



**HAL**  
open science

# Représentation et gestion de l'incertitude pour l'action

Pierre Morel

► **To cite this version:**

Pierre Morel. Représentation et gestion de l'incertitude pour l'action. Médecine humaine et pathologie. Université Claude Bernard - Lyon I, 2011. Français. NNT : 2011LYO10007 . tel-00925848

**HAL Id: tel-00925848**

**<https://theses.hal.science/tel-00925848>**

Submitted on 8 Jan 2014

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Université Claude Bernard Lyon I

Ecole doctorale Neurosciences et Cognition (NSCo)

# Représentation et gestion de l'incertitude pour l'action

---

**Pierre MOREL**

Directeur de thèse:

Dr. Jean-René DUHAMEL

Co-encadrants:

Dr. Pierre BARADUC

Dr. Sophie DENÈVE

Rapporteurs :

Dr. Benoît GIRARD

Dr. Guillaume MASSON

Jury :

Dr. Robert van BEERS

Dr. Pierre BARADUC

Dr. Sophie DENÈVE

Dr. Jean-René DUHAMEL

Pr. Rémi GERVAIS

Dr. Benoît GIRARD

Dr. Guillaume MASSON



# Laboratoires

Centre de Neurosciences Cognitives  
CNRS UMR 5229  
67, Bd Pinel  
69500 BRON

Groupe de Neurosciences Théoriques  
Ecole Normale Supérieure  
Département d'Études Cognitives  
29, rue d'Ulm  
75005 PARIS

# Résumé

Nos entrées sensorielles, comme nos mouvements, sont entachés d'incertitudes. Pourtant, notre système nerveux central semble être aussi précis que possible compte tenu de ces incertitudes : il les gère de manière optimale, par exemple en pondérant des informations sensorielles redondantes en fonction de leur fiabilité, ou en prenant en compte ses incertitudes motrices lors de la réalisation de mouvements.

Si les modalités des combinaisons d'informations redondantes sont bien connues lors de tâches statiques, elles le sont moins en conditions dynamiques, lors de mouvements. La partie expérimentale de cette thèse a permis de confirmer l'existence de mécanismes d'estimation et de contrôle optimaux des mouvements chez l'humain. En effet, nous avons mis en évidence l'intégration optimale d'information visuelle lors de la réalisation de saccades à la lumière : lors de séquences de saccades, le système visuomoteur est capable d'utiliser l'information visuelle pour mettre à jour ses estimations internes de la position de l'œil. Une étude complémentaire des sources de variabilité des saccades suggère un rôle similaire pour la proprioception extra-oculaire. Par une troisième expérience, novatrice, nous avons montré que le toucher est pris en compte en temps réel lors de mouvements de la main en contact avec une surface. Nous avons également inféré une mesure de la variance de l'information tactile.

Enfin, à partir des connaissances sur la représentation des variables sensorimotrices dans le système nerveux, nous avons construit plusieurs réseaux de neurones qui implémentent de manière proche de l'optimum statistique la planification et le contrôle de mouvements.

# Mots-clés

Saccade, remapping, copie d'efférence, proprioception, toucher, mouvement de pointage, bayésien, réseaux de neurones, modèle interne, planification, incertitude, codage populationnel.

# Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier vivement les rapporteurs, le Dr. GIRARD et le Dr. MASSON, pour avoir accepté de lire et d'évaluer ce manuscrit. Je remercie également les membres du jury, le Dr. van BEERS et le Pr. GERVAIS, qui me font l'honneur de juger mon travail.

Bien sûr, je remercie chaudement mes encadrants, Sophie DENÈVE et Pierre BARADUC, pour leurs innombrables idées, leur perspicacité et même leur minutie. Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à Jean-René DUHAMEL, mon directeur de thèse, pour m'avoir accueilli au sein du Centre de Neurosciences Cognitives. Je remercie également Philippe VINDRAS pour ses conseils statistiques, Michel DESMURGET pour ses encouragements matinaux, et tous deux pour leur travail de relecture. Merci aux membres du GNT pour leur conseils lors des petits-déjeuners du jeudi, particulièrement à Udo ERNST, sans qui une partie de ce document n'aurait pas vu le jour.

Enfin, je suis à court d'adjectifs pour remercier les personnes qui comptent le plus à mes yeux, pour leurs multiples soutiens mais aussi pour la relecture à laquelle ils se sont astreints : Céline, François-Xavier et mes parents.



# Table des matières

---

<b>Introduction</b> . . . . .	<b>1</b>
Incertitude dans le système sensorimoteur . . . . .	2
Caractérisation de l'incertitude . . . . .	2
<i>Qu'est-ce que l'incertitude ?</i>	
<i>Variabilité du comportement humain</i>	
<i>Estimation des origines de la variabilité</i>	
Sources d'incertitude dans l'information visuelle . . . . .	6
<i>Transduction et amplification d'un signal visuel</i>	
<i>Précision de l'échantillonnage et de la représentation d'information visuelle</i>	
<i>L'œil, un capteur mobile</i>	
<i>Caractéristiques de l'incertitude visuelle</i>	
Sources d'incertitude dans l'information proprioceptive . . . . .	12
<i>Nature et fiabilité du signal capté par les capteurs proprioceptifs</i>	
<i>Dimensionnalité et référentiel</i>	
Sources d'incertitude dans l'information tactile . . . . .	17
<i>Échantillonnage spatial et temporel de l'information tactile</i>	
<i>Quelle information tactile pour l'action ?</i>	
Sources centrales d'incertitude . . . . .	21
<i>Bruit neuronal : bruit ou signal ?</i>	
<i>Transformations sensorimotrices</i>	
Incertitudes motrices. . . . .	25
<i>Transduction de la force</i>	
<i>Bruit dépendant du signal</i>	
Gestion de l'incertitude pour l'intégration sensorielle : le cadre de travail probabiliste . . . . .	27
Inférence probabiliste pour la perception unimodale . . . . .	30
<i>Perception visuelle et a priori</i>	
<i>Utilisation de distributions a priori pour l'intégration sensorimotrice</i>	
<i>Prise de décision et optimalité</i>	
Intégration multi-sensorielle optimale . . . . .	34
<i>Combinaison optimale d'informations sensorielles</i>	
<i>Limites de la combinaison optimale</i>	
Bases neurales : Représentations probabilistes . . . . .	38
<i>Codage populationnel</i>	
<i>Approche computationnelle des codages populationnels</i>	
<i>Interprétation probabiliste du codage populationnel</i>	
Contrôle en ligne des mouvements et optimalité . . . . .	45
Intégration sensorimotrice en conditions dynamiques . . . . .	45
<i>Nécessité du modèle interne direct</i>	
<i>Modèles internes pour le mouvement du bras</i>	
<i>Remapping : implémentation d'un modèle direct dans le système visuomoteur</i>	
<i>Modèle neuronal d'un filtre de Kalman</i>	

Contrôle sensorimoteur optimal. . . . .	56
<i>Invariants des mouvements</i>	
<i>Programmation motrice optimale</i>	
<i>Contrôle feedback optimal</i>	
<i>Existence d'un contrôle feedback dans le système visuomoteur</i>	
Travaux réalisés. . . . .	64
Intégration d'information visuelle post-saccadique. . . . .	64
<i>Question</i>	
<i>Travaux préalables</i>	
<i>Travaux présentés</i>	
Intégration d'information tactile pendant le déplacement du membre supérieur . . . . .	68
Modèles neuronaux pour le contrôle moteur optimal. . . . .	68
<b>Intégration de l'information visuelle post-saccadique . . . . .</b>	<b>71</b>
Résumé . . . . .	71
Abstract . . . . .	72
Introduction . . . . .	72
Material and methods . . . . .	73
Subjects . . . . .	73
Setup . . . . .	74
Task . . . . .	74
Visual Perturbations . . . . .	75
Eye tracker calibration . . . . .	77
Data analysis . . . . .	77
Model . . . . .	78
Results . . . . .	79
Compensation of the visual perturbation . . . . .	79
Optimal integration of target and background information. . . . .	81
<i>Optimal cue combination for different cue reliabilities</i>	
<i>Temporal dynamics of the visual information processing</i>	
Corrective saccades as markers of visual information uptake . . . . .	85
<i>Corrective saccades are triggered by the post-saccadic T1</i>	
<i>Predictability of post-saccadic T1 and latency of corrective saccades</i>	
<i>Link between corrective saccades and perturbation compensation</i>	
Discussion . . . . .	89
Optimal use of postsaccadic visual information . . . . .	89
Temporal dynamics of the sensorimotor integration . . . . .	90
Suboptimal corrective saccades. . . . .	91
Neural bases of the postsaccadic update process . . . . .	91
Conclusion . . . . .	92
Appendix . . . . .	92
<b>Estimation des sources d'imprécision des saccades oculaires . . . . .</b>	<b>93</b>
Résumé . . . . .	93
Abstract . . . . .	94
Introduction . . . . .	94
Materials and methods . . . . .	95
Subjects . . . . .	95

Setup . . . . .	. 95
Task . . . . .	. 95
Data analysis . . . . .	. 95
Model . . . . .	. 96
Results . . . . .	. 97
Experimental positional variance in time and space . . . . .	. 97
Model trajectories . . . . .	. 97
Parameter estimation. . . . .	. 99
Model variance in time and space . . . . .	. 99
Correlations between kinematic markers of the saccade . . . . .	. 99
Conclusion . . . . .	.101
<b>Intégration d'information tactile pour le contrôle du pointage manuel . . . . .</b>	<b>.103</b>
Résumé . . . . .	.103
Introduction . . . . .	.104
Material and methods . . . . .	.105
Subjects . . . . .	.105
Setup . . . . .	.105
Calibration . . . . .	.107
Task . . . . .	.107
Perturbations . . . . .	.108
Conditions. . . . .	.110
Feedback . . . . .	.111
Data analysis . . . . .	.111
Results . . . . .	.112
Undetected tactile perturbations . . . . .	.112
Tactile feedback reduces movement variance. . . . .	.113
Movement duration compensates tactile perturbation . . . . .	.113
Effect of perturbation on movement endpoint position . . . . .	.115
Compensation of tactile perturbation by finger velocity . . . . .	.117
Model . . . . .	.118
Conclusion . . . . .	.119
<b>Modèles neuronaux pour le contrôle moteur stochastique . . . . .</b>	<b>.121</b>
Résumé . . . . .	.121
Introduction . . . . .	.121
Material and methods . . . . .	.122
Encoding . . . . .	.122
Implementation of internal models . . . . .	.123
<i>General principle</i>	
<i>Minimal 3D forward weights</i>	
<i>Minimum jerk forward weights</i>	
<i>Signal-dependent noise forward weights</i>	
Models and results . . . . .	.129
Multi-layered network . . . . .	.129
<i>Model</i>	
<i>Results: influence of network parameters</i>	
<i>Results: signal-dependent noise</i>	

Dual-layer network . . . . .	.134
<i>Model</i>	
<i>Decoding of the final activity</i>	
<i>Results: "minimum-jerk "</i>	
<i>Results: signal-dependent noise</i>	
<i>Results: feedback control</i>	
Markov decision process . . . . .	.142
<i>Model</i>	
<i>Results</i>	
<b>Conclusion générale . . . . .</b>	<b>.149</b>

# Introduction

---

« Faute ! » : ce cri retentit sur les courts de tennis lors des services des meilleurs joueurs mondiaux. Les années d'entraînement subies par ces joueurs ne suffisent pas à réduire totalement la variabilité inhérente à tous les mouvements. À l'imprécision de leurs actions s'ajoute une incertitude sensorielle : si le service est réussi, le joueur adverse ne dispose que de très peu de temps pour déterminer où il devra se placer pour intercepter la balle à peine visible à cause de sa vitesse importante. Au quotidien, les conséquences de nos incertitudes ne sont pas aussi apparentes ; nos mouvements sont certes variables, mais ils atteignent leur but la plupart du temps. Toutefois, une incertitude sur l'estimation de la position de la grande tasse de thé posée à côté de l'ordinateur portable, couplée à une incertitude sur la localisation de notre propre coude, peut avoir des conséquences désastreuses pour la survie du gadget électronique !

Comment notre système nerveux central gère-t-il ces incertitudes ? Comment arrive-t-il à produire des comportements adéquats en présence de ces incertitudes ? Ce sont des questions clés des neurosciences du système sensorimoteur. L'importance de ces questions se mesure peut-être en comparant les mouvements humains à ceux des robots actuels les plus perfectionnés : ces robots sont capables d'effectuer des mouvements d'une précision incroyable... mais échouent lorsqu'il doivent les générer de manière autonome. Autrement : l'ordinateur *Deep Blue* a battu le maître d'échecs Garry KASPAROV en 1997, mais aucun robot actuel ne peut rivaliser avec un enfant de cinq ans dans un jeu de ballon.

Les études portant sur ces questions sont, bien entendu, nombreuses et variées ; nous allons présenter dans cette introduction un aperçu de ces travaux et de leurs conclusions. Nous commencerons par isoler et décrire les sources – sensorielles, internes, motrices – de l'incertitude affectant notre système sensorimoteur. Ensuite, nous présenterons et justifierons l'apparente optimalité de la gestion de l'incertitude sensorielle par le système nerveux central en conditions statiques. En effet, tout se passe comme si notre système sensorimoteur représentait les incertitudes associées à nos sens et nos actions, et agissait de manière à minimiser les conséquences de ces incertitudes. Nous présenterons aussi certaines hypothèses sur les bases neurales de ces comportements optimaux. Enfin, nous verrons dans quelle mesure ces principes d'optimalité permettent de rendre compte du contrôle des mouvements.

A partir de ce travail bibliographique, nous dégagerons les problématiques précises du travail de thèse présenté dans le reste du document. En effet, nous verrons que l'optimalité de la gestion de l'incertitude a été majoritairement testée en conditions statiques : deux des travaux entrepris visent à vérifier l'optimalité de l'intégration d'informations sensorielles incertaines lors des mouvements, en conditions dynamiques. Enfin, les travaux théoriques déjà réalisés proposent des hypothèses sur les bases neurales des calculs optimaux en conditions statiques : la dernière partie

de cette thèse présentera des travaux destinés à généraliser ces hypothèses à la programmation optimale des mouvements.

# Incertitude dans le système sensorimoteur

Au cours de cette partie, nous allons d'abord définir la notion d'incertitude, pour ensuite présenter les différentes sources d'incertitude dans le système sensorimoteur, tant au niveau sensoriel et perceptif qu'au niveau central ou lors de la réalisation de mouvements.

## Caractérisation de l'incertitude

### Qu'est-ce que l'incertitude ?

Dans le dictionnaire de l'Académie française, l'incertitude est définie comme étant le *caractère de ce qui est incertain, douteux ou imprévisible*. En plus de ce sens courant, une définition scientifique est aussi donnée, l'incertitude étant alors la *valeur maximale de l'erreur possible sur une approximation ou une mesure*. Afin de diriger nos mouvements, le système sensorimoteur effectue justement nombre de mesures sur des variables internes comme externes. Comme nous allons le voir dans cette partie, ces mesures sont entachées d'erreurs. Notre système nerveux central est donc incertain – au sens commun du terme – quant aux valeurs réelles de ces variables. C'est dans ce sens que nous emploierons le mot *incertitude* ici. Même si nous n'allons pas utiliser la définition scientifique, le concept d'incertitude apparaît étroitement lié à celui d'erreur, qu'il convient d'explorer.

Lors d'une mesure unique d'une variable, l'*erreur absolue* correspond simplement à la différence entre la valeur réelle de la variable et la valeur mesurée. En revanche, lorsque plusieurs mesures de la même variable sont réalisées, il est possible de séparer deux types d'erreurs dont l'erreur absolue est la somme.

- La première est l'*erreur constante* ou *systématique* : elle correspond à la différence entre la valeur réelle de la variable et la moyenne des valeurs mesurées. L'amplitude de cette erreur constante est liée à l'*exactitude*<sup>1</sup> d'une mesure, une mesure étant d'autant plus exacte que l'erreur constante est faible. Dans la suite de ce document, nous utiliserons le terme *biais* pour parler de la valeur de l'erreur constante.
- La seconde est l'*erreur variable* ou *aléatoire* : elle correspond à la dispersion des résultats autour de leur moyenne. L'amplitude de cette erreur variable est liée à la *précision*<sup>2</sup> d'une mesure, une mesure étant d'autant plus précise que l'erreur variable est faible. La valeur de l'erreur constante peut être exprimée en termes de *variance* ou d'*écart-type*. La présence

1. *justesse* lorsque l'on parle d'un appareil de mesure ; *accuracy* en anglais

2. *fidélité* lorsque l'on parle d'un appareil de mesure ; *precision* en anglais

de *bruit* dans le signal mesuré ou dans la mesure elle-même est la cause de l'augmentation de l'erreur variable.

Pour le système sensorimoteur, l'incertitude correspond donc à la présence de biais et de bruit dans les variables estimées ainsi que dans les actions entreprises.

### **Variabilité du comportement humain**

Les erreurs affectant nos actions sont probablement les marqueurs les plus évidents et incontournables des incertitudes au sein du système sensorimoteur. Pour preuve, les rares individus capables d'effectuer des mouvements très exacts et précis sont acclamés dans les stades, ou plus civilement applaudis dans les salles de concert.

En laboratoire, il est possible de caractériser expérimentalement ces erreurs. Traditionnellement, elles sont étudiées pour les mouvements du membre supérieur – car c'est notre principal moyen d'interaction avec le monde – et pour les mouvements de l'œil. En effet, le système oculomoteur est simple, présent chez la majorité des vertébrés, et les mouvements oculaires participent à la vision, modalité sensorielle la plus étudiée. Le travail réalisé au cours de cette thèse ne déroge pas à la règle. La variabilité des mouvements du bras est majoritairement étudiée à l'aide de tâches de pointage, le sujet devant poser son index sur une cible ou bien pointer son index en direction d'un stimulus. Pour les mouvements de l'œil, le sujet doit diriger le regard vers un stimulus. Lorsque le stimulus est immobile, le mouvement de rotation rapide effectué par les yeux est une *saccade oculaire*.

**Figure 1. A**, Dispersion des points finaux de mouvements de pointage dans le plan horizontal, adapté de van Beers, Haggard et Wolpert (2003). **B**, Dispersion des points finaux de saccades oculaires, adapté de van Beers, 2007. Les traits pleins représentent les moyennes des trajectoires des mouvements, les petits points sont les points finaux des mouvements. Les ellipses correspondent aux ellipses de confiance à 95% des points finaux des mouvements.

Nos mouvements sont effectivement imprécis : lors de la répétition de mouvements en principe identiques, partant du même point de départ et dirigés vers une même cible, les points finaux des mouvements ne sont pas placés au même endroit, ils sont dispersés (Figure 1). Historiquement, la variabilité des mouvements a marqué assez tôt les observateurs (WOODWORTH, 1899 ; FITTS, 1954). Plus récemment, elle a été étudiée pour des mouvements de pointage dans le plan horizontal (van BEERS, HAGGARD & WOLPERT, 2003) et pour des saccades oculaires (van OPSTAL & van GISBERGEN, 1989 ; van BEERS, 2007). Ces études caractérisent la dispersion dans deux dimensions : les deux dimensions du plan horizontal pour les mouvements du bras, les rotations horizontales et verticales pour l'œil. Elles mettent ainsi en évidence une *anisotropie* de l'imprécision des mouvements : la dispersion des points finaux n'est pas circulaire mais elliptique. Van OPSTAL et van GISBERGEN (1989) observent que la dispersion est plus accentuée dans la direction de la saccade effectuée, confirmant ainsi des observations plus anciennes de

DEUBEL. Van BEERS et al. (2003) précisent cette observation et indiquent que l'allongement a lieu dans la direction finale du mouvement, et non dans la direction générale du mouvement, ce qui suggère qu'une partie de la variabilité est d'origine motrice. Cette dernière observation est rendue possible par la légère courbure de certains mouvements du bras, ces deux directions étant identiques pour les mouvements rectilignes. Enfin, pour ces deux types de mouvements, la dispersion des points finaux augmente avec l'amplitude des mouvements réalisés, mais tend à plafonner.

Lorsque la trajectoire entière des mouvements de pointage est étudiée, et non plus seulement les points finaux, on observe sans surprise que les trajectoires elles-mêmes sont variables. Cependant, et cela est plus remarquable, les trajectoires sont plus variables que les points finaux : si l'on observe la position des pics de vitesse de ces mouvements, leur dispersion est bien supérieure à la dispersion des points finaux (MESSIER & KALASKA, 1999). Une portion de cette variabilité est temporelle, mais, comme nous le verrons par la suite, cette observation, ainsi que l'existence d'un plafond de variabilité évoqué plus haut, suggèrent aussi que les mouvements sont contrôlés *en ligne* par le système nerveux, c'est-à-dire tout au long de leur exécution.

Les points finaux des mouvements sont non seulement imprécis, mais il sont aussi biaisés, inexacts (Figure 1). Les saccades sont généralement *hypométriques* (trop courtes) lorsqu'elles sont dirigées vers des cibles affichées brièvement ; ce n'est cependant pas le cas des saccades représentées sur la figure 1-B, les sujets effectuant des allers-retours entre deux cibles au cours de cette expérience (LEMIJ & COLLEWIJN, 1989). Les mouvements du bras sont aussi souvent affectés par des erreurs systématiques, en amplitude comme en direction (VINDRAS, DESMURGET & VIVIANI, 2005 ; GORDON, GHILARDI, COOPER & GHEZ, 1994).

### **Estimation des origines de la variabilité**

Une problématique centrale de l'étude de nos mouvements consiste par conséquent en la détermination de l'origine de l'incertitude observée. En effet, le biais et la dispersion des points finaux des mouvements peuvent être dus non seulement aux processus *sensoriels* de localisation de la cible ou de l'effecteur (la main ou l'œil), mais aussi à la génération de mouvements imprécis. S'agissant de ce dernier point, nous pourrions séparer deux sources d'incertitude : une origine *sensorimotrice*, car la transformation des estimations sensorielles en commandes motrices peut être source d'incertitude, et une origine *motrice*, la variabilité pouvant émerger lors de l'exécution des commandes motrices (Figure 2).

À première vue, les erreurs des mouvements de pointage ou des saccades peuvent seulement nous renseigner sur la somme de ces incertitudes. Cependant, des modèles mathématiques peuvent être employés afin d'estimer le poids de chacune de ces sources dans l'incertitude totale du mouvement. Cela a été mis en œuvre pour les saccades oculaires (SMEETS & HOOGE, 2003 ; van BEERS, 2007) et pour les mouvements de pointage (van BEERS et al., 2003). La validité des estimations obtenues par ce moyen est toutefois égale à celle des hypothèses sur lesquelles sont basés les modèles utilisés.

L'incertitude sensorielle pourrait aussi être caractérisée grâce à des tâches perceptives, qui ne mettent pas en jeu les étapes sensorimotrices et motrices. En général, ces expériences perceptives ont pour but de déterminer la plus petite différence perceptible entre deux stimuli. Pour caractériser l'incertitude de localisation, on présentera, par exemple, deux stimuli visuels – successivement ou simultanément – à un sujet, celui-ci devant décider si le second stimulus est à gauche ou à droite du premier. L'incertitude perceptuelle du sujet est mesurée en étudiant l'évolution du taux de réponses correctes en fonction de l'écartement des stimuli. Il s'agit dans ce cas d'une tâche de choix forcé (2AFC, pour *two-alternative forced choice*). Dans une telle expérience, le report des données est assez indirect et peut mettre en jeu la mémoire spatiale du sujet. Cela accentue alors l'incertitude apparente. GEGENFURTNER et FRANZ (2007) ont couplé une expérience perceptive similaire avec une tâche de pointage : même s'ils trouvent une corrélation entre la réponse perceptuelle sur la localisation de la cible et le point final du pointage, les biais observés sont différents et la réponse motrice moins précise – les auteurs attribuent cela aux incertitudes sensorimotrice et motrice.

Cependant, rien ne garantit que l'incertitude perceptuelle obtenue au cours d'une telle expérience soit équivalente à l'incertitude sensorielle mise en jeu lors d'une action. Leur support cérébral peut en effet être différent. À titre d'exemple, GOODALE et MILNER (1992) avancent que deux voies visuelles fonctionnent en parallèle, la voie dorsale traitant l'information visuelle de manière à préparer nos actions, et la voie ventrale utilisant l'information visuelle pour la perception consciente<sup>3</sup>. Le phénomène de *blindsight* – littéralement « vision aveugle » –, mis en évidence par SANDERS, WARRINGTON, MARSHALL et WEISKRANTZ (1974), constitue un exemple frappant de la séparation entre perception et action. Les patients étudiés présentent une lésion du cortex visuel primaire, ce qui supprime le signal d'entrée principal des voies dorsales et ventrales. Ils sont donc aveugles, n'ayant aucune perception visuelle consciente. Ces patients sont toutefois capables d'effectuer des mouvements dirigés vers des stimuli visuels forts, grâce à la subsistance de circuits reliant la rétine au cortex extrastrié dorsal (SCHMID et al., 2010). De nombreux autres phénomènes témoignent de la dissociation entre perception et action : patients agnosiques capables de manipuler des objets, patients souffrant d'ataxie optique capables de les décrire, suppression saccadique contre adaptation saccadique (voir p. 62), etc.

En conclusion, nos mouvements sont imprécis et inexacts car leur réalisation requiert l'exécution de processus sensoriels, sensorimoteurs et moteurs qui sont tous potentiellement entachés d'incertitude. La dissociation de ces différentes sources d'incertitude représente une difficulté majeure pour la compréhension de notre système sensorimoteur. En effet, les estimations de variabilités perceptives ne sont pas nécessairement transposables aux variabilités sensorimotrices, tandis que les tâches motrices ne permettent pas d'isoler directement les sources

3. Ils modifient donc la distinction classique voie ventrale – « quoi ? » et voie dorsale – « où ? » (MISHKIN, UNGERLEIDER & MACKO, 1983) en voie ventrale – « quoi ? » et voie dorsale – « comment ? » [attrapper cet objet].

d'incertitude ; il est donc nécessaire d'utiliser des modèles mathématiques pour expliquer les données obtenues.

L'étude des bases physiologiques des différentes modalités sensorielles et des différents processus sensorimoteurs peut toutefois nous donner des indications précieuses sur leur variabilité. Cela constitue l'objet de cette première partie. Dans la partie expérimentale de cette thèse, nous nous sommes intéressés à trois modalités sensorielles : la vision, la proprioception et le toucher. Nous nous concentrerons donc, dans un premier temps, sur ces trois modalités, chacune présentant des causes d'incertitude caractéristiques. Dans un second temps, nous nous pencherons sur les sources centrales et motrices de l'incertitude. Un tel ordre de présentation nous permettra de décrire chaque source potentielle d'incertitude, et ne reflète en aucun cas une conception du système sensorimoteur comme une succession linéaire d'étapes définies : tout les processus décrits ont lieu en même temps et interagissent.

**Figure 2.** Quelques sources d'incertitude dans le système sensorimoteur, tiré de [Faisal, Selen et Wolpert \(2008\)](#). **a**, Incertitude sensorielle. Du bruit peut-être présent dans le signal lui-même et émerger lors de la transduction et l'amplification du signal. **b**, Bruit neuronal. Les événements discrets d'ouverture et de fermeture de canaux ajoutent du bruit, qui est amplifié lors de la génération des potentiels d'action. La transmission synaptique, mettant en jeu la libération de vésicules de neurotransmetteur et l'ouverture de canaux est aussi bruitée. La transmission d'information au sein de réseaux de neurones interconnectés peut participer à l'augmentation du bruit neuronal. **c**, Incertitude motrice. Le bruit moteur peut émerger aux étapes de recrutement des unités motrices, mais aussi lors de la contraction des fibres musculaires.

## Sources d'incertitude dans l'information visuelle

La vision est la modalité sensorielle qui nous fournit probablement le plus d'informations lors de la préparation et l'exécution d'actions. En effet, elle nous permet en premier lieu de localiser les objets de nos actions lorsqu'ils ne sont pas en contact avec notre corps. La vision nous permet aussi de déterminer la position de nos membres, mais elle partage cette capacité avec la proprioception, présentée dans la sous-partie suivante ([ROSSETTI, DESMURGET & PRABLANC, 1995](#)). Au cours de cette partie, nous allons présenter les différentes sources d'incertitude dans le système visuel.

### ***Transduction et amplification d'un signal visuel***

Les propriétés optiques de l'œil permettent la focalisation d'une image du champ visuel sur la rétine. Une première source d'incertitude, évidente pour plusieurs dizaines de pourcent de la population, se situe au niveau de cette focalisation. En effet, les problèmes ophtalmologiques tels que la myopie, l'astigmatisme, etc. entraînent la formation d'une image floue, déformée ou

peu contrastée sur la rétine, ce qui réduit la précision de la perception visuelle. En laboratoire, les sujets étudiés possèdent une vision normale ou corrigée, cette source d'incertitude est donc, en principe, minorée.

Le signal visuel, selon l'interprétation corpusculaire des rayonnements électromagnétiques, est constitué de photons. En conséquence, l'énergie lumineuse reçue par un photorécepteur évolue de manière *discrète*, et non continue, puisqu'elle est liée au nombre de photons captés. Au cours d'un intervalle de temps défini et pour une luminosité constante, le nombre de photons reçus suit une distribution de Poisson. Dans ce cas là, le rapport signal sur bruit est égal à la racine carrée du nombre de photons reçus. Par conséquent, ce bruit photonique – *photon shot noise* en anglais – n'aura une incidence sensible sur l'incertitude que pour des niveaux de luminosité très faibles.

Les cônes et les bâtonnets sont les deux types de photorécepteurs présents dans la rétine<sup>4</sup>. Ils assurent la *transduction* et l'*amplification* du signal visuel. Après l'absorption d'un photon, leurs pigments protéiques membranaires spécialisés changent rapidement de conformation : c'est l'étape de transduction. Ce changement de conformation entraîne l'activation d'une cascade de signalisation interne classique, qui amplifie le signal. La conséquence « finale » de la réception d'un signal lumineux par un photorécepteur est une hyperpolarisation membranaire, d'autant plus forte que l'énergie lumineuse reçue est forte. Dans les bâtonnets, ces mécanismes de transduction et d'amplification sont suffisamment sensibles pour détecter un unique photon (LILLYWHITE & LAUGHLIN, 1979). A bas niveaux de luminosité, nos capacités visuelles sont donc bien limitées par le bruit photonique, et non par la performance de nos photorécepteurs. BIALEK (1987) suggère que d'autres récepteurs sensoriels – auditifs, olfactifs et vestibulaires – ont aussi des performances proches des limites physiques du signal qu'ils perçoivent.

D'autres cellules nerveuses de la rétine – cellules bipolaires, amacrines et horizontales – forment des synapses avec les photorécepteurs. Elles assurent un traitement préliminaire de l'information encodée par les photorécepteurs, lesquels signalent uniquement une variation de l'énergie lumineuse reçue. Dans ces cellules, l'information est encore codée sous forme *variationnelle* : l'intensité du signal est liée au potentiel membranaire des cellules. Ces interneurons sont connectés aux cellules ganglionnaires, qui intègrent ces signaux variationnels et les « traduisent » en train de potentiels d'action. L'information visuelle quitte alors la rétine *via* les axones des cellules ganglionnaires rassemblés dans le nerf optique. A la sortie de l'œil, l'information<sup>5</sup> est donc codée sous forme de *train* de potentiels d'action, l'intensité du signal étant liée à la fréquence des potentiels d'action. Ce codage par *taux de décharge* peut être à la source d'incertitudes, car son décodage nécessite une intégration temporelle (voir page 23).

4. Les cônes sont responsables de la vision *photopique* ou vision de jour en couleurs, tandis que les bâtonnets, très sensibles à la lumière, assurent la vision *scotopique* ou vision de nuit.

5. Notons que les circuits rétiniens transforment l'information visuelle brute, et que le signal encodé par les cellules ganglionnaires ne correspond en général pas à l'intensité lumineuse à un endroit précis de la rétine, mais à la présence d'une variation locale de contraste.

Le codage par taux de décharge a été découvert par **ADRIAN et ZOTTERMAN (1926)**<sup>6</sup> pour les récepteurs du toucher. Il est ubiquitaire, le système nerveux central reçoit toutes les informations sensorielles sous cette forme. De manière générale, les variations d'un stimulus physique induisent un changement de polarisation membranaire dans un récepteur périphérique, ce changement de polarisation étant ensuite « traduit » en train de potentiels d'action. Les récepteurs sensoriels captent les signaux physiques de manière fidèle et dégradent peu le signal lors de sa transduction et son amplification (**BIALEK, 1987**). Du point de vue de la théorie de l'information, ce comportement est optimal, l'information originale ne pouvant être récupérée après avoir été dégradée.

### **Précision de l'échantillonnage et de la représentation d'information visuelle**

L'information liée à l'intensité des signaux lumineux semble donc être encodée précisément, sauf lorsque l'intensité lumineuse est très faible. Toutefois, dans le cadre de la localisation de cibles, c'est l'encodage de la distribution spatiale des variations de luminosité qui est crucial. Du point de vue de la théorie de l'information, il s'agit d'un problème d'*échantillonnage spatial*<sup>7</sup>, régi par le théorème de NYQUIST et SHANNON qui énonce que la fréquence d'échantillonnage d'un signal doit être égale ou supérieure au double de la fréquence maximale contenue dans ce signal. La disposition et la densité des photorécepteurs, de même que la quantité de neurones dédiés à la représentation de ce signal, peuvent donc limiter la résolution de l'encodage spatial.

La caractérisation de la résolution spatiale angulaire de la vision, ou de l'*acuité visuelle* est ancienne, l'optique ayant progressé plus tôt que les neurosciences. **WERTHEIM (1891)** a utilisé dans ce but un dispositif utilisant comme stimuli des grilles constituées de fils fins. Le sujet devait fixer un point, et la grille était présentée à différentes excentricités. Ensuite, l'opérateur éloignait ou rapprochait la grille afin de déterminer la distance à partir de laquelle le sujet ne la discernait plus. Cette étude indique que l'acuité est très forte pour des stimuli peu ou pas excentrés et qu'elle chute rapidement pour des stimuli plus excentrés. En cela, elle confirme nos observations quotidiennes : afin de percevoir les détails d'un objet – pour la lecture par exemple – il faut diriger son regard vers celui-ci. Ces résultats ont été confirmés à l'aide d'autres stimuli, comme les cercles de **LANDOLT**<sup>8</sup> utilisés par **Low (1947)**. Dans cette étude, il montre également que la durée de présentation du stimulus joue sur l'acuité visuelle : les stimuli présentés pendant moins d'une seconde sont moins bien résolus<sup>9</sup>. L'étude de l'acuité à l'aide de lignes de **VERNIER**<sup>10</sup> donne des résultats d'acuité bien supérieurs aux deux autres techniques présentées (**WESTHEIMER, 1975**). On parle dans ce cas d'hyper-acuité. Elle présente des caractéristiques

6. Prix Nobel en 1932

7. Pour la perception de stimuli variable dans le temps se pose aussi le problème de l'échantillonnage temporel

8. Un cercle de **LANDOLT** apparaît comme un « C » très fermé, qui est présenté à différentes orientations cardinales, et dont le sujet doit déterminer l'orientation

9. Cet effet est également présent dans les expériences visuomotrices, des saccades dirigées vers des stimuli présentés brièvement sont moins précises.

10. Dans un test de type **VERNIER**, le sujet doit déterminer si des stimuli – deux lignes parallèles la plupart du temps – sont alignés

téristiques particulières, comme une anisotropie selon l'orientation des stimuli (WESTHEIMER, 2005, 2001), ainsi qu'une évolution en fonction de l'excentricité différente de celle de l'acuité (KLEIN & LEVI, 1987). Ces particularités indiquent que les tests de VERNIER mettent en jeu des processus centraux d'intégration (WESTHEIMER, 1975) et ne reflètent donc pas les capacités de bas niveau du système visuel.

L'agencement des photorécepteurs sur la rétine explique seulement une partie de ces résultats. Au niveau de la *fovéa*, qui est la région de la rétine sur laquelle est projetée l'image de l'objet vers lequel on dirige son regard, seuls des cônes de petit diamètre sont présents, en forte densité. Lorsque l'on s'éloigne de la fovéa, la densité en cônes chute très rapidement alors que leur diamètre augmente, tandis que la densité de bâtonnets augmente. Si l'importante densité de cônes au centre de la fovéa (en moyenne 199 000 par mm<sup>2</sup>, CURCIO, SLOAN, KALINA et HENDRICKSON, 1990) est compatible avec la forte acuité à ce niveau, la chute d'acuité avec l'excentricité ne peut s'expliquer par la distribution des photorécepteurs : leur densité reste importante même pour de grandes excentricités. C'est le nombre de cellules ganglionnaires qui limite l'acuité : dans la partie centrale de la fovéa, le ratio entre nombre de cellules ganglionnaires et nombre de photorécepteurs est proche de un, tandis qu'à partir de la zone périphérique de la fovéa, ce ratio diminue (CURCIO & ALLEN, 1990 ; ROSSI & ROORDA, 2010). Si dans la fovéa, une cellule ganglionnaire peut recevoir des informations de quelques cônes – chaque cône étant connecté à plusieurs cellules ganglionnaires –, une cellule ganglionnaire périphérique intégrera l'information de plusieurs milliers de photorécepteurs – les photorécepteurs n'étant alors connectés qu'à une seule cellule ganglionnaire. Cette intégration, par les cellules ganglionnaires, de signaux provenant de nombreux photorécepteurs permet une forte sensibilité en condition scotopique, ainsi qu'une meilleure détection des mouvements à la périphérie du champ de vision. En revanche, elle limite l'acuité visuelle périphérique.

Le signal de nature spatiale quittant l'œil n'est donc pas échantillonné uniformément : la partie centrale du champ de vision, correspondant à la fovéa, est sur-représentée, alors que la périphérie est compressée. Qu'advient-il de cette information spatiale dans le cerveau ?

Les axones issus des cellules ganglionnaires se projettent notamment vers deux structures sous-corticales : la couche superficielle du *colliculus supérieur*, ainsi que le *corps genouillé latéral*, qui fait partie du *thalamus*, et qui relaie les signaux visuels vers le *cortex visuel primaire*<sup>11</sup>. Nous avons mentionné précédemment que le cortex visuel primaire est le point d'entrée principal de l'information visuelle dans le cortex ; le colliculus supérieur, quant à lui, joue un rôle majeur dans le contrôle de la direction du regard. Toutes ces structures représentent l'information visuelle spatiale de manière *rétinotopique* : l'information spatiale est encodée de manière spatialement ordonnée, la surface de ces structures formant une « carte » du champ visuel. En effet, les neurones de ces structures encodent l'information visuelle relative à une portion du champ visuel, appelée le *champ récepteur* du neurone (HUBEL & WIESEL, 1962)<sup>12</sup>. De plus, les neurones ayant

11. Le cortex visuel primaire est aussi appelé *cortex strié*

12. Prix Nobel en 1981

des champs récepteurs proches sont physiquement proches à la surface de ces structures, et les relations spatiales sont conservées.

Ces cartes du champ visuel ne sont pas uniformes : comme pour l'information qui quitte la rétine, la fovéa est sur-représentée, et la périphérie compressée. Ainsi, peu de neurones ont un champ récepteur en périphérie, et leur champ récepteur est de grande taille ; inversement, de nombreux neurones ont un champ récepteur de petite taille situé au niveau de la fovéa. Dans le cortex visuel, le nombre de neurones – ou l'étendue de surface corticale – dédiés à la représentation d'une partie de champ visuel est décrit par le *facteur d'échelle*<sup>13</sup> (DANIEL & WHITTERIDGE, 1961). Le facteur d'échelle varie de manière logarithmique avec l'excentricité ; pour le cortex visuel primaire, il y a une variation d'un facteur cent entre la périphérie et la fovéa. DANIEL et WHITTERIDGE (1961) ont constaté, chez le singe, que le facteur d'échelle évolue avec l'excentricité de la même manière que l'acuité visuelle ; cela a été confirmé chez l'humain (COWEY & ROLLS, 1974). Le colliculus supérieur présente aussi un facteur d'échelle variable (OTTES, GISBERGEN & EGGERMONT, 1986).

L'échantillonnage de l'information visuelle par les cellules ganglionnaires, puis par les neurones du cortex visuel primaire, explique donc probablement la variation d'acuité avec l'excentricité. Comme mentionné plus haut, van OPSTAL et van GISBERGEN (1989) ont observé que la variabilité des saccades augmente avec leur amplitude. Or, les saccades les plus amples sont dirigées vers des stimuli plus excentrés. Une partie de cette variabilité saccadique est donc sans doute causée par l'existence d'un facteur d'échelle variable : un stimulus périphérique est représenté par moins de neurones, et donc moins précisément, qu'un stimulus proche (MUNOZ & WURTZ, 1995). Il semble toutefois difficile de relier directement l'imprécision de localisation à l'acuité, l'intégration de signaux issus de plusieurs neurones pouvant potentiellement permettre une meilleure localisation, à la manière de l'hyperacuité.

Outre une baisse de l'acuité périphérique, on note également une augmentation du biais de localisation avec l'excentricité. MATEEFF et GOUREVICH (1983) ont ainsi observé que la localisation perceptuelle de cibles visuelles est biaisée vers la fovéa, les sujets jugeant les stimuli moins excentrés qu'ils ne le sont, et ce, d'autant plus que l'excentricité est forte. Lors de cette expérience, les sujets localisaient le stimulus par rapport à une règle graduée et rapportaient verbalement la localisation perçue. Dans une autre expérience au cours de laquelle les sujets rapportaient la localisation plus directement en déplaçant un curseur, des biais similaires ont été observés (O'REGAN, 1984). Si le facteur d'échelle peut être un prédicteur de la précision de la localisation, il ne permet en rien de prédire l'exactitude de la localisation visuelle. La distribution de ces biais de localisation semble seulement indiquer que nous représentons la position des stimuli par rapport au point fixé par notre regard (van der HEIJDEN, van der GEEST, de LEEUW, KRIKKE & MÜSSELER, 1999).

---

13. *Cortical magnification factor* en anglais.

### **L'œil, un capteur mobile**

Au cours des paragraphes précédents, nous avons montré que l'acuité visuelle n'est forte qu'à l'endroit vers lequel notre regard est dirigé. Pourtant, notre percept visuel apparaît comme étant très détaillé, et ce, sur l'ensemble de notre champ de vision ! Cette illusion est due aux incessants déplacements de notre regard qui nous permettent de *fovéaliser* – c'est-à-dire de diriger notre regard de manière à ce que l'image de l'objet sur la rétine soit au niveau de la fovéa – tout objet sur lequel nous désirons obtenir des informations visuelles plus détaillées.

Nous avons déjà mentionné les saccades oculaires, qui sont de brefs mouvements oculaires dirigés vers des stimuli fixes ; ce sont par exemple les mouvements des yeux que le lecteur de ce texte effectue pour diriger son regard d'un mot à l'autre. Elles sont très fréquentes – trois par seconde en moyenne – et nous permettent de construire ce percept détaillé du monde extérieur. Il convient aussi de mentionner les mouvements de *poursuite oculaire*, qui nous permettent de maintenir la fovéalisation d'un objet en déplacement, ainsi que les mouvements de *vergence* qui nous permettent de fovéaliser des objets plus ou moins proches avec les deux yeux. En conditions naturelles, la plupart des mouvements oculaires sont accompagnés de mouvements de la tête coordonnés ; c'est l'ensemble de ces deux mouvements qui déplace le *regard*.

Nous avons indiqué précédemment que l'information visuelle spatiale est représentée de manière rétinotopique dans le cortex strié et le colliculus ; l'information est donc traitée – au moins dans ces structures – dans un référentiel<sup>14</sup> centré sur la rétine, ou *rétinocentrique*. Du fait des mouvements fréquents des yeux et de la tête, ce référentiel n'est pas stable : l'emplacement des objets dans un référentiel rétinocentrique est bouleversé à chaque mouvement. La problématique de la mise à jour de cette information rétinocentrique suite aux mouvements oculaires est centrale à cette thèse, et est à la base d'une des expériences menées ; nous y reviendrons donc en détails par la suite. L'incertitude de localisation visuelle va donc être magnifiée par les déplacements oculaire (voir page 23). En effet, les mouvements de l'œil sont incertains, et notre système sensorimoteur ne peut pas déterminer avec une précision infinie la position de la tête et des yeux dans l'orbite ; ces sources d'incertitude, respectivement motrices et proprioceptives seront présentées dans un prochain développement (voir pages 25 et 12). Par conséquent, l'incertitude de localisation visuelle totale dépend de l'incertitude visuelle rétinocentrique et de l'incertitude dans l'estimation de la position du regard par le système sensorimoteur.

### **Caractéristiques de l'incertitude visuelle**

Dans les deux sous-parties précédentes, nous avons présenté diverses sources potentielles d'incertitude pour la localisation visuelle. Toutes se manifestent dans deux dimensions seulement, puisqu'elles résultent d'une imprécision de la représentation spatiale dans un référentiel rétinocentrique, ou d'une imprécision dans l'estimation de la position du regard. Ces imprécisions sont distribuées comme à la surface d'une sphère centrée sur notre tête. Or, sauf lors de séances d'astronomie estivales, nous réalisons la grande majorité de nos mouvements du bras

---

14. Le terme *cadre de référence* est aussi employé – *reference frame* en anglais.

vers des objets proches, généralement dans le but de les saisir. Ces mouvements nécessitent la connaissance de la distance des objets par rapport à notre corps, la localisation spatiale doit donc se faire dans trois dimensions : azimut, élévation, mais aussi profondeur.

Notre vision *binoculaire* permet la perception de la profondeur (WHEATSTONE, 1838) : nos deux yeux sont décalés et ne perçoivent pas exactement la même image du monde extérieur, et les disparités entre ces deux images dépendent de la distance des objets par rapport à notre tête. Notre système nerveux central est capable d'utiliser cette *disparité inter-oculaire* afin d'estimer la distance des objets (BARLOW, BLAKEMORE & PETTIGREW, 1967). Ce mécanisme est par exemple mis en jeu lors de l'observation d'auto-stéréogrammes (TYLER & CLARKE, 1990). La précision de notre perception de la profondeur est toutefois limitée par la faible distance séparant nos yeux, la disparité s'amenuisant rapidement avec la profondeur (BROWN, OGLE & REIHER, 1965).

Dans sa globalité, la localisation visuelle spatiale est donc moins précise en profondeur qu'en azimut ou en élévation. Cela a été montré à l'aide de tâches de pointage vers des cibles visuelles affichées (van BEERS, SITTING & GON, 1999; VETTER, GOODBODY & WOLPERT, 1999) ou mémorisées (MCINTYRE, STRATTA & LACQUANITI, 1998) (Figure 9, p. 36). De plus, lorsque l'objet à localiser n'est pas fovéalisé, l'incertitude sur sa position croît avec son l'excentricité ; c'est évidemment le cas d'un objet vers lequel une saccade est réalisée. Ceci explique une partie de l'incertitude observée par van OPSTAL et van GISBERGEN (1989). Lorsque l'objet est fovéalisé, l'incertitude sur sa position dépend principalement de l'incertitude dans l'estimation de la position du regard. Les objets vers lesquels sont dirigés des mouvements de pointages sont généralement fovéalisés, mais l'incertitude visuelle rétino-centrée peut tout de même expliquer une partie de l'augmentation de variabilité avec l'amplitude des mouvements, du fait de l'augmentation de la variabilité de la localisation visuelle de la main au départ du mouvement.

La précision de l'information visuelle spatiale est principalement limitée par deux facteurs : l'échantillonnage visuel inhomogène favorisant la fovéa et l'incertitude sur la position des yeux. Le premier cause une augmentation de l'incertitude de localisation des objets lorsque leur excentricité par rapport au point de fixation augmente. Le second, couplé aux mécanismes de perception en trois dimensions, entraîne une moindre précision de la localisation en profondeur par rapport aux localisations en azimut ou en élévation.

## Sources d'incertitude dans l'information proprioceptive

La vision, abordée dans la partie précédente, nous fournit de riches informations sur le monde extérieur, et est souvent considérée comme le principal de nos « cinq sens ». Si la vision est effectivement primordiale pour la localisation des objets qui nous entourent, elle n'est pas in-

dispensable pour le contrôle de nos mouvements : nous sommes tout à fait capables d'atteindre précisément l'interrupteur de la lumière du couloir dans l'obscurité totale ! Notre système nerveux central a donc accès à des informations afférentes<sup>15</sup> relatives à la position de notre corps et de nos membres dans l'espace. Il s'agit de la *proprioception*<sup>16</sup>. La proprioception, au contraire de la vision, ne nous fournit pas de percepts saisissants – est-ce pour cela qu'elle a été exclue des « cinq sens » ? –, mais elle est primordiale pour le contrôle de nos mouvements. En effet, les mouvements des rares patients qui en sont dépourvus sont sévèrement affectés, même si l'utilisation de la vision permet de compenser partiellement ces déficits (GHEZ, GORDON, GHILARDI, CHRISTAKOS & COOPER, 1990; COLE & PAILLARD, 1995). Notons toutefois que le caractère fonctionnel de la proprioception oculaire – renseignant le système nerveux central sur l'orientation de l'œil dans l'orbite – a été longuement débattu ; nous aborderons ce point en détail page 51. Dans cette partie, nous explorerons par conséquent les potentielles sources d'incertitude pour la proprioception des membres.

### **Nature et fiabilité du signal capté par les capteurs proprioceptifs**

Différents *mécano-récepteurs* périphériques spécialisés sont à même de transduire des signaux de nature proprioceptive. Au niveau musculaire squelettique, on trouve notamment les *fuseaux neuro-musculaires*, qui sont situés au sein même du muscle et ressemblent à des fibres musculaires modifiées ; à l'extrémité du muscle, au niveau de sa jonction avec le tendon, se trouvent les *organes tendineux de Golgi*. Certains récepteurs de la peau velue sont stimulés lors de mouvements, et sont donc aussi à même de fournir des signaux de nature kinesthésique (EDIN & JOHANSSON, 1995; EDIN, 2001, 2004). Enfin, il existe encore des terminaisons nerveuses dans les capsules articulaires, les *récepteurs articulaires*<sup>17</sup>.

Le rôle des récepteurs articulaires dans la proprioception est débattu (TRACEY, 1978), car ceux-ci ne semblent répondre qu'aux angles de rotation extrêmes des articulations (BURGESS & CLARK, 1969). Les organes tendineux de Golgi, de par leur disposition en série par rapport aux muscles, signalent la tension exercée par le muscle plutôt que son étirement. À cause de l'influence de la gravité sur les différents segments de nos membres, ils peuvent fournir de manière indirecte certaines informations relatives à la position du corps dans l'espace. GOODWIN, McCLOSKEY et MATTHEWS (1972) ont toutefois affirmé que la proprioception se base fortement sur l'information issue des fuseaux neuro-musculaires. En effet, les afférences de ces derniers sont très sensibles à des vibrations imposées aux muscles, alors que les organes tendineux de Golgi le sont très peu (BROWN, ENGBERG & MATTHEWS, 1967b) ; or une vibration imposée sur le bras d'un sujet entraîne l'apparition d'une puissante illusion de mouvement. Dans ce même article, GOODWIN et al. (1972) montrent aussi que la perception proprioceptive de la position des doigts est maintenue après l'anesthésie de ceux-ci. L'anesthésie du doigt inactivant

15. La *copie d'efférence* (voir page 46) fournit aussi de telles informations, mais ces informations ne sont pas sensorielles ou afférentes, puisqu'elles résultent de boucles internes au système nerveux central.

16. Le mot *kinesesthésie* est parfois employé, il a un sens plus restreint car il implique un mouvement.

17. *Joint receptors* en anglais.

seulement les récepteurs articulaires – les muscles des doigts étant situés dans l'avant-bras –, cette expérience confirme la faible utilisation des capteurs articulaires pour la proprioception.

Les fuseaux neuro-musculaires sont donc considérés comme les principaux récepteurs proprioceptifs ; ils sont agencés en parallèle des fibres musculaires et ont ainsi accès à une information liée à la longueur du muscle. Les enregistrements des afférents des fuseaux confirment cela. B. H. MATTHEWS (1933) a différencié deux types de terminaisons fusoriales dont les réponses à l'étirement diffèrent : les *terminaisons primaires* et les *terminaisons secondaires*. Ces deux types de terminaisons présentent une *activité statique*<sup>18</sup> – ou *tonique* – encodant la longueur du muscle lorsque celle-ci est fixe : la fréquence des potentiels d'action émis est d'autant plus forte que le muscle est étiré. L'*activité dynamique* – ou *phasique* – de ces terminaisons diffère : les terminaisons primaires émettent une bouffée de potentiels d'action pendant les étirements du muscle, la fréquence des potentiels d'action pendant la bouffée étant liée à la vitesse d'allongement (P. MATTHEWS, 1963). Les terminaisons secondaires ont, quant à elles, une activité dynamique peu marquée.

Ainsi, les terminaisons fuséales signalent différentes informations au système nerveux central : les terminaisons primaires signalent la vitesse d'allongement et la longueur du muscle, et les terminaisons secondaires principalement la longueur du muscle... mais avec quelle précision ? MATTHEWS et STEIN (1969) ont montré chez le chat que la variabilité du taux de décharge statique d'une seule terminaison fusoriale ne permet pas de déterminer avec précision la longueur du muscle. Les résultats chez l'humain sont comparables (BURKE, SKUSE & STUART, 1979). Comme chaque fuseau neuro-musculaire représente la longueur du muscle de manière indépendante, la précision de l'estimation de la longueur d'un muscle par le système nerveux central dépend du nombre de fuseaux du muscle (SCOTT & LOEB, 1994). En effet, le rapport signal sur bruit augmente avec la racine carrée du nombre de récepteurs indépendants. Cependant, PROCHAZKA et GORASSINI (1998) montrent, en utilisant différents modèles de la génération de l'activité dynamique, que l'intégration de cette activité permet de prédire assez précisément la longueur du muscle en conditions dynamiques.

Les gains des activités dynamiques et statiques des terminaisons primaires peuvent être ajustés indépendamment par l'excitation d'afférences *fusimotrices*<sup>19</sup> dynamiques et statiques (P. MATTHEWS, 1962 ; JANSEN & MATTHEWS, 1962), tandis que le gain de l'activité statique des terminaisons secondaires est affecté par la stimulation de fibres fusimotrices statiques (BROWN, ENGBERG & MATTHEWS, 1967a). La relation entre longueur du muscle, vitesse d'étirement et activité fusoriale varie donc en fonction de l'activité fusimotrice : ainsi, il n'y a pas de relation univoque entre longueur et activité des fuseaux. En conditions expérimentales – animal décérébré –, l'excitation fusimotrice augmente la variabilité du taux de décharge (MATTHEWS & STEIN, 1969). En conditions naturelles, cependant, l'activité des motoneurones gamma est

18. *Steady-state response* en anglais.

19. Les fibres fusimotrices excitent les régions contractiles des fibres musculaires intra-fusoriales ; elles proviennent des motoneurones gamma.

contrôlée ; la variabilité et le biais induits par leur activité peuvent donc potentiellement être compensés par le système nerveux central. Le rôle de cette activité fusimotrice est même probablement de réduire l'incertitude de l'encodage de la longueur en ajustant dynamiquement la courbe de réponse des fuseaux en fonction de la tâche effectuée (SCOTT & LOEB, 1994).

L'information de longueur reportée par les fuseaux neuro-muculaires peut toutefois être biaisée par des phénomènes plus difficiles à compenser. Ainsi, l'activité statique des afférences fusoriales dépend de la direction du changement de longueur précédent : pour une longueur de muscle identique, l'activité statique après un raccourcissement musculaire est plus faible qu'après un allongement (KOSTYUKOV & CHERKASSKY, 1992). À ce phénomène d'*hysteresis*, en partie attribué aux propriétés visqueuses des muscles, s'ajoutent des biais dus à l'élasticité des muscles et des tendons ; ces biais dépendent de la charge imposée aux muscles.

L'encodage d'information de nature spatiale par les fuseaux neuro-musculaires se fait sous forme de trains de potentiels d'action. Ces représentations se retrouvent dans la moelle épinière (BOSCO, POPPELE & EIAN, 2000) et dans le cortex somatosensoriel. En effet, un neurone du *cortex somatosensoriel primaire* (S1) décharge à fréquence plus ou moins élevée selon la position ou le mouvement de la partie du corps représentée (TILLERY, SOECHTING & EBNER, 1996 ; PRUD'HOMME & KALASKA, 1994). Ceci est à comparer avec la représentation d'information visuelle spatiale, basée sur des cartes, un neurone du cortex visuel encodant l'information correspondant à une région de l'espace. La précision des représentations visuelles spatiales dépend donc de la résolution de la carte – nombre de neurones –, alors que la précision des représentations proprioceptives spatiales dépend de la précision de la génération et de l'intégration de trains de potentiels d'action (voir page 23).

### **Dimensionnalité et référentiel**

Dans la sous-partie développée ci-dessus, nous avons montré que les signaux issus des fuseaux neuro-musculaires pourraient permettre au système sensorimoteur d'estimer la longueur des muscles dans lesquels ils sont insérés. À partir de ces informations, le système nerveux central doit donc estimer l'état de nos effecteurs ; cette tâche, pas du tout triviale, est source d'incertitude.

Nos muscles agissent généralement sur les os du squelette comme des leviers : un faible raccourcissement musculaire entraîne une rotation autour de l'articulation. Si la rotation d'une articulation simple, comme celle du coude, ne met en jeu qu'une paire de muscles – agoniste, antagoniste –, le mouvement de certaines articulations complexes peut mettre en jeu plus d'une dizaine de muscles. C'est par exemple le cas de l'épaule : celle-ci permet une grande variété de mouvements du bras – abduction et adduction, flexion et extension, rotation –, elle est de plus mobile par rapport au torse. On peut y dénombrer seize muscles, l'effet de chacun de ces muscles sur la position du bras dépendant de l'état de contraction des autres muscles et de la configuration de l'articulation. En outre, certains muscles, de par leur implantation, vont agir sur plus d'une articulation. L'estimation de l'état précis d'une telle articulation à partir des longueurs

musculaires devient alors un problème complexe : la projection d'un espace N-dimensionnel (N étant le nombre de muscles) dans un espace à trois dimensions au maximum requiert probablement nombre d'approximations par le système nerveux central. Ce problème de *dimensionnalité* est certainement une cause importante de l'incertitude associée à la proprioception.

La « malédiction de la dimensionnalité »<sup>20</sup> n'intervient pas seulement du fait des articulations complexes. Elle est aussi liée au problème du *référentiel* de la proprioception : ainsi, nous avons vu plus haut qu'à partir des informations provenant de chaque muscle, le système nerveux central peut déterminer l'angle de rotation de l'articulation ; le référentiel est alors articulaire. Si ce référentiel articulaire peut être suffisant pour le contrôle de l'exécution de nos mouvements, il ne l'est pas pour la réalisation de certaines tâches. BAUD-BOVY et VIVIANI (1998) ont réalisé une expérience au cours de laquelle les sujets pointaient vers des cibles proprioceptives mémorisées, c'est-à-dire vers la position de leur main après son déplacement par un dispositif robotisé. Dans une condition, les sujets pointaient avec la même main, dans l'autre, les sujets pointaient avec leur autre main. La première condition peut se satisfaire d'un référentiel articulaire – le sujet doit seulement reproduire l'orientation précédente de ses articulations –, tandis que la seconde nécessite une conversion vers un référentiel centré sur le corps, ou *égocentré*. Les motifs d'erreurs observés dans les deux conditions sont toutefois très similaires, et indiquent l'utilisation d'un référentiel centré sur le corps pour les deux conditions.

En raison du nombre de degrés de liberté des membres, et de l'organisation sérielle des articulations, le calcul de positions en coordonnées égocentrées est sujet aux erreurs et aux approximations. En effet, chaque rotation d'articulation peut entraîner un déplacement important de la partie du membre distale à l'articulation ; une faible erreur dans l'estimation de la longueur des muscles de l'articulation correspond alors à une importante erreur de localisation du membre. De plus, ces incertitudes s'accumulent de manière proximo-distale : la précision de la localisation de la main va être affectée par les incertitudes dans l'estimation des états de l'épaule, du coude et du poignet<sup>21</sup>.

**Figure 3.** Modèle de l'incertitude proprioceptive pour la localisation de la main, tiré de van Beers, Sittig et van der Gon (1998). **a**, Bras en extension : les erreurs d'estimation de l'angle de l'épaule causent une incertitude forte sur la localisation azimutale de la main. **b**, Bras fléchi : la main est proche de l'épaule, les erreurs d'estimation de l'angle de celle-ci ont une incidence plus faible. Notons que la distance coude – main est constante, l'incertitude causée par une erreur d'estimation de l'orientation du coude est donc indépendante de l'état du bras.

Les études sur la précision des estimations proprioceptives de localisation confirment ces origines. A l'aide d'expériences de pointage vers des cibles proprioceptives – le doigt du sujet

20. *Dimensionality curse* en anglais.

21. Notons qu'une distribution décroissante des fuseaux en fonction de la proximité du muscle avec le torse serait optimale pour minimiser ce type d'erreurs ; ce n'est pas le cas pour le bras, dans lequel la répartition des fuseaux ne semble pas favoriser la précision dans un référentiel en particulier (SCOTT & LOEB, 1994).

placé sous la table – van BEERS, SITTING et van der GON (1998) ont mis en évidence une anisotropie des estimations proprioceptives dans le plan horizontal (Figure 3, figure 9 p. 36). Le bruit est maximal dans la direction de la tangente à un cercle centré sur l'épaule – l'*azimut* –, alors qu'il est plus faible dans la direction radiale. La magnitude de cette incertitude azimutale est d'autant plus élevée que la main est éloignée de l'épaule. Ce motif d'incertitude correspond au mécanisme présenté dans le paragraphe précédent ; en effet, l'incertitude dans l'estimation de l'orientation de l'épaule entraîne cette forte incertitude azimutale, et ce, de manière particulièrement marquée lorsque le bras est en extension (Figure 3).

Des études portant sur les erreurs constantes lors de tâches de localisation proprioceptive du bras mettent en évidence l'existence de biais dans les estimations proprioceptives. Ces biais dépendent également de la configuration du bras et sont similaires pour la perception et pour l'action (FUENTES & BASTIAN, 2010 ; JONES, CRESSMAN & HENRIQUES, 2009). Ils sont en partie dus à l'hystérésis mentionnée plus haut, ou encore à la possible saturation des taux de décharge des fuseaux pour les extensions extrêmes.

La proprioception, qui nous permet de localiser nos membres dans l'espace, est principalement basée sur l'information transmise par les fuseaux neuro-musculaires, signalant l'allongement des muscles. Leur fonctionnement complexe introduit des biais dans l'information proprioceptive difficilement compensables. Pour la localisation du membre supérieur, la proprioception semble plus précise en profondeur qu'en élévation ou en azimut ; cette incertitude est probablement due à la conversion de signaux musculaires en information spatiale.

## Sources d'incertitude dans l'information tactile

Si la vision et la proprioception sont des modalités sensorielles « classiques » dans la recherche sur le système sensorimoteur, le toucher est quant à lui moins étudié dans ce cadre là. Il est pourtant utilisé pour le guidage *haptique*, lorsque nous interagissons avec des objets physiques ou virtuels – *via* des interfaces tactiles, de plus en plus communes : *trackpads*, *smartphones*. Afin de pallier les lacunes de connaissance sur l'intégration tactile à visée sensorimotrice, nous avons réalisé une expérience mettant le toucher à l'épreuve dans une tâche sensorimotrice. Lors de cette expérience, les sujets réalisaient des mouvements de pointage en maintenant le contact entre la pulpe de leur index et une surface horizontale texturée lors du mouvement. Nous nous intéresserons donc ici à la modalité sensorielle tactile mettant en jeu les récepteurs de la peau *glabre*<sup>22</sup> comme celle de la pulpe du doigt. Quel type d'information sensorielles le toucher peut-il fournir au système sensorimoteur ? Quelles sont les incertitudes associées ?

22. les mécano-récepteurs de la peau velue évoqués précédemment pour leur potentiel rôle dans la proprioception ne sont pas considérés comme fournissant des informations tactiles au sens strict.

### **Échantillonnage spatial et temporel de l'information tactile**

La perception d'information tactile par la peau glabre est assurée par quatre types de mécanorécepteurs, anatomiquement et fonctionnellement distincts, ayants des densités de répartition différentes : les *disques de Merkel*, les *corpuscules de Meissner*, les *corpuscules de Ruffini* et les *corpuscules de Pacini*. Historiquement, la caractérisation des réponses des afférences tactiles a été indépendante de la caractérisation anatomique des récepteurs associés, celles-ci sont donc classées en deux familles. Sur la base des réponses neurales, on distingue deux afférents à *adaptation lente* ou SA<sup>23</sup> – Merkel et Ruffini – et deux à *adaptation rapide* ou RA<sup>24</sup> – Meissner et Pacini – (pour revue, JOHNSON, 2001 ; JOHANSSON et FLANAGAN, 2009). Les afférences RA présentent des réponses *phasiques*, elles signalent les changements dans la stimulation et sont à la base de la détection des vibrations (MOUNTCASTLE, LAMOTTE & CARLI, 1972), alors que les afférences SA présentent des réponses *toniques*, encodant la valeur de la stimulation. Pour établir un parallèle avec les activités fusoriales présentées dans la partie précédente, les terminaisons secondaires seraient de type SA, tandis que les terminaisons primaires seraient mixtes – elles présentent une activité phasique et une activité tonique.

Face à cette séparation binaire selon le type de réponse, nous pouvons opposer une autre séparation binaire basée sur la densité et la localisation des récepteurs. Deux des récepteurs – Merkel et Meissner – sont superficiels et répartis de manière dense, particulièrement aux extrémités des doigts, alors que les deux autres – Ruffini et Pacini – sont moins nombreux, et placés en profondeur dans les tissus. Les récepteurs superficiels ont accès à une information spatiale précise, que leur densité permet d'échantillonner précisément, tandis que les récepteurs profonds sont à même de représenter des informations tactiles diffuses, fortement filtrées spatialement.

Notons que la densité des capteurs est non seulement variable sur la main – la densité est plus importante au niveau de la pulpe des doigts – mais aussi sur la surface du corps. Cet échantillonnage variable se reflète au niveau du cortex somatosensoriel primaire, où l'information est représentée de manière *somatotopique*. La surface corticale associée à chaque partie du corps dépend de la densité des récepteurs sensoriels sur cette partie<sup>25</sup>.

Ces deux séparations selon le type de réponse et la répartition peuvent être interprétées du point de vue du traitement du signal comme correspondant à différents échantillonnages spatiaux et temporels. En effet, les afférences de type RA vont permettre un échantillonnage temporel précis (hautes fréquences), alors que les afférences SA réalisent un échantillonnage temporel à faible fréquence. Il convient de préciser ici que les informations de haute fréquence sont filtrées – par l'épaisseur de la peau et par la physiologie des récepteurs –, ce qui rend cet échantillonnage à faible fréquence utile. Les récepteurs superficiels réalisent, eux, un échantillonnage spatial à fréquence élevée, tandis que la localisation profonde des autres récepteurs introduit un filtrage des hautes fréquences spatiales et leur permet de capter les informations spatiales à

23. *Slowly adapting* en anglais ; abrégé en SA.

24. *Rapidly adapting* ou *fast adapting* en anglais ; abrégé en RA ou FA.

25. On représente généralement cette somatotopie avec l'*homonculus de Penfield* ; cet homonculus présente un immense visage et des mains démesurées, la densité de récepteurs étant maximale à ces endroits.

basse fréquence. A partir de ces deux séparations orthogonales, il est possible de prédire quel type de d'information est signalée par chaque récepteur ; ces prédictions ont été vérifiées expérimentalement.

WERNER et MOUNTCASTLE (1965) sont les premiers à avoir mis en évidence la fidélité de l'encodage tactile, pour des réponses de récepteurs SA lors de l'indentation de la peau velue. Ceux-ci émettent des trains de potentiels d'action dont la fréquence est – non linéairement – liée à la profondeur d'indentation de la peau, et ceci de manière très reproductible d'essai en essai. VEGA-BERMUDEZ et JOHNSON (1999) ont confirmé ces résultats pour les afférents RA-1 et SA-1 de la peau glabre du primate. Les seuils de détection de vibrations chez le primate sont de plus expliqués par la forte sensibilité individuelle des récepteurs SA-1 et SA-2 (MOUNTCASTLE et al., 1972).

### **Quelle information tactile pour l'action ?**

Ainsi, cet ensemble de quatre récepteurs spécialisés permet de représenter différentes modalités de l'information tactile. Si certaines de ces modalités sont utiles pour la manipulation d'objet, ou leur exploration tactile, toutes ne sont pas utilisées dans le cas qui nous préoccupe ici : quel type d'information tactile le système sensorimoteur pourrait utiliser lors d'un mouvement d'exploration haptique ?

Lorsque le doigt glisse sur une surface, nous appliquons une force perpendiculaire, ou *normale* à cette surface. À cause du mouvement et de cette force normale, des forces de friction *dynamiques* sont générées ; celles-ci sont tangentielles à la surface du doigt. Pour le frottement de surfaces solides, ces forces de friction sont généralement prédites par les lois d'AMONTON ou de COULOMB : lors du glissement, la force est dirigée dans la direction opposée au vecteur de mouvement et proportionnelle à la force normale<sup>26</sup> – le coefficient de proportionnalité étant le *coefficient de friction dynamique*.

Lorsque les deux surfaces sont immobiles, il existe une force de friction *statique* qui s'oppose à la mise en mouvement – celle-ci a donc une direction opposée à la force tangentielle imposée – jusqu'à un certain seuil qui est le produit de la force normale et du *coefficient de friction statique*.

BIRZNIKS, JENMALM, GOODWIN et JOHANSSON (2001) ont montré que les afférents SA-1, SA-2 et RA-1 sont justement sensibles à ces forces tangentielles, qui ont pour effet de déformer la pulpe du doigt en surface et en profondeur. En conséquence, les sujets humains sont effectivement capables d'estimer la magnitude et la direction des forces appliquées (PARÉ, CARNAHAN & SMITH, 2002). Ces récepteurs présentent en effet une *direction préférée* : pour chaque récepteur, il existe une direction de force tangentielle pour laquelle l'excitation sera maximale. Une population de ces récepteurs peut donc encoder la direction de la force tangentielle appliquée sur la pulpe du doigt (voir page 38). Ces récepteurs tactiles sont aussi à même de signaler des couples appliqués sur la surface de la pulpe du doigt (BIRZNIKS et al., 2010).

---

26. Nous avons appris à nos dépens que ces approximations ne sont pas totalement valables pour la peau (SMITH & SCOTT, 1996).

L'encodage des forces imposées à la pulpe du doigt ne fournit toutefois que des informations limitées sur le mouvement : sa direction instantanée, et éventuellement ses moments de début et de fin – passage de la friction statique à la friction dynamique. La vitesse du déplacement ne peut pas être déduite des informations de force. En effet, en conditions passives, le glissement d'une surface lisse ne peut pas être différencié de l'application d'une force (SRINIVASAN, WHITEHOUSE & LAMOTTE, 1990). Dans les conditions courantes, de telles informations nous permettent d'estimer le coefficient de frictions de surfaces (SMITH & SCOTT, 1996).

Si le doigt se déplace sur une surface texturée, la « lecture » de cette texture pourrait en revanche fournir des informations sur la direction et la vitesse du mouvement de déplacement. La manière dont les textures sont perçues dépend de la vitesse de déplacement du doigt ainsi que de la fréquence spatiale de la texture : c'est la théorie duale de la perception des textures de KATZ (HOLLINS & RISNER, 2000). Si la surface ne comporte qu'un seul relief, le déplacement peut-être perçu par le système nerveux central par l'excitation successive de plusieurs mécano-récepteurs, chacun étant activé lorsque le relief est présent dans son champ récepteur. Les terminaisons RA-1 et SA-1 semblent à même de signaler ce type de stimulus (SRINIVASAN et al., 1990). Pour des surfaces grossières – longueur d'onde de quelques millimètres – et des vitesses de déplacement faibles – quelques centimètres par seconde –, la perception des textures et de leurs mouvements pourrait donc être spatiale ; c'est ce type de perception de la texture qui est mis en jeu lors de la lecture de caractères Braille. Ce type de perception est comparable à la perception visuelle (PEI, HSIAO & BENSMAIA, 2008), et donne ainsi des informations non biaisées sur la vitesse et la direction du déplacement.

Mais lorsque la surface est plus complexe, l'encodage de la vitesse semble plutôt lié à la fréquence temporelle d'excitation de chaque récepteur. En effet, le mouvement d'une surface constituée de crêtes disposées perpendiculairement à la direction du mouvement induit l'excitation des mécano-récepteurs à la fréquence temporelle correspondant à la succession des crêtes dans leur champ récepteur (DARIAN-SMITH & OKE, 1980). Un codage implicite de la fréquence temporelle par la fréquence des potentiels d'action est donc présent. Ainsi, selon la fréquence temporelle résultant du mouvement de différentes textures, différents mécano-récepteurs seront excités : SA-1 pour les fréquences inférieures à 40 Hz, RA-1 pour les fréquences entre 40 et 140 Hz, et RA-2 pour les fréquences au dessus de 140 Hz (DARIAN-SMITH & OKE, 1980). Ce même type de signalisation par encodage de la fréquence temporelle est observé pour des surfaces dont la texture est faite de points en relief (LAMB, 1983). En conséquence de ce codage des vibrations causées par le déplacement, l'information de vitesse est difficilement dissociable de l'information de fréquence spatiale de la surface : si deux surfaces de fréquences spatiales différentes sont présentées à la même vitesse de défilement, la surface avec la texture de plus faible fréquence spatiale sera perçue comme se déplaçant plus lentement que la surface à texture de forte fréquence spatiale (DÉPEAULT, MEFTAH & CHAPMAN, 2008). Lors de l'exploration tactile, la vitesse est contrôlée, et la fréquence spatiale de la texture, la *rugosité*, en est déduite ; dans notre cas, c'est la valeur de la vitesse de déplacement qui doit être extraite.

L'incertitude sur cette information de vitesse sera donc liée à l'incertitude de l'estimation de la rugosité de la texture, ainsi qu'aux incertitudes de signalisation par les récepteurs eux-mêmes. Enfin, l'information de vitesse apportée par les vibrations n'est pas directionnelle, seule la vitesse absolue de déplacement est extractible.

Le toucher est peu étudié dans le cadre de l'intégration sensorimotrice ; lorsque la peau est en contact avec une surface pendant un mouvement, il pourrait pourtant fournir de l'information au système sensorimoteur. Le toucher est le plus précis au niveau de la pulpe des doigts, où quatre types de récepteurs encodent précisément différentes modalités de l'information tactile : indentations locales de la peau, vibrations, forces appliquées sur la pulpe. L'intégration dans le temps et dans l'espace des informations d'indentation et de vibration peut fournir une estimation de la vitesse des mouvements. Toutefois, la précision de cette information de vitesse est difficile à évaluer, celle-ci pouvant être confondue avec l'information de texture.

## Sources centrales d'incertitude

Dans les sous-parties précédentes, nous avons présenté les différentes sources d'incertitude pouvant potentiellement affecter nos modalités sensorielles d'intérêt que sont la vision, la proprioception et le toucher. De l'échantillonnage spatial de la vision aux mécanismes de la perception tactile des textures, nous nous sommes limités aux incertitudes spécifiquement associées à chaque modalité. Toutefois, toutes ces informations sensorielles convergent vers le système nerveux central pour y être traitées, soit pour la perception, soit pour l'action. Nous avons déjà évoqué des similarités dans la représentation des informations sensorielles, comme les représentations sous forme de carte – rétinotopiques et somatotopiques – ou le codage de l'intensité de stimuli par la fréquence des potentiels d'action. Au cours de cette partie, nous allons présenter les mécanismes centraux communs pouvant affecter la précision et l'exactitude de toutes ces représentations.

### ***Bruit neuronal : bruit ou signal ?***

La compréhension détaillée des mécanismes biophysiques et cellulaires assurant la génération de potentiels d'action et la transmission d'information nerveuse de neurone en neurone permet d'émettre des hypothèses sur le bruit associé à ces processus (pour revue : FAISAL, SELLEN et WOLPERT, 2008). Ainsi, à l'échelle infra-cellulaire, ces processus sont stochastiques : les canaux s'ouvrent ou se ferment en réponse à l'attachement d'une molécule ou à un changement de potentiel transmembranaire, des vésicules de neurotransmetteur fusionnent avec la membrane et libèrent leur contenu, etc. Le bruit associé à ces événements unitaires stochastiques, comme l'ouverture d'un canal, est généralement gommé par le grand nombre de canaux présents dans la membrane d'un neurone. Mais ce « bruit de canal »<sup>27</sup> sera toutefois sensible

27. *Channel noise* en anglais.

dans des structures de petite surface membranaire, comme les nœuds de RANVIER, qui participent à la conduction des potentiels d'action le long des axones myélinisés (CHOW & WHITE, 1996). De même, lorsque le potentiel de membrane du neurone est proche du seuil d'émission d'un potentiel d'action, un événement aléatoire comme la libération d'une vésicule au niveau d'une synapse aura une influence sensible, et ce, d'autant plus que le neurone est petit. Dans les faits, la transmission d'information par un neurone isolé est tout de même assez fidèle, comme en témoignent certaines études portant sur la reproductibilité de la génération de potentiels d'action lorsqu'un neurone est excité par un bruit blanc imposé de manière répétée (BRYANT & SEGUNDO, 1976).

L'étude de neurones *in vivo* amène cependant des résultats bien différents de ces études *in vitro*, chaque neurone recevant nombre de signaux excitateurs ou inhibiteurs, et l'organisation en réseau pouvant participer à l'amplification du bruit (LONDON, ROTH, BEEREN, HÄUSSER & LATHAM, 2010). Ainsi, TOLHURST, MOVSHON et DEAN (1983) ont étudié la variabilité temporelle de la réponse de neurones du cortex visuel primaire lors de la présentation de stimuli visuels constants. Cette variabilité est très importante, et les courbes psychométriques de détection de stimuli de faible contraste issues de l'activité d'un seul neurone sont bien inférieures aux capacités perceptives de l'individu. Ce résultat montre que les neurones représentent l'information de manière bruitée, mais aussi que l'information issue de plusieurs neurones est intégrée lors des processus décisionnels. Les stimuli utilisés par TOLHURST et al. (1983) étaient toutefois constants. Des études plus récentes, utilisant des stimuli variables, plus « naturels », montrent que ceux-ci sont représentés plus fidèlement par des neurones (de Ruyter van STEVENINCK, LEWEN, STRONG, KOBERLE & BIALEK, 1997; MAINEN & SEJNOWSKI, 1995). La temporisation des potentiels d'action reste cependant irrégulière.

Cette irrégularité apparente a mené à deux vues divergentes de la représentation de l'information dans le cortex. Selon une de ces vues, la variabilité temporelle des potentiels d'action pourrait résulter de la détection par les neurones de potentiels d'action pré-synaptiques synchronisés<sup>28</sup>. Dans ce cas, la temporisation des potentiels d'action serait porteuse d'information – on parle de *temporal coding* en anglais. Le bruit apparent serait alors témoin de l'information encodée; cette hypothèse réconcilie l'apparente fiabilité des neurones *in vitro* et les activités aléatoires observées *in vivo* (SOFTKY & KOCH, 1993; STEVENS & ZADOR, 1998). Cependant, cette hypothèse semble peu probable, du fait des sources de bruit potentielles présentées dans le paragraphe précédent, et de l'inter-connectivité forte des neurones, qui semblent plutôt agir comme des intégrateurs que comme des détecteurs de synchronisation (SHADLEN & NEWSOME, 1994).

Selon la vue alternative, l'irrégularité provient donc de processus stochastiques, les potentiels d'action seraient dans ce cas générés par un processus aléatoire. On assimile généralement ce processus aléatoire à un *processus de Poisson*, chaque potentiel d'action étant produit indépen-

28. *Coincidence detection* en anglais.

amment des autres<sup>29</sup>. La temporisation d'un seul potentiel d'action a alors peu d'importance : l'information est encodée dans le taux moyen de décharge – *rate code* en anglais. C'est le même code qui est utilisé pour les afférences sensorielles, nous l'avons vu dans les trois parties précédentes. L'estimation précise d'une variable encodée par taux de décharge nécessite l'intégration d'information provenant de multiples neurones ou une intégration dans le temps. Lorsque l'encodage est « économe »<sup>30</sup>, c'est-à-dire lorsque la fréquence moyenne des potentiels d'action est faible, la détection des changements dans la variable représentée, et surtout de la temporisation de ces changements, est particulièrement difficile. L'existence de capteurs ayant des réponses phasiques, signalant précisément les changements de valeur d'un stimulus, permet de pallier ce problème. Enfin, si le bruit neuronal peut être réduit par les phénomènes d'intégration décrits ci-dessus, il peut tout de même avoir une influence sur nos actions lorsqu'il est présent dans les régions contrôlant nos mouvements. Ainsi CHURCHLAND, AFSHAR et SHENOY (2006) ont pu prédire une partie de la variabilité d'un mouvement à partir de l'étude de la variabilité dans l'activité de neurones (pré-)moteurs.

### **Transformations sensorimotrices**

Dans la partie portant sur l'incertitude proprioceptive, nous avons soulevé le problème du référentiel de l'information proprioceptive. Celle-ci était *a priori* encodée dans un référentiel articulaire, ou musculaire, mais son utilisation pour certaines tâches nécessitait une transformation de cet encodage vers un référentiel centré sur le corps. Ce problème de changement de référentiel est en fait généralisé dans le système sensorimoteur, car l'utilisation combinée de plusieurs types d'information sensorielle impose leur transcodage dans un référentiel similaire. Une région cérébrale représentant plusieurs modalités sensorielles est dite *multimodale*. La recherche d'un référentiel *commun* – unique, faisant abstraction des référentiels sensoriels, et utilisé pour toutes les tâches multimodales –, a fait couler beaucoup d'encre. Toutefois, l'existence d'une unique région représentant toutes les informations dans un même référentiel est peu probable, chaque information pouvant être transcodée dans le référentiel d'une autre information. À titre d'exemple, des stimuli auditifs peuvent être transcodés dans un référentiel rétinocentré (COHEN & ANDERSEN, 2000), des cibles visuelles mémorisées dans un référentiel centré sur le corps (MCINTYRE et al., 1998), ou encore des informations proprioceptives représentées dans un référentiel rétinocentré (FIEHLER, RÖSLER & HENRIQUES, 2010). Les changements de référentiel d'une ou plusieurs des modalités sensorielles sont donc nécessaires. Pour l'utilisation d'un référentiel centré sur le corps, l'information proprioceptive doit être transformée comme vu précédemment, et l'information visuelle rétinocentrique doit-être transformée en prenant en compte l'orientation des yeux dans les orbites et la rotation de la tête ; pour un référentiel rétinocentré, c'est l'information proprioceptive qui devra être transformée en prenant en compte la position du regard. Chacun de ces changements entraîne l'apparition d'incertitudes dans les

29. Il s'agit d'une approximation, les neurones ont par exemple une *période réfractaire*, pendant laquelle la génération d'un nouveau potentiel d'action est impossible.

30. *Sparse coding* en anglais.

informations représentées, aussi bien à cause du bruit de la conduction nerveuse qu'à cause des approximations nécessaires pour calculer ces transformations. Les articles cités plus haut déterminent justement les cadres de références utilisés dans diverses tâches en étudiant les motifs de variabilités qui se développent, ceux-ci étant caractéristiques de chaque référentiel : une représentation rétinocentrique développera par exemple des biais centrés sur la direction du regard (HENRIQUES, KLIER, SMITH, LOWY & CRAWFORD, 1998).

En conséquence, les changements de coordonnées sont nécessaires pour représenter les informations sensorielles dans des référentiels communs. Ils jouent aussi un rôle central dans la préparation et le contrôle des mouvements à partir de ces informations sensorielles, on parle de *transformations sensorimotrices*. De nombreuses études neurophysiologiques ou psychophysiques indiquent que certaines représentations motrices corticales se font dans des référentiels égocentriques (CAMINITI, JOHNSON, GALLI, FERRAINA & BURNOD, 1991 ; GEORGOPOULOS, KALASKA, CAMINITI & MASSEY, 1982). Mais, *in fine*, les signaux moteurs quittant le système nerveux central sont nécessairement liés à l'activation de muscles, ou de groupes de muscles. On suppose généralement l'existence d'un *modèle interne inverse* permettant au système nerveux central de déterminer les activations musculaires nécessaires pour atteindre une cible. Or, la complexité de notre système musculaire et articulaire soumet la construction de ce modèle inverse au même problème de dimensionnalité que celui décrit dans la partie relative à la proprioception. Le modèle inverse est donc nécessairement approximatif. Par exemple, l'anisotropie dans l'inertie du bras<sup>31</sup> n'est pas entièrement compensée ; cela cause des erreurs direction-dépendantes systématiques dans les points finaux de mouvements dans le plan horizontal (GORDON et al., 1994).

Enfin, la représentation même des informations motrices peut introduire de l'incertitude dans les mouvements. Nous avons évoqué la représentation rétinotopique de l'information visuelle dans la couche superficielle du colliculus supérieur ; les couches intermédiaire et profonde du colliculus représentent dans ces mêmes coordonnées les vecteurs de mouvement des saccades à venir. Dans le colliculus, cette carte motrice rétinotopique est non homogène – il y a un facteur de magnification variable – et anisotrope. La variabilité anisotrope observée dans les points finaux des saccades oculaires ainsi que l'hypométrie des saccades sont en partie explicables par les caractéristiques de cette carte motrice (van OPSTAL & van GISBERGEN, 1989).

Notons aussi que le maintien en mémoire d'informations sensorielles ou motrices entraîne une dégradation de leur précision et de leur exactitude ; c'est par exemple le cas des saccades (WHITE, SPARKS & STANFORD, 1994) et des mouvements de pointage (McINTYRE et al., 1998) mémorisés, dont le biais et la variabilité augmentent avec la durée de mémorisation.

Nos neurones semblent encoder individuellement des informations par leur taux de décharge ; la variabilité de ce taux de décharge requiert toutefois une intégration d'information

31. Lors de mouvements dans le plan horizontal, une force plus importante est requise pour déplacer son bras droit dans la direction 135–315° que dans la direction 45–225°, ce dernier mouvement ne mettant en jeu qu'un mouvement de l'articulation du coude.

– temporelle ou populationnelle – afin d’obtenir des estimations précises des variables représentées. En outre, chaque information sensorielle est initialement représentée dans un référentiel qui lui est propre. L’intégration d’informations sensorielles pour la préparation de nos actions nécessite donc des changements de référentiel. Ce sont des calculs complexes mettant en jeu l’utilisation d’informations bruitées ; ils introduisent en conséquence de l’incertitude dans les représentations internes.

## Incertitudes motrices

Nous avons jusqu’ici suivi l’émergence de l’incertitude au cours des étapes de l’élaboration d’une action : encodage de variables sensorielles, changements de cadres de références, et transformations sensorimotrices. Pour que ce panorama de l’incertitude dans le système sensorimoteur soit complet, il ne nous reste plus qu’à évaluer l’incertitude associée à l’étape de sortie, c’est-à-dire à la génération de forces et de mouvements à partir de commandes motrices.

### **Transduction de la force**

Le squelette est mis en mouvement par les *muscles striés squelettiques*. Ceux-ci sont constitués de fibres musculaires, des cellules organisées en parallèle et s’étendant d’un bout à l’autre du muscle. Ces cellules sont excitables, et se contractent en réponse aux potentiels d’action provenant des *motoneurones alpha*, situés dans la moelle épinière. L’arrivée d’un potentiel d’action au niveau de la *jonction neuro-musculaire*, la synapse entre le motoneurone alpha et la cellule musculaire, entraîne une contraction brève de la fibre : c’est la *secousse musculaire*. Les propriétés contractiles et élastiques des fibres musculaires permettent la sommation de ces secousses musculaires ; lorsque les potentiels d’action sont suffisamment rapprochés, les forces développées par chaque secousse s’accumulent, et ce, jusqu’à un plateau, le *tétanos*. Ce mécanisme de sommation permet à la fibre musculaire de générer des forces dont l’intensité est signalée par le taux de décharge du motoneurone.

Chaque motoneurone contrôle la contraction de plusieurs fibres musculaires, tandis que chaque fibre n’est innervée que par un seul motoneurone ; un motoneurone et l’ensemble des fibres qu’il innerve constituent une *unité motrice*. Le système moteur dispose donc d’un second moyen de contrôle de la force développée par un muscle : le *recrutement* d’un nombre plus ou moins important d’unités motrices (MILNER-BROWN, STEIN & YEMM, 1973). Ce recrutement se fait par ordre de taille, c’est le principe d’HENNEMAN : lorsque la force à développer est faible, les petites unités sont d’abord recrutées, et plus la force augmente, plus la taille des unités nouvellement recrutées augmente (HENNEMAN, SOMJEN & CARPENTER, 1965 ; MONSTER & CHAN, 1977). Ainsi, ce contrôle par recrutement ne permet pas de générer un continuum de forces : utilisé seul, il imposerait des paliers dans la force générée, d’autant plus grands que la force générée est importante. Même si le contrôle de la contraction de chaque unité motrice par le

taux de décharge permet de lisser ces paliers, nous voyons que le contrôle des forces générées est plus grossier lorsque les forces sont importantes.

La fatigue musculaire est une autre source potentielle d'incertitude motrice. Pour différentes raisons – ioniques, métaboliques, etc. voir ALLEN, LAMB et WESTERBLAD (2008) pour revue –, notre système musculaire est soumis à la fatigue : après un effort musculaire soutenu, les forces générées seront plus faibles qu'après une période de repos, et cela pour la même stimulation. Si le modèle inverse n'est pas ajusté pour prendre en compte la fatigue, ce qui est probable au vu des délais d'apprentissage, les commandes motrices envoyées seront sous-dimensionnées et pourront causer des hypométries. Le contrôle en ligne de nos mouvements, quand il est possible, permet toutefois de compenser les effets de cette fatigue.

### **Bruit dépendant du signal**

Les mécanismes de contrôle de la contraction présentés dans la sous-partie précédente nous mettent sur la piste d'une augmentation de la variabilité avec l'amplitude de la force exercée par le muscle. SUTTON et SYKES (1967) ont mesuré expérimentalement les erreurs dans la force exercée par un sujet en fonction du niveau de force isométrique demandé. Ils ont effectivement observé que l'écart-type de la force augmente linéairement avec l'intensité de la force exercée par le sujet ; plus la force demandée augmente, plus les sujets « tremblent<sup>32</sup> » en générant cette force. On parle dans ce cas de *bruit dépendant du signal* – *signal dependant noise* en anglais, abrégé en SDN. Cette étude ne met en jeu que des contractions isométriques, c'est-à-dire sans mouvement ; SCHMIDT, ZELAZNIK, HAWKINS, FRANK et QUINN (1979) ont confirmé que le SDN est également présent lors des mouvements, en montrant que la « variabilité de l'impulsion<sup>33</sup> » est une cause majeure de l'imprécision des mouvements du bras. ABRAMS, MEYER et KORNBLUM (1989) ont fait des observations similaires pour les saccades oculaires.

Ce bruit dépendant du signal est-il réellement dû aux mécanismes présentés dans la sous-partie précédente ? Des travaux récents ont montré que ces vibrations ont une source centrale, et ne sont pas simplement dues à des mécanismes musculaires ou aux boucles réflexes (McAULEY, ROTHWELL & MARSDEN, 1997). Les trains de potentiels d'action émis par les motoneurons sont aussi bruités : l'écart type des intervalles de temps inter-potentiels d'action est proportionnel à la fréquence moyenne des potentiels d'action (CLAMANN, 1969) ; ceci est caractéristiques des processus aléatoires de Poisson évoqués plus haut. Toutefois, pour la force, la croissance linéaire du bruit en fonction du signal n'est présente que lors de contractions volontaires ; des contractions imposées par la stimulation électrique d'unités motrices ne présentent pas les mêmes caractéristiques de bruit (JONES, de C HAMILTON & WOLPERT, 2002). Cette expérience montre que le SDN est principalement causé par le processus de recrutement des unités motrices, et non par le processus de génération de force par une unité motrice. En conséquence, le

32. Le fait que les fibres présentes au sein de la même unité motrice soient stimulées de manière synchrone peut induire ce tremblement – *Tremor* en anglais –, les fibres d'une même unité motrice étant engagées dans une secousse au même moment.

33. *Impulse variability* en anglais.

coefficient de ce bruit dépendant du signal est plus fort lorsque le muscle contient peu d'unités motrices ; c'est le cas des muscles de petite taille, capables de générer de faibles forces (de C HAMILTON, JONES & WOLPERT, 2004).

Signalons que l'incertitude motrice n'est pas complètement modélisée par un bruit dépendant du signal : la variabilité des mouvements ne peut être modélisée précisément qu'en utilisant aussi un bruit moteur indépendant de l'amplitude du signal (van BEERS et al., 2003 ; van BEERS, 2007)<sup>34</sup>.

Cette présence de bruit dépendant du signal implique donc qu'un mouvement sera d'autant plus imprécis que les forces mises en jeu seront élevées. Certaines observations viennent toutefois modérer cette hypothèse. Lorsque l'on demande à des sujets de réaliser des mouvements très précis, ils ne vont pas relâcher leurs muscles afin de minimiser les forces utilisées... mais vont, au contraire, co-contracter leurs muscles, c'est-à-dire augmenter les forces exercées par chacun des muscles en contractant les paires de muscles antagonistes (GRIBBLE, MULLIN, COTHROS & MATTAR, 2003). Une étude de modélisation détaillée, tenant compte des caractéristiques d'impédance des muscles, montre que cette co-contraction permet en fait de réduire la variabilité motrice en présence de bruit dépendant du signal (SELEN, BEEK & van DIEËN, 2005).

La force développée par nos muscles est en partie contrôlée *via* le recrutement d'unités motrices supplémentaires, d'autant plus grosses que la force à exercer est élevée. En conséquence, l'écart type de la force exercée – sa variabilité – augmente linéairement avec l'intensité de celle-ci : le bruit moteur est dit « dépendant du signal ». Une portion du bruit moteur est aussi additive, indépendante du signal.

## Gestion de l'incertitude pour l'intégration sensorielle : le cadre de travail probabiliste

Dans les parties précédentes, nous avons présenté les caractéristiques et les causes de l'incertitude des différentes modalités sensorielles. La vision, de par sa représentation inhomogène et rétinocentrée, présente une incertitude croissante selon l'excentricité par rapport à la fovéa. Mais lorsque les stimuli sont fixés du regard, l'incertitude rétinocentrée est faible, ce sont alors les incertitudes dans l'estimation de la position du regard qui vont limiter la précision de l'estimation de la position de stimuli visuels par rapport au corps. Enfin, l'estimation de la profondeur des stimuli visuels présente une incertitude supérieure à celle des estimations de leur azimut et de leur élévation. La proprioception permet de localiser nos effecteurs ; pour la localisation de la

34. Nous confirmons ceci dans le chapitre « Estimation des sources d'imprécision des saccades oculaires ».

main par rapport au corps, la proprioception est apparemment plus imprécise en azimut qu'en profondeur. Cette anisotropie de localisation proprioceptive est due à l'amplification des erreurs lors du passage de représentations centrées sur les articulations à une représentation centrée sur le corps. Le toucher, dans certaines conditions, peut fournir une information sur la vitesse de déplacement ; cette information est toutefois biaisée, seules les variations de vitesse pourront donc donner une information utile.

Ainsi, chacune de ces informations sensorielles est bruitée ou biaisée, mais, ensemble, elles peuvent fournir des informations redondantes sur un même objet : la vision et la proprioception nous donnent des informations indépendantes sur la position et la vitesse de notre main, tandis que le toucher peut nous donner des informations sur la vitesse de celle-ci. Le système sensoriel est-il capable de combiner ces informations redondantes ? Si oui, quelles sont les modalités de ces combinaisons ?

Depuis le début de ce document, nous utilisons les notions de bruit, d'incertitude, d'écart-type, etc. Toutes ces notions sont liées au domaine des probabilités. Les probabilités fournissent un cadre de travail permettant de formaliser ces notions, ainsi que nombre d'outils mathématiques permettant de résoudre les problèmes auxquels le système sensorimoteur est confronté. Ainsi, lorsqu'une variable  $X$  a une valeur fixe, nous avons vu que le système sensoriel n'a de cette variable qu'une image bruitée ou biaisée ; celle-ci peut être exprimée en termes probabilistes par une distribution de probabilités  $P(O|X)$  que l'on appellera *vraisemblance*<sup>35</sup>. Cette distribution représente la probabilité d'effectuer l'observation  $O$  sachant que la valeur réelle de la variable est  $X$ . L'incertitude associée à la mesure sensorielle est donc totalement décrite par cette distribution de probabilités. Dans un but de simplification, on considère généralement que des distributions sont *gaussiennes* ou *normales*, on peut alors les décrire par deux paramètres : leur espérance et leur variance. Cette simplification correspond généralement assez bien aux distributions réellement observées ; l'écart de l'espérance par rapport à la valeur de  $X$  est le biais, tandis que la variance est une mesure de la variabilité.

Le but du système sensoriel est d'estimer la valeur de  $X$  à partir de l'information sensorielle ; mathématiquement, et en conservant les distributions de probabilités, cela revient à estimer la distribution de  $X$  sachant  $O$ , notée  $P(X|O)$ . Le calcul de  $P(X|O)$  à partir de  $P(O|X)$  est régi par la loi de BAYES (BAYES & PRICE, 1763) :

$$P(X|O) = \frac{P(X)P(O|X)}{P(O)} \quad (1)$$

Dans cette équation,  $P(X)$  est la probabilité de  $X$ , dite probabilité *a priori*<sup>36</sup>. Dans le cas du système sensoriel, cette probabilité *a priori* pourrait être apprise au fil du temps ; il est tout à fait possible d'envisager que le système sensoriel « sait » que nos mains sont plus souvent devant nous que derrière notre dos, ou que les adultes ont une taille généralement centrée sur 1,70 m.

35. *Likelihood* en anglais.

36. *Prior probability* en anglais

Si cette distribution est inconnue ou inexistante, elle peut cependant être remplacée par une distribution uniforme. Notons que par opposition,  $P(X|O)$  est appelée probabilité *a posteriori*<sup>37</sup>. Enfin,  $P(O)$  est généralement assimilée à un facteur de normalisation.

La source d'information supplémentaire est ici la distribution *a priori* sur  $X$ , mais comme nous l'avons évoqué dans les paragraphes précédents, cette source d'information pourrait aussi être une autre entrée sensorielle représentant  $X$ . Le système sensoriel dispose alors de deux distributions,  $P(O_1|X)$  et  $P(O_2|X)$ , celles-ci peuvent-être combinées par un produit afin d'obtenir  $P(X|O_1 \cap O_2)$ . Dans le cas de distributions normales, l'estimation  $\hat{X}$  de la valeur de  $X$ , calculée comme le maximum de la probabilité *a posteriori*<sup>38</sup>, est donnée par :

$$\hat{X} = w_1 O_1 + w_2 O_2 \quad (2)$$

Ici,  $w_1$  et  $w_2$  sont les poids respectifs des informations sensorielles  $O_1$  et  $O_2$ ; ces poids s'expriment simplement à partir des variances respectives de ces informations,  $\sigma_1^2$  et  $\sigma_2^2$  :

$$w_1 = \frac{\sigma_2^2}{\sigma_1^2 + \sigma_2^2} \quad (3)$$

$$w_2 = \frac{\sigma_1^2}{\sigma_1^2 + \sigma_2^2} \quad (4)$$

Concrètement, ce calcul revient à obtenir l'estimation de la valeur de  $X$  en réalisant une moyenne pondérée des entrées sensorielles, chaque entrée étant pondérée par sa précision, c'est-à-dire par l'inverse de sa variance. En conséquence, la valeur estimée  $\hat{X}$  sera plus proche de l'estimation fournie par l'entrée sensorielle la plus précise.

Si l'on utilise ces lois probabilistes, le résultat obtenu est *statistiquement optimal*, c'est-à-dire qu'il n'est pas possible d'obtenir « mieux » – moins bruité, moins biaisé – à partir des informations disponibles et des connaissances *a priori* sur la variable estimée. Un système se comportant ainsi est appelé *observateur idéal*<sup>39</sup>. Or, le système sensorimoteur est le résultat de millions d'années d'évolution, et l'évolution tend généralement vers des résultats optimaux; l'utilisation d'algorithmes génétiques, inspirés des mécanismes évolutifs, afin de résoudre des problèmes complexes en est un témoignage. Le système nerveux central réalise-t-il des inférences probabilistes? Nous allons d'abord examiner cette question dans le contexte de l'intégration sensorielle, puis, dans la partie suivante, dans le contexte de l'action. Dans le reste de la partie en cours, nous présenterons les capacités effectives de notre système nerveux à réaliser des calculs probabilistes, mais aussi les bases neurales potentielles pour ces calculs.

37. *Posterior probability* en anglais

38. Identique à la moyenne dans le cas de distributions gaussiennes.

39. *Ideal observer* en anglais.

## Inférence probabiliste pour la perception unimodale

### *Perception visuelle et a priori*

Lorsqu'un processus perceptif ne met en jeu qu'une seule modalité sensorielle, l'utilisation d'*a priori* sur le stimulus perçu pourrait permettre d'améliorer nos performances. Notre système sensoriel semble justement utiliser de tels mécanismes bayésiens. Un certain nombre d'illusions visuelles sont par exemple à mettre sur le compte de l'utilisation d'*a priori*; celle présentée figure 4 en est une illustration. Cette illusion simple émerge lorsque l'on tente de déterminer si les structures circulaires répétées sur l'image apparaissent plutôt comme étant en creux ou en relief. Nous avons spontanément tendance à percevoir les structures de gauche comme étant en creux et celles de droite en relief... pourtant l'image de droite n'est que l'image de gauche qui a subi une rotation de 180 degrés. Cette illusion est due à un *a priori* sur la position des sources lumineuses<sup>40</sup> : le soleil, et même nos sources lumineuses artificielles, sont généralement placées au dessus des objets. Dans ces conditions, l'existence de cet *a priori* est bénéficiaire, puisqu'il nous permet de déterminer le relief d'objets sans informations supplémentaires.

**Figure 4.** Existence d'*a priori* sur la position des sources lumineuses. Les structures circulaires du panneau de gauche sont généralement perçues en creux alors que les structures du panneau de droite apparaissent comme étant en relief. Cette perception se base sur l'*a priori* que les sources lumineuses sont placées au dessus des objets.

Dans cette illusion, l'*a priori* correspond à un concept de haut niveau – la provenance de la lumière – et a une influence sur la perception visuelle ; il s'agit d'une influence *top-down*. La perception visuelle a, au contraire, longtemps été interprétée comme un processus *bottom-up* : l'information visuelle arrivant depuis la rétine est convertie, de connexion en connexion, en représentations de plus en plus abstraites. Une telle organisation ne permet pas d'utiliser ces informations *a priori*, qui nous permettent d'effectuer des inférences correctes lorsque nous ne disposons que d'informations bruitées ou ambiguës. La conception moderne de la perception visuelle met donc en jeu des *modèles génératifs*<sup>41</sup> ; dans ce cas, notre système visuel serait capable de prédire une image visuelle à partir de représentations abstraites. La perception visuelle consisterait alors à déterminer – *via* un processus d'inférence bayésienne – l'état de ces représentations abstraites en faisant l'hypothèse que la scène visuelle perçue est générée par un tel modèle (pour revue : YUILLE et KERSTEN, 2006 ; KERSTEN, MAMASSIAN et YUILLE, 2004). Une telle organisation permet d'intégrer facilement des *a priori*. La distribution et la structure des champs récepteurs de certaines cellules du cortex visuel semblent refléter cette organisation (SCHWARTZ, SEJNOWSKI & DAYAN, 2006).

40. Une étude plus complexe de l'influence d'un tel *a priori* a été conduite par MAMASSIAN et LANDY (2001)

41. *Generative models* en anglais

L'utilisation d'*a priori* n'est pas limité aux processus perceptifs complexes. Ceux-ci pourraient tout à fait être utilisés dans l'estimation de variables potentiellement utiles au système sensorimoteur. Pour ces variables continues, les *a priori* seraient donc des distributions de probabilité continues ; la détermination expérimentale de ces *a priori* est le principal écueil auquel se heurtent les études portant sur de tels processus.

STOCKER et SIMONCELLI (2006) ont mis en évidence l'utilisation d'un processus d'estimation bayésien pour la perception de la vitesse de déplacement d'un stimulus visuel, et ont déterminé la forme de la distribution *a priori* utilisée. Leurs travaux se basent sur le biais de perception des vitesses de déplacement : les sujets perçoivent les vitesses de déplacement plus faibles qu'elles ne le sont en réalité, et ce, d'autant plus que le contraste du stimulus en mouvement est faible. L'existence d'un *a priori* centré sur les vitesses nulles va en effet biaiser les *a posteriori* vers des vitesses plus faibles ; le contraste affectant la vraisemblance de l'entrée sensorielle, le biais sera d'autant plus important que le contraste est faible (Figure 5).

**Figure 5.** Utilisation d'un *a priori* pour la perception visuelle des vitesses de déplacement, tiré de Stocker et Simoncelli (2006). **a**, stimulus visuel à contraste élevé : la distribution *a posteriori* est peu décalée car la vraisemblance est précise. **b**, stimulus visuel à contraste faible : la distribution *a priori* a une plus grande influence sur l'*a posteriori* car la vraisemblance est imprécise.

### **Utilisation de distributions *a priori* pour l'intégration sensorimotrice**

Dans l'étude de STOCKER et SIMONCELLI (2006), l'*a priori* est pré-existant, et son origine reste indéterminée ; de plus, même si la variable testée était continue, les reports des sujets étaient perceptuels – tâche 2AFC. D'autres études ont montré que les sujets sont capables d'apprendre une distribution *a priori* pendant la durée d'une expérience et de l'utiliser afin de maximiser leurs performances. Ces études mettent de plus en jeu des réponses motrices, et non perceptuelles.

Dans une tâche mise en place par KORDING, pi KU et WOLPERT (2004), les sujets devaient empêcher une force de dévier leurs mouvements de la main. Les amplitudes des forces imposées étaient tirées au hasard dans une distribution gaussienne  $\mathcal{N}(\mu, \sigma)$ , et les sujets recevaient une « présentation » de la force utilisée avant chaque essai. Les sujets pouvaient donc potentiellement prédire la force qui allait perturber leurs mouvements à partir de la force « présentée », mais aussi à partir de leur estimation de  $\mathcal{N}$ , *a priori* sur les forces, appris au fur et à mesure des essais. Les résultats de cette expérience montrent que les sujets sont effectivement capables de construire et de prendre en compte un *a priori* sur les forces : leur estimation des forces est biaisée vers la moyenne  $\mu$  de la distribution  $\mathcal{N}$  des forces. Mais KORDING et al. (2004) montrent aussi que la variance  $\sigma$  de la distribution  $\mathcal{N}$  des forces est encodée dans cet *a priori*. En effet, les sujets sont moins biaisés par l'*a priori* lorsque la variance de la distribution des forces, et donc de l'*a priori*, est élevée.

**Figure 6.** Utilisation d'un *a priori* appris dans l'estimation de la position du bras à partir d'un retour visuel, adapté de Bays et Wolpert (2006) et Kording et Wolpert, 2006 ; expérience originale de Kording et Wolpert, 2004. **A**, le retour visuel est précis (variance  $\sigma_0$  faible), l'estimation de la position du doigt est donc plus proche du retour visuel que de l'*a priori*. **B**, le retour visuel est imprécis (variance  $\sigma_L$  faible), l'estimation de la position du doigt est biaisée de manière importante par la distribution *a priori*. **C**, résultats réels ; lorsque le retour visuel est absent (variance  $\sigma_\infty$  infinie), seule la distribution *a priori* est prise en compte.

Dans un autre article, KORDING et WOLPERT (2004) mettent en évidence l'utilisation bayésienne d'un *a priori* appris en faisant varier la précision de l'entrée sensorielle, à la manière de ce qui a été fait par STOCKER et SIMONCELLI (2006). Dans l'expérience de KORDING et WOLPERT (2004), les sujets réalisent des mouvements de pointages et reçoivent un retour visuel en milieu de mouvement ; ce retour visuel est biaisé par rapport à la vraie position du doigt. Le biais pour chaque essai est tiré au hasard dans une distribution gaussienne qui n'est pas centrée sur zéro. Il y a donc un apprentissage moteur, correspondant à l'apprentissage d'un *a priori*. En outre, le retour visuel est plus ou moins précis, car les auteurs utilisent des nuages de points de dispersion variable, et non des points uniques. Lorsqu'ils ne reçoivent pas de retour visuel, les sujets dévient leurs mouvements de manière à compenser le biais moyen : ils utilisent seulement l'*a priori*. En revanche, lorsqu'un retour visuel est disponible, la déviation ne compense pas totalement le biais visuel : le retour visuel est combiné à la distribution *a priori*, le poids du retour visuel étant plus important lorsque celui-ci est précis (Figure 6, notons la similitude des panneaux A et B avec la figure 5). KORDING et WOLPERT (2004), à l'aide d'une expérience supplémentaire, ont aussi montré que les sujets étaient capables d'utiliser des distributions *a priori* complexes, différentes de simples distributions gaussiennes – ils ont utilisé une distribution bimodale, correspondant à un produit de deux gaussiennes.

### **Prise de décision et optimalité**

**Figure 7.** Prise de décision optimale pour le jeu de fléchettes, tiré de (Kording, 2007). **A**, le joueur est infiniment précis, la stratégie optimale est de viser dans la zone donnant le maximum de points. **B**, le joueur est imprécis, la stratégie optimale est de viser dans la zone présentant le moins de risques.

L'utilisation de stratégies probabilistes ne met pas forcément en jeu l'utilisation d'une information *a priori* ; le simple fait de prendre en compte l'incertitude liée à une entrée sensorielle ou à notre système moteur peut se révéler être optimal. Dans une revue sur la prise de décision et sa potentielle optimalité, KORDING (2007) nous explique par exemple où viser lors d'un jeu de fléchettes afin de maximiser nos chances de gagner (Figure 7). Du fait de la distribution complexe des gains à la surface de la cible, la stratégie consistant à viser la région de la cible

correspondant au nombre de points maximal n'est optimale que pour les joueurs excellents ; les joueurs enivrés ou peu expérimentés, dont la variabilité motrice est élevée, devront plutôt viser une région située dans le quadrant en bas à gauche. En effet, la zone correspondant au nombre maximal de points est entourée de zones n'attribuant que peu de points, toute erreur aura donc une influence néfaste ; à l'inverse, dans le quadrant bas gauche, les points sont plus uniformément répartis. Même si les gains maximaux sont moins élevés, le joueur qui fera une erreur se retrouvera dans une région qui permettra malgré tout de gagner un nombre appréciable de points. Dans ce cas, la prise en compte de notre propre variabilité motrice lors des processus de décision est une stratégie optimale.

Les calculs impliqués dans cet exemple amusant sont toutefois au delà des capacités du système sensorimoteur. En revanche, des comportements similaires ont été mis en évidence à l'aide de tâches plus simples. [TROMMERSHÄUSER, GEPSHTEIN, MALONEY, LANDY et BANKS \(2005\)](#) ont ainsi mis en évidence la capacité des sujets à estimer leur propre variabilité motrice et à diriger leurs mouvements de manière optimale en prenant en compte cette variabilité. Les sujets devaient pointer vers une cible récompensée jouxtée d'une cible fortement pénalisante. Ils gagnaient de l'argent lorsque leur mouvement se terminait dans la première et en perdaient lorsqu'il se terminait dans la seconde. Les sujets planifient leurs mouvements de manière optimale, afin de maximiser leurs gains<sup>42</sup> : lorsque la variabilité de leurs mouvements est artificiellement augmentée, ils pointent plus loin de la cible pénalisante, et ce, d'autant plus que la perte monétaire est importante ou que la variabilité imposée est forte. Une étude portant sur la configuration des doigts lors d'une tâche de préhension d'objets<sup>43</sup> montre que les sujets sont aussi capables d'ajuster leur comportement moteur en fonction de l'incertitude sur la position de la cible ([CHRISTOPOULOS & SCHRATER, 2009](#)). Enfin, [BARTHELMÉ et MAMASSIAN \(2009\)](#) montrent que les sujets ont accès, dans certains cas, à une estimation subjective de l'incertitude – ici l'incertitude visuelle –, et que celle-ci reflète la valeur de l'incertitude utilisée pour prendre des décisions optimales.

Lorsqu'une information est bruitée, l'incertitude peut être réduite en intégrant cette information dans le temps ; pour atteindre un niveau de performance donné, et si l'intégration est optimale, le temps d'intégration nécessaire dépend de la variance de l'information. [CARPENTER et WILLIAMS \(1995\)](#) ont montré que le système nerveux central, avant de produire une réponse motrice, accumule l'information nécessaire jusqu'à atteindre un niveau de certitude suffisant. Dans la tâche utilisée, les sujets devaient exécuter une saccade vers une cible, affichée aléatoirement à gauche ou à droite du point de fixation. Une altération de la probabilité *a priori* d'apparition de la cible d'un côté ou de l'autre modifie le temps de réaction des saccades : lorsqu'une des deux cibles est plus fréquemment présentée, les saccades sont plus tardives lorsque la cible peu fréquente est affichée. En effet, comme l'*a priori* est biaisé vers la cible

42. Notons cependant que cette expérience permet difficilement de séparer l'apprentissage d'un *a priori* de l'acquisition d'une stratégie cognitive visant à maximiser les gains.

43. *Grasping* en anglais.

fréquente, plus d'information est nécessaire pour atteindre un niveau de certitude donné sur la position de la cible peu fréquente. ROITMAN et SHADLEN (2002) ont confirmé cette hypothèse chez le singe à l'aide d'une expérience différente. Les singes devaient déterminer la direction moyenne de déplacement de points dans un nuage<sup>44</sup> ; plus le stimulus est cohérent, c'est-à-dire plus nombreux sont les points se déplaçant dans la même direction, plus le temps de réaction est faible.

Deux études ont montré que le système sensorimoteur est capable de réguler de manière optimale ce temps d'intégration lorsque d'autres contraintes temporelles sont présentes (FAISAL & WOLPERT, 2008 ; BATTAGLIA & SCHRATER, 2007). Dans ces deux expériences assez similaires, les sujets devaient accumuler de l'information sensorielle, pour ensuite réaliser une action basée sur cette information ; le tout dans un temps limité. Dans l'expérience de FAISAL et WOLPERT (2008), les sujets devaient intercepter une balle qui chutait – ce qui limitait le temps total –, mais le retour visuel était supprimé lorsque leur mouvement commençait. Ainsi, plus les sujets accumulent de l'information visuelle, plus leur estimation de la position de la balle est précise, mais moins ils disposent de temps pour aller intercepter la balle ; or les mouvements plus rapides sont moins précis. Le système sensorimoteur semble trouver un compromis optimal entre temps d'intégration et temps de mouvement, ce qui montre qu'il prend en compte les incertitudes dépendantes du temps pour chaque phase de la tâche.

Lorsqu'une source d'information sensorielle est disponible, nos systèmes perceptif et sensorimoteur exploitent cette information de manière probabiliste. Ainsi, des connaissances *a priori* sur les variables sensorielles peuvent être combinées de manière optimale avec les entrées sensorielles bruitées afin de minimiser l'incertitude des estimations internes. Ces *a priori*, que nous sommes capables d'apprendre, ne sont pas simplement des estimations de la valeur moyenne des stimuli. Ils encodent aussi leur variance, voire leur distribution exacte. Nous sommes également capables de prendre en compte l'incertitude de nos estimations et de nos actions dans le but de planifier nos actions de manière appropriée.

## Intégration multi-sensorielle optimale

Dans la sous-partie précédente, nous avons montré que nos systèmes perceptif et sensorimoteur sont capables d'exploiter les informations provenant d'une seule source d'information sensorielle de manière probabiliste, par l'utilisation d'*a priori*. Les travaux cités ne mettaient généralement en jeu qu'une seule modalité sensorielle, cependant nous avons vu dans l'introduction de cette partie que le cadre de travail probabiliste fournit aussi des outils permettant la combinaison

44. Stimulus de type *random dot motion*.

optimale d'informations sensorielles redondantes<sup>45</sup>. Nous allons explorer ci-après l'intégration multi-sensorielle optimale.

### **Combinaison optimale d'informations sensorielles**

**Figure 8.** Intégration optimale d'informations haptique et visuelle pour la perception, tiré de Ernst et Bühlhoff (2004) ; expérience originale dans Ernst et Banks (2002). L'information visuelle est biaisée (centrée sur  $S_V$ ), et l'information haptique aussi (centrée sur  $S_H$ ). Lorsque l'information visuelle n'est pas bruitée (courbe rouge), l'estimation de l'épaisseur de l'objet est précise (pente élevée) et biaisée vers la vision. Lorsque l'information visuelle est dégradée, l'estimation de l'épaisseur de l'objet devient moins précise, et biaisée vers l'information haptique (courbes verte, bleue et jaune, dans l'ordre de précision visuelle décroissant). Les résultats du modèle d'intégration optimal basé sur les précisions des informations en conditions unimodales correspondent aux résultats observés (PSE prédits).

Dans le cas d'une intégration multi-sensorielle optimale, chaque stimulus sensoriel devrait être pondéré selon sa précision, les informations sensorielles les plus précises devant avoir un poids supérieur aux informations moins précises. Un tel comportement a été mis en évidence pour la combinaison d'informations haptiques et visuelles lors de l'estimation perceptuelle de l'épaisseur d'un objet (ERNST & BANKS, 2002). Dans cette étude, les sujets devaient juger l'épaisseur d'un objet par rapport à une référence ; ils pouvaient « toucher » les objets virtuels – information haptique – et les voir en trois dimensions *via* un dispositif stéréographique. Lors d'une des présentations, les informations sensorielles étaient biaisées : le stimulus visuel étant par exemple plus épais et le stimulus haptique plus étroit. En outre, le stimulus visuel pouvait être rendu plus ou moins imprécis par un déplacement aléatoire des points du stéréogramme. Notons que l'introduction de biais ou de bruit dans les entrées sensorielles est une méthode très répandue dans cette littérature, nous avons déjà pu le voir dans la partie précédente. Préalablement à cette expérience, les auteurs ont évalué la précision de chacune des entrées sensorielles – haptique, visuelle et visuelle bruitée – en condition unimodale. Une synthèse des résultats obtenus est présentée figure 8. Lorsque la précision relative de la vision diminue, son poids dans la combinaison diminue, et ce, de manière conforme à celle prédite par un modèle d'intégration optimale. Une expérience similaire a été réalisée par FETSCH, TURNER, DEANGELIS et ANGE-LAKI (2009), c'est l'intégration optimale de stimuli visuels et vestibulaires pour la perception du mouvement propre qui était testée et vérifiée.

Ces deux expériences utilisaient des tâches perceptuelles et étaient basées sur la modification expérimentale de la variance de l'information visuelle. Or, dans la première partie de cette introduction, nous avons souligné les caractéristiques particulières – anisotropie – de la variabilité

45. Notons que, dans certains cas, plusieurs informations provenant de la même modalité sensorielle peuvent être combinées de manière optimale, c'est par exemple le cas lors de l'utilisation de différents indices – textures, disparité inter-oculaire – pour la perception visuelle de la profondeur (HILLIS, ERNST, BANKS & LANDY, 2002 ; HILLIS, WATT, LANDY & BANKS, 2004).

**Figure 9.** Intégration optimale d'informations proprioceptive et visuelle, tiré de Bays et Wolpert (2006) et van Beers, Baraduc et Wolpert (2002). **A**, anisotropie des informations proprioceptive et visuelle dans le plan horizontal. **B**, modèle de combinaison probabiliste d'informations proprioceptives et visuelles en profondeur et en azimut. **C**, représentation bidimensionnelle de l'intégration optimale.

des informations visuelle et proprioceptive... Pourquoi ne pas mettre à profit ces variabilités naturelles afin de tester l'hypothèse de l'intégration optimale ?

Van BEERS et al. (1999) ont justement montré que ces deux informations étaient combinées de manière optimale par le système sensorimoteur, qui prend en compte les anisotropies respectives de chaque information. Le modèle utilisé par van BEERS et al. (1999) est présenté figure 9. Rappelons que l'information proprioceptive est peu précise en azimut (van BEERS et al., 1998), tandis que l'information visuelle est peu précise en profondeur. La tâche utilisée consistait en une tâche de pointage vers une cible, signalée de manière proprioceptive – autre bras du sujet placé sous la table – et visuelle. Lorsque ces deux informations ne coïncident pas, ce qui a été imposé par l'utilisation de prismes, leur combinaison dans les deux dimensions pourrait avoir lieu de différentes manières.

- Si la combinaison n'est pas optimale et résulte d'une simple moyenne, les points finaux des mouvements seront placés à l'équidistance des centres des estimations visuelles et proprioceptives mesurées en condition unimodale.
- Si la moyenne est pondérée par la précision globale des informations (intégration suboptimale dans la figure 9-C), les points finaux seront plus proches de l'estimation visuelle car celle-ci est plus précise, mais ils seront toujours centrés sur une ligne reliant les centres des deux distributions unimodales.
- Dans le cas d'une intégration optimale, l'anisotropie de chaque information sera prise en compte, le poids de chacune étant plus fort dans sa dimension la plus précise. Ainsi, le poids de la vision sera plus fort en azimut, alors que le poids de la proprioception sera plus fort en profondeur. Si une telle combinaison est réalisée, les points finaux des mouvements seront déviés de la ligne droite reliant les deux distributions.

Les résultats expérimentaux confirment l'intégration optimale des informations visuelles et proprioceptives pour le pointage vers des cibles visuo-proprioceptives. En effet, les points finaux des mouvements ne sont pas placés sur la ligne droite reliant les estimations unimodales.

### **Limites de la combinaison optimale**

La combinaison d'informations visuelle et proprioceptive a également été explorée dans le cadre de l'estimation de la position initiale du bras nécessaire à la préparation et à l'exécution d'un mouvement (SOBER & SABES, 2003, 2005). Ces travaux mettent en évidence un poids variable de chaque information selon l'étape de préparation du mouvement : lorsque le système sensorimoteur compare la position du doigt à celle de la cible afin de déterminer un vecteur

de mouvement, c'est principalement l'information visuelle qui est prise en compte, en revanche, pour le calcul des commandes motrices, c'est principalement la proprioception qui est utilisée. A première vue, ces résultats peuvent paraître en inadéquation avec ce qui a été reporté auparavant, il apparaît cependant que ces poids variables permettent de minimiser la variance lorsque l'on prend en compte les incertitudes imposées par les transformations sensorimotrices nécessaires à chaque étape. En effet, la détermination du vecteur de mouvement est faite en coordonnées visuelles, ce sont donc les informations proprioceptives qui vont subir un changement de référentiel dégradant leur précision : il est par conséquent optimal de privilégier l'information visuelle. A l'opposé, le calcul des commandes motrices se fait en coordonnées articulaires, celles de la proprioception, qui est donc favorisée par rapport à la vision à cette étape. Notons que la tâche utilisée par [van BEERS et al. \(1999\)](#) impose la combinaison d'informations visuelle et proprioceptive lors de l'étape de détermination du vecteur de mouvement, puisque ce sont les modalités qui indiquent la position de la cible, et pas seulement celle de l'effecteur – la position de la cible était uniquement fournie visuellement dans les études de [SOBER et SABES](#).

Nombre d'expériences décrites jusqu'à présent utilisaient l'introduction d'un biais dans au moins une des modalités sensorielles afin d'estimer son poids dans la combinaison avec *l'a priori* ou avec une autre entrée sensorielle. Toutefois, en conditions naturelles, les informations sensorielles coïncident généralement lorsqu'elles sont issues d'un même objet ; que se passe-t-il lorsque la différence entre deux informations sensorielles devient trop importante ? [KORDING et al. \(2007\)](#) ont étudié ceci dans le cadre de la combinaison d'informations visuelle et auditive. Lorsque les deux informations sont proches, il y a *fusion* des deux informations, celles-ci sont combinées de manière optimale selon leurs précisions relatives. Lorsqu'elles sont trop différentes, la fusion est moins complète et la vision favorisée. [KORDING et al. \(2007\)](#) ont modélisé ce comportement en intégrant au modèle bayésien une étape supplémentaire affectant une probabilité à l'existence d'une source commune pour les deux stimuli. Ce modèle explique bien les comportements observés, et permet aussi de prédire les estimations subjectives des sujets quant à l'existence d'une source commune. Ces résultats s'appliquent aussi à l'apprentissage moteur : si les erreurs motrices observées sont trop élevées, elles sont considérées comme non pertinentes pour l'apprentissage ([WEI & KORDING, 2008](#)). La combinaison d'informations de texture et de disparité inter-oculaire pour la perception de la profondeur semble également se baser sur un tel principe : lorsque les deux informations sont trop différentes, une seule sera utilisée ([GIRSHICK & BANKS, 2009](#)).

Lorsque plusieurs informations sensorielles redondantes sont disponibles, notre système sensorimoteur peut combiner ces informations de manière optimale. Ainsi, les informations les plus précises auront un poids plus important dans la combinaison, ce qui permet de minimiser la variance de l'estimation interne. Une partie importante de nos travaux vise à tester expérimen-

talement l'optimalité de la pondération d'informations sensorimotrices lors de leur combinaison (voir p. 64).

## Bases neurales : Représentations probabilistes

Au cours des deux sous-parties précédentes, nous avons donné au lecteur un aperçu de travaux montrant que notre système sensorimoteur utilise et combine les informations sensorielles de manière optimale, ce qui a pour effet de minimiser l'incertitude. Il est ainsi capable d'estimer les incertitudes associées à ces entrées, mais aussi à nos commandes motrices ; il est également capable d'apprendre et d'utiliser des distributions *a priori*. Afin de réaliser ces calculs, il ne suffit pas à notre système nerveux de représenter les valeurs de variables sensorimotrices, il faut au moins qu'il encode la variance qui leur est associée, voire une distribution de probabilités complète sur ces variables. Quelles sont les bases neurales potentielles de ces représentations et calculs probabilistes ? Il convient tout d'abord de s'intéresser à la manière dont notre système nerveux encode les variables sensorimotrices.

### Codage populationnel

**Figure 10.** Mise en évidence de l'orientation préférée d'un neurone du cortex visuel, tiré de Hubel et Wiesel, 1962. L'activité du neurone est maximale lorsque la limite clair/sombre est orientée verticalement.

Dans la partie sur la perception tactile des forces, nous avons évoqué le fait que certains afférents déchargeaient à plus forte fréquence lorsque les forces étaient dirigées dans une direction particulière, que nous avons définie comme la *direction préférée*. Nous avons ensuite indiqué qu'une population de ces récepteurs pourrait permettre d'encoder précisément la direction de la force appliquée. Ce principe de représentation de variables continues est en fait généralisé dans le système sensorimoteur, où les variables sont encodées sous forme de *codage populationnel*<sup>46</sup>.

HUBEL et WIESEL (1962) sont les premiers à avoir mis en évidence l'existence d'une valeur de stimulus « préférée » dans les neurones du cortex visuel. Rappelons que les neurones du cortex visuel ont un *champ récepteur*, qui est la partie de l'espace dans laquelle la présence d'un stimulus pourra causer l'activation du neurone. L'activité d'un neurone – son taux de décharge – lors de la présentation d'un même stimulus à différentes orientations dans son champ récepteur est représentée figure 10. Ici, l'activité est maximale lorsque la limite clair/sombre est orientée verticalement, et minimale lorsque celle-ci est orientée horizontalement ; lorsque l'orientation est intermédiaire, l'activité est faible, mais présente. Ainsi, ce neurone semble être sensible à

46. *Population code* en anglais.

l'angle des stimuli présentés dans son champ récepteur, car son activité est modulée par leur orientation.

La courbe représentant l'activité *moyenne* du neurone en fonction de la valeur de la variable représentée est appelée *tuning curve* en anglais, ce que l'on traduira – approximativement – par *courbe de réponse*. La valeur correspondant au maximum de la courbe de réponse du neurone est la valeur préférée du neurone. La forme des courbes de réponse est généralement gaussienne ou sinusoïdale, et une caractéristique importante de ces courbes de réponse est leur largeur. L'activité n'est pas maximale pour la valeur préférée et quasi-nulle ailleurs : elle est maximale pour la valeur préférée et diminue progressivement pour les valeurs de plus en plus éloignées. Ce type de représentations est ubiquitaire, il se retrouve par exemple dans le cortex moteur, où certains neurones ont des directions de mouvement préférées (GEORGIOPOULOS *et al.*, 1982). Certains neurones encodent de la même manière deux valeurs, ainsi dans l'aire temporale médiane (MT), les neurones représentent la direction de déplacement de stimuli visuels dans leur champ récepteur, et sont aussi sensibles à la direction de ce mouvement (MAUNSELL & ESSEN, 1983). Dans MT, ces neurones ont donc une direction de mouvement préférée et une vitesse préférée. Les représentations de plusieurs variables au sein d'une même population sont généralisées : l'information visuelle est modulée par la position de l'œil, du cortex visuel primaire (TROTTER & CELEBRINI, 1999) au cortex pariétal (ANDERSEN, ESSICK & SIEGEL, 1985). Une majorité des neurones de la région pariétale 7m du singe représentent aussi conjointement des informations sur la position de la main et du regard (FERRAINA *et al.*, 1997).

Si la majorité des courbes de réponse semblent être gaussiennes, quelques variables sont encodées à l'aide de courbes de réponse linéaires ou sigmoïdes : les neurones n'ont alors pas de valeur préférée. De telles représentations sont surtout présentes dans les aires somatosensorielles, représentant les informations proprioceptives<sup>47</sup> (TANJI, 1975; TILLERY *et al.*, 1996; COSTANZO & GARDNER, 1981; WANG, ZHANG, COHEN & GOLDBERG, 2007). Elles ont encore été observées dans des aires représentant des mouvements, comme l'aire cinq chez le singe (LACQUANITI, GUIGON, BIANCHI, FERRAINA & CAMINITI, 1995), ou encore pour la représentation d'information vestibulaire (PERACHIO & CORREIA, 1983).

Ainsi, un neurone présentant une courbe de réponse encode la valeur de la variable représentée ; il est cependant difficile de déduire la valeur de cette variable à partir de l'activité d'un seul neurone. En effet, nous avons montré que le décodage de la valeur d'une variable à partir d'un unique taux de décharge nécessite une intégration temporelle longue, ce qui est incompatible avec la rapidité de changement des variables représentées et nos capacités à prendre en compte ces changements. De plus, dans le cas des courbes de réponse gaussiennes, un même taux de décharge peut correspondre à deux valeurs de la variable – voire une infinité pour les neurones représentant plus d'une variable. Mais ces neurones ne sont pas seuls dans les régions dans lesquelles ils ont été enregistrés, loin de là ! Chaque variable est donc représentée par une *population* de tels neurones ayant des valeurs préférées différentes et réparties de manière géné-

47. les fuseaux neuro-musculaires ont justement un taux de décharge croissant avec l'élongation du muscle.

ralement uniforme. Nos performances comparées aux capacités d'unités neurones montrent que notre système nerveux intègre bien l'information issue de plusieurs de ces neurones pour diriger notre comportement.

**Figure 11.** Codage populationnel, tiré de Pouget, Dayan et Zemel (2001). **a**, courbes de réponse des neurones de la population. **b**, taux de décharge instantané des neurones de la population pour une valeur donnée (ici une orientation de  $-50^\circ$ ). **c**, décodage par vecteur de population, correspond à une régression par une sinusoïde. **d**, décodage par vraisemblance maximale (ML), correspondant à une régression par une fonction de la courbe de réponse.

Dans la figure 11-a, une telle population « modèle » est représentée. Chaque courbe de couleur différente correspond à la courbe de réponse d'un neurone. Ici, toutes les courbes de réponse sont identiques, et les directions préférées des neurones réparties de manière uniforme. Du fait de la largeur des courbes de réponse évoquée plus haut, pour une valeur donnée de la variable, plusieurs neurones de la population seront activés : une droite verticale coupera plusieurs courbes de réponses à un niveau supérieur à zéro. Toutefois, l'activité de chaque neurone ne coïncidera pas exactement à la valeur de sa courbe de réponse, car l'activité instantanée est bruitée.

L'activité instantanée de chaque neurone d'une population pour une valeur de la variable est généralement représentée comme sur la figure 11-b. Pour cette représentation, chaque point correspond à l'activité instantanée d'un neurone, le point est d'autant plus « haut » que le neurone est activé – axe des ordonnées – et les neurones sont rangés dans l'ordre de leur direction préférée le long de l'axe des abscisses. Cet ordre d'agencement des neurones est bien sûr artificiel<sup>48</sup>, et destiné à représenter simplement l'activité de la population.

### **Approche computationnelle des codages populationnels**

La question du décodage de l'activité d'une population de neurones est un problème computationnel classique (voir [POUGET, DAYAN et ZEMEL, 2001](#) ; [SANGER, 2003](#) pour revue). En effet, la recherche d'une méthode de décodage est centrale aux recherches sur les interfaces cerveau-machine, mais peut aussi être utile dans la compréhension des mécanismes cérébraux. Une des premières méthodes de décodage, bien adaptée aux courbes de réponses sinusoïdales et aux variables circulaires (comme la direction d'un mouvement, [GEORGOPOULOS et al., 1982](#)), a été le vecteur de population<sup>49</sup>. Pour ce décodage, l'activité de chaque neurone est convertie en un vecteur, dont la norme correspond au taux de décharge du neurone et l'angle à sa direction préférée. L'angle de la somme des vecteurs correspondant à tous les neurones enregistrés donne l'estimation de la valeur de l'orientation. Dans ce décodage par vecteur de population et ses dérivés, chaque neurone « vote » pour une valeur liée à sa direction préférée. Ce vote a d'autant plus de poids que le taux de décharge du neurone est fort.

48. Notons toutefois que dans le cortex strié, les orientations préférées sont ordonnées, les colonnes voisines ayant des orientations préférées proches, ce qui forme un continuum.

49. *Population vector* en anglais

Les techniques de décodage plus modernes mettent en jeu le cadre de travail probabiliste. Le but du décodeur est de retrouver une probabilité *a posteriori* de la valeur du stimulus  $S$  en sachant les réponses des neurones  $R$ <sup>50</sup>,  $P(S|R)$ , cette distribution peut-être calculée grâce à la loi de BAYES :

$$P(S|R) = \frac{P(R|S)P(S)}{P(R)} \quad (5)$$

Expérimentalement, il est possible d'obtenir  $P(R|S)$ , en étudiant les réponses des neurones pour un stimulus donné, tandis que  $P(S)$  est *a priori* sur les stimuli ;  $P(R)$  permet de normaliser le résultat. Lorsqu'une décision doit être prise, comme pour les résultats présentés page 32, le décodeur doit estimer une valeur unique de  $S$ , et non plus une distribution de probabilités. Une des méthodes est de choisir la valeur de  $S$  pour laquelle la distribution *a posteriori* est maximale, c'est l'estimateur *maximum a posteriori* (MAP) : la valeur de  $S$  choisie est celle qui est la plus probable sachant l'activité observée. L'autre méthode est de choisir la valeur de  $S$  qui maximise la vraisemblance  $P(R|S)$ , c'est l'estimateur *maximum likelihood* (ML) : la valeur de  $S$  est alors celle qui maximise la probabilité d'observer la réponse effectivement observée. Notons que si *a priori* est uniforme, ces deux estimateurs sont équivalents.

L'estimateur ML est non biaisé, et il est celui qui présente le moins de variance. Il est donc statistiquement optimal. L'utilisation de l'estimateur ML nécessite toutefois une caractérisation précise des courbes de réponses des neurones et du bruit de ceux-ci. Cet estimateur peut être vu comme la détermination de la valeur pour laquelle une fonction liée à la courbe de réponse des neurones s'approche le plus de la réponse réellement observée (Figure 11-d).

**Figure 12.** Implémentation d'un décodage optimal par un réseau récurrent de neurones, tiré de Pouget et al. (2001) ; article original de Pouget, Zhang, Deneve et Latham (1998) En bas, l'activité instantanée bruitée de la couche d'entrée du réseau en réponse à la présentation d'un stimulus de valeur donnée. Au milieu, un schéma du réseau utilisé, avec la couche d'entrée en bas, et la couche de sortie en haut ; les connexions latérales pour un neurone sont représentées. En haut, activité de la couche de sortie du réseau après convergence des activités.

POUGET, ZHANG, DENEVE et LATHAM (1998) ont montré qu'une estimation optimale de la valeur de la variable encodée pouvait être obtenue en utilisant un réseau de neurones biologiquement réaliste (Figure 12). Ce réseau utilise une population de neurones interconnectés par des connexions latérales et présentant des courbes de réponse en cloche. Toutes les unités du réseau sont connectées à toutes les autres unités du réseau, on parle alors de réseau *récurrent*. Ces connexions ont des poids symétriques, un neurone de direction préférée  $-50^\circ$  sera donc connecté avec le même poids aux neurones dont les directions préférées sont  $-75^\circ$  et  $-25^\circ$ . Ces connexions sont localement excitatrices – un neurone de direction préférée donnée excitera les neurones ayant des directions préférées proches – et globalement inhibitrices – un neurone inhibera les neurones ayant des directions préférées éloignées. Lorsqu'il est initialisé avec les

50.  $R$  est ici un vecteur contenant l'activité de tous les neurones

activités bruitées, ce réseau converge vers une bosse d'activité stable et lisse, centrée sur la valeur de la variable. C'est donc un réseau de type *attracteur*. Cette bosse d'activité peut être décodée simplement à l'aide d'un vecteur de population. La valeur alors obtenue est optimale, proche de la valeur qui pourrait être obtenue avec un décodage ML de la couche d'entrée. Une telle architecture de réseau peut aussi être étendue aux représentations multi-dimensionnelles (DENEVE, LATHAM & POUGET, 1999).

**Figure 13.** Implémentation de calculs non-linéaires à l'aide d'une couche à fonctions de base, tiré de Pouget et al. (2001). **a**, exemple d'une fonction non linéaire (courbe bordeaux) et jeu de fonctions de base (courbes de réponse des neurones) **b**, poids des neurones correspondant à l'approximation de la fonction non linéaire. Notons que la sortie est ici sous forme de codage par taux de décharge, pour que la sortie soit aussi sous forme de codage populationnel, il faut plusieurs neurones de sortie, chacun étant connecté aux neurones d'entrée avec des poids différents, permettant d'implémenter la transformation.

Ainsi notre système nerveux représente les variables sensorimotrices sous forme de codes populationnels, ceux-ci peuvent encoder de manière fidèle et robuste les valeurs de ces variables. Mais comment sont effectués les calculs non linéaires nécessaires aux transformations sensorimotrices lorsque les variables sont représentées sous cette forme ? Les codes populationnels peuvent en fait être assimilés à un outil très puissant pour l'approximation de fonctions non linéaires : un ensemble de *fonctions de base* radiales (POUGET & SNYDER, 2000). Un jeu de fonctions de base radiales – par exemple un ensemble de fonctions gaussiennes de centres différents – peut être utilisé pour réaliser l'approximation de n'importe quelle fonction non linéaire<sup>51</sup>, simplement par une somme pondérée de ces fonctions de base. Or, les courbes de réponse d'une population de neurones correspondant justement à un ensemble de fonctions de base, les poids de connexions entre deux couches de neurones peuvent effectuer des calculs non linéaires tels que ceux impliqués dans les transformations sensorimotrices (voir figure 13). En couplant les propriétés de fonctions de base des codes populationnels à leur capacité à construire des réseaux attracteurs – comme ceux présentées dans le paragraphe précédent –, il est possible de construire des réseaux capables de réaliser des transformations sensorimotrices, mais aussi de l'intégration multisensorielle. Un tel réseau a été simulé par DENEVE, LATHAM et POUGET (2001) ; il peut transformer une représentation visuelle rétinocentrée en représentation centrée sur la tête, ou bien combiner de l'information visuelle rétinocentrée à une information centrée sur la tête – information auditive par exemple (pour revue : POUGET, DENEVE et DUHAMEL, 2002).

### **Interprétation probabiliste du codage populationnel**

Dans la partie précédente, nous avons vu que nombre de travaux portant sur le décodage de l'activité d'une population de neurones utilisent le cadre de travail probabiliste afin de prendre en compte l'incertitude associée à l'encodage des variables dans un code populationnel. Le déco-

51. Les fonctions à représenter ne doivent toutefois pas présenter de transitions brutes

dage consiste en partie à déterminer la distribution *a posteriori* de la valeur du stimulus sachant les réponses des neurones de la population. Parallèlement, nous avons montré que notre système sensorimoteur réalise des calculs probabilistes sur les variables représentées, comme si ces distributions *a posteriori* étaient effectivement représentées. Ces observations mènent donc à une interprétation probabiliste des codages populationnels : ceux-ci ne représenteraient pas seulement la valeur d'une variable, mais une distribution de probabilités sur cette variable, encodant ainsi son incertitude... comment ?

Les travaux s'attachant à résoudre cette problématique de l'encodage d'information probabiliste ont été nombreux, la question d'un encodage probabiliste ayant même été soulevée avant l'observation de comportements optimaux (ANDERSON, 1994). Les distributions de probabilités ont ainsi été vues comme étant encodées dans l'activité de population par une convolution, à la manière de ce qui a été présenté pour les fonctions de base (ZEMEL, DAYAN & POUGET, 1998). Une autre vue correspond à l'encodage du logarithme de la vraisemblance<sup>52</sup>, l'activité d'un neurone de valeur préférée donnée encodant le logarithme de la probabilité de la valeur sachant l'observation. Cette dernière méthode ne peut toutefois encoder que des distributions simples, comme des gaussiennes (pour revue : POUGET, DAYAN et ZEMEL, 2003 ; KNILL et POUGET, 2004).

**Figure 14.** Effet de la variation du gain d'un code populationnel sur la distribution *a posteriori*, tiré de Ma, Beck, Latham et Pouget (2006). **a**, lorsque le gain est élevé, le rapport signal sur bruit des neurones les plus actifs est élevé, la distribution *a posteriori* est donc étroite, sa variance est faible. **b**, lorsque le gain est faible, la distribution *a posteriori* a une variance plus élevée.

L'hypothèse qui semble la plus prometteuse, par sa simplicité, est celle du *codage populationnel probabiliste* – *Probabilistic population code* en anglais, abrégé en PPC – (MA, BECK, LATHAM & POUGET, 2006). Les travaux sur le décodage de l'activité de populations de neurones montrent aisément que pour des neurones à courbes de réponses gaussiennes affectés par du bruit de Poisson, le gain de l'activité de population module la variabilité de la distribution *a posteriori* (Figure 14). Plus le gain de la population est élevé, c'est-à-dire plus la différence entre l'activité des neurones les plus actifs et celle des moins actifs est élevée, moins la distribution *a posteriori* est variable. Cela est dû au fait que pour le bruit de Poisson, le rapport signal sur bruit augmente avec la racine carrée du gain. Notons qu'une variation du gain de l'activité neuronale en fonction du contraste a été observée dans le cortex visuel (ALITTO & USREY, 2004). Cet encodage simple correspond à l'encodage par le gain, ou *gain coding* en anglais.

L'hypothèse des PPC généralise ce résultat, et les auteurs montrent que le codage d'information probabiliste est inhérent à tout code populationnel dont les neurones sont affectés par du bruit décrit par une distribution de la famille exponentielle, pour laquelle la variance est proportionnelle à la moyenne. Ce modèle n'impose pas de contraintes fortes sur les courbes

52. *Log-likelihood* en anglais.

de réponse des neurones – il peut utiliser des courbes de réponses gaussiennes ou sigmoïdes –, et il est capable d'encoder une distribution de probabilités complète, et non pas seulement une gaussienne – notons tout de même que les représentations des variances sont limitées par le gain maximal de la population.

**Figure 15.** Combinaison optimale d'informations sensorielles encodées sous forme de PPC, tiré de [Ma et Pouget \(2008\)](#) ; article original de [\(Ma et al., 2006\)](#). La simple addition des activités neuronales des populations  $r_1$  et  $r_2$  permet à la population  $r_3$  de représenter la combinaison optimale des informations encodées dans  $r_1$  et  $r_2$ . La distribution *a posteriori* dérivée de  $r_3$  correspond au produit des distributions *a posteriori* pour  $r_1$  et  $r_2$ .

Les propriétés des codes populationnels probabilistes sont prometteuses, la combinaison optimale d'informations sensorielles – qui correspond à une multiplication des distributions de probabilités – est effectuée par une simple addition des activités neuronales (Figure 15). Or l'addition est une opération qui peut être réalisée simplement par des neurones : pour additionner l'activité de deux neurones, ils suffit d'un troisième neurone recevant des connexions excitatrices des deux premiers. L'intégration linéaire de l'activité neuronale d'une telle population permet aussi d'expliquer les résultats évoqués plus haut sur l'estimation de la direction de mouvement dans un stimulus de type *random dot motion* pour différentes cohérences. Des neurones de l'aire intra-pariétale latérale (LIP) enregistrés au cours de telles expériences montrent une accumulation d'activité avec le temps d'autant plus rapide que le stimulus est cohérent. En outre, le singe semble répondre lorsque cette activité atteint un certain seuil ([ROITMAN & SHADLEN, 2002](#)). L'utilisation de PPC permet de modéliser précisément les résultats correspondant à l'activité des neurones enregistrés, aux temps de réactions et aux performances du singe ([BECK et al., 2008](#)).

Enfin, ajoutons que la recherche de représentations probabilistes dans le système nerveux n'est pas limitée aux codages populationnels ; ainsi, le fonctionnement *integrate and fire* des neurones peut être interprété comme une forme d'inférence bayésienne ([DENEVE, 2008a, 2008b](#)), tandis que d'autres auteurs suggèrent que les synapses sont à même d'effectuer des calculs d'inférence probabiliste ([SOLTANI & WANG, 2009](#)).

Les variables représentées par notre système sensorimoteur sont principalement codées sous forme de code populationnel. Dans une telle population, chaque neurone représente une ou plusieurs variables, la courbe de réponse du neurone déterminant son taux de décharge selon les valeurs des variables. Ces courbes de réponses sont généralement en forme de cloche, chaque neurone étant plus actif pour une valeur spécifique du stimulus, sa valeur préférée. Les neurones de la population ayant des valeurs préférées différentes, une population peut représenter avec précision une ou plusieurs variables, même en présence de bruit neuronal. La variabilité du taux de décharge des neurones permettrait de représenter implicitement de l'information probabiliste

dans les codes populationnels, tandis que les connexions entre neurones pourraient permettre au système nerveux d'effectuer des calculs complexes à partir des variables représentées.

## Contrôle en ligne des mouvements et optimalité

Au cours des deux parties précédentes, nous avons pu montrer que notre système sensorimoteur est sujet à nombre d'incertitudes, depuis les informations reçues jusqu'aux actions entreprises. Notre système nerveux semble toutefois capable de gérer de manière optimale les incertitudes sensorielles par la réalisation de calculs probabilistes : combinaison d'informations redondantes, utilisation d'*a priori*. La majorité des études citées s'intéressaient à l'étude de l'intégration sensorielle en conditions statiques, même si les réponses des sujets pouvaient mettre en jeu des mouvements. Or, nous l'avons déjà évoqué, nos capteurs sensoriels sont mobiles – déplacement du regard, etc. –, nos effecteurs le sont évidemment aussi, et le monde extérieur n'est pas figé. Au cours de cette partie, nous nous pencherons sur la gestion de cette incertitude lors de l'action, à la fois du point de vue de l'intégration sensorielle – comment intégrer des informations changeantes ? – et du point de vue du contrôle moteur : comment gérer le bruit moteur et sensoriel lors des mouvements ?

### Intégration sensorimotrice en conditions dynamiques

#### **Nécessité du modèle interne direct**

Lorsqu'une entrée sensorielle est bruitée mais stable, le système nerveux semble capable d'intégrer cette information dans le temps afin d'accumuler de l'information et de réduire son incertitude (ROITMAN & SHADLEN, 2002). Toutefois, lorsque le stimulus est changeant, le moyennage dans le temps n'est pas une solution optimale : celui-ci entraînera un lissage de l'information, ce qui aura pour effet d'introduire des biais importants dans l'estimation. Au premier abord, le système sensorimoteur semble donc condamné à n'avoir que des informations bruitées ou biaisées sur les stimuli variables. Cependant, certains stimuli peuvent évoluer de manière définie, prédictible : les déplacements des objets physiques du monde extérieur sont régis par les lois de la physique newtonienne. Or, notre capacité à attraper une balle au vol témoigne de la capacité de notre système nerveux à prédire la trajectoire de celle-ci. Notre système nerveux utiliserait ainsi un modèle du déplacement de la balle pour prédire sa position future, on parle de *modèle interne prédictif*, ou *modèle interne direct*<sup>53</sup>.

L'existence de tels modèles internes permet l'intégration dans le temps d'informations sensorielles. En effet, si le système sensorimoteur dispose d'une estimation de la position et de la

53. *Forward model* en anglais.

vitesse d'une balle au temps  $t$ , il va pouvoir prédire la position et la vitesse de la balle au temps  $t + \Delta t$ , et cette information prédite peut être combinée à l'information sensorielle arrivant à ce moment là, de manière à obtenir une estimation encore plus précise.

Pour l'intégration d'informations relatives à notre propre corps, le problème est différent. Ses déplacements ne sont pas seulement régis par la physique newtonienne... ils sont aussi contrôlés par notre système nerveux central. Afin de prédire l'état futur de notre corps, un modèle interne de celui-ci devrait prendre en compte les commandes motrices envoyées par le système nerveux central aux muscles.

L'existence d'une prise en compte par le système nerveux de telles « copies » des commandes motrices a été conceptualisée quasiment simultanément par SPERRY (1950) et HOLST et MITTELSTAEDT (1950). Le premier utilise le terme de *décharge corollaire*, tandis que les seconds parlent de *copie d'efférence*<sup>54</sup>. Selon HOLST et MITTELSTAEDT (1950), le « principe de réafférence » permet d'expliquer comment un organisme peut séparer les stimuli sensoriels causés par ses propres actions des stimuli sensoriels du monde extérieur : la copie d'efférence permet de prédire les stimuli *réafférents*, dus aux actions générées, et donc de les ignorer afin de ne prendre en compte que les stimuli externes. SPERRY (1950) et HOLST et MITTELSTAEDT (1950) ont mis en évidence l'existence d'une copie d'efférence par des expériences similaires – le premier chez le poisson, les seconds chez la mouche –, mettant en jeu le réflexe *opto-cinétique*, qui permet de stabiliser la fixation oculaire lors de déplacements de la scène visuelle. Lorsque les globes oculaires d'un poisson sont chirurgicalement pivotés de 180°, le poisson se met à tourner sur lui-même sans discontinuer. SPERRY (1950) émet l'hypothèse qu'une commande motrice causant un déplacement de l'image visuelle sera accompagnée d'une décharge corollaire signalant le déplacement futur aux centres visuels, ce qui permettra de le compenser par un mouvement du regard. Lorsque l'œil a subi une rotation de 180°, tout ajustement anticipé va en fait entraîner une accentuation du déplacement visuel, et non sa compensation. En conséquence, cette boucle d'ajustement entrera dans un cycle interminable, le poisson continuant à tourner sur lui-même. Un signal neural correspondant à une copie d'efférence a été mis en évidence par BELL (1981) chez le poisson électrique : cette décharge corollaire permet certainement au poisson d'annuler le signal réafférent provenant de ses récepteurs électriques lorsqu'une décharge électrique est émise.

Pour l'intégration sensorimotrice en ligne, l'existence d'une copie d'efférence couplée à un modèle interne permettrait ainsi de prédire l'état des effecteurs et les conséquences sensorielles de chaque mouvement. Cette boucle prédictive est interne, et ne souffre pas du délai affectant les retours sensoriels. MIALL, WEIR, WOLPERT et STEIN (1993) ont donc postulé l'existence de deux modèles prédictifs dans le cervelet, l'un prédisant les conséquences sensorielles des mouvements, l'autre retardant ces prédictions de manière à les faire coïncider temporellement avec la réception des informations sensorielles. La comparaison du retour sensoriel avec les résultats

54. Pour certains auteurs, le terme *copie d'efférence* est plutôt utilisé pour nommer un signal neural de plus bas niveau que la copie d'efférence (CRAPSE & SOMMER, 2008a). Nous ne ferons pas cette distinction.

**Figure 16.** Schéma d'une étape de fonctionnement d'un filtre de Kalman, adapté de [Wolpert et Ghahramani \(2000\)](#). A partir de l'estimation de l'état du système à l'étape précédente et de la copie d'efférence, le modèle interne de la dynamique du bras peut prédire la position actuelle de celui-ci. L'incertitude correspondant à cette prédiction est élevée (ellipsoïde jaune), et ignore tout bruit moteur qui se serait développé depuis la dernière estimation. La prédiction de l'état du bras est convertie en prédiction de retour sensoriel, afin de comparer le retour sensoriel effectif (qui lui prend en compte le bruit moteur) et le retour sensoriel prédit. À partir de cette comparaison, un correctif de la position prédite est généré et combiné à la prédiction pour former l'estimation de l'état courant. Selon la précision relative de la prédiction et de l'entrée sensorielle, le poids de ce correctif, ou gain de Kalman, varie. Si la prédiction est très précise par rapport à l'entrée sensorielle, le poids de celle-ci sera faible, et vice-versa. L'estimation de l'état courant est optimale (variance faible : ellipsoïde violette). Flèches rouges : signaux sensoriels (proprioception et vision). Flèches jaunes : commande motrice et copie d'efférence. Flèches bleues : signaux d'état du système.

du modèle interne permettrait de corriger d'éventuelles erreurs dans l'estimation de la position de l'effecteur. Un tel processus d'intégration, combinant de manière optimale les entrées sensorielles aux prédictions du modèle interne, est décrit par un filtre de KALMAN ([KALMAN, 1960](#))<sup>55</sup>. Son fonctionnement est schématisé figure 16. Le « cœur » du filtre de KALMAN est l'étape de calcul du gain, qui correspond au poids de l'information sensorielle dans sa combinaison avec la prédiction de l'état courant du système. Le gain de KALMAN est calculé en fonction des variances de la prédiction et du retour sensoriel afin que la combinaison des deux informations soit optimale. Celui-ci peut donc être calculé itérativement car la variance de la prédiction dépend de la variance de l'estimation de l'état système à l'étape précédente et de la variance motrice du système, les conséquences du bruit moteur ne pouvant être prédites par le modèle interne.

L'utilisation d'un filtre de KALMAN permet de rendre compte des résultats de sujets lors de tâches d'estimation de la position de leur main après des mouvements de durées variables ([WOLPERT, GHARAMANI & JORDAN, 1995](#)). Dans la tâche utilisée par [WOLPERT et al. \(1995\)](#), les sujets voient leur main avant le début du mouvement, puis celle-ci est cachée pendant la suite du mouvement. Ainsi, l'estimation de l'état du système est précise en début de mouvement : un système utilisant un filtre de KALMAN devrait en conséquence accorder un poids important au modèle interne en début de mouvement. Dans la suite du mouvement, le poids de l'information sensorielle proprioceptive devrait augmenter afin de compenser l'augmentation de l'imprécision du modèle interne due au bruit moteur. En ajoutant au modèle le fait que les sujets tendent à surestimer les forces agissant sur leur bras, le modèle à filtre de KALMAN décrit bien les réponses des sujets : ils surestiment davantage la position de leur bras en début de mouvement car l'estimation du modèle interne, basée sur l'estimation biaisée de la force, a plus de poids en

55. Le filtre de KALMAN n'est toutefois qu'une simplification valable lorsque les bruits sont gaussiens et le système linéaire. Le système sensorimoteur étant rarement linéaire, le filtre de KALMAN est une approximation du processus réellement optimal.

début de mouvement. Le modèle décrit aussi correctement les réponses des sujets lorsque leurs mouvements sont perturbés par une force externe.

Notons que nous ne disposons probablement pas d'un seul modèle interne, mais que nous apprenons plusieurs modèles internes différents, spécifiques à chaque tâche motrice (WOLPERT & KAWATO, 1998 ; IMAMIZU et al., 2000).

Le couplage d'un modèle interne – pouvant prédire l'état futur du système sensorimoteur à partir de la copie d'efférence – et d'une intégration probabiliste de cette information de prédiction avec les entrées sensorielles permettrait l'intégration optimale d'information sensorimotrice en conditions dynamiques. L'ensemble de ces processus est formalisé par un filtre de KALMAN. Dans le reste de cette partie, nous allons montrer l'existence de corrélats neuronaux et comportementaux d'un tel processus. Le système oculomoteur fournit nombre de preuves de l'existence d'une copie d'efférence et de modèles internes prédictifs, tandis que les études sur le mouvement du membre supérieur nous fournissent des résultats plus parcellaires, mais convaincants.

### **Modèles internes pour le mouvement du bras**

L'existence de modèles internes pour l'estimation de la position du bras en mouvement fut en premier lieu soutenue par les travaux de WOLPERT et al. (1995) cités plus haut. Toutefois, dans cette étude, l'estimation par les sujets de la position de leur main était récupérée de manière très indirecte : une fois le mouvement terminé, les sujets déplaçaient un curseur à l'aide d'un *trackball* placé sous leur autre main. D'autres études montrent l'existence d'un modèle interne prédictif plus directement, sans nécessiter de réponses ni d'estimations perceptuelles par les sujets.

Une grande partie de ces études se base sur des expériences de contrôle en ligne des mouvements du bras. Ainsi, ANGEL et HIGGINS (1969) ont observé que, lors d'une tâche de suivi manuel du déplacement d'une cible, les sujets peuvent stopper leurs mouvements incorrects plus rapidement qu'ils ne sont capables d'initier leurs mouvements à la suite d'un signal visuel. Ce résultat suggère l'existence d'une boucle interne de contrôle des mouvements. Lorsque la cible visuelle d'un mouvement du bras est décalée, les sujets sont également capables d'ajuster rapidement leurs trajectoires afin de pointer vers la nouvelle position de la cible. Si la cible est déplacée pendant une saccade oculaire, les sujets ne perçoivent pas ce décalage (suppression saccadique, voir p. 62), mais parviennent tout de même à corriger « automatiquement » leurs mouvements, et ce, même en l'absence d'information visuelle sur la position de leur main (GOODALE, PÉLISSON & PRABLANC, 1986 ; PRABLANC & MARTIN, 1992). Le début de la correction est observé autour de 115 ms après la perturbation ; ce délai et les autres caractéristiques de la correction ne sont que peu affectés par la vision de la main. Ceci suggère que le contrôle en ligne du mouvement du bras ne repose pas seulement sur une boucle de rétrocontrôle visuel, mais potentiellement sur des boucles de contrôle internes basées sur la copie d'efférence (DESMURGET & GRAFTON, 2000). En outre, l'intégration d'un retour visuel biaisé sur la position du

bras pendant un mouvement a aussi été modélisée fidèlement par un filtre de Kalman utilisant des informations visuelles de vitesse et de position (SAUNDERS & KNILL, 2004).

**Figure 17.** Modèles internes pour l'ajustement de la force de préhension, tiré de Kawato (1999). **a**, lorsqu'un objet est soulevé, la force de préhension doit être suffisante pour que l'objet ne nous échappe pas des mains. **b**, enregistrement des forces de préhension et de charge (force inertielle due à la mise en mouvement de l'objet) lorsqu'un objet est soulevé. La force de préhension est ajustée en fonction de la force de charge, de manière à ce qu'elle soit juste suffisante pour que l'objet ne glisse pas. **c**, modèle du contrôle de la force de préhension : la copie d'efférence de la commande motrice correspondant à la génération de la force de verticale est utilisée par un modèle interne afin d'ajuster de manière prédictive la force de préhension.

Un autre ensemble de travaux soutient l'existence de modèles internes directs, utilisés pour prédire et compenser les conséquences sensorielles ou motrices de nos actions. L'exemple le plus simple de l'existence d'une compensation prédictive des conséquences sensorielles de nos actions est celui-ci : nous ne pouvons pas nous chatouiller nous-mêmes. BLAKEMORE, FRITH et WOLPERT (1999) ont montré qu'en atténuant l'adéquation entre la stimulation tactile et le mouvement effectué – en administrant les chatouilles *via* un robot qui pouvait retarder ou modifier les mouvements effectués –, des chatouilles auto-générées retrouvaient leur pouvoir titillant ! Plus sérieusement, ces prédictions permettent également de compenser les conséquences physiques des mouvements ; lorsque des sujets effectuent des mouvements de rotation du coude, épaule immobile, une activité électromyographique est observée dans les muscles de l'épaule avant même le début du mouvement. Cette contraction des muscles de l'épaule permet de compenser les couples induits par la rotation du coude (GRIBBLE & OSTRY, 1999).

Le contrôle de la force de préhension est un autre exemple de l'utilisation par le système sensorimoteur de modèles internes prédictifs. Lorsque l'on saisit un objet entre le pouce et l'index pour le soulever, la force d'inertie imposée par l'objet dépend de la trajectoire de la main : si l'objet est soulevé rapidement, la force inertielle sera plus grande. Or si la force de préhension n'est pas suffisante pour retenir l'objet – par la force de friction –, l'objet nous échappera. FLANAGAN et WING (1997) montrent que la force de préhension évolue de manière parallèle à la force de charge, nos doigts exerçant une force plus grande lorsque les forces imposées par l'objet sont plus élevées. Cette évolution parallèle ne souffre d'aucun délai, ce qui serait le cas s'il s'agissait d'un ajustement sensoriel ; seule l'existence d'un modèle interne prédisant les forces inertielles à partir de la copie d'efférence de la commande motrice contrôlant le bras explique de tels ajustements (FLANAGAN & LOLLEY, 2001).

Enfin, la copie d'efférence joue un rôle important pour l'estimation perceptuelle de la position de nos membres dans l'espace, qui n'est pas seulement due aux afférences proprioceptives. Lorsque le bras de sujets est paralysé et anesthésié, et que ces sujets tentent de produire une force dans leur bras immobilisé, ils perçoivent leur bras comme étant en mouvement (GANDEVIA,

SMITH, CRAWFORD, PROSKE & TAYLOR, 2006). Dans de telles conditions, la copie d'efférence est probablement intégrée correctement, mais les retours proprioceptifs ne peuvent signaler qu'aucun changement de longueur n'a eu lieu ; l'estimateur interne n'utilise donc que la copie d'efférence, rapportant un déplacement du bras inexistant.

Ces études variées sur le membre supérieur confirment ainsi de manière parcellaire l'hypothèse d'intégration d'information sensorielle optimale par un filtre de KALMAN, une telle hypothèse nécessitant l'existence de copies d'efférence et de modèles internes prédictifs. Certaines régions du système nerveux central sont potentiellement impliquées dans de tels mécanismes. Le cortex pariétal semble jouer un rôle important dans la correction en ligne de mouvements, les sujets n'étant plus capables de corriger leurs mouvement lorsqu'une *stimulation magnétique trans-crânienne* inactive temporairement le cortex pariétal postérieur – dans ce cas, les sujets réalisent un mouvement de pointage vers la position initiale de la cible (DESMURGET & GRAFTON, 2000). Le cervelet est, quant à lui, considéré comme le siège des modèles internes ; les patients cérébello-lésés réalisent des mouvements anormaux, dont les défauts peuvent être expliqués par l'absence de boucles de contrôle internes, et par la seule utilisation de retours sensoriels retardés (DAY, THOMPSON, HARDING & MARSDEN, 1998). De plus, certaines activités du cervelet mises en évidence par IRMf semblent corrélées avec l'apprentissage de nouveaux modèles internes (IMAMIZU et al., 2000)

### **Remapping : implémentation d'un modèle direct dans le système visumoteur**

L'importance de la prise en compte des mouvements de l'œil pour la perception visuelle est évidente : nos yeux bougent sans cesse, mais notre percept visuel est stable. Les expériences de SPERRY (1950) et HOLST et MITTELSTAEDT (1950) démontraient justement l'existence de la copie d'efférence *via* des altérations du lien entre mouvements oculaires et perception oculaire. Dans le cadre du système visuo-moteur, l'existence d'une prise en compte des déplacements oculaires est attestée par les résultats de tâches de double saut<sup>56</sup>, présentée figure 18 (BECKER & JÜRGENS, 1979).

**Figure 18.** Expérience de double saut, tiré de Bays et Husain (2007). Disque vert 1 : cible initiale. Disque vert 2 : position de la cible déplacée pendant la période de latence. F : point de fixation, point de départ de l'œil. Flèches noires : trajectoires réelles des saccades oculaires. Flèche rouge : trajectoire de la seconde saccade si le déplacement oculaire n'est pas pris en compte.

Dans une tâche de double saut, le sujet doit effectuer le plus rapidement possible une saccade vers un stimulus brièvement affiché en périphérie (cible 1 dans la figure 18). Pendant la période de latence de la saccade, cette cible est déplacée – c'est le « saut » – (cible 2) puis éteinte avant le départ de la première saccade. Il est important de relever que ces deux cibles sont perçues dans le même référentiel : le référentiel rétinocentré lorsque l'œil fixe le point de départ. La pre-

56. *Double-step* en anglais.

mière saccade effectuée par les sujets est dirigée vers la première position de la cible car le saut intervient trop tard dans la période de latence pour que le plan moteur initial soit annulé. Les sujets réalisent ensuite une seconde saccade dirigée vers la dernière position de la cible. Si les sujets utilisaient la position perçue dans le référentiel initial afin de programmer leur seconde saccade, celle-ci serait incorrecte, l'œil ayant subi un déplacement (flèche rouge de la figure 18, correspondant au vecteur entre le point de fixation et la cible 2). Toutefois, les sujets exécutent une seconde saccade « correcte », puisque dirigée vers la position spatiale de la seconde cible. Le mouvement oculaire a donc été pris en compte pour la programmation de la seconde saccade. Un comportement similaire peut être mis en évidence lorsque la première saccade n'est pas visuellement guidée, mais causée par une stimulation de structures participant au contrôle oculomoteur. **MAYS et SPARKS (1980)** stimulaient le colliculus supérieur de singes pendant la période de latence d'une saccade dirigée vers une cible brièvement affichée ; cette stimulation entraîne une déviation du regard, prise en compte par le système oculomoteur lorsque la saccade vers la cible – pourtant déjà éteinte à cet instant – est déclenchée.

La prise en compte de ce mouvement oculaire pourrait éventuellement être due à l'intégration d'information proprioceptive sur la position de l'œil, et non à une copie d'efférence ; cependant, de nombreux arguments s'opposent à cette hypothèse. Selon les espèces, les muscles extra-oculaires, qui permettent les mouvements des yeux, ne possèdent pas systématiquement des capteurs proprioceptifs tels que les fuseaux neuro-musculaires ou les organes de Golgi (**RUSKELL, 1999**). Les capteurs proprioceptifs les plus probables pour l'œil sont les terminaisons en palissades<sup>57</sup>. Même si ces capteurs signalent l'allongement des muscles extra-oculaires, le rôle de la proprioception oculaire est débattu. En effet, une déafférentiation des muscles extra-oculaires par section nerveuse n'entraîne pas de déficits importants dans le contrôle des saccades, du moins à court terme (**LEWIS, ZEE, HAYMAN & TAMARGO, 2001**) ; à long terme, quelques conséquences sont visibles (**LEWIS, ZEE, GOLDSTEIN & GUTHRIE, 1999**). En revanche, des expériences de déviation passive d'un œil montrent que la proprioception a une influence potentielle pour la perception oculaire (**GAUTHIER, NOMMAY & VERCHER, 1990**) et pour l'action vers des cibles visuelles (**BRIDGEMAN & STARK, 1991**), tandis que la vibration des muscles extra-oculaires est source d'illusions de déplacement de la scène visuelle alors que l'œil reste fixe (**VELAY, ALLIN & BOUQUEREL, 1997**). Toutefois, la capacité du système oculomoteur à réaliser des tâches de double saut ne repose pas sur la proprioception oculaire : des singes déafférentés ont la même performance que des singes normaux lors d'une expérience similaire à celle de **MAYS et SPARKS (1980)** (**GUTHRIE, PORTER & SPARKS, 1983**).

Dans la partie portant sur l'incertitude visuelle, nous avons souligné le fait que les informations visuelles – cortex visuel, couche superficielle du colliculus supérieur – et visuo-motrices – couches intermédiaire et profonde du colliculus supérieur – sont représentées dans un référentiel rétinocentré. En l'absence d'une représentation spatiale de la position des cibles visuelles,

---

57. *Palissade endings* en anglais.

**Figure 19.** *Remapping* prédictif dans l'aire LIP, tiré de Duhamel, Colby et Goldberg (1992). **A**, activité visuelle du neurone : l'activité du neurone augmente environ 50 ms après l'affichage d'un stimulus dans son champ récepteur. **B**, activité prédictive du neurone (à gauche, représentation centrée sur l'affichage du stimulus ; à droite, représentation centrée sur le début de la saccade). L'activité du neurone augmente *avant* le début d'une saccade à la suite de laquelle le stimulus sera dans le champ récepteur du neurone. Si aucune saccade n'est réalisée, le stimulus présent en dehors du champ récepteur du neurone ne provoque pas d'augmentation d'activité (Colby, Duhamel & Goldberg, 1995). **C**, activité du neurone lors d'une saccade entraînant le départ du stimulus du champ récepteur du neurone.

les tâches de double saut nécessiteraient donc la mise à jour de l'information rétinocentrée à chaque saccade.

Une telle mise à jour de l'information rétinocentrée a été mise en évidence dans l'aire latérale intra-pariétale (LIP) chez le singe (Figure 19). Certains neurones de cette région ont une activité visuelle : lorsqu'un stimulus est affiché dans leur champ récepteur, leur activité augmente, avec une latence d'environ 50 ms. DUHAMEL, COLBY et GOLDBERG (1992) ont observé que certains de ces neurones visuels présentent une activité *prédictive* : leur activité augmente avant même le départ d'une saccade oculaire qui fera apparaître un stimulus visuel dans le champ récepteur du neurone. Or, le signal visuel réafférent ne peut être à l'origine d'une augmentation de l'activité qu'après la fin de la saccade. Plus simplement, avant – ou pendant – une saccade, ces neurones deviennent sensibles à des stimuli apparaissant dans leur champ récepteur *futur*. Ces cellules du cortex pariétal utilisent ainsi la copie d'efférence afin de prédire les conséquences sensorielles – ici le déplacement de la scène visuelle projetée sur la rétine – de la saccade : c'est un modèle interne !

Si l'on considère l'ensemble de ces cellules à activité prédictive, tous leurs champs récepteurs sont déplacés à leur position future avant même la saccade. Ceci correspond exactement à la mise à jour de l'information rétinocentrée évoquée plus haut ; ce phénomène est appelé *remapping* en anglais. Un tel *remapping* péri-saccadique a ensuite été observé dans de nombreuses régions visuelles ou visuo-motrices chez le singe : le cortex visuel extra-strié (NAKAMURA & COLBY, 2002), le colliculus supérieur (WALKER, FITZGIBBON & GOLDBERG, 1995), et le champ oculomoteur frontal<sup>58</sup> (UMENO & GOLDBERG, 1997). Chez l'homme, de tels processus ont été mis en évidence grâce à l'imagerie, en utilisant des remappings inter-hémisphériques, plus aisément détectables : dans le cortex pariétal, par imagerie à résonance magnétique fonctionnelle – IRMf – (MERRIAM, GENOVESE & COLBY, 2003) électro-encéphalographie (BELLEBAUM, HOFFMANN & DAUM, 2005), et dans le cortex visuel extrastrié, par IRMf (MERRIAM, GENOVESE & COLBY, 2007).

58. *Frontal eye field* en anglais, abrégé en FEF.

Le *remapping* peut apparaître comme un phénomène alléchant pour expliquer la stabilité de notre percept visuel, mais son rôle déterminant semble bien lié au contrôle sensorimoteur (pour revue : BAYS et HUSAIN, 2007). En effet, l'application d'une stimulation magnétique transcrânienne au niveau du sulcus intra-pariétal provoque une baisse de performance des sujets lors d'une tâche de double saut chez l'humain (MORRIS, CHAMBERS & MATTINGLEY, 2007), tandis qu'un patient lésé au niveau du cortex fronto-pariétal ne réalise pas correctement une tâche de double saut lorsque la mise à jour de la seconde cible déplace celle-ci dans l'hémichamp lésé (DUHAMEL, GOLDBERG, FITZGIBBON, SIRIGU & GRAFMAN, 1992). Le *remapping* dans les champs oculomoteurs frontaux semble jouer un rôle dans la mémoire spatiale trans-saccadique (PRIME, VESIA & CRAWFORD, 2008) et, potentiellement, dans la génération de signaux d'erreur à la suite de saccades imprécises – par la comparaison de la scène visuelle prédite et de la scène réafférente – (CRAPSE & SOMMER, 2008c ; CRAPSE & SOMMER, 2008b). Enfin, le *remapping* n'est pas seulement mis à profit pour la génération de saccades oculaires correctes, il est aussi utilisé pour la mise à jour d'information relative aux cibles de pointage représentées dans un référentiel rétinocentré (HENRIQUES et al., 1998). Toujours avec une expérience de pointage, VAZIRI, DIEDRICHSEN et SHADMEHR (2006) ont montré que notre système sensorimoteur intègre de manière optimale l'information visuelle « remappée » et l'information visuelle réafférente : un mouvement dirigé vers une cible fovéalisée puis « remappée » à la suite d'une saccade est plus précis que lorsqu'il est dirigé vers une cible périphérique de même excentricité.

Au vu de la temporisation du *remapping*, qui a lieu pendant, voire même avant, chaque saccade, celui-ci est nécessairement dû à l'intégration d'une copie d'efférence. Une longue série d'études a mis en évidence une voie nerveuse signalant les déplacements oculaires aux champs oculomoteurs frontaux et permettant le *remapping* dans cette région (SOMMER & WURTZ, 2006, 2004b, 2004a, 2002). Cette voie relie la couche intermédiaire du colliculus supérieur au FEF *via* le *thalamus médio-dorsal* (MD). Les auteurs ont mis en évidence cette voie au moyen de stimulations et d'enregistrements neuronaux simultanées dans ces régions : les neurones de MD faisant partie de la voie étaient sélectionnés sur la base de leur activation orthodromique provoquée par la stimulation de neurones du colliculus et sur la base de leur activation antidromique suite à la stimulation de neurones de FEF. Cette voie transmet les différents types d'activité observés au sein du colliculus et maintient l'organisation topographique de l'information. L'importance de cette voie a été démontrée par l'inactivation de MD, qui réduit les performances lors de tâches de double saut et supprime l'activité prédictive de neurones de FEF. L'existence d'une telle voie chez l'humain est confirmée par les faibles performances dans des tâches de double saut et de détection de déplacements intra-saccadiques chez un patient présentant une lésion du thalamus, dans la région homologue de MD chez l'humain (OSTENDORF, LIEBERMANN & PLONER, 2010).

### Modèle neuronal d'un filtre de Kalman

DENEVE, DUHAMEL et POUGET (2007) ont proposé un modèle d'implémentation d'un filtre de KALMAN à l'aide d'un réseau de neurones utilisant le codage populationnel. Ce modèle est basé sur les travaux portant sur l'utilisation de réseaux attracteurs pour l'estimation optimale d'une variable encodée – proche d'une estimation *maximum likelihood* –, déjà présentés plus haut (POUGET et al., 1998; DENEVE et al., 1999). Il utilise aussi la possibilité de réaliser des calculs complexes à l'aide de codes populationnels, que l'on peut considérer comme une base de fonctions (POUGET & SNYDER, 2000). Les auteurs avaient mis à profit ces propriétés pour modéliser la combinaison optimale d'informations multiples au moyen d'un réseau intermédiaire représentant conjointement plusieurs variables (DENEVE et al., 2001). Le point clé de cet article est par conséquent l'implémentation d'un modèle interne dans un réseau de neurones; en effet, les autres étapes nécessaires à l'implémentation d'un filtre de KALMAN sont déjà formalisées.

**Figure 20.** Implémentation d'un filtre de Kalman simple dans un réseau attracteur, tiré de Deneve et al. (2007). Le réseau ne représente qu'une variable évoluant de manière linéaire dans le temps, avec un bruit « moteur » additionnel. **A**, comportement du réseau initialisé avec une entrée sensorielle bruitée au temps zéro puis évoluant sans entrée sensorielle. En haut : entrée sensorielle bruitée. En bas : évolution de l'activité dans le réseau. Les poids des connexions d'un neurone sont schématisés par l'épaisseur des flèches noires. Un neurone de direction préférée  $x$  donnée est connecté plus fortement avec le neurone dont la direction préférée  $x + \delta$  correspond à la valeur future (au temps  $t + dt$ ) la plus probable de la variable si elle vaut  $x$  au temps  $t$ . **B**, comportement du réseau recevant une entrée sensorielle continue, pondérée par un gain de Kalman. Insert en haut : évolution du poids de l'entrée sensorielle. Le gain de l'information sensorielle, calculé en dehors du réseau, ne tend pas vers zéro car la variable évolue de manière bruitée, le modèle interne ne peut donc prédire son évolution avec certitude. En haut : entrées sensorielles bruitées pour différents pas de temps, poids appliqués. En bas : évolution de l'activité du réseau. **C**, exemples de résultats du réseau. Lignes pleines : position réelle de l'objet. Lignes pointillées : position estimée par le réseau. **D**, variance des estimateurs de position en fonction du temps d'intégration. Ligne bleue : réseau (correspond aux résultats B et C). Ligne rouge : filtre de Kalman. Ligne en tirets : entrée sensorielle seule. Ligne discontinue : modèle interne seul (correspond au panneau A); la variance augmente à cause du bruit dans l'évolution de la position de l'objet.

Le réseau attracteur décrit dans POUGET et al. (1998) stabilise toute information fournie au réseau sous forme d'une bosse d'activité immobile car les connexions sont symétriques : le neurone est connecté avec le poids le plus important à lui-même. En décalant les poids des connexions récurrentes, il est possible de faire en sorte que la bosse d'activité obtenue ne soit pas immobile, mais se décale d'une distance constante d'itération en itération. En effet, si le neurone de valeur préférée  $x$  est connecté avec le poids le plus important au neurone de valeur préférée  $x + \delta$ , et si la symétrie est maintenue de manière à ce que les poids de connexion du neurone  $x$  aux neurones  $x + \delta + \epsilon$  et  $x + \delta - \epsilon$  soient égaux, la bosse d'activité se déplacera de

$\delta$  à chaque itération. Un tel déplacement de la bosse d'activité correspond à un modèle interne fruste, capable de prédire l'évolution d'une variable dont l'évolution est linéaire, de pente  $\delta$ . Le fonctionnement du réseau pour l'intégration en ligne d'une telle variable est détaillé figure 20. Notons que le poids de l'information sensorielle, c'est-à-dire le gain de l'entrée sensorielle bruitée, est calculé en dehors du réseau, à la manière d'un gain de KALMAN. Ce modèle a une performance proche de celle d'un filtre de KALMAN : leurs variances d'estimation de l'état sont équivalentes au bout de quelques itérations.

**Figure 21.** Réseau à fonctions de base implémentant un modèle interne pour l'estimation optimale de la position du bras, tiré de [Deneve et al. \(2007\)](#). **A**, architecture du réseau. Les trois couches uni-dimensionnelles d'entrée fournissent les entrées à la couche à fonctions de base (carte sensorimotrice). Les entrées de vitesse et de position sont sensorielles, l'entrée de force correspondrait à la copie d'efférence. Chaque unité de la couche à fonctions de base reçoit une connexion de chaque couche d'entrée. Chaque unité de la carte sensorimotrice (le cube sur ce schéma) a donc une position préférée ( $p$ ), une vitesse préférée ( $s$ ) et une force préférée ( $c$ ) **B**, connexions au sein de la couche à fonctions de base. Une unité ayant comme état préféré  $x_i = (p_i, s_i, c_i)$  sera connectée à une unité  $x_j$  correspondant à l'état au temps  $t + dt$  d'un système étant dans l'état  $x_i$  au temps  $t$ . Les connexions implémentent ainsi le modèle interne de la dynamique du bras. **C**, évolution des gains sensoriels de position (vert) et de vitesse (magenta) pour deux niveaux de connaissance initiaux de l'état du bras. Lignes pleines : état initial de la position du bras inconnu. Lignes tiretées : état initial du bras connu avec une certitude élevée.

En se basant sur des principes similaires, les auteurs ont décrit un réseau permettant la prédiction de retours sensoriels à partir d'une copie d'efférence ; un tel réseau effectuée par conséquent du *remapping*. Ce réseau est présenté figure 21. Il contient une couche sensorimotrice à fonctions de bases représentant l'état du système suivi ; le réseau représente ainsi conjointement la position  $p$  du « bras », sa vitesse  $v$ , et la force  $c$  qui lui est appliquée. Chaque unité reçoit une entrée de position, de vitesse et de force : les deux premières sont des entrées sensorielles bruitées tandis que la troisième est l'entrée de la copie d'efférence, un signal interne non bruité. Les connexions récurrentes au sein de ce réseau sensorimoteur implémentent le modèle interne. Le système modélisé évolue suivant l'équation dynamique suivante :

$$x(t + dt) = Mx(t) + \epsilon(t) \quad (6)$$

$M$  est la matrice décrivant l'évolution du système ; pour un système simple, la position au temps  $t + dt$  sera la somme de la position au temps  $t$  et de la vitesse au temps  $t$ , tandis que la vitesse au temps  $t + dt$  sera la somme de la vitesse au temps  $t$  et de la force au temps  $t$ .  $\epsilon(t)$  est le bruit moteur au temps  $t$ . Pour modéliser cette dynamique au sein du modèle, un neurone  $i$  ayant pour état préféré  $x_i = (p_i, s_i, c_i)$  sera connecté préférentiellement au neurone ayant l'état préféré  $x_j$

tel que  $x_j = Mx_i$ . Ces poids implémentent un modèle interne de la dynamique du bras. Là encore, ce modèle est aussi performant qu'un filtre de KALMAN.

Le modèle décrit ne tient pas compte d'éventuels délais sensoriels puisque la prédiction réalisée sur la base de la copie d'efférence est en synchronie avec les retours sensoriels ; dans un système totalement réaliste, la prédiction du modèle interne serait « en avance » par rapport aux retours sensoriels, lesquels présentent un retard de l'ordre d'une centaine de millisecondes. Les auteurs proposent une réponse à ce problème, sous forme de deux réseaux interconnectés, l'un fonctionnant en « temps réel », l'autre avec un léger retard. Ils sont reliés par des connexions implémentant un modèle prédictif dans la direction retardé  $\rightarrow$  temps réel, ou un modèle postdictif dans l'autre direction.

Grâce à la prise en compte de la copie d'efférence et à l'utilisation de modèles internes, notre système nerveux est capable d'intégrer de manière statistiquement optimale les informations sensorielles, même lorsque nos capteurs ou les objets à localiser sont en mouvement. Ainsi, le cadre de travail probabiliste et son extension en conditions dynamiques – filtre de KALMAN et ses dérivés – décrivent bien les mécanismes d'intégration d'informations sensorielles bruitées. Le contrôle en ligne des mouvements du bras met effectivement en jeu l'intégration optimale de la copie d'efférence et des retours sensoriels, tandis que notre système visuomoteur est capable de compenser les conséquences des mouvements oculaires sur les représentations rétino-centrées. Le mécanisme neuronal de cette compensation est appelé *remapping*, et consiste en un déplacement prédictif des champs récepteurs des neurones basé sur la copie d'efférence oculomotrice. En mettant à profit les propriétés computationnelles des codages populationnels, il est possible de construire un réseau de neurones implémentant un filtre de KALMAN, ce réseau présente une activité de *remapping*.

## Contrôle sensorimoteur optimal

Notre système sensorimoteur semble pouvoir intégrer optimalement l'information sensorielle en conditions statiques comme dynamiques. Or, nous avons vu en première partie de cette introduction que l'exécution de nos commandes motrices introduit de l'imprécision dans nos mouvements. Si notre système sensorimoteur gère de manière optimale le bruit sensoriel, qu'en est-il du bruit moteur ? La programmation et le contrôle de nos mouvements pourraient ils aussi être basés sur des processus optimaux ? L'étude des mouvements, de leurs caractéristiques et de leur contrôle est ancienne, mais nous verrons dans cette partie que seules les récentes avancées liées au cadre de travail probabiliste permettent d'expliquer toutes les observations réalisées.

### ***Invariants des mouvements***

À partir de la figure 1 (p. 3) de ce document, nous avons mis en évidence l'imprécision des points finaux de nos mouvements. Malgré cette imprécision finale, nos mouvements présentent

des *invariants* remarquables. Ceux-ci peuvent nous donner des informations sur la manière dont notre système nerveux programme et contrôle nos mouvements.

Lorsque les mouvements du bras d'un sujet sont contraints dans le plan horizontal, les mouvements de sa main sont quasiment rectilignes, quelle que soit la direction du mouvement, tandis que l'évolution des rotations articulaires dans le temps est beaucoup plus variable (MORASSO, 1981). Cette observation a amené l'auteur à émettre l'hypothèse d'une programmation des mouvements sous forme de trajectoire de la main dans l'espace, par opposition à une programmation dans un référentiel articulaire. Lorsque les mouvements sont étudiés en trois dimensions, certains sont toutefois courbés, particulièrement ceux ayant une composante verticale, pour laquelle la gravité doit être prise en compte (ATKESON & HOLLERBACH, 1985). En étudiant des mouvements de dessin, délibérément courbes, LACQUANITI, TERZUOLO et VIVIANI (1983) ont mis en évidence un invariant relatif à la courbure des trajectoires : les sujets mettent toujours le même temps à parcourir le même angle, quel que soit le rayon de courbure. Il s'agit de la loi des deux tiers<sup>59</sup>, qui peut être exprimée de la manière suivante :

$$v(t) = a \times \kappa(t)^\beta \quad (7)$$

Ici, la vitesse  $v$  du mouvement dépend de la courbure  $\kappa$  à la puissance  $\beta$ ,  $\beta$  valant approximativement<sup>60</sup>  $-\frac{1}{3}$  ; plus la courbure est élevée, plus la vitesse est faible.

**Figure 22.** Profils de vitesse de mouvements de la main, tiré de Atkeson et Hollerbach (1985). Ces profils correspondent à des mouvements entre des cibles identiques, mais réalisés à des vitesses différentes. Les temps de mouvement ont ensuite été normalisés pour la représentation graphique. Une telle superposition est observée pour des mouvements d'amplitudes différentes, des mouvements réalisés en soulevant des charges plus ou moins fortes, ou encore des mouvements de sujets différents.

Mais même lors de mouvements rectilignes, la vitesse tangentielle de la main reste stéréotypée. ATKESON et HOLLERBACH (1985) ont fait réaliser aux sujets une variété de mouvements : des mouvements de différentes amplitudes, des mouvements de différentes durées, ou encore des mouvements pendant lesquels une charge était ajoutée au bras. Une partie des résultats est présentée figure 22. Lorsque les profils de vitesse sont normalisés, c'est-à-dire lorsque les mouvements sont ramenés à des durées et longueurs identiques, tous ces profils de vitesse sont superposables. Les profils de vitesse ressemblent à des courbes « en cloche », que le système moteur semble donc allonger ou multiplier pour réaliser des mouvements plus ou moins amples, plus ou moins rapides.

59. *two-thirds power law* en anglais ; l'utilisation des deux tiers vient de la formulation originelle de la loi, employant la vitesse angulaire et non la vitesse tangentielle comme dans l'équation 7.

60. Notons que  $\beta$  est très variable de mouvement à mouvement ou même au sein d'un même mouvement.

**Figure 23.** Séquence principale des saccades oculaires, tiré de Collewijn, Erkelens et Steinman (1988). **A**, trajectoires moyennes de saccades de différentes amplitudes. **B**, relation entre amplitude de la saccade et durée de la saccade. **C**, relation entre amplitude de la saccade et valeur de la vitesse angulaire maximale atteinte. Notons l'atteinte d'un maximum de vitesse pour les saccades de plus de 40-50°, qui correspond à l'inflexion dans la relation durée – amplitude en **B**. **D**, profils de vitesse moyens pour des saccades de différentes amplitudes.

Les mouvements oculaires présentent également de tels invariants. Les premiers ont été mis en évidence au XIX<sup>e</sup> siècle : pour chaque orientation verticale et horizontale de l'œil dans l'orbite, il n'existe qu'une seule torsion possible du globe oculaire – loi de DONDERS. La valeur de cette torsion est décrite par la loi de LISTING (pour revue : CRAWFORD, MARTINEZ-TRUJILLO et KLIER, 2003). Les saccades présentent toutefois d'autres invariants, plus intéressants dans le cadre de notre propos. Le plus caractéristique est la relation fixe existant entre amplitude et durée des saccades oculaires : une saccade d'amplitude donnée aura toujours la même durée et, par extension, toujours le même pic de vitesse (BAHILL, CLARK & STARK, 1975). Cette relation est appelée *séquence principale*, sa forme est présentée figure 23. De la même manière que pour les mouvements du bras, le profil de vitesse des saccades est en forme de cloche, et le système oculomoteur semble jouer sur son amplitude et sa durée afin de contrôler l'amplitude des saccades. Toutefois, les saccades sont des mouvements très rapides : une saccade de 10° dure 40 ms et a un pic de vitesse de l'ordre de 350°.s<sup>-1</sup>. Pour des saccades de plus de 40-50°, la vitesse maximale plafonne. Au delà de 50°, c'est donc l'ajustement de la durée de la saccade qui permettra la réalisation de saccades de grande amplitude ; la relation entre amplitude et durée présente par conséquent un point d'inflexion à cette transition. La transformation de Fourier des profils de vitesse des saccades met en évidence d'autres invariants, HARWOOD, MEZEY et HARRIS (1999) parlent de séquence principale *spectrale*.

Enfin, si les saccades oculaires ont une durée stéréotypée<sup>61</sup>, nous pouvons ajuster celle de nos mouvements du membre supérieur ; cependant, plus un mouvement est rapide, plus il sera imprécis. Cette relation est capturée par la loi de FITTS, qui a montré que les sujets ajustaient la durée de leurs mouvements en fonction de la précision qui leur était imposée (FITTS, 1954). La durée du mouvement  $T$  est exprimée ainsi :

$$T = a + b \times \log_2\left(\frac{2A}{L}\right) \quad (8)$$

$A$  est l'amplitude du mouvement demandé, et  $L$  est la largeur de la cible dans la direction du mouvement ;  $a$  et  $b$  sont des paramètres libres. Selon l'expérience réalisée, il existe de nombreuses variantes de cette loi, mais l'existence d'un compromis entre durée du mouvement et précision du mouvement est avérée (pour revue : PLAMONDON et ALIM, 1997).

61. La durée des saccades est tout de même légèrement influencée par la fatigue et la motivation des sujets (SCHMIDT, ABEL, DELL'OSSO & DAROFF, 1979)

Les mouvements présentent donc nombre d'invariants, les uns liés à la cinématique du mouvement – séquence principale, loi des deux tiers, etc. –, et les autres relevant d'un compromis entre durée et précision du mouvement – loi de FITTS. Ces caractéristiques stéréotypées, établies en étudiant généralement la moyenne d'une série de mouvements identiques, contrastent avec l'apparente variabilité individuelle des mouvements, pour les points finaux ou les trajectoires. Les théories de programmation et de contrôle du mouvement se sont toutefois d'abord attachées à l'explication de ces invariants cinématiques avant de se pencher sur l'incertitude motrice.

### **Programmation motrice optimale**

L'observation de ces invariants a mené à l'hypothèse de l'existence de contraintes auxquelles nos mouvements obéissent. Ces contraintes peuvent être formalisées par la définition d'une *fonction de coût* ; les mouvements sont alors programmés de manière à minimiser cette fonction de coût.

Ainsi, le fait que les mouvements soient lisses, sans à-coups, pourrait être dû au fait que le système moteur programme les mouvements de manière à minimiser leur « rugosité ». Un mouvement lisse a une accélération qui ne subit pas de changements brusques, la fonction de coût à minimiser est alors la dérivée première de l'accélération, appelée *jerk* en anglais. Les profils de vitesse simulés à partir d'une telle contrainte, dite de *minimum jerk*, sont très proches des profils de vitesse réels, en cloche (FLASH & HOGAN, 1985) ; toutefois, ce modèle prédit des trajectoires rectilignes, au contraire de celles observées par ATKESON et HOLLERBACH (1985). Un modèle de type *minimum jerk* doit de plus être ajusté pour reproduire la loi des deux tiers (TODOROV & JORDAN, 1998). UNO, KAWATO et SUZUKI (1989) ont proposé un modèle proche, minimisant le changement de couple dans les articulations plutôt que les changements d'accélération de la main ; il s'agit du modèle de *minimum torque change*. S'ils arrivent à capturer correctement certaines caractéristiques des mouvements réels, tous ces modèles pèchent par leurs fonctions de coût complexes – comment le système nerveux les calcule-t-il lors de l'apprentissage ? – et, surtout, par le manque de justification évolutive de ces fonctions de coût : pourquoi serait-il favorable de minimiser les changements de couple ou d'accélération ?

Dans la première partie de cette introduction, nous avons montré que les commandes motrices sont exécutées de manière imprécise, car le bruit moteur dépend en partie de l'amplitude du signal, et ce, de manière linéaire. HARRIS et WOLPERT (1998) ont mis à profit cette observation pour proposer un modèle de la programmation motrice dans lequel la fonction de coût est tout simplement la variance des points finaux des mouvements ; c'est le modèle de *variance minimale*. Ce souci de minimiser la variance est à relier au cadre de travail probabiliste, la minimisation de la variance correspondant à l'atteinte de l'optimalité statistique. De plus, comme le bruit moteur dépend du signal, la minimisation de la variance finale pour un modèle en boucle ouverte – sans contrôle en ligne –, est équivalente à une minimisation du coût moteur du mouvement.

En minimisant la variance finale en présence de bruit dépendant du signal, les mouvements prédits par ce modèle reproduisent une majorité des invariants présentés plus haut. L'existence du bruit dépendant du signal explique par exemple aisément les compromis entre rapidité et précision : un mouvement rapide nécessite en effet des commandes motrices élevées, ce qui augmente la variabilité finale. Ce modèle prédit aussi la forme en cloche des profils de vitesse des mouvements, la loi des deux tiers, ainsi que l'existence d'une vitesse maximale de rotation pour les yeux. La durée des mouvements est un paramètre du modèle qu'il faut fixer au préalable, le modèle ne peut donc pas prédire la séquence principale des saccades. HARRIS et WOLPERT (2006) ont cependant montré, en ajoutant la durée de mouvement comme paramètre ajustable par le modèle de variance minimale, que la séquence principale des saccades est optimale pour minimiser la variance des points finaux des saccades. Ce résultat a été confirmé et précisé par van BEERS (2008), qui ajoute au modèle les effets de la direction des saccades : les saccades centripètes sont par exemple plus précises car les muscles oculaires sont élastiques, les commandes motrices nécessaires pour ramener l'œil vers sa position de repos sont en conséquence plus faibles, et moins bruitées. Enfin, la séquence principale spectrale de HARWOOD et al. (1999) est correctement décrite par un modèle de type variance minimale.

Tous ces modèles, même s'ils prédisent correctement les trajectoires moyennes des mouvements, sont uniquement des modèles de *programmation motrice*, et non des modèles d'exécution : ils produisent une *trajectoire désirée*, que le système sensorimoteur devrait ensuite utiliser. Un tel contrôle n'utilisant pas les retours sensoriels ou la copie d'efférence est appelé contrôle en *boucle ouverte*. L'hypothèse du *point d'équilibre* se targuait d'expliquer l'exécution de telles trajectoires désirées, simplement par les propriétés d'élasticité des couples de muscles et par l'existence de boucles réflexes. Une étude de la rigidité du bras pendant les mouvements a toutefois invalidé cette hypothèse (GOMI & KAWATO, 1996).

### **Contrôle feedback optimal**

La simple exécution de trajectoires désirées par le système moteur est peu crédible. Nous avons vu, par exemple, que les trajectoires des mouvements sont variables malgré les invariants existants. En outre, les sujets ont la capacité de répondre à des changements imprévus, comme un saut de la cible ou une déviation du retour visuel (GOODALE et al., 1986; SAUNDERS & KNILL, 2004; DESMURGET & GRAFTON, 2000). Le contrôle des mouvements n'aurait donc pas lieu en boucle ouverte mais en *boucle fermée*<sup>62</sup>. Pour un tel contrôle *feedback*, notre système sensorimoteur peut utiliser les prédictions générées à partir de la copie d'efférence ou les retours sensoriels, ces derniers souffrant toutefois d'un délai limitant leur utilisation aux mouvements les plus longs.

TODOROV et JORDAN (2002) ont appliqué les principes d'optimalité, déjà observés pour d'autres tâches, au contrôle moteur. Ils se basent sur un fonctionnement en boucle fermée du système sensorimoteur, prenant en compte les différents délais des retours, et affecté par du

62. *Closed-loop control* en anglais, ou *feedback control*.

**Figure 24.** Illustration du principe d'intervention minimale dans le modèle du contrôle *feedback* optimal, tiré de Todorov et Jordan (2002). Pour chaque expérience, la tâche du sujet consiste à réaliser une trajectoire passant par les cibles représentées dans les encarts centraux. Les graphiques représentent les variances inter-essais calculées à partir de plusieurs répétitions des mouvements. A gauche, les données réelles ; à droite, les données du contrôle *feedback* optimal. **A**, Courbe noire : les sujets ne devaient passer que par les cibles noires (5 au total). Courbe grise : les sujets devaient passer par toutes les cibles grises (21). Notons que lorsque les sujets ne sont contraints que sur cinq cibles, leur variabilité est plus grande entre les cibles (variabilité non contrôlée), ce qui leur permet d'être plus précis au niveau des cibles. **B**, Le diamètre d'une des trois cibles était réduit ; soit la première (courbe grise), soit la seconde (courbe noire). Là encore, les sujets « laissent » leur variabilité augmenter dans les parties non contraintes pour atteindre le niveau de précision demandé. Pour ces deux exemples, l'utilisation d'une trajectoire désirée prédit des profils de variance identiques, alors que le contrôle *feedback* optimal prédit les différences de variabilité.

bruit dépendant du signal. Ils utilisent le cadre de travail du *stochastic optimal feedback control* (TODOROV, 2005) ; pour l'intégration des retours, ces modèles utilisent un estimateur optimal présenté plus haut, le filtre de KALMAN. Dans un tel modèle, le contrôle *feedback* optimise un but relatif à la tâche – pour une tâche de pointage, le but est effectivement la minimisation de la variance des points finaux –, et les auteurs imposent des pénalités pour l'effort, afin de reproduire l'économie naturelle de notre système moteur. L'existence d'une fonction de coût dépendant de la tâche rend ce type de modèle beaucoup plus flexible. En outre, une propriété de ce modèle explique les observations concernant la variabilité des trajectoires individuelles. En effet, un tel système de contrôle *feedback* suit le *principe d'intervention minimale* : les déviations de trajectoire ne sont corrigées que si elles ont un impact sur la performance – définie par la fonction de coût (voir figure 24 pour un exemple expérimental). Il y a donc un ensemble de paramètres non contrôlés, dont les variances peuvent augmenter car elles n'interfèrent pas avec la tâche ; les auteurs parlent de *uncontrolled manifold* (conceptualisé par SCHOLZ et SCHÖNER, 1999).

Ce modèle de contrôle *feedback* optimal prédit les trajectoires observées lors de tâches de contrôle en ligne des mouvements suite à des perturbations dans la position de la cible à différents délais (LIU & TODOROV, 2007). Les auteurs confirment de plus ici le principe d'intervention minimale : par exemple, lorsque la cible est une ligne verticale plutôt qu'un point, les sujets ne contrôlent pas leur variabilité verticale. Certaines extensions de ce cadre de travail ont été proposées, pour le généraliser à des systèmes non linéaires plus complexes, comme un bras avec deux paires de muscles (GUIGON, BARADUC & DESMURGET, 2008a). GUIGON, BARADUC et DESMURGET (2008b) ont aussi proposé un modèle dans lequel la gestion de l'effort et du but est découplée, supprimant le compromis entre effort et erreur ; ainsi, il n'y a pas de minimisation explicite de l'erreur terminale mais une recherche permanente du but.

Ce modèle de contrôle *feedback* optimal complète la conception de notre système sensori-moteur comme observateur idéal ; on pourrait alors qualifier celui-ci d' « acteur optimal ». En imposant un contrôle permanent de la variabilité liée à la tâche et l'optimisation des coûts, définis tâche par tâche, ce modèle, lorsqu'il est utilisé avec des paramètres réalistes concernant le bruit dépendant du signal, les incertitudes et les délais sensoriels, explique la grande majorité des stéréotypes présentés au début de cette sous-partie.

### **Existence d'un contrôle *feedback* dans le système visuomoteur**

Si l'utilisation des boucles de *feedback* internes comme externes – sensorielles – est confirmée pour les mouvement du bras (voir p. 48), et a servi de base aux travaux présentés dans la sous-partie précédente, les saccades oculaires ont longtemps été vues comme des mouvements *ballistiques*, trop rapides pour permettre l'intégration de la copie d'efférence en ligne et des entrées sensorielles. Pourtant, de nombreuses études semblent indiquer l'existence d'un contrôle en ligne des saccades par intégration de la copie d'efférence ; nous allons les présenter dans cette partie.

Nous avons déjà abordé la thématique de l'intégration d'information proprioceptive des muscles extra-oculaires (voir p. 51). L'intégration d'information visuelle pendant la saccade paraît aussi difficile. L'entrée visuelle semble en effet être « supprimée » pendant la saccade ; les sujets ne sont pas capables de détecter des déplacements de cibles pendant les saccades (BRIDGEMAN, HENDRY & STARK, 1975). Ce phénomène est appelé *suppression saccadique*. Certaines études soutiennent l'existence de mécanismes neuraux actifs inhibant le traitement de l'information visuelle pendant les saccades (BREMNER, KUBISCHIK, HOFFMANN & KREKELBERG, 2009), alors que d'autres montrent – par la capacité de sujets à percevoir le déplacement de stimuli de fréquences spatiales faibles – que c'est la haute vitesse de déplacement de l'œil qui rend la scène visuelle floue pendant les saccades (CASTET & MASSON, 2000 ; CASTET, JEANJEAN & MASSON, 2002). Une étude, non reproduite, rapporte tout de même la possibilité d'un contrôle en ligne des saccades oculaires basé sur le retour visuel lorsque les saccades sont de grande amplitude et donc de longue durée (GAVEAU et al., 2003). En outre, MACASKILL, ANDERSON et JONES (2000) ont mis en évidence, chez un patient présentant des saccades pathologiquement ralenties, la capacité d'ajuster en ligne les saccades en réponse à un déplacement intra-saccadique de la cible<sup>63</sup> ; dans cette étude, le délai de prise en compte de l'information visuelle est de 300 ms.

L'utilisation d'information visuelle pour le contrôle en ligne des saccades reste donc – au mieux – limitée. En revanche, nombre de travaux montrent un contrôle en ligne des saccades par l'intégration de la copie d'efférence. JÜRGENS, BECKER et KORNHUBER (1981) ont montré en premier l'existence d'un tel contrôle en ligne, en mesurant les caractéristiques de saccades ralenties par la prise de *diazepam* par les sujets. Avec une exécution des saccades en boucle ou-

63. Ce déplacement n'était toutefois pas perçu : voilà encore un exemple de la dissociation des processus perceptifs et moteurs.

verte, l'amplitude de celles-ci n'étant contrôlée que par la durée des impulsions motrices, des saccades ralenties seraient sévèrement hypométriques ; or, il s'avère que la durée des saccades est contrôlée en fonction de la vitesse de celles-ci, de manière à atteindre l'amplitude désirée. Une étude plus précise basée sur les variations naturelles de vitesse des saccades chez le singe, met toutefois en évidence une relation entre vitesse maximale et amplitude pour des saccades dirigées vers le même but (QUAIA, PARÉ, WURTZ & OPTICAN, 2000). Les variations de vitesse sont tout de même compensées à 61%, ce qui montre l'existence d'un ajustement en ligne des saccades. Enfin, certaines études montrent ce contrôle en ligne par la faible corrélation entre certains points de la trajectoire et le point final ; la variabilité de points pris en début de saccade est peu corrélée à la variabilité finale, cela indique une correction de l'incertitude présente en début de saccade (WEST, WELSH & PRATT, 2009).

L'utilisation d'un modèle interne basé sur la copie d'efférence pour le contrôle en ligne des saccades a aussi été mis en évidence plus indirectement par l'étude des caractéristiques de l'*adaptation saccadique*. Lorsque la cible d'une saccade est légèrement déplacée pendant la saccade, les sujets, comme évoqué plus haut, ne le remarquent pas et effectuent une saccade de correction à l'issue de la première saccade ; si ce déplacement est répété, les saccades du sujet subiront une adaptation, pour se diriger vers la position déplacée de la cible dès la première saccade. L'adaptation saccadique est généralement étudiée en utilisant des déplacements de la cible dans la direction de la saccade : c'est le gain de la saccade qui est alors adapté (pour revue : PÉLISSON, ALAHYANE, PANOUILLÈRES et TILIKETE, 2009). CHEN-HARRIS, JOINER, ETHIER, ZEE et SHADMEHR (2008), à l'aide d'une expérience d'adaptation saccadique en réponse à un déplacement orthogonal aux saccades, montrent l'existence de deux processus d'apprentissage : l'un, à la mise en place lente, modifie la direction générale des saccades dès leur départ, tandis que l'autre, plus rapide, « dévie » les saccades en cours, elles deviennent courbées. Ce second mécanisme pourrait correspondre à une adaptation rapide du système de contrôle *feedback* de la saccade. L'étude de trajectoires de saccades adaptées en gain montre aussi une telle dissociation (ETHIER, ZEE & SHADMEHR, 2008). Les saccades adaptées vers un gain supérieur sont identiques aux saccades non adaptées de même amplitude, c'est donc probablement l'estimation de la position de la cible qui est altérée, à la manière de l'ajustement de direction initiale présenté ci-dessus. Les saccades adaptées vers un gain inférieur ont par contre des trajectoires altérées, ce qui témoigne de l'adaptation du mécanisme de contrôle en ligne des saccades.

Cette boucle de contrôle en ligne des saccades met probablement en jeu le cervelet et le colliculus supérieur. En effet, des singes avec une lésion du cervelet perdent leur capacité d'adaptation rapide des saccades (BARASH et al., 1999), tandis que des humains présentant une dégénérescence du cervelet, et testés sur une expérience d'adaptation orthogonale identique à celle de CHEN-HARRIS et al. (2008) ne présentent pas l'adaptation rapide due au contrôle en ligne (XU-WILSON, CHEN-HARRIS, ZEE & SHADMEHR, 2009). Des études électrophysiologiques confirment ces résultats sur le cervelet et mettent en évidence l'implication du

colliculus supérieur dans cette boucle de contrôle (QUAIA, LEFÈVRE & OPTICAN, 1999; SOETEDJO, KANEKO & FUCHS, 2002).

Malgré leur imprécision individuelle, nos mouvements présentent nombre d'invariants : ils sont harmonieux et peu précis lorsque rapides. Ces caractéristiques sont capturées par des modèles du mouvement optimisant la précision terminale ou l'effort neuro-musculaire en présence de bruit moteur dépendant du signal. Le modèle le plus réaliste utilise ces contraintes et met en jeu un contrôle en ligne du mouvement par l'intégration dynamique d'informations *via* un filtre de KALMAN. L'existence de tels contrôles *feedback* semble généralisée, même pour des mouvements très rapides comme les saccades oculaires ; si elles sont trop courtes pour permettre l'intégration d'information sensorielle, la copie d'efférence et le modèle interne permettent leur contrôle en ligne.

## Travaux réalisés

Les travaux réalisés au cours de cette thèse ont exploré plusieurs aspects de l'utilisation du cadre de travail probabiliste dans le système sensorimoteur, en se concentrant sur son utilisation lors de l'action. Trois axes de recherches ont été abordés : deux axes expérimentaux sont destinés à vérifier l'hypothèse d'intégration sensorielle optimale pendant les mouvements, le troisième vise à proposer des modèles de bases neurales pour la programmation motrice optimale. Les travaux expérimentaux ont été réalisés au centre de neuroscience cognitive (CNC, Bron) sous la supervision de Pierre BARADUC tandis que le travail de modélisation a été effectué au sein du groupe de neurosciences théoriques (GNT, Paris) sous la supervision de Sophie DENÈVE.

### Intégration d'information visuelle post-saccadique

#### Question

Le premier axe de recherche porte sur l'intégration d'information visuelle pour l'estimation de l'état du système oculomoteur lors de séquences de saccades. Nous avons présenté le *remapping* à travers les tâches de double saut, pour lesquelles il permet la mise à jour de l'information de position sur les cibles lorsqu'une saccade est effectuée. Dans une expérience de double saut classique, toutes les cibles visuelles sont éteintes lors de l'exécution de la *séquence* de saccades, le système visuomoteur ne dispose d'aucune entrée visuelle ; cela ne correspond pas aux conditions naturelles. Ainsi, les expériences de double saut classiques permettent uniquement l'utilisation de la copie d'efférence – et hypothétiquement de la proprioception. Or, nous avons vu que le *remapping* ne concerne pas seulement des informations motrices, mais aussi des informations visuelles. La réalisation d'une tâche de double saut en présence d'information visuelle pourrait permettre au système oculomoteur de préciser son estimation interne de la position de l'œil – ou

des cibles – en intégrant l'information visuelle après la première saccade. L'information visuelle post-saccadique pourrait par exemple être comparée à l'information visuelle pré-saccadique remappée afin de corriger les erreurs motrices, non prédites par la copie d'efférence. Nous avons réalisé une série de travaux visant à répondre à ces questions : notre système oculomoteur peut-il intégrer l'information visuelle post-saccadique dans le but de mettre à jour ses estimateurs internes ? Dans l'affirmative, cette information est-elle combinée de manière optimale aux informations du modèle interne et de la proprioception ?

### **Travaux préalables**

Ces questions ont été résolues en partie par les travaux présentés dans l'article : « *Optimal sensorimotor control in eye movement sequences* » (MUNUERA, MOREL, DUHAMEL & DENEVE, 2009). J'ai assuré la programmation et les tests pilotes de la tâche utilisée dans cet article, ainsi que la programmation des principales fonctions de traitement des données. Cependant, le test des sujets, l'analyse des données et la rédaction de l'article ayant été réalisés par J. MUNUERA, j'ai fait le choix de ne pas inclure cet article à la thèse et de seulement présenter et mettre en perspective les principaux résultats obtenus.

Lorsque deux informations sensorielles sont combinées de manière optimale, nous avons vu qu'elles sont pondérées selon leur précision (équations 2, 3 et 4 page 29). Les informations les plus précises ont un poids plus fort que les informations moins précises. De nombreux travaux présentés dans la suite de cette partie relative à l'intégration sensorielle optimale testaient l'optimalité de cette pondération en perturbant une des informations : plus l'influence de la perturbation est forte, plus le poids de l'information perturbée dans la combinaison était fort.

Afin de déterminer le poids de l'information visuelle post-saccadique dans la combinaison avec la copie d'efférence, l'information visuelle a été perturbée. Une tâche équivalente à celle d'une tâche de double saut a été utilisée dans ce but : les sujets devaient mémoriser la position d'une cible (T2) affichée brièvement, puis effectuer une saccade visuellement guidée (vers une cible T1), à la suite de laquelle il devaient exécuter une saccade vers la position mémorisée de T2. La perturbation de l'information visuelle consistait en un déplacement de la cible T1 pendant la saccade visuellement guidée, similaire aux déplacements utilisés pendant les tâches d'adaptation saccadique. Comme dans ces tâches, le déplacement n'est pas perceptible consciemment par le sujet. Notons ici que la suppression saccadique n'est qu'un phénomène *perceptuel*, pouvant, de plus, être grandement atténué lorsque le retour d'information visuelle post-saccadique est retardé (DEUBEL, SCHNEIDER & BRIDGEMAN, 1996). L'utilisation d'information visuelle post-saccadique dans un contexte moteur est donc tout à fait envisageable, comme le prouve l'adaptation saccadique. Toutefois, nous ignorions si cette information pouvait être prise en compte pendant le court délai séparant deux saccades successives.

Si les sujets prennent en compte l'information visuelle post-saccadique, la perturbation devrait être au moins partiellement compensée lors de la réalisation de la saccade mémorisée ; le principe de l'expérience réalisée est schématisé figure 25. Ainsi, lorsque la cible est déplacée

**Figure 25.** Prise en compte de l'information visuelle post-saccadique lors d'un déplacement de la cible dans la direction opposée à celle de la saccade. Le déplacement de la première cible a été exagéré, et la saccade vers T1 est représentée comme atteignant la cible T1 sans erreur. En rouge, les saccades lors des essais non perturbés, ou les essais perturbés si le retour visuel post-saccadique n'est pas pris en compte. En bleu, prise en compte à 100% de l'information visuelle post-saccadique (pas de copie d'efférence ni de proprioception). Ici, comme T1 est déplacée vers la gauche, un système utilisant uniquement l'information visuelle estimera la position de l'œil à droite de sa position réelle ; la saccade programmée est en conséquence modifiée (flèche pointillée bleue). Comme la position réelle de l'œil n'est pas décalée, l'exécution de cette saccade programmée entraînera une erreur finale équivalente au décalage de T1 (flèche bleue). Si l'information visuelle est partiellement prise en compte, la saccade vers T2 sera entre les deux extrêmes (flèches bleue et rouge) représentés ici.

dans la direction contraire à celle de la saccade, c'est-à-dire plus « près » du point de départ que le point final de la saccade, un système utilisant cette information visuelle estimera que la saccade a été trop « longue » – alors qu'elle est en fait normale. Si la saccade vers la cible mémorisée est modifiée pour prendre en compte cette estimation erronée, les points finaux des saccades mémorisées seront donc décalés en direction du déplacement de la cible T1. Comme la copie d'efférence et la proprioception ne sont pas biaisées par le saut de la cible, le rapport entre le décalage observé sur les points finaux de la cible et l'amplitude de la perturbation correspond au poids de l'information visuelle.

Les résultats de ces travaux montrent une compensation partielle de la perturbation par la saccade mémorisée. Ainsi, l'information visuelle est bien combinée avec les informations provenant du modèle interne ou de la proprioception. Différentes amplitudes de la première saccade ont été testées aux fins de contrôler l'optimalité de cette combinaison. Le poids de l'information visuelle semble augmenter avec l'amplitude de la saccade visuellement guidée, ce qui a été interprété comme un marqueur de l'optimalité de l'intégration visuelle. Le raisonnement, assimilant le système oculomoteur à un filtre de KALMAN, est le suivant : pour une combinaison optimale de la copie d'efférence et de l'information visuelle post-saccadique, le poids de l'information visuelle correspond à la proportion d'incertitude motrice dans l'incertitude totale de la saccade car le modèle interne ne peut pas prédire les conséquences du bruit moteur. Or, le bruit moteur augmente avec l'amplitude de la saccade. Il n'est cependant pas le seul : comme nous l'avons vu au cours de cette introduction, le bruit de localisation de la cible augmente lui aussi avec l'excentricité de la cible !

Une expérience complémentaire a donc été réalisée, afin de déterminer la part de chacune de ces incertitudes dans l'incertitude totale de la saccade. Cette expérience était similaire à la première, sauf que la cible T1 était éteinte pendant la première saccade : la correction des erreurs de la première saccade par la seconde saccade ne pouvait alors être due qu'à la copie d'efférence – qui ne prédit pas le bruit moteur. Par conséquent, la covariance entre les points finaux de la

saccade vers T1 et les points finaux de la saccade vers T2 devrait refléter la quantité de bruit moteur : si la covariance est nulle, le bruit moteur est nul, car toutes les erreurs à la fin de la première saccade sont compensées par la seconde. Toutefois, les mesures de covariance sont très sensibles aux points extrémaux. Les figures 2-A et 2-B de l'article montrent justement une mésestimation de la correction à cause de l'influence des points extrémaux non enlevés. Les mesures obtenues par ce moyen sont par conséquent sujettes à caution, l'obtention d'une valeur *nulle* pour le bruit moteur des plus petites saccades en témoigne. En outre, l'utilisation, au cours de cette thèse, d'un protocole similaire mais avec des configurations de cibles différentes, n'a pas permis de reproduire ce résultat.

Enfin, l'exécution éventuelle d'une saccade de correction était liée à une augmentation du poids de l'information visuelle. Une hypothèse contestable a été émise pour expliquer ce résultat : lorsqu'une saccade de correction est effectuée, l'estimation de la position de l'œil à l'issue de cette saccade correspondrait à l'estimation initiale de la localisation de la cible T1.

### **Travaux présentés**

Les travaux entrepris durant cette thèse, et présentés dans les deux chapitres suivants, visaient donc à confirmer l'optimalité de cette intégration d'information visuelle post-saccadique. Ainsi, plutôt que de laisser l'amplitude des saccades altérer les bruits moteurs et visuels de manière bien difficile à déterminer, nous avons fait varier la quantité d'information visuelle de manière contrôlée. Si l'intégration d'information visuelle est optimale, le poids de l'information visuelle devrait augmenter avec la quantité d'information visuelle, et c'est ce que nous avons prouvé. Le protocole expérimental utilisé nous a également permis d'étudier finement les saccades de correction, lesquelles peuvent être vues comme les marqueurs de l'estimation interne de l'erreur visuelle : lorsque l'erreur visuelle estimée est grande, une saccade de correction est effectuée. Les résultats obtenus sur les saccades de correction permettent d'expliquer le plus grand poids apparent de l'information visuelle lors des essais avec saccade de correction. Ils nous ont encore permis de montrer que l'intégration d'information visuelle pour les saccades de correction n'est pas nécessairement optimale. Ces résultats sont présentés dans le chapitre « [Intégration de l'information visuelle post-saccadique](#) », page 71.

Notre nouvelle expérience testait l'intégration d'information visuelle pour deux amplitudes de saccades différentes. Les résultats obtenus sont différents de ceux obtenus par [MUNUERA et al. \(2009\)](#). Nous avons par conséquent entrepris des travaux visant à caractériser plus précisément l'évolution des variances motrices et de localisation visuelle en fonction de l'amplitude des saccades. L'étude des corrections lors de séquence de saccades réalisées sans retour visuel étant peu informative, nous avons fait le choix d'utiliser une approche combinant expérience et modélisation. Nous avons enregistré des saccades oculaires vers des cibles de différentes excentricités et analysé leur variance positionnelle en fonction de la progression temporelle est spatiale des saccades. Nous avons ensuite employé un modèle de contrôle *feedback* optimal pour modéliser la variabilité des trajectoires de saccades d'amplitudes diverses, en laissant les incer-

titudes motrices et visuelle être des paramètres libres du modèle. Ces résultats sont présentés dans le chapitre « [Estimation des sources d'imprécision des saccades oculaires](#) », page 93. Une telle approche nous a permis de décrire l'évolution de chacune de ces sources d'incertitude en fonction de l'excentricité. Ceci nous a permis de prédire plus précisément le poids optimal de l'information visuelle post-saccadique et de le comparer aux valeurs mesurées dans le chapitre « [Intégration de l'information visuelle post-saccadique](#) ».

## Intégration d'information tactile pendant le déplacement du membre supérieur

L'autre versant expérimental de cette thèse fut plus exploratoire puisqu'il a mis en jeu l'utilisation d'un dispositif novateur, construit afin de tester l'intégration à visée sensorimotrice d'une modalité peu explorée dans ce cadre là : le toucher. Les expériences traditionnelles sur l'intégration sensorimotrice en ligne s'attachent généralement à l'intégration d'information proprioceptive, visuelle, et à l'information issue du modèle interne. Lorsqu'une partie de l'effecteur est en contact avec une surface fixe, la modalité tactile pourrait pourtant fournir une information de vitesse au système sensorimoteur. Au cours de cette introduction, nous avons vu que cette information de vitesse pourrait être fournie précisément – vitesse, direction de mouvement – par la « lecture » des textures par les récepteurs SA-1 et RA-1 lorsque la vitesse du doigt est faible et la texture peu complexe ou, moins précisément – variations de vitesse –, par la transmission des vibrations causées le déplacement sur une surface texturée *via* les récepteurs SA-1, RA-1 et RA-2. L'information tactile pourrait-elle être intégrée pour le contrôle sensorimoteur ? Dans l'affirmative, est-elle combinée de manière optimale à la proprioception et à la copie d'efférence ?

Nous avons mis en place un dispositif permettant de perturber le retour tactile des sujets : ceux-ci effectuaient des mouvements de pointage tout en faisant glisser la pulpe de leur index sur une surface, laquelle pouvait se déplacer pendant leurs mouvements sans que les sujets ne s'en aperçoivent. La possible intégration d'un signal de vitesse tactile – au contraire de la vision et de la proprioception qui peuvent fournir une information de position et de vitesse – est un test intéressant pour les modèles d'intégration optimale en ligne. Ces travaux ont révélé une intégration de l'information tactile, mais ont aussi mis en évidence des limitations techniques inattendues qui pourront être corrigées lors de futures études. Ils sont présentés dans le quatrième chapitre de ce document, intitulé « [Intégration d'information tactile pour le contrôle du pointage manuel](#) », page 103.

## Modèles neuronaux pour le contrôle moteur optimal

De nombreuses études de modélisation présentées en introduction étaient destinées à déterminer comment des réseaux de neurones implémentent l'intégration sensorimotrice optimale. Nous avons vu que les variables sensorimotrices sont représentées sous forme de code popu-

lational. Les approches computationnelles sur ce type de codage ont montré ses capacités à encoder les variables et ont fourni des outils formels – *maximum likelihood* – ou réalistes – réseaux attracteurs – pour les décoder de manière optimale. Un code populationnel forme, de plus, une base de fonctions qui peut permettre la réalisation de calculs complexes sur les variables représentées. Les calculs sont alors effectués par l’intermédiaire des poids de connexions entre neurones. Enfin, ils peuvent être interprétés de manière probabiliste, une représentation populationnelle encodant alors une distribution de probabilités pour une variable.

Dans l’article « *Optimal sensorimotor integration in recurrent cortical networks: a neural implementation of Kalman filters* », DENEVE et al. (2007) ont mis à profit les deux des points cités plus haut – réseau attracteur, base de fonctions – dans le but de construire des réseaux de neurones implémentant un filtre de KALMAN. Les résultats principaux de cet article ont été détaillés dans la sous-sous partie intitulée « [Modèle neuronal d’un filtre de KALMAN](#) », page 54.

Cet article nous fournit toutes les « briques » nécessaires à la construction de réseaux réalisant le calcul de commandes motrices. En effet, si les connexions entre neurones de réseaux récurrents peuvent implémenter un modèle interne prédictif, l’utilisation de ces connexions dans le sens inverse – les neurones recevant de l’information devenant les émetteurs, et vice-versa – permet d’implémenter un modèle interne inverse. Ce dernier permet de déterminer la commande motrice nécessaire au temps  $t - dt$  pour arriver à l’état voulu au temps  $t$ .

Le travail entrepris pendant cette thèse a consisté en la recherche de possibilités d’utilisation de telles « briques » pour la programmation motrice optimale. Il est présenté dans le chapitre intitulé « [Modèles neuronaux pour le contrôle moteur stochastique](#) », page 121. Nous avons construit des réseaux de neurones utilisant des représentations probabilistes, capables de calculer des représentations de trajectoires désirées. En définissant les connexions entre neurones des réseaux, nous avons pu simuler différents modèles de génération de trajectoires présentés en introduction – *minimum jerk* et variance minimale en présence de bruit dépendant du signal. Enfin, nous avons étendu ces résultats, portant sur la génération de trajectoires désirées, au contrôle *feedback* de mouvements.



# Intégration de l'information visuelle post-saccadique

---

## Résumé

Nos saccades sont imprécises : les cibles visuelles sont localisées de manière imprécise, les transformations sensorimotrices augmentent potentiellement cette imprécision, tandis que le bruit moteur affecte les saccades lors de leur exécution. Lorsqu'une séquence de saccades est effectuée, on considère généralement qu'une prédiction de la position de l'œil basée sur la copie d'efférence permet en partie d'éviter l'accumulation d'erreurs. Toutefois, si des informations visuelles sont présentes lors de la réalisation de cette séquence de saccades, la prédiction pourrait être combinée à une estimation de la position de l'œil basée sur la vision post-saccadique. En effet, la comparaison de la scène visuelle post-saccadique avec la scène visuelle perçue avant la saccade et « remappée » pourrait fournir un signal d'erreur utile pour compenser l'erreur motrice, non prédite par la copie d'efférence. Nous avons mis en évidence dans une étude préalable la capacité du système sensorimoteur à utiliser une telle information, celle-ci semblait être combinée de manière statistiquement optimale avec la copie d'efférence (MUNUERA et al., 2009).

Ici, nous avons confirmé ces résultats en faisant varier la quantité d'information présente dans le retour visuel : si l'intégration est optimale, des variations de la fiabilité de l'information visuelle devraient affecter son poids dans la combinaison avec la copie d'efférence. Dans l'expérience réalisée, la scène visuelle pouvait être constituée de deux éléments : la cible de la saccade ou un fond texturé occupant une grande partie du champ de vision. Selon les essais, ces éléments étaient présentés ensemble ou en isolation. Le poids de l'information visuelle post-saccadique a été estimé en mesurant l'effet d'un déplacement intra-saccadique de la scène visuelle sur la saccade suivante, mémorisée.

Conformément à l'hypothèse de combinaison optimale, le poids de l'information visuelle post-saccadique était plus fort lorsque la scène visuelle était plus informative (cible+fond). Le poids de l'information visuelle en condition cible+fond pouvait être prédit à partir d'une combinaison optimale des poids observés en conditions cible et fond. Les temps de réaction des sujets affectaient la fiabilité de l'information visuelle ; l'optimalité de l'utilisation de l'information visuelle était conservée pour ces différents niveaux de fiabilité.

Si l'utilisation d'information visuelle post-saccadique était optimale pour la préparation de la saccade suivante dans la séquence, celle-ci ne l'était que partiellement pour la préparation de

saccades de correction involontaires. En effet, les saccades de correction étaient exclusivement basées sur une estimation de l'erreur visuelle fournie par la vision de la cible : le fond n'était jamais utilisé, ce qui est sous-optimal. Lorsque l'information visuelle était la seule cible, la saccade de correction et la modification de la saccade mémorisée étaient basées sur la même estimation, ce qui explique un poids de l'information visuelle apparemment supérieur lorsqu'une saccade de correction était effectuée.

Cet article a été soumis à *Journal of neuroscience*, sous le titre : « *Sensorimotor integration of post-saccadic visual input: optimal for main saccades, suboptimal for corrective saccades* ». Une partie de ces travaux a aussi été présentée sous forme de posters à la 38<sup>e</sup> conférence de la *Society for Neuroscience*, en 2008, sous le titre « *Background visual information affects the internal model of the eye* », ainsi qu'à la 7<sup>e</sup> conférence *Progress in motor control*, en 2009, sous le même titre.

## Abstract

Saccades are imprecise, due to sensory and motor noise. To avoid an accumulation of errors during sequences of saccades, a prediction derived from the efference copy can be combined with the reafferent visual feedback in order to adjust the following eye movement. This combination was recently suggested to be statistically optimal. Here we give further evidence supporting this hypothesis. By varying the information quantity of the visual feedback, we investigated how the reliability of the visual information affects the postsaccadic update. Two elements of the visual scene were manipulated, the saccade target or the background, presented either together or in isolation. We determined the weight of the postsaccadic visual information by measuring the effect of intrasaccadic visual shifts on the following saccade. We first verified that the weight of visual information evolves with information quantity as predicted for a statistically optimal system. Adequacy with the theory was shown for different levels of visual noise, as it was modulated by target eccentricity or by reaction time. In contrast, we uncovered a dissociation between the visual signals used to update the next planned saccade and those used to generate an involuntary corrective saccade. The latter was exclusively based on visual information about the target, and discarded all information about the background: a suboptimal use of visual evidence.

## Introduction

Long sensory delays compared to the duration of a saccade make it impossible to control eye movements with a simple sensory feedback. In consequence, the central nervous system uses a corollary discharge of the motor commands (efference copy) to monitor the state of the oculomotor plant (Helmholtz, 1867; Sperry, 1950; Holst & Mittelstaedt, 1950; Robinson, 1975). This corollary discharge allows a fast and accurate prediction of the position of the eye in the

orbit during a sequence of saccades: for example, if the target of a saccade jumps to a new location immediately before the eye movement, a second saccade to the new position of the target can be executed with little or no delay after the first saccade (Becker & Jürgens, 1974). A similar behavior is observed when the first saccade is forced by an electrical microstimulation (Mays & Sparks, 1980).

When available, postsaccadic visual information is a complementary source of information on the position of the eye. It was recently shown that postsaccadic visual information on the target is used in combination with the efference copy to update the state of the oculomotor system (Munuera et al., 2009). Furthermore, this study showed that the weight of visual target information is consistent with an optimal integration of sensory information with respect to its noise (visual noise) compared to the noise in the efference copy (motor noise). In other words, the sensory information in the oculomotor system seems to be processed like in a Kalman filter, each signal being weighted according to its relative reliability (Kalman & Bucy, 1961). Similar optimal estimation processes have been reported in the control of arm movement or body posture (Wolpert et al., 1995; van Beers et al., 1999; Saunders & Knill, 2004; Kuo, 2005; Guigon, 2010).

However, this work was subject to some methodological limitations. In particular, stereotyped visual stimuli could have biased the subjects towards cognitive strategies. Furthermore, the determination of optimality relied on experimental estimates of motor noise, which are notoriously difficult. In the present study, we assess this issue from a more straightforward perspective. We reasoned that if visual information is used in a statistically optimal way, the reliability of the visual information should affect the postsaccadic update of the eye state. This idea was tested by varying the amount of available information: here visual information could consist in the target of the saccade only, in a wide textured background, or in both target and background. The results demonstrate that visual cues are differentially used to generate a corrective saccade or to modify the initially planned next saccade. Only the latter demonstrates an optimal uptake of visual information.

## Material and methods

### Subjects

Fourteen healthy human subjects (6 males, 8 females, ages 18-37) participated to this study. Two of the authors participated in the experiment, all other participants were naive to the purpose of the study. No subject (even author) detected the intrasaccadic manipulations. All subjects had normal or corrected-to-normal vision. Correction exclusively employed soft contact lenses.

## Setup

Stimuli were presented in a dark room on a large back-projection screen with a fast video projector (DepthQ, LightSpeed Designs, Bellevue, WA, USA; resolution 800x600 pixels, 120 Hz refresh rate, one frame delay). The projected surface was 112 cm wide by 85 cm high, and subjects were seated so that their eyes were 50 cm away from the screen. This resulted in an apparent field of view of  $96 \times 80^\circ$ . All experiments were done in monocular vision, the left eye covered with a black patch. The projection was slightly decentered with respect to the right eye so as to maximize the monocular field of view. Both vertical and horizontal eye orientations were recorded at 250 Hz using a head-mounted infrared eye tracking system (Eyelink I, SR Research, Mississauga, Canada). Movements of the subject's head were prevented by the use of a chin rest and a bite bar. The precise synchronization of the video display to the eye-tracker events was checked with a photodiode connected to a real-time acquisition system (ADwin, Keithley, Cleveland, USA).

## Task

The task was adapted from classic double step experiments (Becker & Jürgens, 1979; Westheimer, 1954). A trial started with the presentation of an open green square in front of the subject's right eye; that was the initial fixation point (FP) for the subject. When ready, the subject pressed a key that triggered the eye tracker offset correction. Then, while the subject was still maintaining fixation, a target formed of a green + (target 2: T2) was briefly presented. After T2 extinction, a more eccentric target consisting of a filled green square was presented (target 1: T1). When the fixation point was turned off, the subject was required to perform a sequence of two saccades, first toward the location of T1, then toward the location of T2. The presentation of the targets in reverse order was chosen to preclude the memorization of the T1-T2 vector. All targets were 3 pixels wide and high, which corresponded to  $0.6^\circ$ . The possible locations of the targets are presented in Figure 26-A (choice of the nasal hemifield for T1 was dictated by monocular view and the average position of the blind spot).

In some conditions, targets were presented over a uniform gray background fading to black on the borders of the screen; in the other conditions, an identically fading textured background was rendered under the targets (Figure 26-E). The global luminance of these backgrounds were matched. This textured background was generated by adding grayscale Gabor patches to a black background. These patches were sized to span a wide range of spatial frequencies. They were presented at random orientations and were arranged on a virtual sphere centered on the right eye of the subject. A new background was generated for each trial.

We monitored several parameters to check that the subject was performing the task appropriately. In particular, the program enforced no blinking, no anticipation (reaction time over 100 ms) and accuracy (tolerances:  $1.5^\circ$  for fixation, 40% of saccadic amplitude for S1, 50% of

saccadic amplitude for S2). In case of error, the trial was interrupted and presented again later in the experiment.

## Visual Perturbations

To evaluate the weight of the visual information in the post-saccadic eye position estimate, the visual scene was sometimes displaced during the execution of the S1 saccade. This displacement was a brisk horizontal rotation of the whole visual scene around the vertical axis passing through the viewing eye. The amplitude of the rotation was 20% of the S1 amplitude (i.e. 2.4° or 3.6°), either in the same direction as S1 (*R+*) or in the opposite direction (*R-*). The displacement was completed before the eye velocity peak (Figure 26-C). We measured how the subsequent saccade to the memorized location of T2 (S2) compensated for this intrasaccadic perturbation; the extent of this compensation allowed us to derive the weight of post-saccadic visual information (see **Model** below). Three experimental conditions included perturbed trials (Figure 26-E,D).

In the *Target* condition, targets were presented against a uniform gray background. Therefore, the rotation of the visual scene boiled down to a translation of T1 only. T1 was turned off 100 ms after S1 end.

In the *Background* condition, a textured background gradually replaced the gray background between the extinction of T2 and the presentation of T1. T1 was extinguished before S1 onset, thus on perturbed trials only the background was rotated.

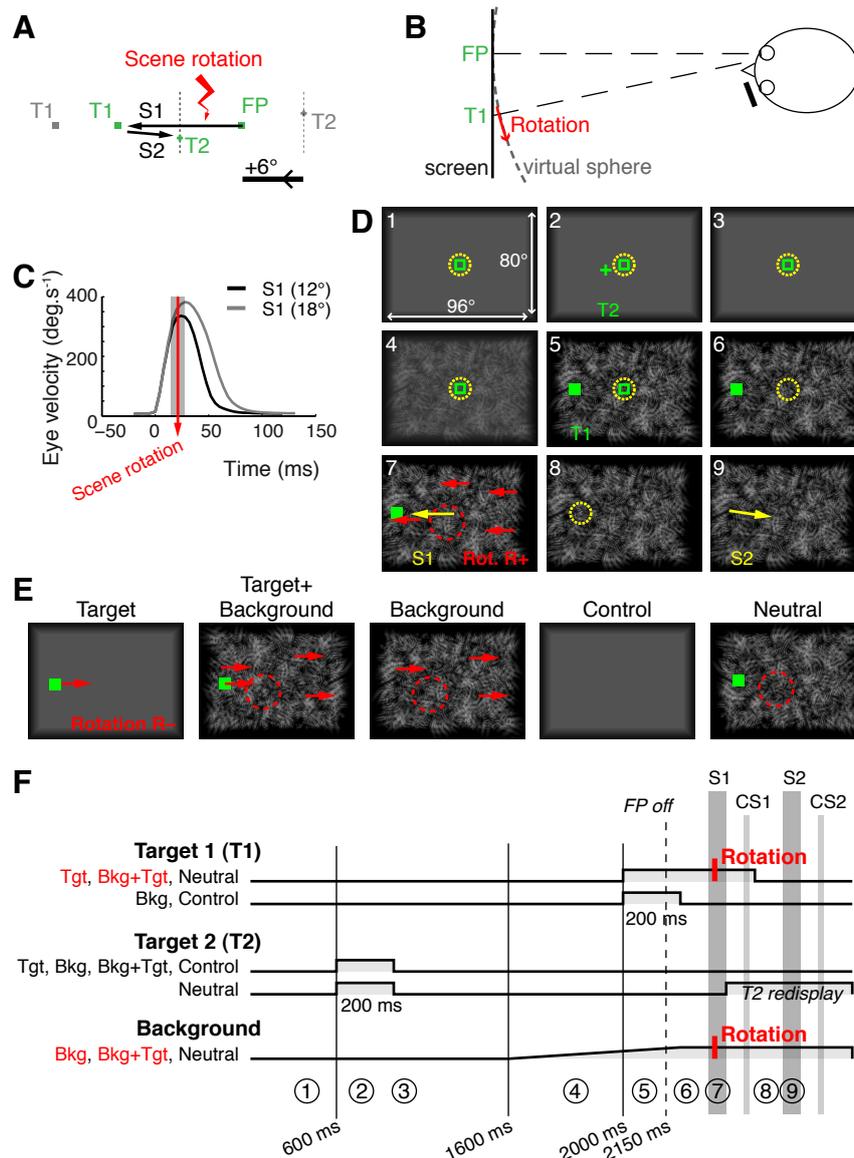
The *Target+Background* condition (Figure 26-D) was a combination of *Background* and *Target* conditions: the textured background and T1 were present during S1. In perturbed trials, both the background and T1 were coherently displaced.

To prevent a trivial visual anchoring of T2 on salient features of the background, the latter was designed to provide no strong positional cues, and was presented well after the offset of T2. Furthermore, a 6°-wide circular portion of the background was systematically scrambled around the location of T2 during the saccade to T1 (random displacement and rotation of the Gabor patches in this region).

In each of these conditions, the perturbation was either absent (1/3 of trials, thereafter *R0*), in the direction of the saccade to T1 (1/3 of trials, *R+*) or in the direction inverse to S1 (1/3 of trials, *R-*).

As four spatial configurations were possible (resulting in 12 or 18° S1 amplitudes, and 6, 12, 18 or 24° S2 amplitude, see Figure 26-A), each combination of condition and perturbation was repeated 32 times for a subject (4 configurations by 8 repetitions).

Two additional conditions were imposed. The *Neutral* condition was designed to prevent potential saccadic adaptation; *Neutral* trials were inserted after each perturbed trial and reused the same T1 location (192 trials). This condition was similar to the *Target+Background* condition with no perturbation, except that T2 was redisplayed after S1. In a *Control* condition, no visual information was given while the subjects performed the sequence of saccades: the



**Figure 26.** Experimental protocol. **A**, Spatial configuration of the targets with an example of eye trajectory. FP: fixation point, T1: target 1, T2: target 2, S1: saccade to T1, S2: saccade to T2, gray: alternative positions for T1 and T2, dotted segments: range of T2 locations. The visual perturbation (rotation of the visual scene) took place during S1. To ease understanding, the positive  $x$  axis was oriented to the left, in the direction of the first saccade. **B**, Top view of the experimental setup. The scene is rendered on a virtual sphere centered on the viewing eye. **C**, Precise timing of the visual perturbation relative to mean eye velocity profiles. Grayed area: 95% confidence interval on perturbation timing. **D**, Trial procedure, in condition *Target+Background*, for a positive intrasaccadic rotation. Events succeeded as numbered. Targets are shown in green, eye position as a dashed yellow circle, saccades as yellow arrows, and intrasaccadic perturbation as red arrows. The dashed red circle denotes the scrambling of the background around T2 location. For clarity, the distance between targets and the amplitude of rotation were exaggerated. **E**, Experimental conditions: events occurring during S1. Conditions with perturbations are represented with a negative perturbation. **F**, Timings of stimulus presentation in the different conditions. Only conditions in red include trials with visual perturbations. T2 was displayed before T1; T2 was always flashed, whereas T1 was sometimes maintained until 100 ms after the S1 saccade. In condition *Neutral*, T2 was redisplayed after S1 to guide the execution of S2. When a textured background was present, it was gradually introduced before T1. Circled numbers refer to the trial steps of panel D.

background was uniform and post-saccadic information about T1 or T2 was not available (32 repetitions).

Trials were pseudo-randomly ordered so as to prevent the repetition of identical conditions and perturbation directions. In total, each subject performed 512 trials, separated in four sessions conducted over two days. Sessions were all identical up to trial order.

## Eye tracker calibration

For accuracy and usability reasons, a custom calibration procedure was developed. It was performed at the beginning of each session and each time the drift correction exceeded  $2^\circ$ . Eleven targets spanning the eccentricity range were used. A luminance change detection task ensured the proper accuracy of the fixations. The raw eye-tracker output was then least-squares fitted to horizontal and vertical eye orientations using two biquadratic equations (Bonnetblanc & Baraduc, 2007; van Beers, 2007).

## Data analysis

Eye positions were analyzed on the horizontal axis, which was oriented along the direction of S1. The eye position trace was digitally differentiated, then segmented into individual saccades using fixed start and stop velocity thresholds ( $7.5^\circ/\text{s}$ ). A saccade was considered directed to T1 or T2 on the basis of both its order in the sequence and which was the closest target at saccade onset and end. A valid trial contained one main saccade S1 (saccade from FP to T1) possibly followed by one corrective saccade CS1 (around T1), then followed by a main saccade S2 (saccade from T1 to T2). When present, corrective saccades CS2 (around T2) were also segmented.

Potential outliers were detected and removed as follows. Trials were first grouped by target configuration and by perturbation (no perturbation, perturbation  $R+$  or perturbation  $R-$ ). Then trials with S1 endpoints more than 3 standard deviations (SD) away from the median S1 endpoint for the group were removed, as well as trials with S2 endpoints more than 4 SD away from the median S2 endpoint. Standard deviations were computed using the median absolute deviation, a robust estimator. Overall, the rejection of invalid or outlying trials removed 5.2% of the data.

Statistics were computed in MATLAB and R.

The compensation of the perturbation by S2 was assessed using a N-way ANOVA on raw S2 endpoints normalized by perturbation amplitude, with factors: perturbation ( $R-$ ,  $R0$  or  $R+$ ), condition (*Target*, *Target+Background*, or *Background*), subject (random factor), and target configuration. Post-hoc tests were HSD multiple comparison tests. The influence of parameters such as perturbation direction, target position or condition were analyzed using a synthetic measure  $C$  of the compensation of the visual perturbation. We defined  $C$  as the deviation of

the S2 endpoint from the baseline, normalized by the amplitude of the perturbation

$$C = \frac{e_{S2} - \langle e_{S2} \rangle_{(sj, cf, cd)}}{|\Delta|} \quad (9)$$

In the above formula,  $e_{S2}$  is the endpoint location of S2 for the trial;  $\langle \cdot \rangle_{(sj, cf, cd)}$  is the expectation over the non-perturbed trials with the same subject, spatial configuration and experimental condition;  $\Delta$  is the intrasaccadic visual displacement.

To analyze the effect of latency on perturbation compensation, linear mixed models were used. The dependent variable was the unsigned perturbation compensation and the factors were the latency and the direction of perturbation; subjects were modeled as random intercepts. For each subject and condition (visual stimulus and presence/absence of CS), the slope of the compensation as a function of the latency in trials without perturbations was subtracted from the unsigned compensation. The temporal stability of several parameters across the experiment (signed perturbation compensation, S1 latency, S1–S2 latency) was assessed using linear mixed models with perturbation direction and session number as independent factors.

## Model

We assumed that saccades to T2 (with endpoint location  $e_{S2}$ ) were based on the memorized location of T2,  $\hat{T}_2$ , corrected by the estimated eye displacement  $\hat{e}_{S1}$  brought out by the first saccade S1:

$$e_{S2} = \hat{T}_2 - \hat{T}_1 + \hat{e}_{S1} + \varepsilon' \quad (10)$$

If postsaccadic visual information on the target is optimally used to update the state of the oculomotor system, then the difference  $V - \hat{V}$  between expected and actual postsaccadic visual information should be weighted according to its reliability, relative to the reliability of the efference copy. Here we write  $\kappa$  for this optimal weight of postsaccadic visual information. Assuming that  $\hat{T}_1$  is the eye position estimate derived from the efference copy, we have

$$\hat{e}_{S1} = \hat{T}_1 + \kappa(V - \hat{V}) + \varepsilon \quad (11)$$

$$e_{S2} = \hat{T}_2 + \kappa(V - \hat{V}) + \varepsilon + \varepsilon' \quad (12)$$

where  $V$  and  $\hat{V}$  are respectively the actual and efference-copy predicted postsaccadic visual feedback,  $\hat{T}_1$  is the initial (visual) estimate of T1 location, and  $\varepsilon, \varepsilon'$  account for motor noise (Munuera et al., 2009).

The postsaccadic visual error is

$$V = T_1 - e_{S1} + \eta\Delta \quad (13)$$

where  $\eta = -1, 0, \text{ or } 1$  for  $R-$ ,  $RO$  and  $R+$  respectively. Since  $\widehat{T}_2$ ,  $\widehat{V}$  and  $e_{S1}$  are independent of the occurrence of an intrasaccadic step, such a step shifts the mean S2 endpoint by

$$\langle e_{S2} \rangle = \kappa \eta \Delta. \quad (14)$$

In other terms, the observed perturbation compensation  $C$  is an unbiased measure of  $\kappa$ , up to its sign.

If this filter is statistically optimal, that is, minimizes the variance of  $e_{S2}$ , we have

$$\kappa = \frac{\sigma_m^2}{\sigma_m^2 + \sigma_v^2} = \left[ 1 + \frac{\sigma_v^2}{\sigma_m^2} \right]^{-1} \quad (15)$$

where  $\sigma_m^2$  is the variance of the motor execution noise, and  $\sigma_v^2$  is the variance of the localization of the visual scene (Munuera et al., 2009). If there is no motor noise,  $\kappa = 0$ . If motor noise is 40% of total noise (condition *Target*, van Beers, 2007),  $\kappa = 0.4$ .

Taking into account extraocular proprioception slightly modifies the model, see the **Appendix**.

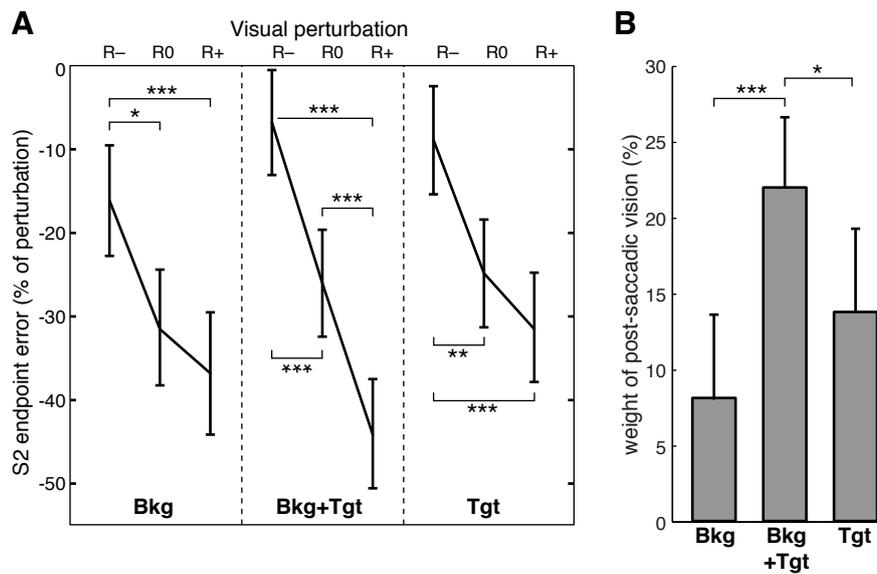
## Results

The outline of this section is the following. We first describe how the intrasaccadic perturbation was compensated. This leads to several assessments of our hypothesis of optimal cue combination, for different targets, subjects, and saccade latencies. Then we focus on corrective saccades and show that they optimally integrate target information while discarding information from the background.

As a reminder, we use the following abbreviations for targets (FP = initial fixation point, T1 = initial target 1, T2 = target 2) and saccades (S1 = saccade to T1, CS1 = corrective saccade to T1; similarly S2 and CS2 for T2). The notation  $T1_{\text{post}}$  specifies the post-saccadic T1, which was different from T1 on perturbation trials.

### Compensation of the visual perturbation

When a rotation of the visual scene was applied during S1, S2 endpoints were significantly shifted in the direction of the visual perturbation that occurred during S1. This was observed in all conditions (Figure 27-A). The shift in S2 endpoint was consistent with a partial use of the visual information available at the end of S1 to correct the internal estimate of eye position: the apparent S1 undershoot caused by a  $R+$  perturbation was partially compensated by a shorter S2, and conversely for  $R-$ . Moreover, the existence of a perturbation compensation in condition *Background* demonstrates that this effect cannot be simply ascribed to a relative coding of T2 with respect to T1.



**Figure 27. A**, Mean effect of the visual perturbation on the eye position at the end of S2. Error bars are 95 % confidence intervals, ANOVA on S2 endpoints with factors perturbation, condition, target configuration and subject. Endpoints are shown as errors relative to actual T2 location, expressed in percentage of visual perturbation amplitude. Endpoints were adjusted for the aforementioned covariates. \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$ . **B**, Mean weight of the post-saccadic visual information for the different visual scenes.

The compensation of the perturbation was slightly asymmetrical, as S2 endpoints for perturbations  $R-$  were in general further away from  $R0$  than endpoints for perturbations  $R+$ . This was apparent in *Target* and *Background* conditions. Note that the endpoint errors were not distributed around zero, as saccades S2 were hypometric on average.

As S2 latency modulates the perturbation compensation significantly, only trials with S2 latency over 250 ms were kept for further analyses (see below for a detailed justification). The overall compensation was modest. When expressed as percentage of the visual perturbation, the mean compensation corresponds to the weight of the post-saccadic visual information. The weights of the post-saccadic visual information were the following: 14% in *Target* condition, 8% in *Background* condition and 22% in *Target+Background* condition (Figure 27-B). In this latter condition, the weight of post-saccadic vision was significantly larger than in *Background* or *Target* conditions alone ( $p < 0.05$ , ANOVA on perturbation compensation with factors perturbation, condition, target configuration and subject).

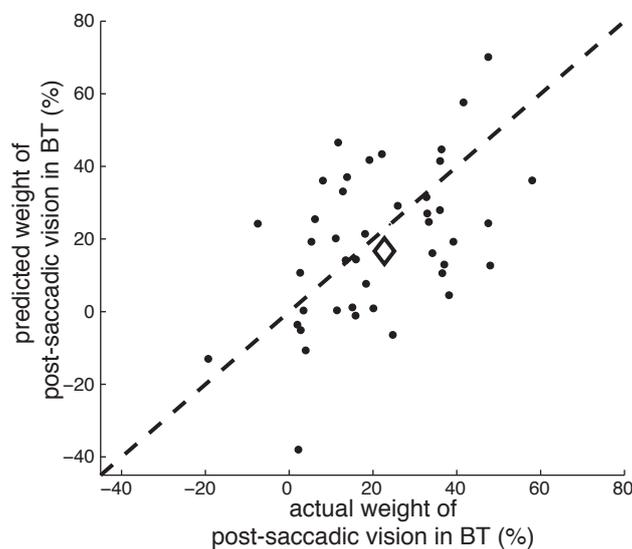
These corrections cannot be attributed to conscious strategies since no subject detected any visual perturbation (as assessed by the post-experimental debriefings). They were not due to a correction of the first saccade either, since the visual perturbation induced no significant online modification of S1 ( $p = 0.8$ , ANOVA on S1 endpoints with factors perturbation, condition, target configuration and subject). This was expected, since vision-based online corrections were

only reported for much longer saccades (>120 ms in Gaveau et al., 2003; here mean S1 duration was 56 ms).

Additionally, in *Background* trials, S1 saccades with long latencies were more variable and had a higher gain than saccades with low latencies, as expected for memory saccades (White et al., 1994). *Control* trials presented the same effects of the latency on S1 endpoint whereas *Target*, *Target+Background* and *Neutral* trials did not. These observations confirm that subjects were not able to anchor the spatial position of targets on the textured background.

## Optimal integration of target and background information

### Optimal cue combination for different cue reliabilities



**Figure 28.** Model: statistically optimal integration of postsaccadic visual information. Predicted weight of post-saccadic vision in *Target+Background* condition (from weights in *Background* and *Target* conditions, see Eq. 16) versus actual weight of post-saccadic vision in *Target+Background* condition. One data point for each subject and target configuration. Open diamond: overall weight of the post-saccadic visual information. “Express” trials, which did not show use of post-saccadic information (S1–S2 delay under 250 ms, see figure 30), were not considered.

If visual information is used in a statistically optimal manner, its weight should increase with the reliability of the visual input. Accordingly, the weight of the post-saccadic visual information was higher in *Target+Background* condition than in the separate *Background* and *Target* conditions. Optimal fusion predicts that the variance of the *Target+Background* combination is determined by the variances of the individual visual signals (Eq. 16 b). The weight  $\kappa_{BT}$  of post-saccadic vision in *Target+Background* condition can thus be predicted from the weights of

the post-saccadic visual information in *Background* and *Target* conditions (resp.  $\kappa_B$  and  $\kappa_T$ ) as follows:

$$\left. \begin{array}{l} (a) \quad \kappa = \frac{\sigma_m}{\sigma_m + \sigma_v} \\ (b) \quad \sigma_{vBT}^{-2} = \sigma_{vT}^{-2} + \sigma_{vB}^{-2} \end{array} \right\} \kappa_{BT} = \frac{\kappa_B + \kappa_T - 2\kappa_B\kappa_T}{1 - \kappa_B\kappa_T} \quad (16)$$

This prediction was first tested on the average visual weights. It proved to be correct (Figure 28, diamond).

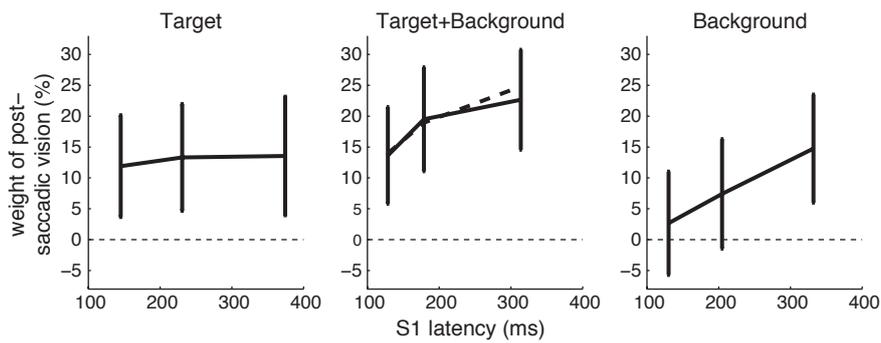
As visual noise increases with target eccentricity (Wertheim, 1891; Low, 1947; Klein & Levi, 1987), the location of the targets could affect the weight of post-saccadic vision. Actually, the contribution of visual noise to saccade endpoint variance increases with target eccentricity (van Beers, 2007; Morel & Baraduc, 2010). We would hence expect a decrease of visual weight with T1 eccentricity. Indeed, in all conditions, the weight of post-saccadic vision was significantly higher for small amplitudes of S1 ( $p=0.006$ , N-way ANOVA on mean perturbation compensation as percentage of perturbation with factors condition, S1 amplitude and S2 amplitude nested in S1).

Thus as expected, different target configurations lead to different visual weights. Since visual acuity differs among subjects, the optimal weight should also be subject-dependent. We went then a step further and assessed the statistical optimality of the cue combination considering the weights measured for each subject and each target configuration. Although the data averaged on these small subsets was noisy, the adequacy between the prediction and the data was good, as illustrated on Figure 28. This model explained 63% of the variance in the *Target+Background* weight data. Note that a simple additive model was less successful at accounting for the data (47% of the variance explained).

### **Temporal dynamics of the visual information processing**

The combination of post-saccadic visual evidence was close to optimal. However, saccadic reaction time modulates the amount of visual information available, both before and after the saccade. To further test the hypothesis of optimality, we examined how reaction time influenced the weight of visual information.

**Time course of the initial information uptake.** The reaction time before S1 should affect the reliability of the encoding of the presaccadic scene, especially in conditions with presence of the background, which was only fully visible during the latency period of S1 (whereas T1 was presented 200 ms before the go signal). In accordance with this prediction, trials with a longer S1 latency showed a significantly larger weight of post-saccadic vision than trials with a short S1 latency in *Background* and *Target+Background* conditions ( $p=0.007$ , ANOVA on unsigned perturbation compensation with S1 latency bin as a factor). In *Background* condition, trials with a low S1 latency showed no significant use of post-saccadic visual information (Figure 29). This evolution of the weight of the post-saccadic visual information reveals that more than 100 ms are needed to encode the visual information contained in the background.



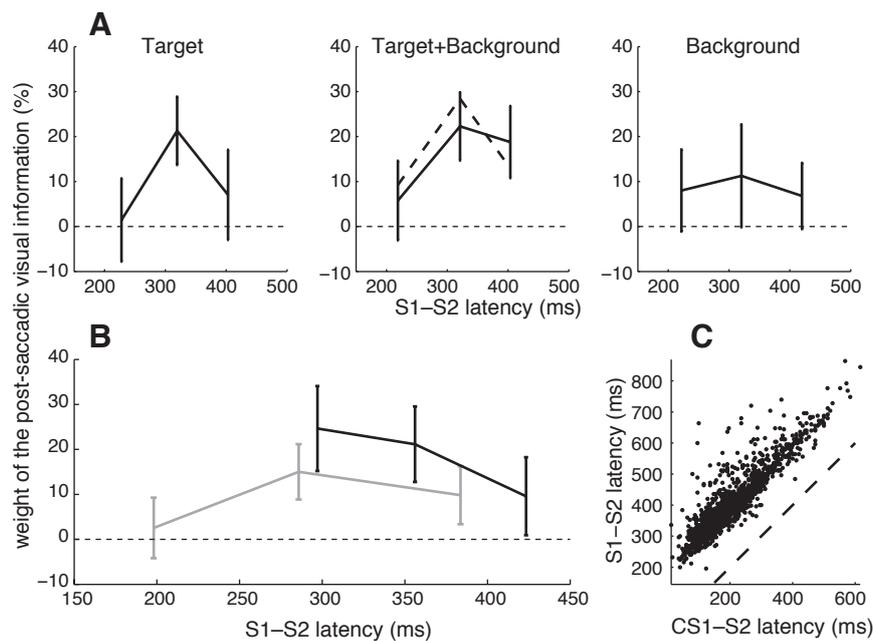
**Figure 29.** Time course of the initial uptake of visual information. Weight of post-saccadic vision as a function of initial saccade (S1) latency for the three perturbation conditions. Data was binned by tertiles on S1 latency; error bars: 95% confidence intervals computed from HSD multiple-comparison tests after ANOVA. Dashed line: prediction of the weight in *Target+Background* from values in the single *Target* and *Background* conditions (Eq. 16). The initial part of the dashed curve overlays the data.

If cue combination is statistically optimal, we should be able to derive the relationship between S1 latency and postsaccadic visual weight in the condition *Target+Background* from the corresponding relationships in the single conditions *Target* and *Background*, using Eq. 16. Satisfyingly, the prediction of the optimal estimation theory (Figure 29, middle panel, dashed line) was in close correspondence to the actual data. This suggests that the postsaccadic visual information is optimally combined with the efference copy whatever the level of visual noise.

**The effect of the delay between S1 and S2.** Similarly to S1, the reaction time of S2 should affect the accumulation of visual evidence and thus the weight of the postsaccadic vision. Indeed, the S1–S2 delay significantly modulated the weight of the post-saccadic visual information. This modulation revealed the temporal dynamics of the updating process.

In contrast to S1, the situation for S2 is complicated by the occurrence of corrective saccades and by competition effects between these corrective saccades and the next planned saccade in the sequence. Extracting the temporal dynamics thus required some caution. In trials without perturbations, variable biases in S2 endpoints were observed for different latencies. Notably, when no corrective saccade occurred, S2 were shorter with lower latency (this could be due to T1 acting as a distractor: such effects are latency-dependent –toward T1 for short latencies, away for long latencies– Mcorley, Haggard, and Walker, 2006). Thus, in order to measure the pure perturbation compensation, we computed the half-difference between *R+* and *R-* trials, binned in latency tertiles. Note that S1–S2 latency was stable across the experiment (session effect,  $p=0.6$ ). The overall effect of S1–S2 latency is presented in Figure 30 for the three perturbation conditions.

One readily observes that the weight of the post-saccadic visual information was significant only for large S1–S2 latency (Figure 30-A). An absence of post-saccadic visual information



**Figure 30.** Time course of the postsaccadic integration process. **A**, Weight of the post-saccadic visual information for different latencies between the end of S1 and the onset of S2 (S1–S2 latency). The different conditions of perturbation are represented separately, but with identical binning. Dashed line: prediction of the *Target+Background* weight from weights in the single *Target* and *Background* conditions (Eq. 16). Error bars represent 95% confidence intervals. **B**, Weight of the post-saccadic visual information, separating trials with and without CS1. Grey: trials without corrective saccade CS1 (conditions *Target*, *Target+Background*, *Background* pooled). Black: trials with CS1 (conditions *Target*, *Target+Background* pooled). **C**, Total S1–S2 latency as a function of CS1–S2 latency, for trials with CS1.

uptake for trials with short S1–S2 latencies was visible in *Target* and *Target+Background* trials; such an effect was not apparent in *Background*, likely so because S1–S2 latency was longer for *Background* trials ( $p < 0.001$ ). A late decrease of the weight of post-saccadic vision was also visible in *Target*: trials with a latency above 400 ms probably failed to take target information in account. In these trials target information was only available during 100 ms after S1 end, while the background stayed on in *Background* and *Target+Background* trials.

Then we checked whether the optimal use of visual information would predict such curves. As previously, we computed the theoretical latency–weight relationship for the *Target+Background* condition from the *Target* and *Background* curves using Eq. 16. Again, we found a good agreement between the prediction of the optimal estimation theory (Figure 30-A, dashed line) and the experimental data.

**Latency and corrective saccades.** To get a better understanding of the apparent absence of visual information uptake for short S1–S2 latencies, and whether corrective saccades modulate

the effect at longer latencies, we collated all the perturbation conditions and simply separated the trials on the basis of the occurrence of a CS1 (Figure 30-B). This analysis indicated that 250 ms is the minimal reaction time for the visuomotor system to take in account the postsaccadic visual information. The statistics confirmed this observation: in trials without corrective saccades, we found a significant positive influence of the latency on the weight of the post-saccadic visual information ( $p=0.0038$ ).

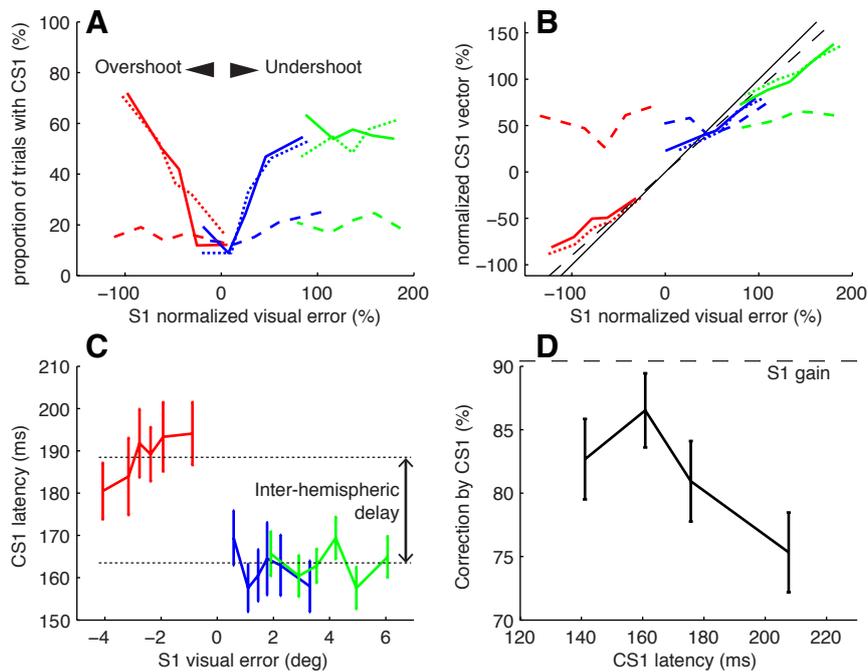
Note that trials with corrective saccades and a short S1–S2 latency (corresponding to a short CS1–S2 latency, Figure 30-C) presented a higher weight of post-saccadic vision than trials without corrective saccades of similar latency ( $p<0.001$ , ANOVA on perturbation compensation with occurrence of a corrective saccade and subjects as factors, for S2 latencies between 250 and 350 ms). This difference became insignificant for trials with longer latencies, due to *Target* trials.

## Corrective saccades as markers of visual information uptake

As in all experiments with intrasaccadic target displacements (equivalent to *Target* condition), the additional visual error is usually largely reduced by corrective saccades. Therefore, these saccades shed a complementary light on the use of post-saccadic visual information by the oculomotor system. Of particular interest is the consistency between the corrective saccade and the further compensation during S2.

### **Corrective saccades are triggered by the post-saccadic T1**

In *Background* trials, corrective saccades were unrelated to the actual visual error. In trials with T1 displayed, the probability of making a corrective saccade was dependent on the visual error: trials with low visual errors presented a low probability of corrective saccade occurrence (below 20%), while trials with larger visual errors showed a higher rate of corrective saccades (up to a plateau of 60%). However, in *Background* trials, while informative visual information was available (and used to correct S2, as seen above), the visual error had no influence on the probability of performing a corrective saccade (Figure 31-A). Moreover, in *Target* and *Target+Background* the corrective saccades brought the eye closer to the actual position of the target  $T1_{\text{post}}$  (Figure 31-B). On the contrary in *Background* condition, in the rare trials in which a corrective saccade was made, the corrective saccades did not compensate for the actual visual error, but for what appeared to be a stereotypical hypometria of the saccade. This is reminiscent of corrective saccades observed in a featureless *Ganzfeld* (Becker & Fuchs, 1969; Prablanc & Jeannerod, 1975; Shebilske, 1976) and shows that fast corrective saccades were driven by a visual error signal generated from target information only. Without such information, corrective saccades were also delayed: their latency in condition *Background* was larger than in *Target* and *Target+Background* conditions, comparing corrective saccades of same amplitude and direc-



**Figure 31.** Suboptimal correction of reflexive corrective saccades after S1. **A**, Frequency of corrective saccades as a function of the signed visual error at the end of S1 for different conditions and perturbations (Dotted: *Target*, Solid: *Target+Background*, Dashed: *Background*, Red: perturbation *R-*, Blue: no perturbation *R0*, Green: perturbation *R+*). Note that the generation of a corrective saccade was unrelated to the actual motor error in *Background* condition. **B**, Undercorrection of corrective saccades. Signed amplitude of CS1 as a function of the signed visual error at the end of S1 for different conditions and perturbations (same legend as A). Note that visual target information is necessary (no correlation between visual or motor error and CS1 vector in *Background*). Black solid line: full correction of the visual error. Black dashed line: partial correction of the visual error with mean gain of S1 (0.91). **C**, Latencies of corrective saccades as a function of the signed visual error for different perturbations in *Target* and *Target+Background* conditions (same conventions as in A). **D**, Correction of the visual error introduced by CS1 as a function of CS1 latency in *Target* and *Target+Background* conditions.

tion (multiple comparisons after ANOVA on CS1 latency with factor condition for trials with centrifugal corrective saccades between  $0.8^\circ$  and  $1.2^\circ$ ,  $p < 0.001$ ).

### **Predictability of post-saccadic T1 and latency of corrective saccades**

The latency of the corrective saccades was inversely related to their amplitude, as reported in Henson (1978). Interestingly, for corrective saccades of the same amplitude, the latency depended on the direction of the corrective saccade: when CS1 was in the same direction as S1 (correction of hypometria, in *R0* or *R+* trials) the latency was on average 26 ms lower than when CS1 was directed opposite to S1 (*R-* trials) (Figure 31-C). In other words, the correc-

tive saccade took longer to initiate when T1 reappeared in the hemifield where it could not be predicted.

### **Link between corrective saccades and perturbation compensation**

It is usually assumed that corrective saccades are performed to re-foveate the target. In laboratory conditions, the gain of corrective saccades is less than one, akin to the gain of the main saccades (Straube, Fuchs, Usher, & Robinson, 1997). However, the figure 31-B shows that even by using the average S1 gain (noted  $\gamma$  in the following equations) of 0.91, corrective saccades CS1 under-correct the visual error at the end of S1.

We hypothesize that a part of this incomplete correction is a marker of the use of a Bayesian estimate of T1 location. At the end of S1, the sensorimotor system can evaluate the position of T1 on the basis of the perceived visual error  $V$ , but also on the basis of the prediction of this visual error  $\hat{V}$ . At the end of S1, T1 is close to the fovea and can be localized precisely, the associated variance  $\sigma_V^2$  is thus minimal, and mostly due to the size of the target (0.6°). The variance of the prediction of the visual error  $\sigma_{\hat{V}}^2$  is equivalent to the variance of saccade S1 itself. The optimal corrective saccade should then be given by the following equations:

$$CS_1 = \gamma \times \hat{T}_{1,\text{post}} = \gamma \left\{ \hat{V} + \beta(V - \hat{V}) \right\} \quad (17)$$

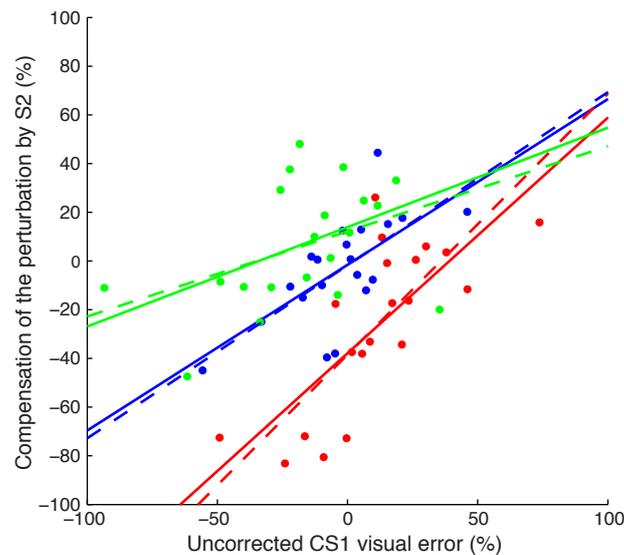
$$\beta = \frac{\sigma_{\hat{V}}^2}{\sigma_{\hat{V}}^2 + \sigma_V^2} \quad (18)$$

However, the measured amount of correction (slope of a robust regression on the amplitude of CS1 as a function of  $V$ , equivalent to  $\beta \times \gamma$ ) was strongly affected by the presence of the subsequent saccade S2, as was the actual occurrence of a CS1. Indeed, amounts of correction computed for corrective saccades performed in *Neutral* condition after S2 (CS2) were significantly higher (mean 0.82) than corrections computed for CS1 (mean 0.66,  $p=0.005$ , paired t-test). Moreover, as T1 was turned off 100 ms after S1 offset, the amount of correction introduced by a corrective saccade depended on its latency (Figure 31-D). Overall, the value of  $\beta$  was lower than the statistically optimal value.

Yet, the difference  $V - \hat{V}$  in the above equation (Eq. 17) can also be found in the equation describing the compensation of the perturbation (Eq. 12). Correction by CS1 and compensation by S2 should thus be directly related. From equation 17 we can derive the residual visual error after CS1:

$$\begin{aligned} \gamma \times V - CS_1 &= \gamma \left\{ \hat{V} - V + \beta(V - \hat{V}) \right\} \\ &= \gamma(1 - \beta)(V - \hat{V}). \end{aligned} \quad (19)$$

As the compensation of the perturbation is also linearly related to  $V - \hat{V}$  with factor  $\kappa$  (Eq. 12), there should be a linear relationship of slope  $\kappa/[\gamma(1 - \beta)]$  between the residual visual error after CS1 and the later compensation of the perturbation.



**Figure 32.** Relationship between the perturbation compensation by corrective saccades CS1 and by subsequent S2. Compensation of the perturbation as a function of the uncorrected visual error after CS1 in *Target* trials for different perturbations. Trials were binned on the basis of the uncorrected CS1 visual error (20 bins); for each bin, the mean uncorrected visual error and the mean compensation of the perturbation are reported (points). Solid lines: robust regression. Dashed lines: predicted slopes  $\kappa/[\gamma(1 - \beta)]$ . Red:  $R^-$ , blue:  $R^0$ , green:  $R^+$ .

Indeed, in *Target* trials with corrective saccades CS1, the remaining error after CS1 execution was significantly correlated with the compensation of the perturbation (Figure 32) in all conditions (p-values  $10^{-6}$ , 0.003 and 0.006 for  $R^-$ ,  $R^0$  and  $R^+$  perturbations respectively). Trials with a lower remaining error (i.e. trials with a higher correction by CS1) showed a larger compensation of the perturbation. The slopes of these correlations are close to the predicted slopes, which indicates that both corrective saccades and eye position estimate were based on a common target-based estimate of visual error.

In *Target+Background* trials, the background acted as an additional source for the estimate of the visual error. However, corrective saccades were only based on target-based visual error. Indeed,  $\beta \times \gamma$  in *Target* and *Target+Background* were not significantly different (p=0.27, see also Figure 31) while the perturbation compensation was significantly higher in *Target+Background*. As a consequence, the relationship between corrective saccades and compensation of the perturbation was less marked (only significant for  $R^-$  perturbations, p=0.005) and not compatible with the prediction.

## Discussion

During a sequence of saccades, subjects integrate visual information at the end of a saccade to correct the next. Analyzing the compensation of an intrasaccadic visual perturbation for various levels of visual noise, we provide here several lines of evidence that this integration of postsaccadic visual information approximates a statistically optimal process. When two sources of visual information were available, their combination was weighted optimally. This was repeatedly verified, whatever the reliability of visual information. As expected, target eccentricities or saccade latency modulated the visual weight. In all conditions, the weight of several cues combined was always in accordance with the theoretical value.

Small corrective saccades are often present at the end of the main saccades; as they are based on postsaccadic signals, these corrective saccades could be guided by a similar optimal integration. This was true when only visual target information was available after the saccade: in this case the corrective saccade and the adjustment of the next main saccade were based on the same estimate. However, in contrast to main saccades, corrective saccades were not influenced by the visual information provided by the background.

We will now discuss these main findings in more detail.

### Optimal use of postsaccadic visual information

We show here that when multiple postsaccadic visual cues are available, the oculomotor system combines them optimally. Evidence of such an intra-modality fusion has been provided for quite a long time in perception (Hillis et al., 2002). It is thus possible that a common mechanism of cue combination underlie both perceptual and sensorimotor functions.

The absolute values of the postsaccadic weights call for three remarks.

First, the value of the maximum weight (obtained in *Target+Background*) is consistent with the conclusions of van Beers (2007) and Munuera et al. (2009): even in a structured visual environment, visual noise dominates motor execution noise. However, this weight was smaller than expected (14% in condition *Target* vs. predicted  $\sim 40\%$ ) from the noise estimates of van Beers (2007), if vision is the only sensory modality contributing to the post-saccadic update. In contrast to Munuera et al. (2009), estimates of motor noise by covariance between saccades were found unreliable. An analysis of the longitudinal structure of the noise in other data from the same subjects was undertaken and led to lower estimates of motor execution noise Morel and Baraduc, 2010; from these values we would predict an average weight of 33% in *Target*. Nevertheless, the observed weight values are below the values predicted with these current noise estimates.

Second, the modulation of the weight by the latency of S1 and S2 indicates a correlation between latency and information representation; this suggests that the instantaneous (trial-specific) signal uncertainty may be represented in the central nervous system (rather than the

average variance), and information weighted accordingly. This could explain the larger weight for *R-* trials, postsaccadic visual variance being lower.

Last, it could be argued that the perturbations introduced visual noise, and this would have led to a decrease in the weight of postsaccadic visual evidence. However, the weights were stable in *Target* and *Target+Background*. This confirms that adaptation of such weights does not happen on a short time scale. More likely, the use of extraocular proprioception (Zhang, Wang, & Goldberg, 2008) could have reduced the perturbation correction (see Appendix).

Nevertheless, in all the configurations/subjects tested we found a good agreement between the theoretical visual weight predicted by an optimal cue combination and the experimental weight values. This validates the idea that the various elements of the postsaccadic visual scene are optimally used to guide the subsequent saccade.

## Temporal dynamics of the sensorimotor integration

The visual perturbation was only taken in account if the delay between the first and the second saccade exceeded 250 ms. This may seem long but is consistent with the latency of neural responses related to visual error signals. Remapping neurons in the frontal eye fields (FEF) or lateral intraparietal area (LIP) tonically fire for about 200 ms after the saccade onset and concurrent stimulus extinction (Goldberg & Bruce, 1990; Duhamel et al., 1992; Heiser & Colby, 2006). A similar if rarer behavior can be seen in the superior colliculus (Walker et al., 1995). In the cerebellum, Soetedjo, Kojima, and Fuchs (2008) showed that complex spikes in the vermis encode the direction of the visual error; this error-related complex spike activity peaks between 100 and 150 ms after the end of the saccade.

The rise of the compensation between 250 and 300 ms in condition *Target* and *Target+Background* can be viewed in two radically different ways. First, it may truly reflect the temporal evolution of the postsaccadic information update process, interrupted at random by the generation of S2. According to this hypothesis, the update process would progressively unfold in about 50 ms, the updated information then being (or not, cf. *Target*) maintained in memory. Alternatively, this rise may mask a sharp transition between trials in which visual postsaccadic information was ignored and trials in which the integration of postsaccadic information was maximal, the apparent smooth increase being an effect of intersubject and intertrial variability. Two observations corroborate this latter hypothesis: 1) the slightly late *Background* trials do not show this gradual effect; 2) overall, *R-* trials showed larger use of postsaccadic visual information than *R+*, and S2 were on average earlier in *R-*.

Anyhow, the weight of visual information generally rose with saccadic latency; this was always consistent with the delays in the visual system and with the notion that visual information accumulates (and noise decreases) during the reaction time (Carpenter & Williams, 1995; Hanes & Schall, 1996). Thus, sampling different levels of uncertainty linked to S1 or S2 latency gave additional support to the hypothesis of optimal cue combination.

## Suboptimal corrective saccades

Corrective saccades were only truly corrective when an object similar to the target of the main saccade was part of the postsaccadic visual scene (*Target* and *Target+Background* conditions). Background visual information alone was not able to drive corrective saccades, even though it was taken in account to plan the following saccade. We may hypothesize that corrective saccades are released before the update process is completed, this process being faster when the pre-/post-saccadic comparison involves a single light point rather than a complex scene. However, the fastest S2 saccades in *Background* condition have the same latency as the slowest corrective saccades CS1, and compensate the intrasaccadic perturbation like longer latency S2 saccades. Hence this dissociation between information used to direct CS1 and to plan S2, congruent with the voluntary/involuntary difference, rather suggests different neural processes and different neural structures (see below).

Since discarding background visual information, corrective saccades were suboptimal in most cases. However, the CS correction in condition *Target* was correlated to the compensation of the perturbation by S2. Thus, when the only landmark was the target T1, both saccades were based on the same estimate of the visual error.

The compensation of the intrasaccadic perturbation was larger in trials with a corrective saccade. The existence of a common error signal for the generation of CS1 and S2 now suggests that a selection bias explains this observation: trials with corrective saccades have larger compensation, as corrective saccades are performed only when the estimate of the visual error is sufficiently large (Figure 31-A).

## Neural bases of the postsaccadic update process

The central idea of Kalman filtering is to compare a prediction of the sensory feedback to the actual reafference, and correct the internal state of the system accordingly. In an oculocentric system, this would entail a modification of the representation of the next movement goal. There is now a large body of evidence for neural correlates of this process. Neurons predicting the postsaccadic visual feedback have been found in many places in the primate oculomotor control network: remapping cells exist in the lateral intraparietal area (LIP, [Duhamel et al., 1992](#)), the frontal eye fields (FEF, [Umeno and Goldberg, 1997](#)) and the superior colliculus ([Walker et al., 1995](#)). In the FEF, this remapping is driven by a corollary discharge of the saccadic motor signals fed back from the superior colliculus ([Sommer & Wurtz, 2002, 2006](#)). The representation of the visual scene conveyed by populations of such neurons could be compared to the actual postsaccadic visual signals to derive the appropriate motor correction for the next saccade. Recently, [Crapse and Sommer \(2008b\)](#) have described cells in FEF tuned to intrasaccadic shifts of the visual field. These cells would be ideally suited to compute the postsaccadic correction, as they would directly encode the visual prediction error. In accordance with this view, [Murthy et al. \(2007\)](#) found a link between FEF activity and the latency of corrective sac-

cedes in a double-step task (what these authors call corrective saccades are actually large ( $>10^\circ$ ) saccades towards the (shifted) rewarded goal; they may better correspond to the S2 saccades directed to the second and final goal in our task). Overall, it is likely that FEF plays a major role in the postsaccadic updating.

What drives the involuntary corrective saccades (CS1) that are executed in the middle of the sequence remains an open question. As shown here, these corrections are blind to non-target visual information. This was observed even for very long CS1 latencies, ruling out the hypothesis that FEF simply receives or processes background visual information later than target information. We speculate that these involuntary corrective saccades may be generated by structures lower in the control hierarchy, possibly by the superior colliculus. Electrophysiological recordings will be needed to confirm this conjecture.

## Conclusion

The weight of postsaccadic visual information was determined by measuring the effect of intrasaccadic perturbations on the subsequent planned saccade. Different levels of visual uncertainty were sampled by considering different subjects, target configurations or saccade latencies. In all situations, postsaccadic visual cues were combined according to the optimal estimation theory. In contrast, the involuntary corrective saccades that were sometimes executed in between the saccade sequence proved to be exclusively guided by postsaccadic visual error on the target, discarding all background visual information. This difference suggests that only target information is shared among the structures controlling reflexive and planned saccades.

## Appendix

If both vision and proprioception were used in postsaccadic updating, and assuming a linear filter, the following eye position estimate after S1 would be

$$\hat{e}_{S1} = \hat{T}_1 + \kappa_v(V - \hat{V}) + \kappa_p(P - \hat{P}) + \varepsilon \quad (20)$$

with  $P$  being the postsaccadic proprioceptive signal of variance  $\sigma_p^2$ , and  $\hat{P}$  the prediction of the proprioceptive feedback from the efference copy. It is straightforward to show that for an optimal linear filter,

$$\kappa_v = [1 + \sigma_v^2 (\sigma_m^{-2} + \sigma_p^{-2})]^{-1}. \quad (21)$$

The use of proprioceptive inflow in postsaccadic updating would imply a reduction in the weight of vision.

# Estimation des sources d'imprécision des saccades oculaires

---

## Résumé

L'estimation de la contribution des différentes sources d'incertitude dans la variabilité totale des saccades est cruciale pour comprendre les résultats d'expériences telles que celle présentée dans le chapitre précédent. Ici, nous avons déterminé la contribution du bruit moteur et sensoriel dans l'imprécision des saccades selon l'amplitude de celles-ci.

Pour cela, des sujets ont effectué des séries de saccades visuellement guidées vers des cibles disposées à différentes excentricités (de 6 à 24°). Nous avons déduit les variances des sources d'incertitude par une approche de modélisation des données expérimentales. Contrairement à certaines études similaires faisant l'hypothèse d'une génération des saccades en « boucle ouverte » (HARRIS & WOLPERT, 1998 ; van BEERS, 2007), nous avons décidé d'utiliser un modèle de contrôle *feedback* optimal, plus réaliste. En effet, le contrôle en boucle fermée joue sur les conséquences motrices du bruit : la fin de la trajectoire incorpore des corrections partielles des erreurs motrices précédentes (on le verra sur la corrélation pic de vitesse-durée, par exemple). Afin de tester l'utilisation par le système visuomoteur d'un tel contrôle *feedback*, nous avons extrait les évolutions spatiales et temporelles de la variabilité des trajectoires enregistrées. L'atteinte d'un plafond de variabilité pour les saccades suffisamment longues conforte l'hypothèse d'un contrôle *feedback* par intégration de la copie d'efférence. Les variances motrice et sensorielle ont été estimées par optimisation comme étant celles expliquant le mieux les profils de variance obtenus.

Cette étude, conduite sur une grande étendue d'amplitudes de saccades, met en évidence un changement de la source principale d'incertitude avec l'excentricité : l'imprécision des saccades de grande amplitude (au dessus de 12°) est principalement due au bruit de localisation de la cible, tandis que l'imprécision des saccades plus courtes semble due au bruit moteur.

Cet article a été publié dans *Proceedings of the 5th french conference of computational neuroscience* sous le titre « *Dissociating the impact of sensory and motor noise in human saccades* ».

# Abstract

Eyes rarely land exactly on target. Here we investigated to which extent sensory (visual) or motor (execution) noise in neural signals determines the imprecision of saccades. We compared the variability of saccades recorded in human subjects to the predictions of a stochastic feedback optimal model of the oculomotor system. From the spatiotemporal development of the variability along the trajectories, we derived plausible estimates of the noise in sensory and motor signals.

# Introduction

Noise in motor signals has been proposed as the main determinant of movement kinematics (Harris & Wolpert, 1998). Motor commands would minimize the impact of this motor noise on the terminal positional variability. Moreover, optimal estimation models have suggested that noise in neural signals explains how sensory feedback is taken into account to control and refine movement (van Beers et al., 1999; Ernst & Banks, 2002; Munuera et al., 2009). Thus, deriving accurate estimates of the noise in sensory and motor signals is fundamental in assessing the validity of these models.

Recently, estimates of the sensory or motor noise explaining terminal variability of the eye position have been proposed (van Beers, 2007), on the basis of the Harris and Wolpert model (Harris & Wolpert, 1998). Motor noise was estimated to contribute to about 40% of the terminal saccadic variability. However, these studies have hypothesized a simple “ballistic” feed-forward control, whereas several lines of evidence show that saccades are generated in a closed loop. For instance, a pharmacologically slowed or wrongly initiated saccade eventually reaches its goal (Jürgens et al., 1981; Chen-Harris et al., 2008). Furthermore, many anatomical pathways potentially subtending this feedback control have been discovered from the brain stem to the higher-order oculomotor control sites (Sommer & Wurtz, 2002; Soetedjo et al., 2002; Chen & May, 2000).

Since feedback is bound to reduce the impact of motor noise on endpoint variability, previous studies discarding it may have incorrectly estimated the impact of motor vs. sensory noise on saccadic precision.

Here we fitted a stochastic feedback optimal model to the saccades recorded in human subjects, in order to derive better estimates of neural noise in sensory and motor signals.

# Materials and methods

## Subjects

Eight human subjects with normal or corrected-to-normal vision and no history of neurological or ophthalmological disorder participated to the study. All participants except the two authors were naive to the purpose of the study.

## Setup

Subjects were seated in a dark room in front of a back-projection screen, the head immobilized by a bite bar with dental impression. Viewing distance was 50 cm. Stimuli were displayed with a 120 Hz video projector. Eye movements were recorded at 250 Hz using a head-mounted infrared eye tracking system. The task was completed in monocular vision, the left eye covered with a black patch.

## Task

We analyzed center-out saccades to visual targets. Each trial started with the presentation of a fixation point displayed in front of the subject's right eye.

When ready, the subjects pressed a key that triggered the eye tracker drift correction. The a target (a filled green square,  $0.61^\circ \times 0.61^\circ$ ) was presented, at 6, 12 18 or  $24^\circ$  horizontally. The extinction of the fixation point served as the go signal to initiate a saccade. In one third of the trials, the target was extinguished during the saccade; as this manipulation did not significantly affect variability, these trials were pooled with the others.

Trials were aborted if an eye blink or an anticipation was detected.

The experiment comprised 96 saccades of each amplitude, thus at least 384 trials. They were completed in two separate sessions; the longest recorded session (including aborted trials) lasted 215 trials.

## Data analysis

The eye position trace was digitally differentiated, then the eye velocity trace was segmented using start and stop thresholds fixed at 10% of the peak velocity. Fatigue effects were compensated by fitting a quadratic equation to the peak velocity across each experimental session and rescaling the movement time accordingly.

Saccade endpoints were centered then nasal and temporal saccades of same amplitude were pooled. A Hotelling T2 test was used to exclude endpoints at a threshold of  $10^{-4}$ . This procedure led to the rejection of 2.8% of the data.

Then saccades trajectories were uniformly sampled at nine points either in space or time and the covariance of these sampled positions was computed.

## Model

We modeled the eye as third order linear system with time constants 224, 13 and 1 ms (Harris & Wolpert, 1998; van Beers et al., 1999; Robinson, Gordon, & Gordon, 1986). Pairs of extraocular muscles were modeled as torque generators; the action of oblique muscles was not taken into account. Multiplicative Gaussian noise of SD  $\sigma_M$  was hypothesized in the motor signals. Additive Gaussian noise of SD  $\sigma_A$  was added to the motor commands to take into account the effect of extraocular muscle co-contraction. The muscle excitation signal was fed back to the controller with a delay of 20 ms, approximating the time delay of the loop linking the superior colliculus to the oculomotor nuclei (Soetedjo et al., 2002). Multiplicative noise (SD:  $\sigma_M$ ) was also added to this efference copy.

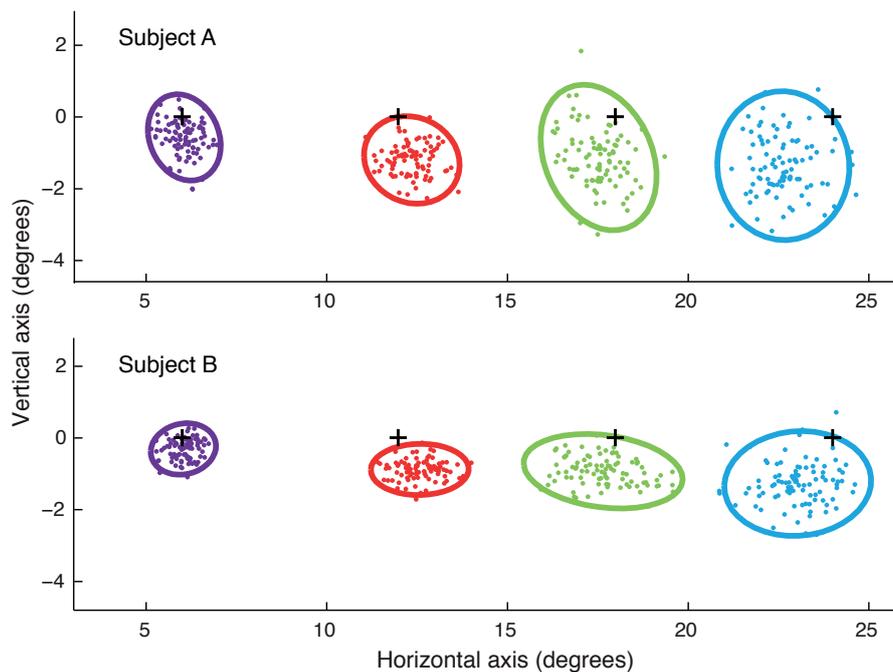
An approximation of the optimal feedback controller for the eye was obtained using the procedure described in Todorov (2005). Basically this method starts by computing the optimal controller for a plant with only additive noise, then iterates to converge towards an approximation of the optimal controller in presence of both additive and signal-dependent noise. We refer the reader to Todorov (2005) for a detailed description. For each amplitude we determined the optimal control and estimation laws. Saccade amplitudes and durations used in the optimization procedure were set to the corresponding average in our experimental data. Then 400 trials were simulated according to the following Monte-Carlo procedure. For an actual target at  $T^\circ$ , the planned target was randomly chosen in a Gaussian distribution centered on the average experimental endpoint for this target with scale parameter  $\sigma_V$ . This variability was hypothesized to include both the localization and visuomotor transformation noise. The saccade was then simulated with a time step of 1 ms, adding noise to the sensory and motor signals. The positional data was undersampled at 250 Hz (with random offset to simulation start time) and then analyzed using the same methods as for our experimental data. The quality of the fit was then assessed by computing the overall quadratic error to the subject average at mid-point and the end of the trajectories in both space and time. As the off-diagonal component (covariance between horizontal and vertical) was negligible, we only analyzed the variance along the two cardinal axes.

This procedure was repeated for various values of the free parameters, in order to compute the error landscape and appreciate the impact of all parameters. A precise value of the global minimum was found by the Nelder-Mead simplex method as implemented in Matlab (fminsearch). This was first done for variance orthogonal to the trajectory, in order to derive the estimate of the additive noise component  $\sigma_A$ . Then this parameter was fixed and the procedure repeated for the horizontal variance.

# Results

## Experimental positional variance in time and space

The endpoints of saccades of the four recorded amplitudes are displayed on Figure 33-A and B for two representative subjects. The anisotropy of the endpoint distribution is moderate, and variance is not systematically larger on the horizontal. Note that the effect of multiplicative motor noise should principally be visible along the axis of movement.

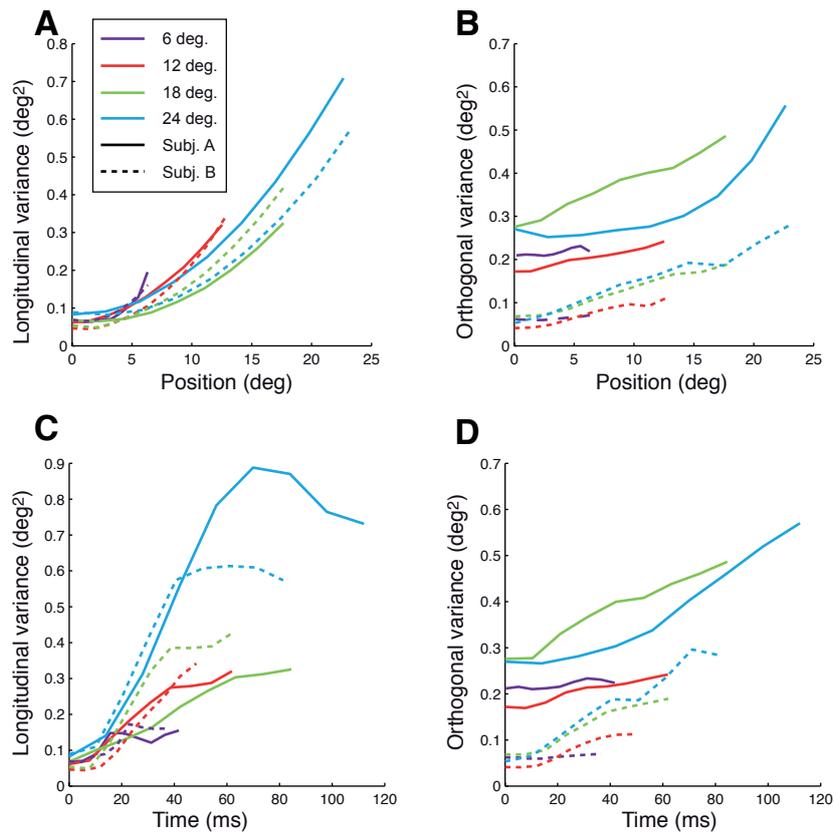


**Figure 33.** Endpoints of saccades for two representative subjects.

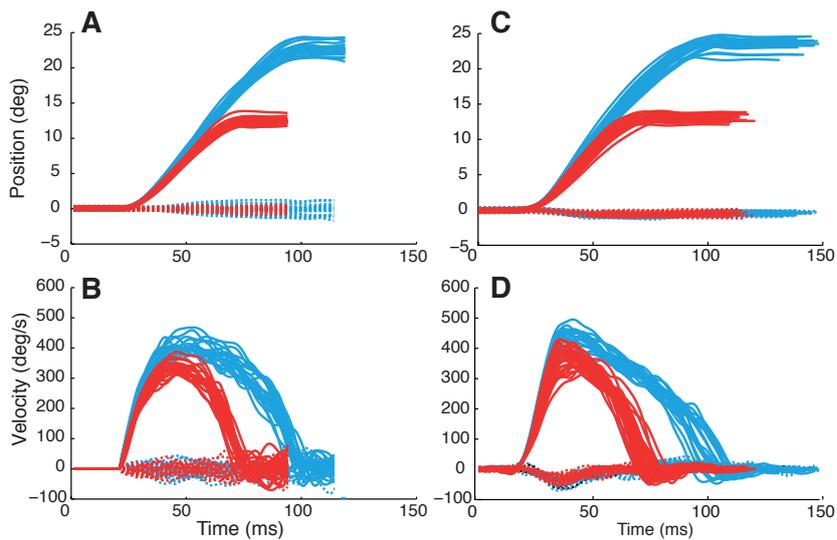
The development of the saccadic positional variability is shown on Figure 34 at nine points uniformly distributed along the trajectory in time and space. The results for the same two subjects are displayed Figure 34-A and B. It is clear from these plots that variance does not increase linearly with time as in a feedforward control system: for saccades over  $6^\circ$ , detrimental effects of motor noise on the initial kinematics of the saccade are mitigated later on along the movement. The orthogonal variance tends to grow more linearly, but the population average also shows a saturation (see Figure 36).

## Model trajectories

The trajectories generated by the model are represented on Figure 35-AB for two of the four saccadic amplitudes we recorded. Noise parameters were set to the best fitting values (see



**Figure 34.** Variance along the trajectory for two representative subjects. **A, C:** longitudinal variance as a function of position along the trajectory in space (**A**) or time (**C**). **B, D:** Same for variance orthogonal to the movement. Solid: subject 1, dashed: subject 2



**Figure 35.** Displacement (**A**) and velocity (**B**) of the model trajectories. Saccades of subject 1 are shown in **C, D** for comparison.

below). The feedback control law produces saccades with correct kinematics; for a comparison the saccades of a human subject are shown on Figure 35-CD.

## Parameter estimation

Measurement noise was estimated with the covariance between saccade start and end points; this value (logically stable across saccadic amplitudes, average  $\sigma_{Ex}^2 = 0.038$ ,  $\sigma_{Ey}^2 = 0.064$ ) was first removed from the positional variance. Noise in visual and motor neural signals was then estimated by fitting the model to the average human data. Visual noise was modeled as multiplicative noise:  $V_{noisy}(t) = V(t) \cdot (1 + \sigma_V \epsilon(t))$ , where  $\epsilon$  is a white noise process of unit variance. Since there is not a very good agreement in the literature as regards the value of  $\sigma_V$ , we preferred to let this parameter free. Motor noise was assumed to be a combination of multiplicative and additive noises:

$$M_{noisy}(t) = M(t)(1 + \sigma_M \epsilon'(t)) + \sigma_A \epsilon''(t) \quad (22)$$

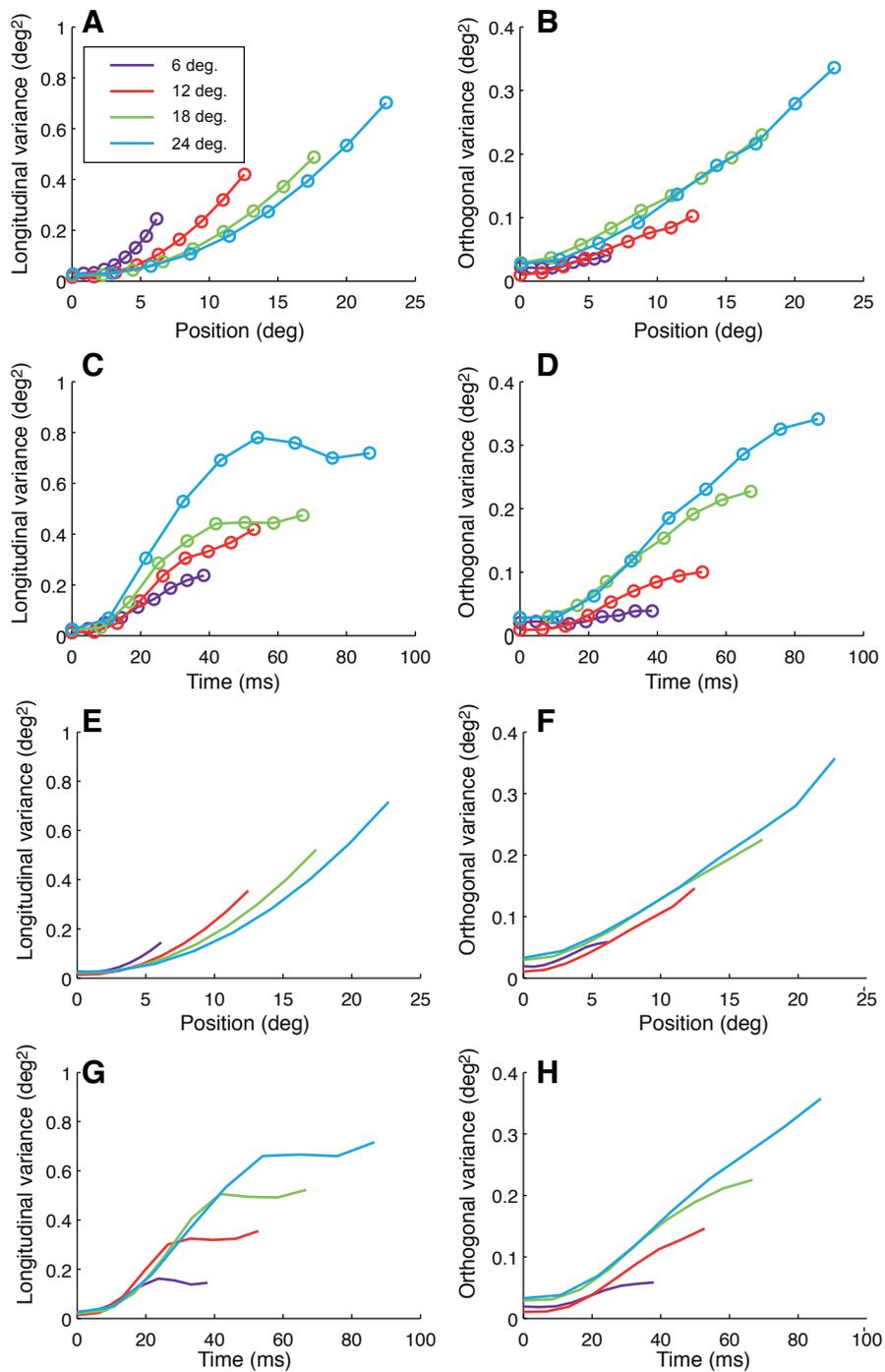
The noise in the efference copy (internal feedback) was assumed multiplicative with  $\sigma_M$ . To avoid local minima and get a feeling for the incidence of the three parameters  $\sigma_M$ ,  $\sigma_A$  and  $\sigma_V$ , we performed an exhaustive search on a grid sampling the parameter space. Then we ran a simplex minimization that converged towards the following parameter values:  $\sigma_V = 0.028$ ,  $\sigma_M = 0.20$ , and  $\sigma_A = 5.10^{-3}$ .

## Model variance in time and space

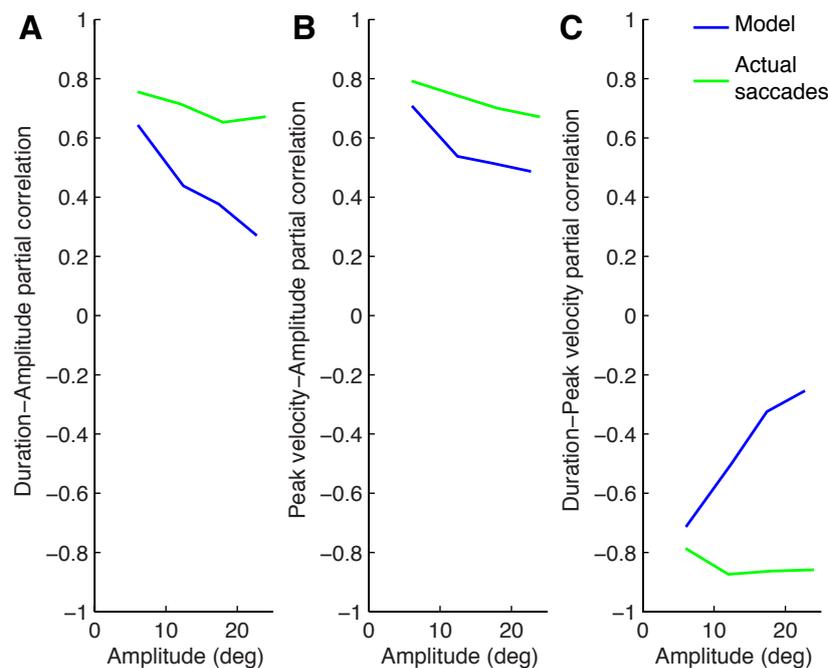
The spatial and temporal development of the variance along the trajectory for the model simulations as well as for the average subject is shown on Figure 36. The model is able to capture most of the time course and space distribution of the positional variance found in the experimental data. Here we used three free parameters for the optimal stochastic feedback controller to correctly reproduce both saccadic mean trajectories as well as their variance.

## Correlations between kinematic markers of the saccade

To further validate the model, we tested its capacity to predict saccade characteristics from which it was not fitted. When saccades are directed to identical targets, three kinematic markers of the saccades are known to be correlated: the saccade duration, the saccade amplitude, and the peak saccade velocity. To correlate these three parameters pairwise, partial correlation coefficients are used, effectively removing the influence of the third parameter. On figure 37, the partial correlations obtained from our data are compared to the partial correlations computed from saccades simulated with the model. The predictions of the model are coherent with the actual partial correlations, albeit slightly slower. Here however the influence of target mislocalization on saccade duration was not taken into account. Let us emphasize that these



**Figure 36.** Development of the positional variability in time and space: **A-D:** Average experimental values for 8 subjects (measurement variability removed). **E-H:** Model results. Shading identifies the saccade amplitude. Right column (**A,C,E,G**): longitudinal variances, left column (**B,D,F,H**): variance orthogonal to the movement. **A,B,E,F**: variances as a function of position along the trajectory in space. **C,D,F,G**: variances as a function of position along the trajectory in time.



**Figure 37.** Partial correlations between three kinematic markers of the saccade: amplitude, peak velocity and duration. Comparison between model and experimental data. **A**, partial correlation between duration and amplitude (effect of the peak velocity removed). Saccade duration is positively correlated to saccade amplitude: ample saccades are longer. **B**, partial correlation between peak velocity and amplitude (effect of the duration removed). Saccade amplitude is positively correlated with peak velocity: ample saccades present a higher peak velocity. **C**, partial correlation between duration and peak velocity (effect of the amplitude removed). Saccade duration and peak velocity are negatively correlated: long saccades have lower peak velocities.

correlations are emergent properties of our feedback model, in which movement duration was not set in advance but depended on the (noisy) feedback control..

## Conclusion

Our experimental results complement and extend those by [van Beers \(2007\)](#) and [West et al. \(2009\)](#). This characterization of the development of positional variance across time and space allowed us to derive estimates of neural noise in sensory and motor signals in the oculomotor control system. We believe these estimates to be more accurate since they take into account both more data than endpoint scatter and the existence of a feedback loop. A key point here is that contrary to feedforward models, here “apparent noise” (from the global trajectory average) is correlated in time since part of this “noise” is actually feedback corrections to previous noise in afferent or efferent signals.

Trials with or without intrasaccadic display of the target did not exhibit any difference in the spatiotemporal development of variance; thus visual feedback during the saccade was not considered. It may be used to control longer saccades (Gaveau et al., 2003).

The model fit is globally adequate; the positional variability at mid-point of the movement duration is slightly overestimated though. We are currently investigating whether this can be due to trial-to-trial variability in command (or muscle) gain. It should also be acknowledged that these estimates were derived from average variability; still more precise values (and their distribution in the population) can be obtained by individually fitting the model to each subject.

We observed that our estimation of the visual noise is quite robust to the details of the model (delays, feedback noise different from motor command noise...); our simulations indicate that visual noise markedly dominates motor noise for large saccade amplitudes ( $>12^\circ$ ) whereas the contrary is true for short amplitudes<sup>64</sup>. This is at variance with van Beers (2007) who concluded to a fairly constant variance ratio. We also stress that this feedback model was also able to capture temporal aspects of the variability, namely the interrelations between the triad amplitude, velocity and duration, without any further hypothesis or fitting.

These estimates of neural noise magnitude will allow us quantitative tests of whether visual feedback is optimally integrated with internal model prediction in saccadic eye movements. A possible role of proprioception could emerge from these experimental results; further modeling studies will take this additional sensory input into consideration.

---

64. The evolution of noises as function of saccade amplitude is presented on figure 67, page 154.

# Intégration d'information tactile pour le contrôle du pointage manuel

---

## Résumé

Nos mouvements du bras sont contrôlés en ligne par le système sensorimoteur : celui-ci utilise une boucle interne rapide, basée sur la copie d'efférence, mais aussi les retours sensoriels comme la vision et la proprioception. Mais lorsque la pulpe de nos doigts est en contact avec une surface immobile pendant un mouvement, le toucher pourrait participer à l'estimation de la vitesse de déplacement du bras. Cette modalité sensorielle apporterait une pure information de vitesse (ou de direction) ; cette relative simplicité est attractive dans une optique de modélisation. Les travaux présentés dans cette partie sont destinés à mettre en évidence l'utilisation d'une telle information tactile par le système sensorimoteur. L'optimalité de cette éventuelle intégration de l'information tactile a aussi été testée.

Au cours de l'expérience réalisée, les sujets effectuaient des mouvements de pointage vers des cibles visuelles, sans vision du bras. À la différence des expériences de pointage « classiques », les sujets devaient maintenir un contact entre la pulpe de leur index et une surface. Plus simplement, ils devaient faire glisser leur doigt sur une surface, du point de départ au point d'arrivée. Deux conditions étaient possibles, une condition où l'information tactile était minimale (pas de contact direct, surface lisse), et une condition où l'information tactile était riche (surface texturée). Afin d'estimer le poids de l'information tactile dans sa combinaison avec la proprioception et la copie d'efférence, le retour tactile fourni au sujet pouvait être biaisé : la surface sur laquelle le doigt glissait pouvait être déplacée pendant les mouvements du sujet. Le déplacement de la surface était soigneusement temporisé et contrôlé afin que les sujets ne le détectent pas. La magnitude de la compensation de cette perturbation par le sujet permet d'évaluer le poids de cette information tactile.

Comme premier marqueur de l'intégration d'information tactile pendant les mouvements, nous avons observé une diminution de la variabilité des mouvements non perturbés lorsque l'information tactile était riche (surface texturée). En outre, lorsque la surface texturée était déplacée, les sujets compensaient la perturbation tactile en altérant la durée de leurs mouvements et leur vitesse de déplacement. Dans le cadre de l'intégration sensorimotrice optimale, la ma-

gnitude de cette dernière compensation était en accord avec la réduction de variance observée lors des essais non perturbés. En revanche, l'étude de la compensation totale de la perturbation, estimée à partir de la position des points finaux des mouvements, n'était malheureusement pas informative. En effet, le déplacement de la table, même s'il était longitudinal au mouvement, introduisait – *via* des forces de frottement insolites – un déplacement passif du bras du sujet.

Ces travaux ont été présentés sous forme de poster à la 39<sup>e</sup> conférence de la *Society for Neuroscience*, en 2009, sous le titre « *Use of fingertip tactile information in arm movements* ».

## Introduction

Arm movements are controlled in closed loop: our sensorimotor system uses fast internal feedback by the efference copy, and delayed sensory feedback from proprioception and vision of the arm (Desmurget & Grafton, 2000). Integration of these sources of information is thought to be statistically optimal, and equivalent to a Kalman filter (Saunders & Knill, 2004).

This current view omits one sensory modality : touch. The reception of tactile information is more often seen as the goal of movements made during haptic exploration, than as an additional source of information for movement control. Yet our sensorimotor system is known for being able to integrate tactile input, to stabilize posture (Jeka & Lackner, 1995) or to guide our movements (Rao & Gordon, 2001).

When our fingertips slide on a fixed surface during a movement, tactile input could potentially provide useful information on the arm trajectory. Indeed, touch captures several types of information during such a sliding. First, sliding causes friction forces, which introduce shearing in the fingertip; the direction and amplitude of this shearing is sensed by several tactile afferents (Birznieks et al., 2001) which allow us to perceive forces applied on the fingertip (Paré et al., 2002). However, encoding of these friction forces provides information about movement direction at best: subjects can not perceptually differentiate sliding from static force in passive conditions (Srinivasan et al., 1990). Second, the perception of textural information can provide velocity information, which could be integrated along with vision and proprioceptive information (which provide both velocity and positional informations). Tactile perception of texture is known to be dual: it uses vibrational cues for fine textures or rapid slips and spatial cues for coarse textures explored slowly (Hollins & Risner, 2000). Vibrational cues only provide information on the temporal succession of surface protrusions under individual tactile afferents (Darian-Smith & Oke, 1980), the frequency of this succession is linked to surface spatial frequency or to exploration speed. As a consequence, both spatial frequency and movement velocity are confounded for perception (Dépeault et al., 2008). This speed information is also non-directional. Spatial cues provide unbiased velocity and movement direction estimates, but are limited to slow movements and coarse textures, like the Braille dots.

Here we tested the integration of tactile feedback during visually-guided pointing movements, without vision of the hand. Subjects were sliding their finger on a textured or smooth

surface. First, pointing variance was lower when subjects were sliding on a textured surface, showing that they were able to integrate textural cues for movement control. Second, the surface could be displaced during the movement, unbeknownst to the subject, thus altering the tactile velocity input. This tactile perturbation was partially compensated for on-line, in a manner consistent with the observed reduction of variance.

## Material and methods

### Subjects

Seven healthy human subjects (4 males, 3 females, ages 23-29) participated to this study. All participants were naive to the purpose of the study. All subjects were right-handed, and performed the task with their right hand.

### Setup

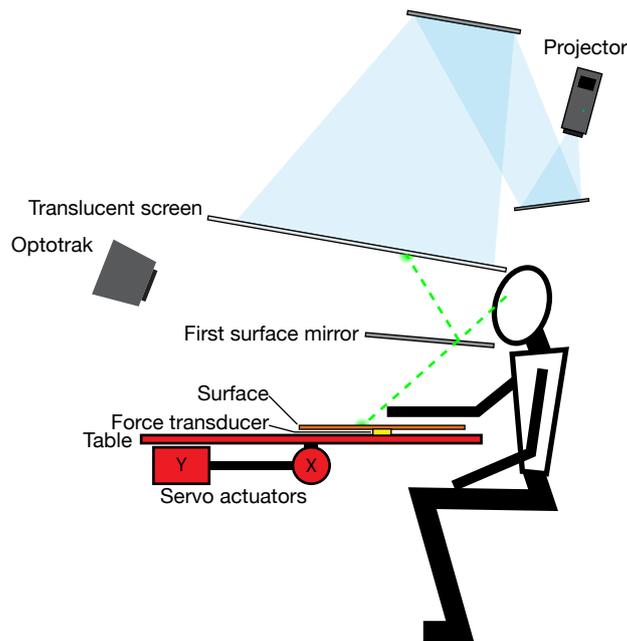


Figure 38. Experimental Setup.

The subjects were seated at the experimental robotized table. The height of the subjects seat could be adjusted for maximal comfort. This table consisted of a heavy central base and of a stiff plywood tabletop (130 by 100 by 3 cm). The base was linked to the tabletop through two superposed linear actuators powered by brushless motors (Kollmorgen, Germany) mounted on ball screws. These two actuators were perpendicularly arranged, which allowed displacement of

the tabletop in the horizontal plane. The movement range of each of these electro-mechanical actuators was 18 cm. Each motor was driven by a variator, both variators being controlled at 4 kHz frequency by a multi-axis controller PCI card (Trio Motion, UK) installed in the experimental computer.

The positions of the subject's finger and of the tabletop were tracked by an active infrared Optotrak system (Northern Digital; Ontario, Canada) and fed in real time to the experimental computer. Two infrared LEDs were placed on the tabletop, which position could also be measured through the servo-motor controllers. The subject's right index finger was tracked by using six LEDs, two were placed on the fingernail of the index finger, and four were arranged as a square above the index first and second phalanx. This arrangement allowed us to locate the pulp of the finger precisely while excluding any chance of information loss due to marker occlusion. Movement-tracking data was roughly sampled at 300 Hz in real time for monitoring of the movements; after each trial, precisely buffered movement data sampled at 300 Hz was saved. An "L" shaped splint placed in the subject's palm and extending under the two first phalanx of the index finger served as a rigid support for these four LEDs and prevented lateral displacements of the index finger relative to the whole hand. Apart from this splint, the subjects were not physically constrained in any other way.

During the task, the subjects were required to slide their index finger on a surface. This surface was either smooth glass or textured glass depending on the condition. To facilitate sliding and reduce tangential forces as much as possible, the surfaces were lubricated before each session and during a session if necessary. We used a light silicone-based lubricant (Pjur, Luxembourg).

The glass surfaces (50 × 50 cm) were set on a composite plate (Dibond) fixed to a six-axis force and torque transducer (Mini 40, ATI industrial automation, USA, recorded at 1200 Hz sampling) which output was available in real time at 300 Hz. This transducer allowed to measure the vertical pressure applied by the subject on the glass plate as well as the tangential forces generated by finger or table displacement.

Visual stimuli were presented on a large back projected screen (100 by 75 cm), using a fast video-projector (DepthQ, LightSpeed Designs, Bellevue, WA, USA; resolution 800x600 pixels, 120 Hz refresh rate, one frame delay). When displaying real-time positions, the combined delay of the Optotrak and video system was compensated by linear motion extrapolation. The screen was placed above the subject's head, and its reflection was visible to the subject through a mirror placed in front of the subject, below eye level. Both screen and mirror were placed in such a way that the virtual image of the screen appeared as a horizontal plane coincident with the surface on which the subjects were to slide their finger.

The experiment took place in a dark room, with black curtains masking elements that could reveal the characteristics of the table to the subject. When seated to perform the task, the subjects could not see their right arm, and were instructed to rest their left hand on their thigh in order not to interfere with the task. Moreover, an horizontal aluminum bar was placed be-

tween the subject's chest and the tabletop. It kept subjects from leaning directly on the tabletop, which prevented them to detect the displacement and provided additional safety.

During the experiment, subjects were wearing passive noise-cancelling headsets (rated for -30 dB) over in-ear earphones. Whenever the servo-control was on, the motors emitted a hissing noise, so brownian noise was played through the in-ear earphones during the sessions. This brownian noise was loud enough to mask the hissing noise of the motors as well as the sound of the table displacements.

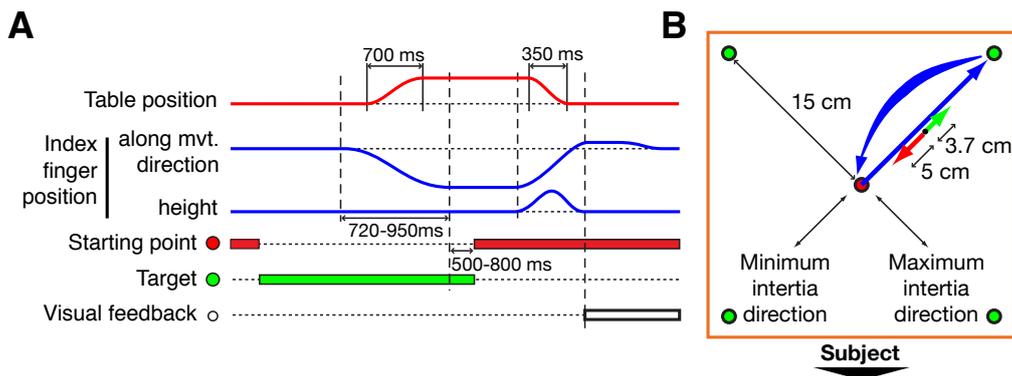
## Calibration

Before each experiment, and in the absence of the subject, the table movements were calibrated and characterized. A standard procedure for servo-control calibration was first performed, during which the table was displaced successively in each axis using the maximal movement range. Once the servo coordinates initialized, we measured the characteristics of the acceleration associated with table movements. For this purpose, each table movement that was possible during the experiment (four movement angles by two perturbation directions) was repeated three times. During these sample perturbations, we recorded the inertial forces affecting the glass plate with the force transducer. By subtracting this force profile to the forces recorded in actual trials, we could obtain the force applied by the finger on the glass surface even during perturbed trials. Moreover, these force profiles allowed us to assess the amplitude of the vibrations in the glass plate as well, knowing the elasticity of the force transducer.

The position of the finger pulp relative to the six tracking LEDs was determined at the beginning of the experiment by having the subjects put their fingertip on an additional LED, which location was known. The subjects were asked to slowly rotate their hand in various positions while keeping their pulp in contact with the LED, six samples were taken during this time. The modeling of the finger as a rigid object allowed us to compute precisely the finger pulp location from the LED position data. Last, we calibrated the finger height corresponding to a contact of the fingertip with the glass surface. For this, the subject was asked to put his fingertip on the glass surface, and a data point was taken; this allowed us to determine when the subjects lifted their finger off the surface.

## Task

The task was a pointing task with no vision of the effector. At the beginning of a trial, a red starting point (diameter=10 mm) on a uniform gray background was displayed on the screen, and the subject was asked to place his/her fingertip on it. A white dot (diameter=5 mm) was shown to indicate the real time position of the finger pulp and was removed once the fingertip was placed on the correct starting location. After a variable delay (500-800 ms) the starting point and the finger display disappeared as a green target appeared (diameter=10 mm). The task of the subject was to point as accurately as possible to the target without lifting its finger-



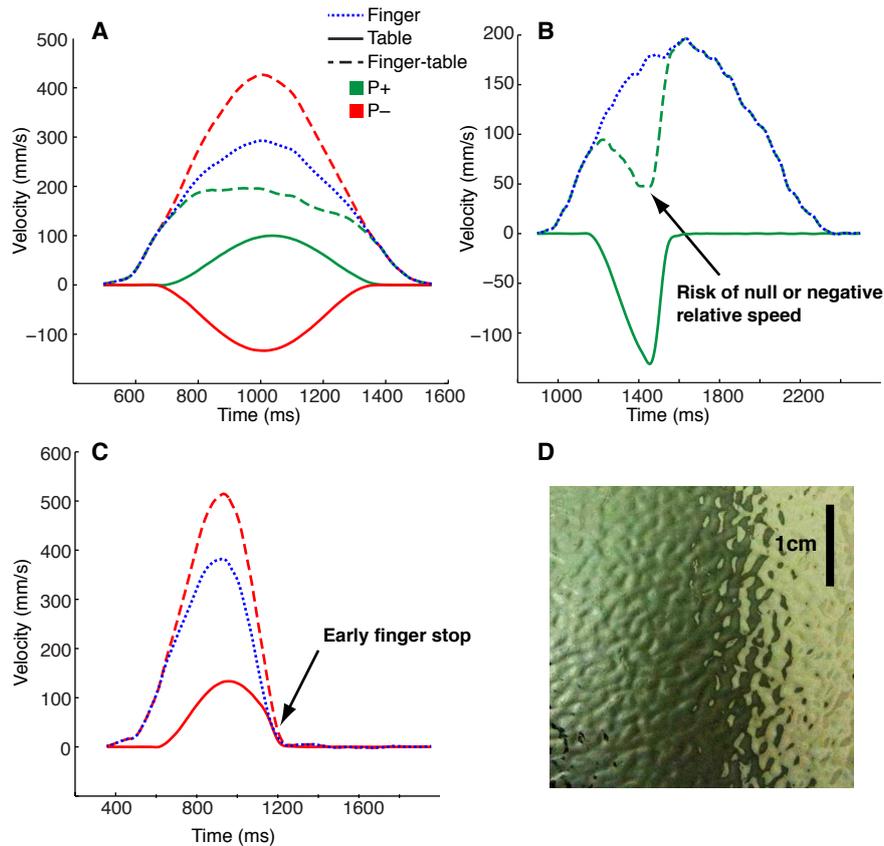
**Figure 39.** Experimental protocol. **A**, Timing of stimulus presentation, finger movement and table displacement in a perturbed trial **B**, Spatial configuration of the targets with example of finger trajectory.

tip from the surface during the movement. When the end of the movement was detected, and after appropriate feedback was provided to the subject, the target turned off and a red starting point was displayed again. The subject had to point towards it, this time lifting its index finger from the surface during the movement, as in classical pointing tasks (this allowed us to move the table back to its original position). Once this movement was achieved and the pulp was again in contact with the surface, visual feedback on the location of the fingertip was provided and a new trial started.

Four different target positions were used, in pseudo-randomized order. These targets were positioned at the edges of a square centered on the starting point. The movement directions were thus along the four diagonals ( $45^\circ$ ,  $135^\circ$ ,  $225^\circ$  and  $315^\circ$ ). The  $45^\circ$  and  $225^\circ$  configurations caused movements close to the minimum inertia directions (movements mostly performed with rotations of the elbow), while the  $135^\circ$  and  $315^\circ$  configurations were close to the maximum inertia directions (movements implicating elbow and shoulder rotations). Movement amplitude was 15 cm. Movement time was controlled to be in a specified range (see below). Finger pressure was also limited to 1 N. When these bounds were crossed, a warning message was displayed after the sliding movement toward the target.

## Perturbations

To evaluate the weight of the tactile information in the hand state estimate, we introduced tactile perturbations during the movement toward the target. These perturbations were movements of the table that were triggered by the onset of the subject's movement. The table was displaced in a parallel direction to the movement, either in the opposite direction of the movement ( $P_-$ ), which caused an increase of the relative finger to surface velocity, or in the same direction as the movement ( $P_+$ ), which caused an apparent decrease of the relative finger to surface velocity (Figure 40 A). All perturbations lasted 700 ms. The amplitude of the perturba-



**Figure 40.** Tactile perturbations by horizontal table movements. Dotted lines: finger velocity. Solid lines: table velocity. Dashed lines: relative velocity of finger to table surface. Green: perturbation  $P_+$ . Red: perturbation  $P_-$ . Blue: no perturbation. **A**, average of valid trials with perturbation and no perturbation abort. **B**, trial with  $P_+$  perturbation aborted for low relative finger to table velocity. **C**, trial with  $P_-$  perturbation aborted for early finger stop. **D**, photograph of the textured glass surface.

tions was 3.7 cm in  $P_+$  perturbations and 5 cm in  $P_-$  perturbations: this should approximately correspond to changes of respectively +25% and -25% of velocity of the finger with respect to the table surface at perturbation peak.

The perturbations occurred in a fourth of the trials, in all directions of movement. Pseudo-randomization of the trials insured that the trial following a perturbation trial was unperturbed.

It was vital for the success of the experiment that the subjects never notice that the surface could be displaced. Several measures, both in hardware and software, were taken to prevent this from happening. The noise of the actuators was damped by the headset and masked by the brownian noise, as already mentioned. Extreme precautions were taken to prevent the table from vibrating during displacements. The base of the table was filled with sand and bolted to the concrete floor and a supporting wall of the experimental room. The tabletop was heavy and stiff, and the part supporting the glass surface was damped with flexible rubber pads. The

displacements of the table followed minimum jerk velocity profiles, which as well as being more biological-like, allowed smooth acceleration and deceleration, thus reducing vibrations further. Last, the linear actuators we used suffered from a slight backlash that caused additional vibrations when the table moved consecutively in two different directions (which was almost always the case). To suppress this slack, we slightly displaced the table in the direction of the following perturbation during the return movement of trials preceding perturbed trials.

All these measures prevented the subjects to detect perturbations that occurred during movements. However, without additional precautions, perturbations occurring when the subject is not moving, or  $P_+$  perturbations in the direction of the movement at a speed above or equal to the finger speed could have been easily detected. Indeed, in the latter case, the tactile input corresponds to no movement at all (equal speed) or to a movement in the opposite direction (higher speed).

To prevent the occurrence of such events, the subjects were required to perform movements of a given duration, between 720 and 950 ms (due high detection thresholds for movement onset and offset, the real movements could be up to 30 ms longer). This duration was chosen to be longer than the perturbation duration added to the delay of movement onset to perturbation onset (average 50 ms). This duration was also sufficiently short to prevent relative finger to table velocity to drop below zero in trials with  $P_+$  perturbations.

The online measurements of movement kinematics allowed us to predict when there was a risk of early finger stop (Figure 40 C) or if the surface could travel faster than the finger (Figure 40 B). In these cases, the table movement was quickly –but smoothly– stopped to prevent perturbation detection. These measures were effective, since no subject detected the table movement<sup>65</sup>.

## Conditions

Each subject participated in two experimental sessions: in one session, the subjects had tactile feedback (*Tactile*), and in a control session (*Control*), subjects had as little tactile feedback as possible. The order of the sessions was balanced over all subjects.

In the *Tactile* condition, the subjects slid their index finger on a lubricated textured glass surface. The spatial frequency of this texture was on the order of  $5\text{ cm}^{-1}$ , the depth of the indentations being around 1 mm (Figure 40 D).

In the *Control* condition, the surface was smooth plain glass with added lubricant. As friction causes shearing forces in the fingertip, smooth glass still provides some tactile feedback when in contact with the pulp. Additionally, anaesthesia would not have removed the activity of the deep pressure receptors. To remove this feedback altogether, an additional piece was added to the splint maintaining the subject's index finger. This piece extended under the fin-

65. When tested on a task pilot, the authors could not detect the perturbed trials either.

gertip of the index finger without making contact with the pulp. It was in contact with the glass surface through a small metal sphere, which reduced friction.

## Feedback

The subjects received feedback throughout the experiment in order to maintain their motivation and to keep their performance at an acceptable level. As previously mentioned, we monitored movement time for the first movement, and displayed an onscreen message at the end of this movement when it was too short or too long. The spatial accuracy of the movement was also monitored. When the movement amplitude was either too large or too small (absolute amplitude error above 20%), an onscreen message indicated the error and its direction.

The displacement of the subject's finger on a surface causes friction forces, which are in theory proportional to the normal force applied by the subject on the surface (Coulomb's law). These friction forces are part of the tactile feedback. To normalize the range of these friction forces between subjects, and to keep them as low as possible, we monitored the pressure applied by the subjects on the glass plate. Real time feedback was given to the subjects through changes of the color of the screen background. When the pressure was above 1 N, the background immediately turned red, it turned blue for pressures below 0.1 N, and stayed gray in between. The subjects were instructed to stay in the gray range.

During perturbation trials, none of these criteria were enforced, as the perturbation rendered pressure readings difficult to use in real-time and as we expected the spatial and temporal accuracy of the movement to be affected when perturbations occurred.

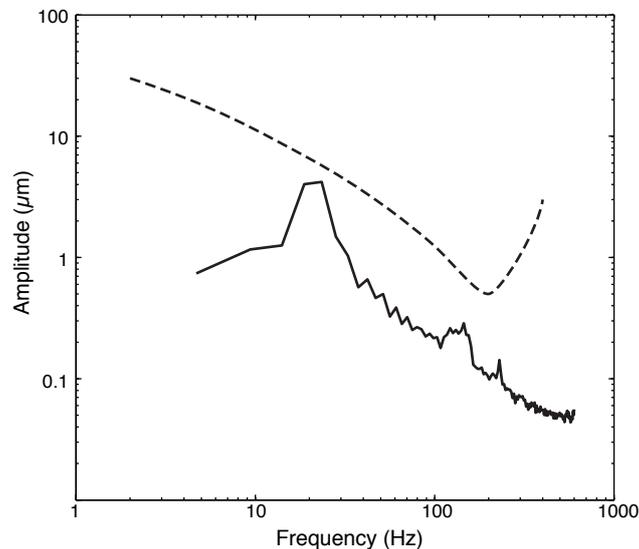
## Data analysis

Data analysis and statistical tests were performed in MATLAB. The location of the index pulp relative to the IREDs used to locate the subject's finger was recomputed offline (using Procrustes analysis) from the calibration data taken at the beginning of the experiment and the buffered tracking data. In order to compare the movements performed in different direction, all directions were rotated to be in a reference frame in which the x axis was in the direction of the movement and the origin was at the starting point. The pulp movements were also extracted directly from the IREDs placed on the index fingernail (this cleaner data was used for differentiation). Positional data for table and finger movements was digitally filtered and differentiated using a Savitzky-Golay filter of order 40 (third-order polynome). Movements onsets and onsets were determined using velocity thresholds of  $10 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  for the finger and  $6 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  for the table. From this data we extracted the starting points and ending points of the finger and table movements, as well as their timings.

Potential outliers were removed the following way. Trials were grouped on the basis of the subject, the movement direction, and the surface type. A Hotelling  $T^2$  test at a threshold of  $10^{-3}$  was then used to find outliers in each of these groups.

# Results

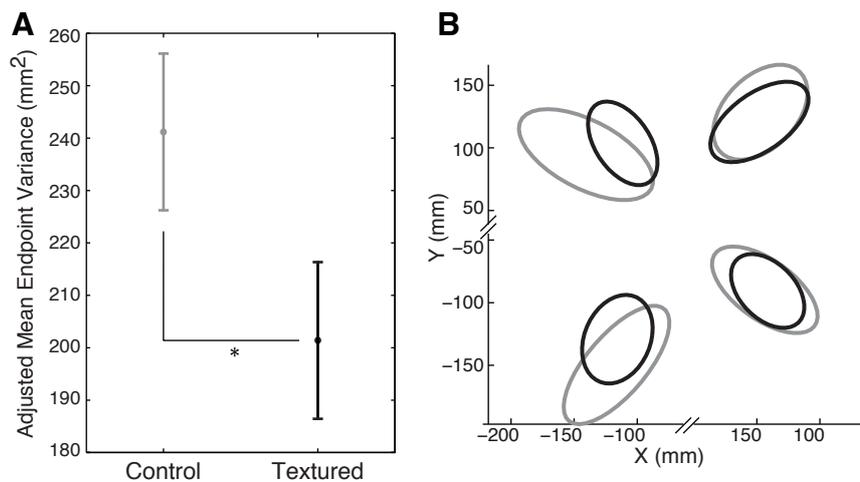
## Undetected tactile perturbations



**Figure 41.** Detectability of the vibrations induced by table displacement. Solid line : amplitude of the vibrations induced by table displacement. Dashed line : human vibration detection threshold (Mountcastle et al., 1972).

From the forces recorded during the calibration phase, we were able to determine the amplitude of the vibrations of the glass surfaces during table movements. Indeed, the piezoelectric force sensor measures forces by recording the infinitesimal deformations of an elastic probe. Knowing the elasticity of this probe, it was possible to reconstruct the amplitude of the displacements of the glass surface at any given point of the surface. The force sensor was located in the middle of the glass panel, and was the only link between the tabletop and the panel, the amplitude of the rotational vibrations thus grew with the distance from the panel center. The spectrum of the vibrations caused by table movement is presented in figure 41, on which human vibration detection thresholds taken from the literature are also represented (Mountcastle et al., 1972). We observe that the vibrations caused by table movements are below human detection thresholds over all the spectrum. Moreover, it was reported that tactile thresholds are raised during movements (Juravle, Deubel, Tan, & Spence, 2010), it is thus likely that the threshold curve plotted in figure 41 underestimates actual detection thresholds during movements.

We interviewed the subjects thoroughly after the experiment, and none reported feeling vibrations that could indicate table movements.



**Figure 42.** Variance of endpoint location in different conditions **A**, Adjusted mean endpoint variance in *textured* (black) and *control* (grey) conditions. Error bars are 95% confidence intervals from HSD multiple-comparison test after ANOVA on variances computed by direction, subject and condition. **B**, Bi-dimensional endpoint distributions for subject SR in *textured* (black) and *control* (grey) conditions. Ellipses are 95% tolerance intervals. Note the shortened axes.

## Tactile feedback reduces movement variance

The variances of the movement endpoints were affected by the condition. Using trials with no table displacement, bi-dimensional variances of movement endpoints were determined for each movement direction and each condition (*Tactile* or *Control*) in each subject. Variance ellipses are presented figure 42-B for a typical subject in both conditions, and global data is presented on figure 42-A. Endpoint variance was higher in *Control* condition, in which subjects did not receive any tactile feedback. This observation is consistent with the use of tactile feedback for on-line control of the movements, as the optimal use of additional information should indeed reduce variance.

The study of uni-dimensional endpoint variance along movement direction or in the orthogonal direction did not yield significant results on the influence of the condition. Both showed a similar tendency consistent with what was observed for the bi-dimensional variance. Variance in the axis of movement direction was significantly higher than in the orthogonal direction ( $p < 0.001$ , paired t-test on endpoint variances), as usually reported for pointing movements (van Beers et al., 2003).

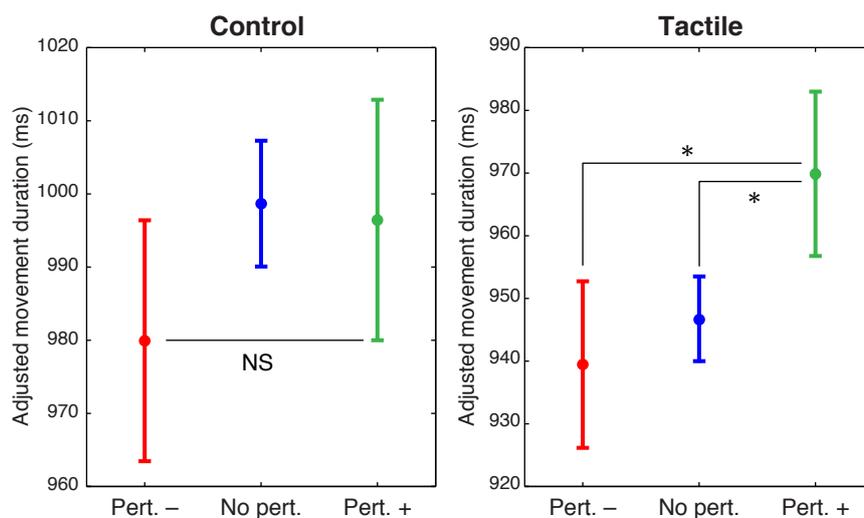
## Movement duration compensates tactile perturbation

The table displacements caused variations in the relative velocity of the finger to the surface. This relative velocity information could potentially be measured by the tactile system and used to control our movements. Consistent with this hypothesis, we observed that table displace-

ments influenced the duration of the pointing movements in the *Tactile* condition (Figure 43). In the *Tactile* condition, movement duration was significantly higher for trials with perturbations  $P_+$  than for trials perturbations  $P_-$  or no perturbation, whereas no significant difference was observed in *Control* condition.

The relative finger to table velocity was lowered in  $P_+$  trials, the table moving in the same direction as the finger (albeit at a lower speed). From the tactile perspective, the finger “slowed” during  $P_+$  perturbations, or it would appear as if less distance was covered ; one way to compensate for this apparent undershoot is to lengthen the duration of the movement. The exact opposite should hold true for  $P_-$  trials. However, the influence of the perturbation on movement duration was asymmetric: compared to trials with no perturbation,  $P_+$  trials were more prolonged than  $P_-$  trials were shortened, as duration in  $P_-$  trials was not significantly different from duration in trials with no perturbation. This asymmetry could be due to the difficulty of stopping a movement mid-flight compared to the lengthening of a movement.

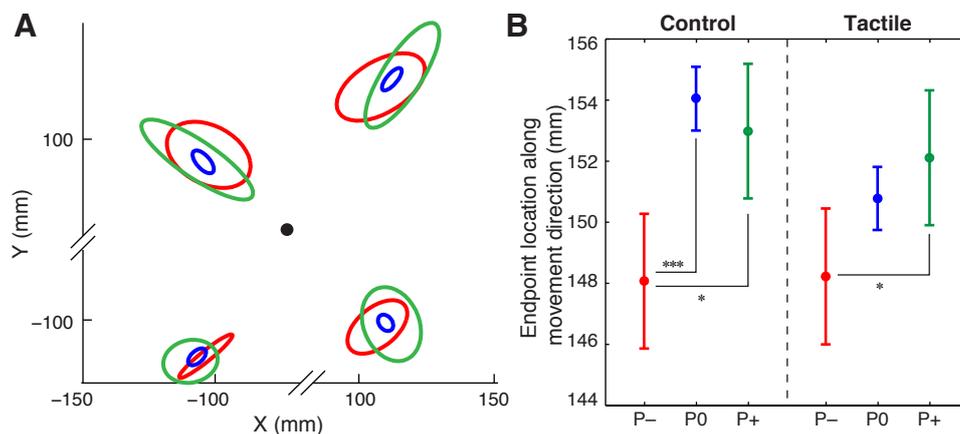
Last, the mean movement duration was significantly higher in *Control* condition than in *Tactile* condition ( $p < 0.001$ ), mean movement duration was around 950 ms for *Tactile* trials, while it was close to 990 ms in *Control* trials.



**Figure 43.** Influence of perturbations on movement duration in *textured* and *control* conditions. Error bars are 95% confidence intervals from HSD multiple-comparison test after ANOVA on log-corrected durations with factors subject (random), movement direction and perturbation direction. \*:  $p < 0.05$  Red : negative perturbations  $P_-$ , blue : no perturbation, green : positive perturbation  $P_+$ .

## Effect of perturbation on movement endpoint position

In line with the influence of the tactile perturbation on the movement duration in *Tactile* condition, the table displacement should affect the movements endpoints as well. Indeed, if touch-based velocity information is used for on-line movement control, movements with  $P_+$  perturbation should be longer (in distance) than movements with no perturbation, while trials with  $P_-$  perturbations should be shorter. In the first case, the tactile bias simulates a lower covered distance, while  $P_-$  perturbation simulates a larger covered distance. Results on the influence of table displacement on movement endpoints are presented in figure 44. Table displacements did have a significant effect on endpoint location in *Tactile* conditions, in a manner consistent with the hypotheses presented above. However, a similar effect of table displacements can be observed in *Control* condition, during which table displacements occurred, but no tactile information was available.



**Figure 44.** Influence of perturbation on movement endpoints **A**, Bi-dimensional endpoint distributions for subject SR in *Tactile* conditions for different perturbation directions. Ellipses are 95% tolerance intervals. Note the shortened axes. **B**, Influence of perturbations on movement endpoints along main movement axis. Error bars are 95% confidence intervals from HSD multiple-comparison test after ANOVA on log-corrected durations with factors subject (random), movement direction and perturbation direction. \*:  $p < 0.05$ , \*\*\*:  $p < 0.001$ . Red : negative perturbations  $P_-$ , blue : no perturbation, green : positive perturbation  $P_+$ .

Such effects in *Control* conditions could not be due to tactile input. As presented in the materials and methods section, we tried to minimize friction forces as much as possible in both conditions. In theory, the friction between two solid surfaces is ruled by Coulomb or Amonton laws: in dynamic conditions, they state that the friction force  $F_f$ , which is a force tangential to the contact surface and opposed to the direction of movement, is proportional to the normal force  $F_n$  and to the dynamic coefficient of friction  $\mu$ . As a consequence, the friction force

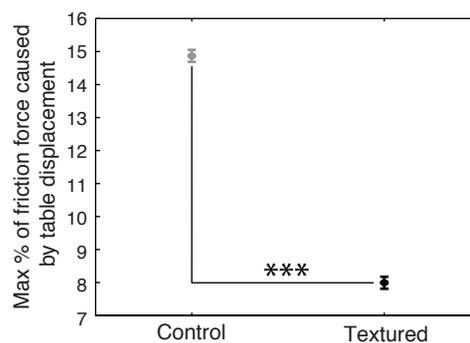
should be independent of the velocity of the two objects:

$$F_f = \mu \times F_n \quad (23)$$

However, the skin is not a solid surface, and Coulomb's law may be insufficient to capture the frictional behavior of skin (Smith & Scott, 1996). Additionally, we used a lubricant to minimize friction forces, and the forces resulting from the friction between two lubricated surfaces are known to be complex. Indeed, for lubricated surfaces, the dynamic friction coefficient is not constant and depends on the ratio between the displacement velocity and the normal load; such a behavior is described by the Stribeck curve. Therefore, the friction coefficient, hence the friction force may depend on the movement velocity as well as the normal force. In order to characterize this relation, we modeled the friction force as

$$F_f = \kappa \times V + \mu \times F_n \quad (24)$$

where  $V$  is the movement velocity and  $\kappa$  the coefficient linking velocity and friction force. The parameters  $\kappa$  and  $\mu$  were fitted independently for each subject and each surface in non-perturbed trials, using forces recorded from the force transducer and velocity derived from the movement-tracking data. Only datapoints corresponding to speeds above  $30 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  were used, as datapoints corresponding to low speeds could be corrupted by the transition between static and dynamic friction forces. Once these parameters obtained, we could predict the modification of the tangential forces introduced by the table movement for each subject and each condition. The ratio between the friction force attained at maximum table velocity and the friction force at the same point if no perturbation was imposed is presented on figure 45. The influence of table displacement on friction force was maximal in *Control* condition, where the table movement (at peak table velocity) could induce changes of 15% in the total friction force.

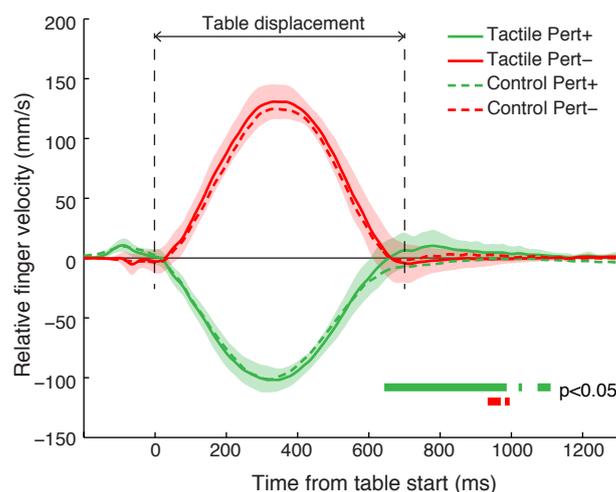


**Figure 45.** Percentage of variation in kinetic friction force caused by table displacement in *Tactile* and *Control* conditions. Error bars are 95% confidence intervals from HSD multiple-comparison test after ANOVA with factors subject, movement direction, condition, perturbation direction.

Perturbations  $P_-$  increased the friction force, while perturbations  $P_+$  reduced it, which could respectively cause undershoots or overshoots. The influence of table perturbations on movement endpoints is consistent with this effect. Even if the effect of the perturbation on friction was twice lower in *Tactile* condition ( $p < 0.001$ ), it was still different from zero. As a consequence, the influence of the perturbations on endpoint locations can not be ascribed to on-line integration of tactile integration with certainty.

## Compensation of tactile perturbation by finger velocity

Because of the influence of table movement on friction forces, any trajectory alteration occurring during the perturbation could be attributed to a physical displacement of the finger by the table. However, any compensation that occurred after the perturbation necessarily resulted from on-line control of the movement. Even more interesting, this on-line compensation would be in different directions depending on whether it was based on proprioceptive input or tactile input. Indeed, in the case of an  $P_+$  perturbation, the friction “pushes” the finger forward, which can potentially be signaled by proprioceptive input. Conversely, tactile information signals that the finger slowed, and is thus behind its real position. As a consequence, an on-line control based on proprioception would cause a slowing of the movement, whereas a control based on tactile information would result in an acceleration. For  $P_-$  perturbations, the opposite is true. Additionally, an on-line control based on tactile information is not possible in *Control* condition, so this slowing in  $P_-$  and acceleration in  $P_+$  condition should affect *Tactile* trials only.



**Figure 46.** Effect of the tactile perturbation on finger velocity. **B**, Velocity of finger relative to table for different perturbation directions and conditions. Mean relative finger to table velocity was subtracted. Colored areas represent 95% confidence intervals.

We computed the relative velocity of the finger with respect to the table, aligning all trajectories on table movement onset. This corresponds to the dotted and dashed lines in figure 40-A. In figure 46, we represent this relative velocity for trials with perturbations in *Control* and *Tactile* conditions. The mean relative velocity in non-perturbed trials (dotted blue curve on figure 40-A) was subtracted for clarity.

Velocity profiles between *Control* and *Tactile* conditions differ significantly after the table movement, both in  $P_+$  and  $P_-$  perturbation directions. As these significant differences occurred after the table movement, they were thus the result of an active on-line control of the movement. These on-line compensations were directed in a manner consistent with the use of tactile information :  $P_+$  movements were accelerated, while  $P_-$  movements were decelerated. These compensations appears to be more important in  $P_+$  perturbations.

## Model

The use of tactile information had two visible consequences in the *Tactile* condition : a reduction of the endpoint variance in non-perturbed trials, and a compensation of the perturbation in the perturbed trials. We thus have two independent sources of information on the weight of the tactile information in the sensorimotor integration. A modeling approach was used to assess the consistency of these two results with the optimal sensorimotor integration hypothesis.

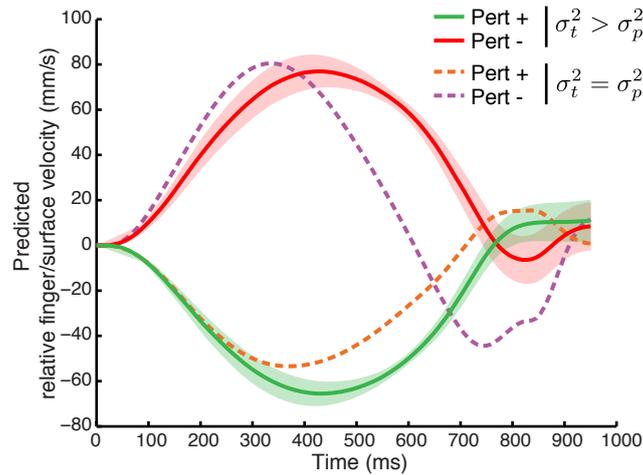
We modeled the arm as a single limb segment (one-dimensional system) of mass 1.5 kg. This limb segment was moved by a pair of muscles, which were subject to both multiplicative (signal-dependent) noise and additive noise. The limb tip was subject to a Coulomb friction force of coefficient  $F=0.3$  N/m.s (the influence of velocity on friction was not modeled). This arm was controlled by a stochastic optimal feedback controller, as described in Todorov (2005). This model uses feedback from the efference copy, as well as sensory feedbacks: proprioception provides position and velocity information, while touch provides velocity feedback. The feedback delays were set to 80 ms, and feedbacks were subject to multiplicative noise.

The variances of the motor noises as well as the variance of the proprioceptive feedback were adjusted from finger kinematics (velocity profile) and endpoint variance observed in *Control* condition. The motor variances were  $\sigma_{mm} = 1.3$  and  $\sigma_{ma} = 0.2$ , and the proprioceptive variances were  $\sigma_{pp} = \sigma_{pv} = 0.027$  (variance of proprioceptive position and velocity feedback). The variance of the tactile feedback was deducted from the reduction of endpoint variance observed in non-perturbed trials in *Tactile* condition (Figure 42). Indeed, in *Control* trials, the sensorimotor system only receives proprioceptive feedback, while it receives both proprioceptive and tactile feedback in *Tactile* condition. The resulting estimate of the tactile variance is  $\sigma_{tv} = 0.095$ .

Modeled finger velocities in perturbed conditions (computed using the parameters specified above) are presented in figure 47, using the same color code as in figure 46. The modeled data is close to the actual data, on-line corrections based on tactile information are subtle, and are visible late in the movement. These low corrections are explained by the large variance of tac-

## Conclusion

tile information compared to proprioceptive information: with the variances computed from endpoints in non perturbed trials, the ratio  $\sigma_t/\sigma_p$  is equal to 3.5. On-line corrections of the movement are thus mostly based on proprioception, which is not biased by table movements. If we run the model using equal values for proprioceptive and tactile variances, the corrections are much more ample and are visible earlier in the trajectory (Figure 47, purple and orange curves).



**Figure 47.** Relative finger to table velocities from a model of optimal integration of tactile input during movement in *Tactile* condition. Red ( $P_-$ ) and green ( $P_+$ ) curves correspond to the results of a simulation using variances extracted from figure 42, where proprioception is more precise than touch. Purple ( $P_-$ ) and orange ( $P_+$ ) curves from a simulation with equal proprioceptive and tactile variances.

## Conclusion

The results obtained in this study show that the sensorimotor system can use fingerpad slip information to control and correct movements during their execution. First, the endpoint variance of movements during which textural information was present was lower than the variance of movements without tactile feedback. Second, the use of tactile information was assessed by perturbations of the tactile input. Here, the principal effect of tactile perturbations, a bias location of endpoints, was confounded with a trivial physical perturbation of the finger by the friction forces. However, several factors showed an unambiguous compensation of the tactile perturbations: durations of the perturbed movements were adjusted, as well as the their velocity after the perturbation.

These observations give ground to several possible modifications of the experimental setup. Since tactile perturbations introduce unwanted passive position deviations, the compensation of the tactile perturbations should be observed after the perturbation. Here, this was only pos-

sible at the very end of the movement, the perturbation lasting a large part of the movement. By using shorter perturbations, or longer movements, it may be possible to gather more precise evidence on the perturbation compensations. Another possibility is to use a secondary unperturbed movement: if the estimate of hand position at the end of the first movement is biased by the tactile perturbation, a compensation should be visible in this second movement. A second version of this experiment will involve "slicing" movements toward a target and back to the starting point.

The studies of the terminal variance of movements and of the amplitude of on-line correction are consistent with an optimal integration of tactile velocity signals. However, the weight of this tactile velocity signal was low, suggesting that it is less reliable than the proprioceptive velocity signals. Are there situations where tactile information is more reliable?

In the introduction, we presented the tactile perception of surfaces as dual: for low spatial frequencies and low speeds, the perception is spatial, while only vibrational cues are used for textures with a high spatial frequency or with rapid movements. Here, the textured surface was quite complex and had a low spatial frequency (in the order of  $5 \text{ cm}^{-1}$ ), with deep indentations. Such a texture could be perceived spatially for low scanning speeds; here however the mean velocity was above  $16 \text{ cm.s}^{-1}$ , and the peak velocity around  $30 \text{ cm.s}^{-1}$ . These speeds are too large for spatial perception of texture, which was thus perceived by the induced vibrations around 80 and 150 Hz for mean and peak velocities. The depth of the indentations in the surface, as well as the uncontrolled distribution of surface protrusions could potentially alter the precision of this vibrational perception, which is known to have thresholds on the order of a few micrometers for such frequencies. The complex properties of the touch receptors indicate that further studies of the influence of texture and movement velocity on the integration of tactile input will be needed.

# Modèles neuronaux pour le contrôle moteur stochastique

---

## Résumé

Les chapitres précédents ont décrit comment les retours sensoriels semblent intégrés de manière statistiquement optimale chez l'humain. La gestion de l'incertitude par le système nerveux central semble donc aussi bonne que possible. Nous avons cherché à évaluer comment des réseaux de neurones pouvaient permettre cette performance. Des études récentes ont mis en évidence la capacité de réseaux à codages populationnels à réaliser des calculs complexes et à représenter des informations probabilistes. Ainsi, il est possible de représenter conjointement, et de manière probabiliste, les variables d'état d'un système. En outre, en spécifiant les poids des connexions entre unités, il est possible d'implémenter des modèles prédictifs ou postdictifs dans ces réseaux. A partir de ces deux caractéristiques, nous avons construit plusieurs réseaux neuronaux capables de générer des trajectoires de mouvements ou de contrôler des mouvements en ligne.

Une partie de ces travaux a été présentée sous forme de poster à la conférence *CoSyNe: Computational and Systems Neuroscience*, en 2007, sous le titre « *Bayesian sensorimotor integration in recurrent networks with population codes* ».

## Introduction

Our nervous system encodes most sensorimotor variables in the form of population codes. In such population codes, a variable is represented by a large number of neurons, each responding noisily to the value of the variable with a generally bell-shaped tuning curve (Georgopoulos et al., 1982; Maunsell & Essen, 1983). Computational studies on these population codes showed that they can accurately encode the values of variables, and proposed that recurrent attractor networks can decode the represented variables in a statistically optimal way (Pouget et al., 1998).

In parallel, psychophysics studies showed that we optimally combine noisy sensory inputs to minimize the variances of our internal estimates (van Beers et al., 1999; Ernst & Banks, 2002). Such observations indicate that our nervous system should not only represent the values of sensorimotor variables, but distributions of probabilities over these variables, or at least infor-

mation relative to their variability. Some computational studies proposed that the encoding of a variable with a noisy population can implicitly represent probabilistic information (Ma et al., 2006). With such *probabilistic population codes*, optimal combination of two uncertain sensory inputs corresponds to the addition of activities of two populations.

In dynamic conditions, the integration of sensorimotor information is equivalent to a Kalman filter (Wolpert et al., 1995), in which sensory information is optimally combined with a prediction of the state of the system by a forward model. Deneve et al. (2007) proposed a population code-based network architecture for the neural implementation of a Kalman filter. This work combines attractor networks with an interesting property of population codes: their similarity to a radial basis function set (Pouget & Snyder, 2000). This property allows to perform complex computations using connection weights in a layer of the model. In Deneve et al. (2007), a radial basis functions layer was used to implement the forward model needed by the Kalman filter.

Last, studies of our movements show that their planning and control appears to be optimal as well. The characteristics of the trajectories of movements can be explained by a programming which goal is to minimize endpoint variance in presence of signal-dependent noise (Harris & Wolpert, 1998). More recently, this open-loop model has been extended to the feedback control of movements, in the stochastic optimal feedback control framework (Todorov & Jordan, 2002).

The possibility to implement forward –and as a consequence, inverse models– with population codes representations, added to the possible representation of probability distributions, allowed us to propose models for optimal planning of movements with population code-based networks. Here we implement approximations of classical movement programming methods, such as minimum jerk (Flash & Hogan, 1985) or minimum variance (Harris & Wolpert, 1998), which could be used to assemble crude motor plans before an optimal feedback control.

## Material and methods

### Encoding

The encoding of a probability distribution with probabilistic population codes is based on the presence of Poisson-like neural noise. In such a noisy population, a high gain of the encoding corresponds to a high signal to noise ratio, resulting in a sharper posterior distribution on the represented variable, and vice-versa (Ma et al., 2006). However, this view has not yet been reconciled with the use of population codes as a radial basis function set. Additionally, recurrent attractor networks, such as the ones used by Deneve et al. (2007), actually “clean” this neural noise, thus suppressing any ability to maintain a probabilistic representation.

As a consequence, we used an extreme simplification for the representation of probabilistic information in a population. Each unit in the population represents the probability that the

state of the system  $X$  is in the preferred state of the unit :  $A_i = P(X = x_i)$ . This is equivalent to a discretization of the probability distribution among the units of the population. We used circular gaussian distributions centered on the values of the state variables, with standard deviations corresponding to the standard deviations of the state estimates. To prevent border effects in some models, we used periodic functions for the representation of probabilities: circular normal (von Mises) distribution were used. In our model, the activity of the units is not affected by noise.

The system represented by this population is a one-dimensional linear system, equivalent to a point moving on a line (or a circle, since our representations are periodical). Depending on the model, the full state of the system can be represented (Figure 48-A): position ( $p$ ), velocity ( $v$ ) and external force ( $a$ ) applied to the point. In conditions without friction or viscosity, this force is equivalent to the acceleration of the system. In this full model, each unit  $i$  has a preferred state  $x_i$  consisting of a preferred position, a preferred velocity and a preferred force  $x_i = (p_i, v_i, a_i)$ . It can thus be viewed as a three-dimensional array, a cube of units, in which the state of the system is be represented by an ellipsoid of activity. In simplified models, used in the next part to for clarity , only position and velocity were represented, velocity being considered as the control signal; the state of the system corresponds to a bump of activity on a two-dimensional map (Figure 48).

## Implementation of internal models

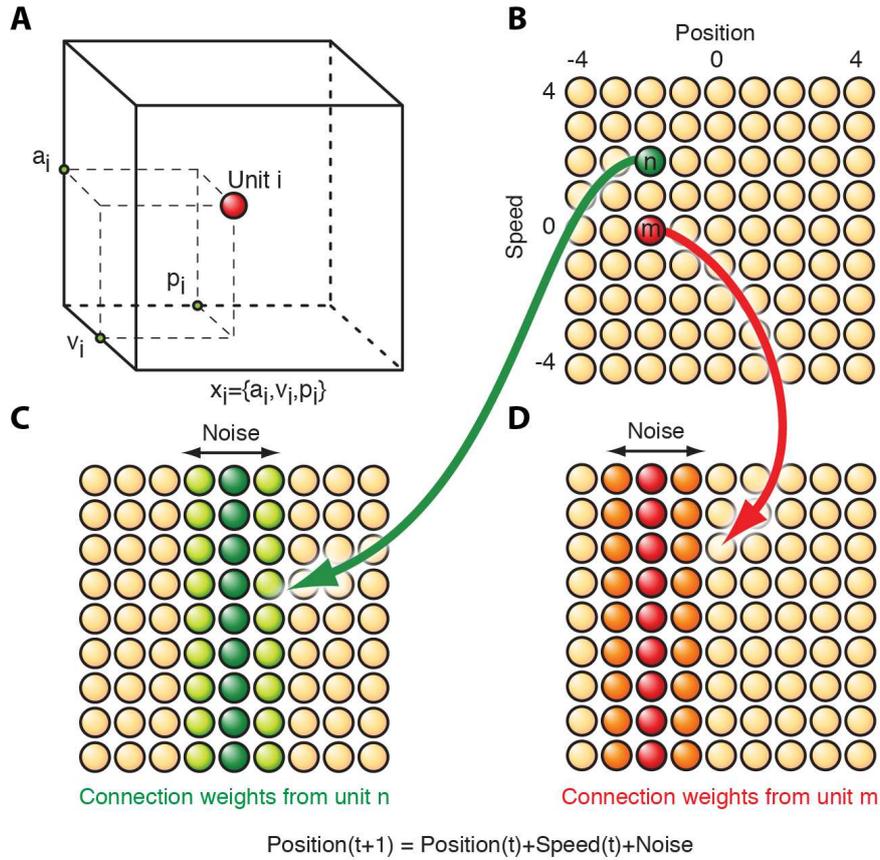
### General principle

As the full state of the system is represented, it is possible to set up the connection weights between neurons (of the same population or of an other population) so that the network activity evolves in a representation of the prediction of the future state of the system, thus implementing a forward model (Deneve et al., 2007). To implement such a forward model, one unit  $i$  is connected with the highest weight to the unit having a preferred state likely to follow the preferred state of  $i$ . A two-dimensional example, without force, is presented in figure 48-B,C,D. The weights originating from two units  $n$  and  $m$  (Figure 48-B) are represented as colormaps in panels C and D respectively. If the weights are recurrent (directed to neurons in the same layer), the maps represented on panels C and D would correspond to the activity in the layer at time  $t$  if activity at time  $t - 1$  was zero in the whole layer except in units  $n$  or  $m$  respectively (panel B).

Here, a simple dynamical model is used : the position at time  $t + 1$  is equal to the sum of the position at time  $t$  and the speed at time  $t$ , plus gaussian noise  $\epsilon$ :

$$p(t + 1) = p(t) + v(t) + \epsilon_p \quad (25)$$

As the unit  $m$  preferred state corresponds to a position  $p_m = -2$  and a speed  $v_m = 0$ ,  $m$  is connected to all neurons with the same position, regardless of the preferred velocity of the



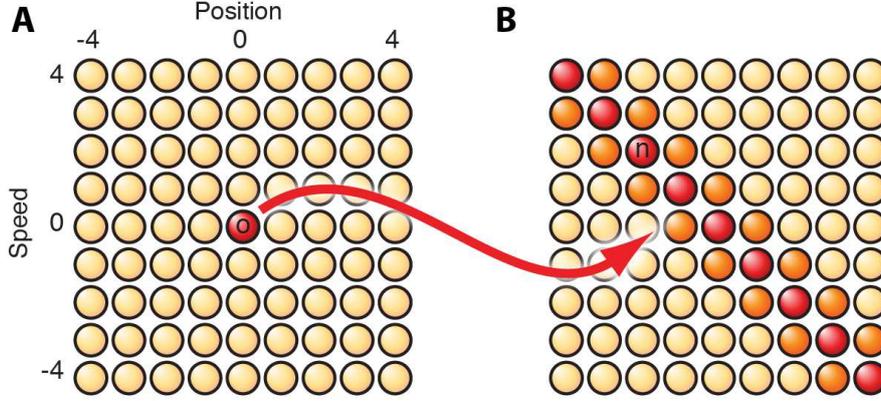
**Figure 48.** **A**, representation of sensorimotor variables. Each unit  $i$  has a preferred state  $x_i$ , corresponding to a preferred position  $p_i$ , speed  $v_i$  and force  $a_i$ . **B,C,D** implementation of forward models. **B**, units  $n$  and  $m$  from which the weights are originating,  $p_m = p_n = -2$ ,  $v_m = 0$ ,  $v_n = 2$ . **C**, weight map for unit  $n$ ,  $n$  is connected all units  $k$  with preferred position  $p_k = p_n + v_n = 0$ . **D**, weight map for unit  $m$ ,  $m$  is connected all units  $k$  with preferred position  $p_k = p_m + v_m = -2$ .

units (Figure 48-D). Indeed, since this simplified network does not represent the force applied to the system, it is not possible to predict the velocity at future times. The unit  $n$  with preferred position  $p_n = -2$  and preferred speed  $v_n = +2$  is connected to all neurons with position  $p_k = p_n + v_n = 0$ . As visible in figure 48-C,D, the width of the hill of activity is not one-unit wide, it is thus possible to represent the uncertainty on future states (due to the noise  $\epsilon_p$ ) by spreading the activity.

As the population represents probabilistic information, these weights represent conditional probabilities. Thus, for the forward model, the weight  $W_{i,j}^f$  connecting unit  $i$  to unit  $j$  is:

$$W_{i,j}^f = P(X_{t+1} = x_j | X_t = x_i) \quad (26)$$

This weight corresponds of the probability of the state being equal to the preferred state of unit  $j$  at time  $t + 1$  knowing that the state at time  $t$  was equal to the preferred state of unit  $i$ .



**Figure 49.** Implementation of backward models. The unit  $o$  of preferred state  $x_o$  is connected to all the units with preferred states that would lead to state  $x_o$ . Here, as  $p_o = 0$  and  $v_o = 0$ , the weight is high toward units  $k$  for which  $p_k + v_k = p_o$ . Note that the backward weights are identical for any unit  $l$  for which  $p_l = p_o$ .

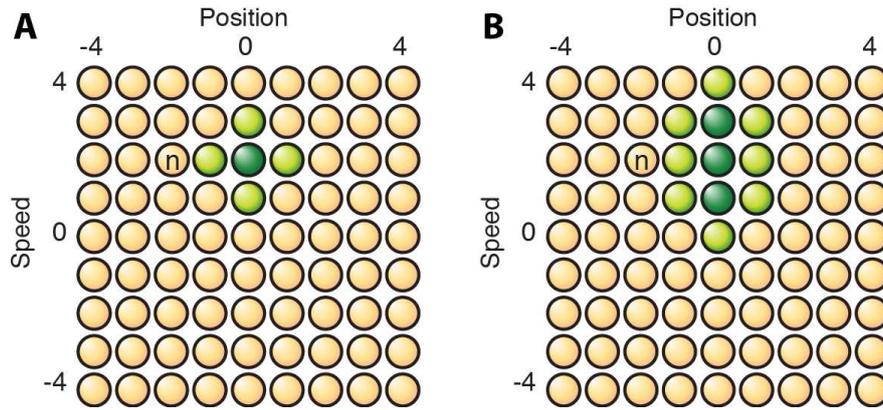
Conversely, these weights can implement a backward model, as represented in figure 49. The backward weights originating from a unit  $i$  correspond to the forward weights directed to unit  $i$ : the backward weights matrix is the transpose of the forward weights matrix. In figure 49, the unit  $i$  is thus connected to all the units  $k$  for which  $p_k + v_k = p_i$ . As an example, this includes the unit  $n$  from figure 48. From a probabilistic perspective, the backward weight from unit  $i$  to  $j$  is:

$$W_{i,j}^b = P(X_{t-1} = x_j | X_t = x_i) \quad (27)$$

This weight corresponds of the probability of the state being equal to the preferred state of unit  $j$  at time  $t - 1$  knowing that the state at time  $t$  was equal to the preferred state of unit  $i$ .

The forward models presented above, for simple two-dimensional states (position,speed), were exempt of underlying hypotheses. One can see that the prediction made by the forward model was minimal: the position is predicted from the previous position and velocity, but no prediction on the evolution of velocity was made, thus creating these columns in the weight maps, visible in figure 48. But in a system with bounded forces, or in a damped system, velocity does not vary abruptly, the hypothesis that the velocity at time  $t + 1$  is close to the velocity at time  $t$  is realistic, and could be implemented in such a model. The dynamical equations are:

$$\begin{cases} p(t+1) = p(t) + v(t) + \epsilon_p \\ v(t+1) = v(t) + \epsilon_v \end{cases} \quad (28)$$



**Figure 50.** Alternative forward connections from neuron  $n$  (Figure 48-B,D). **A**, prediction on velocity is very strong, for systems with low velocity variations. **B**, prediction on velocity is less precise, for system with larger velocity variations.

The weight map would then present a bump instead of a column, the bump being more or less elongated in the velocities dimension depending on the stability of the velocity in the system (Figure 50).

### Minimal 3D forward weights

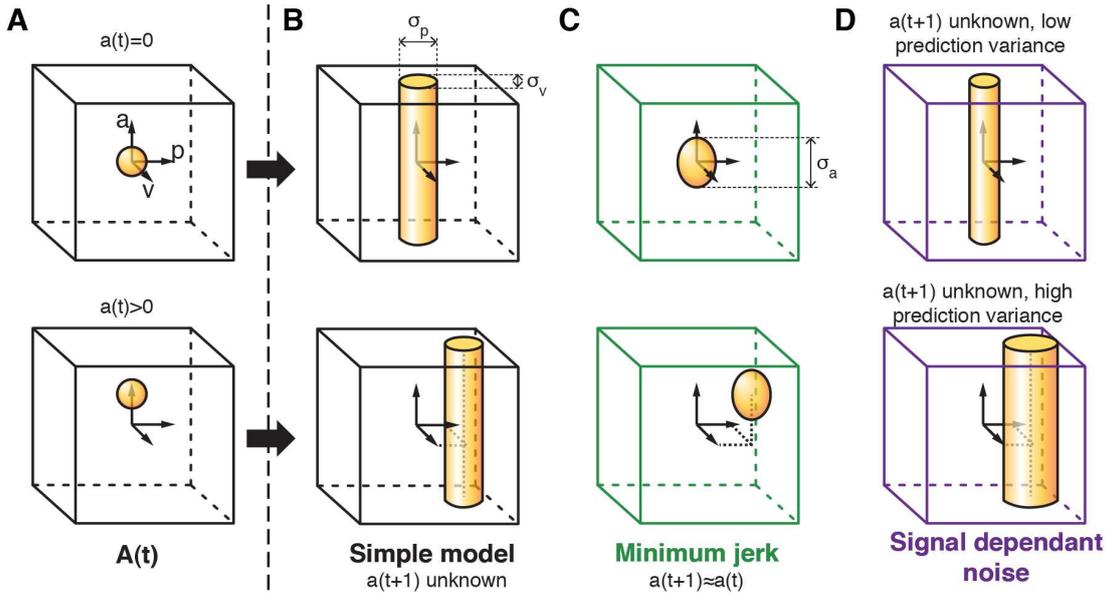
When the state is three-dimensional (position, speed, force), the evolution of the velocity is predicted by the dynamic model, as the force applied on the system is part of the represented state. The most basic model is the 3D equivalent of the model presented in figure 48: the full state of the system at time  $t$  allows to predict the position and the velocity of the system at time  $t + 1$ , no hypothesis on the force at time  $t + 1$  is made. The equations of this dynamical system are:

$$\begin{cases} p(t+1) = p(t) + v(t) + \epsilon_p \\ v(t+1) = v(t) + a(t) + \epsilon_v \end{cases} \quad (29)$$

The weight of the connection from unit  $i$  to  $j$  is thus:

$$W_{i,j}^f = \frac{1}{Z} \exp \left( -\frac{1}{2} \left( \frac{p_i + v_i - p_j}{\sigma_p} \right)^2 - \frac{1}{2} \left( \frac{v_i + a_i - v_j}{\sigma_v} \right)^2 \right) \quad (30)$$

where  $x_i = (p_i, v_i, a_i)$  is the preferred state of unit  $i$  and  $x_j = (p_j, v_j, a_j)$  the preferred state of unit  $j$ ;  $\sigma_p$  and  $\sigma_v$  are the uncertainties of the position and velocity predictions respectively (i.e. the standard deviations of the noises  $\epsilon_p$  and  $\epsilon_v$ ). The shape of such connections for two different originating units are presented in figure 51-B.



**Figure 51.** Implementation of various system dynamics in the forward model weights. **A**, location of the units from which the weights presented in **B**, **C** and **D** originate. **B**, simple dynamical model. Position and velocity can be predicted from the previous state with variances  $\sigma_p$  and  $\sigma_v$ ; no prediction on force is made. **C**, “minimum jerk” model. As variations of force are low, the force at time  $t + 1$  is close to the force at time  $t$ . **D**, signal-dependent noise model. When the control signal is large (bottom panel), the uncertainty on the predicted position and velocity is higher. No prediction on force is made.

In equation 29, the dynamical model used for the system is simple. It is possible to use more detailed dynamical models. In the following,

$$\begin{cases} p(t + 1) = p(t) + v(t) + \epsilon_p \\ v(t + 1) = v(t) + \frac{a(t) - \mu v(t)}{m} + \epsilon_v \end{cases} \quad (31)$$

a viscous friction force (with coefficient  $\mu$ ) is present, as well as inertia (system of mass  $m$ ). In the weight equations above and below, this dynamical model is implemented by replacing  $v_i + a_i - v_j$  with  $v_i + (a_i - \mu v_i)/m - v_j$ . Unless indicated otherwise, we use  $\mu = 0$  and  $m = 1$ , which is equivalent to the dynamics of equation 29.

In the dynamical equations presented above, the position is only computed from the position and the velocity at the previous time step. As a consequence, a force will only have an influence on the position two time steps later. By computing the position at time  $t + 1$  from the speed at time  $t + 1$  such that  $p(t + 1) = p(t) + v(t + 1) + \epsilon_p$ , the dynamical equations can be modified so that the influence of a force is reflected in the position at the following time

step:

$$\begin{cases} p(t+1) = p(t) + v(t) + a(t) + \epsilon_p + \epsilon_v \\ v(t+1) = v(t) + a(t) + \epsilon_v \end{cases} \quad (32)$$

In the weight equations above and below, this dynamical model is thus implemented by replacing  $p_i + v_i - p_j$  with  $p_i + v_i + a_i - p_j$ . Unless indicated otherwise, we use the dynamics of equation 29.

### **Minimum jerk forward weights**

But similarly to what is presented on figure 50, where velocity evolves in a continuous manner, a continuity hypothesis can be made on the evolution of force. Such a forward model relies on the hypothesis that variations of force (and thus acceleration) are minimal. The system dynamics are described by:

$$\begin{cases} p(t+1) = p(t) + v(t) + \epsilon_p \\ v(t+1) = v(t) + a(t) + \epsilon_v \\ a(t+1) = a(t) + \epsilon_a \end{cases} \quad (33)$$

With such weights, limiting the rate of change of the force, we expect to obtain results equivalent to the minimum jerk models of [Flash and Hogan \(1985\)](#). The shape of the corresponding weights are presented on figure 51-C. The weight between unit  $i$  and  $j$  is:

$$W_{i,j}^f = \frac{1}{Z} \exp \left( -\frac{1}{2} \left( \frac{p_i + v_i - p_j}{\sigma_p} \right)^2 - \frac{1}{2} \left( \frac{v_i + a_i - v_j}{\sigma_v} \right)^2 - \frac{1}{2} \left( \frac{a_i - a_j}{\sigma_a} \right)^2 \right) \quad (34)$$

where  $\sigma_a$  is the standard deviation of force predictions.

### **Signal-dependent noise forward weights**

Since the probability of the state is encoded in the population, it is also possible to implement the effect of signal-dependent noise in the forward model. In this case, the predictions are less precise when the force is large; this is represented in figure 51-D. The equations describing the system dynamics are:

$$\begin{cases} p(t+1) = p(t) + v(t) + \epsilon_p \\ v(t+1) = v(t) + a(t) + \epsilon_v + a(t)\epsilon_{\text{sdn}} \end{cases} \quad (35)$$

As a consequence, the standard deviation of the signal-dependent noise is proportional to the magnitude of the force  $a(t)$ . The weight between unit  $i$  and  $j$  is thus of the form:

$$W_{i,j}^f = \frac{1}{Z} \exp \left( -\frac{1}{2} \left( \frac{p_i + v_i - p_j}{\sigma_p} \right)^2 - \frac{1}{2} \frac{(v_i + a_i - v_j)^2}{(a_i \sigma_{\text{sdn}})^2 + \sigma_v^2} \right) \quad (36)$$

Note that the variance of the prediction on velocity depends on the preferred force of the originating unit. When the dynamical model of equation 32 is used, the variance of the prediction of the position also depends on the preferred force of the originating unit:  $\sigma_p^2$  is replaced by  $(a_i \sigma_{\text{sdn}})^2 + \sigma_p^2$ .

For all these different cases, it is straightforward to check that the weights matrices implementing the corresponding backward models are just the transposes of the corresponding forward weight matrices, such that the backward weight  $W^i$  from unit  $i$  to  $j$ ,  $W_{i,j}^b = W_{j,i}^f$ .

## Models and results

### Multi-layered network

#### Model

In the previous section, we have shown how the population encodes the probability of the system being in a given state. Iterating the activity of the population –by using the forward weights once– yields a probabilistic representation of the possible states reachable by the system in one time step. By iterating  $k$  times, we obtain a map of the states reachable from the original state in  $k$  timesteps. Conversely, if we iterate the activity of a population  $l$  times using the backward weights, we obtain a map of all the possible states that could yield to the original state in  $l$  timesteps. Now, let the population iterated forward be initialized with the representation of the starting state of an intended movement, and the population iterated backward be initialized with the representation of the ending state of an intended movement. The product of these two iterated activities represents the distribution of states that are most likely to follow from the starting state after  $k$  time steps and that are most likely to yield to the ending state in  $l$  time steps.

This observation serves as the basis of the multi-layered network presented on figure 52. This network contains as much layers ( $L$ ) as desired steps ( $N_{\text{layers}}$ ) in the trajectory. The first and last layers are initialized with the desired starting and ending states respectively; the desired starting state is likely to be the current state of the system, while the desired ending state is the estimate of the goal location, with velocity and force equal to zero. The intermediate layers are initialized with a uniform distribution.

$$L_1 = P(X(t = 0)) \quad (37)$$

$$L_n = P(X(t = N_{\text{layers}})) \quad (38)$$

$$L_i = \mathcal{U}, \forall i \in [2, N_{\text{layers}} - 1] \quad (39)$$

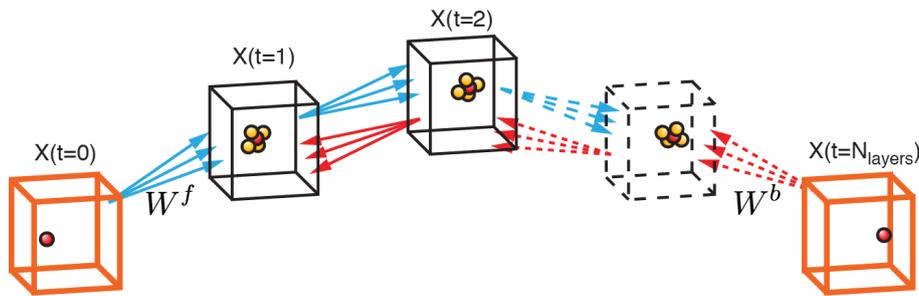
In this network, the connections are not recurrent, but between layers: one layer is connected to the following one by connections implementing the forward model, while each layer is connected to the previous one with the connections implementing the backward model. As a

consequence, the propagation of the activity from the first layer to the next layers allows to represent all possible states attainable from the starting point in time for each timestep. Conversely, the propagation of activity from the last layer to the previous ones yields a representation of all states that can possibly lead to the ending point at each timestep.

By combining these two propagated activities by a product (unit by unit) it should be possible to obtain the more likely states linking the starting state to the ending state. Then, each layer of the network represents the full state of the system at a given step of the trajectory. This was implemented by iterating the activity forward from the starting state to the ending state, then backward from the ending state to the starting state (Figure 52). This forward-backward propagation can be repeated in order to sharpen the activity in the layers of the network.

$$\text{for } i \text{ from } 2 \text{ to } N_{\text{layers}} - 1 : \quad L_i = L_i \times (L_{i-1} \cdot W^f) \quad (40)$$

$$\text{for } i \text{ from } N_{\text{layers}} - 1 \text{ to } 2 : \quad L_i = L_i \times (L_{i+1} \cdot W^b) \quad (41)$$



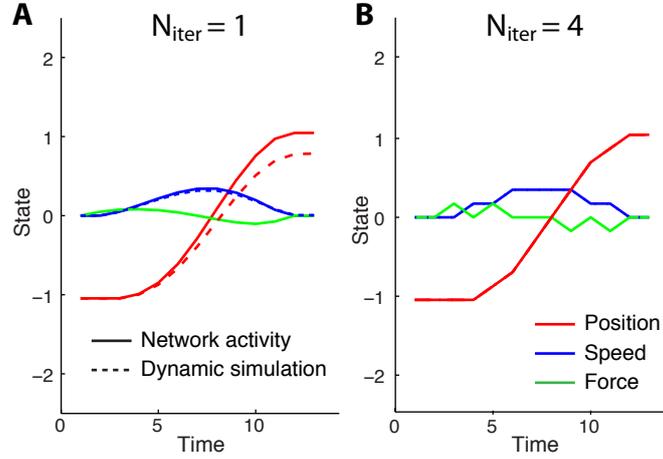
**Figure 52.** Multi-layer network architecture. Each layer represents the full state of the system at a step of the desired trajectory. First and last layers are initialized with desired start and end-points respectively. Activity in the intermediate layers is obtained by iterating the network through the represented connections. Blue arrows: connection weights implementing a forward model  $W^f$ . Red arrows: connection weights implementing a backward model  $W^b$ .

### Results: influence of network parameters

After one or multiple forward-backward propagations, this multi-layer network should represent the temporal succession of states that are likely to be part of a trajectory linking the starting state and the ending state (goal). To obtain sample trajectories (that is, temporal profiles for position, velocity and force), we decode the network activity in each layer, by taking the values for position, speed and acceleration at the center of mass of the layer activity (equivalent to a population vector).

This model has several free parameters: the total number of neurons in each layer  $N$  (i.e. the resolution of the state representation), the number of layers  $N_{\text{layers}}$  (i.e. the number of time steps in the trajectory), and the number of forward-backward propagations  $N_{\text{iter}}$ . In this section, we will present the influence of these last two parameters. Additionally, the prediction

variances  $\sigma_p$ ,  $\sigma_v$  and  $\sigma_a$  need to be specified for the “minimum jerk” model, while the prediction variances  $\sigma_p$  and  $\sigma_v$  as well as the signal-dependent noise coefficient  $\sigma_{\text{sdn}}$  must be specified for the signal-dependent noise model. To simplify, we generally set  $\sigma_v = \sigma_p$ .



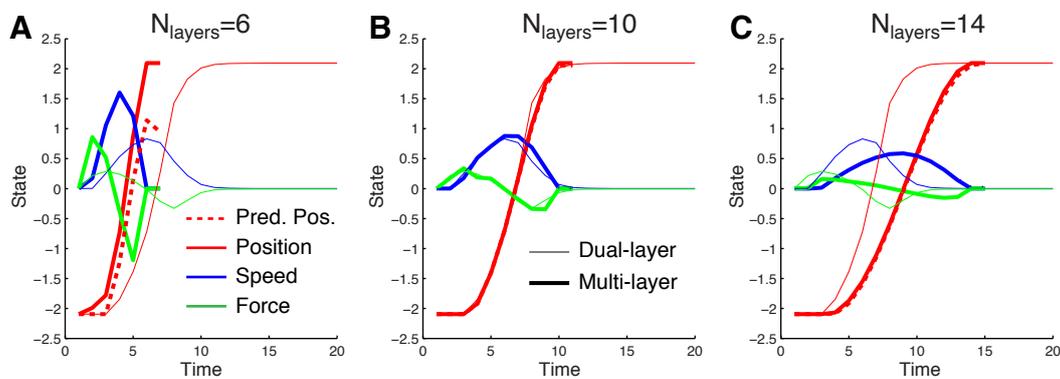
**Figure 53.** Trajectories generated by the multiple-layer network for different numbers of forward-backward propagations. “Minimum jerk” model.  $N = 36^3$ ,  $\sigma_a = 0.4$ ,  $\sigma_p = \sigma_v = 0.04$ ,  $N_{\text{layers}} = 12$ . Green lines: force, blue lines: velocity, red lines: position. The dashed lines correspond to a simulation of the evolution of the dynamical system from the acceleration profile. **A**, single forward-backward propagation: the profiles are smooth, but the position profile is inconsistent with the profile predicted from the force profile. **B**, quadruple forward-backward propagation: the profiles are coherent (the dashed lines are hidden by the solid lines), but the force profile shows discretization.

After a single forward-backward propagation of the network activity, the distributions of states represented in the network can be broadly spread: the trajectory is not defined precisely. More importantly, the trajectory defined by such activities can be erroneous. Indeed, due to the architecture of the system, both starting state and ending state are correct; however, the force, speed and position represented in the intermediate layers can be inconsistent. Such a discrepancy is visible in figure 53-A. Here, the position profile (solid red line) appears to be correct, as it smoothly links the starting point and the goal. However, if a simulation of the dynamical system is initialized at the starting state and receives the forces decoded from the population, the resulting position profile (dashed line) is different from the decoded position profile. This discrepancy is due to the broad representations of states in the intermediate layers, and possibly to the numerical approximations used for the weights (presented later in this document). To minimize this phenomenon in the “minimum jerk” model, the allowed rate of change for the force ( $\sigma_a$ ) must be large compared to the variance of position and speed predictions ( $\sigma_p$  and  $\sigma_v$ ). In figures 52 and 53,  $\sigma_a$  is ten times larger than  $\sigma_p$  and  $\sigma_v$  ( $\sigma_a = 0.4$ ,  $\sigma_p = \sigma_v = 0.04$ ).

Performing more forward-backward passes will sharpen the activity in the intermediate layers (less units will be active). As a consequence, the representations of states will be more

accurate, and the discrepancies between force and position profiles are thus corrected, as visible on figure 54-B, where two forward-backward passes were performed. However, repetitions of these forward-backward passes can have a detrimental effect: the activity in the intermediate layers becomes over-sharpened to the point where only a single unit is active. When only one unit is active, the values of the represented variables are discretized. This discretization is particularly visible on the force profile, as low values of forces can not be represented (Figure 53-B). We indicated above that it was also possible to reduce these discrepancies by using very low values for  $\sigma_v$  and  $\sigma_p$ , which increases the risk of inducing discretization in the weights as well.

In conclusion, several parameters interplay for the correction of these discrepancies between force and prediction profiles: the prediction variances and the number of forward-backward passes. When the prediction variances are high, the risk of discrepancies rises, but more passes can be executed before discretization; when the prediction variances are low, there are less discrepancies, but activity is discretized after few forward-backward passes.

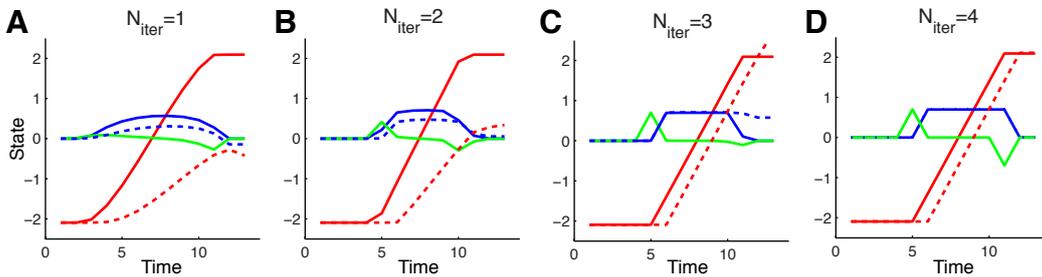


**Figure 54.** Trajectories generated by the multiple-layer network for different numbers of layers. “Minimum jerk” model.  $N = 36^3$ ,  $\sigma_a = 0.4$ ,  $\sigma_p = \sigma_v = 0.04$ ,  $N_{\text{iter}} = 2$ . Green lines: force, blue lines: velocity, red lines: position. Thick lines: multiple-layer network. Thin lines: dual-layer network, for comparison. The dashed lines correspond to a simulation of the evolution of the dynamical system from the acceleration profile. **A**,  $N_{\text{layers}} = 6$ . With a constraint on the rate of change of force, the number of stages is insufficient for the system to reach the goal. **B**,  $N_{\text{layers}} = 10$ . The number of stages in the multi-layer network is equivalent to the duration of the movement predicted by the dual-layer network. In this case, the output of the two models is consistent. **C**,  $N_{\text{layers}} = 14$ . The multi-layer network stretches the profiles to accommodate for the larger number of steps in the trajectory.

The number of layers in the network has a profound influence on the obtained trajectories, as demonstrated in figure 54. In this figure, the number of forward-backward passes is fixed to two, which appears to be optimal for the parameters used. When the number of layers is low (Figure 54-A), the activity of the network does not converge to a coherent trajectory. Indeed,  $\sigma_a$ , which constraints the change of force from step to step, is not large enough to accommodate a trajectory this short. As a consequence, the higher the value of  $\sigma_a$ , the shorter the coherent

trajectories can be. When the number of layers is above the this minimal number, the trajectory stretches: the forces are lower, and the movement slower (Figure 54-C). In conclusion, the duration of the trajectory as well as the shape of the profiles decoded from the multiple-layer network are largely constrained by the number of layers in the network. The study of the influence of other free parameters, such as the variances of the noises or the characteristics of the dynamical system, is thus less informative, and tedious: for each parameter, a number of networks with different numbers of layers must be tested. These studies were conducted on the network presented in the following part, which is exempt of such constraints.

### Results: signal-dependent noise



**Figure 55.** Trajectories generated by the multiple-layer network for different numbers of forward-backward propagations. Signal-dependent noise model.  $N = 36^3$ ,  $\sigma_{\text{sdn}} = 0.2$ ,  $\sigma_p = \sigma_v = 0.04$ ,  $N_{\text{layers}} = 12$ . The dynamical model with a direct influence of force on position was used (Eq. 32). Green lines: force, blue lines: velocity, red lines: position. The dashed lines correspond to a simulation of the evolution of the dynamical system from the acceleration profile. When the number of iterations is low, the profiles are inconsistent. However, with more iterations, the profiles are discretized.

Even with these constraints, the trajectories generated by the network with the “minimum jerk” connections are coherent and realistic (bell-shaped velocity curve) for a large range of parameters. When using the signal-dependent noise model, the constraints imposed by this model render convergence difficult, and no realistic-looking trajectories were obtained. An example is presented on figure 55. With the signal-dependent noise weights, the distributions of states obtained can be very wide. As a consequence, for low number of iterations, there is a large discrepancy between the force and position profiles. However, when the number of passes is increased, the activities become discretized as the profiles become coherent, contrary to the “minimum jerk” model, where the profiles became coherent before discretization arose.

Additionally, the spread of the noises in the signal-dependent noise model had a detrimental consequence on the accuracy of the weight matrix. Indeed, the weight matrix has  $N^2$  elements: when  $N$  is  $36^3$  this matrix contains more than  $2 \times 10^9$  elements, which amounts to more than 16 GB of data if weights are stored as double-precision floats. To run these models on limited hardware, the weight matrix was defined as a sparse matrix: instead of storing the value of each

element, only elements larger than a threshold were stored, along with the coordinates of those elements. This strategy works well when the spread of the weights is low, i.e. when a unit is only connected to few other units. This was not the case in the signal-dependent noise model, as units with large preferred forces were connected to a large number of units. To accommodate this, the sparse threshold was raised, which caused imprecisions in the weight matrix. These imprecisions could further participate in the inaccuracies of signal-dependent noise trajectories.

## Dual-layer network

The multi-layered network imposed a fixed number of steps for the trajectory, with an explicit representation of time. The number of these steps had a profound influence on the shape of the trajectories obtained, which rendered the study of other parameters futile. Additionally, we know well that the durations of movements should depend on other parameters: amplitude, accuracy, etc. As a consequence, such a time-constrained network is not suited for the preparation of trajectories. On a more technical side, this network presented several problems. The convergence process of the network was not very efficient, and could lead to unwanted (as well as unrealistic) discretization. Last, to increase temporal resolution, the number of intermediate layers (i.e. the size of the network) must be increased, which increases convergence time and associated problems.

As a consequence, we developed another model, which is able to converge efficiently and uses time-independent representations. The network presented in this section only needs a couple of layers, which represent the full trajectory, not steps of the trajectory. It was inspired by a modeling study on contour integration by [Williams and Thornber \(2001\)](#).

### Model

The goal of the [Williams and Thornber \(2001\)](#) study was to provide a framework for the detection of closed contours from a set of oriented edge elements. For that, a model of particle diffusion was used: particles traveled at constant speed with a brownian direction, and followed edge elements when they were encountered. These particles had a limited lifespan. As a consequence, an edge element was considered salient (i.e. part of a closed contour) if the probability of a particle coming back to the same element in its lifespan was high. More simply, if a particle was not guided by other edge elements forming a closed contour, of which the edge was part of, the probability of a particle returning to this edge was very low. The authors computed this probability from the probabilities of transitions between all couple of edges in the picture.

These results can be applied to our problem: instead of particles visiting edges, particles are visiting states represented by the network. The probability of a particle moving from one state to another in one time step corresponds to our forward connection weights, which define the probability of being in a given state knowing the previous state. Since the solutions provided in the [Williams and Thornber \(2001\)](#) paper were designed for closed contours, a modification of the weight matrixes  $W^f$  and  $W^b$  is needed. The unit which preferred state is the goal of the

desired trajectory must be connected with a high weight to the unit representing the starting state of the trajectory; this way, the trajectory is closed. Thus, with  $s$  being the desired starting state and  $e$  the desired ending state, the modified matrixes  $W^{fm}$  and  $W^{bm}$  can be computed from the original weight matrix  $W_{i,j}^f$ :

$$\forall i \neq e, j \neq s, W_{i,j}^{fm} = W_{i,j}^f \quad (42)$$

$$\forall j \neq s, W_{e,j}^{fm} = 0 \quad (43)$$

$$W_{e,s}^{fm} = 1 \quad (44)$$

$$W^{bm} = (W^{fm})^T \quad (45)$$

This way, particles that reach the goal will “reappear” at the starting point. As a consequence, states that are part of the most likely trajectories between start and goal have a high likelihood of being visited two times by the same particle. Indeed, particles are likely to move from these states to the goal, and then from the starting point back to these states. For states that are not part of the trajectories linking start and goal, most particles will “die” before returning the same states.

We define  $P^{(n)}(x_i|x_j)$  as the probability of a particle visiting a state  $x_j$  after visiting a state  $x_i$   $n$  time steps ago. This probability can be computed from the matrix  $W^{fm}$  representing the probabilities of having trajectories of length one between states of our network.

$$P^{(n)}(x_i|x_j) = ((W^{fm})^n)_{ji} \quad (46)$$

The relative probability of a particle passing twice along a given state  $x_i$  is thus:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{P^{(n)}(x_i|x_i)}{\sum_{x_j} P^{(n)}(x_j|x_j)} \quad (47)$$

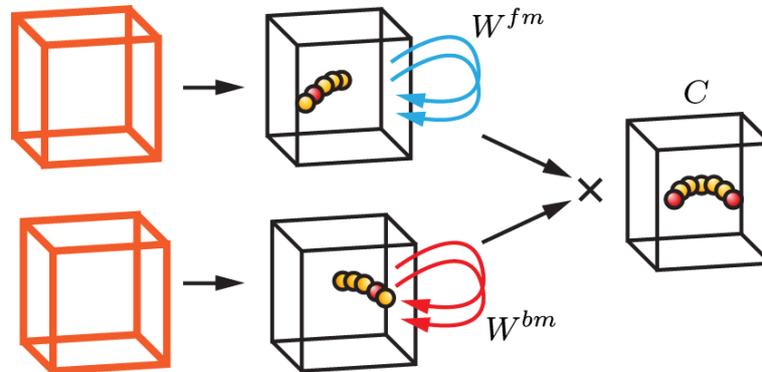
With the modification of the weights presented above, this probability corresponds to the likelihood of the state  $x_i$  being part of a trajectory between the starting state and the goal. This limit can be computed, defining  $\lambda$  as the largest positive and real eigenvalue of  $W^{fm}$ , and  $\bar{s}$  and  $s$  as the left and right eigenvectors<sup>66</sup> of  $W^{fm}$ :

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \left( \frac{W^{fm}}{\lambda} \right)^n = \frac{\bar{s}\bar{s}^T}{\bar{s}^T s} = Q \quad (48)$$

Thus the trajectory probability is given by the diagonal of  $Q$ . It is easy to see that  $Q$  is a projector to the eigenspace defined by  $s$ , similarly  $Q^T$  for  $\bar{s}$ . Thus, from any initial activity, a recurrent network with forward weights progressively converges toward  $s$ . Since  $W^{bm} = (W^{fm})^T$ , a recurrent network with backward weights converges toward  $\bar{s}$ . By multiplying (unit by unit) the

66. Right and left eigenvectors are respectively defined as  $\lambda_R s = W^{fm} s$  and  $\lambda_L \bar{s} = W^{bm} \bar{s}$ .

steady state activity of these populations, we get  $\text{diag}(Q)$  and obtain the trajectory probability distribution (noted  $C$ ). The architecture of such a network is presented on figure 56.

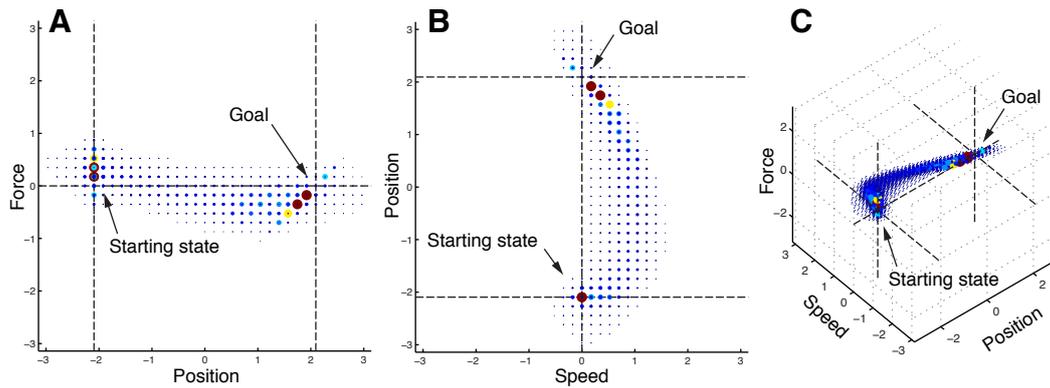


**Figure 56.** Dual-layer network architecture. One layer is iterated by using the modified forward weights  $W^{fm}$ , the other by using the modified backward weights  $W^{bm}$ . Activity converges to the representations of the right and left eigenvectors of the weight matrix. The product of the steady-state activities of the two populations in the combination layer gives a distribution  $C$  of the states most likely to be visited by a trajectory.

### **Decoding of the final activity**

Contrary to the multi-layer network, this model does not provide representations of the system state at different time steps in the trajectory. Indeed, there is no explicit representation of time, as the final activity only represents the probability of a state being part of the trajectory (at an unspecified time); an example of the final activity is presented and commented in figure 57. In order to “read” this trajectory, that is to extract the evolution of position, speed and force in time, we simulated the execution of a movement.

A population is initialized with a representation of the starting state of the system. By iterating this activity once using the forward weights, we obtain the possible states that can be reached from this state. Multiplying this distribution of the possible states by the distribution of the trajectories  $C$  yields a distribution of the states reachable from the original state and that are part of the trajectory. As a consequence, the distribution obtained from this product is considered to be a representation of the state of the system at the first time step in the trajectory. By repeating these two steps –forward propagation and product with  $C$ – until the goal is reached, we obtain a trajectory defined in time which length is not constrained. The representation of the system state at each time step is decoded by the same method used for the multi-layer network. Interestingly, when the multi-layer network is set with a number of layers corresponding to the number of steps needed by the dual-layer network (as in figure 54), the sum of the activities in all layers of the multi-layer network is very similar to the final activity in the combination layer of the dual-layer network (“banana” shape, final correlation between velocity and force).



**Figure 57.** Final activity of the output layer in the dual-layer model, representing likelihood of states being visited during a trajectory between starting state and goal. “Minimum jerk” model.  $N = 36^3$ ,  $\sigma_a = 0.4 \sigma_p = \sigma_v = 0.04$ . The layer is 3-dimensional, as visible on panel C, 2-D projections are presented on panels A and B. The diameter (and color) of each circle is proportional to the visitation likelihood of the corresponding state. **A**, projection in the position and force plane. Note the positive acceleration close to the starting point and the negative acceleration close to the ending point. **B**, projection in the position and speed plane. Note the larger velocities when the position is intermediate between starting point and goal. **C**, 3D-view. Note the “thinning” of the state distribution near the goal: due to the angle of view, this corresponds to a correlation between position and force at the last steps in the trajectory (the applied force must exactly counterbalance the speed).

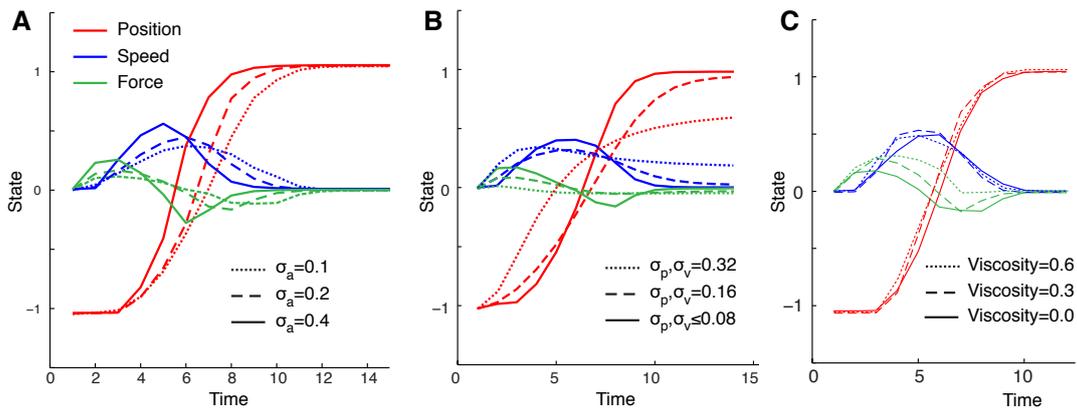
Additionally, let us emphasize that the step in which the population activity is iterated through the forward weights simulates the behavior of the dynamical system. As a consequence, this model is close to a feedback controller using the efference copy.

### Results: “minimum-jerk”

This network allows to test the influence of various free parameters of the model much more easily than the multi-layer network. Indeed, the parameters  $N_{iter}$  and  $N_{layers}$  are not needed here, the network only having two layers in which the activity relaxes. Note that this relaxation of activity requires a sufficiently large number of iterations: once a steady state is reached, the precise number of these iterations is not important. Additionally, there is no risk of discretization.

We first evaluated the influence of parameters in the “minimum jerk” model. The influence of  $\sigma_a$  is presented in figure 58-A. The generated trajectories appear to be appropriate: when  $\sigma_a$  is low, the rate of change for the force is low, which causes low forces, and a slow movement. Conversely, when  $\sigma_a$  is higher, the force can reach a higher value more quickly, the movements are faster.

The variances of the prediction noises for the position and speed ( $\sigma_p$  and  $\sigma_v$ ) have an influence on the accuracy and the correctness of the obtained trajectories, as in the multi-layer model (Figure 58-B). When these variances are too high, the profiles become inconsistent: the



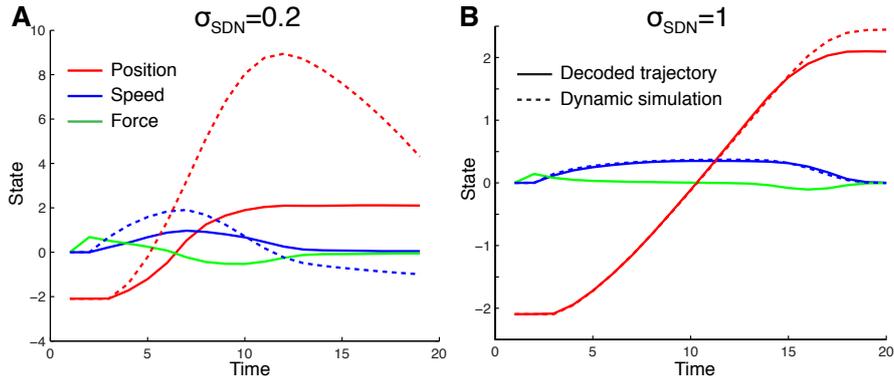
**Figure 58.** Effect of the values of different parameters on the trajectory in the dual-layer model. “Minimum jerk” model. **A**, effect of the values of  $\sigma_a$ .  $N = 54^3$ ,  $\sigma_p = 0.04$ . Large values of  $\sigma_a$  allow a higher rate of change in the force, and faster movements. **B**, effect of the value of  $\sigma_p$  and  $\sigma_v$ .  $N = 32^3$ ,  $\sigma_a = 0.2$ . Large values of  $\sigma_p$  cause imprecise trajectories. Moreover, for high values of  $\sigma_p$ , the force profile is inconsistent with the position profile (there is no positive acceleration when  $\sigma_p = \sigma_v = 0.32$  yet the position rises). **C**, effect of the viscosity in the dynamical model.  $N = 36^3$ ,  $\sigma_a = 0.2$ ,  $\sigma_p = \sigma_v = 0.04$ . Viscosity in the dynamic system is taken in account: with higher viscosity coefficients, the force needed to accelerate the system is higher, and the force needed to decelerate the system lower (no force is needed for the highest level of viscosity: the system stops by itself).

position predicted from the force is different from the decoded position. As in the multi-layer model, high  $\sigma_p$  and  $\sigma_v$  variances allow displacements of the system in the absence of forces, which is a likely cause for these discrepancies.

Last, we tested the influence of viscosity in the dynamical system (Figure 58-C). To compensate for viscosity, which slows the movement down, the movement must last longer, or the forces need to be higher. As visible on figure 58-C, the model compensates for viscous forces by applying more force to the system: movement durations are identical. The modification of the force is accurate, when the viscosity coefficient is large, larger positive forces are applied for a longer time and no negative force is generated at the end of the trajectory, as the viscosity will stop the displacement passively. However, this modification of the forces is surprising: for identical values of  $\sigma_a$ , one would rather expect modifications in the movement duration, as the observed changes in force amplitude correspond to higher values of jerk.

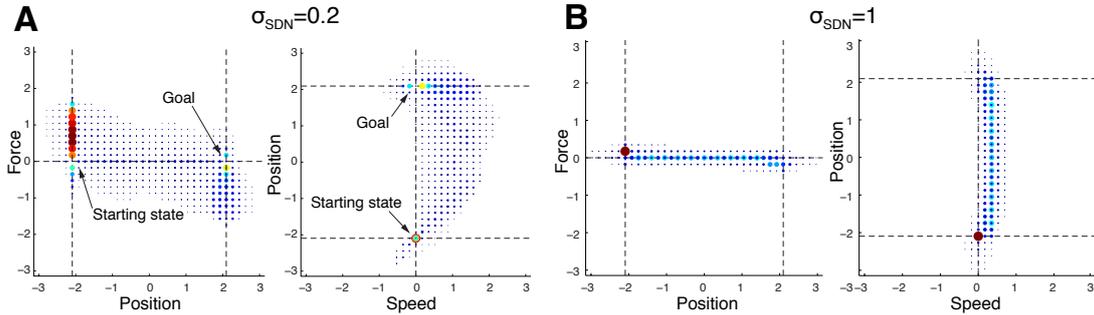
### Results: signal-dependent noise

The signal-dependent noise weights were also tested on this model. We used the variant of the dynamical model described in equation 32, in which the force has an effect on the position at the following step. With the original dynamical model, the delay in the propagation of motor noise to the position prevented convergence to appropriate trajectories. With signal-



**Figure 59.** Signal-dependent noise trajectory with the dual-layer model, for two different levels of signal-dependent noise.  $N = 36^3$ ,  $\sigma_p = \sigma_v = 0.04$ . The dynamical model with a direct influence of force on position was used (Eq. 32). **A**,  $\sigma_{sdn} = 0.2$ . The decoded profiles are inconsistent. **B**,  $\sigma_{sdn} = 1$ . The decoded profiles are coherent, the forces used are minimal: a small accelerating force is used at the beginning, a small decelerating force used at the end.

dependent noise weights, the parameter of interest is  $\sigma_{sdn}$ , which is the coefficient linking the force and the standard deviation of the motor noise.



**Figure 60.** Final activity of the output layer in the dual-layer model with signal-dependent noise weights, for two different levels of signal-dependent noise.  $N = 36^3$ ,  $\sigma_p = \sigma_v = 0.04$ . The dynamical model with a direct influence of force on position was used (Eq. 32). The layer is 3-dimensional, two different 2-D projections are presented on the left (force, position) and on the right (position, speed). The diameter (and color) of each circle is proportional to the visitation likelihood of the corresponding state. **A**,  $\sigma_{sdn} = 0.2$  **B**,  $\sigma_{sdn} = 1$

Profiles obtained for two levels of signal-dependent noise are presented in figure 59. The activities obtained in the combination layer were very diffuse, and proved difficult to decode with the signal-dependent forward weights. As a consequence, we used weights providing predictions of position and speed, without predictions on force (Equation 30). With low signal-dependent noise (Figure 59-A), the force and position profiles are not consistent. With high signal-dependent noise (Figure 59-B), the trajectory is smooth and the profiles are mostly co-

herent. To understand these differences better, we represented the final activity of the network in these two cases on figure 60. In figure 60-A, representing the final activity for a low value of  $\sigma_{\text{sdn}}$  we observe that the likely trajectory presents high positive forces at movement start, null forces in intermediary positions, and large negative forces near the goal. For a larger value of  $\sigma_{\text{sdn}}$  (Figure 60-B), the represented trajectory uses a low force at movement onset, null forces for intermediate positions and small negative forces at movement end. This corresponds to the force profile decoded on figure 60-B. Thus, both activities appear to be similar with each other, with much higher starting and ending forces when the signal-dependent noise is lower. The incorrect profiles obtained in the low-SDN case are probably due to a difficulty in extracting and decoding the steps of the trajectory, as the representation of the trajectory is very diffuse, as visible on figure 59-A.

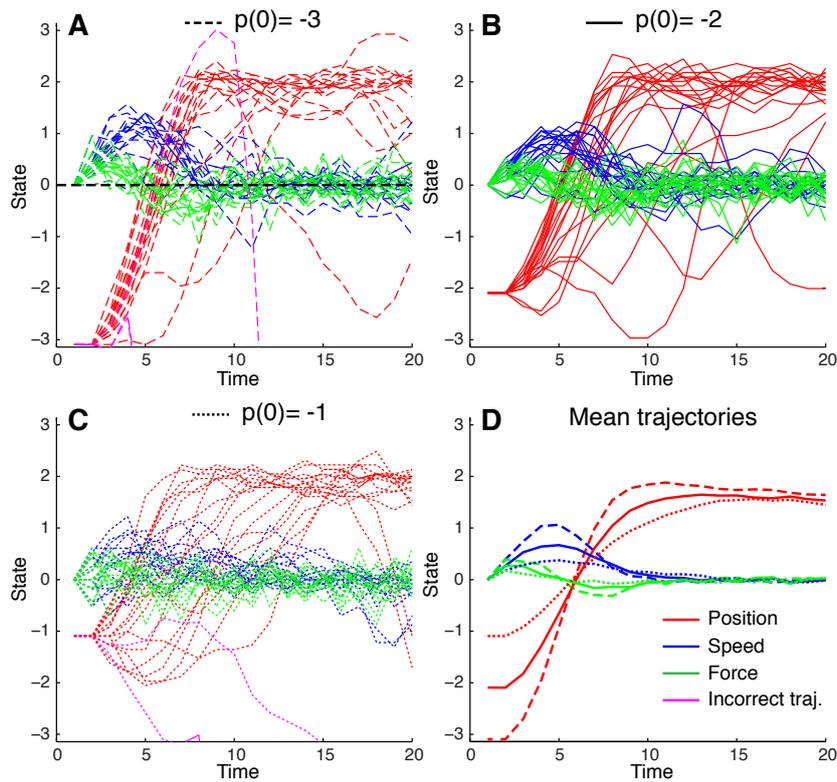
At first sight, the relation between the intensity of the forces and signal-dependent noise appears to be coherent: when the signal-dependent noise is low, larger forces are less noisy. Indeed, the trajectory contains larger forces when  $\sigma_{\text{sdn}} = 0.2$  than when  $\sigma_{\text{sdn}} = 1$ . However, in both cases, the force for intermediate positions is around zero: the force profile consists of a force pulse to initiate the movement followed, after a delay, by a negative force pulse to stop it. In the network with  $\sigma_{\text{sdn}} = 1$  this behaviour could be due to the resolution of force representation: the force applied at movement beginning and movement end is the lowest possible. When  $\sigma_{\text{sdn}} = 0.2$ , the initial and final forces are well above minimal representable force, yet such a profile seems to be present.

This observation denotes that the observed profiles are not optimal, as trajectories planned optimally in the presence of signal-dependent noise do not show this type of profiles but smooth force profiles (Harris & Wolpert, 1998). Apart from a possible implementation problem, this could indicate that our model does not generate optimal trajectories, but only likely trajectories given the constraints imposed by the weights. Such a behavior leads to realistic profiles for the “minimum-jerk” model, but not with signal-dependent noise.

### **Results: feedback control**

To extract trajectories from the output of this model, we simulated the execution of a movement by using forward weights to predict the future state, and the final activity to select the states that were part of the likely trajectory. In such simulations, probabilistic information on force was conserved, which is not the case for actual movements (muscles do not generate probability distributions of forces!).

To test the possible use of the output of this model for the actual feedback control of a movement, we used its final activity as an inverse model. Indeed, for a given position and speed of the system it is possible to extract a distribution of likely forces. To discard probabilistic force information, a random force can be selected from this probability distribution. From this force, it is then possible to predict the next state of the system (or to control an actual system). By initializing the system to different positions, and by repeating these steps (extracting a proba-



**Figure 61.** Probabilistic generation of trajectories from the final activity of the dual-layer network. “minimum-jerk” weights.  $N = 36^3$ ,  $\sigma_p = \sigma_v = 0.04$ ,  $\sigma_a = 0.4$ , Starting state  $p = -2, v = 0, a = 0$ , ending state  $p = 2, v = 0, a = 0$ . At each time step, the force applied to the system was chosen randomly from the distribution of forces represented by the final activity for the current position and speed. **A**, 20 sample trajectories for starting position  $p(0) = -3$  **B**, 20 sample trajectories for starting position  $p(0) = -2$  **C**, 20 sample trajectories for starting position  $p(0) = -1$  **D**, Mean trajectories (100 repetitions) for different starting positions ( $p(0) = -3, -2, -1$ ). Trajectories that “escaped” from the represented range of states (represented in magenta in panels A,B and C) were excluded for the computation of the mean.

bility distribution over the forces for the current state, selecting a force from this distribution, computing the new state) we simulated a large number of “feedback-controlled” movements. Results are presented on figure 61.

When the dynamical system is initialized with the state that was used as a starting state for the network (Figure 61-B), a majority of the trajectories are close to the trajectories of figure 58. However, a few trajectories take a longer time to reach the goal because of incorrect forces at movement start, or actually leave the goal once reached. For this reason, the mean of these trajectories (Figure 61-D, solid lines) is slightly undershooting the goal.

To test the generalizability of the output, we initialized the dynamical with different states than the starting state of the network. When the starting position is lower than the position in the starting state for the network (Figure 61-A), we observe fast trajectories, that appropriately

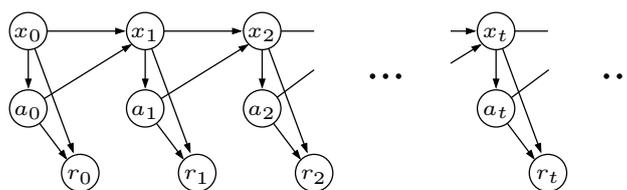
reach the goal. This is also visible on the mean trajectories (Figure 61-D, dashed lines). However, when the starting position is placed at an intermediate position between the network's starting state and ending state (Figure 61-C), we observe a large quantity of slow trajectories, or, to be more precise, of trajectories that appear to be delayed. Some of the trajectories even start in the wrong direction: these movements are directed toward the original starting state of the network, from which the trajectory specified by the network activity can then be used. As a consequence, the mean trajectories from this starting state are severely slowed (Figure 61-D, dotted lines).

These results show that the final activity in the combination layer of this network can be used, in a limited way, for feedback control of movements. Indeed, the provided solution is not easily generalized: if the actual state of the system differs too much from the trajectory represented in the network, the generated trajectories are not appropriate.

## Markov decision process

The solutions described in the previous parts only provide steps or distributions for the most likely trajectories between two states. However, if these trajectories are constrained by specified forward and backward weights, nothing ensures that the obtained trajectories are optimal. Moreover, we showed that the output of the dual-layer network could only be used in a limited way for feedback control. Thus, as an attempt to propose a more formalized answer to the problems raised in this study, we modeled the system as a Markov decision process (MDP), and adapted solutions described in Toussaint, Harmeling, and Storkey (2006) and Toussaint and Storkey (2006).

### Model

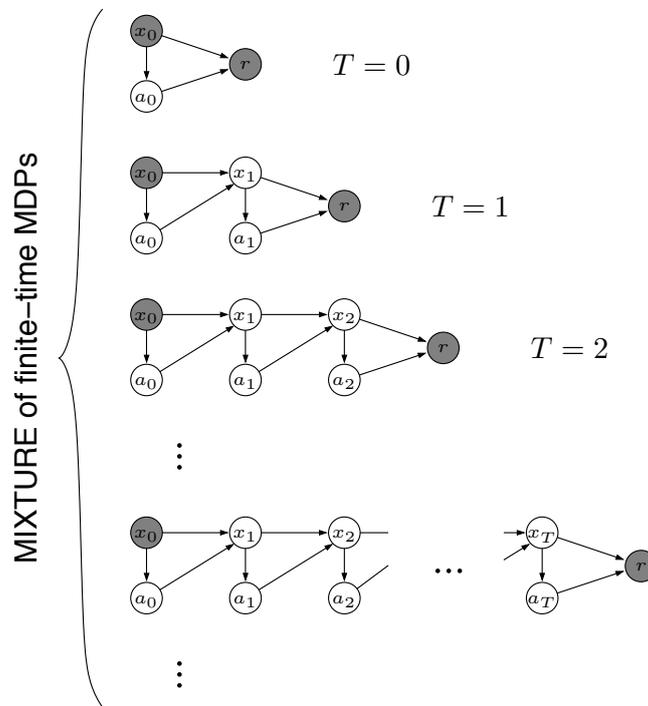


**Figure 62.** Markov decision process, from Toussaint and Storkey, 2006.  $x$  denotes the state variables  $(p, v)$ ,  $a$  the actions and  $r$  the rewards.

Here, a system evolves in time, the state  $x$  of the system at time  $t + 1$  depending only of the state of the system at time  $t$  and on the action  $a$  chosen at time  $t$ , hence its Markov denomination (Figure 62). In our example, the state variables of the system are the position and velocity, whereas the action is the applied force; the state is thus a two dimensional representation. The state transition matrix, describing the probability of the state at time  $t + 1$  knowing the state at time  $t$  and the action at time  $t$  is equivalent to the forward weight matrix  $W^f$  presented before,

but does not include a prediction of the force, which is not part of the state. As such, it is a proper probabilistic implementation of state space models. As a consequence, the “minimum jerk” models can not be implemented with this model.

At each time step, a reward  $r$  can be obtained, depending on the the current state and the chosen action. Here, the reward is given when the state is equal to the desired state and the applied force is zero; the reward is absent for all other states or actions. As the transition matrix and the reward are known *a priori*, solving the MDP is finding the optimal policy  $\pi$  which maximizes the reward over time; the policy implements the choice of action from the observed state. This policy is equivalent to a full inverse model, which gives the needed optimal force from any state.

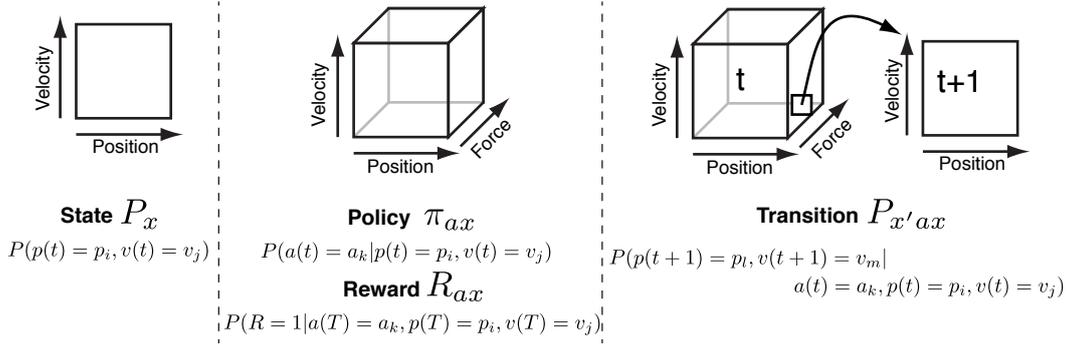


**Figure 63.** Mixture of finite time MDPs, from Toussaint and Storkey (2006). Maximizing the likelihood of obtaining rewards in this mixture of finite time MDPs is equivalent to solving the original MDP, presented in figure 62.

Toussaint and Storkey (2006) show that this Markov process of undetermined length can be equivalent to a mixture of finite time Markov decision processes. Such finite time Markov decision processes have identical parameters, but they are of length  $T$  and a binary reward is received at the last time step (Figure 63). When a discounting time prior  $P(T = \tau) = \gamma^\tau(1 - \gamma)$  is chosen, maximizing the likelihood of observing the reward in the mixture of these finite time MDPs is equivalent to solving the original MDP. The temporal discount is a way to express the urgency of the movement, and can be viewed as a representation of the system’s motivation.

The adaptation of the components presented in [Toussaint et al. \(2006\)](#) for the system we model is presented in figure 64. Conventions for shortened denomination of the parameters are also presented in this figure ( $P_x$ : state,  $\pi_{ax}$ : policy,  $R_{ax}$ : reward,  $P_{x'ax}$ : transition matrix). Additionally, let  $P_{x'x}$  be the probability of being in state  $x'$  at time  $t + 1$  knowing the state is  $x$  at time  $t$  and the current policy:

$$P_{x'x} = P(x_{t+1} = x' | x_t = x; \pi) = \sum_a P_{x'ax} \pi_{ax} \quad (49)$$



**Figure 64.** Representation of the dynamical system as a Markov decision process. Note that the reward is binary and given at the last time step  $T$ . The transition matrix is only five-dimensional, unlike the  $W^f$  matrix which was six-dimensional. We used the system dynamics equations to specify the transition matrix. Here, the policy is specified as a probability distribution over the actions. An actual policy implements the choice of the action  $a^* = \operatorname{argmax}_a \pi_{ax}$

[Toussaint and Storkey \(2006\)](#) propose an expectation maximization (EM) algorithm to find an optimal policy. In the E-step, the value  $q$  is computed, this value is the probability of receiving the reward in  $\tau$  time steps (the reward is only given at the final time step  $T$  in a finite-time MDP) knowing the state and the action at time  $t$ :

$$q_{t,\tau}(a, x) = P(R = 1 | a(t) = a, x(t) = x, T = t + \tau; \pi) \quad (50)$$

As we are in a Markov chain, this quantity is independent of  $t$ , and can be noted  $q_\tau$ . It can be computed iteratively by going backward in time from the reward. To this end, we define  $\beta_\tau$  as the probability of receiving a reward in  $\tau$  timesteps, knowing the current state; this is equivalent to the expected cost-to-go in classical Bellman equations. Note that on the contrary to  $q$ ,  $\beta$

does not specify the action: the current policy is used to determinate the action.

$$\beta_\tau(x) = P(r = 1 | x(T - \tau) = x; \pi) \quad (51)$$

$$\beta_0(x) = \sum_a R_{ax} \pi_{ax} \quad (52)$$

$$\beta_\tau(x) = \sum_{x'} P_{xx'} \beta_{\tau-1}(x') \quad (53)$$

When  $\tau$  is zero,  $q$  is equal to the reward matrix  $R_{ax}$ ; for larger values of  $\tau$   $q$  is:

$$q_\tau(a, x) = \sum_{x'} P_{x'ax} \beta_{\tau-1}(x') \quad (54)$$

In the M-step, a new policy  $\pi^*$  (equivalent to a set of action values) is computed from the previous policy and values of  $q$  for different  $\tau$ :

$$\pi_{ax}^* = \frac{\pi_{ax}}{Z} \sum_{\tau=0}^{\infty} P(T = \tau) q_\tau(a, x) \quad (55)$$

$Z$  is a normalization constant and we saw above that  $P(T = \tau)$  is given by the discounting time prior  $\gamma^\tau$ . As this discounting time prior converges toward zero,  $q$  only needs to be computed for  $\tau_{\max}$  values of  $\tau$ , defined such that  $\gamma^{\tau_{\max}}$  is sufficiently low. This EM algorithm converges rapidly toward an optimal policy; by using  $\operatorname{argmax}_a \pi_{ax}$  we obtain the optimal action for each possible state of the system.

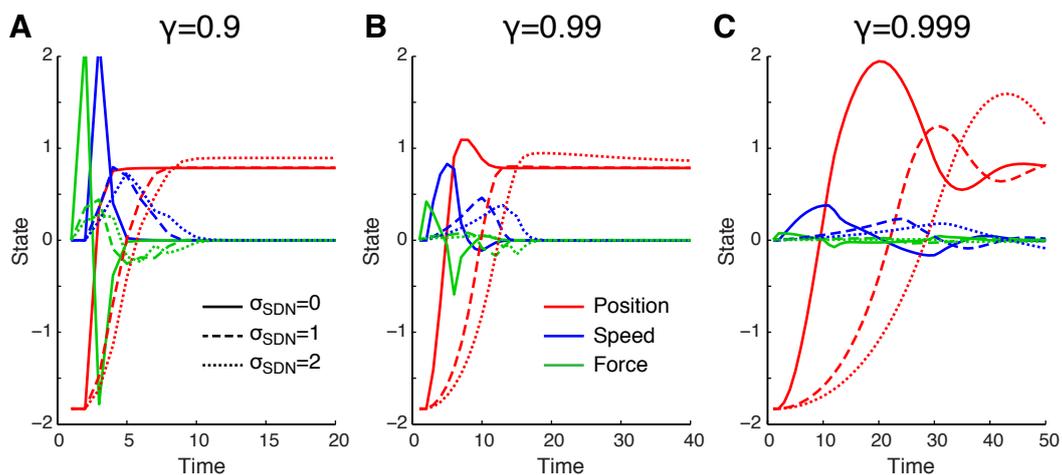
The previous models used propagations of population activities through connections between units, which approximates biological processes. The E-M algorithm, however, involves several interlocked iterative processes:

- At the higher level, the E-M steps must be repeated a certain number of times:
- During each E-step, values of  $\beta$  and  $q$  must be computed by iterating backward in time from the reward.
- During the M-step, the new policy is computed by summing over the values of  $q$ .

The storage of a set of values for  $q$ , and the execution of such sequential processes by neural-like processes appears to be unlikely. However, it may at least be possible to perform simultaneously the E and M step, without the need for storing values of  $q$ . A population of units, which activity is initialized with the representation of the reward, and which activity evolves through weights representing  $P_{xx'}$  could represent in time the different values of  $\beta$ . A population receiving inputs from this  $\beta$  population through weights implementing the transition  $P_{x'ax}$  would successively represent the values of  $q$ . If this last population sums in time the received activities (with a time discounting factor), it would represent  $\pi_{ax}^*$ . The principal difficulty would then be to use this new policy to update the recurrent weights of the population representing  $\beta$ , and to start this process again. Here the E-M algorithm was run in its mathematical form.

## Results

Contrary to the previous models which outputs were representations of likely trajectories, this model provides a policy, associating an action (here, a force) to each state of the system (a given position and speed). In theory, this policy indicates the optimal force needed to reach the desired end-state. To obtain force, velocity and position profiles, we need to simulate an actual movement. The state of the system is initiated with the starting position and velocity (generally zero), and the policy indicates the optimal force for this state. From this force, the current state of the system, and the dynamical equations, we obtain a prediction of the next state, for which the policy indicates the new force, etc. Even more than with the dual-layer network, this is equivalent to actual feedback control of the movement with an internal model using the efference copy. Indeed, since the policy specifies the optimal force for all states of the system, all possible deviations in the trajectory can be corrected on-line. Additionally, the state estimate could integrate actual sensory feedback, not only a forward model. For this, a network such as the one presented by [Deneve et al. \(2007\)](#) could be used.



**Figure 65.** Simulation results for the MDP model for different strengths of signal dependent-noise and different time-discounting priors.  $N = 25^2$ ,  $\sigma_p = \sigma_v = 0.04$ , circular normal distributions were used. Note the different time scales for each panel. **A**,  $\gamma = 0.9$  When no signal-dependent noise is present, the force profile is of the “bang-bang” type, the desired state is reached in only four time steps. When the signal dependent-noise is larger, the movements are slower, but are still fast. **B**,  $\gamma = 0.99$  With a larger time-discounting prior, all movements are longer. The movement with no SDN is longer than in panel A, and shows an overshoot, which is corrected. The movement with the largest SDN presents a slight overshoot, which remains uncorrected. **C**,  $\gamma = 0.999$  The movements are even slower, and they appear to oscillate around the desired endpoint.

The main parameters in this model are the value of the signal-dependent noise, and the value of the discounting time prior. Indeed, the computation depth of  $\tau$  depends on the value of  $\gamma$ : when  $\gamma$  is close to one, the depth needs to be higher. In practice, we set this depth  $\tau_{\max}$  so that

$\gamma^{\tau_{\max}} < 10^{-2}$ . The number of E-M steps was set in order to assure a convergence of the policy, evaluated visually through a real-time representation of the current policy. The influence of both  $\sigma_{\text{sdn}}$  and  $\gamma$  on the obtained trajectories is presented on figure 65.

When the time-discounting prior is held constant (i.e. when panels of figure 65 are observed independently), the signal-dependent noise appears to affect the generated trajectories in an expected way. Indeed, when no signal-dependent noise is present, the force profile is close to a “bang-bang” profile, whereas force profiles are smoother when the coefficient for the SDN is larger (see panel A).

The time-discounting prior has a profound effect on the obtained trajectories. Indeed, this parameter sets a penalty on movement duration, as the value of the reward received after a movement of length  $T$  is equal to  $\gamma^T$ . When  $\gamma$  is low (Figure 65-A), the value of the reward drops rapidly with movement duration. As a consequence the obtained movements are short, and large forces are used, even when the signal-dependent noise is high. When  $\gamma$  is closer to one, the trajectories are longer. However, we notice the emergence of unusual trajectories for large values of  $\gamma$ . Indeed, in Figure 65-C, all trajectories present severe overshoots of the goal, and even seem to oscillate around the goal. Such a behavior is also visible in panel B, when there is no signal-dependent noise: the trajectory overshoots the goal, but this overshoot is immediately corrected, without oscillations. While it appears to be logical for such a behavior to be absent for low values of  $\gamma$  (movement times must be low), an optimal trajectory, even when the time constraint is low or absent, should not show overshoots or oscillations, which both cause additional motor noise. We suspect that these oscillations are due to the circular representations used: the goal can be reached by using positive forces at movement start, but also by using negative forces. When the starting state is closer to the goal, the oscillations are reduced, which supports this hypothesis: it is shorter to go directly to the goal than to reach the goal from the opposite direction.

In conclusion, the policy obtained by solving a Markov decision process allows feedback control of movements. Additionally, the obtained result can be generalized, contrary to the output of the dual-layer network: the policy provides a force for each state of the system. The specified goal can thus be reached from any starting state, while the policy can be generalized to different goals by translation.

However, several difficulties were encountered; as such, this model is still a work-in-progress. First, the E-M algorithm used to solve the MDP is not readily implementable in neural-like networks. Nevertheless, we provided potential ways of implementing stages of this algorithm in neural networks; these should be tested. Second, we observed oscillating trajectories when the constraint on movement time was low. We suspect that these oscillations are due to the circular nature of the representations. Unfortunately, the use of non-circular representations is still problematic at the time, mostly because of important edge effects.



# Conclusion générale

---

Même s'ils étaient basés sur un ensemble de connaissances commun et sur une problématique commune – la représentation et la gestion de l'incertitude pour l'action –, les travaux entrepris durant cette thèse furent variés. Ces diverses approches ont tenté de mieux cerner comment le système nerveux central tient compte d'informations sensorielles et motrices (copie d'efférence) bruitées et retardées.

Les travaux de modélisation nous ont permis de montrer que des réseaux de neurones simples peuvent construire des distributions de probabilités complexes, permettant de planifier et de contrôler les mouvements. Pour cela, nous avons utilisé des représentations probabilistes de l'état du système à contrôler : les unités des réseaux construits représentent conjointement la position et la vitesse du système, ainsi que la force appliquée. Ces représentations sont proches des encodages populationnels, ubiquitaires dans le système sensorimoteur. Les calculs sont réalisés par l'intermédiaire des connexions entre les unités, dont les poids sont calculés pour permettre des prédictions ou des post-dictions sur l'état du système. Ainsi, lorsque l'activité du réseau représente un état donné du système, la propagation d'activité *via* ces poids permet de prédire – de manière probabiliste – l'état futur du système, ou bien de déterminer l'état précédent du système.

Plusieurs réseaux ont été construits : les premiers permettent de planifier un mouvement, c'est-à-dire de générer une représentation de la trajectoire liant le point de départ au but. Notre but est d'obtenir des trajectoires optimales, mais les sorties de ces premiers réseaux correspondent plutôt à des représentations probabilistes des variétés de trajectoires possibles. Ces sorties, représentant conjointement position, vitesse et force, sont cependant suffisantes pour réaliser un contrôle *feedback* fruste, peu généralisable. Pour aller plus loin et obtenir un réel réseau contrôleur, par exemple capable de corriger des erreurs importantes de trajectoire, il faut séparer la représentation de l'état du système (position, vitesse) de l'action à entreprendre (force). Le dernier modèle décrit, basé sur la résolution d'un processus de décision markovien, permet une telle dissociation, et fournit ainsi l'équivalent d'un modèle inverse : pour chaque état du système, il décrit l'action à entreprendre pour atteindre le but.

Techniquement, la construction de tous ces réseaux s'est révélée complexe. En effet, même pour la représentation de l'état d'un système unidimensionnel, plusieurs dizaines de milliers d'unités étaient nécessaires, car les informations de vitesse, position et force devaient être représentées conjointement. De plus, lorsque autant d'unités étaient utilisées, et que les connexions étaient récurrentes – c'est-à-dire quand toutes les unités sont interconnectées –, le nombre de connexions était de l'ordre de plusieurs milliards.

D'une part, la simulation de tels réseaux a posé des difficultés d'ordre purement numérique : comment stocker les valeurs des poids de connexion et comment faire fonctionner ces modèles

en un temps raisonnable en utilisant un ordinateur personnel ? Du fait de ces limites computationnelles, nous avons dû faire des approximations sur les poids, en ne représentant pas les connexions de faible poids, et nous avons limité la finesse des représentations utilisées. Le comportement des réseaux était donc contraint par ces approximations, ce qui se ressent sur certains résultats obtenus.

D'autre part, ces observations témoignent du problème d'explosion combinatoire auquel le système sensorimoteur est confronté : si la modélisation d'un système à une dimension est limitée par les capacités d'un ordinateur personnel, comment notre système nerveux central contrôle-t-il des mouvements mettant en jeu plusieurs dizaines de muscles ? Pour les systèmes biologiques, multidimensionnels, les activations de chaque muscle sont contraintes par les états des autres muscles, et par les propriétés physiques du système contrôlé ; ainsi, la variété des états possible est limitée. Computationnellement, il serait donc possible de modéliser des systèmes plus complexes en limitant l'échantillonnage à l'espace utile, c'est-à-dire en construisant pas de neurones qui représentent les états inatteignables – *pruning*. En prenant en compte les redondances du système modélisé, et en ne représentant pas conjointement toutes les variables, il serait possible de réduire drastiquement le nombre d'unités nécessaires : la position et la vitesse pourraient par exemple être représentées dans deux populations séparées.

Enfin, certains aspects des algorithmes utilisés restent à améliorer. En effet, l'algorithme de type *expectation maximization* utilisé pour résoudre le problème décisionnel de Markov donnait des résultats prometteurs, mais qui ne semblaient pas encore optimaux. En outre, celui-ci n'était absolument pas implémenté de manière biologiquement plausible, mais nous avons proposé des pistes pour améliorer cet aspect.

La partie expérimentale a permis de confirmer l'existence de mécanismes d'estimation et de contrôle optimaux chez l'humain. D'une part, nous avons clarifié les modalités de l'utilisation d'information visuelle par le système nerveux central pour la réalisation de saccades en conditions lumineuses. D'autre part, nous avons montré la capacité du système sensorimoteur à utiliser optimalement de l'information tactile pour le contrôle des mouvements du membre supérieur.

Ce travail sur l'intégration tactile est tout à fait novateur : les modalités sensorielles traditionnellement étudiées dans le cadre du contrôle des mouvements du bras sont la vision et la proprioception. Cependant, lorsque la pulpe des doigts est en contact avec une surface texturée lors d'un mouvement, la modalité tactile pourrait potentiellement fournir une estimation de la vitesse de déplacement du bras. En construisant un dispositif robotisé permettant de perturber l'information tactile sans que le sujet ne s'en rende compte, nous avons montré que le système nerveux central peut intégrer une information tactile, et l'utiliser pour contrôler les mouvements en ligne. En outre, nous avons montré que cette information tactile semble être intégrée de manière statistiquement optimale : la précision de l'information tactile semble être plus faible que celle de la proprioception, son poids dans la combinaison est donc faible.

De par sa nouveauté, cette étude a été exploratoire, et nous sommes à même de proposer de nombreux ajustements pour les protocoles futurs. En effet, certains points peuvent être améliorés, mais surtout, certains problèmes doivent être corrigés. Le principal écueil rencontré fut l'existence de forces de frottement « non-classiques » lors du glissement du doigt sur une surface lubrifiée : au lieu de ne dépendre que de la force normale, les forces de frottement dépendaient de la vitesse de déplacement relative entre le doigt et la surface. Or, la perturbation tactile consistait justement en une altération de cette vitesse de déplacement relative ; en conséquence, d'éventuels ajustements en ligne de la trajectoire du bras étaient masqués par un déplacement passif du bras. Pour corriger cela, nous proposons une tâche mettant en jeu l'exécution de deux mouvements consécutifs, dits de *slicing* : un premier mouvement dirigé vers une cible brièvement affichée, et un second mouvement de retour vers le point de départ. Si l'information tactile est perturbée uniquement durant le premier mouvement, la perturbation – pouvant potentiellement entraîner des déplacements passifs du bras – est découplée de la correction, qu'il sera alors facile de caractériser. Dans un tel protocole, il serait même possible d'envisager des perturbations tactiles dans une direction orthogonale au mouvement. Celles-ci ont été écartées du protocole actuel parce qu'elles causent des déviations passives du bras même pour des forces de frottement « classiques ».

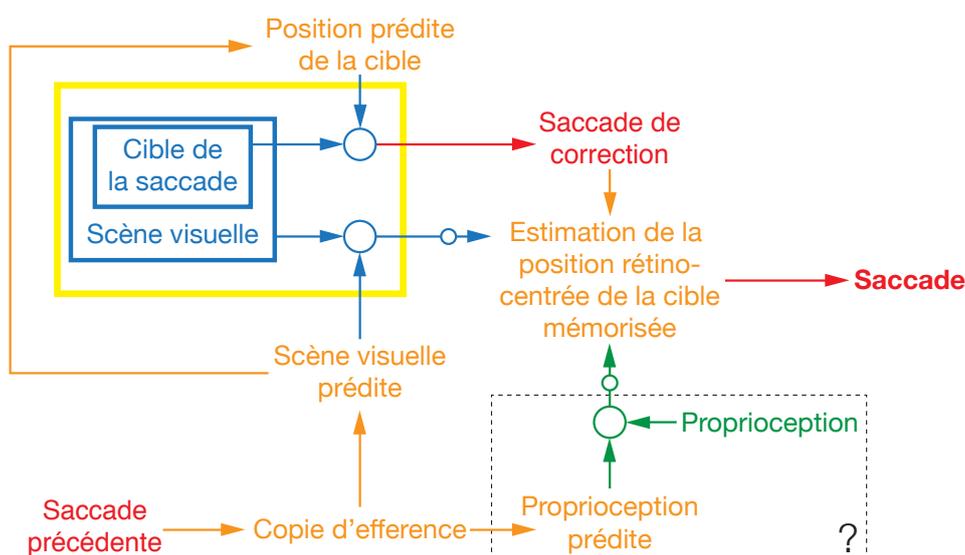
Comme énoncé précédemment, le poids de l'information tactile était faible. Cela était peut-être dû à la texture utilisée, à la fréquence spatiale trop élevée pour permettre une détermination précise de la vitesse de déplacement du doigt. En conséquence, nous envisageons de tester plus avant le rôle de la texture dans l'intégration d'information de vitesse tactile. Enfin, en perturbant systématiquement l'information tactile durant les mouvements, il serait possible d'étudier des phénomènes d'adaptation, et de faire le parallèle avec les adaptations aux déviations visuelles.

Enfin, dans l'autre partie expérimentale de cette thèse, nous avons éclairé les modalités d'utilisation de l'information visuelle pour la planification des saccades. Lorsqu'une séquence de saccades mémorisées est réalisée, le système visuo-moteur doit, après chaque saccade, prendre en compte la nouvelle orientation de l'œil pour mettre à jour les représentations rétinocentrées des cibles des prochaines saccades. Trois informations peuvent être utilisées afin d'estimer la nouvelle orientation de l'œil : la prédiction de l'orientation de l'œil basée sur la copie d'efférence, la proprioception des muscles extra-oculaires, et enfin l'information visuelle réafférente.

En variant de manière contrôlée la fiabilité des informations visuelles, nous avons mis en évidence une intégration optimale de cette information visuelle : lorsque l'information visuelle était riche, son poids était supérieur. Pour cela, la scène visuelle pouvait être constituée de la cible de la saccade, d'un fond texturé ou des deux. Lorsque la scène visuelle était constituée du fond texturé et de la cible, le poids de l'information visuelle était supérieur aux poids observés en conditions simples. En outre, nous avons mis en évidence une altération de la précision de l'information visuelle pré-saccadique et post-saccadique selon les délais des saccades réalisés. Ces altérations, probablement dues à la dynamique des processus visuels, nous ont fourni

une autre source de variation de la précision de l'information visuelle : là encore, les évolutions du poids de l'information visuelle témoignaient de mécanismes d'intégration optimaux. Ainsi, une prédiction peut être réalisée : lors de l'exécution d'une séquence de saccades à la lumière, la variance des points finaux devrait dépendre de la richesse de l'environnement visuel.

MUNUERA et al. (2009) observaient que l'information visuelle semblait avoir un poids plus grand lorsqu'une saccade de correction était exécutée. Nous avons aussi obtenu un tel résultat. Or, nous avons également montré que lorsque la scène visuelle était constituée seulement de la cible de la première saccade, la saccade de correction et la mise à jour de l'estimation de l'orientation de l'œil étaient basés sur la même estimation de la position de cette cible. Sachant que les saccades de correction sont plus probables lorsque l'erreur visuelle est grande, sélectionner les essais avec saccades de correction introduit un biais : les essais sélectionnés sont ceux pour lesquels l'erreur visuelle estimée était plus grande. Cela explique le poids apparemment élevé de l'information visuelle dans les essais avec saccade de correction.



**Figure 66.** Schéma récapitulatif de l'intégration d'information post-saccadique. Les résultats obtenus au cours de cette thèse sont encadrés en jaune : la scène visuelle complète peut être utilisée optimalement pour la mise à jour de l'information rétinocentrique, tandis que seule l'information relative à la cible est utilisée pour initier les saccades de correction. Les points qui nécessitent d'autres vérifications (utilisation de la proprioception) sont encadrés en tireté noir. La mise à jour de l'estimation de la position rétinocentrique de la cible mémorisée correspond à une prise en compte implicite de la position de l'œil. La saccade de correction est basée uniquement sur l'information visuelle relative à la cible de la saccade initiale. L'éventuelle exécution d'une saccade de correction est prise en compte lors de la préparation de la saccade suivante. En bleu : informations visuelles. En orange : prédictions et estimations internes. En vert : proprioception. En rouge : saccades. Les petits cercles représentent la pondération de chaque information par sa précision relative.

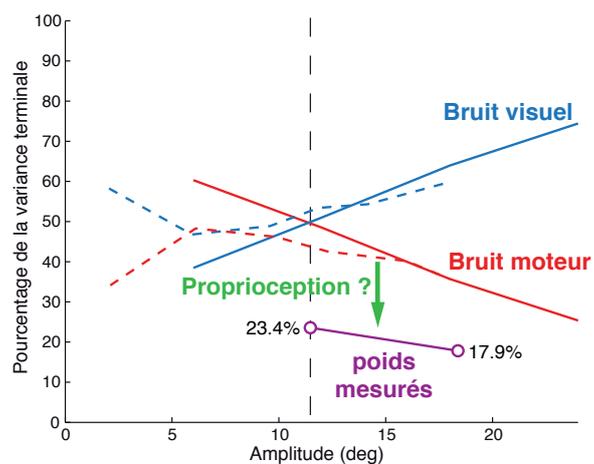
Cependant, les saccades de correction n'utilisent pas nécessairement toute l'information visuelle disponible, en cela, elles sont sous-optimales. En effet, les déplacements du fond texturé seul ne causaient pas de saccades de correction, et le fond ne participait pas à leur préparation lorsque la cible était également affichée et déplacée. Les modalités de l'intégration d'information visuelle après une saccade sont schématisées figure 66.

Notre étude confirme l'optimalité de l'intégration d'information visuelle post-saccadique pour la préparation d'une saccade principale. Cependant, nous avons testé plusieurs amplitudes de saccades, et obtenons un résultat différent de celui obtenu dans « *Optimal sensorimotor control in eye movement sequences* », puisque le poids de l'information visuelle semble décroître avec l'amplitude des saccades. Les résultats obtenus par MUNUERA et al. (2009) sont pourtant cohérents avec leur estimation des variances motrice et visuelle.

Pour mieux comprendre cette différence, nous avons caractérisé les bruits moteur et visuel d'une autre manière. A partir de données expérimentales, nous avons déterminé les variances de ces bruits en modélisant la progression de la variabilité spatiale des saccades au cours de leur exécution. Le modèle utilisé consistait en un contrôleur *feedback* optimal, qui a permis de modéliser fidèlement la progression de la variabilité et de prédire les corrélations observées entre durée, amplitude et valeur du pic de vitesse des saccades. Nos estimations de l'évolution des proportions de bruits moteur et visuel en fonction de l'excentricité sont présentées figure 67. Notons ici que la variance de chacun de ces bruits augmente avec l'excentricité, mais pas au même taux : la variance visuelle augmente plus rapidement, ce qui explique l'augmentation de sa proportion. Ceci se comprend de manière intuitive : la variance motrice dépend essentiellement du temps de mouvement et, en conséquence, croît de façon approximativement linéaire avec celui-ci. Cette variance est donc une fonction quasi-linéaire de l'amplitude de la saccade alors que la variance visuelle en est une fonction quadratique.

Le poids de l'information visuelle dans la combinaison d'information post-saccadique devrait correspondre à la proportion de bruit moteur, indiquée en rouge sur la figure 67. L'évolution prédite du poids de l'information visuelle est donc cohérente avec l'évolution observée dans le chapitre « [Intégration de l'information visuelle post-saccadique](#) » : plus la saccade est grande, moins l'information visuelle devrait être prise en compte. Le lecteur attentif aura cependant remarqué que les poids théoriques obtenus sont bien plus importants que les valeurs observées expérimentalement. Les origines de cette différence sont certainement multiples.

Premièrement, nous avons montré que l'augmentation de la précision de l'information visuelle entraîne une augmentation du poids de cette information. Or, il est tout à fait probable que les stimuli utilisés n'aient pas atteint la précision maximale possible : en utilisant des stimuli différents, il est probablement envisageable d'augmenter encore le poids de l'information visuelle. Ceci est vérifiable expérimentalement, mais un écueil est à prévoir : ces modifications risquent de permettre la localisation de la cible mémorisée, ce qui rendrait les résultats obtenus triviaux. Pour déterminer quel type d'information visuelle est utilisée, il pourrait aussi être inté-



**Figure 67.** Evolution des variances des bruits moteur et visuel selon l'amplitude de la saccade. Les courbes tiretées correspondent aux valeurs extraites par van Beers (2007). En violet sont indiqués les poids maximaux de l'information visuelle post-saccadique mesurés dans le chapitre « Intégration de l'information visuelle post-saccadique ».

ressant de tester des fonds présentant des textures de fréquences spatiales uniques et contrôlées, ou encore de présenter des fonds ne couvrant pas la totalité du champ visuel.

Deuxièmement, nous avons mis en évidence l'influence de paramètres temporels sur l'utilisation d'information visuelle. Ces influences sont probablement à mettre sur le compte des mécanismes mêmes de l'intégration d'information visuelle, mais aussi sur le compte de phénomènes de compétition ou de détérioration d'information mémorisée. En conséquence, la variance visuelle mise en jeu lors de la préparation et l'exécution d'une saccade visuellement guidée ne correspond peut-être pas exactement à la variance de l'information visuelle post-saccadique, dont l'intégration est limitée par ces phénomènes.

Finalement, l'éventuelle intégration d'information proprioceptive pourrait expliquer ce faible poids de l'information visuelle post-saccadique. En effet, celle-ci pourrait fournir une information sur l'orientation de l'œil indépendante des incertitudes de localisation visuelles et des incertitudes motrices. Si son délai (WANG et al., 2007) rend l'information proprioceptive inutilisable pour le contrôle en ligne de courtes saccades, celle-ci pourrait être utilisée après une saccade et fournir une information sur l'orientation de l'œil indépendante des incertitudes de localisation visuelles et des incertitudes motrices. Si son intégration est retardée, elle pourrait être la cause de la baisse du poids de l'information visuelle observée pour de longs délais de la saccade mémorisée. La contribution proprioceptive est délicate à estimer ; la répétition de l'expérience pour des saccades de plus faible amplitude pourrait permettre de la caractériser. Comme le poids de l'information visuelle devrait être élevé dans ce cas, l'intégration d'information proprioceptive pourrait causer une baisse importante de ce poids. Enfin, si la variabilité des signaux proprioceptifs dépend de l'excentricité de l'œil par rapport à son orientation de repos, l'influence de

la proprioception pourrait également être testée en variant systématiquement l'excentricité de l'œil à l'issue de la première saccade, tout en gardant les autres paramètres constants.

En introduction de cette thèse, nous avons présenté les bases neurales de la copie d'efférence et du modèle interne pour le système oculomoteur. Le *remapping* permet la prédiction de la scène visuelle post-saccadique. Ici, nous émettons l'hypothèse que la scène visuelle prédite est comparée avec la scène visuelle réafférente afin de générer un signal d'erreur permettant de mettre à jour l'estimation de la position de la cible mémorisée. Le remapping étant généralisé dans les aires visuelles extra-striées, plusieurs régions cérébrales sont à même d'effectuer de telles comparaisons.

CRAPSE et SOMMER (2008c) proposent que les champs oculomoteurs frontaux (FEF) sont à la base de telles opérations ; ils ont présenté des résultats allant dans ce sens lors d'une conférence (CRAPSE & SOMMER, 2008b). Ils ont réalisé des enregistrements électrophysiologiques chez le singe lors d'une tâche au cours de laquelle un stimulus visuel autre que la cible pouvait être déplacé pendant la saccade. Certains neurones de FEF – particulièrement ceux présentant un *remapping* – semblaient avoir une activité liée à l'amplitude du déplacement du stimulus observée à la fin d'une saccade.

MUNUERA et DUHAMEL, en revanche, ont recherché de telles activités dans l'aire latérale intra-pariétale (LIP), lors d'une expérience pendant laquelle la cible de la saccade était déplacée (résultats non publiés). Ils ont mis en évidence une modulation de l'activité de certains neurones de LIP par la précision absolue des saccades principales : ces neurones étaient plus actifs lorsque la saccade était peu précise, et cela, indépendamment du déplacement éventuel de la cible, c'est-à-dire de l'erreur visuelle.

Il est difficile de tirer des conclusions définitives de ces études en cours. En effet, les résultats de CRAPSE et SOMMER (2008b) sont prometteurs, le signal qu'ils mettent en évidence pourrait être à la base de nos observations. Cependant, il n'ont pour l'instant pas montré de sensibilité directionnelle à l'erreur visuelle : l'activité des neurones est modulée par l'amplitude de l'erreur, pas par sa direction. Les résultats de MUNUERA et DUHAMEL n'indiquent pas l'utilisation d'information visuelle réafférente, le signal mesuré est d'origine interne.

Enfin, le calcul de cette erreur visuelle n'a probablement pas lieu dans une région unique. En effet, notre étude mettait en évidence une dissociation de l'utilisation de l'information visuelle pour la mise à jour de l'estimation de la position de l'œil et pour la préparation de saccades de correction, nous soupçonnons par conséquent la mise en jeu de régions différentes pour ces deux processus. Si le FEF et LIP paraissent être des candidats idéaux pour la génération du signal d'erreur permettant la mise à jour de la position de la cible mémorisée, le colliculus supérieur pourrait être le substrat de l'estimation d'erreur visuelle à l'origine des saccades de correction. En effet, les saccades de correction sont générées rapidement, et sur la base d'informations visuelles simples et saillantes – la cible. Des travaux de stimulation magnétique trans-crânienne pourraient confirmer l'importance des régions corticales FEF et LIP, mais la confirmation de

notre hypothèse sur le colliculus supérieur nécessiterait des travaux d'électrophysiologie chez le singe.

# Bibliographie

---

- ABRAMS, R. A., MEYER, D. E. & KORNBLUM, S. (1989). Speed and accuracy of saccadic eye movements : characteristics of impulse variability in the oculomotor system. *J Exp Psychol*, 15(3), 529–43.
- ADRIAN, E. D. & ZOTTERMAN, Y. (1926). The impulses produced by sensory nerve endings : part 3. impulses set up by touch and pressure. *J Physiol (Lond)*, 61(4), 465–83.
- ALITTO, H. J. & USREY, W. M. (2004). Influence of contrast on orientation and temporal frequency tuning in ferret primary visual cortex. *J Neurophysiol*, 91(6), 2797–808.
- ALLEN, D, LAMB, G. D. & WESTERBLAD, H. (2008). Skeletal muscle fatigue : cellular mechanisms. *Physiol Rev*, 88(1), 287.
- ANDERSEN, R. A., ESSICK, G. K. & SIEGEL, R. M. (1985). Encoding of spatial location by posterior parietal neurons. *Science*, 230(4724), 456–8.
- ANDERSON, C. (1994). Basic elements of biological computational systems. *International Journal of Modern Physics C-Physics and Computer*, 5(2), 135–138.
- ANGEL, R. & HIGGINS, J. (1969). Correction of false moves in pursuit tracking. *J Exp Psychol*, 1–3.
- ATKESON, C. G. & HOLLERBACH, J. M. (1985). Kinematic features of unrestrained vertical arm movements. *J Neurosci*, 5(9), 2318–30.
- BAHILL, A, CLARK, M & STARK, L. (1975). The main sequence, a tool for studying human eye movements. *Mathematical Biosciences*.
- BARASH, S, MELIKYAN, A, SIVAKOV, A, ZHANG, M, GLICKSTEIN, M & THIER, P. (1999). Saccadic dysmetria and adaptation after lesions of the cerebellar cortex. *J Neurosci*, 19(24), 10931–9.
- BARLOW, H. B., BLAKEMORE, C & PETTIGREW, J. D. (1967). The neural mechanism of binocular depth discrimination. *J Physiol (Lond)*, 193(2), 327–42.
- BARTHELMÉ, S. & MAMASSIAN, P. (2009). Evaluation of objective uncertainty in the visual system. *PLoS Comput Biol*, 5(9), e1000504.
- BATTAGLIA, P. W. & SCHRATER, P. R. (2007). Humans trade off viewing time and movement duration to improve visuomotor accuracy in a fast reaching task. *J Neurosci*, 27(26), 6984–94.
- BAUD-BOVY, G & VIVIANI, P. (1998). Pointing to kinesthetic targets in space. *J Neurosci*, 18(4), 1528–45.
- BAYES, M & PRICE, M. (1763). An essay towards solving a problem in the doctrine of chances. *Philosophical Transactions*, (53), 370–418.
- BAYS, P. M. & HUSAIN, M. (2007). Spatial remapping of the visual world across saccades. *Neuroreport*, 18(12), 1207–13.

- BAYS, P. M. & WOLPERT, D. M. (2006). Computational principles of sensorimotor control that minimize uncertainty and variability. *J Physiol (Lond)*, 578(Pt 2), 387–96.
- BECK, J. M., MA, W. J., KIANI, R., HANKS, T. D., CHURCHLAND, A. K., ROITMAN, J., ...POUGET, A. (2008). Probabilistic population codes for bayesian decision making. *Neuron*, 60(6), 1142–52.
- BECKER, W. & FUCHS, A. F. (1969). Further properties of the human saccadic system : eye movements and correction saccades with and without visual fixation points. *Vision Res*, 9, 1247–125.
- BECKER, W & JÜRGENS, R. (1974). Saccadic reactions to double-step stimuli : evidence for model feedback and continuous information uptake. Dans G. LENNERSTRAND & P. Bach-y RITA (Éds.), *Basic mechanisms of ocular motility* (p. 519–524). Oxford : Pergamon.
- BECKER, W. & JÜRGENS, R. (1979). An analysis of the saccadic system by means of double step stimuli. *Vision Res*, 19(9), 967–83.
- BELL, C. C. (1981). An efference copy which is modified by reafferent input. *Science*, 214(4519), 450–53.
- BELLEBAUM, C., HOFFMANN, K.-P. & DAUM, I. (2005). Post-saccadic updating of visual space in the posterior parietal cortex in humans. *Behav Brain Res*, 163(2), 194–203.
- BIALEK, W. (1987). Physical limits to sensation and perception. *Annual review of biophysics and biophysical chemistry*.
- BIRZNIKES, I, JENMALM, P, GOODWIN, A. W. & JOHANSSON, R. S. (2001). Encoding of direction of fingertip forces by human tactile afferents. *J Neurosci*, 21(20), 8222–37.
- BIRZNIKES, I., WHEAT, H. E., REDMOND, S. J., SALO, L. M., LOVELL, N. H. & GOODWIN, A. W. (2010). Encoding of tangential torque in responses of tactile afferent fibres innervating the fingerpad of the monkey. *J Physiol (Lond)*, 588(Pt 7), 1057–72.
- BLAKEMORE, S. J., FRITH, C. D. & WOLPERT, D. M. (1999). Spatio-temporal prediction modulates the perception of self-produced stimuli. *Journal of cognitive neuroscience*, 11(5), 551–9.
- BONNETBLANC, F. & BARADUC, P. (2007). Saccadic adaptation without retinal postsaccadic error. *Neuroreport*, 18(13), 1399–402.
- BOSCO, G, POPPELE, R. E. & EIAN, J. (2000). Reference frames for spinal proprioception : limb endpoint based or joint-level based ? *J Neurophysiol*, 83(5), 2931–45.
- BREMMER, F., KUBISCHIK, M., HOFFMANN, K.-P. & KREKELBERG, B. (2009). Neural dynamics of saccadic suppression. *J Neurosci*, 29(40), 12374–83.
- BRIDGEMAN, B., HENDRY, D & STARK, L. (1975). Failure to detect displacement of the visual world during saccadic eye movements. *Vision Res*, 15(6), 719–22.
- BRIDGEMAN, B. & STARK, L. (1991). Ocular proprioception and efference copy in registering visual direction. *Vision Res*, 31(11), 1903–13.
- BROWN, J. P., OGLE, K. N. & REIHER, L. (1965). Stereoscopic acuity and observation distance. *Invest Ophthalmol*, 4(5), 894–900.

- BROWN, M. C., ENGBERG, I & MATTHEWS, P. B. (1967). Fusimotor stimulation and the dynamic sensitivity of the secondary ending of the muscle spindle. *J Physiol (Lond)*, 189(3), 545–50.
- BROWN, M. C., ENGBERG, I & MATTHEWS, P. B. (1967). The relative sensitivity to vibration of muscle receptors of the cat. *J Physiol (Lond)*, 192(3), 773–800.
- BRYANT, H. L. & SEGUNDO, J. P. (1976). Spike initiation by transmembrane current : a white-noise analysis. *J Physiol (Lond)*, 260(2), 279–314.
- BURGESS, P. R. & CLARK, F. J. (1969). Characteristics of knee joint receptors in the cat. *J Physiol (Lond)*, 203(2), 317–35.
- BURKE, D., SKUSE, N. F. & STUART, D. G. (1979). The regularity of muscle spindle discharge in man. *J Physiol (Lond)*, 291, 277–90.
- CAMINITI, R., JOHNSON, P. B., GALLI, C, FERRAINA, S & BURNOD, Y. (1991). Making arm movements within different parts of space : the premotor and motor cortical representation of a coordinate system for reaching to visual targets. *J Neurosci*, 11(5), 1182–97.
- CARPENTER, R. H. & WILLIAMS, M. L. (1995). Neural computation of log likelihood in control of saccadic eye movements. *Nature*, 377(6544), 59–62.
- CASTET, E., JEANJEAN, S. & MASSON, G. S. (2002). Motion perception of saccade-induced retinal translation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 99(23), 15159–63.
- CASTET, E. & MASSON, G. S. (2000). Motion perception during saccadic eye movements. *Nat Neurosci*, 3(2), 177–83.
- CHEN, B & MAY, P. J. (2000). The feedback circuit connecting the superior colliculus and central mesencephalic reticular formation : a direct morphological demonstration. *Exp Brain Res*, 131(1), 10–21.
- CHEN-HARRIS, H., JOINER, W. M., ETHIER, V., ZEE, D. S. & SHADMEHR, R. (2008). Adaptive control of saccades via internal feedback. *J Neurosci*, 28(11), 2804–13.
- CHOW, C. C. & WHITE, J. A. (1996). Spontaneous action potentials due to channel fluctuations. *Biophys J*, 71(6), 3013–21.
- CHRISTOPOULOS, V. N. & SCHRATER, P. R. (2009). Grasping objects with environmentally induced position uncertainty. *PLoS Comput Biol*, 5(10), e1000538.
- CHURCHLAND, M. M., AFSHAR, A. & SHENOY, K. V. (2006). A central source of movement variability. *Neuron*, 52(6), 1085–96.
- CLAMANN, H. P. (1969). Statistical analysis of motor unit firing patterns in a human skeletal muscle. *Biophys J*, 9(10), 1233–51.
- COHEN, Y. E. & ANDERSEN, R. A. (2000). Reaches to sounds encoded in an eye-centered reference frame. *Neuron*, 27(3), 647–52.
- COLBY, C. L., DUHAMEL, J.-R. & GOLDBERG, M. E. (1995). Oculocentric spatial representation in parietal cortex. *Cereb Cortex*, 5(5), 470–81.

- COLE, J. & PAILLARD, J. (1995). Living without touch and peripheral information about body position and movement : studies with deafferented subjects. Dans J. L. BERMUDEZ, A. MARCEL & N. EILAN (Éds.), *The body and the self* (p. 245–266). MIT Press.
- COLLEWIJN, H, ERKELENS, C. J. & STEINMAN, R. M. (1988). Binocular co-ordination of human horizontal saccadic eye movements. *J Physiol (Lond)*, 404, 157–82.
- COSTANZO, R. M. & GARDNER, E. P. (1981). Multiple-joint neurons in somatosensory cortex of awake monkeys. *Brain Res*, 214(2), 321–33.
- COWEY, A & ROLLS, E. (1974). Human cortical magnification factor and its relation to visual acuity. *Experimental Brain Research*, 21(5), 447–454.
- CRAPSE, T. B. & SOMMER, M. A. (2008). Corollary discharge across the animal kingdom. *Nat Rev Neurosci*, 9(8), 587–600.
- CRAPSE, T. B. & SOMMER, M. A. (2008). Frontal eye field neurons report intrasaccadic translations of visual stimuli. Dans *Society for neuroscience annual meeting*.
- CRAPSE, T. B. & SOMMER, M. A. (2008). The frontal eye field as a prediction map. *Prog Brain Res*, 171, 383–90.
- CRAWFORD, J. D., MARTINEZ-TRUJILLO, J. C. & KLIER, E. M. (2003). Neural control of three-dimensional eye and head movements. *Curr Opin Neurobiol*, 13(6), 655–62.
- CURCIO, C. A. & ALLEN, K. A. (1990). Topography of ganglion cells in human retina. *J Comp Neurol*, 300(1), 5–25.
- CURCIO, C. A., SLOAN, K. R., KALINA, R. E. & HENDRICKSON, A. E. (1990). Human photoreceptor topography. *J Comp Neurol*, 292(4), 497–523.
- DANIEL, P. & WHITTERIDGE, D. (1961). The representation of the visual field on the cerebral cortex in monkeys. *J Physiol (Lond)*, 159, 203–21.
- DARIAN-SMITH, I & OKE, L. E. (1980). Peripheral neural representation of the spatial frequency of a grating moving across the monkey's finger pad. *J Physiol (Lond)*, 309, 117–33.
- DAY, B. L., THOMPSON, P. D., HARDING, A. E. & MARSDEN, C. D. (1998). Influence of vision on upper limb reaching movements in patients with cerebellar ataxia. *Brain*, 121 ( Pt 2), 357–72.
- de C HAMILTON, A. F., JONES, K. E. & WOLPERT, D. M. (2004). The scaling of motor noise with muscle strength and motor unit number in humans. *Exp Brain Res*, 157(4), 417–30.
- de Ruyter van STEVENINCK, R. R., LEWEN, G. D., STRONG, S. P., KOBERLE, R & BIALEK, W. (1997). Reproducibility and variability in neural spike trains. *Science*, 275(5307), 1805–8.
- DENEVE, S. (2008). Bayesian spiking neurons i : inference. *Neural computation*, 20(1), 91–117.
- DENEVE, S. (2008). Bayesian spiking neurons ii : learning. *Neural computation*, 20(1), 118–45.
- DENEVE, S., DUHAMEL, J.-R. & POUGET, A. (2007). Optimal sensorimotor integration in recurrent cortical networks : a neural implementation of kalman filters. *J Neurosci*, 27(21), 5744–56.

- DENEVE, S., LATHAM, P. E. & POUGET, A. (1999). Reading population codes : a neural implementation of ideal observers. *Nature*, 2(8), 740–5.
- DENEVE, S., LATHAM, P. E. & POUGET, A. (2001). Efficient computation and cue integration with noisy population codes. *Nature*, 4(8), 826–31.
- DÉPEAULT, A., MEFTAH, E.-M. & CHAPMAN, C. E. (2008). Tactile speed scaling : contributions of time and space. *J. Neurophysiol.* 99(3), 1422–34.
- DESMURGET, M. & GRAFTON, S. T. (2000). Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(11), 423–431.
- DEUBEL, H., SCHNEIDER, W. X. & BRIDGEMAN, B. (1996). Postsaccadic target blanking prevents saccadic suppression of image displacement. *Vision Res*, 36(7), 985–96.
- DUHAMEL, J. R., GOLDBERG, M. E., FITZGIBBON, E. J., SIRIGU, A & GRAFMAN, J. (1992). Saccadic dysmetria in a patient with a right frontoparietal lesion. the importance of corollary discharge for accurate spatial behaviour. *Brain*, 115 ( Pt 5), 1387–402.
- DUHAMEL, J.-R., COLBY, C. L. & GOLDBERG, M. E. (1992). The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science*, 255(5040), 90–2.
- EDIN, B. B. (2001). Cutaneous afferents provide information about knee joint movements in humans. *J Physiol (Lond)*, 531(Pt 1), 289–97.
- EDIN, B. B. (2004). Quantitative analyses of dynamic strain sensitivity in human skin mechanoreceptors. *J Neurophysiol*, 92(6), 3233–43.
- EDIN, B. B. & JOHANSSON, N. (1995). Skin strain patterns provide kinaesthetic information to the human central nervous system. *J Physiol (Lond)*, 487 ( Pt 1), 243–51.
- ERNST, M. O. & BANKS, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, 415(6870), 429–33.
- ERNST, M. O. & BÜLTHOFF, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(4), 162–9.
- ETHIER, V., ZEE, D. S. & SHADMEHR, R. (2008). Changes in control of saccades during gain adaptation. *J Neurosci*, 28(51), 13929–37.
- FAISAL, A, SELEN, L. P. J. & WOLPERT, D. M. (2008). Noise in the nervous system. *Nat Rev Neurosci*.
- FAISAL, A & WOLPERT, D. M. (2008). Near optimal combination of sensory and motor uncertainty in time during a naturalistic perception-action task. *J Neurophysiol*.
- FERRAINA, S, JOHNSON, P. B., GARASTO, M. R., BATTAGLIA-MAYER, A, ERCOLANI, L, BIANCHI, L, ...CAMINITI, R. (1997). Combination of hand and gaze signals during reaching : activity in parietal area 7 m of the monkey. *J Neurophysiol*, 77(2), 1034–8.
- FETSCH, C. R., TURNER, A. H., DEANGELIS, G. C. & ANGELAKI, D. E. (2009). Dynamic reweighting of visual and vestibular cues during self-motion perception. *J Neurosci*, 29(49), 15601–12.

- FIEHLER, K., RÖSLER, F. & HENRIQUES, D. Y. P. (2010). Interaction between gaze and visual and proprioceptive position judgements. *Exp Brain Res*.
- FITTS, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *J Exp Psychol*, 47(6), 381–91.
- FLANAGAN, J. R. & LOLLEY, S. (2001). The inertial anisotropy of the arm is accurately predicted during movement planning. *J Neurosci*, 21(4), 1361–9.
- FLANAGAN, J. R. & WING, A. M. (1997). The role of internal models in motion planning and control : evidence from grip force adjustments during movements of hand-held loads. *J Neurosci*, 17(4), 1519–28.
- FLASH, T. & HOGAN, N. (1985). The coordination of arm movements : an experimentally confirmed mathematical model. *J Neurosci*, 5(7), 1688–703.
- FUENTES, C. T. & BASTIAN, A. J. (2010). Where is your arm ? variations in proprioception across space and tasks. *J Neurophysiol*, 103(1), 164–71.
- GANDEVIA, S. C., SMITH, J. L., CRAWFORD, M., PROSKE, U. & TAYLOR, J. L. (2006). Motor commands contribute to human position sense. *J Physiol (Lond)*, 571(Pt 3), 703–10.
- GAUTHIER, G. M., NOMMAY, D & VERCHER, J. L. (1990). The role of ocular muscle proprioception in visual localization of targets. *Science*, 249(4964), 58–61.
- GAVEAU, V., MARTIN, O., PRABLANC, C., PÉLISSON, D., URQUIZAR, C. & DESMURGET, M. (2003). On-line modification of saccadic eye movements by retinal signals. *Neuroreport*, 14(6), 875–8.
- GEGENFURTNER, K. R. & FRANZ, V. H. (2007). A comparison of localization judgments and pointing precision. *JOV*, 7(5), 11.
- GEORGOPOULOS, A. P., KALASKA, J. F., CAMINITI, R. & MASSEY, J. T. (1982). On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *J Neurosci*, 2(11), 1527–37.
- GHEZ, C, GORDON, J, GHILARDI, M. F., CHRISTAKOS, C. N. & COOPER, S. E. (1990). Roles of proprioceptive input in the programming of arm trajectories. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, 55, 837–47.
- GIRSHICK, A. R. & BANKS, M. S. (2009). Probabilistic combination of slant information : weighted averaging and robustness as optimal percepts. *JOV*, 9(9), 8.1–20.
- GOLDBERG, M. E. & BRUCE, C. J. (1990). Primate frontal eye fields. iii. maintenance of a spatially accurate saccade signal. *J Neurophysiol*, 64(2), 489–508.
- GOMI, H & KAWATO. (1996). Equilibrium-point control hypothesis examined by measured arm stiffness during multijoint movement. *Science*, 272(5258), 117–20.
- GOODALE, M. A. & MILNER, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci*. 15(1), 20–5.
- GOODALE, M. A., PÉLISSON, D. & PRABLANC, C. (1986). Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. *Nature*, 320(6064), 748–50.

- GOODWIN, G. M., McCLOSKEY, D. I. & MATTHEWS, P. B. (1972). The contribution of muscle afferents to kinaesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralysing joint afferents. *Brain*, 95(4), 705–48.
- GORDON, J. L., GHILARDI, M. F., COOPER, S. E. & GHEZ, C. (1994). Accuracy of planar reaching movements. ii. systematic extent errors resulting from inertial anisotropy. *Exp Brain Res*, 99(1), 112–30.
- GRIBBLE, P. L., MULLIN, L. I., COTHROS, N. & MATTAR, A. (2003). Role of cocontraction in arm movement accuracy. *J Neurophysiol*, 89(5), 2396–405.
- GRIBBLE, P. L. & OSTRY, D. J. (1999). Compensation for interaction torques during single- and multijoint limb movement. *J Neurophysiol*, 82(5), 2310–26.
- GUIGON, E. (2010). Active control of bias for the control of posture and movement. *J Neurophysiol*, 104(2), 1090–102.
- GUIGON, E., BARADUC, P. & DESMURGET, M. (2008). Computational motor control : feedback and accuracy. *Eur J Neurosci*, 27(4), 1003–16.
- GUIGON, E., BARADUC, P. & DESMURGET, M. (2008). Optimality, stochasticity, and variability in motor behavior. *Journal of computational neuroscience*, 24(1), 57–68.
- GUTHRIE, B. L., PORTER, J. D. & SPARKS, D. L. (1983). Corollary discharge provides accurate eye position information to the oculomotor system. *Science*, 221(4616), 1193–5.
- HANES, D. P. & SCHALL, J. D. (1996). Neural control of voluntary movement initiation. *Science*, 274(5286), 427–30.
- HARRIS, C. M. & WOLPERT, D. M. (1998). Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature*, 394(6695), 780–4.
- HARRIS, C. M. & WOLPERT, D. M. (2006). The main sequence of saccades optimizes speed-accuracy trade-off. *Biol Cybern*, 95(1), 21–9.
- HARWOOD, M. R., MEZEY, L. E. & HARRIS, C. M. (1999). The spectral main sequence of human saccades. *J Neurosci*, 19(20), 9098–106.
- HEISER, L. M. & COLBY, C. L. (2006). Spatial updating in area lip is independent of saccade direction. *J Neurophysiol*, 95(5), 2751–67.
- HELMHOLTZ, H. v. (1867). *Handbuch der physiologischen optik*. Leipzig : Voss.
- HENNEMAN, E, SOMJEN, G & CARPENTER, D. O. (1965). Functional significance of cell size in spinal motoneurons. *J Neurophysiol*, 28(3), 560–8.
- HENRIQUES, D. Y. P., KLIER, E. M., SMITH, M. A., LOWY, D & CRAWFORD, J. D. (1998). Gaze-centered remapping of remembered visual space in an open-loop pointing task. *J Neurosci*, 18(4), 1583–94.
- HENSON, D. B. (1978). Corrective saccades : effects of altering visual feedback. *Vision Res*, 18(1), 63–7.
- HILLIS, J. M., ERNST, M. O., BANKS, M. S. & LANDY, M. S. (2002). Combining sensory information : mandatory fusion within, but not between, senses. *Science*, 298(5598), 1627–30.

- HILLIS, J. M., WATT, S. J., LANDY, M. S. & BANKS, M. S. (2004). Slant from texture and disparity cues : optimal cue combination. *JOV*, 4(12), 967–92.
- HOLLINS, M & RISNER, S. R. (2000). Evidence for the duplex theory of tactile texture perception. *Perception & psychophysics*, 62(4), 695–705.
- HOLST, E & MITTELSTAEDT, H. (1950). Das reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften*.
- HUBEL, D. & WIESEL, T. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol (Lond)*, 160, 106–54.
- IMAMIZU, H, MIYAUCHI, S, TAMADA, T, SASAKI, Y, TAKINO, R, PÜTZ, B, ...KAWATO, M. (2000). Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool. *Nature*, 403(6766), 192–5.
- JANSEN, J. K. & MATTHEWS, P. B. (1962). The central control of the dynamic response of muscle spindle receptors. *J Physiol (Lond)*, 161, 357–78.
- JEKA, J. J. & LACKNER, J. R. (1995). The role of haptic cues from rough and slippery surfaces in human postural control. *Exp Brain Res*, 103(2), 267–76.
- JOHANSSON, R. S. & FLANAGAN, J. R. (2009). Coding and use of tactile signals from the fingertips in object manipulation tasks. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(5), 345–59.
- JOHNSON, K. O. (2001). The roles and functions of cutaneous mechanoreceptors. *Curr. Opin. Neurobiol.* 11(4), 455–61.
- JONES, K. E., de C HAMILTON, A. F. & WOLPERT, D. M. (2002). Sources of signal-dependent noise during isometric force production. *J Neurophysiol*, 88(3), 1533–44.
- JONES, S, CRESSMAN, E. K. & HENRIQUES, D. Y. P. (2009). Proprioceptive localization of the left and right hands. *Exp Brain Res*.
- JURAVLE, G., DEUBEL, H., TAN, H. Z. & SPENCE, C. (2010). Changes in tactile sensitivity over the time-course of a goal-directed movement. *Behav Brain Res*, 208(2), 391–401.
- JÜRGENS, R, BECKER, W. & KORNHUBER, H. H. (1981). Natural and drug-induced variations of velocity and duration of human saccadic eye movements : evidence for a control of the neural pulse generator by local feedback. *Biol Cybern*, 39(2), 87–96.
- KALMAN, R. E. (1960). A new approach to linear filtering and prediction problems. *Journal of basic Engineering*, 82(1), 35–45.
- KALMAN, R. E. & BUCY, R. S. (1961). New results in linear filtering and prediction theory. *Trans ASME Ser D, J Basic Eng*, 83, 95–108.
- KAWATO, M. (1999). Internal models for motor control and trajectory planning. *Curr. Opin. Neurobiol.* 9(6), 718–27.
- KERSTEN, D., MAMASSIAN, P. & YUILLE, A. (2004). Object perception as bayesian inference. *Annu Rev Psychol*, 55, 271–304.
- KLEIN, S. A. & LEVI, D. M. (1987). Position sense of the peripheral retina. *J Opt Soc Am A*, 4(8), 1543–53.
- KNILL, D. C. & POUGET, A. (2004). The bayesian brain : the role of uncertainty in neural coding and computation. *Trends Neurosci.* 27(12), 712–9.

- KORDING, K. P. (2007). Decision theory : what "should" the nervous system do? *Science*, 318(5850), 606–10.
- KORDING, K. P., BEIERHOLM, U., MA, W. J., QUARTZ, S., TENENBAUM, J. B. & SHAMS, L. (2007). Causal inference in multisensory perception. *PLoS ONE*, 2(9), e943.
- KORDING, K. P., KU, S. & WOLPERT, D. M. (2004). Bayesian integration in force estimation. *J Neurophysiol*, 92(5), 3161–5.
- KORDING, K. P. & WOLPERT, D. M. (2004). Bayesian integration in sensorimotor learning. *Nature*, 427(6971), 244–7.
- KORDING, K. P. & WOLPERT, D. M. (2006). Bayesian decision theory in sensorimotor control. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(7), 319–26.
- KOSTYUKOV, A. I. & CHERKASSKY, V. L. (1992). Movement-dependent after-effects in the firing of the spindle endings from the de-efferented muscles of the cat hindlimb. *Neuroscience*, 46(4), 989–99.
- KUO, A. D. (2005). An optimal state estimation model of sensory integration in human postural balance. *J Neural Eng*, 2(3), S235–49.
- LACQUANITI, F, GUIGON, E, BIANCHI, L, FERRAINA, S & CAMINITI, R. (1995). Representing spatial information for limb movement : role of area 5 in the monkey. *Cereb Cortex*, 5(5), 391–409.
- LACQUANITI, F, TERZUOLO, C & VIVIANI, P. (1983). The law relating the kinematic and figural aspects of drawing movements. *Acta Psychol (Amst)*, 54(1-3), 115–30.
- LAMB, G. D. (1983). Tactile discrimination of textured surfaces : peripheral neural coding in the monkey. *J Physiol (Lond)*, 338, 567–87.
- LEMIJ, H. G. & COLLEWIJN, H. (1989). Differences in accuracy of human saccades between stationary and jumping targets. *Vision Res*, 29(12), 1737–48.
- LEWIS, R. F., ZEE, D. S., GOLDSTEIN, H. P. & GUTHRIE, B. L. (1999). Proprioceptive and retinal afference modify postsaccadic ocular drift. *J Neurophysiol*, 82(2), 551–63.
- LEWIS, R. F., ZEE, D. S., HAYMAN, M. R. & TAMARGO, R. J. (2001). Oculomotor function in the rhesus monkey after deafferentation of the extraocular muscles. *Exp Brain Res*, 141(3), 349–58.
- LILLYWHITE, P. G. & LAUGHLIN, S. B. (1979). Transducer noise in a photoreceptor. *Nature*, 277(5697), 569–72.
- LIU, D. & TODOROV, E. (2007). Evidence for the flexible sensorimotor strategies predicted by optimal feedback control. *J Neurosci*, 27(35), 9354–68.
- LONDON, M., ROTH, A., BEEREN, L., HÄUSSER, M. & LATHAM, P. E. (2010). Sensitivity to perturbations in vivo implies high noise and suggests rate coding in cortex. *Nature*, 466(7302), 123–7.
- Low, F. (1947). Peripheral visual acuity of 55 subjects under conditions of flash presentation. *Am J Physiol*, 151(2), 319–24.

- MA, W. J., BECK, J. M., LATHAM, P. E. & POUGET, A. (2006). Bayesian inference with probabilistic population codes. *Nat Neurosci*, 9(11), 1432–8.
- MA, W. J. & POUGET, A. (2008). Linking neurons to behavior in multisensory perception : a computational review. *Brain Res*.
- MACASKILL, M. R., ANDERSON, T. J. & JONES, R. D. (2000). Suppression of displacement in severely slowed saccades. *Vision Res*, 40(24), 3405–13.
- MAINEN, Z. F. & SEJNOWSKI, T. J. (1995). Reliability of spike timing in neocortical neurons. *Science*, 268(5216), 1503–6.
- MAMASSIAN, P & LANDY, M. S. (2001). Interaction of visual prior constraints. *Vision research*, 41(20), 2653–68.
- MATEEFF, S & GOUREVICH, A. (1983). Peripheral vision and perceived visual direction. *Biol Cybern*, 49(2), 111–8.
- MATTHEWS, B. H. (1933). Nerve endings in mammalian muscle. *J Physiol (Lond)*, 78(1), 1–53.
- MATTHEWS, P. B. & STEIN, R. B. (1969). The regularity of primary and secondary muscle spindle afferent discharges. *J Physiol (Lond)*, 202(1), 59–82.
- MATTHEWS, P. (1962). The differentiation of two types of fusimotor fibre by their effects on the dynamic response of muscle spindle primary endings. *Q J Exp Physiol Cogn Med Sci*, 47, 324–33.
- MATTHEWS, P. (1963). The response of de-efferented muscle spindle receptors to stretching at different velocities. *J Physiol (Lond)*, 168, 660–78.
- MAUNSELL, J. H. & ESSEN, D. C. V. (1983). Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. i. selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *J Neurophysiol*, 49(5), 1127–47.
- MAYS, L. E. & SPARKS, D. L. (1980). Saccades are spatially, not retinocentrically, coded. *Science*, 208(4448), 1163–5.
- MCAULEY, J. H., ROTHWELL, J. C. & MARSDEN, C. D. (1997). Frequency peaks of tremor, muscle vibration and electromyographic activity at 10 hz, 20 hz and 40 hz during human finger muscle contraction may reflect rhythmicities of central neural firing. *Exp Brain Res*, 114(3), 525–41.
- MCINTYRE, J, STRATTA, F & LACQUANITI, F. (1998). Short-term memory for reaching to visual targets : psychophysical evidence for body-centered reference frames. *J Neurosci*, 18(20), 8423–35.
- MCSORLEY, E., HAGGARD, P. & WALKER, R. (2006). Time course of oculomotor inhibition revealed by saccade trajectory modulation. *J Neurophysiol*, 96(3), 1420–4.
- MERRIAM, E. P., GENOVESE, C. R. & COLBY, C. L. (2003). Spatial updating in human parietal cortex. *Neuron*, 39(2), 361–73.
- MERRIAM, E. P., GENOVESE, C. R. & COLBY, C. L. (2007). Remapping in human visual cortex. *J Neurophysiol*, 97(2), 1738–55.

- MESSIER, J & KALASKA, J. F. (1999). Comparison of variability of initial kinematics and end-points of reaching movements. *Exp Brain Res*, 125(2), 139–52.
- MIALL, R. C., WEIR, D. J., WOLPERT, D. M. & STEIN, J. F. (1993). Is the cerebellum a smith predictor? *J Mot Behav*, 25(3), 203–16.
- MILNER-BROWN, H. S., STEIN, R. B. & YEMM, R. (1973). The orderly recruitment of human motor units during voluntary isometric contractions. *J Physiol (Lond)*, 230(2), 359–70.
- MISHKIN, M, UNGERLEIDER, L. & MACKO, K. (1983). Object vision and spatial vision : two cortical pathways. *Trends Neurosci.* 6, 414–417.
- MONSTER, A. W. & CHAN, H. (1977). Isometric force production by motor units of extensor digitorum communis muscle in man. *J Neurophysiol*, 40(6), 1432–43.
- MORASSO, P. (1981). Spatial control of arm movements. *Exp Brain Res*, 42(2), 223–7.
- MOREL, P. & BARADUC, P. (2010). Dissociating the impact of sensory and motor noise in human saccades. Dans *Neurocomp 2010*. (in press).
- MORRIS, A. P., CHAMBERS, C. D. & MATTINGLEY, J. B. (2007). Parietal stimulation destabilizes spatial updating across saccadic eye movements. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104(21), 9069–74.
- MOUNTCASTLE, V. B., LAMOTTE, R. H. & CARLI, G. (1972). Detection thresholds for stimuli in humans and monkeys : comparison with threshold events in mechanoreceptive afferent nerve fibers innervating the monkey hand. *J Neurophysiol*, 35(1), 122–36.
- MUNOZ, D. P. & WURTZ, R. H. (1995). Saccade-related activity in monkey superior colliculus. ii. spread of activity during saccades. *J Neurophysiol*, 73(6), 2334–48.
- MUNUERA, J., MOREL, P., DUHAMEL, J.-R. & DENEVE, S. (2009). Optimal sensorimotor control in eye movement sequences. *J Neurosci*, 29(10), 3026–35.
- MURTHY, A., RAY, S., SHORTER, S. M., PRIDY, E. G., SCHALL, J. D. & THOMPSON, K. G. (2007). Frontal eye field contributions to rapid corrective saccades. *J Neurophysiol*, 97(2), 1457–69.
- NAKAMURA, K. & COLBY, C. L. (2002). Updating of the visual representation in monkey striate and extrastriate cortex during saccades. *Proc Natl Acad Sci USA*, 99(6), 4026–31.
- O'REGAN, J. K. (1984). Retinal versus extraretinal influences in flash localization during saccadic eye movements in the presence of a visible background. *Percept Psychophys*, 36(1), 1–14.
- OSTENDORF, F., LIEBERMANN, D. & PLONER, C. J. (2010). Human thalamus contributes to perceptual stability across eye movements. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107(3), 1229–34.
- OTTES, F. P., GISBERGEN, J. A. V. & EGGERMONT, J. J. (1986). Visuomotor fields of the superior colliculus : a quantitative model. *Vision research*, 26(6), 857–73.
- PARÉ, M., CARNAHAN, H. & SMITH, A. M. (2002). Magnitude estimation of tangential force applied to the fingerpad. *Exp Brain Res*, 142(3), 342–8.
- PEI, Y.-C., HSIAO, S. S. & BENSMAIA, S. J. (2008). The tactile integration of local motion cues is analogous to its visual counterpart. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105(23), 8130–5.

- PÉLISSON, D., ALAHYANE, N., PANOUILÈRES, M. & TILIKETE, C. (2009). Sensorimotor adaptation of saccadic eye movements. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*.
- PERACHIO, A. A. & CORREIA, M. J. (1983). Responses of semicircular canal and otolith afferents to small angle static head tilts in the gerbil. *Brain Res*, 280(2), 287–98.
- PLAMONDON, R. & ALIM, A. M. (1997). Speed/accuracy trade-offs in target-directed movements. *The Behavioral and brain sciences*, 20(2), 279–303 ; discussion 303–49.
- POUGET, A., DAYAN, P. & ZEMEL, R. S. (2001). Information processing with population codes. *Nat Rev Neurosci*, 1(2), 125–32.
- POUGET, A., DAYAN, P. & ZEMEL, R. S. (2003). Inference and computation with population codes. *Annu. Rev. Neurosci.* 26, 381–410.
- POUGET, A., DENEVE, S. & DUHAMEL, J.-R. (2002). A computational perspective on the neural basis of multisensory spatial representations. *Nat Rev Neurosci*, 3(9), 741–7.
- POUGET, A. & SNYDER, L. H. (2000). Computational approaches to sensorimotor transformations. *Nature*, 3 Suppl, 1192–8.
- POUGET, A., ZHANG, K., DENEVE, S. & LATHAM, P. E. (1998). Statistically efficient estimation using population coding. *Neural computation*, 10(2), 373–401.
- PRABLANC, C. & JEANNEROD, M. (1975). Corrective saccades : dependance on retinal reafferent signals. *Vision Res*, 15, 465–469.
- PRABLANC, C. & MARTIN, O. (1992). Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *J Neurophysiol*, 67(2), 455–69.
- PRIME, S. L., VESIA, M. & CRAWFORD, J. D. (2008). Transcranial magnetic stimulation over posterior parietal cortex disrupts transsaccadic memory of multiple objects. *J Neurosci*, 28(27), 6938–49.
- PROHAZKA, A. & GORASSINI, M. (1998). Models of ensemble firing of muscle spindle afferents recorded during normal locomotion in cats. *J Physiol (Lond)*, 507 ( Pt 1), 277–91.
- PRUD'HOMME, M. J. & KALASKA, J. F. (1994). Proprioceptive activity in primate primary somatosensory cortex during active arm reaching movements. *J Neurophysiol*, 72(5), 2280–301.
- QUAIA, C., LEFÈVRE, P. & OPTICAN, L. M. (1999). Model of the control of saccades by superior colliculus and cerebellum. *J Neurophysiol*, 82(2), 999–1018.
- QUAIA, C., PARÉ, M., WURTZ, R. H. & OPTICAN, L. M. (2000). Extent of compensation for variations in monkey saccadic eye movements. *Exp Brain Res*, 132(1), 39–51.
- RAO, A. K. & GORDON, A. M. (2001). Contribution of tactile information to accuracy in pointing movements. *Exp Brain Res*, 138(4), 438–45.
- ROBINSON, D. A. (1975). Oculomotor control signals. Dans G. LENNERSTRAND & P. B. y RITA (Éds.), *Basic mechanisms of ocular motility and their clinical implications* (p. 337–374). Oxford : Pergamon.
- ROBINSON, D. A., GORDON, J. L. & GORDON, S. E. (1986). A model of the smooth pursuit eye movement system. *Biol Cybern*, 55(1), 43–57.

- ROITMAN, J. D. & SHADLEN, M. N. (2002). Response of neurons in the lateral intraparietal area during a combined visual discrimination reaction time task. *J Neurosci*, 22(21), 9475–89.
- ROSSETTI, Y, DESMURGET, M & PRABLANC, C. (1995). Vectorial coding of movement : vision, proprioception, or both ? *J Neurophysiol*, 74(1), 457–63.
- ROSSI, E. A. & ROORDA, A. (2010). The relationship between visual resolution and cone spacing in the human fovea. *Nat Neurosci*, 13(2), 156–7.
- RUSKELL, G. L. (1999). Extraocular muscle proprioceptors and proprioception. *Prog Retin Eye Res*, 18(3), 269–91.
- SANDERS, M, WARRINGTON, E, MARSHALL, J & WEISKRANTZ, L. (1974). "blindsight" : vision in a field defect. *Lancet*.
- SANGER, T. D. (2003). Neural population codes. *Curr. Opin. Neurobiol.* 13(2), 238–49.
- SAUNDERS, J. A. & KNILL, D. C. (2004). Visual feedback control of hand movements. *J Neurosci*, 24(13), 3223–34.
- SCHMID, M. C., MROWKA, S. W., TURCHI, J., SAUNDERS, R. C., WILKE, M., PETERS, A. J., ...LEOPOLD, D. A. (2010). Blindsight depends on the lateral geniculate nucleus. *Nature*.
- SCHMIDT, D, ABEL, L. A., DELL'OSSO, L. F. & DAROFF, R. B. (1979). Saccadic velocity characteristics : intrinsic variability and fatigue. *Aviat Space Environ Med*, 50(4), 393–5.
- SCHMIDT, R. A., ZELAZNIK, H, HAWKINS, B, FRANK, J. S. & QUINN, J. T. (1979). Motor-output variability : a theory for the accuracy of rapid motor acts. *Psychological review*, 47(5), 415–51.
- SCHOLZ, J. P. & SCHÖNER, G. (1999). The uncontrolled manifold concept : identifying control variables for a functional task. *Exp Brain Res*, 126(3), 289–306.
- SCHWARTZ, O., SEJNOWSKI, T. J. & DAYAN, P. (2006). Soft mixer assignment in a hierarchical generative model of natural scene statistics. *Neural computation*, 18(11), 2680–718.
- SCOTT, S. H. & LOEB, G. E. (1994). The computation of position sense from spindles in mono- and multiarticular muscles. *J Neurosci*, 14(12), 7529–40.
- SELEN, L. P. J., BEEK, P. J. & van DIEËN, J. H. (2005). Can co-activation reduce kinematic variability? a simulation study. *Biol Cybern*, 93(5), 373–81.
- SHADLEN, M. N. & NEWSOME, W. T. (1994). Noise, neural codes and cortical organization. *Curr Opin Neurobiol*, 4(4), 569–79.
- SHEBILSKE, W. L. (1976). Extraretinal information in corrective saccades and inflow vs outflow theories of visual direction constancy. *Vision Res*, 16(6), 621–8.
- SMEETS, J. B. J. & HOOGE, I. T. C. (2003). Nature of variability in saccades. *J Neurophysiol*, 90(1), 12–20.
- SMITH, A. M. & SCOTT, S. H. (1996). Subjective scaling of smooth surface friction. *J Neurophysiol*, 75(5), 1957–62.
- SOBER, S. J. & SABES, P. N. (2003). Multisensory integration during motor planning. *J Neurosci*, 23(18), 6982–92.

- SOBER, S. J. & SABES, P. N. (2005). Flexible strategies for sensory integration during motor planning. *Nat Neurosci*, 8(4), 490–7.
- SOETEDJO, R., KANEKO, C. R. S. & FUCHS, A. F. (2002). Evidence that the superior colliculus participates in the feedback control of saccadic eye movements. *J Neurophysiol*, 87(2), 679–95.
- SOETEDJO, R., KOJIMA, Y. & FUCHS, A. F. (2008). Complex spike activity in the oculomotor vermis of the cerebellum : a vectorial error signal for saccade motor learning? *J Neurophysiol*, 100(4), 1949–66.
- SOFTKY, W. R. & KOCH, C. (1993). The highly irregular firing of cortical cells is inconsistent with temporal integration of random epsps. *J Neurosci*, 13(1), 334–50.
- SOLTANI, A. & WANG, X.-J. (2009). Synaptic computation underlying probabilistic inference. *Nat Neurosci*.
- SOMMER, M. A. & WURTZ, R. H. (2002). A pathway in primate brain for internal monitoring of movements. *Science*, 296(5572), 1480–2.
- SOMMER, M. A. & WURTZ, R. H. (2004). What the brain stem tells the frontal cortex. i. oculomotor signals sent from superior colliculus to frontal eye field via mediodorsal thalamus. *J Neurophysiol*, 91(3), 1381–402.
- SOMMER, M. A. & WURTZ, R. H. (2004). What the brain stem tells the frontal cortex. ii. role of the sc-md-gef pathway in corollary discharge. *J Neurophysiol*, 91(3), 1403–23.
- SOMMER, M. A. & WURTZ, R. H. (2006). Influence of the thalamus on spatial visual processing in frontal cortex. *Nature*, 444(7117), 374–7.
- SPERRY, R. (1950). Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *J Comp Physiol Psychol*.
- SRINIVASAN, M. A., WHITEHOUSE, J. M. & LAMOTTE, R. H. (1990). Tactile detection of slip : surface microgeometry and peripheral neural codes. *J Neurophysiol*, 63(6), 1323–32.
- STEVENS, C. F. & ZADOR, A. M. (1998). Input synchrony and the irregular firing of cortical neurons. *Nat Neurosci*, 1(3), 210–7.
- STOCKER, A. A. & SIMONCELLI, E. P. (2006). Noise characteristics and prior expectations in human visual speed perception. *Nat Neurosci*, 9(4), 578–85.
- STRAUBE, A., FUCHS, A. F., USHER, S & ROBINSON, F. R. (1997). Characteristics of saccadic gain adaptation in rhesus macaques. *J Neurophysiol*, 77(2), 874–95.
- SUTTON, G. G. & SYKES, K. (1967). The variation of hand tremor with force in healthy subjects. *J Physiol (Lond)*, 191(3), 699–711.
- TANJI, J. (1975). Activity of neurons in cortical area 3a during maintenance of steady postures by the monkey. *Brain Res*, 88(3), 549–53.
- TILLERY, S. I., SOECHTING, J. F. & EBNER, T. J. (1996). Somatosensory cortical activity in relation to arm posture : nonuniform spatial tuning. *J Neurophysiol*, 76(4), 2423–38.
- TODOROV, E. (2005). Stochastic optimal control and estimation methods adapted to the noise characteristics of the sensorimotor system. *Neural computation*, 17(5), 1084–108.

- TODOROV, E. & JORDAN, M. I. (1998). Smoothness maximization along a predefined path accurately predicts the speed profiles of complex arm movements. *J Neurophysiol*, 80(2), 696–714.
- TODOROV, E. & JORDAN, M. I. (2002). Optimal feedback control as a theory of motor coordination. *Nat Neurosci*, 5(11), 1226–35.
- TOLHURST, D. J., MOVSHON, J. A. & DEAN, A. F. (1983). The statistical reliability of signals in single neurons in cat and monkey visual cortex. *Vision Res*, 23(8), 775–85.
- TOUSSAINT, M., HARMELING, S & STORKEY, A. (2006). Probabilistic inference for solving (po)mdps. *Institute for Adaptive and Neural Computation*.
- TOUSSAINT, M. & STORKEY, A. (2006). Probabilistic inference for solving discrete and continuous state markov decision processes. *Proceedings of the 23rd international conference on Machine learning*, 952.
- TRACEY, D. (1978). Joint receptors -- changing ideas. *Trends Neurosci*. 1(1), 63–65.
- TROMMERSHÄUSER, J., GEPSHTEIN, S., MALONEY, L. T., LANDY, M. S. & BANKS, M. S. (2005). Optimal compensation for changes in task-relevant movement variability. *J Neurosci*, 25(31), 7169–78.
- TROTTER, Y & CELEBRINI, S. (1999). Gaze direction controls response gain in primary visual-cortex neurons. *Nature*, 398(6724), 239–42.
- TYLER, C. W. & CLARKE, M. B. (1990). The autostereogram. *Stereoscopic displays and applications*, 1256, 182–197.
- UMENO, M. M. & GOLDBERG, M. E. (1997). Spatial processing in the monkey frontal eye field. i. predictive visual responses. *J Neurophysiol*, 78(3), 1373–83.
- UNO, Y, KAWATO, M & SUZUKI, R. (1989). Formation and control of optimal trajectory in human multijoint arm movement. minimum torque-change model. *Biol Cybern*, 61(2), 89–101.
- van BEERS, R. J., SITTING, A. C. & van der GON, J. J. D. (1998). The precision of proprioceptive position sense. *Exp Brain Res*, 122(4), 367–77.
- van BEERS, R. J. (2007). The sources of variability in saccadic eye movements. *J Neurosci*, 27(33), 8757–70.
- van BEERS, R. J. (2008). Saccadic eye movements minimize the consequences of motor noise. *PLoS ONE*, 3(4), e2070.
- van BEERS, R. J., BARADUC, P. & WOLPERT, D. M. (2002). Role of uncertainty in sensorimotor control. *Philos Trans R Soc Lond, B, Biol Sci*, 357(1424), 1137–45.
- van BEERS, R. J., HAGGARD, P. & WOLPERT, D. M. (2003). The role of execution noise in movement variability. *J Neurophysiol*, 91(2), 1050–63.
- van BEERS, R. J., SITTING, A. C. & GON, J. J. (1999). Integration of proprioceptive and visual position-information : an experimentally supported model. *J Neurophysiol*, 81(3), 1355–64.

- van OPSTAL, A. J. & van GISBERGEN, J. A. (1989). Scatter in the metrics of saccades and properties of the collicular motor map. *Vision Res*, 29(9), 1183–96.
- van der HEIJDEN, A. H., van der GEEST, J. N., de LEEUW, F, KRIKKE, K & MÜSSELER, J. (1999). Sources of position-perception error for small isolated targets. *Psychol Res*, 62(1), 20–35.
- VAZIRI, S., DIEDRICHSSEN, J. & SHADMENR, R. (2006). Why does the brain predict sensory consequences of oculomotor commands? optimal integration of the predicted and the actual sensory feedback. *J Neurosci*, 26(16), 4188–97.
- VEGA-BERMUDEZ, F & JOHNSON, K. O. (1999). Sa1 and ra receptive fields, response variability, and population responses mapped with a probe array. *J Neurophysiol*, 81(6), 2701–10.
- VELAY, J. L., ALLIN, F & BOUQUEREL, A. (1997). Motor and perceptual responses to horizontal and vertical eye vibration in humans. *Vision Res*, 37(18), 2631–8.
- VETTER, P, GOODBODY, S. J. & WOLPERT, D. M. (1999). Evidence for an eye-centered spherical representation of the visuomotor map. *J Neurophysiol*, 81(2), 935–9.
- VINDRAS, P., DESMURGET, M. & VIVIANI, P. (2005). Error parsing in visuomotor pointing reveals independent processing of amplitude and direction. *J Neurophysiol*, 94(2), 1212–24.
- WALKER, M. F., FITZGIBBON, E. J. & GOLDBERG, M. E. (1995). Neurons in the monkey superior colliculus predict the visual result of impending saccadic eye movements. *J Neurophysiol*, 73(5), 1988–2003.
- WANG, X., ZHANG, M., COHEN, I. S. & GOLDBERG, M. E. (2007). The proprioceptive representation of eye position in monkey primary somatosensory cortex. *Nat Neurosci*, 10(5), 640–646.
- WEI, K & KORDING, K. P. (2008). Relevance of error : what drives motor adaptation? *J Neurophysiol*.
- WERNER, G & MOUNTCASTLE, V. B. (1965). Neural activity in mechanoreceptive cutaneous afferents : stimulus-response relations, weber functions, and information transmission. *J Neurophysiol*, 28, 359–97.
- WERTHEIM, T. (1891). Über die indirekte sehschärfe. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie die Sinnesorgane*, 7, 172–187.
- WEST, G. L., WELSH, T. N. & PRATT, J. (2009). Saccadic trajectories receive online correction : evidence for a feedback-based system of oculomotor control. *J Mot Behav*, 41(2), 117–27.
- WESTHEIMER, G. (1954). Eye movement responses to a horizontally moving visual stimulus. *AMA Arch Ophthalmol*, 52(6), 932–41.
- WESTHEIMER, G. (1975). Editorial : visual acuity and hyperacuity. *Invest Ophthalmol*, 14(8), 570–2.
- WESTHEIMER, G. (2001). Relative localization in the human fovea : radial-tangential anisotropy. *Proc Biol Sci*, 268(1471), 995–9.

- WESTHEIMER, G. (2005). Anisotropies in peripheral vernier acuity. *Spatial vision*, 18(2), 159–67.
- WHEATSTONE, C. (1838). Contributions to the physiology of vision. part the first. on some remarkable, and hitherto unobserved, phenomena of binocular vision. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*. 128, 371–394.
- WHITE, J. M., SPARKS, D. L. & STANFORD, T. R. (1994). Saccades to remembered target locations : an analysis of systematic and variable errors. *Vision Res*, 34(1), 79–92.
- WILLIAMS, L. R. & THORNER, K. K. (2001). Orientation, scale, and discontinuity as emergent properties of illusory contour shape. *Neural computation*, 13(8), 1683–711.
- WOLPERT, D. M. & GHARAMANI, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nat Neurosci*, 3 Suppl, 1212–7.
- WOLPERT, D. M., GHARAMANI, Z & JORDAN, M. I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, 269(5232), 1880–2.
- WOLPERT, D. M. & KAWATO, M. (1998). Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Netw*, 11(7-8), 1317–1329.
- WOODWORTH, R. (1899). The accuracy of voluntary movement. *The Journal of Nervous and Mental Disease*.
- XU-WILSON, M., CHEN-HARRIS, H., ZEE, D. S. & SHADMEHR, R. (2009). Cerebellar contributions to adaptive control of saccades in humans. *J Neurosci*, 29(41), 12930–9.
- YUILLE, A. & KERSTEN, D. (2006). Vision as bayesian inference : analysis by synthesis? *Trends in Cognitive Sciences*, 10(7), 301–8.
- ZEMEL, R. S., DAYAN, P. & POUGET, A. (1998). Probabilistic interpretation of population codes. *Neural computation*, 10(2), 403–30.
- ZHANG, M., WANG, X. & GOLDBERG, M. E. (2008). Monkey primary somatosensory cortex has a proprioceptive representation of eye position. *Prog Brain Res*, 171, 37–45.