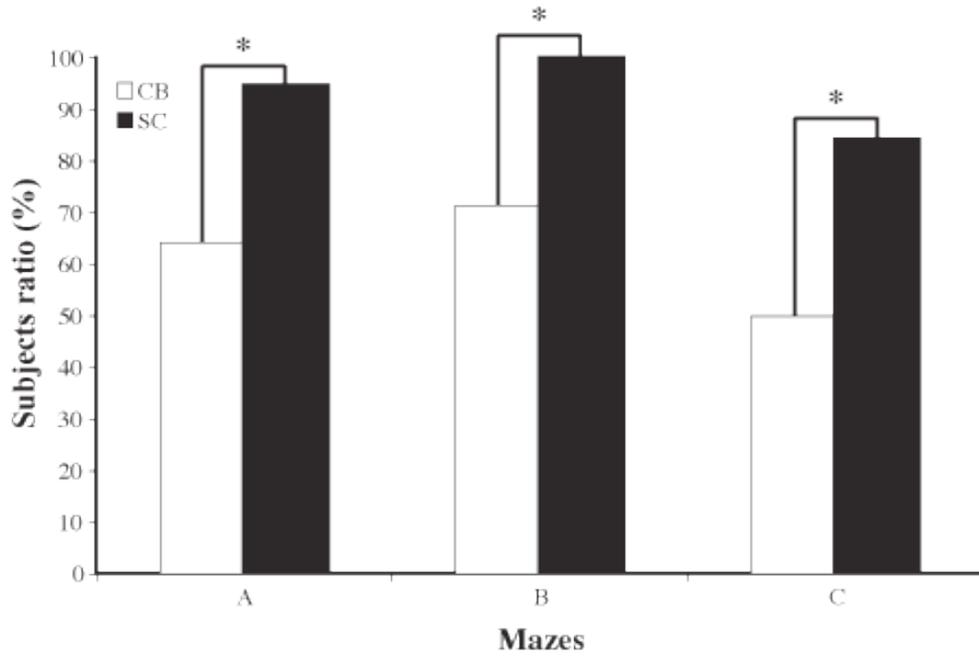


Figure 3

9. Figure Legends

Figure 1. a) Tactile multiple T-maze designs. A number inside the route traced in white indicates each decision point. Vertical walls are shown in grey. The starting point was fixed but the end position was randomized across mazes. **b)** Learning curves for both CB and SC indicate error % (\pm standard error) as a function of runs, for either mazes. Only the first decision to each decision point was considered for evaluation of this variable. Hence, participants couldn't do more than 12, 16 or 20 errors inside maze A, B and C, respectively. **c)** Learning curves for both CB and SC indicate mean time (\pm standard error) taken for each run and for either mazes. Maze A : significant effect of runs for error % ($[F(6,186)] = 18.9, p = 0.000$) and time ($[F(6,186)] = 13.5, p = 0.000$). No significant effect of group (error % $[F(1,31)] = 2.03, p = 0.164$, time $[F(1,31)] = 0.176, p = 0.678$) nor significant group x run interaction (error % $[F(6,186)] = 1.43, p = 0.206$ and time $[F(6,186)] = 1.10, p = 0.363$). Maze B : significant effect of runs for error % ($[F(5,155)] = 29.9, p = 0.000$) and time ($[F(5,155)] = 7.40, p = 0.000$); significant effect of group for error % ($[F(1,31)] = 8.60, p = 0.006$) only (time: $[F(1,31)] = 0.340, p = 0.564$); no significant group x run interaction for error % ($[F(5,155)] = 0.798, p = 0.553$) nor time $[F(5,155)] = 0.595, p = 0.704$). Maze C : significant effect of runs for error % ($[F(4,124)] = 15.7, p = 0.000$) and time ($[F(4,124)] = 12.0, p = 0.000$); significant effect of group for time ($[F(1, 31)] = 4.91, p = 0.034$) only (error % : $[F(1,31)] = 3.38, p = 0.076$); no significant group x run interaction for error % ($[F(4,124)] = 2.28, p = 0.065$) nor time ($[F(4,124)] = 1.71, p = 0.152$).

Figure 2. Bar charts comparing the lower error (dead-ends encountered for each first decision) as a function of the group for each maze. Standard errors are indicated on the bars with vertical lines. The asterisk shows the level of significance ($p < 0,05$) (independent samples Student t -test). Maze A [$t(31) = -2.62, p = 0.013$]; Maze B [$t(31) = -3.80, p = 0.001$]; Maze C [$t(31) = -2.72, p = 0.011$].

Figure 3. Bar charts comparing the ratio of subjects who successfully learned each maze at $\leq 20\%$ errors. The asterisk shows the level of significance ($p < 0,05$) (Pearson khi-square test). Maze A [$\chi^2(1) = 5.02, p = 0.025$]; Maze B [$\chi^2(1) = 6.18, p = 0.024$]; Maze C [$\chi^2(1) = 4.47, p = 0.042$].

ARTICLE 2

Neural Correlates of Tactile Maze Solving in Congenitally Blind Subjects

L. Gagnon¹, F.C. Schneider^{2,3}, R. Kupers⁴, M. Ptito^{1,5}

¹*Chaire de Recherche Harland Sanders, School of Optometry, University of Montreal, Montreal, Canada*

²*Radiology department; University Hospital of Saint-Etienne, France*

³*Centre de Neurosciences Cognitives UMR 5229, Bron, France*

⁴*Institute of Neuroscience and Pharmacology, University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark*

⁵*Danish Research Center for Magnetic Resonance, Copenhagen University Hospital, Hvidovre, Denmark.*

1. **Abstract**

Despite their lack of vision, congenitally blind (CB) people are able to build and manipulate cognitive maps efficiently in order to orient themselves and navigate inside the environment. Little is known however about the neural mechanisms underlying spatial navigation in CB. In this study, we used an active navigational task whereby subjects had to learn to solve a tactile finger maze while in a fMRI scanner. 11 CB and 14 blindfolded sighted controls (SC) were familiarized to solve tactile “multiple T-mazes” and scanned afterwards. Inside the scanner, they were asked to navigate through a new maze with 12 dead-ends (Maze condition) and a square without decision point (Square condition). Both groups performed equally well on the maze task. The fMRI data showed that, for the Maze-Square contrast, blindfolded SC showed increased BOLD responses in left hippocampus, parahippocampus and precuneus accompanied by a widespread bilateral deactivation of the occipital cortex. In contrast, CB subjects activated the left occipital cortex accompanied by a strong bilateral deactivation of the hippocampus. A conjunction analysis revealed that both groups activated the right superior parietal lobule (BA 7), right inferior prefrontal cortex (BA 9) and cerebellum. Our behavioral results support previous findings that CB subjects are able to learn routes efficiently. Despite equal performance on the maze task, our fMRI data show that CB and SC subjects use different neural networks for spatial navigation. Whereas SC rely predominantly on a right parieto-frontal network and the left hippocampal formation, CB participants recruit a parieto-occipital network.

Key words: Navigation, blindness, tactile mazes, cross-modal plasticity

2. Introduction

To navigate efficiently in an environment depends on our sense of direction or our ability to establish precisely our position relative to space. All sensory inputs are involved in orientation but vision is unique as it reunites spatial cues that are simultaneously present in the environment. Without vision, blind people rely mainly on auditory, olfactory and haptic (tactile and proprioceptive) cues presented sequentially. Despite their handicap, congenitally blind (CB) people are able to learn a route and build and manipulate cognitive maps efficiently and sometimes better than sighted control (SC) subjects (Passini *et al.*, 1990). Most of the navigation studies have been performed in life-size mazes or in ecological environments and, for obvious technical difficulties, no studies so far investigated the plastic changes and the neural mechanisms underlying spatial navigation in CB. Some neuroanatomical data have however recently been published on CB using voxel-based morphometry and diffusion methods and have indicated changes not only in the visual system but also in brain structures involved in navigation (Ptito *et al.*, 2008; Noppeney *et al.*, 2005; Chebat *et al.*, 2007). Indeed, the posterior hippocampus known to be involved in cognitive mapping (O'Keefe and Conway, 1978) is reduced in blind subjects (Chebat *et al.*, 2007) whereas it is enlarged in good navigators, such as London taxi drivers (Maguire *et al.*, 2000). Furthermore, supranormal navigation skills within human-size mazes have been associated with a larger anterior hippocampal volume in CB (Fortin *et al.*, 2008). To extend further these neuroanatomical results, we designed a fMRI compatible paradigm in which CB and SC were asked to navigate with their index finger into a complex, tactile multiple T-maze containing 12

decision points. In line with previous studies showing recruitment of the dorsal visual stream in CB in spatial tasks (Ptito *et al.*, 2005; Pietrini *et al.*, 2009), we hypothesized that CB but not SC will recruit their occipital cortex to learn and navigate actively within the finger maze.

3. Material and methods

Participants

Fourteen SC (range: 21-46 years; mean 29 years) and 11 CB (range: 21-57 years; mean 33 years) recruited through the Danish Institute for the Blind and the Partially Sighted and a major Danish University Hospital participated in the study. Participants' profiles are given in table I. All subjects were right-handed except one CB who was trained with his non-dominant hand (Edinburgh Handedness Inventory). In accordance with the Declaration of Helsinki (Edinburgh, 2000) subjects gave their informed written consent before participation. The study protocol was also approved by the local Research Ethics Committee.

Apparatus

A multiple T-maze containing 12 decision points (figure 1a) was made out of a transparent acrylic platform of 27.0 cm x 13.5 cm with black walls, 3.0 mm wide and 1cm high. The hallway measured 1.6 cm wide and each dead-end was 2.0 cm long. In order to allow continuous navigation, the start and the end were side by side. A raised circle was added on the maze path to help participants recognize the starting position. Finally, a square of 6 x 6 cm without any decision point was built on the left

side and served as the control condition. The right finger's width of each participant was used as a confounding variable.

fMRI study

Before the fMRI experiment, all participants were trained to solve tactile multiple T-mazes. They were also familiarized with responding to the auditory cues, navigating along the square and finding the starting position.

fMRI scans were performed on a 3T Siemens Magnetom Trio scanner equipped with an 8 channels head coil. A T1-weighted structural MRI scan was obtained for each subject with the following parameters: repetition time (TR) = 1.55 sec, echo time (TE) = 3.04 msec, inversion time (TI) = 800 msec, flip angle = 9°, 256 x 256 matrix, resolution of 1 x 1 x 1 mm³ voxel, field of view (FOV) = 256 mm. T2-weighted echo planar (EPI) images with blood oxygen level dependent (BOLD) contrast were acquired using the following parameters : TR = 2.95 sec, TE = 30 msec, flip angle = 90°, 64 x 64 matrix and resolution of 3 x 3 x 3 mm³ voxel. Volumes were composed of 46 slices covering the entire brain and positioned at a 30° angle of eccentricity compared to the AC-PC line. Each functional scans consisted of 209 EPI volumes and was followed by a field mapping sequence (TR = 500 msec, TE = 5,19 msec, flip angle = 60°, 64 x 64 matrix, resolution of 3 x 3 x 3 mm³ voxel, 45 slices and FOV = 192 mm) used to correct the static magnetic field inhomogeneities surrounding the subject's head. A block design with three runs and three conditions (maze, square and rest) of 20 sec each and repeated 8 times over the course of 10 min 22 sec was employed during the functional examination. Pulse and

respiration were monitored during the functional sequences. Using their right index finger, subjects had 24 trials in total (time limit of 20 sec / trial) to explore and learn the route, which contained 12 points of decision. A square without any point of decision was used as somatosensory-motor control condition. Each stimulus presentation was announced by a verbal cue (« maze », « control alley » and « rest now ») while a bell indicated the end. This latter cue also announced a pause of 5 sec during which subjects replaced their finger on the starting point, positioned between the maze and the square (figure 1b). The three runs and three conditions sequences were semi-randomized across subjects. Pillows and padding were placed around the head to prevent movement. The platform containing the transparent tactile maze and square was firmly installed perpendicularly on the subject's abdomen. This installation was optimal for video recording of the subject's behavior (figure 1c). Performance on the maze task was scored afterwards by two independent observers and defined by the number of errors according to the following formula:

$$(number\ of\ dead-ends\ encountered / number\ of\ decision\ points\ crossed) \times 100\%$$

No more than 2 dead-ends difference was accepted between the independent evaluations and the mean of both evaluations was used as the final score.

Analysis

A three way (group x trial x run) mixed design ANOVA was carried out on the percentage of errors for each trial and each participant.

Statistical Analysis of functional data was performed using statistical parametric mapping software SPM 8. Prior to statistical analysis, a field map

correction was applied for all images (short TE = 5,19 and long TE = 7,25 msec, total EPI readout time = 38,4 msec) recorded in each run. Images were then corrected for head movement, normalized to the standard MNI EPI template and spatially smoothed with an isotropic Gaussian kernel of 8 mm full width half maximum. High pass filtering was applied to reduce the effect of slow signal drifts. We used a conventional approach to estimate the effect associated with the experimental design on a voxel-by-voxel basis with the general model formulation of SPM8. Linear contrasts were used to test the effects of interest in each run: Maze-Square. Following the single subject analysis, we performed random-effect analysis at the group level using the individual contrast estimates for each functional run. Sex was added as co-variable. A conjunction analysis was also conducted. The significance level was set to $T = 3.6$, $k = 5$ voxels, FDR-corrected for multiple comparisons.

We defined 6 spherical regions of interest (ROI) of 10 mm diameter inside the head (H), body (B) and tail (T) of the two hippocampi. Both BOLD signal increases and decreases were calculated and considered significant at $p < 0.05$, $k = 5$ voxels, uncorrected.

4. **Results**

Behavioral results

A three way 2 (groups) x 8 (trials) x 3 (runs) mixed ANOVA showed significant main effects of trials [$F(7, 161) = 6.60$, $p = 0.001$] and runs [$F(2, 46) = 4.27$, $p = 0.000$] on the percentage of errors indicating that subjects improved their performance with practice. No significant group effect was found ($F(1, 23) = 0.832$,

$p = 0.371$), neither $\text{group} \times \text{trial}$ ($F(7, 161) = 1.40, p = 0.268$), $\text{group} \times \text{run}$ ($F(2, 46) = 0.964, p = 0.397$), $\text{trial} \times \text{run}$ ($F(14, 322) = 2.05, p = 0.128$) nor $\text{group} \times \text{trial} \times \text{run}$ ($F(14, 322) = 0.516, p = 0.875$) interactions indicating that both groups performed similarly inside the scanner. Participants' performance increased significantly between the first and second functional run only, and thereafter reached a plateau (figure 2). Finally, no significant effect was observed in performance neither for the index size nor the non-dominant hand.

fMRI results

From the behavioral results shown in figure 2, a functional analysis was carried out considering the two phases of learning: the *encoding* of the route (run 1) and the *consolidation* of learning that took place during the two following runs. BOLD signal increases and decreases for the contrast Maze-Square are presented in Talairach coordinates (Talairach and Tournoux, 1988) in table II and illustrated in figure 3.

Congenital blindness

During the *encoding* phase, besides the common BOLD responses with SC revealed by the conjunction analysis, CB subjects recruited the lingual gyrus (BA 19), the cuneus (BA 17, 18) and a large area of the inferior and middle occipital gyri (BA 19). Interestingly enough, although the occipital activation was lateralized to the left in this analysis, it was possible to observe a bilateral activation of this region

when lowering the statistical threshold (data not shown). Furthermore and unlike SC, CB deactivated their right parahippocampus.

During the *consolidation* phase that comprises the combination of runs 2 and 3, activations were found in the inferior occipital gyrus (BA 18). BOLD signal decreases however were concentrated in several regions of the limbic system, including the left hippocampus, both parahippocampi and the amygdala.

Blindfolded sighted controls

Contrary to CB who deactivated their parahippocampus (BA 35), SC activated it. Other BOLD signal increases specific to SC were also found in both inferior parietal lobules (BA 40) and bilateral precuneus (BA 7) during encoding. The precuneus activation extended to the left superior occipital gyrus (BA 19) while the rest of the occipital lobe was mainly deactivated bilaterally although with a predominance in the right hemisphere.

The same sites were also activated in the consolidation phase with the distinction that the BOLD responses (activation and deactivation) were much stronger. Significant signal increases included the left Broca's area (BA 44), left superior parietal lobule (BA 7) while signal decreases encompassed a larger part of the left occipital lobe.

Conjunction analysis

During the encoding phase, the conjunction analysis between both groups of subjects revealed activations in the right prefrontal cortex (BA 9), bilateral premotor

cortex (BA 6), right motor (BA 4) and bilateral somatosensory (BA 1, 2, 3) cortices, right superior parietal lobule (BA 7) as well as bilateral cerebellum. Deactivations were found in bilateral cingulate cortex (BA 9, 31), left angular gyrus (BA 39), bilateral supramarginal gyri (BA 39, 40) and both lateral temporal lobes (BA 22, 39).

During the following consolidation phase, similar regions were activated for both groups except that no significant BOLD signal increase was found in the right superior parietal lobule (BA 7). Another difference between encoding and consolidation is that a larger part of right prefrontal cortex (BA 9) became active when performances improved significantly during consolidation. More areas were deactivated during consolidation than during encoding and they are reported in table II.

ROI results

In order to investigate which part(s) of the hippocampus were involved in the route learning task, a ROI analysis was done on several portions of the structure (Head-H, Body-B and Tail-T). ROI results are presented in figure 4. Significant BOLD signal increases were found in the left H for SC only and throughout both encoding and consolidation phases. Unlike SC who tended to activate their hippocampi during the task, CB subjects deactivated almost all portions of both hippocampi during the encoding (figure 4a) and the consolidation phases (figure 4b).

5. Discussion

Behavioral results

Performance on the maze task was comparable for both SC and CB with a slight non significant advantage for SC. These results support numerous reports on the lack of differences between blind and controls in a variety of sensory tasks using somesthesia (discrimination of line orientation, shapes, motion and direction of motion, Ptito *et al.*, 2009), audition (Starlinger and Niemeyer, 1981) and smell (Beaulieu-Lefebvre *et al.*, 2010). At the cognitive level, blind as well as seeing controls perform at the same level in language, memory function and navigation (Kupers *et al.*, 2009). There are however only a few studies attributing an advantage to the blind in auditory localization (Voss *et al.*, 2004), human size maze (Passini *et al.*, 1990; Fortin *et al.*, 2008) or avoiding obstacles (Chebat *et al.*, 2007).

fMRI results

Unlike the SC group, CB subjects activated large portions of their left occipital lobe during the route learning task. The activation was stronger during encoding than consolidation indicating therefore that the visual cortex of the blind is involved in the acquisition of the maze representation through the tactile modality. These results add to a number of studies that have shown that blind subjects recruit their visual cortex in a wide variety of sensory and cognitive tasks through crossmodal plasticity (reviewed in Pietrini *et al.*, 2009; Sadato, 2005; Merabet *et al.*, 2005), that now include tactile navigation.

On the other hand, the SC group activated many more areas than blind participants, such as the anterior and posterior cingulate cortex (BA 23, 24, 32). The cingulate cortex has been divided into an executive anterior part and a more evaluative and monitoring posterior section (Vogt *et al.*, 1992). The anterior portion is linked to motor control like intention of hand movements and attention to action (BA 24) while the posterior part is related to vision, orientation and spatial working memory (Vogt *et al.*, 1992). The cingulate cortex is also important for attention, response selection, goal-directed behavior and error processing (Kiehl *et al.*, 2000) and is activated predominantly in the right hemisphere during motor sequence learning (Jenkins *et al.*, 1994). Given the nature of our task that requires a strong attentional and goal directed behavior, the recruitment of the cingulated cortex is not surprising.

Moreover, since our participants needed to recall where the dead-ends were located in order to avoid them, additional right prefrontal areas (BA 10, 46) also associated with spatial working memory (Flitman *et al.*, 1997) were recruited during the consolidation phase, in SC only. Unlike CB, a clear contribution of bilateral precuneus (BA 7, 19, 31) and bilateral inferior parietal lobules (BA 40) was observed during the encoding phase. In addition, the left superior parietal lobule became active during the consolidation phase, once participants have internalized a spatial representation of dead-ends to be avoided. The precuneus (BA 7, 19) has been related to a variety of episodic memory tasks involving verbal, auditory, visual (Grön *et al.*, 2000) and haptic stimuli (Deiber *et al.*, 1991; Bonino *et al.*, 2008). Activation of BA 7 confirms numerous studies on navigational skills that have emphasize the

pivotal role of this cortical area in maze solving (Van Mier *et al.*, 1998; Van Horn *et al.*, 1998; Ghatan *et al.*, 1995; Flitman *et al.*, 1997) and mental navigation (Ghaem *et al.*, 1997). Van Mier *et al.* (1998) using a maze task similar to ours also found activations in the left BA 7 when compared to a square condition. Committeri *et al.* (2004) and Mellet *et al.* (2000) also found left precuneus activation when they ask participants to navigate inside an environment learned from a route perspective. Furthermore, it has been shown that posterior parietal lesions induce hemispatial neglect in humans' peripersonal space and disrupt the egocentric representation of the body in space (Committeri *et al.*, 2007). Those parietal-lesioned humans are impaired inside a virtual maze task requiring egocentric processing while they perform as well as normal subjects during an allocentric task (Weniger *et al.*, 2009). We propose therefore that, precuneus and posterior parietal cortex may be involved in a sequence comprising spatial memory acquisition, encoding of dead-ends in egocentric coordinates as well as the search of spatial cues, or the selection of movements in order to follow an internalized plan. Furthermore, activations of precuneus (BA 7) that extends in medial superior occipital cortex (BA 19) suggest the use of visuospatial mental imagery (Fletcher *et al.*, 1995) throughout the navigation task, in SC only.

The involvement of bilateral superior parietal lobules, left parahippocampus and left hippocampus in SC suggests allocentric coding throughout the maze task and especially during consolidation, when the left superior parietal lobule became active (Committeri *et al.*, 2004; Mellet *et al.*, 2000). These regions are not always reported as having an increased BOLD response since some PET studies, using a maze

solving paradigm have not found increased activations (Flitman *et al.*, 1997; Ghatan *et al.*, 1995; Van Mier *et al.*, 1998). Others, on the contrary, observed increased activation of the left hippocampus and left parahippocampus during encoding and retrieval phases, (Van Horn *et al.*, 1998). respectively, of his visual maze. Moreover, Grön *et al.* (2000) reported right hippocampal and bilateral parahippocampal contributions to virtual human-size maze navigation in males and females, with a clear advantage of the left hippocampus for males only whose performance bettered the females. In our study, left parahippocampus is activated during encoding while left anterior hippocampus is recruited during both encoding and consolidation, for SC only. The implication of language processing component in maze tasks (Martin, 1999) might explain the counterintuitive left activation since spatial processing is usually attributed to the right hemisphere (Bohbot *et al.*, 1998). It also has been suggested, (Kosslyn *et al.*, 1989) that the left lateralization can be linked to faster categorical judgments such as left/right and up/down, whereas the right side was associated with a faster evaluation of distances. Therefore, a verbal guided plan such as “turn right, continue up, turn left, etc” could have been established during consolidation, which would be coherent with Broca’s area activation (BA 44) observed throughout the 2nd and 3rd functional runs, in SC only.

Common brain regions activated in both groups

The conjunction analysis revealed regions activated and deactivated in both groups. The maze task was contrasted with a sensorimotor control condition (square) without decision points. The contrast Maze-Square has therefore annulled the

predicted left activation of M1 and S1 since the task was performed with the right index finger. The remaining right activation of S1 and M1 can be best explained by the nature of our task that requires subjects to do extensive (the surface of the maze compared to the square) and complex hand and finger movements. This result supports a similar conclusion by Shibasaki *et al.* (1993), who found ipsilateral motor activation in a task that requires complex finger movements. Furthermore, bilateral premotor (BA 6) and right prefrontal (BA 9) cortices were activated for all participants during either encoding or consolidation phases. Those areas are associated with learned motor sequences (Jenkins *et al.*, 1994) and maze solving (Ghatan *et al.*, 1995). The cerebellum was also activated during the first functional run only. As subjects did many errors during the firsts trials, this structure may be involved in error detection as well as error correction, as proposed by Jueptner *et al.* (1998) who studied line tracing and re-tracing by hand. Finally, the right superior parietal lobule (BA 7), required for spatial attention (Jenkins *et al.*, 1994), directional selection (Gourtzelidis *et al.*, 2005) and egocentric navigation (Committeri *et al.*, 2004), was activated for both groups during the encoding phase only. This area completes the right parieto-frontal network involved throughout the spatial exploration and the encoding of dead-ends' position.

Hippocampal activity

The fact that only the hippocampus head was activated in our navigation task was also surprising. It is generally accepted that the tail of hippocampus is involved in orientation and spatial processing, especially during cognitive mapping (O'Keefe

and Conway, 1978) and a change in its volume has been linked to enhanced spatial skills (Chebat *et al.*, 2007; Maguire *et al.*, 2000). Contrary to our expectations, we found activation of the hippocampus head and only a few imagery studies have supported the role of that region in navigation. Activation of the head or the tail of the hippocampus depends on the process of forming (left head) and using (right tail) cognitive maps (Iaria *et al.*, 2007). During the encoding phase of our experiment (building the route within the maze), we noticed a large increase in the BOLD signal in the left hippocampus head that declined with practice (consolidation). Others studies have involved the hippocampus head in a variety of navigation tasks such as goal-directed navigation (Cornwell *et al.*, 2008) and efficient learning in a virtual navigation task (Hartley *et al.*, 2003), The same result is observed here, as the group who performed better in the maze also activated the left hippocampus head.

CB subjects did not recruit their hippocampus as expected from the Fortin *et al.* (2008) study but rather showed a significant unexpected deactivation throughout the entire route learning task, including the head which has been found to be enlarged in the blind (Fortin *et al.*, 2008). This hippocampal deactivation might be linked to motor sequence learning, as reported by Jenkins *et al.* (1994). It is likely that CB subjects have limited themselves to an haptic and motor representation of the maze task, directed from a point of view centered on the subject's finger rather than on the maze itself.

6. **Conclusion**

Maze solving is a complex navigational task that demands extensive spatial working memory. The behavioral results suggest that both groups are able to learn a tactile route inside the maze. Moreover, our functional imagery results are the first to confirm the involvement of cross-modal plasticity in an active navigational task requiring decision making in congenital blindness. While blindfolded SC rely mostly on a right parieto-frontal network as well as on left parahippocampus and left anterior hippocampus, CB subjects recruit their occipital cortex. The involvement of medial temporal lobe in SC and occipital areas in CB seems to be crucial especially during the encoding phase of the route, whereas frontal and prefrontal areas are recruited mostly during consolidation.

7. **Acknowledgments**

The authors are thankful to Mathilde Beaulieu-Lefebvre, Rune Christensen, Daniel-Robert Chebat and Diane Brousseau for their help and technical support. The study is supported in part by the Harland Sanders Foundation and the Danish Medical Research Council.

8. **References**

- 1) Beaulieu Lefebvre, M., F. Schneider, et al. (2010). Neural processing of odorant stimuli by early blind subjects. Barcelona (Spain), OHBM Conferences 16th Annual Meeting.
- 2) Bohbot, V. D., M. Kalina, et al. (1998). "Spatial memory deficits in patients

with lesions to the right hippocampus and to the right parahippocampal cortex." Neuropsychologia **36**(11): 1217-38.

- 3) Bonino, D., E. Ricciardi, et al. (2008). "Tactile spatial working memory activates the dorsal extrastriate cortical pathway in congenitally blind individuals." Arch Ital Biol **146**(3-4): 133-46.
- 4) Chebat, D. R., J. K. Chen, et al. (2007). "Alterations in right posterior hippocampus in early blind individuals." Neuroreport **18**(4): 329-33.
- 5) Committeri, G., G. Galati, et al. (2004). "Reference frames for spatial cognition: different brain areas are involved in viewer-, object-, and landmark-centered judgments about object location." J Cogn Neurosci **16**(9): 1517-35.
- 6) Committeri, G., S. Pitzalis, et al. (2007). "Neural bases of personal and extrapersonal neglect in humans." Brain **130**(Pt 2): 431-41.
- 7) Cornwell, B. R., L. L. Johnson, et al. (2008). "Human hippocampal and parahippocampal theta during goal-directed spatial navigation predicts performance on a virtual Morris water maze." J Neurosci **28**(23): 5983-90.
- 8) Deiber, M. P., R. E. Passingham, et al. (1991). "Cortical areas and the selection of movement: a study with positron emission tomography." Exp Brain Res **84**(2): 393-402.
- 9) Fletcher, P. C., C. D. Frith, et al. (1995). "The mind's eye - precuneus activation in memory-related imagery." Neuroimage **2**: 195-200.
- 10) Flitman, S., J. O'Grady, et al. (1997). "PET imaging of maze processing." Neuropsychologia **35**(4): 409-420.
- 11) Fortin, M., P. Voss, et al. (2008). "Wayfinding in the blind: larger hippocampal

- volume and supranormal spatial navigation." Brain.
- 12) Ghaem, O., E. Mellet, et al. (1997). "Mental navigation along memorized routes activates the hippocampus, precuneus, and insula." Neuroreport **8**(3): 739-44.
 - 13) Ghatan, P. H., J.-C. Hsieh, et al. (1995). "Brain activation induced by the perceptual maze test : A pet study of cognitive performance." Neuroimage **2**: 112-124.
 - 14) Gourtzelidis, P., C. Tzagarakis, et al. (2005). "Mental maze solving: directional fMRI tuning and population coding in the superior parietal lobule." Exp Brain Res **165**: 273-282.
 - 15) Grön, G., A. P. Wunderlich, et al. (2000). "Brain activation during human navigation : gender-different neural networks as substrate of performance." Nat Neurosci **3**(4): 404-408.
 - 16) Hartley, T., E. A. Maguire, et al. (2003). "The well-worn route and the path less traveled distinct neural bases of route following and wayfinding in humans." Neuron **37**: 877-888.
 - 17) Iaria, G., J. K. Chen, et al. (2007). "Retrosplenial and hippocampal brain regions in human navigation: complementary functional contributions to the formation and use of cognitive maps." Eur J Neurosci **25**(3): 890-9.
 - 18) Jenkins, I. H., D. J. Brooks, et al. (1994). "Motor sequence learning: a study with positron emission tomography." J Neurosci **14**(6): 3775-90.
 - 19) Jueptner, M. and C. Weiller (1998). "A review of differences between basal ganglia and cerebellar control of movements as revealed by functional imaging

- studies." Brain **121 (Pt 8)**: 1437-49.
- 20) Kiehl, K. A., P. F. Liddle, et al. (2000). "Error processing and the rostral anterior cingulate: an event-related fMRI study." Psychophysiology **37(2)**: 216-23.
- 21) Kosslyn, S. M., O. Koenig, et al. (1989). "Evidence for two types of spatial representations: hemispheric specialization for categorical and coordinate relations." J Exp Psychol Hum Percept Perform **15(4)**: 723-35.
- 22) Kupers, R., D. R. Chebat, et al. (2009). Insights from darkness: neural correlates of virtual route recognition in congenital blindness. Curr Biol.
- 23) Maguire, E. A., D. G. Gadian, et al. (2000). "Navigational-related structural change in the hippocampi of taxi drivers." PNAS **97(8)**: 4398-4403.
- 24) Martin, A. (1999). "Automatic activation of the medial temporal lobe during encoding: lateralized influences of meaning and novelty." Hippocampus **9(1)**: 62-70.
- 25) Mellet, E., S. Briscogne, et al. (2000). "Neural correlates of topographic mental exploration: the impact of route versus survey perspective learning." Neuroimage **12(5)**: 588-600.
- 26) Merabet, L. B., J. F. Rizzo, et al. (2005). "What blindness can tell us about seeing again: merging neuroplasticity and neuroprostheses." Nat Rev Neurosci **6(1)**: 71-7.
- 27) Noppeney, U., K. J. Friston, et al. (2005). "Early visual deprivation induces structural plasticity in gray and white matter." Curr Biol **15(13)**: R488-90.
- 28) O'Keefe, J. and D. H. Conway (1978). "Hippocampal place units in the freely

- moving rat: why they fire where they fire." Exp Brain Res **31**(4): 573-90.
- 29) Passini, R., G. Proulx, et al. (1990). "The spatio-cognitive abilities of the visually impaired population." Environment and Behavior **22**(1): 91-118.
- 30) Pietrini, P., M. Ptito, et al. (2009). Blindness and consciousness : new light from the dark. The neurology of consciousness. S. L. G. Tononi: 360-374.
- 31) Ptito, M., A. Fumal, et al. (2008). "TMS of the occipital cortex induces tactile sensations in the fingers of blind Braille readers." Exp Brain Res **184**(2): 193-200.
- 32) Ptito, M., I. Matteau, et al. (2009). "Recruitment of the middle temporal area by tactile motion in congenital blindness." Neuroreport **20**(6): 543-7.
- 33) Ptito, M., S. M. Moesgaard, et al. (2005). "Cross-modal plasticity revealed by electrotactile stimulation of the tongue in the congenitally blind." Brain **128**(Pt 3): 606-14.
- 34) Sadato, N. (2005). "How the blind "see" Braille: lessons from functional magnetic resonance imaging." Neuroscientist **11**(6): 577-82.
- 35) Shibasaki, H., N. Sadato, et al. (1993). "Both primary motor cortex and supplementary motor area play an important role in complex finger movement." Brain **116 (Pt 6)**: 1387-98.
- 36) Starlinger, I. and W. Niemeyer (1981). "Do the blind hear better? Investigations on auditory processing in congenital or early acquired blindness. I. Peripheral functions." Audiology **20**(6): 503-9.
- 37) Talairach, J. and P. Tournoux (1988). Co-planar stereotaxic atlas of the human brain, 3-dimensional proportional system : an approach to cerebral imaging.

New York, Thieme Medical Publishers, Inc.

- 38) Van Horn, J. D., J. M. Gold, et al. (1998). "Changing patterns of brain activation during maze learning." Brain Res **793**(1-2): 29-38.
- 39) Van Mier, H., L. W. Tempel, et al. (1998). "Changes in brain activity during motor learning measured with PET : effects of hand performance and practice." The American Physiological Society: 2177-2199.
- 40) Vogt, B. A., D. M. Finch, et al. (1992). "Functional heterogeneity in cingulate cortex: the anterior executive and posterior evaluative regions." Cereb Cortex **2**(6): 435-43.
- 41) Voss, P., M. Lassonde, et al. (2004). "Early- and late-onset blind individuals show supra-normal auditory abilities in far-space." Curr Biol **14**(19): 1734-8.
- 42) Weniger, G., M. Ruhleder, et al. (2009). "Egocentric memory impaired and allocentric memory intact as assessed by virtual reality in subjects with unilateral parietal cortex lesions." Neuropsychologia **47**(1): 59-69.

Table I. CB participants' profile (mean index size \pm standard error for SC and CB were 15.3 ± 0.5 mm and 14.8 ± 0.5 mm, respectively)

| Sex | Age (years) | Education (years) | Handedness | Index size (mm) | Etiology of blindness | Onset |
|-----|-------------|-------------------|------------|-----------------|--|------------|
| F | 26 | 16 | R | 15,4 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| M | 56 | 15 | R | 13,5 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| F | 21 | 12 | R | 14,1 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| M | 21 | 12 | R | 14,0 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| F | 41 | 14 | R | 14,0 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| M | 23 | 14 | L | 16,2 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| M | 19 | 10 | R | 14,1 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| M | 42 | 19 | R | 16,0 | Retinoblastoma | Birth |
| F | 27 | 14 | R | 12,6 | Retinopathy of prematurity | Birth |
| M | 57 | 17 | R | 19,0 | Retinopathy of prematurity and cataracts | 6 months |
| M | 35 | 12 | R | 13,8 | Unknown | < 3 months |

M, male; F, female; R, right; L, left

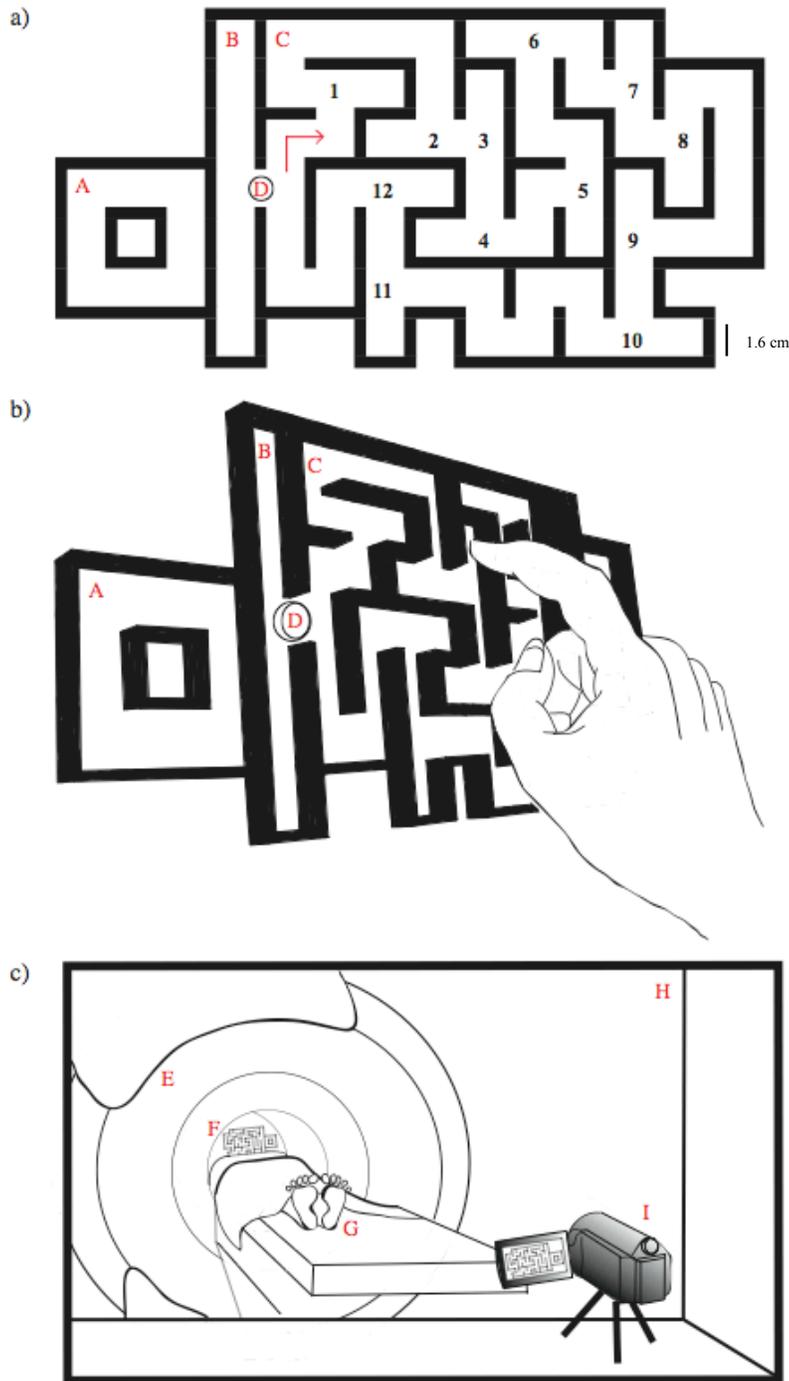


Figure 1

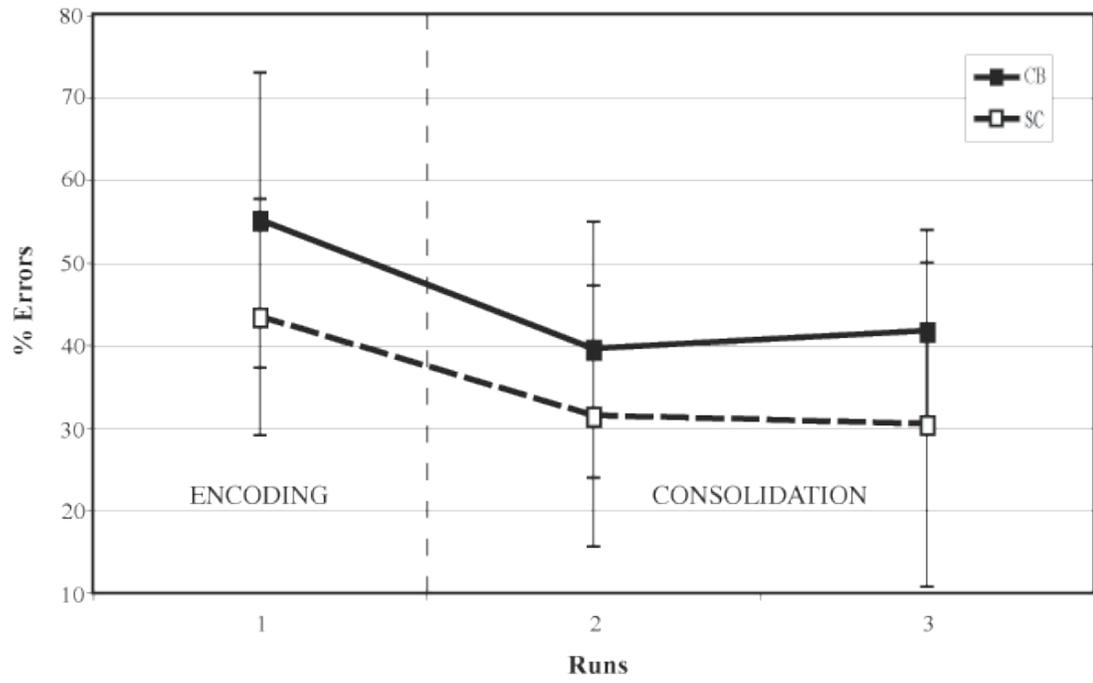


Figure 2

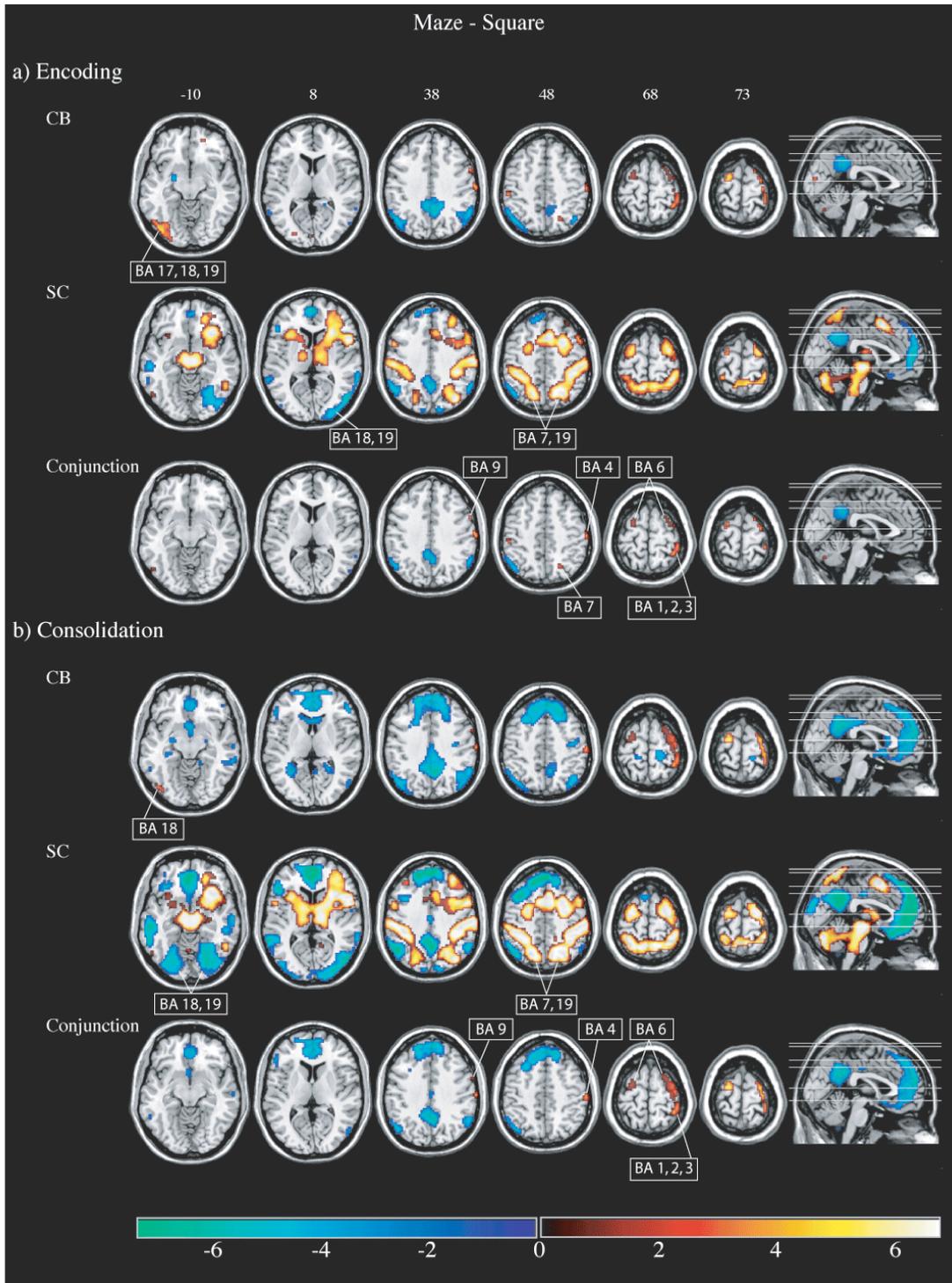


Figure 3

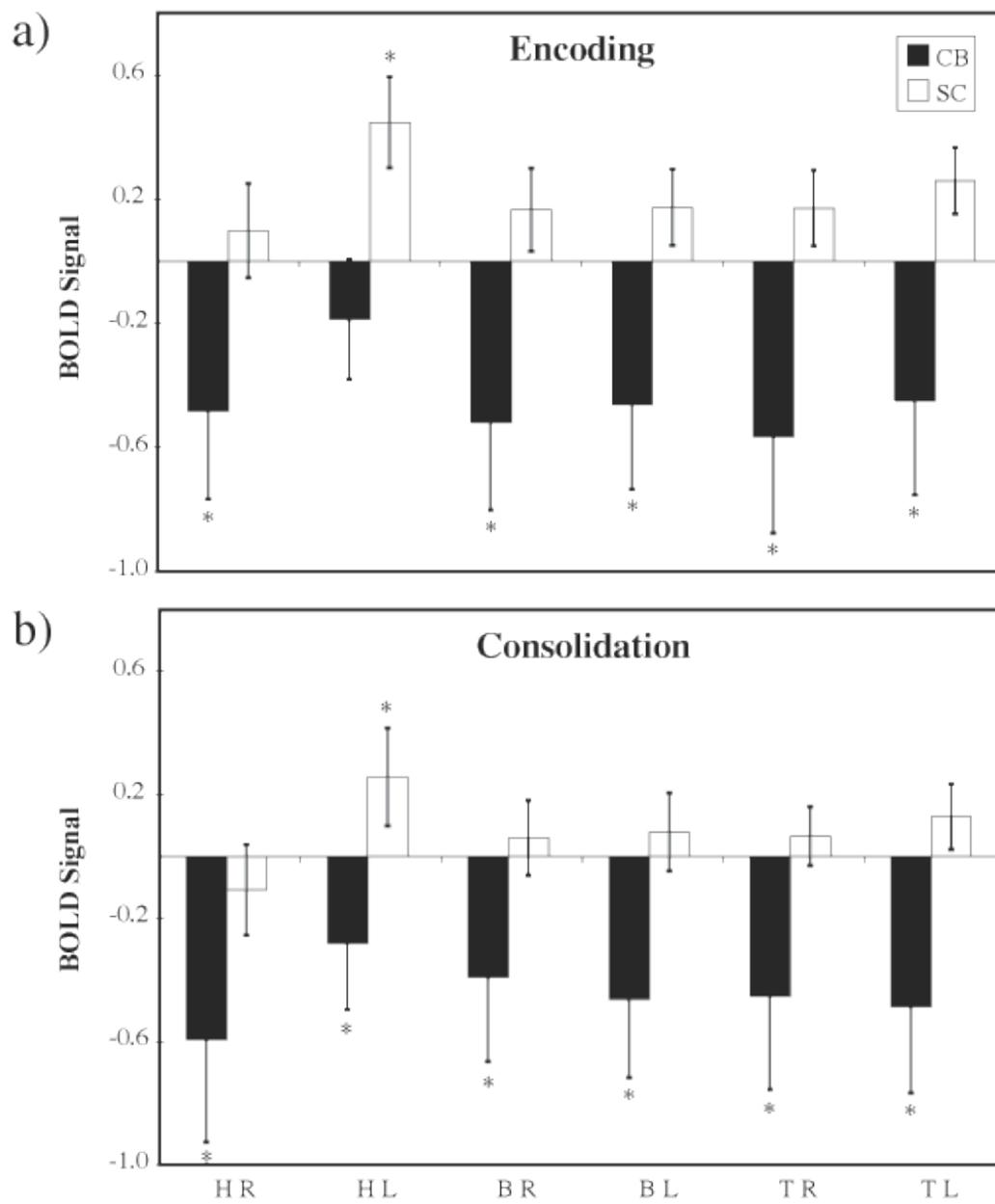
Table II. BOLD signal changes for the contrast Maze-Square in CB, SC and in both groups as revealed by a conjunction analysis.

| a) ENCODING | | | | | | | | | | | | | |
|----------------------------|------|-----------------------|-----|-----|--------|-----------------------|-----|-----|--------|-----------------------|-----|-----|--------|
| Brain Areas | BA | CB | | | | SC | | | | Conjunction | | | |
| | | Talairach Coordinates | | | peak T | Talairach Coordinates | | | peak T | Talairach Coordinates | | | peak T |
| | | x | y | z | | x | y | z | | x | y | z | |
| Activations | | | | | | | | | | | | | |
| Frontal Cortex | | | | | | | | | | | | | |
| Precentral | R 4 | 64 | -14 | 36 | 5,84 | 61 | -14 | 33 | 8,71 | 64 | -14 | 36 | 5,84 |
| | R 6 | 31 | -17 | 66 | 3,87 | | | | | 62 | -14 | 41 | 4,82 |
| Inferior Frontal | L 6 | | | | | -52 | 8 | 32 | 5,16 | | | | |
| | R 9 | 58 | 11 | 29 | 4,21 | | | | | 58 | 11 | 29 | 4,21 |
| | R 44 | | | | | 51 | 12 | 13 | 8,46 | | | | |
| | R 44 | | | | | 46 | 10 | 23 | 7,25 | | | | |
| Middle Frontal | R 6 | 56 | 9 | 39 | 4,98 | 27 | 14 | 46 | 9,00 | 56 | 9 | 39 | 4,40 |
| | L 6 | | | | | -24 | 4 | 50 | 6,48 | | | | |
| | R 8 | | | | | 45 | 20 | 49 | 4,74 | | | | |
| | R 9 | | | | | 55 | 14 | 31 | 7,25 | | | | |
| | R 9 | | | | | 29 | 39 | 32 | 6,03 | | | | |
| | L 9 | | | | | -32 | 31 | 26 | 4,53 | | | | |
| Superior Frontal | R 11 | 20 | 45 | -10 | 4,25 | | | | | | | | |
| | R 6 | 28 | -1 | 66 | 4,32 | | | | | 28 | -1 | 66 | 4,32 |
| | L 6 | -15 | 1 | 68 | 6,47 | 0 | 11 | 50 | 9,02 | -24 | 6 | 63 | 4,25 |
| Sub-Gyral | R 6 | | | | | 28 | 3 | 56 | 7,36 | | | | |
| Anterior Cingulate | R 32 | | | | | 11 | 31 | 21 | 4,03 | | | | |
| Cingulate | R 23 | | | | | 21 | -50 | 22 | 6,61 | | | | |
| | R 24 | | | | | 2 | 7 | 27 | 3,89 | | | | |
| Posterior Cingulate | L 23 | | | | | -14 | -53 | 20 | 4,80 | | | | |
| Parietal Cortex | | | | | | | | | | | | | |
| Postcentral | R 1 | 43 | -29 | 61 | 5,68 | 46 | -29 | 58 | 10,06 | 49 | -26 | 58 | 5,95 |
| | R 2 | 38 | -38 | 63 | 4,23 | 51 | -24 | 51 | 8,82 | 38 | -38 | 63 | 4,23 |
| | L 2 | -53 | -23 | 43 | 4,02 | -53 | -21 | 35 | 6,77 | -53 | -23 | 43 | 4,02 |
| | R 3 | 49 | -23 | 58 | 6,12 | | | | | 35 | -29 | 65 | 3,87 |
| Precuneus | R 7 | | | | | 16 | -60 | 51 | 10,05 | | | | |
| | L 7 | | | | | -18 | -57 | 50 | 8,21 | | | | |
| | R 19 | | | | | 37 | -69 | 35 | 7,74 | | | | |
| Inferior Parietal Lobule | R 40 | | | | | 39 | -31 | 40 | 8,74 | | | | |
| | L 40 | | | | | -33 | -37 | 43 | 6,76 | | | | |
| | L 40 | | | | | -39 | -32 | 40 | 6,73 | | | | |
| Superior Parietal Lobule | R 7 | 25 | -60 | 44 | 4,04 | | | | | 25 | -60 | 44 | 4,04 |
| Sub-Gyral | L 7 | | | | | -27 | -48 | 55 | 6,24 | | | | |
| Temporal Cortex | | | | | | | | | | | | | |
| Inferior Temporal | L 37 | | | | | -50 | -64 | 3 | 4,58 | | | | |
| Middle Temporal | L 21 | | | | | -35 | -2 | -22 | 5,13 | | | | |
| | R 37 | | | | | 50 | -55 | -1 | 5,16 | | | | |
| Superior Temporal | R 38 | | | | | 37 | 2 | -21 | 3,80 | | | | |
| Parahippocampus | L 35 | | | | | -26 | -23 | -18 | 3,70 | | | | |
| Occipital Cortex | | | | | | | | | | | | | |
| Inferior Occipital | L 19 | -39 | -81 | -4 | 5,52 | | | | | -50 | -67 | 0 | 4,11 |
| Middle Occipital | L 19 | -27 | -78 | 22 | 3,94 | | | | | | | | |
| | L 37 | -47 | -69 | 3 | 5,23 | | | | | | | | |
| Superior Occipital | L 19 | | | | | -30 | -73 | 23 | 4,36 | | | | |
| | L 19 | | | | | -30 | -75 | 27 | 4,34 | | | | |
| Lingual | L 19 | -32 | -72 | -4 | 4,73 | | | | | | | | |
| Precuneus | L 31 | | | | | -17 | -56 | 22 | 4,72 | | | | |
| Cuneus | L 17 | -24 | -82 | 10 | 3,66 | | | | | | | | |
| | L 18 | 0 | -84 | 15 | 4,02 | | | | | | | | |
| Sub-Lobar | | | | | | | | | | | | | |
| Clastrum | R | | | | | 28 | 20 | 1 | 12,17 | | | | |
| | L | | | | | -29 | 17 | 3 | 7,07 | | | | |
| Thalamus | R | | | | | 5 | -20 | 0 | 7,92 | | | | |
| Lentiform Nucleus | R | | | | | 23 | -20 | -2 | 3,77 | | | | |
| | L | | | | | -12 | 5 | 3 | 4,27 | | | | |
| MidBrain | | | | | | | | | | | | | |
| Red Nucleus | L | | | | | -2 | -17 | -3 | 8,07 | | | | |
| Cerebellum | | | | | | | | | | | | | |
| Culmen | R | | | | | 24 | -56 | -23 | 4,20 | | | | |
| | R | | | | | 26 | -36 | -29 | 4,17 | | | | |
| | L | | | | | -23 | -59 | -23 | 10,58 | | | | |
| Uvula | R | 10 | -73 | -33 | 4,90 | | | | | 10 | -73 | -33 | 4,39 |
| | L | -8 | -76 | -33 | 3,91 | | | | | -8 | -76 | -33 | 3,91 |
| Inferior semi-lunar lobule | R | 12 | -69 | -39 | 5,69 | 15 | -69 | -39 | 6,31 | 12 | -69 | -39 | 5,69 |
| | L | -8 | -66 | -39 | 4,93 | -35 | -64 | -40 | 8,80 | -8 | -66 | -39 | 4,93 |
| Declive | L | | | | | -8 | -72 | -18 | 7,91 | | | | |
| Dentate | L | -17 | -56 | -23 | 3,96 | | | | | -17 | -56 | -23 | 3,96 |

| | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------|---|------|-----|-----|------|------|-----|-----|------|------|-----|------|----|------|
| Pyramis | R | 10 | -79 | -30 | 3,94 | | | | | | | | | |
| | L | -27 | -77 | -34 | 3,62 | | | | | | | | | |
| Tuber of Vermis | L | 0 | -72 | -23 | 3,63 | | | | 0 | -72 | -23 | 3,63 | | |
| Cerebellar Tonsil | R | | | | | 15 | -48 | -39 | 6,05 | | | | | |
| | L | | | | | -14 | -45 | -39 | 9,03 | | | | | |
| Deactivations | | | | | | | | | | | | | | |
| Frontal Cortex | | | | | | | | | | | | | | |
| Inferior Frontal | L | 45 | | | | | | | | | | | | |
| | L | 47 | -33 | 15 | -17 | 3,65 | -47 | 35 | 0 | 5,12 | | | | |
| Medial Frontal | R | 8 | | | | | 2 | 53 | 38 | 4,03 | | | | |
| | R | 9 | | | | | 5 | 55 | 35 | 4,37 | | | | |
| | L | 10 | | | | | -3 | 51 | 10 | 5,70 | | | | |
| Superior Frontal | L | 8 | | | | | -15 | 42 | 47 | 4,80 | | | | |
| | L | 8 | | | | | -35 | 22 | 48 | 3,82 | | | | |
| | L | 9 | | | | | -3 | 56 | 24 | 5,36 | | | | |
| Anterior Cingulate | L | 32 | | | | | 0 | 47 | -3 | 5,68 | | | | |
| Cingulate | L | 9 | | | | | -2 | -44 | 32 | 4,86 | -2 | -44 | 32 | 4,83 |
| Insula | L | 13 | -37 | -13 | 22 | 3,72 | | | | | | | | |
| Rectal | L | 11 | | | | | -3 | 16 | -19 | 4,06 | | | | |
| Parietal Cortex | | | | | | | | | | | | | | |
| Precuneus | R | 7/31 | 6 | -49 | 35 | 5,68 | | | | | 3 | -52 | 35 | 4,91 |
| | L | 7 | | | | | 0 | -58 | 32 | 5,25 | | | | |
| | L | 39 | -36 | -64 | 35 | 3,71 | | | | | | | | |
| Angular | L | 39 | -51 | -64 | 33 | 5,39 | | | | | -54 | -58 | 36 | 4,95 |
| Inferior Parietal Lobule | R | 40 | 49 | -61 | 38 | 3,93 | | | | | | | | |
| | L | 40 | -48 | -60 | 46 | 5,22 | -45 | -63 | 45 | 4,74 | -45 | -63 | 45 | 4,74 |
| Superior Parietal Lobule | R | 7 | 40 | -63 | 47 | 4,20 | | | | | | | | |
| Supramarginal | L | 39 | | | | | | | | | -54 | -62 | 31 | 4,78 |
| | R | 40 | 57 | -52 | 33 | 5,04 | 60 | -52 | 33 | 5,45 | 60 | -52 | 33 | 4,97 |
| | L | 40 | -59 | -53 | 31 | 4,46 | | | | | -59 | -53 | 31 | 4,46 |
| Temporal Cortex | | | | | | | | | | | | | | |
| Middle Temporal | R | 21 | 59 | -18 | -7 | 3,94 | | | | | | | | |
| | L | 21 | | | | | -53 | -26 | -3 | 4,96 | | | | |
| | L | 22 | | | | | -56 | -46 | 0 | 4,63 | | | | |
| | R | 39 | 55 | -69 | 13 | 3,84 | 52 | -72 | 8 | 6,90 | 55 | -69 | 13 | 3,84 |
| Superior Temporal | R | 22 | 53 | -48 | 18 | 4,21 | 64 | -43 | 8 | 6,19 | | | | |
| | L | 22 | -61 | -54 | 16 | 4,01 | -61 | -39 | 23 | 4,14 | -61 | -54 | 16 | 3,87 |
| | R | 39 | 60 | -56 | 23 | 4,87 | 60 | -56 | 23 | 6,28 | 60 | -56 | 23 | 4,87 |
| | R | 39 | 45 | -47 | 25 | 4,60 | | | | | | | | |
| | L | 39 | -32 | -56 | 25 | 4,69 | -56 | -56 | 23 | 5,91 | -39 | -56 | 28 | 3,68 |
| Supramarginal | R | 40 | | | | | 63 | -50 | 23 | 6,16 | | | | |
| Parahippocampus | R | 29 | 18 | -42 | 10 | 3,64 | | | | | | | | |
| Occipital Cortex | | | | | | | | | | | | | | |
| Inferior Occipital | R | 19 | | | | | 37 | -75 | -7 | 5,08 | | | | |
| Middle Occipital | R | 18 | | | | | 34 | -91 | 5 | 4,79 | | | | |
| | R | 19 | | | | | 49 | -75 | 5 | 6,69 | | | | |
| | L | 19 | | | | | -27 | -92 | 18 | 3,91 | | | | |
| Lingual | R | 19 | | | | | 27 | -63 | 0 | 5,38 | | | | |
| Cuneus | R | 18 | | | | | 21 | -93 | 18 | 5,43 | | | | |
| | R | 19 | | | | | 15 | -89 | 30 | 5,29 | | | | |
| | L | 19 | -24 | -92 | 23 | 3,70 | -6 | -92 | 22 | 3,94 | | | | |
| Sub-Lobar | | | | | | | | | | | | | | |
| Lentiform Nucleus | L | | -20 | -6 | -6 | 4,32 | | | | | | | | |
| Caudate | L | | -17 | -36 | 22 | 3,75 | | | | | | | | |
| Cerebellum | | | | | | | | | | | | | | |
| Uvula | R | | | | | | 28 | -79 | -25 | 4,86 | | | | |
| Cerebellar Tonsil | L | | -5 | -48 | -37 | 3,85 | | | | | | | | |

b) CONSOLIDATION

| Brain Areas | BA | CB | | | SC | | | Conjunction | | | | | | |
|--------------------|----|-----------------------|----|-----|-----------------------|------|-----|-----------------------|----|-------|-----|-----|------|------|
| | | Talairach Coordinates | | | Talairach Coordinates | | | Talairach Coordinates | | | | | | |
| | | x | y | z | x | y | z | x | y | z | | | | |
| Activations | | | | | | | | | | | | | | |
| Frontal Cortex | | | | | | | | | | | | | | |
| Precentral | R | 1 | 62 | -19 | 43 | 4,52 | | | | 62 | -19 | 43 | 4,52 | |
| | R | 4 | 35 | -23 | 66 | 4,88 | 59 | -19 | 41 | 8,74 | 31 | -17 | 66 | 4,69 |
| | R | 6 | 45 | -3 | 56 | 5,02 | 34 | -14 | 63 | 6,09 | 45 | -3 | 56 | 5,02 |
| | L | 6 | | | | | -51 | 2 | 14 | 4,80 | | | | |
| | R | 44 | | | | | 51 | 9 | 10 | 12,34 | | | | |
| Inferior Frontal | R | 44 | | | | | 55 | 11 | 29 | 11,27 | | | | |
| | L | 44 | | | | | -52 | 5 | 32 | 6,04 | | | | |
| | R | 46 | | | | | 35 | 33 | 11 | 5,98 | | | | |

**Figure 4**

9. Figure Legends

Figure 1. Maze design and experimental setting. **a)** Each decision point is indicated by a number (1 to 12) inside the route while the red letters show the square (A), the maze (C) and the starting point (D), around which a red arrow shows the direction to take. The simple alley (B) was not used in this experiment. The width of the path was 1.6 cm (scale bar). **b)** Here, a subject uses his right index finger to navigate inside the route surrounded by black walls. **c)** In the experimental setting, a participant (G) is lying in the scanner (E) with the transparent maze platform (F) fixed on his abdomen, while a camcorder (I) placed behind the window (H) in the control room is recording his performance.

Figure 2. Learning curves for both CB and SC indicate mean errors percentages (\pm standard error) as a function of functional runs. Mean performances for each run allowed separation of two processes: encoding and consolidation. The slope of each learning curve is similar (no significant group*run interaction) which indicates similar speed of learning in both groups. The ANOVA analysis did not reveal any group effect, although there is a tendency for SC to make fewer errors than CB subjects.

Figure 3. BOLD signal increases and decreases ($k = 0$ voxel, $T = 3.6$, FDR corrected) for both CB and SC during **a)** encoding and **b)** consolidation. A conjunction analysis also shows regions activated and deactivated for both groups.

During encoding, CB recruit their occipital lobe (BA 17, 18, 19) while SC deactivate it (BA 18, 19). Increase BOLD signal was found in bilateral precuneus (BA 7, 19) for SC only. Both groups activated their right superior parietal lobule (BA 7), right prefrontal (BA 9), bilateral premotor (BA 6), right motor (BA 6) and right somatosensory (BA 1, 2, 3) cortices. During consolidation, the left occipital activation is reduced to BA 18 in CB whereas the deactivation of the same region is enlarged in SC (BA 18, 19). The conjunction analysis shows similar results during consolidation except that no activation was found in the superior parietal lobule (BA 7). “z” Talairach coordinate is indicated above each axial view. See table II for coordinates and *t*-values of the peaks of activation.

Figure 4. Bar charts comparing BOLD signal increases and decreases inside hippocampi (R, right; L, left; H, head; B, body and T, tail) as a function of the group after ROI analysis ($k = 5$ voxels, uncorrected) during **a)** encoding and **b)** consolidation. Standard errors are indicated on the bars with vertical lines. The asterisk shows the level of significance ($p < 0,05$). Talairach coordinates used for each ROI were HR: (28, -10, -21), HL: (-34, -10, -24), BR: (32, -25, -10), BL: (-32, -25, -10), TR: (34, -34, -2) and TL: (-32, -34, -2).

DISCUSSION GÉNÉRALE

1. Justification de la technique

La méthode de l'IRMf offre d'excellentes résolutions spatiale (mm) et temporelle (quelques secondes à plusieurs minutes) permettant la mesure de l'activité du cerveau entier incluant les structures éloignées du crâne, comme les formations hippocampiennes. Contrairement à la TEP, elle ne nécessite pas l'injection intraveineuse d'isotopes radioactifs. Cette méthode non invasive, sans effet secondaire mais contre-indiquée aux claustrophobes, s'avère donc idéale pour l'étude d'une population rare, comme celle des AC.

2. Discussion des résultats comportementaux

Les résultats de l'étude comportementale confirment l'hypothèse de départ. Les AC performant moins bien que les CV aux yeux bandés dans une tâche simple de navigation. Les résultats des AC sont inférieurs à ceux des CV à l'intérieur de tous les labyrinthes de Legos, en termes de nombre d'erreurs et de meilleures performances. Cependant, les vitesses d'apprentissage sont semblables dans les deux groupes. Ceci signifie que l'amélioration représentée par la pente des courbes d'apprentissage des AC est comparable à celle des CV, pour n'importe quel labyrinthe. Au terme des essais alloués pour apprendre chaque route, les proportions de sujets ayant réussi chaque labyrinthe à moins de 20% d'erreurs sont

significativement différentes et en faveur du groupe contrôle. Ces résultats démontrent que les CV aux yeux bandés ont de meilleures habiletés spatio-cognitives que les AC dans les labyrinthes tactiles, où la navigation se fait à l'intérieur de l'espace péripersonnel sans l'aide de l'écholocation. Dans cette étude, l'expérience visuelle améliore les performances dans les labyrinthes de petite échelle. L'imagerie visuospatiale mieux développée chez les CV (Aleman et al., 2001) semble aider ces participants à situer mentalement les culs-de-sac, les tournants, l'entrée et la sortie à l'intérieur des parcours.

Pour trouver la sortie, les participants pouvaient comprendre l'espace à différents niveaux. La première étape de la représentation mentale du labyrinthe est de nature égocentrique, ou plutôt, ici, centrée sur le doigt du sujet. Comme les labyrinthes étaient construits en multiples carrefours en « T », le sujet devait d'abord se concentrer sur les murs qui entourent directement son index, les longer deux à deux puis opter pour une direction à prendre une fois arrivé à un point de décision. Selon le modèle de microgenèse de la cognition spatiale (Hart et Moore, 1973), cette stratégie était employée par les débutants, au tout début de la compréhension du labyrinthe. Elle exigeait du temps afin de rassembler les informations tactiles et proprioceptives une à une. Certains participants peuvent être demeurés à ce niveau de compréhension, ce qui ne les empêche pas pour autant de réussir la tâche et de s'améliorer. Cependant, la diminution du temps pris pour réussir le labyrinthe laisse croire que la compréhension de l'espace a évolué chez les 2 groupes, et ce, dès le 3^e essai du labyrinthe A. La deuxième étape de représentation mentale du labyrinthe relève du point de vue centré sur la route plutôt que sur le doigt. Il implique

l'identification de tournants et allées clés. Par exemple, dès l'entrée du labyrinthe A, une longue allée devait être franchie alors qu'un tournant vers la droite attendait les participants avant la sortie (article 1, figure 1a). Tout en apprenant ces tournants et surtout leur séquence dans le temps, les sujets pouvaient ensuite les situer dans le quadrilatère du labyrinthe. Que ce soit par trigonométrie ou par imagerie mentale, une carte cognitive du labyrinthe naît au troisième niveau pour acquérir peu à peu des coordonnées et des points cardinaux (avant, arrière, droite et gauche). Enfin, certains sujets parviennent à situer des tournants les uns par rapport aux autres, estimer des distances, sans faire référence à leur doigt. Ceux-ci ont compris l'espace d'un point de vue allocentrique.

Comme l'individu doit passer à travers plusieurs étapes préliminaires, la formation d'un point de vue allocentrique exige un certain temps. Les études de Postma (2008), Gaunet (2006), Rossetti (1996) et leurs collègues indiquent que des délais additionnels associés à la formation d'une telle perspective peuvent améliorer significativement des performances exécutées sans ces délais. Dans la tâche de perception tactile de Postma (2008), 10 sec étaient suffisantes au groupe contrôle pour perfectionner l'estimation de l'orientation de la barre alors qu'il n'avait aucun effet chez le groupe d'AC qui maintenait ses résultats au même niveau. Pour sa part, le groupe d'AP parvenait à s'améliorer suite au délai, bien que cet effet soit moins important que chez les CV. Rossetti et al., 1996 et Gaunet et al., 2006 trouvaient également une amélioration semblable des performances chez leurs groupes ayant une expérience visuelle.

Les travaux d'Hermelin et O'Connor (1975) nous apprennent par ailleurs que la rétroaction visuelle améliore le codage des mouvements des membres dans un espace coordonné. De plus, l'expérience de Lehtinen-Railo et Juurma (1994) chez les AC, AT et CV aux yeux bandés a démontré que les handicapés visuels étaient beaucoup plus lents que les CV dans le jugement des positions, un aspect caractéristique de la perspective allocentrique. Ceci signifierait que les AC de notre étude nécessiteraient plus de temps que les CV pour comprendre l'espace au 3^e niveau et que le nombre d'essais alloués dans l'expérience serait insuffisant pour que ce groupe égalise ses performances à celles des voyants. Les auteurs des études citées précédemment suggèrent que le manque de familiarité avec un système de référence visuel pénalise les enfants AC dans la tâche, les CV pouvant bénéficier pour leur part de l'imagerie mentale visuelle. Bien que souvent associée à la vue, l'imagerie mentale est également possible chez des aveugles qui n'ont jamais eu de percept visuel (Cattaneo et al., 2008; Cornoldi et Vecchi, 2003; Aleman et al., 2001; Uhl et al., 1994). Elle prend forme dans ce cas dans une autre modalité, que ce soit le toucher, l'audition, l'olfaction ou encore un mélange multimodal ou amodal. Dans une étude comportementale, Vanlierde et Wanet-Defalque (2004) ont examiné les stratégies préférées des groupes AC, AP et CV pour se rappeler des motifs géométriques présentés verbalement sur des matrices bidimensionnelles. Ils ont découvert que contrairement aux AP et CV aux yeux bandés qui se représentaient visuellement les motifs dans leur tête, les AC utilisaient une stratégie verbale, numérique et coordonnée de type (x,y) qui s'apparente à l'imagerie mentale. Ces deux stratégies étaient aussi efficaces du point de vue des performances. Dans notre

expérience, la tâche des labyrinthes étant plus complexe que la dernière mentionnée, est-il possible que l'habileté à manipuler un point de vue allocentrique via l'imagerie mentale visuelle aient représenté un avantage compétitif en faveur des CV aux yeux bandés? Les résultats de l'étude d'imagerie fonctionnelle permettent d'éclaircir la question.

3. Discussion des résultats d'imagerie

Les résultats d'imagerie confirment que les deux groupes ont utilisé différents substrats neuronaux associés à des stratégies distinctes pour apprendre une route dans un labyrinthe tactile. Lors de l'encodage de la route, alors que les AC activent leur lobule pariétal supérieur (LPS) droit relié au traitement spatial égocentrique ou encore centré sur la route (Gourtzelidis et al., 2005), les CV aux yeux bandés recrutent en plus du LPS droit, des aires associées à la compréhension allocentrique (Committeri et al., 2004; Mellet et al., 2000), comme le PHip et l'HPip gauches. Le LPS gauche lui aussi reconnu dans la stratégie allocentrique (Committeri et al., 2004) devient également actif chez les CV au cours de la consolidation, étape à laquelle les performances s'améliorent significativement.

De plus, contrairement aux CV, les AC font intervenir leur cortex extrastrié (BA 18) du lobe occipital gauche tout au long de la tâche de navigation et particulièrement au tout début de l'apprentissage où les activations (BA 17, 18, 19) sont même étendues au cortex strié. Contrairement à nos attentes, la plasticité intermodale est plus importante durant le codage des indices spatiaux que lors de la

consolidation de ces informations. Jusqu'à présent, il était reconnu que la plasticité intermodale intervenait dans certaines tâches suivant un entraînement préalable. Or, aucun des sujets n'avait étudié la forme de la route présentée lors des séances d'IRMf. Il semble donc que l'entraînement dans les labyrinthes de Legos qui précédait l'expérience d'imagerie ait été suffisant aux sujets aveugles pour qu'ils recrutent leur cortex occipital dans la tâche d'apprentissage d'une toute nouvelle route. Si c'est le cas, l'implication du lobe occipital serait importante dans le rassemblement des informations spatiales communes à toutes les routes tactiles, celles utilisées dans l'expérience comportementale comme celle présentée pendant l'examen d'IRMf. Ou encore, tel que discuté plus bas, le cortex occipital des aveugles aurait une fonction similaire à l'hippocampe antérieur des voyants. Dans le sens où il serait impliqué dans la formation (et non dans l'utilisation) d'une représentation internalisée propre au labyrinthe présenté dans le scanneur.

Contrairement aux AC, les CV désactivent la majeure partie de leurs lobes occipitaux avec un plus grand effet à droite et au cours de la consolidation. Cependant, les activations du cortex cingulé postérieur et de précuneus débordent légèrement sur les lobes occipitaux. Par conséquent, certains voxels actifs sont situés dans le cortex extrastrié du gyrus occipital supérieur (BA 19). Conjointement aux activations du précuneus (BA 7), ceci laisse croire que les CV ont utilisé l'imagerie visuelle pour naviguer mentalement dans la route tactile mémorisée (Ghaem et al., 1997).

Une autre distinction majeure entre les deux groupes concerne l'activité des Hip, donnée qui motivait grandement cette étude d'imagerie. L'analyse par régions

d'intérêt a permis de segmenter les formations hippocampiennes en 3 parties, soient les têtes, les corps et les queues. Cette analyse a démontré que seule la tête de l'H gauche, soit sa section antérieure, était impliquée dans la navigation au cœur d'un labyrinthe tactile tout au long de l'apprentissage de la route, chez les CV seulement. À l'opposé des CV, les AC désactivent leurs Hip bilatéralement et cette désactivation est prédominante vers la droite. Ce résultat confirme la troisième hypothèse voulant que les AC ne recrutent pas leur Hip pour naviguer. Le fait que ce soit la tête de l'Hip et non pas sa queue est surprenant puisque c'est la partie postérieure de la structure qui est normalement associée aux cartes cognitives (O'Keefe et Conway, 1978; Maguire et al., 2000). Quelques études seulement justifient l'implication de l'Hip antérieur gauche en navigation, notamment au cours de la formation de carte cognitive alors que l'Hip postérieur droit et le PHip bilatéral seraient pour leur part spécialisés dans l'utilisation de ces mêmes cartes (Iaria et al., 2007). Suite à une étude de MEG, Cornwell et ses collègues (2008) affirment d'un autre côté que la navigation orientée vers un but (à l'opposé de mouvements non motivés par un but) active l'Hip antérieur gauche ainsi que le PHip bilatéral. Comme les sujets doivent d'abord se former une carte cognitive de la route avant de l'utiliser, le recrutement de l'Hip antérieur et du PHip gauches particulièrement au début de l'apprentissage est justifié. Ceux qui font appel à ces régions, soit le groupe de CV, ont tendance à éviter plus de culs-de-sac dans le labyrinthe que le groupe d'AC. Ceci est en accord avec l'étude en IRMf de Hartley et collègues (2003) qui démontre une corrélation positive entre une navigation précise et efficace et l'activité de l'Hip antérieur durant la recherche de son chemin lorsque les sujets sont plongés dans un environnement

virtuel. Cette même observation est aussi reportée dans l'étude de Grön et al. (2000) qui analysait les compétences d'hommes et femmes dans un labyrinthe 3D de réalité virtuelle. Les hommes, qui ont naturellement tendance à comprendre l'espace du point de vue allocentrique, performaient mieux que les femmes lorsque plongés dans les labyrinthes 3D et contrairement à ces dernières, activaient leur Hip gauche. Le recrutement de la tête de l'Hip a aussi été relié au traitement d'informations tactiles et proprioceptives (Jahn et al., 2009) alors que la queue de l'Hip serait associée au traitement visuel. Binder (2005) affirme aussi que la nouveauté de la tâche soit reliée à la portion antérieure de l'Hip alors que le traitement relationnel relève de la section postérieure. Comme la route présentée durant les sessions d'IRMf n'avait jamais été explorée par les participants, la nouveauté de sa configuration peut aussi expliquer le recrutement de l'Hip antérieur. La latéralisation du côté gauche peut s'expliquer pour sa part par son lien implicite avec le langage (Martin, 1999). En effet, il est probable que les cartes mentales formées par les sujets possèdent une dimension linguistique, comme des jugements catégoriques (Kosslyn et al., 1989) reliés aux quatre directions (haut, bas, droite, gauche) qui représentent également les quatre points cardinaux du labyrinthe. Par conséquent, une fois la carte cognitive établie, les sujets pouvaient baser leur navigation topographique sur un plan verbal (tourner vers la droite, continuer vers le haut, etc). Ceci serait cohérent avec l'activation de l'aire de Broca (BA 44 gauche), responsable de la production du langage et observée chez les CV seulement au cours de la consolidation.

4. **Importance de l'hippocampe en navigation chez l'aveugle de naissance**

Notre étude confirme que la queue de l'hippocampe n'est pas impliquée dans la navigation active chez les aveugles lors de l'apprentissage d'une route. Mais qu'en est-il de la tête? Iaria et ses collègues (2007) expliquent que plus la quantité d'indices spatiaux à amasser est importante pour construire une carte cognitive, plus la section antérieure de l'hippocampe est activée. Comme il est possible que cette demande soit accrue chez les individus dépourvus de vision, ce raisonnement pourrait expliquer les résultats de Fortin et al. (2008) qui rapportent une augmentation volumétrique de la structure chez les AC. Cependant, dans notre étude, les AC n'activent pas cette région ni aucune autre section de l'Hip au cours de l'apprentissage de la route tactile. Au contraire, ils la désactivent et recrutent leur cortex occipital gauche. Est-ce que la nature tactile et proprioceptive des indices spatiaux fournis aux AC n'est tout simplement pas assez écologique ou représentative de la réalité des aveugles pour activer la portion antérieure? Si l'écholocation est véritablement un bon outil pour la formation de cartes cognitives de leur environnement, est-ce que des indices sonores seraient mieux appropriés pour activer la structure? Des études additionnelles utilisant les autres modalités résiduelles des aveugles doivent être menées afin de répondre à ces questions. Cependant, l'anatomie du cerveau des dauphins permet une hypothèse. Cette espèce qui se fie principalement à l'écholocation pour naviguer possède des hippocampes considérablement petits par rapport à d'autres mammifères (Oelschläger, 2008). Ceci laisse supposer que l'Hip antérieur ne traiterait pas non plus les indices spatiaux fournis par l'écholocation. Dans notre étude d'imagerie,

l'autre région impliquée dans la sélection d'indices spatiaux pour internaliser la représentation de la route chez les AC, est - indépendamment du point de vue - le cortex occipital gauche (cortex strié et extrastrié). Bien que dans cette étude, le cortex occipital soit lié au traitement égocentrique, la même région a aussi été reliée à l'usage d'une perspective allocentrique chez les AC (Kupers et al., 2009). Suivant ce raisonnement, cette région aurait un rôle similaire à l'Hip antérieur des CV à la différence près que la perspective utilisée pourrait être de différents niveaux (égocentrique et allocentrique) au lieu d'être strictement allocentrique comme dans le cas de l'hippocampe. De plus, comme en témoignent plusieurs études étudiant la plasticité intermodale chez les non-voyants, les fonctions du lobe occipital des AC ne sont pas restreintes à la compréhension de l'espace sous différentes perspectives. Elles s'étendent aussi à plusieurs autres types de tâches autant cognitives que sensorielles.

CONCLUSION

Notre étude confirme les trois hypothèses de départ. Premièrement, les AC sont moins performants que les CV aux yeux bandés dans une tâche de navigation tactile pour laquelle l'écholocation n'est d'aucune utilité. Deuxièmement, les AC recrutent leur cortex occipital gauche pour naviguer avec leur index au cœur d'un labyrinthe de petite échelle. Cette activation est plus importante au moment de l'encodage des indices spatiaux et est accompagnée par une désactivation bilatérale des Hip, avec une prédominance vers la droite. Les CV, au contraire, recrutent leur Hip antérieur gauche et désactivent la majeure partie de leur lobe occipital lors de l'apprentissage de la route, avec aussi une prédominance droite. Ces résultats confirment l'effet de la plasticité intermodale sur le circuit de la navigation chez une population dépourvue de stimulations visuelles depuis la naissance.

1. Perspectives de recherche

Une étude comportementale similaire à celle présentée ici et qui mesure les habiletés de navigation des AC et CV aux yeux bandés dans les labyrinthes tactiles a aussi été entreprise à Montréal. Cette étude évalue cette fois les capacités d'apprentissage à long terme des participants. Comme l'insertion de périodes de sommeil pendant l'apprentissage favorise la consolidation des souvenirs, une même route tactile à 15 points de décision a été présentée aux sujets pendant 5 jours consécutifs et chaque sujet avait 10 essais par jour pour apprendre la même route.

L'hypothèse principale propose que les aveugles apprennent plus vite que les voyants, ce qui leur permettrait de compenser pour leurs habiletés moins développées. L'analyse de ces résultats est présentement en cours. De plus, l'échelle du sens de l'orientation, le *Santa Barbara Sense of Direction Scale*, développée par Hegarty et ses collègues (2002), a été ajoutée au protocole. Ceci permettra de vérifier s'il y a corrélation entre les habiletés spatio-cognitives dans des environnements de petite échelle et le sens de l'orientation des participants dans la vie de tous les jours. Cet aspect est important puisque la moitié seulement des participants aveugles Danois étaient autonomes et capables de se déplacer sans assistance dans leur ville à l'aide des transports en commun.

De plus, comme la tâche d'apprentissage d'une route ne nécessitait qu'un traitement égocentrique, il serait intéressant de développer une tâche active de navigation strictement allocentrique pour vérifier l'utilité du cortex occipital des AC dans la formation d'une telle représentation internalisée. De plus, si nos conclusions se révèlent exactes, la SMT au-dessus de lobe occipital gauche des aveugles devrait entraîner une baisse des performances dans les labyrinthes tactiles chez le groupe d'aveugles seulement. Ceci permettrait de valider nos résultats. Finalement, des recherches supplémentaires en imagerie fonctionnelle impliquant les autres modalités résiduelles des aveugles devront être menées pour confirmer les changements plastiques intermodaux du circuit de la navigation. Puisque les indices auditifs et olfactifs contribuent également à une orientation efficace, des expériences d'IRMf utilisant un périmètre olfactif émettant des parfums à différents azimuts ou encore un

labyrinthe de réalité virtuelle auditive analogue aux jeux vidéos pour aveugles
pourraient voir le jour.

RÉFÉRENCES

1. Adelson, E. & Fraiberg, S. (1974) Gross motor development in infants blind from birth. *Child Dev*, 45(1): 114-26.
2. Aleman, A., Van Lee, L., Mantione, M.H.M., Verkoijen, I.G. & De Haan, E.H.F. (2001) Visual imagery without visual experience: evidence from congenitally totally blind people. *Neuroreport*, 12(118): 2601-4.
3. Alho, K., Kujala, T., Paavilainen, P., Summala, H. & Naatanen, R. (1993) Auditory processing in visual brain areas of the early blind: evidence from event-related potentials. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 86(6): 418-27.
4. Amedi, A., Raz, N., Pianka, P., Malach, R. & Zohary, E. (2003) Early 'visual' cortex activation correlates with superior verbal memory performance in the blind. *Nature Neuroscience*, 6(7): 758-66.
5. Arnold, P. & Murray, C. (1998) Memory for faces and objects by deaf and hearing signers and hearing nonsigners. *J Psycholinguist Res*, 27(4): 481-97.
6. Bach-Y-Rita, P. (1972) *Brain Mechanisms in Sensory Substitution*, New York, Academic Press Inc.
7. Barry, C., Hayman, R., Burgess, N. & Jeffery, K.J. (2007) Experience-dependent rescaling of entorhinal grids. *Nat Neurosci*, 10(6): 682-4.
8. Bavelier, D. & Neville, H.J. (2002) Cross-modal plasticity: where and how? *Nat Rev Neurosci*, 3(6): 443-52.
9. Bavelier, D., Tomann, A., Hutton, C., Mitchell, T., Corina, D., Liu, G. & Neville, H. (2000) Visual attention to the periphery is enhanced in congenitally

- deaf individuals. *J Neurosci*, 20(17): RC93.
10. Benton, A.L. & Van Allen, M.W. (1972) Prosopagnosia and facial discrimination. *J Neurol Sci*, 15(2): 167-72.
 11. Bilkey, D.K. (2007) Space and context in the temporal cortex. *Hippocampus*, 17(9): 813-25.
 12. Binder, J.R., Bellgowan, P.S., Hammeke, T.A., Possing, E.T. & Frost, J.A. (2005) A comparison of two fMRI protocols for eliciting hippocampal activation. *Epilepsia*, 46(7): 1061-70.
 13. Bisiach, E., Brouchon, M., Poncet, M. & Rusconi, M.L. (1993) Unilateral neglect in route description. *Neuropsychologia*, 31(11): 1255-62.
 14. Bohbot, V.D., Lerch, J., Thorndyraft, B., Iaria, G. & Zijdenbos, A.P. (2007) Gray matter differences correlate with spontaneous strategies in a human virtual navigation task. *J Neurosci*, 27(38): 10078-83.
 15. Bosworth, R.G. & Dobkins, K.R. (2002) Visual field asymmetries for motion processing in deaf and hearing signers. *Brain Cogn*, 49(1): 170-81.
 16. Bronchti, G., Schonenberger, N., Welker, E. & Van Der Loos, H. (1992) Barreldfield expansion after neonatal eye removal in mice. *Neuroreport*, 3(6): 489-92.
 17. Bross, M. (1979) Residual sensory capacities of the deaf: a signal detection analysis of a visual discrimination task. *Percept Mot Skills*, 48(1): 187-94.
 18. Bross, M. & Sauerwein, H. (1980) Signal detection analysis of visual flicker in deaf and hearing individuals. *Percept Mot Skills*, 51(3 Pt 1): 839-43.
 19. Brown, W. (1932) *Auditory and visual cues in maze learning spatial*

integrations in a human maze.

20. Brozinsky, C.J. & Bavelier, D. (2004) Motion velocity thresholds in deaf signers: changes in lateralization but not in overall sensitivity. *Brain Res Cogn Brain Res*, 21(1): 1-10.
21. Bruner, J.S. (1959) The cognitive consequences of early sensory deprivation. *Psychosom Med*, 21(2): 89-95.
22. Bruner, J.S. (1966) *Toward a theory of instruction*, Cambridge, Mass., Belkapp Press.
23. Burgess, N., Maguire, E.A. & O'keefe, J. (2002) The human hippocampus and spatial and episodic memory. *Neuron*, 35625-41.
24. Cattaneo, Z., Vecchi, T., Cornoldi, C., Mammarella, I., Bonino, D., Ricciardi, E. & Pietrini, P. (2008) Imagery and spatial processes in blindness and visual impairment. *Neurosci Biobehav Rev*, 32(8): 1346-60.
25. Chebat, D.R., Madsen, K., Rainville, C., Kupers, R., Ptito, M. & Paulson, O.B. (2007) Navigation skills in the early blind using a sensory substitution device. *Society for Neuroscience*. San Diego, California, U.S.A.
26. Chebat, D.R., Rainville, C., Kupers, R. & Ptito, M. (2007) Tactile-'visual' acuity of the tongue in early blind individuals. *Neuroreport*, 18(18): 1901-4.
27. Cho, Y.H., Giese, K.P., Tanila, H., Silva, A.J. & Eichenbaum, H. (1998) Abnormal hippocampal spatial representations in alphaCaMKII^{T286A} and CREB^{alphaDelta}- mice. *Science*, 279(5352): 867-9.
28. Cohen, L.G., Celnik, P., Pascual-Leone, A., Corwell, B., Falz, L., Dambrosia, J., Honda, M., Sadato, N., Gerloff, C., Catala, M.D. & Hallett, M. (1997)

- Functional relevance of cross-modal plasticity in blind humans. *Nature*, 389(6647): 180-3.
29. Cohen, R. & Acredolo, L.P. (1985) The Development of Spatial Cognition. *Chapter 5 - Coordinating Perspectives on Infant Spatial Orientation*. illustrated ed., Lawrence Erlbaum Associates.
 30. Collignon, O., Voss, P., Lassonde, M. & Lepore, F. (2008) Cross-modal plasticity for the spatial processing of sounds in visually deprived subjects. *Exp Brain Res*.
 31. Committeri, G., Galati, G., Paradis, A.L., Pizzamiglio, L., Berthoz, A. & Lebihan, D. (2004) Reference frames for spatial cognition: different brain areas are involved in viewer-, object-, and landmark-centered judgments about object location. *J Cogn Neurosci*, 16(9): 1517-35.
 32. Cornoldi, C. & Vecchi, T. (2003) *Visuo-spatial working memory and individual differences* Hove and New York, Psychology Press.
 33. Cornwell, B.R., Johnson, L.L., Holroyd, T., Carver, F.W. & Grillon, C. (2008) Human hippocampal and parahippocampal theta during goal-directed spatial navigation predicts performance on a virtual Morris water maze. *J Neurosci*, 28(23): 5983-90.
 34. Crowe, D.A., Chafee, M.V., Averbeck, B.B. & Georgopoulos, A.P. (2004) Participation of primary motor cortical neurons in a distributed network during maze solution: representation of spatial parameters and time-course comparison with parietal area 7a. *Exp Brain Res*, 158(1): 28-34.
 35. Crowe, D.A., Chafee, M.V., Averbeck, B.B. & Georgopoulos, A.P. (2004)

- Neural activity in primate parietal area 7a related to spatial analysis of visual mazes. *Cereb Cortex*, 14(1): 23-34.
36. D'Anguilli, A. & Waraich, P. (2002) Enhanced tactile encoding and memory recognition in congenital blindness. *International J Rehabilitation Res*, 25143-5.
 37. De Volder, A.G., Bol, A., Blin, J., Robert, A., Arno, P., Grandin, C., Michel, C. & Veraart, C. (1997) Brain energy metabolism in early blind subjects: neural activity in the visual cortex. *Brain Res*, 750(1-2): 235-44.
 38. Downs, R.M. & Stea, D. (1973) *Image & Environment: Cognitive Mapping and Spatial Behavior*, Chicago, Aldine Publishing Company.
 39. Elbert, T., Sterr, A., Rockstroh, B., Pantev, C., Muller, M.M. & Taub, E. (2002) Expansion of the tonotopic area in the auditory cortex of the blind. *J Neurosci*, 22(22): 9941-4.
 40. Finney, E.M. & Dobkins, K.R. (2001) Visual contrast sensitivity in deaf versus hearing populations: exploring the perceptual consequences of auditory deprivation and experience with a visual language. *Brain Res Cogn Brain Res*, 11(1): 171-83.
 41. Finney, E.M., Fine, I. & Dobkins, K.R. (2001) Visual stimuli activate auditory cortex in the deaf. *Nat Neurosci*, 4(12): 1171-3.
 42. Fletcher, J.F. (1980) Spatial representation in blind children. 1: Development compared to sighted children. *J Visual Impairment and Blindness*, 74(12): 381-5.
 43. Fortin, M., Voss, P., Lord, C., Lassonde, M., Pruessner, J., Saint-Amour, D.,

- Rainville, C. & Lepore, F. (2008) Wayfinding in the blind: larger hippocampal volume and supranormal spatial navigation. *Brain*.
44. Frost, D.O., Boire, D., Gingras, G. & Ptito, M. (2000) Surgically created neural pathways mediate visual pattern discrimination. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 97(20): 11068-73.
45. Frost, D.O. & Metin, C. (1985) Induction of functional retinal projections to the somatosensory system. *Nature*, 317(6033): 162-4.
46. Gärling, T., Böök, A. & Ergezen, N. (1982) Memory for the spatial layout of the everyday physical environment: Differential rates of acquisition of different types of information. *Scandinavian J of Psychol*, 2323-35.
47. Gaunet, F. & Rossetti, Y. (2006) Effects of visual deprivation on space representation: immediate and delayed pointing toward memorised proprioceptive targets. *Perception*, 35(1): 107-24.
48. Gaussier, P., Revel, A., Banquet, J.P. & Babeau, V. (2002) From view cells and place cells to cognitive map learning: processing stages of the hippocampal system. *Biol Cybern*, 86(1): 15-28.
49. Ghaem, O., Mellet, E., Crivello, F., Tzourio, N., Mazoyer, B., Berthoz, A. & Denis, M. (1997) Mental navigation along memorized routes activates the hippocampus, precuneus, and insula. *Neuroreport*, 8(3): 739-44.
50. Goldstein, E.B. (2002) *Sensation and Perception*, Pacific Grove, Wadsworth Thompson Learning.
51. Gougoux, F., Lepore, F., Lassonde, M., Voss, P., Zatorre, R.J. & Belin, P. (2004) Neuropsychology: pitch discrimination in the early blind. *Nature*,

- 430(6997): 309.
52. Gougoux, F., Zatorre, R.J., Lassonde, M., Voss, P. & Lepore, F. (2005) A functional neuroimaging study of sound localization: visual cortex activity predicts performance in early-blind individuals. *PLoS Biol*, 3(2): e27.
 53. Gourtzelidis, P., Tzagarakis, C., Lewis, S.M., Crowe, D.A., Auerbach, E., Jerde, T.A., Ugurbil, K. & Georgopoulos, A.P. (2005) Mental maze solving: directional fMRI tuning and population coding in the superior parietal lobule. *Exp Brain Res*, 165:273-82.
 54. Greicius, M.D. & Menon, V. (2004) Default-mode activity during a passive sensory task: uncoupled from deactivation but impacting activation. *J Cogn Neurosci*, 16(9): 1484-92.
 55. Grön, G., Wunderlich, A.P., Spitzer, M., Tomczak, R. & Riepe, M.W. (2000) Brain activation during human navigation : gender-different neural networks as substrate of performance. *Nat Neurosci*, 3(4): 404-8.
 56. Gyllenstein, L., Malmfors, T. & Norrlin, M.L. (1966) Growth alteration in the auditory cortex of visually deprived mice. *J Comp Neurol*, 126(3): 463-9.
 57. Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M.B. & Moser, E.I. (2005) Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*, 436(7052): 801-6.
 58. Hamilton, R., Keenan, J.P., Catala, M. & Pascual-Leone, A. (2000) Alexia for Braille following bilateral occipital stroke in an early blind woman. *Neuroreport*, 11(2): 237-40.
 59. Hart, R.A. & Moore, G.T. (1973) The Development of Spatial Cognition: A

- Review. *Image & Environment: Cognitive Mapping and Spatial Behavior*. Chicago, Aldine Publishing Company.
60. Hartley, T., Maguire, E.A., Spiers, H.J. & Burgess, N. (2003) The well-worn route and the path less traveled distinct neural bases of route following and wayfinding in humans. *Neuron*, 37877-88.
 61. Harwerth, R.S., Smith, E.L., 3rd, Duncan, G.C., Crawford, M.L. & Von Noorden, G.K. (1986) Multiple sensitive periods in the development of the primate visual system. *Science*, 232(4747): 235-8.
 62. Hegarty, M., Richardson, A.E., Montello, D.R., Lovelace, K. & Subbiah, I. (2002) Development of a self-report measure of environmental spatial ability. *Intelligence*, 30(5): 425-47.
 63. Held, R. (2009) Visual-haptic mapping and the origin of cross-modal identity. *Optom Vis Sci*, 86(6): 595-8.
 64. Hermelin, B. & O'connor, N. (1975) Location and distance estimates by blind and sighted children. *Q J Exp Psychol*, 27(2): 295-301.
 65. Hok, V., Save, E., Lenck-Santini, P.P. & Poucet, B. (2005) Coding for spatial goals in the prelimbic/infralimbic area of the rat frontal cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 102(12): 4602-7.
 66. Hyvarinen, J., Carlson, S. & Hyvarinen, L. (1981) Early visual deprivation alters modality of neuronal responses in area 19 of monkey cortex. *Neurosci Lett*, 26(3): 239-43.
 67. Iaria, G., Chen, J.K., Guariglia, C., Ptito, A. & Petrides, M. (2007) Retrosplenial and hippocampal brain regions in human navigation:

- complementary functional contributions to the formation and use of cognitive maps. *Eur J Neurosci*, 25(3): 890-9.
68. Jahn, K., Wagner, J., Deutschlander, A., Kalla, R., Hufner, K., Stephan, T., Strupp, M. & Brandt, T. (2009) Human hippocampal activation during stance and locomotion: fMRI study on healthy, blind, and vestibular-loss subjects. *Ann N Y Acad Sci*, 1164:229-35.
 69. Johansson, B.B. & Belichenko, P.V. (2002) Neuronal plasticity and dendritic spines: effect of environmental enrichment on intact and postischemic rat brain. *J Cereb Blood Flow Metab*, 22(1): 89-96.
 70. Kaski, D. (2002) Revision: is visual perception a requisite for visual imagery? *Perception*, 31(6): 717-31.
 71. Kellogg, W.N. (1962) Sonar system of the blind. *Science*, 137:399-404.
 72. Kentros, C., Hargreaves, E., Hawkins, R.D., Kandel, E.R., Shapiro, M. & Muller, R.V. (1998) Abolition of long-term stability of new hippocampal place cell maps by NMDA receptor blockade. *Science*, 280(5372): 2121-6.
 73. Kosslyn, S.M., Koenig, O., Barrett, A., Cave, C.B., Tang, J. & Gabrieli, J.D. (1989) Evidence for two types of spatial representations: hemispheric specialization for categorical and coordinate relations. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 15(4): 723-35.
 74. Kupers, R., Chebat, D.R., Madsen, K., Paulson, O.B., Christensen, R. & Ptito, M. (2009) Insights from darkness: neural correlates of virtual route recognition in congenital blindness. (*in preparation*).
 75. Kupers, R., Fumal, A., De Noordhout, A.M., Gjedde, A., Schoenen, J. & Ptito,

- M. (2006) Transcranial magnetic stimulation of the visual cortex induces somatotopically organized qualia in blind subjects. *PNAS*, 103(35): 13256-60.
76. Landau, B., Gleitman, H. & Spelke, E. (1981) Spatial knowledge and geometric representation in a child blind from birth. *Science*, 213(4513): 1275-8.
77. Leclerc, C., Saint-Amour, D., Lavoie, M.E., Lassonde, M. & Lepore, F. (2000) Brain functional reorganization in early blind humans revealed by auditory event-related potentials. *Neuroreport*, 11(3): 545-50.
78. Leclerc, C., Segalowitz, S.J., Desjardins, J., Lassonde, M. & Lepore, F. (2005) EEG coherence in early-blind humans during sound localization. *Neurosci Lett*, 376(3): 154-9.
79. Lehtinen-Railo, S. & Juurmaa, J. (1994) Effect of visual experience on locational judgement after perspective change in small-scale space. *Scand J Psychol*, 35:175-83.
80. Lepore, N., Shi, Y., Lepore, F., Fortin, M., Voss, P., Chou, Y.Y., Lord, C., Lassonde, M., Dinov, I.D., Toga, A.W. & Thompson, P.M. (2009) Pattern of hippocampal shape and volume differences in blind subjects. *Neuroimage*, 46(4): 949-57.
81. Lessard, N., Pare, M., Lepore, F. & Lassonde, M. (1998) Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects. *Nature*, 395(6699): 278-80.
82. Leutgeb, J.K., Leutgeb, S., Treves, A., Meyer, R., Barnes, C.A., McNaughton, B.L., Moser, M.B. & Moser, E.I. (2005) Progressive transformation of

- hippocampal neuronal representations in "morphed" environments. *Neuron*, 48(2): 345-58.
83. Maguire, E.A., Gadian, D.G., Johnsrude, I.S., Good, C.D., Ashburner, J., Frackowiak, R.S.J. & Frith, C.D. (2000) Navigational-related structural change in the hippocampi of taxi drivers. *PNAS*, 97(8): 4398-403.
84. Maguire, E.A., Nannery, R. & Spiers, H.J. (2006) Navigation around London by a taxi driver with bilateral hippocampal lesions. *Brain*, 129(Pt 11): 2894-907.
85. Maguire, E.A., Woollett, K. & Spiers, H.J. (2006) London taxi drivers and bus drivers: a structural MRI and neuropsychological analysis. *Hippocampus*, 16(12): 1091-101.
86. Mandler, G. (1962) From association to structure. *Psychol Rev*, 69:15-27.
87. Marr, D. (1971) Simple memory: a theory for archicortex. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 262(841): 23-81.
88. Martin, A. (1999) Automatic activation of the medial temporal lobe during encoding: lateralized influences of meaning and novelty. *Hippocampus*, 9(1): 62-70.
89. McNaughton, B.L., Barnes, C.A., Gerrard, J.L., Gothard, K., Jung, M.W., Knierim, J.J., Kudrimoti, H., Qin, Y., Skaggs, W.E., Suster, M. & Weaver, K.L. (1996) Deciphering the hippocampal polyglot: the hippocampus as a path integration system. *J Exp Biol*, 199(Pt 1): 173-85.
90. Mellet, E., Briscoigne, S., Tzourio-Mazoyer, N., Ghaem, O., Petit, L., Zago, L., Etard, O., Berthoz, A., Mazoyer, B. & Denis, M. (2000) Neural correlates of

- topographic mental exploration: the impact of route versus survey perspective learning. *Neuroimage*, 12(5): 588-600.
91. Merabet, L.B., Hamilton, R., Schlaug, G., Swisher, J.D., Kiriakopoulos, E.T., Pitskel, N.B., Kauffman, T. & Pascual-Leone, A. (2008) Rapid and reversible recruitment of early visual cortex for touch. *PLoS ONE*, 3(8): e3046.
 92. Millar, S. (1988) Models of sensory deprivation: The nature/nurture dichotomy and spatial representation in the blind. *International J Behavioral Development*, 1169-87.
 93. Molyneux, W. (1688) Letter to John Locke, 7 July 1688. *The Correspondence of John Locke (9 vols)*. E.S. de Beer ed. Oxford: Clarendon Press.
 94. Moser, E.I., Kropff, E. & Moser, M.B. (2008) Place cells, grid cells, and the brain's spatial representation system. *Annu Rev Neurosci*, 3169-89.
 95. Muir, G.M. & Bilkey, D.K. (2001) Instability in the place field location of hippocampal place cells after lesions centered on the perirhinal cortex. *J Neurosci*, 21(11): 4016-25.
 96. Nadel, L. & Moscovitch, M. (1997) Memory consolidation, retrograde amnesia and the hippocampal complex. *Current opinion in Neurobiology*, 217-27.
 97. Niemeyer, W. & Starlinger, I. (1981) Do the blind hear better? Investigations on auditory processing in congenital or early acquired blindness. II. Central functions. *Audiology*, 20(6): 510-5.
 98. Nitz, D. (2009) Parietal cortex, navigation, and the construction of arbitrary reference frames for spatial information. *Neurobiol learn mem*, 91(2): 179-85.
 99. Nitz, D.A. (2006) Tracking route progression in the posterior parietal cortex.

- Neuron*, 49(5): 747-56.
100. Norris, M., Spaulding, P. & Brodie, F. (1957) *Blindness in children*, Chicago, University of Chicago Press.
 101. O'keefe, J. (1976) Place units in the hippocampus of the freely moving rat. *Exp Neurol*, 51(1): 78-109.
 102. O'keefe, J. & Conway, D.H. (1978) Hippocampal place units in the freely moving rat: why they fire where they fire. *Exp Brain Res*, 31(4): 573-90.
 103. O'keefe, J. & Dostrovsky, J. (1971) The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Res*, 34(1): 171-5.
 104. O'keefe, J. & Nadel, L. (1978) *The Hippocampus as a Cognitive Map*, Clarendon Press Oxford.
 105. Oelschläger, H.H. (2008) The dolphin brain--a challenge for synthetic neurobiology. *Brain Res Bull*, 75(2-4): 450-9.
 106. Pascual-Leone, A. & Torres, F. (1993) Plasticity of the sensorimotor cortex representation of the reading finger in Braille readers. *Brain*, 116 (Pt 1)39-52.
 107. Passini, R., Delisle, J., Dupré, A., Langlois, C. & Proulx, G. (1986) Mobilité et orientation spatiales chez les handicapés visuels. *Faculté de l'aménagement*. Montréal, Université de Montréal.
 108. Passini, R., Delisle, J., Langlois, C. & Proulx, G. (1986) Étude comparative de l'orientation spatiale entre handicapés visuels de cécité congénitale totale et voyants, une expérience en milieu architectural. *Faculté de l'aménagement*. Montréal, Université de Montréal.

109. Passini, R., Proulx, G. & Rainville, C. (1990) The spatio-cognitive abilities of the visually impaired population. *Environment and Behavior*, 22(1): 91-118.
110. Piaget, J. (1936) *La Naissance de l'intelligence chez l'enfant*, Delachaux & Niestlé.
111. Piaget, J. & Inhelder, B. (1967) *The Child's Conception of Space*, London, Routledge & Kegan Paul.
112. Pietrini, P., Furey, M.L., Ricciardi, E., Gobbini, M.I., Wu, W.H., Cohen, L., Guazzelli, M. & Haxby, J.V. (2004) Beyond sensory images: Object-based representation in the human ventral pathway. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 101(15): 5658-63.
113. Porteus, S.D. (1950) *The Porteus maze test and intelligence*, Palo Alto, California, Pacific books.
114. Postma, A., Zuidhoek, S., Noordzij, M.L. & Kappers, A.M. (2008) Haptic orientation perception benefits from visual experience: evidence from early-blind, late-blind, and sighted people. *Percept Psychophys*, 70(7): 1197-206.
115. Poucet, B., Lenck-Santini, P.P., Hok, V., Save, E., Banquet, J.P., Gaussier, P. & Muller, R.U. (2004) Spatial navigation and hippocampal place cell firing: the problem of goal encoding. *Rev Neurosci*, 15(2): 89-107.
116. Poucet, B., Lenck-Santini, P.P., Paz-Villagran, V. & Save, E. (2003) Place cells, neocortex and spatial navigation: a short review. *J Physiol Paris*, 97(4-6): 537-46.
117. Ptito, M., Fumal, A., De Noordhout, A.M., Schoenen, J., Gjedde, A. & Kupers, R. (2008) TMS of the occipital cortex induces tactile sensations in the fingers

- of blind Braille readers. *Exp Brain Res*, 184(2): 193-200.
118. Ptito, M. & Kupers, R. (2005) Cross-modal plasticity in early blindness. *J Integr Neurosci*, 4(4): 479-88.
119. Ptito, M., Matteau, I., Gjedde, A. & Kupers, R. (2009) Recruitment of the middle temporal area by tactile motion in congenital blindness. *Neuroreport*, 20(6): 543-7.
120. Ptito, M., Moesgaard, S.M., Gjedde, A. & Kupers, R. (2005) Cross-modal plasticity revealed by electrotactile stimulation of the tongue in the congenitally blind. *Brain*, 128(Pt 3): 606-14.
121. Ptito, M., Schneider, F.C., Paulson, O.B. & Kupers, R. (2008) Alterations of the visual pathways in congenital blindness. *Exp Brain Res*, 187(1): 41-9.
122. Rauschecker, J.P. (1995) Compensatory plasticity and sensory substitution in the cerebral cortex. *Trends Neurosci*, 18(1): 36-43.
123. Rauschecker, J.P. & Kniepert, U. (1994) Auditory localization behaviour in visually deprived cats. *Eur J Neurosci*, 6(1): 149-60.
124. Rauschecker, J.P., Tian, B., Korte, M. & Egert, U. (1992) Crossmodal changes in the somatosensory vibrissa/barrel system of visually deprived animals. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 89(11): 5063-7.
125. Renier, L., Laloyaux, C., Collignon, O., Tranduy, D., Vanlierde, A., Bruyer, R. & De Volder, A.G. (2005) The Ponzo illusion with auditory substitution of vision in sighted and early-blind subjects. *Perception*, 34(7): 857-67.
126. Rieser, J.J., Ashmead, D.H., Ebner, F.F. & Corn, A.L. (2008) *Blindness and brain plasticity in navigation and object perception*, New York, Lawrence

Erlbaum associates Taylor & Francis group.

127. Rieser, J.J., Hill, E.W., Talor, C.R., Bradfield, A. & Rosen, S. (1992) Visual experience, visual field size, and the development of nonvisual sensitivity to the spatial structure of outdoor neighborhoods explored by walking. *J Exp Psychol Gen*, 121(2): 210-21.
128. Röder, B., Rosler, F., Hennighausen, E. & Nacker, F. (1996) Event-related potentials during auditory and somatosensory discrimination in sighted and blind human subjects. *Brain Res Cogn Brain Res*, 4(2): 77-93.
129. Röder, B., Teder-Salejarvi, W., Sterr, A., Rosler, F., Hillyard, S.A. & Neville, H.J. (1999) Improved auditory spatial tuning in blind humans. *Nature*, 400(6740): 162-6.
130. Rosenbaum, R.S., Kohler, S., Schacter, D.L., Moscovitch, M., Westmacott, R., Black, S.E., Gao, F. & Tulving, E. (2005) The case of K.C.: contributions of a memory-impaired person to memory theory. *Neuropsychologia*, 43(7): 989-1021.
131. Rosenbaum, R.S., Priselac, S., Kohler, S., Black, S.E., Gao, F., Nadel, L. & Moscovitch, M. (2000) Remote spatial memory in an amnesic person with extensive bilateral hippocampal lesions. *Nat Neurosci*, 3(10): 1044-8.
132. Rossetti, Y., Gaunet, F. & Thinus-Blanc, C. (1996) Early visual experience affects memorization and spatial representation of proprioceptive targets. *Neuroreport*, 7(6): 1219-23.
133. Ryugo, D.K., Ryugo, R., Globus, A. & Killackey, H.P. (1975) Increased spine density in auditory cortex following visual or somatic deafferentation. *Brain*

- Res*, 90(1): 143-6.
134. Sadato, N. (2008) How the blind "see" Braille : lessons from functional magnetic resonance imaging. *Neuroscientist*, 11(6): 577-82.
 135. Save, E., Cressant, A., Thinus-Blanc, C. & Poucet, B. (1998) Spatial firing of hippocampal place cells in blind rats. *J Neurosci*, 18(5): 1818-26.
 136. Save, E., Nerad, L. & Poucet, B. (2000) Contribution of multiple sensory information to place field stability in hippocampal place cells. *Hippocampus*, 10(1): 64-76.
 137. Schwenkreis, P., El Tom, S., Ragert, P., Pleger, B., Tegenthoff, M. & Dinse, H.R. (2007) Assessment of sensorimotor cortical representation asymmetries and motor skills in violin players. *Eur J Neurosci*, 26(11): 3291-302.
 138. Shemyakin, F.N. (1966) Orientation in space. *Psychological science in the USSR*, 1186-255.
 139. Spiers, H.J. & Maguire, E.A. (2007) The neuroscience of remote spatial memory: a tale of two cities. *Neuroscience*, 149(1): 7-27.
 140. Starlinger, I. & Niemeyer, W. (1981) Do the blind hear better? Investigations on auditory processing in congenital or early acquired blindness. I. Peripheral functions. *Audiology*, 20(6): 503-9.
 141. Stockbrügger, J. (1973) thesis. Marburg.
 142. Sur, M., Garraghty, P.E. & Roe, A.W. (1988) Experimentally induced visual projections into auditory thalamus and cortex. *Science*, 242(4884): 1437-41.
 143. Teng, E. & Squire, L.R. (1999) Memory for places learned long ago is intact after hippocampal damage. *Nature*, 400(6745): 675-7.

144. Toldi, J., Farkas, T. & Volgyi, B. (1994) Neonatal enucleation induces cross-modal changes in the barrel cortex of rat. A behavioural and electrophysiological study. *Neurosci Lett*, 167(1-2): 1-4.
145. Toldi, J., Rojik, I. & Feher, O. (1994) Neonatal monocular enucleation-induced cross-modal effects observed in the cortex of adult rat. *Neuroscience*, 62(1): 105-14.
146. Uhl, F., Kretschmer, T., Lindinger, G., Goldenberg, G., Lang, W., Oder, W. & Deecke, L. (1994) Tactile mental imagery in sighted persons and in patients suffering from peripheral blindness early in life. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 91(4): 249-55.
147. Van Boven, R.W., Hamilton, R.H., Kauffman, T., Keenan, J.P. & Pascual-Leone, A. (2000) Tactile spatial resolution in blind braille readers(1). *Am J Ophthalmol*, 130(4): 542.
148. Vanlierde, A. & Wanet-Defalque, M.C. (2004) Abilities and strategies of blind and sighted subjects in visuo-spatial imagery. *Acta Psychol (Amst)*, 116(2): 205-22.
149. Veraart, C., De Volder, A.G., Wanet-Defalque, M.C., Bol, A., Michel, C. & Goffinet, A.M. (1990) Glucose utilization in human visual cortex is abnormally elevated in blindness of early onset but decreased in blindness of late onset. *Brain Res*, 510(1): 115-21.
150. Von Senden, M. (1932) *Space and Sight : The Perception of Space and Shape in the Congenitally Blind Before and After Operation*, London, Methuen & Co Ltd.

151. Weeks, R., Horwitz, B., Aziz-Sultan, A., Tian, B., Wessinger, C.M., Cohen, L.G., Hallett, M. & Rauschecker, J.P. (2000) A positron emission tomographic study of auditory localization in the congenitally blind. *J Neurosci*, 20(7): 2664-72.