

chapitre

10

Sans représentation, pas d'optimisation de l'action

Jérôme MUNUERA

*Centre de Neurosciences Cognitive, CNRS UMR 5229
Université de Lyon – Lyon*

1. Introduction	126
2. L'émergence de la représentation dans la compréhension des systèmes sensorimoteurs	127
3. Importance des représentations de l'action et contexte sensorimoteur	130
4. Conclusion	133

1. Introduction

Accomplir des mouvements des yeux, de la main ou du bras constitue, pour chacun d'entre nous, des actes moteurs simples et quotidiens. L'exemple de nombreux patients cérébrolésés montre pourtant combien les mécanismes du contrôle moteur sont vulnérables. Pendant longtemps, les problèmes de motricité furent décrits uniquement en termes de perturbations des entrées sensorielles (troubles sensitifs, proprioceptifs) ou des sorties motrices élémentaires (lésions pyramidales). Cette approche clinique du mouvement était à l'image de l'approche du contrôle moteur promue par les neurosciences : un système simple pour des gestes simples, exempt de tout processus de comparaison et de représentation.

De fait, les actions motrices volontaires furent longtemps considérées comme relevant de deux sous-systèmes distincts : les mouvements extrêmement rapides (inférieurs à 600 ms), dits « balistiques », qui, à l'image d'une balle de fusil une fois la gâchette enclenchée, ne pouvaient voir leur trajectoire modifiée, et les mouvements « conduits », beaucoup plus lents, mais dont la trajectoire pouvait être contrôlée durant l'exécution. Entre ces deux types de mouvement, la différence principale siègeait donc dans la capacité du système sensorimoteur à corriger le mouvement grâce à l'intégration de nouvelles variables exogènes – en l'occurrence les retours sensoriels de la position de la cible et du bras pour un geste de préhension par exemple – *via* le calcul d'un nouveau programme moteur ajusté aux nouvelles contraintes de l'environnement. Cette reprogrammation complète de la commande motrice¹, mobilisant des traitements corticaux supplémentaires, témoignait ainsi de la lenteur relative des mouvements « conduits » *vs.* « balistiques ».

Cette vision relativement simple du contrôle du mouvement s'est néanmoins révélée un peu trop rudimentaire. Contrairement aux conditions stables et aseptisées dans lesquelles sont réalisées la plupart des expériences scientifiques, le monde « réel » est en fait beaucoup plus complexe et variable. Cette variabilité sensorimotrice trouve son origine dans l'architecture même de nos effecteurs (les bras par exemple), qui, comme tous les systèmes (bio)mécaniques, sont naturellement variables : le simple fait de bouger génère en effet, au sein même des effecteurs de légères ondulations imperceptibles pour l'homme, mais qui sont source de perturbations. Celles-ci induisent alors une variabilité, que l'on nomme « bruit moteur », et qui s'accroît proportionnellement à la longueur des mouvements exécutés par les effecteurs. De même, le simple fait de déplacer nos yeux induit des modifications de nos repères spatiaux au sein du système nerveux central, modifications qui sont elles aussi, causes de variabilité. Or nos mouvements quotidiens – pour la plupart inférieurs à

1. La commande motrice désigne les paramètres (durée, amplitude, vitesse...) de l'acte moteur qu'un effecteur doit réaliser pour atteindre un but. Ces derniers sont implémentés sur la base des informations reçues par le système sensoriel. Ce phénomène de transformation sensori-motrice est appelé *planification* et/ou *programmation motrice*.

600 millisecondes – semblent ne pas être sensibles à ces perturbations, même s'ils en subissent bel et bien les effets.

La plupart de nos mouvements sont donc tributaires de processus complexes de coordination entre entrées sensorielles et sorties motrices, processus qui permettent non seulement de lancer un mouvement vers son objectif, mais aussi d'en surveiller l'exécution et de l'ajuster en temps réel à ces perturbations constantes. Cette « flexibilité » caractéristique, qui définit les capacités d'adaptation de nos actes moteurs rapides, traduirait ainsi la « marge d'erreur, ou écart par rapport à [la] norme de fonctionnement, que le système peut tolérer à l'exercice correct de la régulation ou de la fonction qu'il assume » (Paillard, 1976). Le système peut donc « rattraper ou corriger ces erreurs éventuelles ou faire face à une certaine marge d'imprévu grâce aux régulations dont il est doté, sans pour autant avoir à modifier sa structure interne ». Nous allons voir que cette flexibilité caractéristique du système moteur ne peut précisément faire l'économie d'une composante *représentationnelle* de l'action : la copie d'efférence.

2. L'émergence de la représentation dans la compréhension des systèmes sensorimoteurs

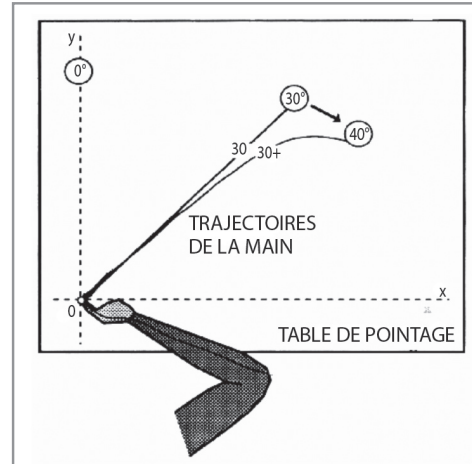
Le concept de « modèles internes » fut donc introduit pour caractériser ces phénomènes de compensation. En substance, les modèles internes sont des modules de comparaisons entre variables motrices et sensorielles, destinés au contrôle des effecteurs. L'originalité de ces modèles est qu'ils postulent l'existence d'une *représentation* de l'action exécutée, destinée à minimiser l'impact des différentes perturbations du système par le biais d'ajustements très rapides (et non plus d'une reprogrammation complète) de la commande motrice.

Plusieurs études comportementales ont fourni des preuves formelles de cette formidable capacité qu'a le système nerveux central à corriger en ligne des mouvements extrêmement rapides, en démontrant qu'il était capable de s'ajuster à des perturbations artificielles de son environnement bien plus importantes que le bruit moteur endogène que nous venons de décrire plus haut. Dans ces expériences, les participants avaient pour instruction d'atteindre des cibles avec leur bras. Ponctuellement, les chercheurs modifiaient la position finale de la cible à atteindre (figure 10.1). Les résultats ne montrèrent aucun effet significatif des principaux paramètres cinématiques (vitesse, précision finale, accélération) sur les mouvements visumoteurs normaux, comparés aux mouvements perturbés par le déplacement de la cible (Goodale, Pelisson et Prablanc, 1986 ; Prablanc et Martin, 1992).

En montrant que les sujets étaient capables d'ajuster leurs mouvements de pointage sans toutefois rallonger le temps de l'essai, ni diminuer la précision finale du geste, ces études ont contribué à écarter l'hypothèse d'une re-programmation motrice,

Figure 10.1

La perturbation des essais « parasités » consistait en une modification de la position de la cible à atteindre au cours de l'exécution de l'essai. Ici le déplacement se faisait de la cible « 30° » à la cible « 40° », soit un saut de 10°. Ce changement de position de cible, communément dénommé « saut de cible », intervenait durant les saccades oculaires des sujets (mouvements rapides des yeux d'un point à un autre). Cet artifice expérimental permettait, d'une part, de rendre le saut de cible non perçu aux yeux du sujet en raison du phénomène de suppression saccadique (la vitesse élevée de déplacement de l'image projetée sur la rétine inhibe en effet toute perception consciente des modifications de l'environnement), et d'autre part, d'accroître expérimentalement la variabilité naturelle du système afin de mieux observer ses capacités d'adaptation. Adapté, avec permission des auteurs, d'après Prablanc et Martin. JNP-1992.



trop exigeante d'un point de vue temporel. Ces études plaidaient ainsi en faveur de l'existence de modules de contrôle au sein du système sensorimoteur – modules qui, nous le verrons, présupposent l'existence d'une représentation de la commande motrice (la copie d'efférence) sans laquelle nos mouvements, même rapides, ne pourraient être ajustés.

2.1. Du concept d'encodage simple aux modèles internes

Le fait que tout système moteur soit naturellement et constamment bruité, couplé à ces phénomènes de flexibilité motrice, ont contribué à écarter l'idée selon laquelle les mouvements seraient simplement programmés et réalisés sur la base de données sensorielles encodées en données motrices. Un concept-clé des *modèles internes* émergea alors pour rendre compte de ces capacités d'ajustement ultrarapides. Il s'agit de représentations dynamiques de l'état de nos appareils moteurs, inscrites dans le système nerveux central. Deux types distincts de modèles internes ont pu être distingués :

- a) un modèle dit « inverse », qui calculerait les forces à produire sur la base d'un état estimé (position d'une cible à atteindre, état des effecteurs) et d'un état futur désiré (atteindre la cible avec l'effecteur) ;
- b) un modèle « prédictif », qui émettrait une prédiction instantanée de l'état sensori-moteur courant (position du bras, vitesse...) sur la base de l'état antérieur du système (la position de mon bras à l'instant précédent) et d'une copie de la commande motrice en cours d'exécution : la copie d'efférence (Wolpert, Ghahramani et Jordan, 1995 ; Wolpert et Kawato, 1998). Cette copie est une reproduction de la commande motrice, qui, à l'inverse de cette dernière, **ne « commande » pas l'activation des muscles effecteurs**. Elle est néanmoins émise en parallèle de la commande motrice ;

mais au lieu d'aviser directement le cortex moteur, elle informe les structures sensorimotrices de l'état courant du système (*i.e.*, l'action en cours d'exécution). Durant une action, la divergence entre les retours sensoriels enregistrés par les capteurs sensoriels d'une part, et les retours sensoriels et moteurs annoncés par ce modèle prédictif d'autre part, sera dès lors utilisée pour corriger l'estimation interne du système. En parallèle, le modèle inverse sera informé des ajustements qu'il est nécessaire d'apporter à la commande motrice en cours de réalisation. Ce « rouage » continu permet ainsi de corriger l'acte moteur « en ligne » par une remise à jour constante de la commande motrice (figure 10.2). Autrement dit, il n'est plus nécessaire de reprogrammer complètement l'acte moteur pour l'ajuster aux nouvelles contraintes de l'environnement : il suffit pour cela de mettre à jour la « représentation » de la commande motrice (information *théorique et a priori*) après comparaison avec les retours sensoriels de l'action elle-même (informations *concrètes et a posteriori*).

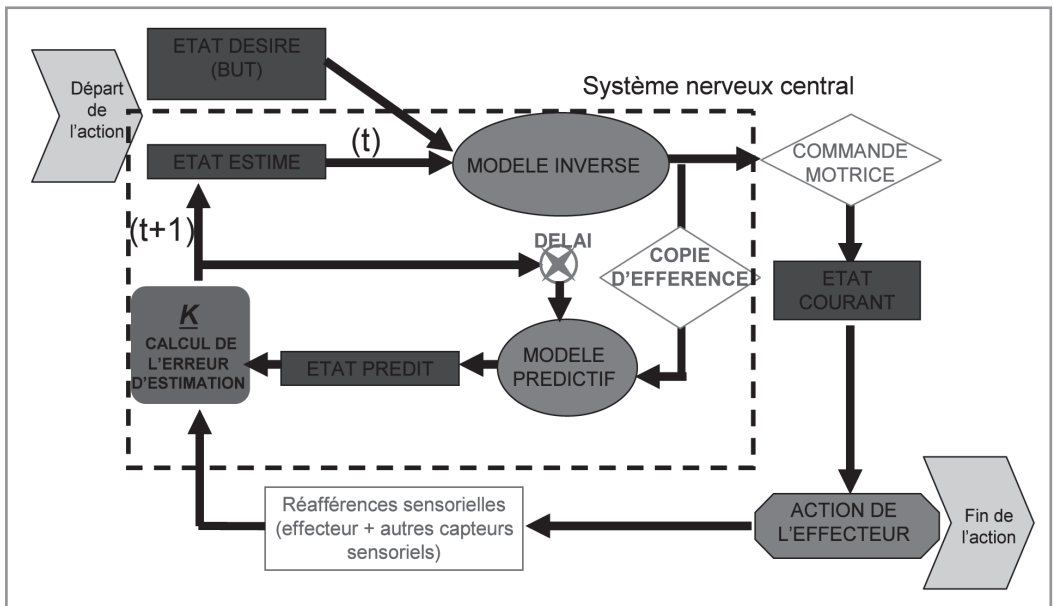


Figure 10.2

Schématisme de la remise à jour motrice via les modèles internes inverses et prédictifs. Ce schéma met en évidence le phénomène de boucles sensorimotrices permettant – grâce au modèle prédictif et aux réafférences sensorielles – de remettre à jour à $t+1$ la commande motrice de t – émise par le modèle inverse – à chaque itération du système. L'état désiré pourrait ici représenter l'objet à atteindre et l'état estimé, la position du bras par rapport à l'objet. La flèche bleue ciel en haut à gauche représente les conditions initiales du système nerveux avant même le départ de l'acte moteur et celle en bas à droite représente la « sortie » de la boucle une fois le bras positionné sur l'objet désiré. Les boucles sensori-motrices par le modèle ci-dessus sont susceptibles d'être implémentées plusieurs fois au cours d'un mouvement.

2.2. Une représentation dynamique de l'acte moteur

Parce que nos mouvements sont très variables, le modèle prédictif, toutefois, est nécessairement imparfait. Cette variabilité entraîne en effet une différence sensible entre l'exécution réelle du mouvement et son information théorique, représentée par la copie d'efférence. Dès lors, les retours sensoriels exogènes, comme les réafférences proprioceptives de l'effecteur – ou encore les réafférences visuelles de la position de la cible –, pourront également être utilisés pour estimer directement l'état du système sensorimoteur.

La présence d'une *représentation* de l'acte moteur prend donc tout son sens dans ce contexte. Par l'intermédiaire des modèles internes prédictifs, la copie d'efférence va en effet permettre de comparer les signaux endogènes émis par le système (commande motrice émise et ses conséquences sensorielles supposées) aux signaux exogènes qui en découlent (réafférences sensorielles). Cette comparaison entre représentation de l'action et conséquences réelles induites permettra au système nerveux central de calculer en permanence l'écart entre ces deux entités, puis d'émettre une erreur d'estimation qui sera corrigée par un ajustement de l'acte moteur en cours d'exécution.

En raison de ses capacités d'adaptation dynamique, ce processus témoigne donc d'un cercle sensorimoteur « vertueux », affinant peu à peu la représentation de l'action, puis l'action exécutée elle-même.

2.3. En bref...

En générant une estimation constante de l'état du système, les **modèles prédictifs** émettent une **représentation dynamique** de cet état, qu'il est ensuite possible de comparer à un état idéal (l'objectif du mouvement) ou réel (les retours sensoriels de l'action exécutée); le produit de cette comparaison permet d'ajuster l'effecteur au but à atteindre. Durant l'émission de la **copie d'efférence**, la notion de représentation prend alors toute sa signification: en allant informer les structures sensorimotrices sur l'action en cours d'exécution, la copie d'efférence révèle qu'elle est bien un facteur central des phénomènes représentationnels de l'action.

3. Importance des représentations de l'action et contexte sensorimoteur

La comparaison modèles internes/signaux sensoriels réafférents permet de minimiser la variabilité du système. Or il reste à déterminer la nature des variables qui vont être privilégiées durant la comparaison: quelle est la contribution respective de la copie d'efférence et des réafférences sensorielles dans la remise à jour de la commande motrice?

Récemment, nous avons tenté de répondre à cette question au cours d'une tâche de saccades visuelles (Muñuera, Morel, Duhamel et Deneve, 2009). Notre postulat de base était que les fluctuations motrices augmentaient avec le temps et l'amplitude des mouvements. Dès lors nos hypothèses prédisaient que plus une séquence de saccades serait courte, moins elle devrait comporter de bruit moteur, et de fait, le signal de la copie efférente serait davantage pris en considération dans la remise à jour du système saccadique. À l'inverse, plus les mouvements oculaires allaient être longs, plus le bruit moteur devrait augmenter; augmentation qui par ailleurs devraient se faire au profit des retours sensoriels, lesquels verraient un accroissement de leur influence corrélée par conséquent à une perte de confiance accordée à la copie d'efférence.

Nos sujets devaient réaliser une séquence de deux saccades oculaires en succession rapide: du point de départ vers une cible 1, puis de la cible 1 vers une cible 2. La première saccade était visuellement guidée, car l'œil devait se porter sur la cible 1 encore présente à l'écran. La deuxième saccade était mémorisée, car la cible 2 n'était que brièvement flashée, et cela, avant le départ de la première saccade. La position de la cible 1 pouvait donc être prise en compte afin de calculer l'erreur motrice de la première saccade (différence entre la position de l'œil et la position de la cible 1) et ajuster ou non la direction de la deuxième saccade par rapport à cette erreur.

À l'insu des sujets, nous introduisions parfois une erreur motrice artificielle en faisant sauter la première cible durant la première saccade. Rappelons que ce saut de cible n'était pas perçu par les sujets en raison du phénomène de suppression

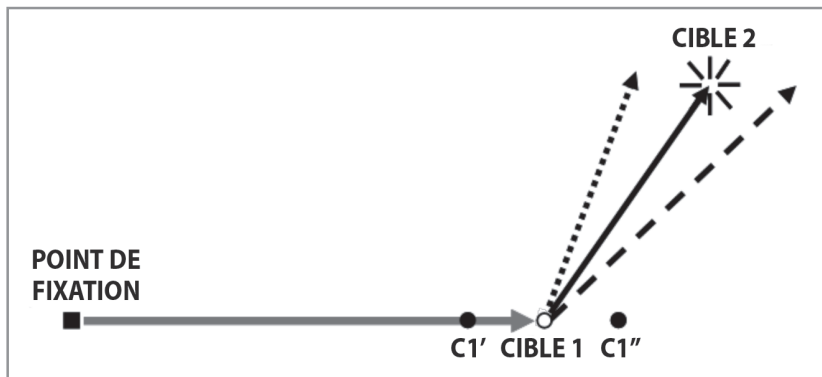


Figure 10.3

Description de la tâche et illustration des hypothèses relatives à la position de l'œil à la fin de la dernière saccade. Si le système saccadique est complètement contrôlé par les retours visuels, l'œil devrait se trouver à gauche ou à droite de la position réelle du flash de la cible 2 (les flèches en pointillés et hachurées représentent respectivement la direction de la dernière saccade pour des essais avec saut de cible centripète – $C1'$ – et centrifuge – $C1''$) ou à l'emplacement réel du flash initial s'il est guidé par le modèle prédictif basé sur la copie d'efférence (barre noire pleine quelle que soit la direction du saut de cible).

saccadique (cf. figure 10.1). Ce phénomène avait pour conséquence de rendre la première saccade trop longue lorsque le saut était centripète, ou trop courte lorsqu'il était centrifuge. La correction de la deuxième saccade vers la deuxième cible mémorisée nous a donc permis de mesurer la contribution relative des réafférences visuelles et de la copie d'efférence dans la remise à jour oculomotrice. En d'autres termes, si le système traitait la différence entre la nouvelle position de la cible 1 après le saut, et la position de l'œil à la fin de la première saccade comme une véritable erreur motrice, la position finale de l'œil autour de la cible 2 devait être ajustée avec la même amplitude que le saut de cible. La deuxième possibilité était que l'œil ignore les réafférences visuelles de la nouvelle position de la cible 1 – considérant alors que sa première saccade n'était pas biaisée même s'il existait un écart entre la position de l'œil et la position de la cible 1 – et s'en tiennent à la saccade vers la cible 2 qu'il avait programmée au début même de l'essai (juste après le flash de la cible 2, et avant même le départ vers la cible 1).

Puis, afin de tester si le poids relatif de chaque composante était corrélé à leur niveau de variabilité, nous avons également manipulé la variance motrice de la première saccade. La cible 1 pouvait ainsi être présentée à 6, 12 ou encore 18 degrés du point de fixation initial. La variance de la position de l'œil autour de la cible 1 allait par conséquent être corrélée à l'excentricité de la cible 1 par rapport au point de fixation (de faible pour les saccades de 6° à forte pour celles de 18°). Nous avons donc pu étudier si les sujets ajustaient la direction de leur dernière saccade en fonction de l'intensité de la variabilité motrice (qui quantifie les écarts à la cible sur l'ensemble des essais) ; c'est-à-dire s'ils allaient accorder une fiabilité plus grande à leur copie d'efférence pour les mouvements courts (et peu variables) et plus faibles pour les mouvements longs (au profit des retours sensoriels) (figure 10.3).

Nos résultats témoignent de l'importance de la présence d'une représentation au sein du système moteur. Ils démontrent que la contribution relative des réafférences sensorielles et du modèle prédictif (copie d'efférence), dans la remise à jour d'une commande motrice (*i.e.*, la dernière saccade), est calculé de manière récursive à partir de la variance sensorimotrice. En d'autres termes, plus la première saccade était longue, *plus le bruit moteur augmentait* – l'accroissement de la variabilité motrice était en effet bien corrélée à l'augmentation de l'amplitude des premières saccades – et plus les réafférences visuelles étaient considérés comme importantes pour l'ajustement de la deuxième saccade aux perturbations du saut de cible (figure 10.4). En revanche, plus la saccade était courte – *et donc faiblement bruitée* –, plus la représentation de l'action *via* la copie d'efférence était considérée comme valide par le système. Les secondes saccades des essais perturbés étaient alors identiques aux essais sans saut de cible, car elles étaient réalisées sur la foi des seules informations initiales, négligeant les modifications de l'environnement visuel consécutives au saut de cible. Le système considérait qu'il ne s'était pas trompé à la fin de la première saccade et que l'œil se trouvait bien là où il devait l'être, c'est-à-dire

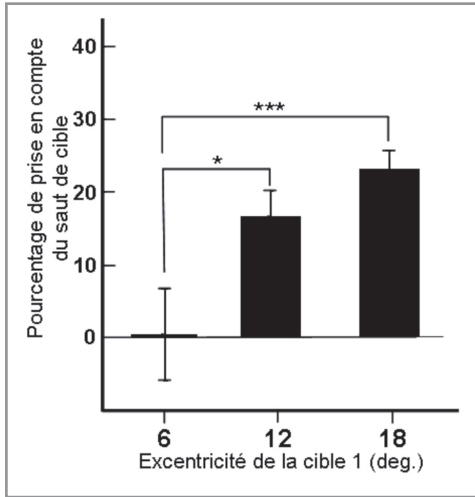


Figure 10.4

Résultats expérimentaux: effet de l'excentricité de la cible 1 (donc de l'amplitude de la première saccade) sur la position de l'œil autour de la cible 2. Plus la taille de la première saccade augmente et plus la position de la cible 1, après son saut, est prise en compte pour corriger la réalisation de la dernière saccade. Chaque colonne et barre d'erreurs représentent respectivement la moyenne et l'erreur standard pour les 3 amplitudes de saccades primaire (6, 12 et 18°). Les astérisques représentent les tests paramétriques de significativité (* $p < 0.05$ et *** $p < 0.001$).

à l'endroit indiqué par la copie d'efférence; par conséquent, il n'introduisait pas de modifications dans ce qu'il avait décidé au début de la séquence saccadique.

Ces résultats traduisent l'existence, au sein du système sensorimoteur, de modèles internes obéissant à une logique de contrôle optimal (Deneve, Duhamel et Pouget, 2007). Le poids accordé à la copie d'efférence dans la remise à jour motrice décroît en effet comme une fonction du bruit moteur. Il est également important de souligner que la représentation de l'action n'est pas toujours considérée comme digne de confiance par le système sensori-moteur, qui préférera, dans certains cas – notamment les longs mouvements (bruités) – s'appuyer plutôt sur des signaux exogènes afin d'adapter au mieux le système.

4. Conclusion

Les modèles internes sont au centre des processus représentationnels de l'action, car ils permettent de maximiser le comportement moteur d'un individu en comparant une *représentation* théorique de l'action à des données sensorielles réelles.

Plusieurs études tentent actuellement de préciser la nature des corrélats neuronaux de ces modèles. Parmi les différentes hypothèses, il a été suggéré que le cortex frontal pouvait être impliqué dans l'émission des cartes de saillances visuelles dédiées à la génération de représentations spatiales. Le cervelet et le colliculus seraient quant à eux impliqués dans la génération des copies d'efférence pour les actes visuo-moteurs, tandis que le cortex pariétal serait inféodé aux transformations de coordonnées sensorielles en coordonnées motrices, et jouerait un rôle important dans le processus de comparaison entre retours sensoriels et représentation de l'action. À terme, une meilleure détermination de ces mécanismes d'optimisation motrice et de

leurs corrélats neuronaux pourrait permettre, non seulement de mieux prendre en charge les déficits sensorimoteurs, mais également d'améliorer la mise en place et le traitement de signaux physiologiques impliqués dans la gestion d'interface cerveau-machine; probablement l'un des défis neuroscientifiques majeurs des prochaines années.

MOTS CLÉS

- ◇ Modèle interne
- ◇ Copie d'efférence
- ◇ Réafférence sensorielle
- ◇ Contrôle sensorimoteur
- ◇ Erreur motrice
- ◇ Ajustement
- ◇ Commande motrice
- ◇ Système saccadique
- ◇ Psychophysique
- ◇ Neurosciences cognitives

RÉSUMÉ

Regarder ou saisir un objet constituant, à première vue, des actes simples et triviaux. Néanmoins le contrôle de tels mouvements nécessite, entre autres, l'existence de processus de coordination complexes entre entrées sensorielles et sorties motrices, afin de compenser l'effet de la variabilité sensorimotrice inhérente à tout système moteur. Un concept clé décrit ces processus de contrôle : les modèles internes. Il s'agit de représentations dynamiques de l'état de nos appareils sensorimoteurs, inscrites au sein d'un réseau d'aires cérébrales. Ces représentations permettent la comparaison entre un mouvement désiré, reflété par une copie d'efférence représentant la commande motrice programmée initialement pour atteindre un but, et le mouvement réalisé (souvent variable) donné par les réafférences sensorielles proprioceptives et visuelles. Lorsqu'une différence est perçue suite à cette comparaison, un signal d'erreur motrice serait envoyé afin d'ajuster le mouvement en cours d'exécution. Ce chapitre souligne ainsi l'existence, au sein du système sensorimoteur, de processus de représentation de l'action permettant l'optimisation de nos mouvements.

QUESTIONS POUR MIEUX RETENIR

1. Qu'est-ce qu'un modèle interne ?
2. Pourquoi les modèles internes sont-ils indispensables au bon fonctionnement de notre système sensorimoteur ?
3. Que représente la copie d'efférence ?
4. Comment les réafférences sensorielles et la copie d'efférence permettent-elles d'optimiser nos actions ?