

Partie IV

Conclusion

Chapitre 9

Pertinence biologique des modèles

9.1 De l'indispensable remise en cause du neurone formel canonique

9.1.1 Non linéarités et multiplication dans les unités et populations neuronales

Les deux modèles présentés dans la seconde partie de cette thèse ont en commun plusieurs caractéristiques. Leur hypothétique validité neurophysiologique implique d'abord que des neurones ou des groupes de neurones soient capables de réaliser des transformations non linéaires et, plus particulièrement, pour le premier modèle, des multiplications⁴⁰. Un petit groupe de neurones formels semilinéaires (6 neurones), organisés sous la forme d'un perceptron multicouche classique est capable d'approximer la multiplication de deux signaux⁴¹. Les unités qui composent ces perceptrons ne comportent qu'une seule source de non linéarité: la fonction sigmoïde qui seuille la somme pondérée de leurs entrées. Cependant, si les perceptrons multicouches sont capables *théoriquement*, d'approximer n'importe quelle fonction non linéaire [170, Minsky et Papert, 1969], leurs capacités, d'un point de vue pratique, sont de toute façon limitées [83, Girosi et Poggio, 1989]. Notons que les neurones «gaussiens» de la carte de contexte du premier modèle ont également un comportement non linéaire: dans le cas multidimensionnel, il est impossible de modéliser un neurone de ce type par une combinaison linéaire des sorties de neurones semilinéaires classiques [139, Lenze, 1994]. La table de mémoire d'un mnémon est l'équivalent d'une fonction booléenne nécessitant l'opération logique AND, analogue booléen de la multiplication. L'introduction d'unités «produit» (sous la forme de neurones sigma-Pi, ou d'unités polynômiales) dans les réseaux de neurones permet a priori de rendre plus simple l'approximation de fonctions hautement non linéaires:

«Product units provide the continuous analogy to general boolean conjunctions in the same way that

⁴⁰ Voir également le modèle de transformation bilinéaire dans [34, Burnod et al., 1992].

⁴¹ Réseau de type perceptron multicouche à neurones semilinéaires composé de 2 unités en entrée et 4 neurones cachés (C. Atkeson, travail non publié, cité dans [126, Koch et Poggio, 1992]).

summing units are continuous analog of Boolean disjunctions» (in [61, Durbin et Rumelhart, 1989]).

D'une manière générale, l'introduction de la multiplication ou de son équivalent logique AND dans un modèle permet de réduire le nombre de couches cachées, d'unités dans ces couches ou même de s'en passer (c'est à dire éviter la mobilisation d'une représentation intermédiaire du problème à résoudre⁴²) [126, Koch et Poggio, 1992] . L'hypothèse de la réalisation d'opérations logiques par des neurones ou des petits réseaux de neurones se trouve déjà dans un des articles fondateurs du connexionisme [157, Mc Culloch et Pitts, 1943] discutant la réalité biologique de cette suggestion⁴³. Or, de nombreux arguments expérimentaux, dont nous allons donner une liste certainement non exhaustive, permettent de soutenir cette hypothèse.

Le premier argument biologique en faveur d'interactions non linéaires entre neurones est l'existence de l'influence présynaptique et en particulier de l'inhibition présynaptique. Dans sa plus simple expression, ce type d'inhibition peut être défini par une table de vérité correspondant à une fonction booléenne⁴⁴ [51, Daniels, 1978] :

Synapse excitatrice (E)	Inhibition présynaptique (P)	Activité postsynaptique (A)
0	0	0
0	1	0
1	0	1
1	1	0

La seconde justification de cette hypothèse, souvent associée à la plausibilité biologique des neurones sigma-Pi, est la contribution de l'arbre dendritique au traitement effectué par les neurones: l'épine dendritique est «le plus petit compartiment du système nerveux capable de produire une fonction d'entrée/sortie synaptique complète» [226, Shepherd et Greer, 1988] . La réponse d'un neurone doté d'un arbre dendritique dépend non seulement de l'activité des afférences présynaptiques et des caractéristiques fonctionnelles des synapses dendritiques, mais également de la structure de l'arbre, c'est à dire du branchement, de la taille, de la résistance, de la capacité de membrane des différents segments dendritiques. Cette structure rend possible des interactions complexes entre les différentes synapses chimiques des dendrites et du soma [224, Shepherd, 1992] . Un modèle compartimental réaliste d'un neurone pyramidal du cortex peut réaliser des fonctions booléennes telles que le AND, le NOT et le NAND [225, Shepherd et Brayton, 1987] . Une multiplication peut être produite par l'équivalent neuronal d'un détecteur de coïncidence. Pour un modèle de neurone du type «intégrateur à fuite», il suffit, pour obtenir ce comportement, de soumettre ce neurone à l'influence de deux afférences excitatrices (ou plus) et que son seuil de dépolarisation ne puisse être dépassé que lorsque ces afférences génèrent des

⁴² Inversement, dans le cadre du modèle de la mémoire dynamique (seconde partie, second chapitre), nous avons montré que la suppression d'une représentation intermédiaire se traduit par une nécessaire complexification de la fonction de transfert des unités de calcul dont la dynamique devient non linéaire.

⁴³ Le modèle du neurone formel canonique a très tôt été critiqué par les neurophysiologistes pourtant clairement fonctionnalistes (voir par exemple [33, Bullock, 1959] et [223, Shepherd, 1972]).

⁴⁴ Par exemple $A = E \text{ and } (\text{not } P)$.

potentiels post-synaptiques excitateurs quasi-synchrones⁴⁵ [240, Srinivasan et Bernard, 1976] . Une opération proche d'une multiplication peut également être obtenue d'une population de neurones semilinéaires⁴⁶ si les seuils des cellules sont distribués uniformément entre deux valeurs limites [244, Suarez et Koch, 1989] .

Mais les non linéarités des profils de décharge de neurones peuvent également être d'origine intrinsèquement chimique ou biochimique. L'activité des canaux glutamate de type NMDA (présents en particulier dans le cortex et l'hippocampe) dépend étroitement du potentiel post-synaptique. Ainsi, le courant NMDA n'est significatif qu'en présence d'une excitation présynaptique **et** d'une dépolarisation postsynaptique. Ce canal semble donc jouer le rôle d'une porte AND moléculaire intervenant dans la LTP [61, Durbin et Rumelhart, 1989] [126, Koch et Poggio, 1992] , et pouvant contribuer à la réalisation de la règle de Hebb au niveau cellulaire [123, Kelso et al., 1986] . Les canaux à effet hyperpolarisant du type récepteur GABA_A sont responsables d'un phénomène nommé inhibition silencieuse: l'activation d'une synapse GABA_A le long d'un arbre dendritique, en hyperpolarisant localement la membrane, rend inefficace la progression des dépolarisations engendrées par les synapses excitatrices placées en amont dans la branche [251, Torre et Poggio, 1978] .

9.1.2 La contribution de la dynamique neuronale

Un autre motif de remise en cause du modèle canonique du neurone est implicite dans les deux architectures proposées. L'application d'un modèle connexionniste à un traitement adaptatif dynamique de l'information nécessite l'introduction *quelque part* dans le modèle d'une capacité de mémorisation des signaux d'entrée [178, Nerrand et al., 1993] . Cette rétention est ici concrètement réalisée par l'introduction de délais successifs ou par l'application de dérivations sur les variables d'entrée des réseaux. Ces délais, comme l'ont proposé certains auteurs (voir par exemple [74, Fujita, 1982]), peuvent être induits par une variation du temps de conduction des potentiels d'action le long des axones des cellules (variation de leur longueur ou de leur diamètre). Mais les neurones (ou les récepteurs sensoriels) peuvent être considérés comme des systèmes dynamiques éventuellement capables de procéder à un tel traitement. Dans les modèles développés ici, il est ainsi théoriquement possible d'attribuer la génération d'une dynamique dans les signaux d'entrée des neurones aux propriétés dynamiques des récepteurs sensoriels ou des neurones eux-mêmes (voir figure 46). Evidemment, cette idée suggère un modèle dans lequel l'adaptation se fasse non seulement, comme dans l'approche connexionniste classique, par une modification des poids synaptiques, mais également par un changement des caractéristiques dynamiques propres des neurones ou des capteurs. Les changements affectant la structure anatomique des organes sensoriels et la structure cellulaire des récepteurs sensoriels, au cours de l'évolution, participent certainement, par la sélection de ces caractéristiques, à une simplification du traitement de leur signaux par le système nerveux central. Cette question est cruciale en ce qui concerne le modèle stochastique des champs mnémoniques, où le codage

⁴⁵ La présence de bruit dans les trains de potentiels d'action des afférences est nécessaire au fonctionnement de ce mécanisme.

⁴⁶ La fonction de réponse R_i du neurone i de la population doit être du type $R_i = \alpha(V_i - V_i^t)$ pour $V \geq V_i^t$, $R_i = 0$ pour $V < V_i^t$ (où V_i^t est la valeur du seuil et α la pente de la partie linéaire de la réponse).

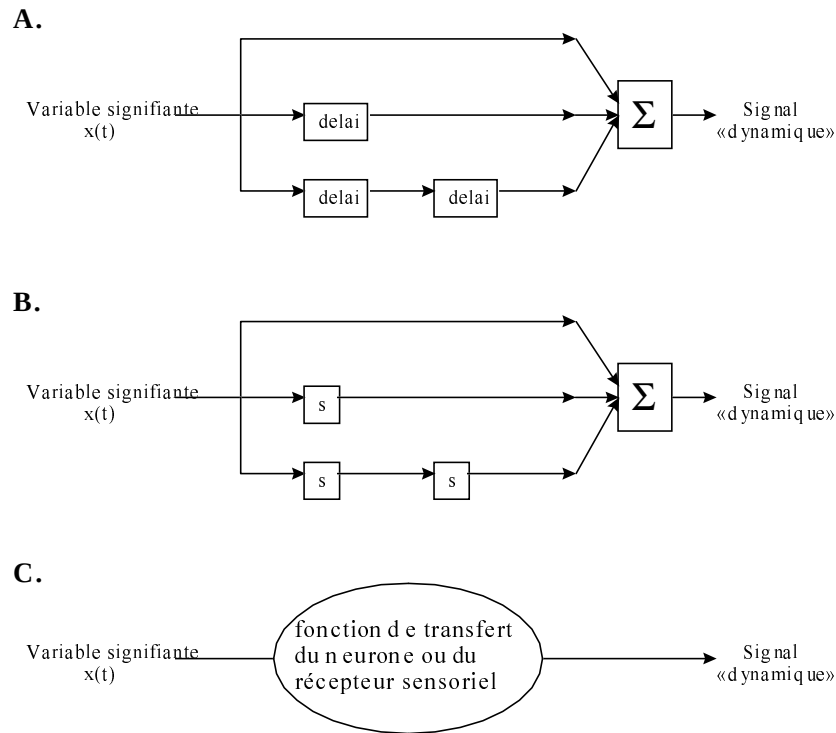


Figure 46. Schéma montrant trois possibilités concernant la génération de transformations dynamiques par le système nerveux (cas d'une seule «variable d'entrée» $x(t)$). A.) La transformation est réalisée par l'introduction de délais successifs et par une somme pondérée des différents signaux. B.) la transformation est réalisée par l'emploi d'hypothétiques opérateurs de dérivation ou d'intégration du signal (neurones ou populations spécialisées de neurones). C.) Ce sont les propriétés dynamiques du neurone ou du récepteur sensoriel lui-même qui sont responsables de la transformation. Considérer ce dernier modèle dans le cadre d'un apprentissage implique l'idée d'une adaptation des caractéristiques dynamiques propres du neurone.

de l'information par les capteurs conditionne directement l'efficacité de l'approximateur⁴⁷ Ψ .

9.2 Ordre et dimension

Les performances de tous les modèles neuronaux considérés dans ce travail, quelles que soient leurs qualités respectives, sont limitées par les mêmes facteurs. Ces facteurs sont d'ordre pratique et surtout théorique. Les performances de ces réseaux, en termes de quantité de mémoire mobilisée, de probabilité de convergence vers la solution optimale, de vitesse d'apprentissage dépendent de la complexité du problème qui leur est soumis. Or la complexité d'un problème est une notion dont la définition n'est pas triviale. Nous avons retenu ici deux critères en particulier: ce sont la notion d'ordre et la dimension de l'espace de départ de la fonction à approx-

⁴⁷ Voir la discussion concernant la sous-optimalité, en terme de capacité mémoire, des mnémons dont les entrées sont fournies par des récepteurs stochastiques identiques.

imer⁴⁸. Les paramètres structurels des réseaux⁴⁹ sont fonctions de ces deux facteurs et sont la plupart du temps choisis de façon quelque peu arbitraire. D'un point de vue pratique, l'ordre et la dimension du problème conditionne d'abord la quantité de mémoire utilisée. Pour un mnémon par exemple, ces deux facteurs sont liés et font l'objet d'un compromis. Or la quantité de mémoire nécessaire augmente de façon exponentielle avec l'ordre du mnémon. Il est ainsi déraisonnable de penser utiliser des champs mnémoniques dès lors que le nombre d'entrées binaires requis dépasse la vingtaine⁵⁰. On pourrait penser que les perceptrons multicouches ne connaissent pas une telle limitation. Il est vrai que le nombre de synapses nécessaire n'augmente pas exponentiellement avec le nombre de neurones en entrée et dans la couche cachée, mais les perceptrons multicouches sont peu utilisés en pratique lorsque le nombre d'entrée dépasse ce même ordre de grandeur. En fait, il semble extrêmement difficile de prédire pour un perceptron multicouche, en fonction de la dimension du problème et du nombre d'échantillons disponibles, la probabilité de convergence de l'apprentissage, la forme et la vitesse de l'évolution temporelle de l'erreur d'estimation [27, Boucheron et al., 1997]. Les propriétés de convergence d'une architecture particulière, pour un algorithme d'apprentissage donné, sont étroitement dépendantes de la «classe» de la fonction à approximer (autrement dit de sa complexité). Or ce que l'on attend pratiquement d'un réseau de neurone, c'est justement d'approximer une fonction sans avoir à connaître a priori sa complexité. Dans le cadre du contrôle ou de l'approximation de systèmes dynamiques, il est possible de réduire la dimension de l'architecture en utilisant des réseaux récurrents. Mais là encore, la définition de règles d'apprentissage adaptées [178, Nerrand et al., 1993] [179, Nerrand et al., 1994] ainsi que l'étude des propriétés de convergence de tels réseaux s'avèrent très difficiles [75, Funahashi et Nakamura, 1993] [127, Koiran et Sontag, 1996].

9.3 Codage par population et changements de référentiels

Le «changement de référentiel» est un terme récurrent dans les études concernant les transformations sensori-motrices. La description de la cinématique des mouvements dans un formalisme géométrique appelle naturellement l'usage de ce terme. Lorsqu'un sujet ou un animal, placé dans le noir, pointe correctement le bras dans la direction d'une cible présentée auparavant visuellement, il est naturel d'en conclure que le système nerveux est capable de réaliser un changement de référentiel, c'est à dire de transformer les coordonnées visuelles de la cible en coordonnées articulaires de la position finale du bras. L'usage de ces termes permet également de mobiliser le savoir des mécaniciens et des roboticiens, très utile à une bonne formalisation des problèmes rencontrés. Mais c'est l'observateur qui définit les référentiels dans lesquels ces coordonnées sont spécifiées⁵¹

⁴⁸ Cette dimension correspond pratiquement au nombre de variables d'entrée dans un réseau.

⁴⁹ Ces paramètres sont par exemple, le nombre de couches cachées et le nombre de neurones dans ces couches pour un perceptron multicouche, l'ordre et le nombre des mnémons pour un champ mnémonique, les variables de contexte et la dimension de la carte de contexte pour un réseau de gaussiennes...

⁵⁰ Le nombre de cases mémoires d'une unité mnémonique d'ordre 30 est 1 073 741 824 soit environ 134 Mo si la sortie est binaire.

⁵¹ Ainsi, les coordonnées visuelles peuvent être définies dans un référentiel cartésien ou polaire, égocentrique ou allocentrique, les coordonnées articulaires peuvent avoir comme origine l'épaule, la tête ou pourquoi pas l'extrémité de l'index...

et leur origine. Il lui est également possible de décomposer ces changements de référentiels en une succession d'opérations algébriques dont chacune a un sens pour lui. Est-il raisonnable de penser que le système nerveux procède de la même façon ? Peut-on retrouver, dans les populations neuronales impliquées dans une tâche particulière, un codage de l'information dans des référentiels particuliers ? Est-il possible d'identifier des successions de traitements séquentiels, réalisés par des aires différentes, correspondant à ces changements de référentiels ? Un grand nombre de résultats laissent penser que tel est le cas puisqu'il est possible, par exemple, de reconstruire, à partir de l'enregistrement des décharges d'une population de cellules du cortex, la direction pointée par le bras d'un singe dans l'espace [78, Georgopoulos et al., 1986] . Cependant, des arguments largement inspirés par le développement des modèles du type «réseau de gaussiennes» nous laissent à penser qu'il est peut être illusoire de rechercher au niveau neuronal, cette algèbre des transformations de coordonnées, d'usage pourtant si utile et pertinent lorsque l'on se place au niveau comportemental.

Il est d'abord clair que les opérations réalisées par les neurones du système nerveux central utilisent des informations fournies par les récepteurs sensoriels et que ceux-ci délivrent des signaux qui ne sont pas l'expression directe de variables significatives⁵², mais qui peuvent être *corrélés* à une ou plusieurs de ces variables. Par exemple, l'activité d'un fuseau musculaire ne code pas la longueur d'un muscle: son profil de décharge peut seulement être *fortement corrélé* à l'évolution temporelle de la longueur et de la vitesse d'étirement du muscle dans lequel il est inséré. Il n'y a donc aucune raison que le système nerveux ne s'applique à reconstruire des référentiels eux aussi significatifs. Par contre, l'on doit s'attendre à retrouver trace des susdites corrélations dans l'activité des populations neuronales. C'est pourquoi il est naturellement possible de reconstruire une donnée pertinente (comme la direction du bras du singe) à partir de l'information présente dans ces corrélations. Mais on ne peut pour autant, en général, en déduire le référentiel dans lequel le système nerveux a «choisi» de coder ces informations. Pour soutenir cette affirmation, prenons l'exemple d'une transformation non linéaire de $\mathbb{R}^2$ dans $\mathbb{R}$ approximée par l'expression:

$$\hat{f}(x, y) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} B_{ij}(x, y) + \beta \quad (9.73)$$

où $B_{ij}(x, y)$ est une fonction à base radiale gaussienne. Ce calcul correspond à l'approximation de la fonction par une carte de gaussiennes à deux dimensions exprimées dans un référentiel orthonormé $\mathbb{R}_0$. Que devient cette expression si l'on applique un changement de référentiel aux coordonnées x et y ainsi qu'aux coordonnées des centres (x_i, y_j) des champs récepteurs des gaussiennes ? Si l'on choisit d'exprimer les coordonnées dans un référentiel orthonormé différent $\mathbb{R}_1$ par application d'une translation et d'une rotation (en écrivant par exemple $\begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix} = A \cdot \begin{bmatrix} x' \\ y' \end{bmatrix} + B$, où x' et y' sont les nouvelles coordonnées dans le référentiel $\mathbb{R}_1$),

⁵² Au sens d'une variable ayant une signification physique ou géométrique du point de vue de l'observateur: position, force, vitesse etc...

alors l'expression (9.73) devient

$$\hat{f}'(x', y') = \sum_{i=1}^{i=n} \sum_{j=1}^{j=n} \alpha'_{ij} B'_{ij}(x', y') + \beta' \quad (9.74)$$

ou les coefficients α'_{ij} , la constante β' , et les coordonnées (x'_i, y'_j) des centres des gaussiennes ont des valeurs différentes de celles obtenues dans (9.73). L'approximateur garde exactement la même forme et la qualité de l'approximation n'est absolument pas dépendante du repère choisi. Ainsi, un codage par population n'est pas, dans le cas général, lié au référentiel dans lequel on peut l'exprimer.

Le second argument qui nous fait craindre que l'identification de référentiels particuliers de codage des informations neuronales puisse s'avérer sans objet est directement issu de la discussion du premier modèle. Nous y avons suggéré que le système nerveux central pourrait utiliser des combinaisons de bases de fonctions pour générer des transformations sensorimotrices. Or ces combinaisons peuvent permettre en une seule étape de réaliser des transformations bien plus complexes qu'un ou plusieurs changements de référentiel. C'est précisément ce qui a été montré dans notre simulation d'un observateur prédictif utilisant ce principe: le changement de référentiel n'est qu'une petite partie de la transformation dynamique réalisée par cet observateur. D'autre part, nous avons également suggéré que le système nerveux puisse produire ces combinaisons de façon plastique afin d'adapter la résolution spatiale de ces cartes de contexte à la complexité locale de la transformation à réaliser. On peut donc imaginer trouver dans une population de neurones une variation quasi-continue de la dimension de la carte de contexte et donc de la dimension du référentiel dans lequel on interprète le codage effectué par cette population.

Ceci semble être le cas pour l'aire ventrale intrapariétale (VIP, subdivision du lobe cortical pariétal): les champs récepteurs (visuels) de certains neurones de cette aire ne varient pas avec la position des yeux. Ce résultat semble indiquer que cette aire intervient en particulier dans le codage de l'information visuelle dans un référentiel craniotopique. Mais, dans cette même région du cortex, il est possible de trouver des neurones dont le champ récepteur se déplace avec le regard et d'autres qui ont un comportement intermédiaire:

«...the population of VIP neurons studied might actually contain two distinct subpopulations of RF types, linked by an area of gradual transition between retinal and head-centred coordinates» [60, Duhamel et al., 1997].

Cependant, même si ces observations peuvent être interprétées comme un codage par population de l'information visuelle dans un ou plusieurs référentiels, les auteurs soulignent que la fonction de VIP reste mystérieuse et que cette aire ne semble pas être impliquée dans des tâches ou un comportement spécifique. D'autres interprétations de ces résultats sont possibles, d'autant plus que l'activité des neurones de VIP semble également sensible à des stimuli tactiles appliqués sur la face, à des stimuli d'origine vestibulaire et à des stimuli

visuels dotés d'un mouvement d'approche rapide en direction de la tête.

Des résultats analogues ont été observés chez le singe dans le cortex prémoteur (aire 6), pour une tâche de pointage tridimensionnelle du bras [37, Caminiti et al., 1991] . Parmi les 156 neurones enregistrés, la majorité est dotée d'une réponse accordée sur une direction de mouvement préféré (97,4 % des cellules). Les auteurs ont observé que la direction préférée de la plupart de ces cellules varie selon la région de l'espace dans laquelle la tâche était accomplie⁵³, c'est à dire selon la position initiale du bras du singe (comme les champs récepteurs de VIP changent avec la position des yeux). Les auteurs suggèrent dans la discussion que la rotation des directions préférées des neurones permet le codage de la direction du mouvement du bras indépendamment de la position initiale de celui-ci. Ce codage par population permettrait ainsi le passage d'une représentation de la direction du mouvement dans un référentiel lié à la position initiale du bras, à une représentation dans un référentiel indépendant de celle-ci, par exemple égocentrique. Mais ce raisonnement est contestable car si les populations de directions préférées sont effectivement différentes dans les trois régions de l'espace étudiées, il est possible de les considérer comme impliquées dans trois codages par populations indépendants. La reconstruction de la direction du mouvement selon le principe d'un «population coding» donne évidemment sensiblement le même résultat quel que soit la base de fonction choisie⁵⁴. Ainsi, si la notion de référentiel est tout à fait indispensable à l'estimation et à l'étude, au niveau comportemental, de la complexité des transformations sensorimotrices accomplies par le système nerveux, il faut être très prudent quant à son utilisation dans un cadre purement neurophysiologique [113, Kalaska et Crammond, 1992] [212, Sanger, 1994] .

9.4 Identification des structures neuronales impliquées

Nous abordons ici un sujet classiquement délicat pour les modélisateurs: disposons-nous d'arguments suffisant pour justifier la pertinence physiologique d'un modèle et assurer qu'une région du système nerveux fonctionne suivant les principes de nos hypothèses théoriques ? La réponse est en général non car les modèles sont avant tout destinés à être invalidés par les observations expérimentales⁵⁵. Cette démarche est difficile en ce qui concerne les modèles neuronaux issus du connexionisme principalement parce que cette approche suggère que le cerveau procède à un traitement largement distribué de l'information alors que le neurophysiologiste n'a accès qu'à des observations locales éventuellement répétées. C'est pourquoi nous resterons particulièrement prudent en ce domaine. Nous avons déjà soutenu en partie la plausibilité biologique des champs mnémoniques et des approximations linéaires locales dans un paragraphe précédent en montrant que l'on pouvait trouver dans

⁵³ Le singe est disposé, tête fixe, devant un ensemble de cibles (boutons lumineux) disposées aux sommets de trois cubes adjacents alignés frontalement. Lors des tâches de pointage, la position initiale du bras à l'intérieur de l'espace de travail délimité par chacun des cubes est toujours au centre du cube considéré.

⁵⁴ Il reste cependant à discuter la fonction de ce très intéressant phénomène de rotation des vecteurs préférés des cellules.

⁵⁵ Dans une approche empirique d'un problème, les modèles sont intéressants avant tout lorsqu'il proposent des hypothèses théoriques *falsifiables*: une démarche scientifiquement saine consiste à approcher une hypothétique vérité par l'élimination, l'élagage, de propositions successives par l'expérience.

le système nerveux central des analogues des opérations élémentaires requises par nos modèles⁵⁶. Nous nous limiterons donc à la recherche, dans le système nerveux central de structures possédant des caractéristiques fonctionnelles proches de celles impliquées dans les deux modèles. Ces caractéristiques sont une sensibilité des neurones à plusieurs modalités sensorielles, la mise en évidence d'une forme de codage par population (pour les réseaux de gaussiennes), l'existence d'une plasticité synaptique ou structurelle, et également la présence d'un type particulier d'afférence susceptible de fournir un signal corrélé à une erreur sensorielle ou motrice.

Les structures candidates à l'«hébergement» de ces modèles sont nombreuses. Citons en premier la structure anatomiquement la plus proche des récepteurs sensoriels périphériques: **la moelle épinière**. En appliquant des microstimulations en différents points de la moelle d'une grenouille décerbrée, on peut observer la génération d'une grande variété de champs de forces au niveau de l'extrémité de la «cheville» [84, Giszter et al., 1993]. Ces champs de forces présentent une convergence, c'est à dire un point d'équilibre, même pour des grenouilles soumises à une déafférentiation. Les auteurs suggèrent que ces champs de force, jouent le rôle de primitives motrices dont la combinaison permet la génération de gestes moteurs élaborés [23, Bizzi et al., 1992]. Une hypothèse théorique concernant la façon dont cette combinaison pourrait s'effectuer est fondée sur un mécanisme très proche de celui du codage par population et est actuellement testée sur un robot manipulateur.

Nous n'avons pas, pour l'instant, de résultats équivalents chez les vertébrés supérieurs. En revanche, le **colliculus** de ces vertébrés supérieurs, largement impliqué dans le contrôle des mouvements et en particulier du regard, présente des caractéristiques tout à fait intéressantes de notre point de vue. Les neurones des couches intermédiaires et profondes du colliculus supérieur reçoivent des signaux issus de nombreuses modalités sensorielles [259, Wallace et al., 1993]. Ces neurones déchargent avant le début du mouvement et chaque cellule semble accordée sur une direction et une amplitude saccadique particulière. Ces directions et amplitudes sont distribuées de manière topographique sur la surface du colliculus et forment une carte motrice qui peut être considérée comme une collection de primitives (un analogue cinématique des champs de forces de la moelle épinière de la grenouille). Lorsqu'une saccade est programmée, un groupe de cellules localisées entre en activité simultanément, produisant un mouvement dont on peut penser que l'amplitude et la direction sont la somme des amplitudes et des directions préférées des cellules actives de la carte pondérées par leurs fréquences de décharge respectives. Cette hypothèse d'un «moyennage de vecteurs», soutenue par des résultats expérimentaux obtenus chez le chat [137, Lee et al., 1988], est une forme de codage par population de la cinématique des saccades.

Le **cortex** est également le siège de l'intégration d'informations sensorielles et motrices d'origine différentes. Cette intégration est sélective puisque certaines régions semblent fortement spécialisées (on parle de

⁵⁶ Au risque de nous répéter, soulignons que ces deux modèles ne sont pas antagonistes: on peut imaginer par exemple (sans préjuger de la pertinence d'un tel modèle) un filtre adaptatif fonctionnant sur la base d'approximations non linéaires locales (réalisées par des mnémons) pondérées par une carte de contexte (utilisant une base de fonctions).

cortex «visuel», cortex «auditif») alors que d'autres sont clairement multimodales (comme VIP). Il a été possible d'observer, dans un grand nombre d'aires du cortex, l'existence de champs récepteurs centrés sur des stimuli préférés (stimuli visuels, auditifs et même tactiles) et de tester l'hypothèse du codage par population des caractéristiques d'un mouvement ou d'un percept. On dispose ainsi d'un grand nombre d'observations expérimentales validant cette hypothèse pour le cortex moteur (aire 4) [36, Caminiti et Johnson, 1992] [78, Georgopoulos et Schwartz, 1986], le cortex prémoteur (aire 6) [37, Caminiti et al., 1991], le cortex pariétal postérieur dans les aires 7a [6, Andersen et Essick, 1985] [268, Zipser et Andersen, 1988] et 7b [113, Kalaska et Crammond, 1992]. Enfin, les neurones du **cervelet** semblent eux aussi être accordés sur une direction de mouvement préférée [71, Fortier et al., 1989], mais leur champ récepteur est nettement plus large que celui des cellules du cortex moteur. Les directions préférées associées à ces champs sont de plus sujettes à d'importantes fluctuations temporelles [72, Fortier et al., 1993]. On retrouve finalement dans un grand nombre de structures, connues pour être impliquées dans le contrôle des mouvements, des propriétés neuronales permettant une interprétation fonctionnelle en terme de codage par population. Toutes ces structures pourraient jouer le rôle de «cartes de contexte» de dimensions plus ou moins élevées.

Il existe cependant des différences notables entre toutes ces cartes de contexte potentielles. Par exemple, le cortex diffère du cervelet du point de vue de sa sélectivité par rapport aux flux d'informations sensorielles qui lui parviennent.

«The cerebellum basically is a relative low-discrimination holistic sensorimotor system whereas the cerebrum is basically a relatively high-level discrimination abstract processing system» [184, Parkins, 1997].

En fait, le cortex a toutes les propriétés d'une carte contextuelle adaptative de dimension variable

- la taille des champs récepteurs peut considérablement varier selon les aires (propriété de multirésolution),
- la sélectivité de la carte vis à vis des modalités sensorielles est différente selon les aires considérées (ce qui pourrait correspondre à une génération de différentes bases de fonctions à partir de populations monomodales),
- la sélectivité des neurones est dotée d'une plasticité certaine et les cellules d'une carte dont l'activité est rendue inutile (par exemple par une déafférentation ou une amputation) peuvent être recrutées pour augmenter la résolution d'une carte contigüe [193, Pons et al., 1991] [239, Spitzer et al., 1995].

De plus, au regard des éléments des modèles recherchés dans ces structures, le cervelet (partie intermédiaire) est la seule à recevoir un type d'afférence particulier: les fibres grimpantes. Les signaux conduits par cette fibre proviennent de l'olive inférieure qui est suspectée de jouer le rôle d'un détecteur d'erreur obtenue par la comparaison entre retours sensoriels et copies efférentes [180, Okajangas et Ebner, 1992] [181, Okajangas et

Ebner, 1994] [229, Simpson et Alley, 1974] . L'autre type d'afférence parvenant au cellule de Purkinje est composé de fibres parallèles portant des informations d'origine périphérique et corticale. La structure cristalline du cervelet, ces deux types d'afférences de natures différentes, et le fait qu'il semble fonctionner de façon massivement parallèle et non spécifique ont fait de cet organe l'analogue biologique du perceptron dans l'esprit de nombreux modélisateurs [74, Fujita, 1982] [120, Kawato et Gomi, 1992] [121, Kawato et Gomi, 1993] [152, Marr, 1969] [184, Parkins, 1997] [216, Schweighofer et al., 1998a] [217, Schweighofer et al., 1998b] [52, van der Smagt et Bullock, 1997] .

Nous proposons très prudemment dans la figure (47), une version légèrement modifiée du modèle proposé dans [120, Kawato et Gomi, 1992] . Cette vision schématique est destinée à souligner une hypothétique complémentarité fonctionnelle du cortex et du cervelet. Le cortex sélectionne et optimise les combinaisons d'informations sensorielles ou motrices pertinentes pour une transformation sensorimotrice particulière. Dans le cadre des modèles de type «réseau de gaussiennes», ces combinaisons correspondent à la génération de cartes de contexte de résolution et de dimensions variables. Dans celui du modèle «champs mnémoniques», le cortex pourrait être responsable de l'optimisation du codage stochastique des informations présentées au cervelet. Celui-ci est considéré ici soit

- comme un générateur de transformations linéaires locales adaptatives (premier modèle)
- comme une collection de champs mnémoniques

fonctionnant en parallèle. Soulignons cependant que le libre choix laissé au lecteur, choix qui pourrait sembler entamer la cohérence de notre propos, n'est qu'apparent et formel. D'une part, comme nous l'avons par ailleurs précisé, ces deux architectures ne sont pas exclusives; et d'autre part elles fonctionnent sur des principes tout à fait similaires. En effet, champs mnémoniques et réseaux de gaussiennes (ou d'ondelettes) expriment simplement une dépendance conditionnelle de la sortie du filtre par rapport à plusieurs variables d'entrées ou de contexte. Aussi bien dans le chapitres concernant le codage par population de fonctions que dans celui consacré aux champs mnémoniques il a été fait mention du fait que l'on pouvait dans la plupart des cas trouver des descriptions équivalentes de ces architectures utilisant des unités du type sigma-Pi simples ou généralisées. De plus, considéré comme un détecteur de configuration, un mnémon d'ordre k peut être décomposé en 2^k fonctions associées aux 2^k configurations d'entrées possibles. Ces fonctions ont pour valeur 0 si la configuration courante des entrées ne correspond pas à la configuration associée à l'adresse de la case mémoire et la valeur stockée dans la case mémoire adressée si la configuration est correcte. Bien que ces fonctions, discontinues, ne soient pas des fonctions à bases radiales, un mnémon est intrinsèquement porteur de la notion de base de fonctions. Inversement, rapprocher le codage par population de fonctions du modèle des champs mnémoniques pourrait se faire en sommant les résultats donnés par plusieurs modules indépendants

dont les cartes de contexte respectives sont sensibles à des variables de contexte différentes.

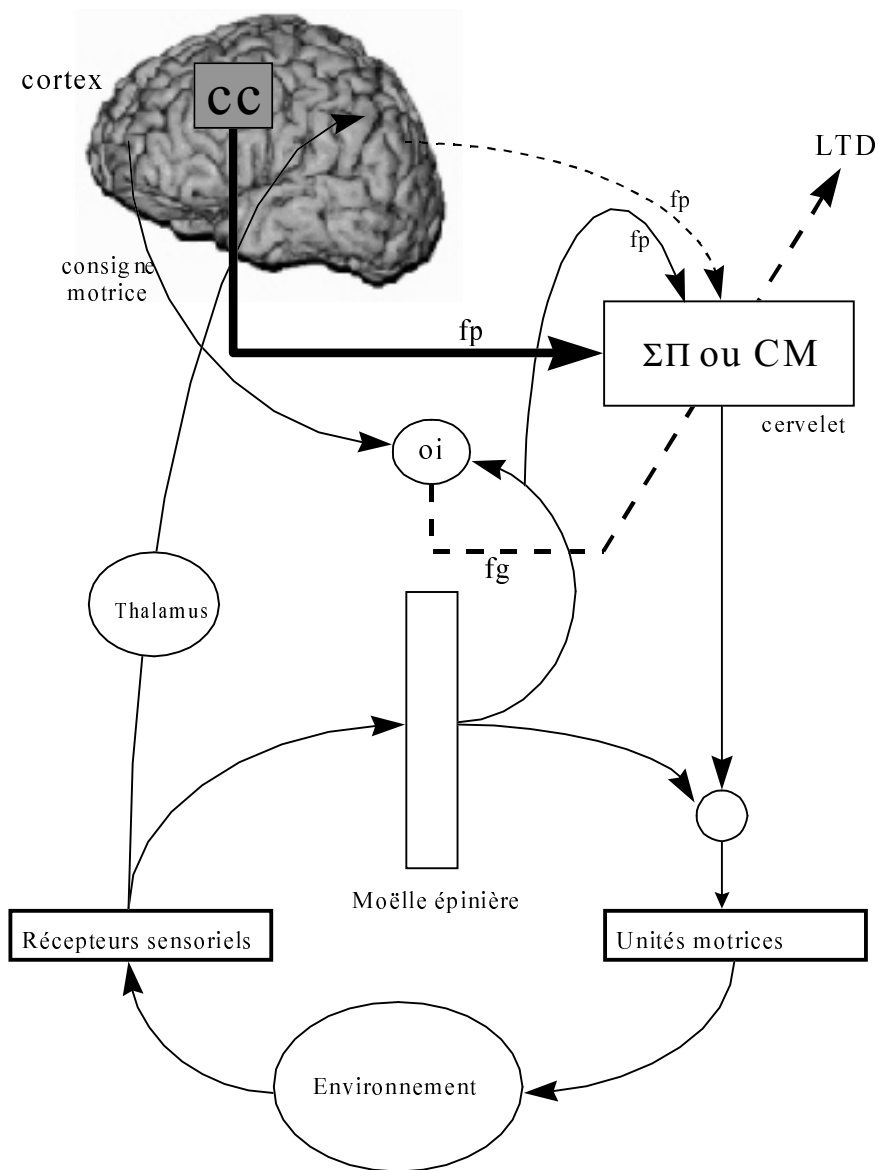


Figure 47. Modèle hypothétique de génération de la commande motrice avec localisation anatomique des différentes composantes des modèles. La moëlle épinière assistée de l'olive inférieure (**oi**) génère un signal d'erreur dynamique, éventuellement issu de la comparaison avec une consigne motrice fournie par le cortex. La correction de l'erreur est prise en charge par un filtre adaptatif (le cervelet muni de la LTD) selon le principe du «feedback-error learning». Le signal d'erreur motrice est porté par les fibres grimpantes (**fg**). Les entrées sensorielles (et éventuellement les copies efférentes motrices) provenant des neurones prémoteurs et du cortex constituent les entrées du filtre adaptatif (fibres parallèles **fp**). Celui-ci peut être implémenté par un modèle à réseau de gaussiennes dont la carte de contexte (**cc**) est dans une région du cortex et dont la dimension reflète la complexité de la transformation sensorimotrice. Mais on peut également proposer que le cortex soit un générateur de capteurs stochastiques fournissant un codage optimisé de l'information issue des récepteurs sensoriels destiné à des champs mnémoniques cérébelleux.

Chapitre 10

Modèles dynamiques internes et signaux composites

Pour aborder la question de l'apprentissage de transformations sensorimotrices dynamiques par le système nerveux central, nous avons choisi une tâche de poursuite visuo-manuelle dont l'accomplissement nécessite la prise en compte des propriétés dynamiques d'un système a priori inconnu des sujets. Ce travail expérimental présente deux principales originalités par rapport aux études utilisant un paradigme similaire:

- l'étude de la contribution d'informations sensorielles de nature non visuelle à l'apprentissage du contrôle,
- la proposition d'un modèle de contrôle dans lequel les nonlinéarités de la commande produite jouent un rôle stabilisateur essentiel.

Les résultats obtenus dans ces deux études nous permettent de proposer un modèle globale de cette tâche de poursuite:

- Les sujets semblent minimiser une erreur «dynamique» qui est une combinaison de l'erreur de poursuite instantanée et de ses dérivées premières et secondes.
- Les paramètres de cette combinaison définissent le comportement en boucle ouverte du système global composé de l'opérateur et de l'objet manipulé.
- La commande produite par les sujets est la somme d'une composante continue et d'une composante intermittente, à l'origine de mouvements stéréotypés.

Soulignons que ce modèle semble valide aussi bien pour les épreuves effectuées avec que sans retour d'effort. Il semble donc que la contrainte minimisée lors de la tâche reste d'origine essentiellement visuelle même lorsque le retour d'effort est actif, et que les sujets ne basculent pas d'un contrôle visuel à un contrôle en force. Cette observation soutient a posteriori notre argumentation concernant la contribution du retour d'effort aux performances des sujets. Ainsi, la présence d'un retour d'effort de faible amplitude ne semble pas fonda-

mentalement modifier les stratégies de contrôle des sujets même si le système mécanique est différent lorsque la boucle de retour haptique est active. Nous pouvons donc soutenir l'hypothèse que les informations d'origine haptique participent à l'amélioration d'un modèle interne de la dynamique du système contrôlé. Cette contribution à l'apprentissage se traduit en particulier par une augmentation de la «quantité d'apprentissage» pour les stimulations à «haute fréquence».

Nous nous devons cependant de limiter provisoirement ces conclusions aux conditions expérimentales et au système dynamique utilisés dans le présent travail. Mais cette conclusion est l'occasion de proposer les perspectives de développement de cette approche et de convaincre le lecteur de son intérêt dans le cadre de l'étude du contrôle moteur. L'application de la théorie du «sliding control» à l'étude du contrôle des mouvement est en effet une approche prometteuse. C'est d'abord un schéma de contrôle adaptatif proposant une hypothèse solide sur la façon dont le système nerveux résout le problème de la conversion d'une erreur «sensorielle»⁵⁷ en une erreur motrice. L'emploi du support formel des fonctions de Lyapunov permet de discuter explicitement de la question de la stabilité du contrôle des mouvements en particulier dans le cas d'un contrôle adaptatif où se mêlent dynamique du contrôle et dynamique de l'apprentissage. Cette approche semble particulièrement pertinente pour un grand nombre de comportements sensorimoteurs présentant des phases de mouvements rapides stéréotypées (contrôle du regard, contrôle de la posture du corps, réflexes vestibulo-oculaires et optocinétiques par exemple).

10.1 Applications du modèle dans un cadre clinique

Ce modèle permet en outre la décomposition de la stratégie de contrôle des sujets en différents modules dont les rôles sont bien identifiés (voir figure 42). Le premier module est celui qui est chargé de la production et de l'adaptation du signal d'erreur composite. Ce module est de nature anticipatoire et effectue un calcul analogue à une prédiction sur l'évolution temporelle de l'erreur sensorielle. Le second est constitué d'un ou plusieurs filtres adaptatifs (Ψ) chargés de la compensation des erreurs produites par le premier module. Le troisième module est un générateur de mouvement stéréotypés produits en boucle ouverte et permettant de garantir la stabilité du contrôle en dépit des imprécisions des deux premiers modules. L'inactivation de chacun des modules a des conséquences différentes sur l'allure des mouvements observés. Une disparition des mouvements balistiques entraîne forcément la disparition des phases correctives stéréotypées et met en cause la stabilité des mouvements. L'inactivation des filtres adaptatifs entraîne une diminution des capacités d'apprentissage et de la qualité du contrôle. En effet, dans ce cas, celui-ci est placé sous la seule responsabilité du générateur de signal d'erreur composite (premier module) qui ne peut, à lui seul, produire une commande motrice satisfaisante en particulier pour les mouvements rapides nécessitant un contrôle précis de la dynamique. On pourrait s'atten-

⁵⁷ Voir la définition de ce terme donnée dans l'introduction.

dre dans ce cas à une surproduction de mouvements correctifs intermittent destinés au maintien de la stabilité du contrôleur défaillant. Il serait tout à fait intéressant de vérifier si cette décomposition modulaire présente une réalité physiologique. Cette tâche pourrait dans un cadre clinique être proposée par exemple à des patients cérébelleux, des patients souffrant de l'atteinte d'une aire corticale ou encore à des patient déafférentés (privés de sensations haptiques et donc de la perception du retour d'effort). Le modèle proposé pourrait alors constituer un intéressant outil de diagnostic.

10.2 Interprétation de la dynamique neuronale

L'hypothèse d'un contrôle utilisant des variables composites a été validée ici dans le cadre d'une tâche particulière et uniquement au niveau comportemental. Cette étude doit se prolonger par une recherche des corrélats neuronaux du modèle comportemental. Une approche clinique, nous l'avons dit, permettrait d'identifier anatomiquement les différents éléments du schéma de contrôle. Mais on peut également espérer trouver des indices neurophysiologiques soutenant notre hypothèse. Le premier indice à rechercher est l'existence du calcul d'une erreur dynamique par des réseaux de neurones biologiques. Cette erreur

- doit obéir au critère de stabilité présenté auparavant;
- ne doit pas constituer un signal de commande.

Dans la discussion du chapitre 8, nous avons déjà présenté une liste de travaux montrant que la fréquence de décharge de neurones de nombreuses régions du système nerveux central pouvait être décrite par une combinaison linéaire d'une variable signifiante et de ses dérivées et éventuellement de deux variables significantes de natures différentes⁵⁸. Si l'on se place dans une perspective purement représentationnaliste, ce mélange de signaux n'a pas d'intérêt du point de vue du codage des informations: pourquoi combiner ces signaux pour ensuite les reconstruire indépendamment? Par contre, du point de vue du contrôle de la dynamique du corps et du maintien de la stabilité des mouvements, l'approche proposée justifie ces observations. L'utilisation de variable composites peut en effet être considérée comme un moyen de prédire les conséquences d'une action et de maintenir de la stabilité de la commande. Notre approche permet justement de montrer qu'il peut exister un lien entre l'utilisation de modèles internes prédictifs et la stabilité du contrôle dans la génération de la commande motrice.

10.3 Généralisations de cette hypothèses dans le cadre de la poursuite

⁵⁸ Le codage distribué d'une variable composite stable par un ensemble de neurones ne semble pas présenter de difficultés théoriques. En effet, dans le cadre d'un modèle d'interactions linéaires à l'intérieur de la population neuronale, les propriétés de stabilité de la variable composite globale codée par la population peuvent être obtenues à partir des propriétés de stabilité des variables composites codées par chacun des neurones [230, Slotine et Li, 1991].

visuomanuelle

Dans le cadre d'un protocole de poursuite visuomanuelle, la validation de cette hypothèse peut être généralisée

- à d'autres types de systèmes dynamiques,
- à d'autres segments corporels que ceux impliqués dans le contrôle du joystick (segment proximaux du bras)
- à d'autres interfaces ou modes de commande.

Cette généralisation permettrait de répondre aux questions suivantes :

- Une variations des caractéristiques dynamiques de l'objet manipulé entraînent-elles une modification des paramètres de la variable composite associée?
- Quelles sont les règles qui commande l'adaptation des paramètres de la variable composite lors de l'apprentissage⁵⁹?
- La composante continue, non stéréotypée, de la commande est-elle nécessaire au contrôle?
- Cette hypothèse reste-t-elle valable lorsque la dimension ou le nombre de degrés de liberté du système augmentent⁶⁰?

L'expérience préliminaire présentée dans la discussion du second chapitre de la troisième partie (chapitre 8) est un début de réponse à ces question et montre que cette hypothèse reste valide pour des segments distaux du bras et pour un mode de contrôle empêchant la production de la composante continue de la commande.

⁵⁹ Par exemple le déterminisme de l'évolution du seuil de déclenchement des mouvements stéréotypés.

⁶⁰ Le protocole et les outils d'analyse peuvent assez facilement être adaptés à une tâche de poursuite bidimensionnelle par exemple.

Chapitre 11

Contrôle projectif et contrôle conservatif

Au terme de cette étude, nous espérons avoir convaincu le lecteur de l'intérêt d'une approche multidisciplinaire du contrôle des mouvements. Ce travail, comme vous l'avez constaté, s'est inspiré de connaissances issues de la physiologie, de la robotique et de l'intelligence artificielle. Les apports respectifs de ces différents domaines nous ont permis de construire une vision cohérente des processus adaptatifs mis en jeu lors de cette tâche de contrôle visuomanuel un peu particulière. Celle-ci mobilise une habileté en grande partie propre à l'homme qui a joué un grand rôle dans l'évolution de ses capacités cognitives: sa capacité d'apprendre à manipuler des objets dont les propriétés dynamiques lui sont a priori inconnues [140, Leroy-Gourhan, 1965] . Ce dernier chapitre est l'occasion de prendre du recul et d'insister sur les quelques idées fortes qui motivent notre approche et ses développements futurs.

Nous avons suggéré que l'adaptation des transformations sensorimotrices aux caractéristiques dynamiques des objets contrôlés soit sous la responsabilité de filtres adaptatifs au fonctionnement distribué. Il ne fait aucun doute que cette approche se situe dans la droite ligne d'un fonctionnalisme connexionniste. Cependant, nous nous sommes attachés à montrer qu'il était possible de proposer des modèles n'utilisant pas de «représentations internes» ou «intermédiaires» et autorisant l'utilisation de règles d'apprentissage locales. Ainsi, ce qui fait la puissance de ces modèles n'est pas leur capacité à choisir de bonnes variables intermédiaires⁶¹ de calcul. Elle provient en grande partie de la richesse, de la diversité de l'information qui leur est fournie en entrée. Nous touchons là à une différence essentielle, du point de vue de l'acquisition et du traitement de l'information, entre la structure des robots tels qu'ils sont développés actuellement et celle des êtres vivants doués de motricité:

- les robots sont dotés d'un petit nombre de capteurs précis, peu bruités et procédant à la mesure d'une variable particulière ayant un sens physique,

⁶¹ Ces «variables intermédiaires» sont pour un perceptron multicouche les activités des neurones des couches cachées, c'est à dire les variables constituant une représentation intermédiaire du problème à résoudre.

- les organismes sont pourvus d'un très grand nombre de capteurs, aux propriétés dynamiques et modales très variées, dont l'activité peut être seulement corrélée à des combinaisons de variables significantes (du point de vue de l'observateur).

En accord avec les modèles présentés, nous suggérons que les capacités adaptatives des êtres vivants résident en grande partie dans cette multiplicité des récepteurs sensoriels. Les robots doivent sans doute à la spécialisation poussée de leurs capteurs la nécessité d'utiliser des représentations intermédiaires indispensables à la construction d'une transformation sensori-motrice complexe. Le système nerveux central ne fait lui peut-être que puiser des combinaisons pertinentes (du point de vue du mouvement ou de la tâche considérée) dans un répertoire de signaux dynamiques fourni par les récepteurs sensoriels. D'autre part, les réseaux utilisant des bases de fonctions non linéaires, occupent dans l'éventail des modèles connexionnistes une place particulière. L'information y est stockée de façon distribuée mais utilisée de façon locale. On pourrait dire que le mécanisme d'intégration de tels réseaux est intermédiaire entre les modèles holistiques⁶² et le modèle du «neurone grand-mère» dont l'équivalent dans le domaine du contrôle des mouvement est le «neurone servocontrôleur» des cybernéticiens [105, Houk, 1972] .

Pour rendre compte de la composante discontinue, stéréotypée et intermittente de la commande motrice, nous avons utilisé le support théorique du contrôle par surfaces glissantes qui, nous l'avons vu, permet de contraindre le système global [contrôleur + objet contrôlé] à adopter une dynamique particulière. L'adéquation des prévisions établies grâce à ce modèle avec les observations expérimentales nous permet de proposer que le contrôle des mouvements opère non seulement par le contrôle des sensations⁶³, mais par le contrôle de la dynamique des sensations. Le contrôle de cette dynamique est en partie assuré par des mouvements effectués en boucle ouverte, qui ne sont pas le reflet des non linéarités d'un servocontrôleur, mais qui appartiennent à un répertoire de mouvements stéréotypés mobilisés lorsque la stabilité du contrôle est mise en jeu. L'existence d'un tel mode de contrôle intermittent et stéréotypé a déjà été suspectée dans le cadre du contrôle de la posture dans lequel interviennent des réactions musculaires prototypiques dont la dynamique diffère de celle des processus de stabilisation.

«A temptation is to describe these movements as non-linéarities in a servocontrolled system. We think that it is more insightful to suppose that they belong to an innate or acquired repertoire of movements which are specified together with the adequate sensory cues by a control process different in nature» (in [59, Droulez et al., 1983]).

Les auteurs suggèrent de différencier deux modes de contrôle coexistant dans la génération de la com-

⁶² Dans ces modèles, tels que les perceptrons, les champs mnémoniques ou les modèles à bases de tenseurs [187, Pellionisz, 1984] [188, Pellionisz, 1988] , toutes les unités neuronales formelles sont impliquées avec la même importance dans le calcul de la sortie, quelle que soit la configuration courante des entrées.

⁶³ «It takes a while to understand that (living) control systems compensate for disturbances rather than respond to stimuli, that stimuli are controlled and not in control...», R.S. Marken dans la préface de [196, Powers, 1989] .

mande motrice:

- un mode **conservatif**, à l'origine de la composante continue de la commande, se référant au concept classique de boucle sensorimotrice et dont le but est de parvenir à maintenir le système dans le voisinage d'un état désiré.
- un mode **projectif**, à l'origine de la composante discontinue de la commande, intervenant lorsque le mode conservatif est mis en échec («It can be set into action when upper limits of the conservative mode are reached» [59, Droulez et al., 1983]).

Le bon fonctionnement du mode projectif nécessite l'existence de structures internes capables de choisir, dans le répertoire de commandes stéréotypées, celle qui permettra de basculer dans l'état désiré. Dans notre schéma de contrôle, ce rôle est tenu par la variable composite qui établit l'analogie d'une prédiction sur l'erreur. Du point de vue théorique, cette structure prédictive n'a pas besoin de constituer, comme le proposent les auteurs, un modèle interne complet⁶⁴ du système contrôlé, mais se doit seulement de présenter certaines garanties de stabilité. Il reste à établir le déterminisme du choix de la dynamique de cette prédiction (et en particulier découvrir ses liens avec la dynamique de l'objet manipulé) et de son évolution au cours de l'apprentissage.

⁶⁴ «the projective mode must be supported by a global representation of the world...»[59, Droulez et al., 1983]