Partie I
Introduction

L'idée qu'il soit essentiel de prendre en compte le corps dans toute sa complexité dynamique pour tenter de comprendre comment le système nerveux central contrôle nos mouvements est assez récente. Cette approche, initialement proposée par les cybernéticiens, a connu très récemment un développement spectaculaire en grande partie grâce aux apports théoriques respectifs de la robotique adaptative et du connexionnisme. Considérer le corps comme un système dynamique couplé à l'environnement n'est pas un simple changement de point de vue. Cette approche doit changer la conception qu'ont les neurophysiologistes des transformations sensorimotrices effectuées par le système nerveux central: de statiques ou essentiellement géométriques, elles deviennent dynamiques. Outre une augmentation du degré de complexité des hypothèses ou modèles associés, cette mutation implique une révision de la doctrine neuronale. Ainsi les neurones et les réseaux des modèles connexionistes doivent être considérés comme des composantes dotées d'un comportement dynamique répondant à celui du corps propre. De ce fait, l'acquisition et la réalisation d'un acte moteur nécessite pour le système nerveux la prise en compte des caractéristiques mécaniques du corps et une constante compensation des imprécisions de cette connaissance permettant de stabiliser motricité et posture.

Cette prise de conscience de l'importance des aspects dynamiques de la motricité a inspiré un grand nombre de propositions théoriques et notamment l'idée de l'existence de «modèles internes» de la dynamique des segments corporels, modèles dont la structuration est assurée par des mécanismes d'adaptation et d'ap-

prentissage. Cette introduction est l'occasion de définir ou de clarifier les termes essentiels à notre discussion (système dynamique, «modèle interne», transformation dynamique, apprentissage, adaptation) et de rappeler les principaux résultats expérimentaux concernant les aspects dynamiques du contrôle des mouvements. Le lecteur constatera que les travaux cités dans cette étude bibliographique appartiennent à des domaines aussi diverses que la biomécanique, la neurophysiologie, la psychophysiologie, l'intelligence artificielle ou la robotique. Cette approche multidisciplinaire, maintenue tout au long du travail présenté ici, nous paraît très fructueuse et permet notamment une bonne formulation des problèmes abordés. C'est d'ailleurs par un exposé des problématiques associées à l'étude du contrôle de la dynamique des mouvements que nous débuterons cette première partie. Nous montrerons en particulier que la question de la contribution des informations sensorielles au couplage perception-action et à l'apprentissage est essentielle en ce domaine. Nous présenterons ensuite les hypothèses et résultats expérimentaux élaborés dans le cadre de ces problématiques. Nous préciserons dans le dernier chapitre celles que nous avons choisies et résumerons la démarche adoptée dans ce travail.

Chapitre 1
La dynamique du corps en mouvement

1.1 Le corps est un système dynamique changeant

1.1.1 Qu'est-ce qu'un système dynamique ?

L'irruption des notions de force et de temps dans la géométrie a donné naissance au formalisme de la mécanique des corps célestes puis à la théorie des systèmes dynamiques. L'application de forces non équilibrées sur un corps donne naissance à un mouvement se manifestant par une accélération directement proportionnelle au déséquilibre. La **dynamique** est la branche de la mécanique consacrée aux mouvements accélérés. Après les travaux préliminaires de Galilée, c'est Newton, dans les «Principes Mathématiques de la Philosophie Naturelle» (1687) qui en exposa les grandes lois. Ces travaux furent d'une importance capitale à l'époque car ils permirent de jeter un pont entre l'«art de la mesure» (aujourd'hui nommé géométrie analytique) et l'«art de peser» (ou statique), qui ne concernait que l'étude des forces appliquées à un corps en équilibre (sans mouvement accéléré). Appliquée grâce aux travaux de Lagrange et Hamilton à des corps plus complexes (articulés ou déformables) ou à la physique des particules, enrichie par les apports de la thermodynamique, la dynamique a ensuite donné naissance à la théorie des systèmes dynamiques.

Un système dynamique est défini par l'association de variables d'état (représentant très souvent la position et la vitesse de ses composants dans l'espace) à un système d'équations différentielles décrivant l'influence des forces appliquées à ce système sur l'évolution temporelle de ces variables d'état. La principale caractéristique d'un système dynamique est d'être doté d'une mémoire[1] de son évolution. Ainsi, sa réaction à l'application d'un ensemble de forces dépend non seulement de celles-ci, mais également de l'évolution passée

[1] Les raisons de l'emploi du mot «mémoire» doivent être précisées. Un système dynamique n'est pas ici considéré comme possédant une mémoire au sens cognitif du terme. L'observateur dote subjectivement le système d'une mémoire. L'introduction, dans la description de l'état du système, de variables d'état d'ordre supérieur (vitesse, accélération) permet l'obtention de lois permettant à l'observateur de prédire le comportement du système considéré sans faire appel à cette notion de mémoire.

du système. C'est pourquoi le contrôle de la trajectoire d'un système dynamique est a priori difficile: appliquer la bonne force au bon moment nécessite en effet la capacité de prédire, d'anticiper quelles vont être les conséquences de l'application de cette force sur la trajectoire. Prenons l'exemple du contrôle de la trajectoire d'une fusée: prédire l'effet de la poussée des moteurs sur sa trajectoire requiert la construction d'un modèle de la fusée, c'est à dire la production d'un système d'équations différentielles et l'identification des paramètres de ce système (inertie de la fusée, viscosité de l'atmosphère etc..). Mais pourquoi est-il nécessaire de considérer le corps comme un système dynamique et non statique ? Le corps est soutenu par la charpente multiarticulée constituée par le squelette, et mis en mouvement par les actuateurs élastiques que sont les muscles. La cohésion du corps est assurée par les articulations mais aussi par son enveloppe extérieure et par l'élasticité musculaire et tendineuse. Or chacun des segments composant le squelette possède sa propre inertie et supporte celle des muscles et tissus qui lui sont attachés. Chaque articulation est le lieu de phénomènes de friction et de viscosité. Le degré de contraction musculaire influence également la rigidité des différentes articulations. Comme pour la fusée, l'effet de la traction des muscles dépend non seulement de la configuration instantanée du corps, mais aussi de son passé, c'est à dire du mouvement en cours. Le corps porte donc en permanence une mémoire de ses mouvements, et le système nerveux doit être capable de prédire les conséquences des activations musculaires sur le mouvement ou la posture «en cours». Enfin, ce corps dynamique n'est pas isolé de son environnement, et son mouvement est soumis à l'influence de contraintes externes essentiellement dynamiques. La première de ces contraintes est l'omniprésente gravité contre lequel nous devons lutter, mais dont nous avons également appris à nous servir pour économiser l'énergie dépensée[2]. Mais d'autres contraintes externes peuvent modifier la dynamique de notre corps: la manipulation d'un objet pesant modifie également les caractéristiques dynamiques du corps. Porter un objet c'est en quelque sorte rajouter une articulation à notre corps et modifier les relations dynamiques initiales existant entre les différents segments corporels. Or, s'il est une spécificité de l'homme, elle est dans sa capacité à manipuler avec dextérité, à construire et à piloter des objets complexes dont il peut se saisir et se désaisir à volonté. Son système nerveux lui permet d'apprendre à utiliser ces pro-

[2] Beaucoup de nos mouvements ont un caractère "balistique". C'est le cas par exemple lors des gestes de saisie d'objets: l'ouverture de l'angle articulaire du coude lors de la phase de transport de la main est un phénomène en grande partie passif utilisant simplement l'action de la gravité sur l'ouverture du bras.

thèses amovibles dont les propriétés modifient de façon temporaire la dynamique de son corps propre et à les déposer sans que pour autant le contrôle de ses mouvements en soit altéré. Ainsi le corps humain, dans ses activités quotidiennes, est un système dynamique changeant dont le contrôle reste en général stable et assuré.

1.1.2 Les équations du mouvement de Bernstein

On ne peut introduire une discussion des fondements théoriques concernant le contrôle et la coordination des mouvements sans citer N. Bernstein à qui l'on doit une des première exposition claire et sans appel de la nécessité, pour le système nerveux, de la prise en compte des propriétés dynamiques du corps. Il propose dans un texte fameux[3] une description formelle du mouvement d'une articulation induit par la tension musculaire. Avec ses notations, l'équation du mouvement s'écrit :

$$I \cdot \frac{d^2\alpha}{dt^2} = F(E, \alpha, \frac{d\alpha}{dt}) + G(\alpha) \tag{1.1}$$

où I représente le moment d'inertie de l'articulation, α l'angle articulaire, F le couple exercé par le muscle et G les forces autres que musculaires appliquées à l'articulation (par exemple l'action de la pesanteur, dont le couple résultant dépend de α). Le couple exercé par le muscle dépend de son allongement, de sa vitesse d'allongement mais aussi de l'activité des motoneurones représentée par le terme E. Notons donc que cette équation, qui se limite à la description des propriétés mécaniques de l'ensemble muscle/articulation, relie entre elle les grandeurs cinématiques (α, $\frac{d\alpha}{dt}$, $\frac{d^2\alpha}{dt^2}$) de ce système par ses propriétés dynamiques I, F et G. Son cadre de discussion est bien celui du contrôle de la *dynamique* des mouvements. Mais Bernstein discute ensuite les propriétés d'un autre système dynamique : celles du système nerveux c'est à dire du système qui produit la commande motrice E. Il envisage deux cas extrêmes. Le premier est celui d'une commande motrice ne dépendant pas de α et de ses dérivées, ne dépendant que du temps t ($E = E(t)$). Cette commande, indépendante du retour sensoriel correspond à un mode de contrôle dit «en boucle ouverte»[4]. Mais Bernstein rejette cette solution car l'effet de cette commande dépend de l'état initial du système décrit par (1.1) et des forces externes $G(\alpha)$. Le mouvement résultant ne peut être prédit à l'avance ou régulé. Le second cas discuté par Bernstein est celui ou E ne dépend que du retour sensoriel (proprioceptif) α : $E = E(\alpha, \frac{d\alpha}{dt})$. Le mouvement obtenu résulte alors d'une relaxation «en boucle fermée» du système muscle/articulation qui ignore complétement la contribution de la composante supraspinale de la commande motrice : cette hypothèse ne peut être employée pour décrire le contrôle des mouvements volontaires. La forme finale retenue par Berstein est la relation

[3] [18, Bernstein, 1967] . Ce texte a été également publié dans Arch. Biol. Sci., 38 (1935).
[4] Cette formulation préfigure une des versions de l'«hypothèse du point d'équilibre» présentée dans le chapitre suivant.

$$I \cdot \frac{d^2\alpha}{dt^2} = F\left[E(t, \alpha, \frac{d\alpha}{dt}), \alpha, \frac{d\alpha}{dt}\right] + G(\alpha) \tag{1.2}$$

Pour l'auteur, il devient évident qu'à partir du moment où l'on conçoit que la commande supraspinale, porteuse de la finalité du mouvement, doit prendre en compte la proprioception, alors cette commande doit s'adapter aux forces internes et externes agissant sur le système :

> «Therefore, it is necessary that there should exist in the supreme nervous organ an exact representation of what will later occur at the periphery»([19, Bernstein, 1967] , page 40)

En effet, pour que le sytème nerveux réalise le mouvement désiré, il est nécessaire qu'il ait accès aux «variables d'état» (α et $\frac{d\alpha}{dt}$) du système (pour estimer au moins son état initial), mais également qu'il utilise ces informations de façon pertinente : ceci ne peut se faire que grâce à une certaine connaissance de la dynamique du corps. Par exemple, pour produire un couple musculaire donnée, il est nécessaire, non seulement de connaître les valeurs des variables d'état, mais également de posséder une estimation «interne» de la fonction F. Autrement dit, nous trouvons dans ce texte un argumentaire visant à justifier l'existence d'une connaissance interne au système nerveux des propriétés dynamiques du corps, connaissance désignée aujourd'hui sous le terme de «modèles internes de la dynamique». Bernstein aborde dans ce texte deux questions qui seront centrales dans les chapitres suivants:

- la question de la contribution des informations sensorielles au contrôle des mouvements,
- la question de l'existence de modèles internes, c'est à dire de processus centraux tenant compte des propriétés dynamiques du corps et participant à l'élaboration des commandes motrices.

1.1.3 Neurosciences et robotique

S'il est un domaine ou la modélisation et la commande des systèmes dynamiques articulés est une préoccupation majeure, c'est celui des roboticiens. La Robotique des manipulateurs a beaucoup évolué et si les robots les plus simples sont toujours contrôlés «en position», les progrès technologiques ont permis de construire des capteurs donnant à ses robots une mesure des forces qu'ils appliquent et des actuateurs contrôlant les couples produits au niveau de leurs articulations ([46, Coiffet, 1992]). Mais si cette technologie permet a priori de construire des robots capables de ressentir et de produire des forces contrôlées, et donc de saisir, manipuler, lancer, façonner des objets pesants, la théorie se heurte actuellement à la complexité de la réalisation de ces tâches en particulier parce que la prise en compte des propriétés dynamiques de tels systèmes nécessite la production d'algorithmes de commande robustes. Autrement dit, le contrôle de la dynamique de ces robots nécessite un «bond théorique» important, bond accomplit par le système nerveux depuis longtemps. C'est pourquoi les préoccupations des roboticiens et des neurophysiologistes du mouvement se rejoignent et que les échanges entre ces

deux domaines se multiplient [104, Hollerbach, 1982] [146, Loeb, 1983] . Les premiers voient en l'étude des mécanismes cérébraux du contrôle des mouvements un modèle alors que les second empruntent aux roboticiens leur savoir-faire théorique pour formaliser et tester expérimentalement des hypothèses sur la façon dont le cerveau réalise ce contrôle. Cette convergence d'intérêt s'est encore accrue avec le développement des modèles connexionistes d'une part et celui de la Robotique Adaptative d'autre part, deux approches utilisant des modèles théoriques de l'apprentissage dont on sait qu'il joue un rôle important dans le développement des capacités motrices des animaux. Roboticiens et Physiologistes ont dans ce cadre le même objet d'intérêt: un système capable d'apprendre (au moins en partie) par l'expérience les lois décrivant la dynamique de son propre corps et la dynamique des interactions avec son environnement. Le parti pris de cette thèse est de se situer à l'interface de ceux qui veulent construire et de ceux qui veulent étudier, comprendre cet objet. Et même si cette approche purement fonctionnaliste est sans doute critiquable, nous considérerons le système nerveux central comme une architecture capable de «téléopérer» ce corps dynamique changeant en effectuant un traitement adaptatif de l'information donnée par les récepteurs sensoriels afin de produire une commande motrice aussi pertinente que possible pour la tâche à réaliser.

1.2 Les obstacles à la modélisation

1.2.1 Problématiques de la théorie épigénétique du développement de la motricité

Même si le système nerveux du nouveau-né n'est pas une «tabula rasa», l'apprentissage par conditionnement, essais-erreurs ou par imitation joue un grand rôle dans le développement de la motricité. Il est clair que les réseaux neuronaux intervenant dans la sensori-motricité voient leur structure modifiée au cours du développement, soit par l'élimination sélective ou la création de contacts synaptiques, soit par une modulation de l'efficacité de synapses préexistantes [110, Johnson, 1997] . Or si ces modifications structurelles participent à une amélioration progressive de la coordination motrice, et que l'apprentissage se fait par l'expérience, c'est à dire par une correction progressive des erreurs, il existe nécessairement un mécanisme capable d'associer l'occurence d'évènements sensoriels particuliers à une modification pertinente des contacts ou des efficacités synaptiques. Autrement dit, cette vision de la genèse de la motricité implique la découverte de règles permettant de modifier localement la transmission ou le traitement de l'information afin d'obtenir un comportement global de l'organisme satisfaisant.

1.2.1.1 Accessibilité de l'erreur motrice dans le cadre de l'apprentissage supervisé

Si l'on adopte un langage connexioniste[5], cette théorie nécessite l'existence de règles d'apprentissage décrivant

[5] Notons bien que les phénomènes d'apprentissage ne se traduisent pas seulement par une modification des efficacités synaptiques. On peut imaginer un apprentissage n'impliquant pas de modification structurelles des réseaux. Si ces modifications structurelles existent, elles n'impliquent pas seulement les synapses mais également les propriétés intrinsèques des neurones (par exemple par une

comment, à partir d'erreurs mesurées globalement, une modification locale des poids synaptiques permet de ne pas reproduire ou de diminuer les erreurs observées lors des précédentes tentatives. Or proposer des hypothèses sur ces règles dans le cadre du contrôle des mouvements et en particulier dans le cadre de l'apprentissage supervisé est loin d'être évident. Considérons le système nerveux central comme une «boîte noire» couplée à un environnement et réalisant un traitement globalement unidirectionnel de l'information depuis les capteurs sensoriels vers les effecteurs (voir figure 1). Une erreur dans la réalisation d'une tâche particulière ne peut être détectée que par les récepteurs sensoriels et correspondra à une différence entre un état sensoriel désiré et l'état sensoriel observé. Cette erreur est donc mesurée «en entrée» de la fonction réalisée par le système nerveux. Trouver la commande motrice adéquate nécessite donc la transformation de l'erreur exprimée dans un référentiel sensoriel en une erreur exprimée dans un référentiel moteur. Or c'est l'environnement lui-même qui «définit» la relation entre une action inadéquate et ses conséquences sensorielles. Si l'on considère que l'organisme n'a aucune connaissance de cette relation, il lui est donc a priori impossible de corriger ses actions par l'observation des erreurs qu'il accomplit. Les réponses apportée par les modélisateurs sont de deux types et seront discutées dans la seconde partie de ce travail (seconde partie, quatrième chapitre). L'apprentissage sensori-moteur est selon eux possible si l'on admet

- que l'organisme possède initialement une connaissance rudimentaire de l'environnement, et donc une connaissance rudimentaire de la relation entre erreur sensorielle et erreur motrice (voir par exemple [118, Kawato, 1990]),
- que l'organisme construit par l'expérience un modèle interne de l'environnement lui permettant d'en déduire la correspondance entre erreur motrice et erreur sensorielle (voir par exemple [112, Jordan et Rumelhart, 1992]).

1.2.1.2 Lois d'apprentissage locales et propagations des erreurs

Si l'on admet qu'une réponse satisfaisante peut être apportée à ce premier problème, il est possible d'obtenir une expression de l'erreur motrice et donc de la «bonne» commande motrice. Les mécanismes d'apprentissage doivent permettre une modification locale du réseau biologique afin d'annuler ou de diminuer cette erreur lors de la prochaine tentative d'accomplissement de la tâche. Or l'on sait de ce réseau qu'il fonctionne de façon massivement parallèle, que de nombreuses synapses séparent les récepteurs sensoriels des cellules effectrices, et qu'il comporte également des connections récurrentes, assurant un transfert d'information latéral ou rétrograde. Il est très difficile dans ce cadre d'établir la règle permettant de déduire d'une erreur motrice observée les modifications adaptées des poids synaptiques de toutes les connections conduisant à son annulation. Des réponses à ce problème ont été apportées dans le cadre d'architectures neuronales formelles particulières comme par ex-

modification de l'expression génétique ou par l'élimination de certaines cellules). La notion de "poids"synaptiques modifiables est propre au cadre du connexionisme "classique".

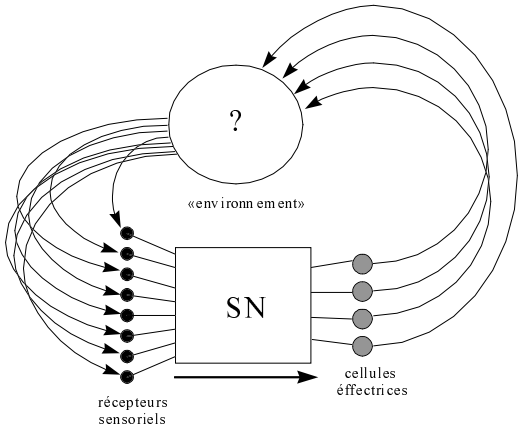

Figure 1. Couplage entre le système nerveux et l'environnement. L'environnement est ici pris au sens large: il comprend l'environnement extérieur ainsi que le milieu interne de l'organisme n'appartenant pas au système nerveux.

emple les perceptrons multicouches [210, Rumelhart et al., 1986] : l'erreur observée en sortie est rétropropagée de couche en couche mais cette propagation rétrograde viole en quelque sorte la «doctrine neuronale» dont un des axiome est la conduction unidirectionnelle de l'information le long des axones. D'autres architectures ne nécessitent pas l'utilisation de représentations intermédiaires ou permettent de faire parvenir à chaque neurone un signal d'erreur local obtenu à partir de l'erreur observée en sortie. C'est le cas des réseaux de fonctions à bases radiales [213, Sanner et Slotine, 1992] ou bien des champs mnémoniques présentés dans la seconde partie de cette thèse. Mais peu de types neuronaux semblent recevoir une afférence particulière dont l'activité est corrélée à une erreur motrice[6]. Une autre attitude face à ce problème est de prétendre que les neurones biologiques fonctionnent comme une assemblée d'unités indépendantes, qu'il n'y a pas de propagation de signaux d'erreur, et que les capacités d'apprentissage globale du réseau «émergent» à partir des comportement adaptatifs individuels de chaque neurone, le réseau se façonnant ainsi au contact du corps et de l'environnement:

«The nervous system is often seen as the conductor of the body, choosing the program for the players and directing exactly how they play [...] Adaptive behavior is the result of the continuous interaction between the nervous system, the body and the environment, each of which have rich, complicated, highly structured dynamics» [45, Chiel et Beer, 1997] .

Cette approche, qui est celle du Constructivisme, suppose une épigenèse reflètant les propriétés statistiques de l'environnement. Le développement de modèles utilisant cette intéressante approche se heurte à la pauvreté des outils théoriques capables d'expliquer les phénomènes d'émergence dans les systèmes dynamiques complexes [111, Johnson, 1997] . Les concepts proposés par Jean Piaget [190, Piaget, 1954] , éminent constructiviste, ne sont pas suffisamment formalisés pour offrir une méthode théorique précise conduisant à des simulations quantitatives. Cependant, les approches du type «systèmes multi-agents» et le développement des premiers robots adaptatifs obéissant à ces principes ont récemment relancé l'approche constructiviste.

1.2.2 Le caractère non linéaire des transformations sensori-motrices

La méthode généralement adoptée par les neurophysiologistes consiste en une recherche de corrélations entre l'évolution temporelle de la décharge des neurones et l'évolution temporelle de variables signifiantes[7] pour la tâche considérée. Il est par exemple possible d'expliquer le profil temporel de la décharge d'une cellule de Purkinje lors d'une tâche de poursuite lente comme étant une combinaison linéaire de la position, de la vitesse et de l'accélération de l'oeil [228, Shidara et al., 1993] . Lors d'études expérimentales purement comportementales, c'est une corrélation entre différentes variables signifiantes qui est recherchée. Par exemple, dans le cadre du paradigme de la poursuite visuo-manuelle, c'est entre l'erreur instantanée de poursuite et la posi-

[6] Il semble que ce soit le cas pour les cellules de Purkinje du cervelet dont une afférence, la fibre grimpante, semble posséder une activité corrélée avec l'erreur motrice [184, Parkins, 1997] .

[7] Une variable signifiante est ici définie comme une variable mesurée lors de l'expérience possédant un sens physique comme par exemple la position, la vitesse angulaire d'une articulation, la force exercée par le bras.

tion ou vitesse du bras qu'est classiquement recherchée une telle corrélation [162, McRuer et Krendel, 1957] . La motivation implicite de cette recherche de corrélation est l'identification des paramètres d'une fonction de transfert du neurone ou du sujet humain ou animal, permettant d'expliciter en termes linéaires la transformation sensori-motrice effectuée par le neurone ou le sujet. Si cette démarche était pertinente, elle permettrait une représentation des transformations sensori-motrices et de la participation des neurones à ces transformations sous la forme de systèmes de contrôle linéaires dont les propriétés et les procédures d'identification sont bien connues [242, Di Stefano et al., 1974] . Malheureusement, cette démarche est en partie vouée à l'échec car ces transformations sensorimotrices et les propriétés fonctionnelles des neurones sont intrinsèquement non linéaires [9, Atkeson, 1989] [224, Shepherd, 1992] . Il est donc nécessaire, si l'on tient à une description «fonctionnaliste» du système nerveux, de prendre en compte ces non linéarités. Pour illustrer cette notion, reprenons l'exemple classique de la tâche de pointage. Nous sommes tout à fait capable de pointer du doigt, les yeux fermés, un emplacement de l'espace de travail qui a été spécifié visuellement (voir par exemple [234, Soechting et Flanders, 1989]). Or la relation existant entre le position tridimensionnelle de la cible, qu'elle soit décrite dans un référentiel cartésien ou polaire, et les angles articulaires finaux est non linéaire. Le système nerveux est donc capable d'établir ou d'apprendre cette correspondance entre vision et proprioception c'est à dire d'approximer une fonction non linéaire de plusieurs variables. D'un point de vue théorique, la modélisation du contrôle des transformations sensori-motrices, qu'elles soient statiques ou dynamiques, nécessite la proposition d'architectures parallèles biologiquement plausibles possédant la capacité d'approximer des fonctions non linéaires de dimensions élevées. Or la théorie de l'approximation des fonctions non linéaires, en plein développement, est beaucoup plus complexe que celle des fonctions linéaires. Le connexionisme a rencontré un grand succès chez les physiologistes en partie parce qu'il répond partiellement à cette attente. Les réseaux de neurones formels, et en particulier les perceptrons multicouches, sont par essence des architectures de calcul parallèle capables théoriquement d'approximer n'importe quelle fonction non linéaire avec une précision contrôlée [83, Girosi et Poggio, 1989] .

1.2.3 Le rôle des informations sensorielles dans le contrôle des mouvements

Nous sommes dotés d'un nombre impressionnant de capteurs fournissant au système nerveux des signaux le renseignant sur l'état de l'environnement (récepteurs extéroceptifs comme les cônes et bâtonnets de la rétine, les cellules ciliées de la cochlée), sur les contacts du corps avec l'environnement proche (mécanorécepteurs de la peau, récepteurs thermiques et nocicepteurs) et sur les déformations et modifications du corps lui même (fuseaux neuromusculaires, organes tendineux de Golgi par exemple). Ces informations sensorielles issues de nombreuses modalités permettent en particulier au système nerveux de réagir rapidement à des modifications rapides et inattendues de l'environnement et de la posture. A ce titre, les récepteurs sensoriels sont impliqués dans un grand nombre de mécanismes réflexes, dont la caractéristique est de produire des réponses motrices

stéréotypées et indépendantes de la volonté à des stimulations particulières. Le réflexe myotatique par exemple répond à l'étirement d'un muscle par une augmentation de son degré de contraction. Le réflexe palpéral induit la fermeture des paupières lors du contact d'un corps étranger avec la cornée. Ces réflexes participent à la sauvegarde de l'intégrité de l'organisme. Mais le rôle de ces informations sensorielles ne peut être réduit à cette participation aux arcs réflexes, dont l'activation obéit à des stimuli très particuliers et qui déclenchent des réponses motrices pauvres et stéréotypées. Il est évident que les informations sensorielles participent également à l'apprentissage et à l'acomplissement d'actes moteurs volontaires. Les réseaux neuronaux intervenant dans les arcs réflexes (impliquant les neurones sensoriels du système nerveux périphérique et les interneurones et motoneurones de la moelle ou du tronc cérébral) ont été étudiés et historiquement décrits les premiers. La tentative a été grande pour les behavioristes et les cybernéticiens d'étendre le principe de fonctionnement de ces arcs au contrôle volontaire et de décrire le système nerveux comme une collection de systèmes de régulation fonctionnant en parallèle et capables de coopérer [105, Houk, 1972] [149, Marken, 1986] [150, Marken, 1988] [151, Marken, 1990] . Ces systèmes de régulation, ou servomécanismes, dont le fonctionnement est dit «en boucle fermée» nécessitent une comparaison entre un signal sensoriel désiré et le signal mesuré. Cette comparaison permet d'obtenir un signal d'erreur et une réponse motrice proportionnelle à ce signal.

> «It is better to regard it [the co-ordination of movements] as a mean of ensuring responsiveness and flexibility of execution in the motor system: it may be regarded as a type of motor servo-mechanism» [18, Bernstein, 1967] .

Mais cette conception a été remise en question pour quatre raisons principales:

- L'existence de délais incompressibles de conduction de l'information nerveuses depuis les récepteurs sensoriels jusqu'aux régions centrales du cerveau et de ces régions centrales vers les motoneurones met en cause la stabilité de telles boucles de régulation.
- Le gain des boucles des retours sensoriels sont faibles : la contribution de ces boucles ne peut constituer qu'une faible partie de la commande motrice totale [104, Hollerbach, 1982] .
- Comme nous l'avons souligné précédemment, les transformations sensorimotrices sont généralement dynamiques et non linéaires et des servomécanismes ne peuvent, à eux seuls, assurer la stabilité du contrôle d'un système dynamique non linéaire.
- Un grand nombre de résultats expérimentaux suggèrent que de nombreux actes moteurs, en particuliers les actes rapides, soient «préprogrammés» et s'éxécutent sans tenir compte des informations sensorielles acquises au cours du mouvement.

Les contributions respectives des commandes motrices «en boucle ouvertes» (préprogrammées) et «en boucle fermées» dans la réalisation des mouvements volontaires ont été et sont toujours discutées [254, Denier van der Gon and Wieneke, 1969] [159, McIntyre et Bizzi, 1993] . Cette discussion est intimement liée à la

question de l'existence de «modèles internes» participant à l'élaboration des commandes motrices [101, Hogan, 1985] [104, Hollerbach, 1982] [263, Wolpert et al. 1995] .

«The brain knows enough physics to tell [the muscles] what to do; it does not rely on reflexes» (G.L. Gottlieb[8])

1.2.4 Mémoire, anticipation et prédiction

Comme nous l'avons souligné précedemment, le corps, comme tout système dynamique, porte la mémoire de ses mouvements. Les transformations sensori-motrices réalisant le contrôle des mouvements ou de la posture ne peuvent être statiques, c'est à dire se limiter à produire des commande motrices dépendant uniquement de l'état courant du corps propre, état par exemple estimé à partir des signaux sensoriels. Le système nerveux central doit prendre en compte cette «inertie» par l'utilisation de système d'anticipation ou de prédiction des conséquences sensorielles de l'application des commandes motrices. L'inertie importante du bras nécessite par exemple l'intervention d'un mécanisme de freinage déclenché avant l'atteinte de sa position finale [141, Lestienne, 1979] . Lors d'une tâche de saisie d'objet, la phase d'ouverture de la pince pouce-index se superpose à la phase de transport du bras, et l'ouverture maximale de cette pince, dépendante de la taille de l'objet, précède l'arrivée de la main sur celui-ci [186, Paulignan et MacKenzie, 1990] . L'efficacité de ces mécanismes d'anticipation dépend de la capacité du système nerveux à prendre en compte les caractéristiques dynamiques et des «états précédents» du corps. Aussi, les mécanismes responsables du contrôle des mouvements, même les plus simples, possèdent une mémoire de travail, qui peut être de deux sortes. Une partie de cette mémoire est issue de l'apprentissage, au cours duquel le processus de mémorisation se traduit par une modification stable des synapses, ou des propriétés intrinsèques des neurones. Mais un autre type de mémoire réside dans l'organisation du système nerveux central et périphérique et prend sa source dans la nature même de l'information transmise et transportée par les neurones

- D'une part, ce transport n'est pas instantané et les délais de conduction de l'information permettent une mémorisation et une rétention à court terme des signaux. Ainsi, un signal issue par exemple d'un récepteur sensoriel peut arriver à un neurone avec un délai important et loin d'être obsolète, peut être utilisé comme une mesure concernant l'état passé du corps [74, Fujita, 1982] .
- D'autre part, le système nerveux possède des connexions récurrentes. L'existence de telles connexions montre que le système nerveux doit lui aussi être considéré comme un système dynamique possédant une mémoire interne de ses états passés [«The dynamical hypothesis in cognitive science», Van Gelder,T.; à paraître dans B.B.S, 1998]. Ces connexions récurrentes impliquent en effet que l'état d'un réseau de neurone ne dépend pas seulement de l'activation de ses afférences, mais également de ses états précédents.

[8] Cité dans [189, Pennisi, 1996] .

Il faut noter qu'une partie de la mémoire du système nerveux réside en ses capteurs et ses actionneurs. Les récepteurs cellulaires et les fibres contractiles des muscles striés sont également des systèmes dynamiques. Enfin, les neurones eux-mêmes ont une réponse dépendante de leur histoire. Par exemple, la phase réfractaire place la probabilité de production d'un potentiel d'action sous la dépendance du proche passé du neurone. La prise en compte des caractéristiques dynamiques des réseaux de neurones a conduit au développement de réseaux neuronaux formels dotés d'une mémoire des entrées (modèles à délais, voir par exemple [74, Fujita, 1982]), d'une mémoire de ses états [248, Tani et Fukumura, 1995] , ou de connections récurrentes (voir par exemple [58, Droulez et Berthoz, 1991]). Le développement de modèles adaptatifs récurrents nécessite l'emploi de procédures d'apprentissages spécifiques, souvent contraignantes et peu plausibles biologiquement parlant [178, Nerrand et al., 1993] .

1.2.5 Les redondances géométriques et dynamiques

Le but des modélisateurs est le plus souvent de proposer une architecture capable d'apprendre à produire à tout instant la «bonne» commande motrice: celle qui permet au système modélisé de réussir la tâche qui lui est demandée, spécifiée comme une trajectoire temporelle de variables signifiantes. Or le corps peut être considéré comme un système géométriquement et dynamiquement redondant. Il n'y a donc pas une seule et unique commande motrice pertinente mais une infinité de commandes capables de produire le mouvement désiré.

1.2.5.1 Redondance géométrique

Considérons le bras comme un système de segments articulés entre eux. Si l'on prend en compte l'articulation de l'épaule, celle du coude, celle du poignet et les trois articulations de l'index, la position angulaire du modèle est définie par la donnée de 10 variables au minimum[9]. Or la position de l'extrémité de l'index dans l'espace est définie par ses 3 coordonnées cartésiennes. Il existe donc une infinité de combinaisons d'angles articulaires qui permettent de placer l'extrémité de l'index dans une position spatiale particulière [9, Atkeson, 1989] [112, Jordan et Rumelhart, 1992] . Le bras est donc *redondant* d'un point de vue géométrique. L'oeil peut se mouvoir selon trois degrés de libertés car il peut effectuer des rotations horizontales, verticales, et est également capable de tourner autour de l'axe du regard (torsion oculaire). La donnée de la position initiale de l'oeil par ses positions angulaires initiales et finales ne suffit pas, car il existe une infinité de combinaison des rotation angulaire suivant chaque axe qui permettent d'effectuer ce mouvement [243, Straumann et al., 1991] .

1.2.5.2 Redondance dynamique

La description sous la forme d'un modèle articulé dynamique du corps ou des membres ne fait pas disparaître la redondance géométrique mais révèle l'existence d'un second type de redondance : une redondance dynamique.

[9] Trois degrés de liberté pour l'épaule, deux degrés de liberté pour le coude, deux degrés de liberté pour le poignet, un degré de liberté pour chaque phalange.

Nos articulations sont mis en mouvement par l'action d'au moins deux muscles car un muscle ne peut que tirer et non pousser. Le couple total exercé par l'action de ces muscles est la somme des couples exercés par chacun. Il existe une infinité de couples de chaque muscle permettant l'obtention d'un couple donné au niveau de l'articulation. Si l'on considère un couple de muscles, l'un agoniste et l'autre antagoniste responsable du mouvement d'une articulation à un seul degré de liberté. Le couple total est la somme $\tau_{ago} + \tau_{antago}$. Or si le couple désiré est 9 N.m par exemple, il existe une infinité de valeurs de τ_{antago} et de τ_{ago} qui ont pour somme 9. La présence de muscles polyarticulaires (le biceps par exemple) est une source de complexité supplémentaire. De plus, chaque muscle est un effecteur intrinsèquement redondant : il est composé de centaines de fibres musculaires attachées entre elles, présentant des caractéristiques de rapidité de contraction et de résistance à la fatigue différentes. Ainsi, chaque muscle peut produire la même tension, pour une même longueur, de bien des façon, en jouant sur le recrutement des différents types de fibre dont il dispose.

1.2.5.3 La résolution des redondances

Si l'on veut construire un contrôleur capable, dans le cadre d'un apprentissage supervisé, d'apprendre à faire éxécuter à un système redondant un mouvement particulier, il est nécessaire de lui fournir un signal lui donnant une commande désirée unique. S'il existe une infinité de commandes correctes, et que ce système n'est capable d'en apprendre qu'une seule, il faut donc choisir parmi l'ensemble des possibles. La technique choisie par les roboticiens pour résoudre cette redondance est de rajouter autant de contraintes qu'il est nécessaire, sur le choix de cette commande, pour qu'à chaque instant, une seule commande puisse donner satisfaction. Le problème est plus délicat dans le cadre des Neurosciences car il ne s'agit plus d'imposer des contraintes, mais de déterminer

- dans quelle mesure le système nerveux résoud la redondance par l'ajout de contraintes (la commande motrice produite est-elle toujours la même, pour le même mouvement et dans les mêmes conditions expérimentales ?),
- si c'est le cas, quelles contraintes utilise-t-il (contraintes énergétiques, contraintes géométriques sur la trajectoire des mouvements), et comment émergent-elles des activités neuronales ?

Pour Bernstein, c'est au cours du développement de la motricité que le système nerveux réduit peu à peu le champ des commandes possibles et que de cette réduction naît la possibilité d'une coordination des mouvements :

> «The co-ordination of a movement is the process of mastering redundant degrees of freedom of the moving organ, in other words its conversion to a controllable system» ([19, Bernstein, 1967] , page 127).

1.2.6 Dimensionnalité et degrés de libertés

La différence notable entre modèles statiques et modèles dynamiques est l'augmentation du nombre de vari-

ables nécessaires à l'obtention d'une description raisonnable du système considéré. D'une part, des variables supplémentaires, de nature dynamique, apparaissent (comme les forces, les couples appliqués aux articulations). D'autre part, modéliser un système dynamique possédant une mémoire de ses mouvements nécessite l'introduction de termes décrivant

- soit les valeurs passées des différentes variables prises en compte (modèles à temps discret),
- soit les dérivées successives ou intégrales de ces mêmes variables (modèles à temps continu).

La transformation sensori-motrice rendant compte du comportement du système est donc de dimension supérieure, puisqu'elle traite un nombre plus important de variables. Or si les paramètres de cette transformation sont soumis à un apprentissage, le nombre de termes à apprendre (les coefficients d'une matrice, les poids d'un réseau de neurones, le contenu des cases d'une table de mémoire) sera d'autant plus grand. Cette augmentation de la dimension du problème a deux effets, l'un d'ordre pratique, l'autre d'ordre théorique. La conséquence pratique de l'augmentation de la dimension du problème est l'accroissement du temps de calcul et/ou de la mémoire nécessaire à l'implémentation du modèle sur un ordinateur. De plus, les systèmes adaptatifs artificiels capables d'apprendre des applications non linéaires (bases de fonctions radiales, perceptrons multicouches) rencontrent, à l'heure actuelle, des difficultés lorsque la dimension du problème est grande (explosion combinatoire pour les bases de fonctions radiales, augmentation du nombre d'attracteurs sous-optimaux pour les perceptrons multicouches). Pourtant, le cerveau est capable de traiter un nombre proprement incroyable de signaux. Le nombre de récepteurs sensoriels dont nous sommes dotés est absolument immense, et en ce qui concerne les commande motrices, nous possédons un très grand nombre de muscles chacun étant eux-mêmes composés d'un grand nombre de micro-effecteurs que sont les fibres musculaires contractiles.

L'utilisation d'un cadre formel permet avant tout d'avoir une mesure de la complexité des phénomènes impliqués dans le contrôle de la motricité. Mais il peut également être utilisé pour construire des hypothèses sur la façon dont le cerveau maîtrise cette complexité. Deux questions principales émergent de la précédente discussion. La première concerne la contribution des informations sensorielles à la génération de la commande motrice d'une part, et à l'apprentissage des transformations sensori-motrices dynamiques d'autre part. La seconde problématique est relative à la recherche d'hypothèses sur les éventuelles stratégies permettant au système nerveux de simplifier le contrôle de la dynamique corporelle sans mettre en cause la stabilité du couplage de l'organisme avec son environnement.

Chapitre 2
Le couplage dynamique corps-environnement

2.1 Le rôle des informations sensorielles dans le contrôle et l'apprentissage des mouvements

2.1.1 Informations sensorielles et modèles internes

Deux questions implicites et liées motivent les travaux sur l'étude du rôle des informations sensorielles dans le contrôle des mouvements. La première question concerne les parts respectives des contrôles en boucle fermée et en boucle ouverte dans l'élaboration de la commande motrice, et l'existence de modèles internes participant à cette élaboration. Mais on peut conjointement supposer que ces informations participent à l'apprentissage ou à l'adaptation des transformations sensori-motrices. Avant d'aborder la première question, il est nécessaire de définir deux termes, issus de la robotique, décrivant deux modes opposés de génération de la commande motrice :

- Un **contrôle en boucle fermée**, fonctionne selon le principe suivant: L'état actuel du système contrôlé, mesuré grâce à des capteurs (ici les récepteurs sensoriels), est comparé à un état désiré et la différence entre les deux états est prise en compte pour corriger la commande motrice. Si cette correction est proportionnelle à l'erreur mesurée au niveau des capteurs, ce système est appelé un servomécanisme. Il faut noter que ce contrôle peut être dynamique, c'est à dire prendre en considération les intégrales ou dérivées temporelles successives de cette erreur (voir partie II, chapitres 4,5 et 6). Un contrôleur fonctionnant en boucle fermée est capable de compenser des perturbations inattendues du système. Evidemment, l'interruption ou la perturbation des mesures effectuées par les capteurs rend ce type de contrôle inefficace.
- Un **contrôle en boucle ouverte**, au sens strict, est un contrôle qui produit une commande ne dépendant pas des mesures sensorielles. C'est, par exemple, le type de contrôle utilisé par une commande dynamique

inverse: connaissant l'état initial du système et la trajectoire désirée en sortie, il est possible de calculer une commande réalisant la trajectoire désirée, sans prendre en compte les données sensorielles, à la condition de posséder une connaissance parfaite de la dynamique du système contrôlé (voir partie II, chapitre 4). L'avantage de ce type de contrôle est d'être insensible à une perturbation des mesures des capteurs. Il est cependant incapable de prendre en compte les perturbations inattendues et surtout, la qualité du contrôle dépend très fortement de la précision de la modélisation de la dynamique du système contrôlé.

Ainsi, en observant l'effet d'une perturbation ou de l'interruption des afférences sensorielles, il semble possible de valider expérimentalement l'un ou l'autre de ces deux modes de contrôle. Malheureusement, cette question ne peut être aussi simplement résolue car d'une part, les deux types de contrôle peuvent parfaitement coexister, et d'autres part, les conclusions de ce type d'expérience peuvent être erronées du fait du caractère fortement adaptatif des transformations sensori-motrices et de l'existence hypothétique de modèles internes:

> «Forward models (which) mimic the causal flow of a process by predicting its next state (for example, position and velocity) given the current state and the motor command and inverse models (which) invert the causal flow by estimating the motor command that caused a particular state transition» [263, Wolpert et al., 1995] .

En effet, imaginons un processus utilisant dans une boucle de rétrocontrôle, en complément des informations sensorielles, leur estimation donnée par un **modèle direct** («forward model»). L'interruption ou la perturbation du fonctionnement des capteurs ne provoquera pas forcément la chute de performance attendue et il ne faudrait pas pour autant en conclure que ce processus fonctionne uniquement en boucle ouverte . Si les informations sensorielles peuvent être utilisées dans des boucle de rétrocontrôle, elles jouent certainement un grand rôle dans les capacités adaptatives des transformations sensorimotrices. En effet, la dynamique du corps change dans le temps, ne serait-ce qu'à cause de la croissance, d'une perte ou prise de poids. Elle peut être modifiée, dans un contexte expérimental, par l'ajout d'une charge sur une membre, par l'immersion dans un champ de force , par un séjour en microgravité ou en apesanteur. Le système nerveux ne peut s'adapter à ces changements que grâce aux retours sensoriels. Imaginons maintenant le cas d'un processus commandé par un module adaptatif fonctionnant en boucle ouverte mais ajustant ses paramètres en permanence à la dynamique du système contrôlé grâce à des signaux d'erreurs dérivés des informations sensorielles (**modèle inverse** de la dynamique). La perturbation du flux d'informations sensorielles peut gêner le contrôle en provoquant une dérive de l'adaptation et on peut à tort en déduire que les informations sensorielles interviennent dans une boucle de rétrocontrôle. Le double rôle (signal de commande, signal intervenant dans l'apprentissage) joué par l'activité des récepteurs sensoriels rend donc difficile l'interprétation de ces expériences, d'autant que de nombreuses modalités sensorielles participent au contrôle des mouvements (vision, toucher, proprioception, audition et système vestibulaire).

2.1.2 Techniques d'études

L'aveuglement, l'expérience en chambre noire ou la dissimulation de son bras au sujet permettent facilement d'empêcher tout retour visuel lors de l'éxécution d'un tâche. Il est moins facile de perturber le fonctionnement des récepteurs tactiles et proprioceptifs sans utiliser des techniques invasives comme par exemple la section de la racine dorsale de la moelle épinière. Une telle intervention chirurgicale empêche les information sensorielles provenant des fuseaux musculaires, des organes de Golgi, des mécanorécepteurs de la peau, transmises par les neurones des ganglions périphériques, de parvenir aux structures spinales et supraspinales. Chez l'homme, le rôle de la proprioception a été étudiée chez de rares patients atteints d'une déafférentiation fonctionnelle (résultant le plus souvent d'une nevropathie ou d'un choc infectieux) et chez des sujets soumis à une anesthésie ou à une ischémie[10] locale. Il est également possible de perturber la proprioception d'un membre par la technique de vibration des tendons musculaires, connue pour provoquer des illusions de mouvements [89, Goodwin et al., 1972] [206, Roll et Gilhodes, 1994] [205, Roll et Gilhodes, 1995] .

2.1.3 Le rôle de la proprioception

2.1.3.1 La commande supraspinale résiste à la perte de proprioception

Dans une étude célèbre, Sanes et Jennings [211, Sanes et Jennings, 1984] ont montré que dans le cadre d'un mouvement volontaire de flexion-extension du poignet, le profil triphasique[11] des enregistrements EMG restait intact pour des sujets soumis à une ischémie du bras (par la pose d'un garrot maintenu au niveau du coude pendant 20 à 40 minutes avant les expériences). Même si les caractéristiques de ce profil d'activité ne sont pas exactement les mêmes que chez les sujets contrôles, cette étude montre que l'activité des muscles lors des mouvements volontaires est en grande partie programmée centralement, et ce indépendamment des retours sensoriels. Mais cette étude concerne un mouvement monoarticulaire simple. Qu'en est-il lorsque la déafférentiation est complète et irréversible, les mouvements fins sont-ils toujours possibles ?

2.1.3.2 Contributions de la vision et de l'apprentissage chez les animaux déafférentés

Les expériences sur les animaux déafférentés ont eu lieu dès la fin du dernier siècle. L'observation du comportement de singes dont un membre est chirugicalement déafférenté conduit Mott et Sherrington a écrire, en 1895

> «From the time of the performance of the section onwards, the movement of the hand and foot are abolished; the movement of grasping, which is so useful to the monkey, both with the hand and the feet,

[10] L'ischémie est une interruption de l'afflux sanguin provoquée sur un membre par l'utilisation d'un garrot.

[11] Caractérisé par la succession de trois bouffées d'activité électrique (nommées A1, ANT, A2) : l'agoniste entre en action en premier, suivi par l'antagoniste (environ 50-70 ms après) et le mouvement se termine par une dernière activation (A2) de l'agoniste (environ 100-150 ms après le début du mouvement).

never occurs at all in our experience»[12].

Cette conclusion semble en contradiction avec l'observation précédente. Mais il s'est avéré que les singes étaient capables de retrouver en partie l'usage du membre déafférenté. Cependant Mott et Sherrington n'ont pas placé leurs singes dans des conditions les forçant à utiliser le bras déafférenté. En immobilisant le bras intact, l'animal, au prix d'un très long apprentissage, recouvre effectivement l'usage du bras atteint [249, Taub, 1976] [125, Knapp et al., 1963] . Les singes, après cet apprentissage, peuvent par exemple saisir les raisins qu'on leur donne entre le pouce et l'index. Il faut noter qu'ils peuvent effectuer ces mouvements sans la vision de leur membre à condition que leur geste ne soit pas perturbé par une force extérieure inattendue.

2.1.3.3 Les patients déafférentés

Les cas de patients ayant une perte complète de la proprioception d'une partie de leur corps sont extrêment rares. Un cas célèbre, étudié par Lashley (en 1917), est celui d'un homme atteint par une balle à la moelle épinière. Le plus souvent, la perte de la proprioception est accompagnée par des blessures au cerveau rendant l'interprétation des observations difficiles. Cependant, quelques cas de patients atteints de nevropathies concernant uniquement les nerfs périphériques ont été très sérieusement étudiés [47, Cole et Paillard, 1998] . L'expérience de ces patients montre que la perte de la proprioception entraîne de lourds handicaps qui ne peuvent être surmontés qu'au prix d'un apprentissage contraignant et d'une motivation sans faille. Mais cet apprentissage permet de retrouver la capacité de marcher, de se servir des membres supérieurs pour effectuer des mouvements très fins (tels que ceux impliqués dans l'écriture).

> «The patient had no sense of his limb or of the energy of his movements; but, though he could not stand with his eyes shut, yet with his eyes open he could walk and co-ordinate all his movements with fair precision and without any of the abruptness and irregularity seen in ataxy». (Ferrier, 1886)[13]

Son désir de retrouver une vie normale a même permis à l'un de ces patients de recommencer à conduire son véhicule [153, Marsden et al., 1984] . Mais tous ces patients soulignent l'intense concentration que nécessite à tout instant l'usage des membres déafférentés et la dépendance visuelle du maintien du contrôle de leurs gestes [47, Cole et Paillard, 1988] . Si le contrôle visuel permet l'apprentissage et l'exécution de mouvements assez fins, l'absence de proprioception dégrade très fortement la qualité des trajectoires produites (comparées à celles obtenues avec des patients normaux). Il semble que cette dégradation soit dûe à une mauvaise estimation des propriétés dynamiques des membres (l'anisotropie de l'inertie du bras par exemple) et que la proprioception joue, de ce point de vue, un rôle irremplaçable [81, Ghez et al., 1990] .

[12] Mott et Sherrington, in Proc. R. Soc. London, 57, 481:488, cité dans [153, Marsden et al., 1984] .
[13] In Ferrier, D. (1886). The functions of the brain, p. 144, Smith, Elder and Co. cité dans [153, Marsden et al., 1984]

2.1.3.4 Perturbation des sensations proprioceptives par vibration des tendons

Cette technique a l'avantage de permettre une perturbation sélective de la proprioception d'un muscle particulier. Les résultats obtenus pour des mouvements monoarticulaires montrent que la vibration du tendon du muscle mis en extension par le mouvement produit (l'antagoniste) entraîne, selon la fréquence de stimulation, une sous ou sur-estimation de la position finale du membre [49, Cordo et al., 1995] [106, Inglis et Frank, 1990] [117, Kasai et al., 1992] . Ce type de stimulation modifie la perception consciente des caractéristiques cinématiques du geste produit [49, Cordo et al., 1995] et un pilotage astucieux et précis des vibrations autorise la génération d'illusions de mouvement [82, Gilhodes et al., 1993] [89, Goodwin et al., 1972] . Les connaissances accumulées concernant la génération des mouvements illusoires permet même, par l'application des vibrations aux muscles du poignet, de produire une impression subjective d'écriture passive de figures géométriques simples [206, Roll et Gilhodes, 1994] . En fait, la proprioception semble prendre une importance particulière dans la constitution de la perception du corps **en mouvement**. En effet, lorsque l'on demande à des sujets de fournir une estimation de la position de leur bras, qu'il ne peuvent voir, maintenu dans en position statique pendant une durée importante (jusquà 2 minutes), un biais important apparaît dans cette estimation, d'autant plus grand que la période d'occlusion est importante [260, Wann et Ibrahim, 1992] . Le fait que cette dérive soit fortement réduite lorsque les récepteurs proprioceptifs sont activement ou passivement stimulés pendant la période d'occlusion indique que le mouvement est nécessaire à la cohérence perceptive du schéma corporel.

2.1.4 Conclusion concernant la contribution de la proprioception au contrôle des mouvements

Les études citées ici et d'autres montrent

- que la commande motrice est en partie générée en boucle ouverte ce qui permet notamment aux patients déafférentés de contrôler leurs mouvements les yeux fermés,
- que la perte de la proprioception peut être en partie compensée par l'utilisation des informations visuelles au prix d'un long apprentissage et d'une attention constante[14],
- que la proprioception joue un rôle important dans le contrôle de la dynamique des membres que la substitution visuelle ne permet pas de compenser totalement.

La compréhension du rôle respectif des composantes en boucle ouverte et en boucle fermée de la commande motrice et du rôle de la proprioception, mais aussi des propriétés mécaniques des muscles dans le contrôle des mouvements a motivé de nombreux travaux expérimentaux. Certains de ces travaux ont conduit leurs

[14] Soulignons que cette difficile et longue réadaptation après déafférentiation est peut-être l'indice que l'apprentissage conduit à un réagencement drastique des programmes moteurs. Ces programmes différeraient alors de ceux mobilisés par des humains intacts et toute comparaison serait impossible [24, Bizzi et al., 1976] .

auteurs à l'expression d'hypothèses proposant d'expliquer comment le contrôle de ce système dynamique très complexe qu'est notre corps pourrait être simplifié d'une part grâce aux propriétés mécaniques (et notamment élastiques) spécifiques des muscles et d'autre part grâce aux servocontrôles bas niveau que sont les boucles du réflexe à l'étirement, dans lesquelles la proprioception est impliquée.

2.2 L'hypothèse du point d'équilibre

L'hypothèse du point d'équilibre, terme qui recouvre en fait plusieurs approches, fait partie de ces hypothèses «simplificatrices». Son expression la plus générale serait : «pour simplifier le contrôle des mouvements, le système nerveux central utilise des postures stables et la cinématique d'un mouvement, alors conçu comme une transition entre deux postures stables, est en très grande partie définie par la donnée des postures stables initiales et finales». Mais c'est sur le mécanisme de génération des ces postures stables par le système nerveux central que les avis des auteurs diffèrent [92, Gottlieb, 1996] [159, McIntyre et Bizzi, 1993] .

2.2.1 Un point d'équilibre contrôlé en boucle fermée

2.2.1.1 Le modèle de Merton

Le modèle de Merton [164, Merton, 1953] [165, Merton, 1972] souligne l'importance de la boucle du réflexe à l'étirement dans la stabilisation des postures. Les motoneurones de type gamma produisent une contraction des myofilaments des récepteurs sensoriels musculaires que sont les fuseaux. Le profil de décharge du récepteur dépend donc à la fois des forces produites par sa propre contraction et des contraintes exercées par le muscle dans lequel il est inséré. La contraction des fibres extrafusales est sous le contrôle d'un autre type de motoneurone : le motoneurone alpha. L'hypothèse de Merton est la suivante : régulée par les circuits spinaux, l'activité des fibres alpha est d'autant plus importante que les étirements des fibres fusales et extrafusales sont différents. Le degré de contraction du fuseau, déterminé par l'activité du motoneurone gamma, détermine le degré de contraction du muscle pour lequel la décharge des motoneurones alpha cesse (et donc pour lequel le mouvement cesse). Ainsi, la fréquence de décharge des fibres gamma détermine la position d'équilibre du muscle[15].

2.2.1.2 Le modèle de Feldman

Le modèle de Feldman [64, Feldman, 1966] est proche du modèle de Merton car les réflexes spinaux y jouent un grand rôle. Mais ce modèle met l'accent sur l'inhibition réciproque des agonistes et antagonistes du mouvement considéré. Il semble en effet que deux voies descendantes indépendantes soient respectivement chargées de la coactivation des antagonistes (commande C) et de leurs inhibitions réciproques (commande R). Ces deux commandes indépendantes affectent la relation existant entre la longueur du muscle et sa tension à l'équili-

[15] Ce modèle est également nommé "gamma-drive model" par les auteurs anglo-saxons

bre. En fait, Feldman propose que le paramètre de contrôle essentiel définissant cette relation soit l'étirement du muscle au-delà duquel des motoneurones seront recrutés (provoquant une augmentation de la tension musculaire). La position d'équilibre d'une articulation contrôlée par deux muscles antagonistes est entièrement définie par la donnée des seuils de recrutement des deux muscles. Les commandes C et R agissent différemment sur la posture articulaire en agissant de concert sur les seuils des muscles antagonistes. Un changement dans la commande de coactivation ne provoque pas un changement de la position d'équilibre, mais un changement de la rigidité de l'articulation (les seuils musculaires des antagonistes se déplacent dans le sens opposé). Une augmentation de la coactivation provoque en effet une contraction plus importante des antagonistes lorsque l'on éloigne l'articulation de sa position d'équilibre. Une variation de la commande R induit un déplacement de la position d'équilibre car les seuils des antagonistes se déplacent dans le même sens (voir par exemple [142, Levin et al., 1992] pour plus de détails). Ainsi le modèle du point d'équilibre de Feldman autorise un contrôle indépendant de la position d'équilibre et de la rigidité de l'articulation.

La contribution des informations sensorielles périphériques est essentielle aux modèles de Merton et de Feldman: si les afférences périphériques sont rendues inopérantes, le contrôle de la posture du membre n'est plus possible. Ces deux modèles ne peuvent donc rendre compte des observations réalisées sur les animaux déafférentés.

2.2.2 Un point d'équilibre contrôlé en boucle ouverte

2.2.2.1 Le modèle du point d'équilibre «alpha»

A cause de leur élasticité, les muscles agissent comme des ressorts: lorsque deux ou plusieurs muscles, appartenant à la même articulation, se contractent en opposition, il existe un angle articulaire pour lequel la somme des couples exercés par ces muscles est nulle. Cet angle est également appelé point d'équilibre de l'articulation. Si l'articulation est écartée de cette position, et si le degré de contraction des muscles reste le même, alors l'élasticité des muscles permet un retour à la position d'équilibre sans qu'il soit nécessaire de modifier la commande motrice. La cinématique du mouvement de retour à la position d'équilibre dépendra de la rigidité et de la longueur d'équilibre des muscles, valeurs définies pour chacun par l'activité des motoneurones alpha qui commandent leur contraction. Le modèle alpha n'autorise pas, contrairement au modèle de Feldman, un contrôle séparé de la position d'équilibre et de la rigidité.

2.2.2.2 Le modèle de Bizzi, Hogan et collègues

Cette version de l'hypothèse du point d'équilibre donne un rôle essentiel aux propriétés mécaniques et surtout élastiques des muscles [22, Bizzi et al., 1982] [101, Hogan, 1985] dans la réaction aux perturbations inattendues. Emilio Bizzi et collègues [22, Bizzi et al., 1982] ont étudié la contribution des informations proprioceptives chez des singes à la fois déafférentés (section bilatérale des racines dorsales C1-T3) et privés

d'informations vestibulaires dans une tâche impliquant des mouvements rapides de la tête (30 à 40 degrés par seconde). L'originalité de cette expérience est l'application (inattendue) d'une force perturbatrice importante dès l'initiation du mouvement (augmentation de l'inertie de la tête de 4 à 6 fois sa valeur initiale). Les auteurs ont observés que chez les singes opérés, malgré l'application de la charge inertielle, la position finale était bien atteinte alors même qu'aucune information sensorielle ne pouvait parvenir aux structures supraspinales. Seule la force de rappel due à l'élasticité musculaire explique le fait que le singe puisse corriger cette perturbation sans retour sensoriel. De même, la déafférentiation n'empêche pas des singes déafférentés de pointer correctement une cible avec l'avant bras même si la position initiale de l'avant bras est changée[16] [192, Polit et Bizzi, 1979] . L'hypothèse proposée par E. Bizzi permettant d'expliquer ces résultats est la suivante :

> «The results indicated that the central pattern of neural impulses establishing final head position is preprogrammed and is not reset by the afferent proprioceptive impulses generated during the intended movement... Head final position is an equilibrium point dependent on a number of factors, such as the firing rate and the recruitement of the alpha motoneurons, the length-tension properties of the muscles involved in posture, and passive elastic properties of external loads» (in [24, Bizzi et al., 1976]).

Ainsi, ce modèle diffère de l'hypothèse alpha car il suppose que, même si la commande supraspinale doit prendre en charge le contrôle de la compliance, les propriétés élastiques des muscles permettent à elles seules une correction des perturbations inattendues. A l'origine, le changement de point d'équilibre était modélisé par les auteurs comme un changement brusque de la commande motrice provoquant un changement rapide des relations tension/longueur des muscles. Une expérience complémentaire [22, Bizzi et al., 1982] a montré que cette transition n'était pas brutale, mais progressive, suggérant donc un passage continu d'un point d'équilibre à un autre. Cette observation a donné naissance à la notion de «trajectoire d'équilibre» (equilibrium trajectory) [100, Hastopoulos, 1994] , décrivant la trajectoire dans l'espace des activités alpha des motoneurones permettant la transition d'un point d'équilibre à un autre.

Il reste cependant que cette hypothèse du point d'équilibre ne permet pas à elle seule, d'expliquer comment se fait le contrôle des mouvements chez les animaux intacts. En effet, chez les animaux déafférentés, si la position finale est bien atteinte en dépit de la charge inertielle, la cinématique du mouvement est très différente de celle observée chez les animaux intacts. Les oscillations du bras sont très importantes, ce qui est l'indice d'une mauvaise maîtrise des caractéristiques dynamiques du bras [24, Bizzi et al., 1976] [22, Bizzi et al., 1982] [192, Polit et Bizzi, 1979] .

2.2.3 Le modèle synthétique de McIntyre et Bizzi

Pour répondre à cette critique, McIntyre et Bizzi [159, McIntyre et Bizzi, 1993] proposèrent un modèle permettant d'intégrer les contradictions apparentes des différentes hypothèses présentées précédemment. Ce modèle

[16] Cependant, si la position du bras (et non de l'avant bras) est modifiée, alors les singes déafférentés ne pointent plus correctement la cible.

suppose

- que la commande supraspinale contrôle simultanément le point d'équilibre et sa vitesse d'évolution,
- que les propriétés élastiques des muscles permettent le contrôle de la compliance articulaire et sont donc capables de corriger, dans une certaine mesure, les perturbations inattendues,
- que les mécanismes réflexes sont responsables d'un asservissement de l'articulation à la trajectoire d'équilibre, et donc interviennent à la fois dans la correction des perturbations et dans la maîtrise de la dynamique des membres.

Kawato et collègues [88, Gomi et Kawato, 1996] contestent cet asservissement de la trajectoire du bras à la trajectoire du point d'équilibre. Pour que cette assertion soit valable, il faut que la rigidité du bras reste importante au cours du mouvement. Dans le cas contraire, il est nécessaire que les centres supraspinaux prennent en compte les caractéristiques dynamiques du bras pour que celui-ci suive effectivement la trajectoire désirée. Or le seul intérêt théorique de l'hypothèse du point d'équilibre est de décharger les centres supraspinaux de ce calcul complexe alors assumé par les réflexes et les propriétés élastiques des muscles. De nombreuses études ont permis de mesurer la rigidité du bras pour différentes postures [220, De Serres et Milner, 1991] [54, Dolan et al., 1993] [68, Flash et Mussa-Ivaldi, 1990] [252, Tsuji et al., 1995] . A l'aide d'un dispositif expérimental performant, les auteurs de cet article ont réussi à mesurer l'évolution temporelle de la rigidité du bras pendant les mouvements . Ils ont montré que cette rigidité augmentait beaucoup au début du mouvement, décroissait ensuite pour augmenter encore à la fin du mouvement. La cinématique de la trajectoire du point d'équilibre estimée et reconstruite à partir de ce profil temporel de la rigidité est beaucoup plus complexe que la cinématique du bras. Le profil de vitesse du point d'équilibre présente en particulier plusieurs pics que l'on ne retrouve absolument pas dans la vitesse observée (qui comporte un unique pic). Les auteurs suggèrent donc que le système nerveux central doit donc nécessairement prendre en compte les propriétés dynamiques des membres pour produire une commande motrice adaptée. Ils défendent donc l'existence de «modèles internes» et adaptatifs de la dynamique du bras et l'idée que les structures neuronales sont capables d'effectuer le calcul complexe dit «de la dynamique inverse», c'est à dire le calcul du profil de décharge des motoneurones permettant d'obtenir le mouvement désiré.

> «We believe that the brain possesses and utilizes an internal model of the arm for determining the motor command» (M. Kawato[17]).

2.2.4 Le contrôle par génération de champs de forces

L'hypothèse du point d'équilibre a par ailleurs donné naissance à une hypothèse intéressante sur la façon dont le système nerveux pouvait assurer, de façon simple, la génération de postures stables et plus généralement la

[17] Cité dans [189, Pennisi, 1996] .

production de la trajectoire du point d'équilibre. Cette théorie suppose que le système nerveux central et en particulier les réseaux de neurones de la moelle épinière contrôlent les mouvement en générant des champs de forces par l'activation synergétique d'un ensemble de muscles [85, Giszter et al., 1989] [84, Giszter et al., 1993] [222, Shadmehr et al., 1993] . Les travaux expérimentaux associés à cette hypothèse montrent, que chez la grenouille par exemple , la stimulation de la moelle épinière conduit à la production de postures stables, c'est à dire à la production de champs de forces faisant converger l'extrémité de la patte vers une position stable (le point d'équilibre). Il semble d'autre part que cette stratégie permettrait d'une part une simplification du processus de génération des trajectoires des mouvements. En sélectionnant, à partir d'une posture stable, un champ de force adapté, il est possible de générer un mouvement du membre jusqu'à une nouvelle position d'équilibre. D'autre part, la combinaison d'un petit nombre de champs de forces «canoniques» (en l'ocurrence modélisés par des fonctions à base radiale) permet de produire un très grand nombre de postures stables. Ainsi, seulement 25 champs de forces «canoniques» permettent de rendre compte des données des auteurs [222, Shadmehr et al., 1993] . Ce mode de contrôle est soutenu par la théorie de l'approximation de fonctions non linéaires par des fonctions à base radiale [173, Mussa-Ivaldi 1992] [174, Mussa-Ivaldi et Giszter, 1992] et donne actuellement lieu à des implémentations sur des robots manipulateurs [18]. La sélection du champ de force permet également un contrôle de la compliance du bras.

2.2.5 Importance du contrôle de l'impédance mécanique des membres

Le débat entre auteurs et détracteurs de ces différentes hypothèses a surtout permis de souligner une propriété essentielle de la motricité des vertébrés : la possibilité qui leur est donnée de contrôler la rigidité des articulations -si ce n'est leur impédance mécanique- indépendamment de la cinématique du mouvement [31, Bullock et Grossberg, 1990] [66, Flash, 1987] [135, Latash et Gottlieb, 1990] [133, Latash, 1992] [134, Latash, 1994] [265, Won et Hogan, 1995] . Il nous faut insister sur le fait que les robots manipulateurs, tels qu'ils sont actuellement conçus, ne possèdent pas pour la plupart cette capacité et la puissance des moteurs actionnant leur structure rigide les rend quelque peu dangereux. Or la leur donner procurerait théoriquement des avantages évidents en réduisant l'ocurrence d'instabilités inhérentes à certaines tâches comme le suivi de surfaces et en les rendant plus à même de coopérer avec des opérateurs humains sans les mettre en danger en cas de défaillance du contrôle. L'hypothèse du point d'équilibre a le mérite d'initier des travaux concernant les algorithmes de commande permettant de contrôler efficacement à la fois la trajectoire d'un robot et la compliance des articulations ou du point terminal [30, Brüwer et Cruse, 1990] [87, Gomi et Kawato, 1993] [102, Hogan, 1989] [185, Paul et Shimano, 1976] [222, Shadmehr et al., 1993] . La prise de conscience de l'importance du contrôle de la compliance dans le champ de la robotique des manipulateurs a même conduit certaines équipes de recherche à construire des actionneurs possédant des propriétés élastiques (pour la plupart des actionneurs pneumatiques

[18] cf Giorgio Metta et al., "Sensori-motor development in biological and artificial systems: on the ontogenesis of goal-directed reaching.". Soumis pour une edition speciale de Neural Networks (1998).

élastiques inspirés du muscle de McKibben) et des courbes tension-longueur proches de celles des muscles [53, Van der Smagt et al., 1996] .

2.3 Redondance géométrique, dynamique et contrôle de la compliance

Comme nous l'avons vu précédemment, les membres des animaux sont des systèmes articulés géométriquement et dynamiquement redondants. Cette redondance rend arbitraire la sélection de la commande motrice adaptée à la génération d'un mouvement particulier parmi une infinité de commandes possibles. La nécessaire sélection des commandes est généralement résolue par l'introduction de contraintes supplémentaires sur le mouvement attendu. Deux modèles proposent des contraintes semblant en accord avec les observations expérimentales dans le cadre du contrôle de la trajectoire du bras. Le premier modèle est purement géométrique et suggère que la contrainte minimisée lors d'un mouvement de pointage soit l'intégrale du carré de la dérivée de l'accélération, le «jerk» («minimum jerk model»). Le critère permettant d'obtenir une prédiction sur la trajectoire du bras du sujet peut s'écrire :

$$C_j = \frac{1}{2} \int_{t=0}^{t=t_f} \left\{ \left(\frac{d^3x}{dt^3} \right)^2 + \left(\frac{d^3y}{dt^3} \right)^2 \right\} dt \tag{2.3}$$

Les expérimentations montrent, aussi bien chez l'homme que chez le singe, que les trajectoires des mouvements de pointage supposant sont approximativement linéaires et possèdent un profil de vitesse «en cloche» [171, Morasso, 1981] [191, Plamondon, 1995] . Le modèle du minimum-jerk permet de rendre compte de ces observations expérimentales et de résoudre la redondance géométrique. Dans le cadre du déplacement de l'extrémité du bras dans un plan horizontal situé face au sujet, en partant de l'hypothèse d'une vitesse et d'une accélération nulle au départ et à la fin du mouvement, la cinématique de la trajectoire est simplement décrite par un polynôme du cinquième degré :

$$z(t) = z_0 + (z_0 - z_f) \cdot (15k^4 - 6k^5 - 10k^3) \tag{2.4}$$

où $z(t)$ doit être remplacé par les coordonnées $x(t)$ et $y(t)$ de l'extrémité du bras, et où $k = \frac{t-t_0}{t_f}$ correspond à une «normalisation» du temps du déplacement [56, Dornay et Snager, 1993] [67, Flash et Hogan, 1985] [66, Flash, 1987] [253, Uno et al., 1989] . Cependant, ce modèle est purement géométrique et ne permet pas de résoudre la question de la redondance dynamique. Ce modèle suppose que la trajectoire désirée et réalisée est une droite, programmée dans l'«espace de travail» (en coordonnées visuelles) et que sa réalisation a lieu totalement indépendamment des propriétés dynamiques du bras. D'autres critères ont été proposés, impliquant

une optimisation de divers coûts (comme le temps de réalisation du mouvement, la force maximale, l'énergie dépensée etc...) [5, Alexander, 1997] [95, Hannaford et Stark, 1987] [96, Hanneton, 1993] [98, Happee, 1992] [99, Hasan, 1986] [177, Nelson, 1983] . Mais ces modèles ont été appliqués à des mouvements mono-articulaires n'ont pas été étendus aux mouvements polyarticulaires. Uno et collègues [253, Uno et al., 1989] [258, Wada et Kawato, 1995] suggèrent que le critère minimisé lors de l'accomplissement d'une telle tâche de pointage soit lié à la dynamique de la commande motrice: l'intégrale sur le temps du mouvement de la somme des carrés des dérivées temporelles des n couples articulaires :

$$C_\tau = \frac{1}{2} \int_{t=t_0}^{t=t_f} \left[\sum_{i=1}^{i=n} \left(\frac{d\tau_i}{dt} \right)^2 \right] dt \tag{2.5}$$

Le résultat des simulations effectuées par les auteurs avec un modèle du bras bi-articulaire, après comparaison avec les trajectoires produites par des sujets humains, montrent que le «minimum torque-change model» est plus en accord avec les caractéristiques des mouvements naturels. En effet, si le «minimum-jerk model» prédit des trajectoires purement rectilignes, ce second modèle donne des trajectoires légèrement incurvées, dont la courbure dépend des points de départ et d'arrivée du mouvement, dépendance réellement observée chez les sujets humains. Mais en marge du débat concernant les capacités de ces deux modèles à rendre compte des observations expérimentales, ce sont deux conceptions de la planification des mouvements qui s'opposent. Les tenants de l'hypothèse du point d'équilibre ont une vision plutôt modulaire du contrôle des mouvements : la trajectoire est planifiée dans le référentiel de l'espace de travail sous la forme d'une trajectoire d'un point d'équilibre virtuel respectant une contrainte géométrique. Cette trajectoire est ensuite transmise au système musculo-squelettique programmant les couples articulaires de façon à ce que le mouvement obtenu soit le plus proche possible de la trajectoire d'équilibre. Les courbures observées sont supposées n'être que le reflet d'une imprécision du contrôle. Pour les tenants du «minimum torque-change model», la commande motrice optimale est intrinsèquement et directement fonction de la dynamique du corps, laquelle est prise en compte par des modèles internes intervenant dans ce processus.

Notons bien qu'aucun de ces deux modèles ne propose de solutions concernant la résolution de la redondance dynamique musculaire. Le modèle du minimum-jerk est purement géométrique, alors que le modèle du minimum torque-change ne fournit que les couples articulaires optimaux, sans préciser quelles doivent être les tensions musculaires associées à ces couples. Cependant, on peut considérer, ce qui semble être le cas, que le système nerveux ne contrôle pas seulement la cinématique du mouvement, mais également sa dynamique au travers d'un **contrôle de la compliance** adapté à la spécificité de la tâche à accomplir. Ce contrôle de la compliance peut concerner non seulement la rigidité de l'extrémité du membre, mais également l'orientation des axes de l'«ellipse de rigidité» déterminant l'orientation de la force appliquée lors d'un contact ou s'opposant

à une éventuelle perturbation. Puisque la compliance globale du bras dépend étroitement de la tension et du degré d'étirement de chaque muscle, l'hypothèse d'un contrôle spécifique de l'impédance mécanique du bras peut permettre la résolution de cette redondance dynamique [131, Lacquaniti et al., 1992] [132, Lacquaniti et al., 1993] [133, Latash, 1992] [222, Shadmehr et al., 1993] .

2.4 Intermittence et stéréotypie dans le contrôle des mouvements

Les contraintes du minimum-jerk et du minimum torque-change permettent de reproduire quelques grands traits caractéristiques des mouvements de pointage [1, Abend et al., 1982] :

- la quasi linéarité de la trajectoire,
- l'unicité du pic de vitesse,
- la forme «en cloche» du profil de vitesse.

Cette stéréotypie de la cinématique du mouvement de pointage se retrouve, sous une forme différente, dans d'autres paradigmes expérimentaux et pour d'autres segments corporels que ceux du bras. Les mouvements saccadiques des yeux montrent exactement les mêmes caractéristiques et leur invariance est telle que l'on peut établir une relation linéaire entre l'amplitude de la saccade et la vitesse maximale de l'oeil et une relation quasi logarithmique entre cette même amplitude et la durée du mouvement. Cette loi d'invariance est désignée par le terme de «main sequence»[19] [12, Bahill et al., 1975] [29, Breznen et al., 1996] [136, Lebedev et al., 1996] . Les mouvements de la tête intervenant dans le contrôle du regard présentent une stéréotypie très proche [21, Biguer et al., 1982] [197, Prablanc et al., 1979] . Cependant, on peut s'attendre dans d'autres paradigmes impliquant d'autres types de tâche, à observer une cinématique différente. Par exemple, lors d'une tâche de poursuite visuelle ou visuo-manuelle d'une cible présentant un mouvement continu et lisse (par exemple un mélange de sinusoïdes) il serait légitime de penser que la stimulation engendre des mouvements dont la trajectoire soit de même nature. Or ce n'est en général pas le cas. Les observations faites dans le cadre du paradigme de la poursuite oculaire montrent une combinaison de mouvements saccadiques rapides superposés à des mouvements plus continus («smooth pursuit»). La même observation a été faite pour la poursuite visuo-manuelle : que ce soit chez le singe ou chez l'homme, les mouvements obtenus présentent également des phases rapides, produites de façon intermittente, dont les caractéristiques font penser à celles des mouvements de pointage [2, Adams, 1961] [168, Miall et al., 1993] [176, Navas et Stark, 1968] . Or, seules quelques tentatives de modélisation des systèmes de poursuite, concernant aussi bien le système oculomoteur que le contrôle du mouvement des membres, tiennent compte de l'aspect intermittent des mouvements produits. Il est cependant possible d'imaginer que pour réduire la dimension du problème du contrôle de la dynamique, le sys-

[19] Par analogie avec une loi d'invariance découverte en astronomie.

tème nerveux central ne se serve que d'un nombre réduit de primitives motrices de type impulsionnel dont il ne programme que l'amplitude et le temps de déclenchement (voir par exemple [93, Gottlieb et al., 1989] [91, Gottlieb, 1993] [116, Karniel et Inbar, 1997] [114, Kalveram, 1991]). Durant l'exécution de ces primitives, les retours sensoriels ne sont pas pris en compte et ces phases de mouvement sont effectuées en boucle ouverte. Cette hypothèse est soutenue par le fait qu'il semble exister une suppression du retour sensoriel au niveau du système rubrocerebellospinal durant les mouvements rapides des membres [122, Keifer et Houk, 1994] .

Chapitre 3
Présentations des thèmes développés

Dans le premier chapitre, nous avons montré que le contrôle des mouvement et de la posture par le système nerveux central pouvait être décrit en termes formels comme une tâche de contrôle adaptatif d'un système non linéaire. Ce problème, bien connu des roboticiens, est en lui même très difficile et non résolu dans le cas général. La structure du système musculosquelettique, redondant géométriquement et dynamiquement, ajoute encore à cette complexité et rend toute tentative de modélisation difficile. Les résultats cités dans le chapitre précédent montrent que les informations sensorielles, et en particulier les informations proprioceptives et plus généralement haptiques contribuent à l'apprentissage des transformations sensori-motrices et à l'exécution des mouvements.

- S'il est clair, au vu, par exemple, des observations faites sur les patients et les singes déafférentés, que la commande motrice est en grande partie programmée en boucle ouverte, les informations sensorielles proprioceptives jouent un rôle essentiel et semble-t-il irremplaçable dans la maîtrise de la dynamique des mouvement, dans la compensation de perturbations inattendues et dans l'adaptation des transformations sensori-motrices.
- Si les propriétés mécaniques des muscles ainsi que les réflexes spinaux semblent simplifier la tâche du système nerveux central, il semble que les réseaux supraspinaux doivent cependant tenir compte des propriétés dynamiques des membres dans l'élaboration de la commande motrice.

Cette nécessaire internalisation des propriétés mécaniques du corps a donné naissance à la notion de modèle interne adaptatif. De nombreux modèles intervenant dans le contrôle de la dynamique des mouvement ont été proposés[20], dont certains présentent des propriétés adaptatives. Seuls quelques uns prennent en compte

[20] Liste non exhaustive : [5, Alexander, 1997] [10, Atkeson et Reinkensmeyer, 1988] [30, Brüwer et Cruse, 1990] [31, Bullock et Grossberg, 1990] [32, Bullock et al., 1993] [73, Frolov et al., 1994] [80, Gerdes et Happee, 1994] [90, Gorinevsky, 1993] [93, Gottlieb et al., 1989] [101, Hogan, 1985] [115, Kalveram, 1992] [119, Kawato et al., 1987] [118, Kawato, 1990] [120, Kawato et Gomi, 1992] [156, Massone et Bizzi, 1989]

le caractère stéréotypé et intermittent de la commande motrice.

De nombreux types d'architectures parallèles permettent de simuler les hypothétiques modèles internes adaptatifs (perceptrons multicouches, tables de mémoires, logique floue, réseau de fonctions à bases radiales). Cependant, la diversité des schémas de contrôle (décrivant la façon dont les informations sensorielles et motrices sont combinées) et celle des règles d'apprentissage sont beaucoup plus limitées. C'est pourquoi, dans le chapître suivant, nous nous attacherons à décrire, dans un même cadre formel et indépendamment du type de filtre adaptatif employé, les schémas de contrôle adaptatifs les plus couramment employés. Nous les comparerons du point de vue de leur stabilité et de leur plausibilité biologique. Nous soulignerons en particulier le fait que la dynamique du mouvement et la dynamique de l'apprentissage peuvent interférer et gêner l'adaptation du modèle interne. Nous proposerons ensuite d'intégrer deux modèles, le modèle de Kawato (feedback-error learning) et le contrôle par surface glissante dans un modèle plus général. Nous montrerons enfin, en nous inspirant des travaux sur le contrôle par surfaces glissantes, comment l'introduction d'une composante motrice intermittente, produite en boucle ouverte et stéréotypée peut garantir la stabilité du contrôle en dépit des imprécisions du modèle interne. De ce fait ce schéma de contrôle permet de combiner l'utilisation de modèles internes de la dynamique du système contrôlé à une commande de type balistique et intermittente.

Dans les chapitres 5 et 6, nous proposerons deux architectures adaptatives formelles capables de jouer le rôle de modèle interne, c'est à dire d'approximer la dynamique (inverse ou directe) d'un système non linéaire. Ces deux hypothèses utilisent a priori des principes très différents mais ont en commun la propriété de ne mobiliser que des règles d'apprentissage simples et biologiquement plausibles. Le premier type d'architecture, inspiré par les propriétés multimodales des neurones et par le principe de codage par population de l'information dans le système nerveux central, approxime une dynamique non linéaire en combinant des estimations linéaires locales de cette dynamique. Nous testerons les capacités de ce premier type de filtre à prédire les mouvements d'un bras articulé mis en mouvement par quatre muscles modélisés de façon simple (dans cet exemple le filtre adaptatif doit approximer la fonction dynamique directe du bras). Nous insérerons ensuite ce filtre dans un schéma de contrôle particulier (du type feedback-error learning) appliqué à la commande d'un mouvement monoarticulaire dans le cadre d'une tâche de poursuite. Le second type d'architecture présenté utilise un principe bien différent. L'approximation des transformations sensorimotrices dynamiques y est réalisée par des populations d'unités non linéaires (les «mnémons»), petites tables de mémoire dotées chacune d'un champ récepteur limité. Nous montrerons que la version «stochastique» du mnémon peut réaliser la même opération qu'un neurone sigma-pi généralisé avec un coût calculatoire bien plus faible. Nous comparerons également les performances des champs mnémoniques et des perceptrons multicouches (PMC) du point de vue de la taille de la mémoire mobilisée, de la précision et de la rapidité de calcul. Les résultats obtenus suggèrent que dans le cadre de l'application de ces techniques à la robotique, les champs mnémoniques présentent pour un même niveau de

[159, McIntyre et Bizzi, 1993] [216, Schweighofer et al., 1998a] [217, Schweighofer et al., 1998b] [250, Tax et Denier van der Gon, 1991] [258, Wada et Kawato, 1995] [262, Wolpert et al., 1995]

performance que les PMC une simplicité de mise en oeuvre et une rapidité d'exécution bien supérieure. Nous terminerons la partie théorique de cette thèse par une discussion de la validité biologique de ces architectures, et par une tentative de localisation, dans le système nerveux central, des structure neuronales impliquées dans la genèse et le fonctionnement de ces hypothétiques modèles internes.

La troisième partie de cette thèse est destinée à l'étude expérimentale du rôle des infomations sensorielles dans l'apprentissage d'une transformation sensori-motrice dynamique dans le cadre du paradigme de la poursuite visuo-manuelle. Dans une première étude, nous nous attacherons à cerner en particulier la contribution des informations haptiques à l'apprentissage du contrôle des mouvements d'un objet dynamique. Nous préciserons les conditions dans lesquelles l'application d'un retour d'effort, permettant de fournir des informations sur les forces d'interaction existant entre le bras du sujet et le système qu'il contrôle, améliore la réussite de la tâche et augmente les capacités d'apprentissage des sujets. Nous montrerons que les résultats obtenus sont en accord avec un cadre théorique admettant l'existence de modèles internes de la dynamique de l'objet contrôlé. La seconde étude expérimentale est plus particulièrement destinée à l'analyse des stratégies de contrôle des sujets, que ce soit en présence ou en l'absence de retour d'effort. Au regard des caractéristiques de la commande produite par les sujets, comportant à l'évidence des mouvements de type balistique déclenchés de façon clairement intermittente, nous suggérerons un modèle dont les caractéristiques sont issues du le schéma de contrôle proposé dans le premier chapitre de la première partie de cette thèse. Nous montrerons que cette hypothèse permet d'expliquer les caractéristiques fortement non linéaires du contrôle des sujets et notamment la production de mouvements rapides et intermittents du bras dont les caractéristiques sont très proches de celles des saccades oculaires.